

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SAN ANTONIO ABAD DEL CUSCO
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA



FILOGENIA MORFOLÓGICA DEL GÉNERO *Bryophryne*
HEDGES, 2008 (ANURA: CRAUGASTORIDAE).

Tesis presentada por:

Bach. Frank Peter Condori Ccarhuarupay.

Para optar al Título Profesional de Biólogo.

Asesor:

M.Sc. Olintho Aguilar Condemayta

Coasesor:

Dr. José Antonio Ochoa Cámara.

Cusco – Perú

2018

Tabla de contenido

RESUMEN.....	I
INTRODUCCIÓN.....	II
FORMULACIÓN DEL PROBLEMA.....	IV
JUSTIFICACIÓN.....	V
OBJETIVOS.....	VI
CAPITULO I: MARCO TEÓRICO.....	1
1.1. Antecedentes.....	1
1.2. Generalidades sobre el género.....	2
1.2.1. Genero <i>Bryophryne</i>	2
1.2.2. Especies incluidas en el género.....	5
1.2.3. Distribución.....	6
CAPITULO II: MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
2.1. Materiales.....	8
2.1.1. Material biológico.....	8
2.1.2. Materiales y equipos de campo.....	8
2.1.3. Materiales y equipos de gabinete.....	8
2.1.4. Softwares.....	9
2.2. Métodos.....	9
2.2.1. Revisión Taxonómica.....	9
2.2.1.1. Revisión de fuentes bibliográficas.....	9
2.2.1.2. Revisión de colección de museos.....	9
2.2.1.3. Métodos de campo.....	9
2.2.2. Metodología de colecta y preservación.....	10
2.2.3. Análisis cladísticos del género <i>Bryophryne</i>	10
2.2.3.1. Grupo interno.-.....	10
2.2.3.2. Grupo externo.-.....	11
2.2.3.2.1. Genero <i>Psychrophrynella</i>	11
2.2.3.2.2. Genero <i>Microkayla</i>	11
2.2.3.3. Especie que se usó para enraizar el árbol.....	11
2.2.3.4. Caracteres morfológicos.....	13
2.2.3.5. Análisis Cladístico.....	31
CAPITULO III: RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	33
3.1. Resultados.....	33
3.1.1. Monofilia del género.....	33
3.1.2. Relación de parentesco dentro de <i>Bryophryne</i>	34

3.1.3.	Sistemática.....	38
3.1.3.1.	Caracterización modificada del género <i>Bryophryne</i>	38
3.1.3.2.	Caracterización de las especies del grupo de <i>Bryophryne flammiventris</i>	39
3.1.3.2.1.	<i>Bryophryne flammiventris</i> Lehr & Catenazzi, 2010.....	39
3.1.3.2.2.	<i>Bryophryne sp. Machupicchu</i>	40
3.1.3.2.3.	<i>Bryophryne gymnotis</i> Lehr & Catenazzi, 2009.....	41
3.1.3.2.4.	<i>Bryophryne manco inca</i> Mamani, Catenazzi, et al., 2017.....	42
3.1.3.3.	Caracterización de las especies del grupo de <i>Bryophryne quellokunka</i>	43
3.1.3.3.1.	<i>Bryophryne quellokunka</i> De La Riva et al., 2018.....	43
3.1.3.3.2.	<i>Bryophryne tocra</i> De La Riva et al., 2018.....	44
3.1.3.3.3.	<i>Bryophryne wilakunka</i> De La Riva et al., 2018.....	45
3.1.3.4.	Caracterización de las especies del grupo de <i>Bryophryne cophites</i>	46
3.1.3.4.1.	<i>Bryophryne hanssaueri</i> Lehr & Catenazzi, 2009.....	46
3.1.3.4.2.	<i>Bryophryne zonalis</i> Lehr & Catenazzi, 2009.....	47
3.1.3.4.3.	<i>Bryophryne bustamantei</i> (Chaparro et al., 2007).....	49
3.1.3.4.4.	<i>Bryophryne abramalagae</i> Lehr & Catenazzi, 2010.....	50
3.1.3.4.5.	<i>Bryophryne bakersfield</i> Chaparro et al., 2015.....	51
3.1.3.4.6.	<i>Bryophryne nubilosus</i> Lehr & Catenazzi, 2008.....	53
3.1.3.4.7.	<i>Bryophryne phuyuhampatu</i> Catenazzi et al., 2017.....	54
3.1.3.4.8.	<i>Bryophryne cophites</i> (Lynch, 1975).....	55
3.1.3.4.9.	<i>Bryophryne sp. (Amparaes)</i>	56
3.1.4.	Distribución comparativa de las especies.....	57
3.2.	Discusión.....	60
3.2.1.	Discusión sobre las relaciones filogenéticas.....	60
3.2.2.	Discusión sobre la distribución de especies.....	61
	Conclusiones.....	62
	Recomendaciones.....	63
	Bibliografía.....	66
	Anexos.....	69
	Glosario.....	64

Lista de Figuras

Figura 1- parte del árbol filogenético de 362 especies, 1207 pares de bases alineadas, de los genes 12S y 16S rARN. En cada nodo está en valor de soporte de bootstrap. El cuadro de color rojo muestra la posición de <i>Bryophryne cophites</i> . Fuente (Hedges et al., 2008).....	3
Figura 2.- parte del árbol filogenético de 216 especies, 2578 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina. En cada nodo está en valor de soporte de bootstrap. El cuadro de color rojo muestra la posición de <i>Bryophryne cophites</i> . Fuente (Hedges et al., 2008).	4
Figura 3.- parte del árbol filogenético de 80 especies, 3709 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina, y genes nucleares (RAG-1 y TYR). En cada nodo está en valor de probabilidades posteriores (máxima verosimilitud (ML)/ Neighbor joining (NJ)/ bayesiano). El cuadro de color rojo muestra la posición de <i>Bryophryne cophites</i> . Fuente (Hedges et al., 2008).	4
Figura 4.- Curva de descubrimiento que muestra el número acumulado de especies en el tiempo, lo que demuestra el aumento de tasa de crecimiento en los últimos años.....	6
Figura 5.- Árbol consenso elaborado con el programa TNT. El rectángulo de borde rojo muestra una politomía en el nudo de <i>B. wilakunka</i> y <i>B. tocra</i> . En el recuadro azul muestra las tres especies del género <i>Microkayla</i> usadas para el análisis.	33
Figura 6.- Árbol que muestra las apomorfias de cada rama, los círculos negros son las sinapomorfias y los blancos las homoplasias. Encima de cada círculo está el número del carácter y abajo el estado del carácter.	34
Figura 7.- Cladograma del género <i>Bryophryne</i> , donde muestra tres grupos. De color rojo del grupo <i>B. flammiventris</i> , de color verde el color <i>B. quellokunka</i> y de morado del grupo de <i>B. cophites</i> . Y de azul el grupo externo del género <i>Psychrophrynella</i>	36
Figura 8.- Cladograma del género <i>Bryophryne</i> , en cada nodo está el valor del soporte Bremer en fit.	37
Figura 9.- Fotografías de <i>B. flammiventris</i> , A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral	40
Figura 10.- Fotografías de <i>B. sp</i> de Machupicchu, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani	41
Figura 11.- Fotografías de <i>B. gymnotis</i> , A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.	42
Figura 12.- Fotografías de <i>B. manco inca</i> , A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani	43
Figura 13.- fotografías de <i>B. quellokunka</i> , A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.....	44
Figura 14.- Fotografías de <i>B. tocra</i> . A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.....	45
Figura 15.- fotografías de <i>B. wilakunka</i> , A) Vista lateral, B) vista ventral. Fotografías proporcionadas por José M. Padial.....	46
Figura 16.- Fotografías de <i>B. hanssaueri</i> . A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.	47

Figura 17.- Fotografías de <i>B. zonalis</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.	48
Figura 18.- Fotografías de <i>B. bustamantei</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.	50
Figura 19.- Fotografías de <i>B. abramalagae</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.	51
Figura 20.- Fotografías de <i>B. bakersfield</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.	53
Figura 21.- Fotografías de <i>B. nubilosus</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi.(CalPhotos, 2012)	54
Figura 22.- Fotografías de <i>B. phuyuhampatu</i> , A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi. (CalPhotos, 2012)	55
Figura 23.- Fotografías de <i>B. cophites</i> , A) Vista dorsal, B) <i>B. cophites</i> con la puesta de huevos. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi. (CalPhotos, 2012)	56
Figura 24.- Fotografías de <i>B. sp</i> de Amparaes, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani	57

Lista de Mapas

Mapa 1.- Localidades tipo de las especies descritas del genero Bryophryne	7
Mapa 2.- Mapa que indica la Localidad tipo de las especies usadas los géneros Psychrophrynella, Microkayla y el grupo externo (Oreobates amarakaeri).	12
Mapa 3.- Los círculos de color de Amarillos son del grupo B. flammiventris. Los círculos de color azules son del grupo de B. cophites. Los círculos de color lila son del grupo de B. quellokunka.	59

Lista de tablas

Tabla 1.- Muestra las 14 especies del genero <i>Bryophryne</i> , los autores y los años de descripción.	5
Tabla 2.- Matriz de caracteres y estados de caracteres	26

Lista de Anexos

Anexo 1.- Descripciones originales de las especies del genero <i>Bryophryne</i> ..	69
Anexo 2.- fotografía de <i>B. bustamantei</i> que muestra los caracteres 5, 6, 16, 29, 30, 31, 32,48.	83
Anexo 3.- tipos de piel del Vientre y aplica también al piel de garganta, A) fuertemente areolado, B) areolado, C) débilmente areolado, D) liso. Fuente (Duellman & Lehr, 2009)	83
Anexo 4.- A) las líneas negras muestran los pliegues paravertebrales, y las líneas de color gris son los pliegues dorsolaterales. B) muestra la forma discontinua y continua del pliegue dorsolateral. C) se ve el alcance de los pliegues dorsolaterales, hasta los tubérculos sacrales o inicia desde la mitad del cuerpo. D) las flechas indican el pliegue torácico y la línea gris es el pliegue discoidal completo.....	84
Anexo 5.- Fotografía de <i>B. flammiventris</i> , la flecha de color rojo indica el pliegue supratimpanico, la flecha azul el pliegue postrictal y la flecha verde indica el anillo y membrana timpánica.	84
Anexo 6.- Diferentes tipo de Pliegues occipitales. A) Forma de “W”, B) forma de “X”, C) forma de “V” y D) postocular. (Duellman & Lehr, 2009).....	85
Anexo 7.- Fotografía de <i>B. sp</i> de Machupicchu, la flecha roja indica la posición del pliegue lateral.	85
Anexo 8.- La flecha azul indica las coanas y la flecha roja los procesos dentígenos del vómer (oblicuos). (Duellman & Lehr, 2009)	86
Anexo 9.- grafico que explica, la numeración de dedos en números romanos y las diversas terminologías de las palmas de las manos y pies. (Duellman & Lehr, 2009)	86
Anexo 10.- terminología de los patrones de coloración usados. (Duellman & Lehr, 2009)	87

RESUMEN

En los anfibios, la familia Craugastoridae, la subfamilia Holoandeninae que comprende de 146 especies, distribuidos en 12 géneros. Dentro de ellos, el género *Bryophryne* cuyas especies se distribuyen al lado sur del valle del río Apurímac, en las laderas amazónicas de la cordillera oriental en el departamento de Cusco y Puno. El Género *Bryophryne* contiene 14 especies descritas, de los que no se conocen las sinapomorfias que las agrupen como en la mayoría de las propuestas filogenéticas realizadas con genes codificantes y no codificantes. En esta investigación, se planteó evaluar la monofilia y la evolución de los caracteres morfológicos externos de este género. El Muestreo, recopilación y análisis de datos se realizó entre los meses de enero del 2017 a junio del 2018. Se revisó las colecciones del Museo de Historia Natural Cusco (MHNC) y del Museo de Biodiversidad del Perú (MUBI). Se realizó un análisis cladístico utilizando el método de parsimonia, a través de una matriz con 125 caracteres morfológicos y 25 terminales, incluyendo las 14 especies asignadas actualmente a *Bryophryne*, y como grupo externo a 11 especies distribuidas en los géneros *Oreobates*, *Psychrophrynella* y *Microkayla*. Se utilizó programa TNT para la búsqueda de árboles más parsimoniosos, Los resultados muestran que el género *Bryophryne* presenta tres grupos diferentes cada uno con características singulares. Estos tres grupos son: Grupo de *Bryophryne flammiventris* (*B. flammiventris*, *B. manco inca*, *B. gymnotis* y *B. sp* de Machupicchu), Grupo de *Bryophryne quellokunka* (*B. quellokunka*, *B. wilakunka*, *B. tocra*, *Microkayla chilina*, *M. boettgeri* y *M. chapi*), Grupo de *Bryophryne cophites* (*B. hanssaueri*, *B. zonalis*, *B. abramalagae*, *B. bustamantei*, *B. bakersfield*, *B. cophites*, *B. phuyuhampatu*, *B. nubilosus* y *B. sp* de Amparaes). La inclusión de las tres especies de *Microkayla* dentro del grupo de *B. quellokunka*, sugiere que el género *Bryophryne* según la sistemática actual sería parafilético.

INTRODUCCIÓN

Los anuros son organismos complejos debido a que la mayoría de especies generalmente pasan de una vida acuática (renacuajos) a una terrestre (estado adulto) pasando por una metamorfosis para lograr cumplir su ciclo de vida. La familia Craugastoridae exceptúa esta generalidad ya que no requiere de cuerpos de agua para su reproducción siendo uno de los pocos grupos dentro de los anuros que presentan desarrollo directo (Duellman & Lehr, 2009). Esta familia presenta una amplia diversidad de especies, 821 especies (Frost, 2018), dentro de la cual se encuentra el género *Bryophryne* (Hedges et al., 2008) que hasta el momento cuenta con 14 especies descritas, todas endémicas de la Cordillera oriental de los Andes de los departamentos de Cusco y Puno. El género se distribuye entre los 2350 a 4000 m.s.n.m, su distribución está asociada a ambientes húmedos con bryophitos (Catenazzi, et al, 2017; Chaparro, et al., 2007; Chaparro, Padial, Gutiérrez, & Riva, 2015; De La Riva, Chaparro, Castroviejo-Fisher, & Padial, 2018; Lehr & Catenazzi, 2008, 2009, 2010; Lynch, 1975; Mamani, Catenazzi, Tito, Mallqui, & Chaparro, 2017)

Hedges et al. (2008) modificaron la taxonomía del género *Phrynopus*, a través de un estudio filogenético, proponiendo nuevos géneros como *Bryophryne*, *Hypodactylus*, *Lynchius*, *Oreobates*, y *Psychrophrynella*, dentro de la subfamilia Holoadeninae (Frost, 2018; Padial, Grant, & Frost, 2014); en este cambio los autores consideraron a *Phrynopus cophites* Lynch, 1975 como la especie tipo del género *Bryophryne*, otras especies también fueron trasladadas al género *Bryophryne*, basándose en caracteres morfológicos y distribución geográfica (Hedges et al, 2008). Posteriormente al trabajo de Hedges et al. (2008) se describieron 7 especies nuevas en los subsiguientes años, los cuales fueron considerados dentro del género por compartir caracteres morfológicos similares y en algunos casos mediante relaciones filogenéticas moleculares (Chaparro et al., 2015)

Actualmente el género *Bryophryne* es considerado como un grupo monofilético, que cuenta con un análisis filogenético molecular (De La Riva et al., 2018; Hedges et al., 2008), no obstante, el análisis no contó con todas las especies del género y hasta el momento no se ha realizado ningún análisis con datos morfológicos.

Por tal motivo el presente estudio pretende elaborar un análisis filogenético, basado en caracteres morfológicos externos de las 14 especies descritas para demostrar las relaciones de parentesco de las especies de este género, probar su monofilia y determinar las sinapomorfias de cada entidad.

FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

En el 2008 se propuso el género *Bryophryne* (Hedges et al., 2008) basado en la filogenia molecular que usó secuencias de ADN de genes mitocondriales y nucleares. Como solo se usó los datos moleculares su caracterización carece de datos morfológicos que definan el género.

JUSTIFICACIÓN

La filogenia morfológica del género *Bryophryne* aportará al esclarecimiento de la sistemática del grupo, se esclarecerá la posible monofilia del grupo y las relaciones filogenéticas de parentesco, definiendo las posibles sinapomorfias de cada entidad. Por otro lado los datos obtenidos servirán para conocer la diversidad de especies incluidas dentro del género *Bryophryne* (delimitación de especies), y su contribución a la biogeografía de los Craugastoridae.

OBJETIVOS

a. Objetivo general

- Estudiar la filogenia del género *Bryophryne* a partir de datos morfológicos.

b. Objetivos específicos

- Determinar la monofilia y las relaciones de parentesco de las especies pertenecientes al género *Bryophryne*.
- Identificar las sinapomorfias morfológicas del género *Bryophryne*.
- Determinar las autoapomorfias morfológicas de cada especie del género *Bryophryne*.

CAPITULO I: MARCO TEÓRICO

I.1. Antecedentes

Hedges et al., 2008 .- Analizaron secuencias de ADN de genes mitocondriales y nucleares de 344 especies para estimar sus relaciones. La filogenia molecular a su vez se usó como base para una clasificación revisada del grupo. Las 882 especies descritas se colocaron en un nuevo taxón, Terrarana, y se asignó a cuatro familias, cuatro subfamilias, 24 géneros, 11 subgéneros, 33 series de especies, 56 grupos de especies y 11 subgrupos de especies. Proporcionaron cuentas sistemáticas para todos los taxones por encima del nivel de la especie. Propusieron y nombraron dos familias (Craugastoridae y Strabomantidae), tres subfamilias (Holoadeninae, Phyzelaphryninae y Strabomantinae), seis géneros (*Bryophryne*, *Diasporus*, *Haddadus*, *Isodactylus*, *Lynchius* y *Psychrophrynella*) y dos subgéneros (*Campbellius* y *Schwartzius*). Dentro del género *Bryophryne* incluyeron a *Bryophryne cophites* y *Bryophryne bustamantei* que antes eran del genero *Phrynopus*.

José M. Padial, Grant, & Frost, 2014a .- Prueban hipótesis previas de relaciones filogenéticas para el grupo de la superfamilia *Brachycephaloidea* mediante la combinación de evidencia molecular disponible (secuencias de 22 genes que representan 431 grupos internos y 25 terminales de grupos externos) y realizando un análisis de alineación de árboles bajo el criterio de optimalidad de parsimonia usando el programa POY. . Reconocen tres familias dentro de Brachycephaloidea que actualmente son diagnosticables únicamente por motivos moleculares (Brachycephalidae, Craugastoridae y Eleutherodactylidae), así como por cinco subfamilias (Craugastorinae, Eleutherodactylinae, Holoadeninae, Phyzelaphryninae y Pristimantinae) que corresponden en gran parte a familias y subfamilias anteriores. Sus análisis confirmaron la monofilia de todos los géneros probados, pero encontraron numerosos taxones subgenéricos que no son monofiléticos y modificaron la taxonomía en consecuencia.

De La Riva et al., 2018 .- Sus resultados corroboran la monofilia de las especies en casi todos los casos, excepto en tres y apoyan la monofilia de

todos los géneros de la subfamilia Holoadeninae, aunque la posición de algunos difiere entre los análisis. Dentro de sus análisis usan secuencias de *Bryophryne bustamantei*, *B. wilakunka*, *B. tocra*, *B. bakersfield*, *B. cophites*, *B. quellokunka*, seis especies de las 14 descritas hasta la actualidad. Además, propusieron un nuevo género (*Microkayla*) Para el clado que contiene todas las especies bolivianas anteriormente en *Psychrophrynella* más cuatro especies del sur de Perú. También describieron tres nuevas especies de *Bryophryne* y dos de *Microkayla* de Perú. Sus resultados confirman que los pastizales de la vertiente amazónica de los Andes albergan una gran diversidad de especies con pequeñas distribuciones altitudinales y horizontales que se reemplazan entre sí a lo largo de un eje latitudinal. Estas especies pertenecen a diferentes linajes cuyos parientes más cercanos son especies forestales, a menudo de partes distantes del continente. De acuerdo a los autores, estos patrones sugieren que los ambientes altoandinos fueron colonizados varias veces de forma independiente por especies con ancestros forestales y que irradiaron en una multitud de especies con ecomorfologías notablemente similares.

I.2. Generalidades sobre el género.

I.2.1. Genero *Bryophryne*

Etimología.- El nombre genérico se deriva del griego *bryon* que significa musgo y *phrynos*, que significa sapo. El nombre es femenino en género y se refiere al hábitat común de estas especies.

Especie tipo.- *Phrynopus cophites* Lynch, 1975

Caracteres diagnóstico, De acuerdo a Hedges et al., (2008) .este género se caracteriza por (1) cabeza estrecha, no tan ancha como el cuerpo; (2) membrana timpánica, anillo timpánico, columela y cavum timpánico ausente (3) cresta craneal ausente; (4) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (5) condición "S" del músculo aductor; (6) puntas de dígitos estrechas, redondeadas; arboledas circunferenciales ausentes; falanges terminales en forma de botón; (7) el dedo I es más corto que el dedo II; (8) Dedos de los pies III y V aproximadamente iguales en longitud; (9) tubérculos subarticulares que no se proyectan; (10) dorso finamente areolado; (11) piel del vientre toscamente areolado; (12) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca de 29,3 mm.

La delimitación del género *Bryophryne* se basó en el trabajo realizado por Hedges et al., 2008. Donde obtubieron tres arboles con diferentes números de especies y distintos conjuntos de genes: A.- con 362 especies, 1207 pares de bases alineadas, de los genes 12S y 16S rARN (fig.1); B.- con 216 especies, 2578 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina (fig.2); 3.- con 80 especies, 3709 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina, y genes nucleares (RAG-1 y TYR) (fig.3).

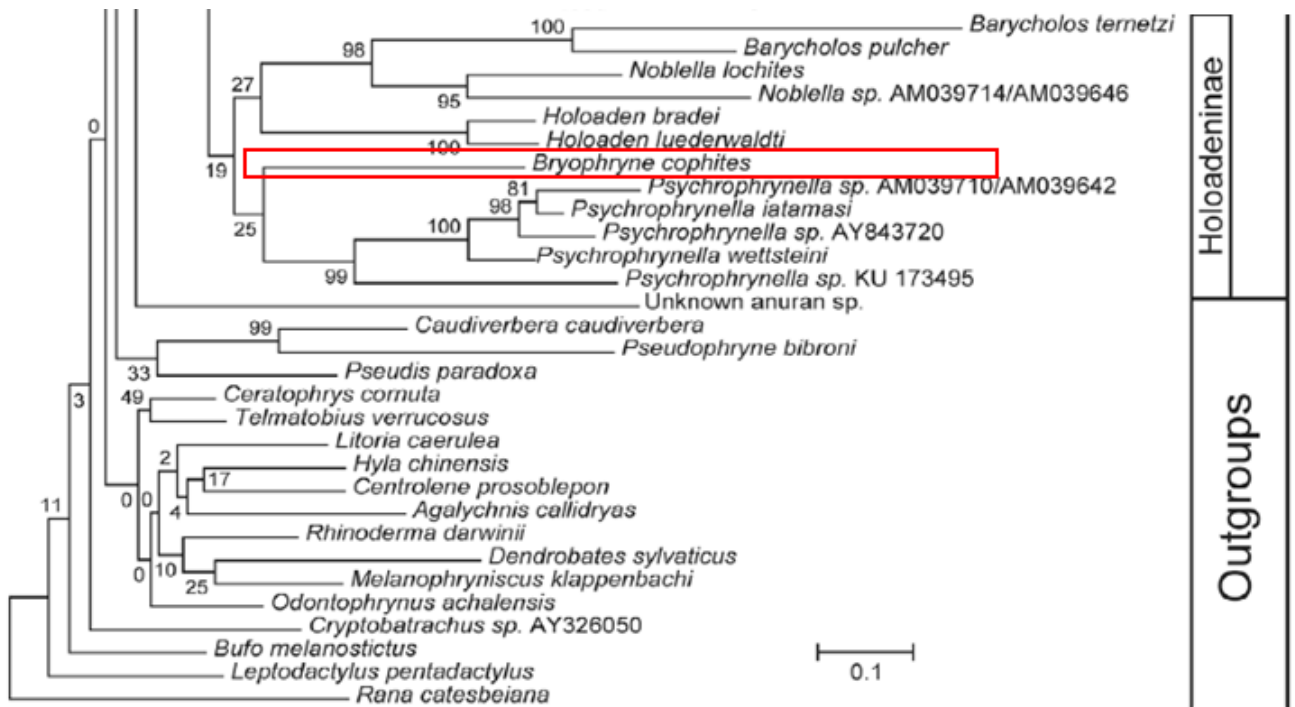


Figura 1- parte del árbol filogenético de 362 especies, 1207 pares de bases alineadas, de los genes 12S y 16S rARN. En cada nodo está en valor de soporte de bootstrap. El cuadro de color rojo muestra la posición de *Bryophryne cophites*. Fuente (Hedges et al., 2008).

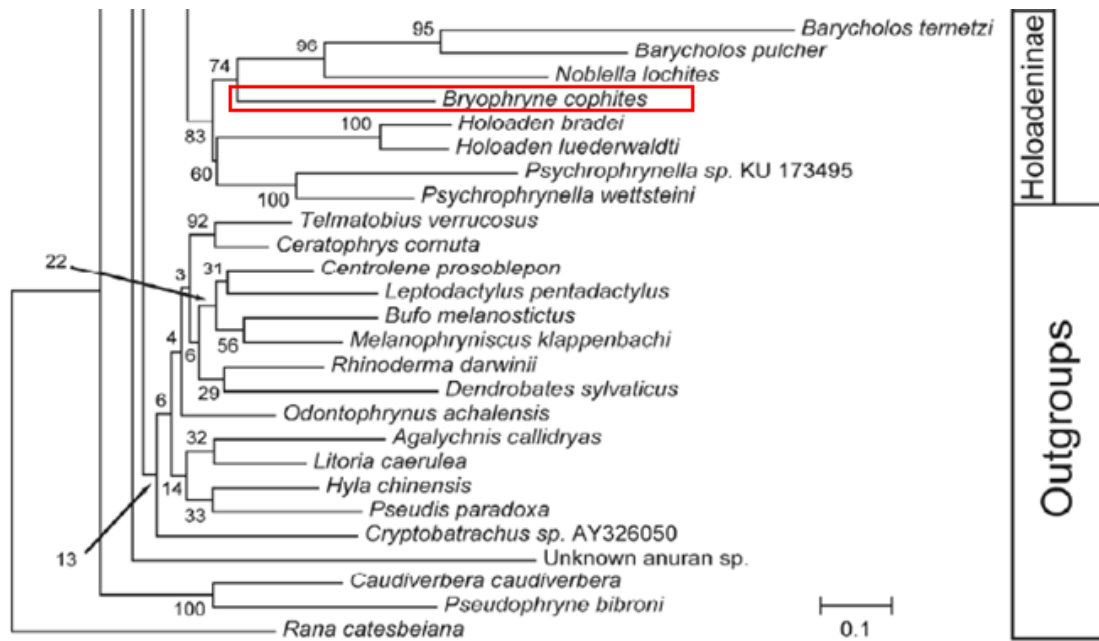


Figura 2.- parte del árbol filogenético de 216 especies, 2578 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina. En cada nodo está en valor de soporte de bootstrap. El cuadro de color rojo muestra la posición de *Bryophryne cophites*. Fuente (Hedges et al., 2008).

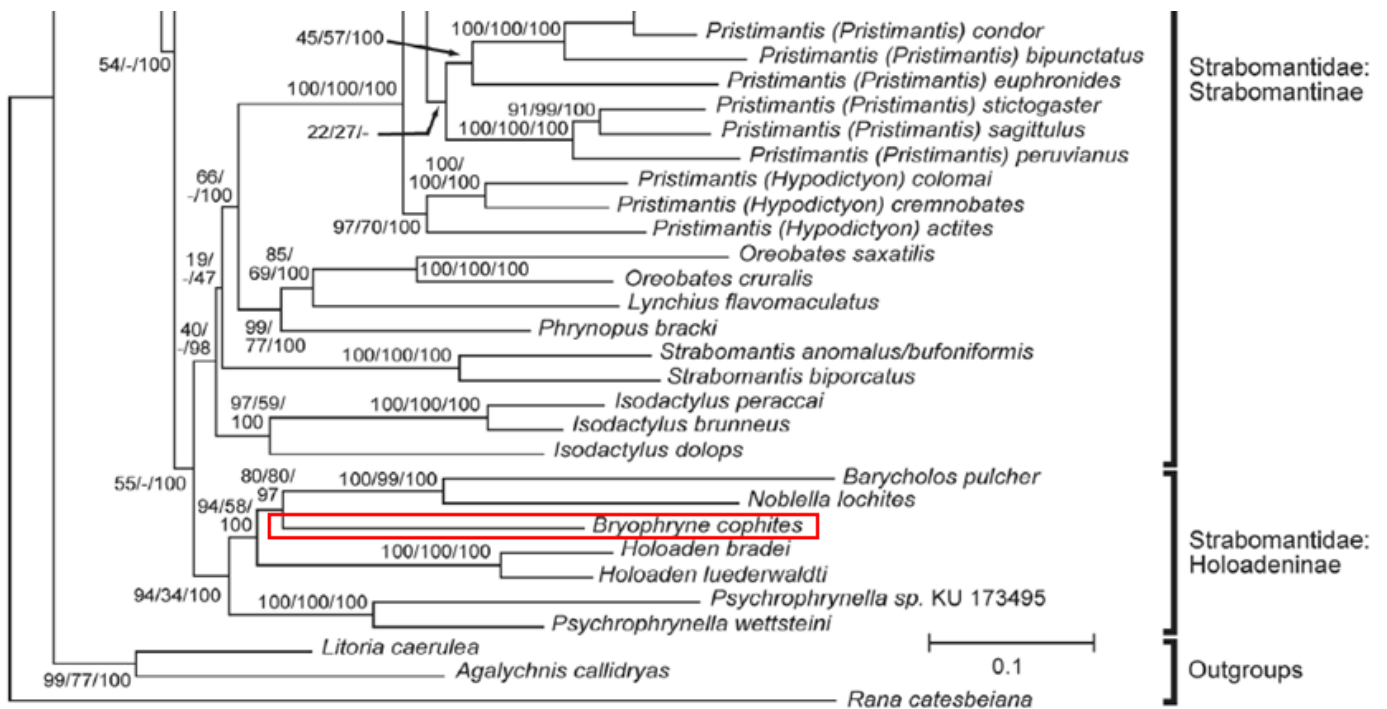


Figura 3.- parte del árbol filogenético de 80 especies, 3709 pares de bases alineadas, de los genes 12S, 16S rARN y tARN valina, y genes nucleares (RAG-1 y TYR). En cada nodo está en valor de probabilidades posteriores (máxima verosimilitud (ML)/ Neighbor joining (NJ)/ bayesiano). El cuadro de color rojo muestra la posición de *Bryophryne cophites*. Fuente (Hedges et al., 2008).

En todos estos árboles la terminal que representa al género *Bryophryne* se encuentra distanciada de los demás géneros hermanos. Lo cual da evidencia de diferenciación a nivel de los genes usados para la filogenia. Esta evidencia se usó para separarlo del género *Phrynopus*. Este acto nomenclatural fue apoyado por Lehr y Catenazzi en el 2009, proponiendo que el valle del río Apurímac es una barrera geográfica que separa al género *Bryophryne* del género *Phrynopus* (separación geográfica).

I.2.2. Especies incluidas en el género

Las especies descritas hasta la actualidad son 14 para el género *Bryophryne* (Frost, 2018), la primera especie descrita fue *B. cophites* por Lynch en el año 1975 y las últimas fueron *B. quellokunka*, *B. tocra*, *B. wilakunka* por De La Riva et al. en el 2018. (Ver tabla 1)

Tabla 1.- Muestra las 14 especies del género *Bryophryne*, los autores y los años de descripción.

N°	Especie	Autores y año
1	<i>Bryophryne mancoinka</i>	Mamani, Catenazzi, et al., 2017
2	<i>Bryophryne abramalagae</i>	Lehr & Catenazzi, 2010
3	<i>Bryophryne bakersfield</i>	Chaparro et al., 2015
4	<i>Bryophryne bustamantei</i>	(Chaparro et al., 2007) **
5	<i>Bryophryne cophites</i>	(Lynch, 1975) **
6	<i>Bryophryne flammiventris</i>	Lehr & Catenazzi, 2010
7	<i>Bryophryne gymnotis</i>	Lehr & Catenazzi, 2009
8	<i>Bryophryne hanssaueri</i>	Lehr & Catenazzi, 2009
9	<i>Bryophryne nubilosus</i>	Lehr & Catenazzi, 2008
10	<i>Bryophryne phuyuhampatu</i>	Catenazzi et al., 2017
11	<i>Bryophryne quellokunka</i>	De La Riva et al., 2018
12	<i>Bryophryne tocra</i>	De La Riva et al., 2018
13	<i>Bryophryne wilakunka</i>	De La Riva et al., 2018
14	<i>Bryophryne zonalis</i>	Lehr & Catenazzi, 2009

** Especies descritas en el género *Phrynopus*

A partir de la separación propuesta por Hedges et al., 2008, el descubrimiento y descripción de especies pertenecientes al género *Bryophryne* aumento significativo hasta la actualidad (ver fig.4).

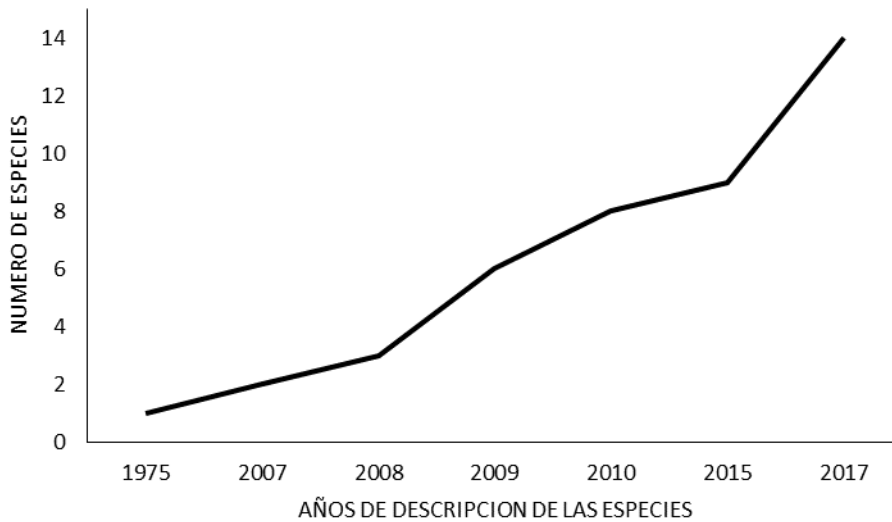
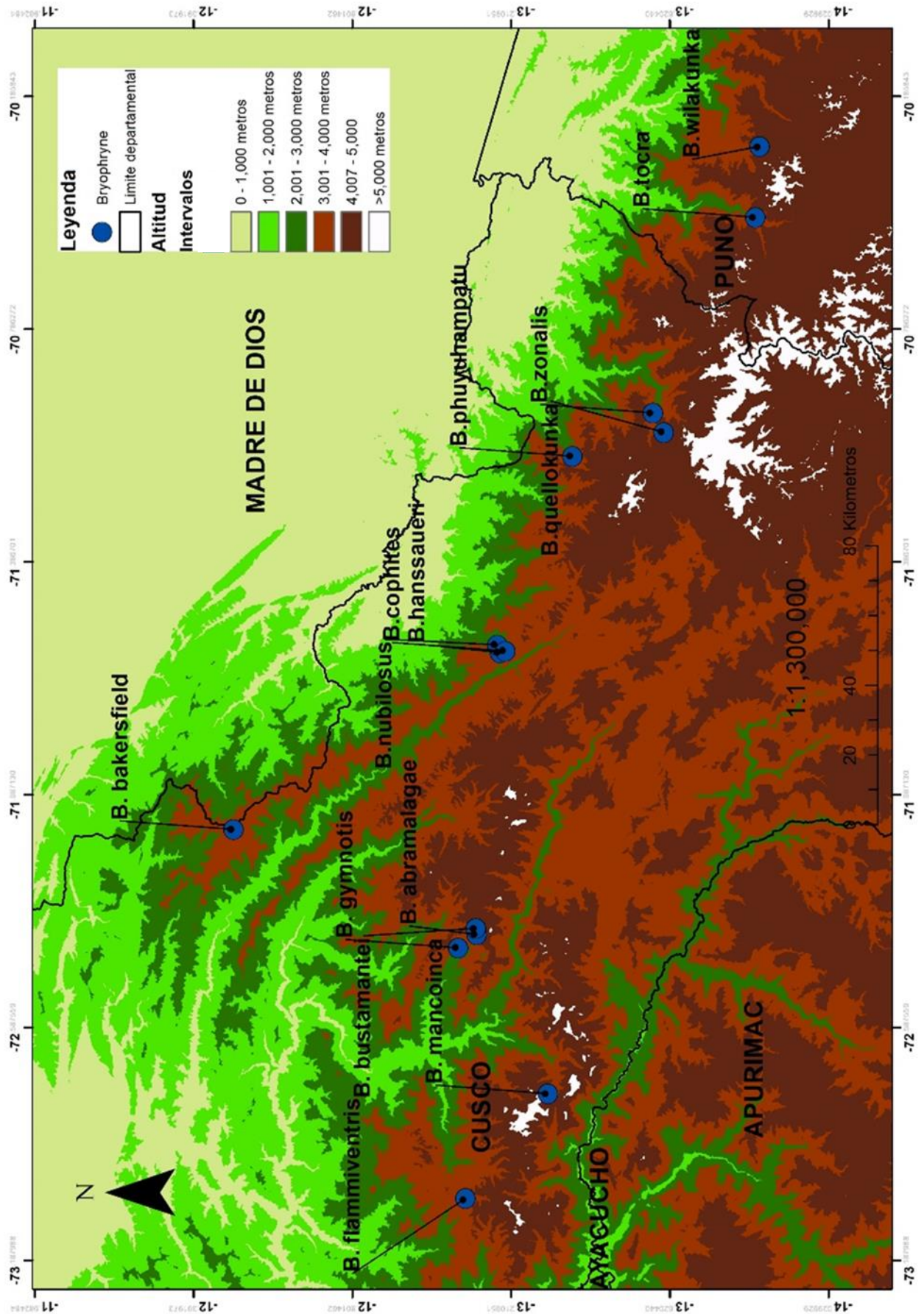


Figura 4.- Curva de descubrimiento que muestra el número acumulado de especies en el tiempo, lo que demuestra el aumento de tasa de crecimiento en los últimos años.

I.2.3. Distribución

El género *Bryophryne* se distribuye hacia el lado sur del valle del río Apurímac (Lehr & Catenazzi, 2009). en las laderas amazónicas de la cordillera oriental en el departamento de Cusco y parte del departamento de Puno, Perú. De 2700 – 4000 m.s.n.m (Catenazzi et al., 2017; Chaparro et al., 2007, 2015; De La Riva et al., 2018; Lehr & Catenazzi, 2008, 2009, 2010; Lynch, 1975; Mamani et al., 2017) (ver Mapa 1)



Mapa 1.- Localidades tipo de las especies descritas del genero Bryophryne. Fuente propia

CAPITULO II: MATERIALES Y MÉTODOS

II.1. Materiales

II.1.1. Material biológico

- Ejemplares depositados en el Museo de Historia Natural Cusco de la Universidad San Antonio Abad del Cusco (MHNC) y del Museo de Biodiversidad del Perú (MUBI).
- Material adicional colectado para fines de esta Tesis.

II.1.2. Materiales y equipos de campo

- Libreta de campo
- Plumón marcador
- Alcohol 96%
- Frascos de vidrio y plástico
- Cámara fotográfica 70D marca Canon
- Lente fotográfico macro 100 mm Canon
- Formol al 10%
- Etiquetas de campo
- Viales
- Tapers herméticos
- Frascos de tapa rosca
- Linterna frontal
- GPS
- Bolsas de plástico de 20x8x2
- Benzocaína al 10%

II.1.3. Materiales y equipos de gabinete

- Microscopio estereoscopio
- Computadora
- Pinzas
- Descripciones originales de las especies.
- Alcohol al 70%
- Vernier o caliper
- Libreta de apuntes
- Lápiz y lapicero

II.1.4. Softwares

- Microsoft Excel 2013.
- TNT—Tree Analysis Using New Technology (Goloboff, Farris, & Nixon, 2008)
- Texpad v8.1.2.
- WinClada v1.00.08.
- Fig Tree v1.4.3.

II.2. Métodos

II.2.1. Revisión Taxonómica

II.2.1.1. Revisión de fuentes bibliográficas

Se realizó una exhaustiva búsqueda de publicaciones y otras referencias bibliográficas disponibles para el género *Bryophryne*. Esta revisión incluyó las descripciones originales, así como todos los trabajos que hacen referencia al género que permitan incorporar sobre la biología de las especies.

De igual modo se recopiló fotos de la base de datos digital <https://calphotos.berkeley.edu/>. Y siguiendo los protocolos de usos se pidió permiso por escrito a los propietarios intelectuales de las fotos.

II.2.1.2. Revisión de colección de museos

La revisión morfológica de caracteres se realizó en base de la colección de anfibios del Museo de Historia Natural Cusco (MHNC) y de la colección del Museo de Biodiversidad del Perú (MUBI), ambos ubicados en la ciudad del Cusco.

II.2.1.3. Métodos de campo

Las especies *Bryophryne abramalagae*, *B. flammiventris* y *B. zonalis*, no fueron encontradas en las colecciones de museos (MHNC Y MUBI). Por lo cual se tuvo que ir a las localidades tipos. Para *B. abramalagae* se viajó del 09 al 14 de enero del 2017 al sector de Abra Malaga, Distrito de Huayopata, Provincia de La convención. Para *B. flammiventris* se realizó un viaje del 07 al 10 de agosto del 2017 al sector de Challcha, Distrito de Vilcabamba, Provincia de la

convención. Y para *B. zonalis* se viajó al sector de Kusillochayoc, Distrito de Marcapata, Provincia de Quispicanchi.

El método de campo usado fue de búsquedas libres (Angulo, Rueda-Almonacid, Rodríguez-Mahecha, & La Marca, 2006), para poder maximizar la eficacia de búsqueda. Para *B. abramalagae* se encontró dos individuos dentro de musgos a 200 metros (13° 07' 21.86"S, 72° 20' 45,74"O) de la colecta del holotipo de la especie. En el caso de *B. flammiventris* se encontró cinco individuos, tres de ellos dentro de musgos y dos debajo de terrones de pasto removido, a 255 metros (13° 05' 43.83"S, 72° 01' 34,57"O) de la colecta del holotipo de la especie. Y para *B. zonalis* se encontró dos individuos debajo de piedras, a 13 metros (13° 34' 38.92"S, 71° 00' 8.15"O) de la colecta del holotipo de la especie.

II.2.2. Metodología de colecta y preservación

Al momento de encontrar a los individuos se procedía a la captura en bolsas de plástico de 20x8x2. Después se les fotografiaba con una cámara digital Canon 70D y lente macro de 100 mm, en vista dorsal, lateral y ventral.

Para la fijación de los individuos se unto benzocaína al 10% para la eutanasia, para luego pasar al taper de formol al 10%, en esta etapa se debe estirar los miembros superiores e inferiores, y cerciorarse que los dedos de las manos y pies estén completamente estirados, en esta cámara pasa 24 horas, para luego ser lavadas en agua para quitar el excedente de formol. Para la preservación de las colectas se puso el individuo fijado en alcohol de 70°(ver Angulo et al., 2006).

II.2.3. Análisis cladísticos del género *Bryophryne*

II.2.3.1. Grupo interno.-

- *Bryophryne mancoinca*
- *Bryophryne abramalagae*
- *Bryophryne bakersfield*
- *Bryophryne bustamantei*
- *Bryophryne cophites*
- *Bryophryne flammiventris*
- *Bryophryne gymnotis*
- *Bryophryne hanssaueri*
- *Bryophryne nubilosus*

- *Bryophryne phuyuhampatu*
- *Bryophryne quellokunka*
- *Bryophryne tocra*
- *Bryophryne wilakunka*
- *Bryophryne zonalis*

II.2.3.2. Grupo externo.-

En el 2018, De la Riva *et al.* Realizaron la filogenia de la subfamilia Holoandeninae. En sus resultados muestran que los géneros *Psychrophrynella* y *Microkayla*, son grupos hermanos de *Bryophryne*. Por tal motivo se usaron estas taxas como grupo externo para la elaboración de la matriz morfológica.

II.2.3.2.1. Genero *Psychrophrynella* (ver mapa 2)

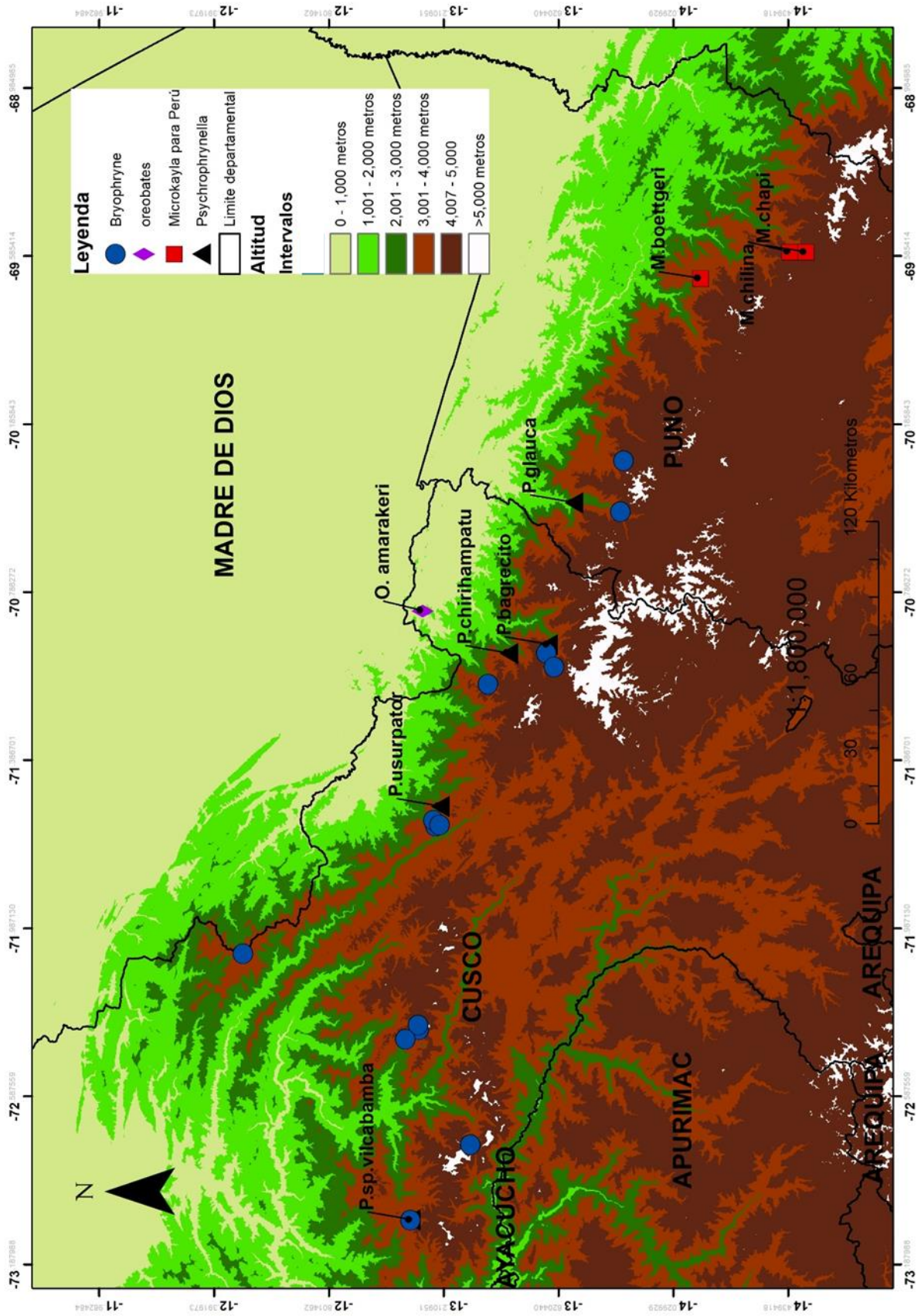
- *Psychrophrynella bagrecito* (Lynch, 1986), Marcapata, Provincia de Marcapata
- *Psychrophrynella chirihamptu* (Catenazzi & Ttito, 2016), Valle Japumato, Provincia de Paucartambo, Departamento Cusco.
- *Psychrophrynella glauca* (Catenazzi & Ttito, 2018), Thiuni, Provincia Carabaya, Departamento Puno, Departamento Cusco.
- *Psychrophrynella usurpator* (De la Riva & Chaparro, 2008), abra Acjanacu, Provincia de Paucartambo, Departamento Cusco.

II.2.3.2.2. Genero *Microkayla* (ver mapa 2)

- *Microkayla boettgeri* Lehr, 2006, se revisó los Paratopotipos MUBI 5363, 5364, 5365.
- *Microkayla chapi* De La Riva *et al.*, 2018, se revisó la serie tipo de esta especie, holotipo MUBI 5326, Paratipos MUBI 5325, 5327, 5330, 5331, 5328, 5329.
- *Microkayla chilina* De La Riva *et al.*, 2018, se revisó la serie tipo de esta especie, holotipo MUBI 5355, Paratipos MUBI 5350, 5351, 5353, 5354.

II.2.3.3. Especie que se usó para enraizar el árbol (ver mapa 2)

La especie que se usó para enraizar el árbol fue la especie *Oreobates amarakaeri* Padial *et al.*, 2012 (Holoandeninae). Se revisó la serie tipo de esta especie, Holotipo MUBI 6975 y Paratipos MUBI 7017, 7049.



Mapa 2.- Mapa que indica la Localidad tipo de las especies usadas los géneros Psychrophrynella, Microkayla y el grupo externo (Oreobates amaraakeri). Fuente propia.

II.2.3.4. Caracteres morfológicos

Para la terminología aplicada en este trabajo se siguió la propuesta por Duellman & Lehr, 2009. Se usó 120 caracteres morfológicos, discriminando en estados de caracteres binarios y multiestado (0-7). A continuación se enumera los caracteres empleados:

0. Piel del dorso
 - 0=piel áspera
 - 1=pustulosa
 - 2=piel áspera a liso
 - 3=verrugosa
1. Tubérculos en el dorso
 - 0=ausente
 - 1=presente
2. Tamaño de los tubérculos del dorso
 - 0=pequeños
 - 1=medianos
 - 2=pequeño y mediano
3. Densidad de los tubérculos del dorso
 - 0=escaso
 - 1=moderado
 - 2=abundantes
4. Localización de los tubérculos del dorso
 - 0= todo el dorso
 - 1= mitad del dorso
 - 2=parte final del cuerpo
5. Tubérculos en la parte sacral (ver anexo 1)
 - 0=ausente
 - 1= presente
6. Condición de los tubérculos en la parte sacral (ver anexo 1)
 - 0=definidos
 - 1= prominentes
7. Tubérculos en las piernas

0=ausente

1=presente

8. Tamaños de los tubérculos en las piernas

0=pequeños

1=medianos

9. Densidad de los tubérculos en las piernas

0= escaso

1=moderado

10. Piel del vientre (ver anexo 2)

0=débilmente areolado

1=areolado

2=liso

3= fuertemente areolado

11. Piel de la garganta (ver anexo 2)

0=liso

1=areolado

2=débilmente areolado

12. Proporción de la parte areolada de la garganta

0=1/2

1=2/3

2= todo

3=1/3

13. Pliegue paravertebral (ver anexo 3)

0=ausente

1=presente

14. Forma del pliegue paravertebral

0=continuo

1=discontinuo

15. Condición del pliegue paravertebral

0=difuso

1=definido

16. Pliegue del medio del dorso (ver anexo 1)

0=ausente

1=presente

17. Forma del pliegue del medio del dorso
 - 0=continuo
 - 1=discontinuo
18. Condición del pliegue del medio del dorso
 - 0=difuso
 - 1=definido
19. Pliegue supratimpanico (ver anexo 4)
 - 0=ausente
 - 1=presente
 - 2=tubérculos
20. Condición del pliegue supratimpanico
 - 0=difuso
 - 1=definido
21. Pliegue occipital (ver anexo 5)
 - 0=ausente
 - 1=presente
22. Forma del pliegue occipital (ver anexo 5)
 - 0=forma de V
 - 1=postocular
 - 2=forma de X
 - 3=forma W
23. Condición del pliegue occipital (ver anexo 5)
 - 0=difuso
 - 1=definido
24. Pliegue discoidal (ver anexo 3)
 - 0=ausente
 - 1=presente
25. Forma del pliegue discoidal (ver anexo 3)
 - 0=solo las partes laterales
 - 1=completo
26. Condición del pliegue discoidal
 - 0=difuso
 - 1=definido
27. Pliegue torácico (ver anexo 3)

- 0=ausente
- 1=presente
- 28. Condición de pliegue torácico
 - 0=difuso
 - 1=definido
 - 2=prominente
- 29. Pliegue dorsolateral (ver anexo 1 y 3)
 - 0=ausente
 - 1=presente
- 30. Condición del pliegue dorsolateral (ver anexo 1)
 - 0=difuso
 - 1=definido
 - 2=prominente
- 31. Forma pliegue dorsolateral (ver anexo 1 y 3)
 - 0=discontinuos
 - 1=continuos
- 32. Alcance del pliegue dorsolateral (ver anexo 1 y 3)
 - 0=hasta los tubérculos en la parte del sacro
 - 1=hasta detrás los tubérculos en la parte del sacro
 - 2=mitad de cuerpo
 - 3= solo la parte anterior
 - 4=se unen en la cloaca
- 33. Pliegue lateral (ver anexo 6)
 - 0=ausente
 - 1=presente
- 34. Forma del pliegue lateral
 - 0=discontinuos
 - 1=continuos
- 35. Condición del pliegue lateral
 - 0=difuso
 - 1=definido
 - 2= línea de largos verrugas
- 36. Alcance del pliegue lateral
 - 0=hasta la altura del brazo

- 1= cerca de la pierna
2=mitad del cuerpo
37. Pliegue postrictal (ver anexo 4)
0=ausente
1=presente
38. Condición del pliegue postrictal
0=difuso
1=definido
2=prominente
39. Tubérculos postrictales
0=ausente
1=presente
40. Condición de los tubérculos postrictales
0=difuso
1=definido
41. Anillo timpánico (ver anexo 4)
0=ausente
1=presente
42. Condición del anillo timpánico
0=ligeramente perceptible
1=definido
2=debajo de la piel
3=solo visible la parte anteroventral
43. Membrana timpánica (ver anexo 4)
0=ausente
1=Presente
44. Condición de la membrana timpánica
0=no diferenciado
1=definido
45. Forma de la nariz vista dorsal
0=no redondeado
1=redondeado
46. Forma de la nariz vista lateral
0=no redondeado

- 1=redondeado
47. Tubérculos en los párpados (ver anexo 1)
- 0=ausente
- 1=Presente
48. Condición de los tubérculos en los párpados
- 0=un tubérculo
- 1= dos tubérculos
- 2= muchos y pequeños
49. Ancho del párpado más corto que la distancia interorbital (OID)
- 0=falso
- 1=verdadero
50. Crestas craneales
- 0=ausente
- 1=presente
51. Procesos dentígenos de vómer (ver anexo 7)
- 0=ausente
- 1=presente
52. Forma de procesos dentígenos de vómer (ver anexo 7)
- 0=oblicuo
- 1=redondeado
- 2=triángulo
53. Dedo de la mano I..... que el dedo II (ver anexo 8)
- 0= más corto
- 1= igual que
- 2=más largo
54. Punta de los dedos de la mano (ver anexo 8)
- 0=redondeado
- 1=ligeramente en punta
- 2=redondas alargadas
55. Fleclos laterales en los dedos de las manos (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
56. Condición de los pliegues laterales en los dedos de las manos
- 0=ligeramente perceptible

- 1=definido
57. Tubérculos en la región ulnar (antebrazo) (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
- 2=tubérculos colisionados que forman una cresta
58. Tubérculos en la región tarsal (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
59. Tubérculos en el talón (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
60. Condición de los tubérculos del talón
- 0=pequeños
- 1= 1 tubérculo
- 2= 2 tubérculos
61. Tubérculo tarsal alargado en forma de pliegue (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
62. Tubérculos supernumerarios en la palma del pie (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
63. Condición de los tubérculos supernumerarios en la palma del pie (ver anexo 8)
- 0=indistintos
- 1= definidos
64. Dos tubérculos metatarsales (ver anexo 8)
- 0=ausente
- 1=presente
65. Forma del tubérculo metatarsal interno (ver anexo 8)
- 0= no ovoide
- 1=ovoide
66. Forma del tubérculo metatarsal externo (ver anexo 8)
- 0=no redondeado
- 1=redondeado

67. Tubérculo metatarsal interno es más largo que el tubérculo metatarsal externo
0=no
1=si
68. Proporción del tubérculo metatarsal interno con respecto al tubérculo metatarsal externo
0=l ligeramente más grande que el externo
1=doble de tamaño
2=1.3, 1.5 veces el tamaño del externo
3=igual
4=más de doble
69. Dedos del pie con pliegues laterales (ver anexo 8)
0=no
1=si
70. Condición de los pliegues laterales de los dedos de los pies (ver anexo 8)
0=ligeramente perceptible
1=definido
71. Membranas interdigitales en los dedos de los pies (ver anexo 8)
0=no
1=si
72. Dedo del pie V es..... que el dedo III (ver anexo 8)
0=igual
1= más corto
2= más largo
73. Punta de los dedos del pie (ver anexo 8)
0=redondeado
1=ligeramente puntiaguda
2=redondas alargadas
74. Callos nupciales
0=ausente
1=presente
75. Hendiduras vocales
0=ausente

- 1=presente
76. Saco vocal
0=ausente
1=presente
77. Patrón de coloración de los labios (ver anexo 9)
0= sin coloración
1=labio blanco
2= labial bars
3=labio oscuro
78. Banda supra timpánica (ver anexo 9)
0=ausente
1=presente
79. Condición de la banda supra timpánica
0=lineal
1= triangular
80. Banda en la parte cantal (ver anexo 9)
0=ausente
1=presente
2=débilmente definido
81. Barra interorbital (ver anexo 9)
0=ausente
1=presente
82. Mancha interorbital (ver anexo 9)
0=ausente
1=presente
83. Línea torácica
0=ausente
1=presente
84. Línea media ventral
0=ausente
1=presente
85. Línea media ventral
0=difusa
1=definido

86. Línea vertebral
0=ausente
1=conspicuo
2=línea definida
87. Línea transversal en el envés de los muslos
0=ausente
1=presente
88. Alcance de la línea transversal en el envés muslos
0=hasta la base de los dedos
1=hasta detrás de la rodilla
2=hasta el talón
89. Coloración en las ingles
0=sin
1=con
90. Color de ingles
0=amarillo
1=anaranjado
2=amarillo con bordes negros
3= rojiza
91. Coloración en la parte posterior del muslo
0=sin
1=con
92. Color del aparte posterior del muslo
0=amarillo con bordes negros
1=anaranjado
93. Coloración en la axila
0=sin
1=con
94. Color en la axila
0=anaranjado
1=amarillo
2=amarillo con bordes negros
3=rojiza
95. Manchas en la cabeza

- 0=ausente
- 1=triangulo invertido
- 2= mancha en la parte distal de la cabeza
- 96. Coloración en el dorso
 - 0=marrón rojizo
 - 1=marrón oscuro y/o claro
 - 2=Amarillento
 - 3=marrón verdoso
- 97. Patrón de coloración en brazos
 - 0=sin patrón alguno
 - 1= barras
- 98. Patrón de coloración en piernas
 - 0=sin patrón alguno
 - 1=barras hasta los pies
- 99. Manchas en el dorso
 - 0=ausente
 - 1=presente
- 100. Condición de las manchas en el dorso
 - 0=pequeñas
 - 1=medianas
 - 2=grandes
- 101. Manchas en el vientre
 - 0=sin
 - 1=con
- 102. Tamaño de las manchas en vientre
 - 0=diminutos
 - 1=pequeños
 - 2=medianos
 - 3=grandes
- 103. Cantidad de manchas en el vientre
 - 0=escasas
 - 1=moderado
 - 2=abundantes
 - 3=solo una

104. Lugar de las manchas
- 0= parte baja del vientre
 - 1=casi hasta la altura de los brazos
 - 2=en las partes distales del vientre
 - 3= toda la vista ventral
 - 4=en el pecho
105. Color del vientre
- 0=gris oscuro
 - 1=crema
 - 2=gris claro
 - 3= marrón
 - 4=marrón oscuro
 - 5=rojizo
 - 6=gris azulado
 - 7=amarillo
106. Manchas en la garganta
- 0=sin
 - 1=con
107. Tamaño de las manchas
- 0=diminutos
 - 1=pequeños
 - 2=medianos
 - 3=grandes
108. Coloración de la garganta
- 0=sin
 - 1=con
109. Color de la garganta
- 0=anaranjado
 - 1=anaranjado amarillento
 - 2= rojizo
 - 3=marrón
110. Tubérculos en los flancos
- 0=sin
 - 1=con

111. Tamaño de los tubérculos de los flancos
0=pequeños
1=medianos
112. Cantidad tubérculos en los flancos
0=escasas
1=moderado
2=abundantes
113. Coloración en flancos
0=diferente color que el dorso
1= mismo color que el dorso
2=Manchas irregulares
3= misma coloración que el vientre
114. Patrón de coloración de los ojos
0=un solo color
1=con una banda media de diferente color
2=dos colores en proporción de 1/2
3=1/3de un color y resto de otro
115. Color de ojos
0=bronce pálido
1=azul metálico
2=amarillento metálico
3=la mitad superior cobre pálido y la otra marrón
4= amarillo oro
5=la mitad superior oro pálido y la otra marrón
6= azul grisáceo, con banda medial cobre
7= 1/3 superior azul metálico, 2/3 restantes marrón
8=marrón
116. Tamaño de coanas
0=grandes
1=pequeñas
117. Posición de las coanas (ver anexo 7)
0=no ocultas por la plataforma palatina del maxilas
1= ocultas por la plataforma palatina del maxilas
118. Mancha cloacal

0=ausente

1=presente

119. Manchas oscuras al inicio de las piernas

0=ausente

1=presente

120. Parte cloacal en punta

0=no

1=si

Matriz de caracteres y estados de caracteres

Los datos morfológicos son reportados en la tabla 2, los caracteres inaplicables son mostrados con guion (-) y caracteres no codificados son mostrados con un signo de interrogación (?). Los polimorfismos están codificados entre corchetes [].

Tabla 2.- Matriz de caracteres y estados de caracteres..

Especies/caracter	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>B.cophites</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	3	1	2	[01]	0	0
<i>B.bustamantei</i>	0	1	0	1	[12]	1	0	1	1	[01]	3	1	1	0	-	-
<i>B.abramalagae</i>	0	1	[01]	1	0	1	0	1	[01]	[01]	3	1	0	1	1	[01]
<i>B.gymnotis</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	2	0	-	0	-	-
<i>B.hanssaueri</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	[01]	[01]	1	2	3	0	-	-
<i>B.nubilosus</i>	0	1	[01]	1	0	1	0	1	[01]	[01]	0	2	3	0	-	-
<i>B.flammiventris</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	1	0	-	-
<i>B.zonalis</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	-	-
<i>B.phuyuhampatu</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	-	0	-	-
<i>B.quellokunka</i>	[01]	1	1	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	-	-
<i>B.tocra</i>	1	1	1	2	0	1	0	1	1	1	3	1	1	0	-	-
<i>B.wilakunka</i>	[01]	1	1	2	0	1	0	1	0	[01]	0	2	3	0	-	-
<i>B.mancoince</i>	0	1	[01]	1	0	1	0	1	1	1	2	0	-	0	-	-
<i>B.bakersfield</i>	0	1	[01]	1	0	1	0	1	[01]	1	3	1	2	1	0	[01]
<i>B.sp machupicchu</i>	0	1	[01]	1	0	1	0	1	[01]	0	0	0	-	0	-	-
<i>B.sp amaparaes</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	3	1	2	[01]	0	0
<i>P.usurpator</i>	2	1	0	0	2	0	-	1	0	0	2	0	-	0	-	-
<i>P.chirihampatu</i>	2	1	0	0	2	0	-	1	0	0	2	0	-	0	-	-
<i>P.bagrecito</i>	2	1	0	0	2	0	-	1	0	0	0	0	-	0	-	-
<i>P.glauca</i>	2	1	0	-	-	0	-	[01]	0	0	2	0	-	0	-	-
<i>P.sp vilcabamba</i>	2	1	0	0	2	1	1	1	[01]	1	2	0	-	1	1	1
<i>M.chapi</i>	1	1	[01]	[01]	0	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1
<i>M.chilina</i>	1	1	[01]	2	0	1	0	1	1	1	3	1	2	1	1	[01]

Carácter inaplicables (-), Carácter no codificado (?), Polimorfismos []

<i>M.boettgeri</i>	1	1	[01]	[12]	0	0	-	1	[01]	1	3	1	2	1	1	0
<i>O.amarakaeri</i>	3	1	1	2	0	0	-	1	1	1	2	0	-	0	-	-
Especies/caracter	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
<i>B.cophites</i>	0	-	-	2	-	1	0	0	0	-	-	1	1	1	1	1
<i>B.bustamantei</i>	1	0	1	1	0	0	-	-	0	-	-	1	1	1	2	1
<i>B.abramalagae</i>	1	0	1	1	0	[01]	2	[01]	0	-	-	1	1	1	2	0
<i>B.gymnotis</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	1	0
<i>B.hanssaueri</i>	0	-	-	1	0	0	-	-	0	-	-	1	1	1	1	0
<i>B.nubilosus</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	0	-	-	1	0	1	2	1
<i>B.flammiventris</i>	0	-	-	1	1	0	-	-	1	0	1	1	2	1	0	0
<i>B.zonalis</i>	1	0	1	1	0	0	-	-	0	-	-	1	1	1	1	0
<i>B.phuyuhampatu</i>	[01]	0	0	1	0	1	0	[01]	0	-	-	1	0	1	1	0
<i>B.quellokunka</i>	0	-	-	[02]	-	0	-	-	0	-	-	1	[01]	1	1	0
<i>B.tocra</i>	0	-	-	1	0	0	-	-	0	-	-	1	1	1	1	0
<i>B.wilakunka</i>	0	-	-	1	0	0	-	-	0	-	-	1	1	0	-	-
<i>B.mancoince</i>	1	0	[01]	1	1	1	1	[01]	1	0	0	1	2	1	1	0
<i>B.bakersfield</i>	0	-	-	1	1	1	1	[01]	0	-	-	1	2	1	2	1
<i>B.sp machupicchu</i>	[01]	0	0	1	1	0	-	-	1	0	1	1	2	1	1	0
<i>B.sp amaparaes</i>	0	-	-	2	-	1	0	0	0	-	-	1	1	1	1	0
<i>P.usurpator</i>	1	0	0	1	0	0	-	-	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>P.chirihampatu</i>	1	1	[01]	1	0	[01]	2	0	1	0	1	1	1	1	0	1
<i>P.bagrecito</i>	0	-	-	1	0	0	-	-	1	0	1	1	[01]	1	0	1
<i>P.glauca</i>	0	-	-	1	0	0	-	-	1	0	1	1	[01]	1	0	1
<i>P.sp vilcabamba</i>	1	1	[01]	1	0	1	1	[01]	1	0	1	1	0	1	1	0
<i>M.chapi</i>	1	1	[01]	1	1	1	1	1	0	-	-	1	1	1	0	0
<i>M.chilina</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	0	-	-	1	0	1	0	0
<i>M.boettgeri</i>	0	-	-	1	1	0	-	-	0	-	-	1	0	1	0	0
<i>O.amarakaeri</i>	1	0	0	0	-	1	3	1	1	1	1	0	-	0	-	-
Especies/caracter	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
<i>B.cophites</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	-	0	-	0	-	1	1	[01]
<i>B.bustamantei</i>	[01]	0	-	-	-	1	1	-	-	0	-	0	-	1	1	0
<i>B.abramalagae</i>	[01]	0	-	-	-	1	1	-	-	0	-	0	-	1	1	0
<i>B.gymnotis</i>	2	1	1	[01]	1	1	0	-	-	1	1	1	1	1	1	0
<i>B.hanssaueri</i>	0	0	-	-	-	0	-	1	1	0	-	0	-	1	1	1
<i>B.nubilosus</i>	0	0	-	-	-	1	2	-	-	0	-	0	-	1	1	1
<i>B.flammiventris</i>	[02]	1	1	[01]	2	0	-	1	1	1	0	1	1	1	1	0
<i>B.zonalis</i>	0	0	-	-	-	1	1	0	-	0	-	0	-	1	1	[01]
<i>B.phuyuhampatu</i>	0	0	-	-	-	1	0	0	-	0	-	0	-	1	1	1
<i>B.quellokunka</i>	0	0	-	-	-	0	-	1	0	1	0	1	0	1	1	0
<i>B.tocra</i>	0	0	-	-	-	0	-	1	0	1	1	1	1	1	1	[01]
<i>B.wilakunka</i>	-	0	-	-	-	0	-	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>B.mancoince</i>	0	1	1	[01]	2	1	[01]	-	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>B.bakersfield</i>	1	0	-	-	-	0	-	1	0	0	-	0	-	1	1	1
<i>B.sp machupicchu</i>	0	1	1	[12]	1	1	1	-	-	1	1	1	1	1	1	1
<i>B.sp amaparaes</i>	0	1	0	0	0	1	[01]	0	-	0	-	0	-	1	1	[01]

Carácter inaplicables (-), Carácter no codificado (?), Polimorfismos []

<i>P.usurpator</i>	3	1	1	0	2	1	1	0	-	1	2	1	0	1	1	0
<i>P.chirihampatu</i>	3	1	1	1	2	1	1	0	-	1	2	1	0	1	1	0
<i>P.bagrecito</i>	3	1	1	1	2	1	1	0	-	1	2	1	0	1	1	0
<i>P.glauca</i>	3	1	1	1	2	1	-	0	-	1	3	1	0	1	1	0
<i>P.sp vilcabamba</i>	3	1	1	1	1	1	1	0	-	1	2	1	0	1	1	1
<i>M.chapi</i>	4	1	[01]	1	1	1	1	-	-	1	3	1	1	1	1	1
<i>M.chilina</i>	4	1	[01]	1	1	0	-	1	0	1	3	1	1	1	1	1
<i>M.boettgeri</i>	4	1	[01]	[12]	1	1	1	0	-	1	3	1	1	1	1	1
<i>O.amarakaeri</i>	-	0	-	-	-	0	-	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Especies/caracter	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
<i>B.cophites</i>	[02]	1	0	0	-	0	0	0	-	2	0	1	0	0	1	0
<i>B.bustamantei</i>	-	1	0	0	-	1	0	1	0	2	1	1	[12]	0	1	0
<i>B.abramalagae</i>	[01]	1	0	0	-	1	0	1	0	2	1	1	[12]	0	1	0
<i>B.gymnotis</i>	-	1	0	1	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0
<i>B.hanssaueri</i>	[01]	1	0	0	-	0	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0
<i>B.nubilosus</i>	[01]	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	0	0	0	1	0
<i>B.flammiventris</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	-	0	0	1	[01]	0	1	0
<i>B.zonalis</i>	0	1	0	0	-	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	0
<i>B.phuyuhampatu</i>	[01]	1	0	0	-	0	0	0	-	1	1	1	0	0	1	0
<i>B.quellokunka</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	-	1	0	0	-	0	1	0
<i>B.tocra</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	-	1	1	0	-	0	1	0
<i>B.wilakunka</i>	2	0	0	0	-	1	0	0	-	2	1	0	-	0	1	0
<i>B.manco inca</i>	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>B.bakersfield</i>	2	1	0	0	-	[01]	0	0	-	0	0	1	[12]	0	1	0
<i>B.sp machupicchu</i>	2	1	0	1	1	0	0	0	-	2	1	1	0	0	1	0
<i>B.sp amaparaes</i>	[02]	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	1	0	0	1	0
<i>P.usurpator</i>	-	1	0	0	-	[01]	0	0	-	0	0	0	-	1	1	0
<i>P.chirihampatu</i>	-	1	0	0	-	0	1	0	-	0	0	0	-	1	0	-
<i>P.bagrecito</i>	-	1	0	0	-	0	1	0	-	0	0	0	-	1	0	-
<i>P.glauca</i>	-	1	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-	1	0	-
<i>P.sp vilcabamba</i>	0	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	1	0	1	1	0
<i>M.chapi</i>	[01]	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	1	0	0	1	1
<i>M.chilina</i>	2	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	1	0	0	1	1
<i>M.boettgeri</i>	2	1	0	0	-	0	0	0	-	2	1	1	0	0	1	1
<i>O.amarakaeri</i>	2	1	0	1	2	2	2	0	-	1	0	0	-	0	1	1
Especies/caracter	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79
<i>B.cophites</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	0	0	1	0	0	[02]	0	-
<i>B.bustamantei</i>	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>B.abramalagae</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	[12]	0	-
<i>B.gymnotis</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	2	[01]	0
<i>B.hanssaueri</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>B.nubilosus</i>	1	1	1	1	0	0	-	0	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>B.flammiventris</i>	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0	1	1	[02]	0	-
<i>B.zonalis</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	[03]	1	0
<i>B.phuyuhampatu</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	0	1	0	0	0	2	1	0

Carácter inaplicables (-), Carácter no codificado (?), Polimorfismos []

<i>B.quellokunka</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	1	0	0	1	1	[02]	1	0
<i>B.tocra</i>	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	1	[23]	1	0
<i>B.wilakunka</i>	1	1	1	1	0	0	-	0	0	0	0	1	?	3	1	0
<i>B.mancoince</i>	1	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0
<i>B.bakersfield</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	[01]	0	0	1	1	[01]	[01]	0
<i>B.sp machupicchu</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	[23]	1	0
<i>B.sp amaparaes</i>	1	1	1	1	2	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	-
<i>P.usurpator</i>	1	1	0	0	3	0	-	0	1	1	0	1	1	2	1	1
<i>P.chirihampatu</i>	1	1	1	1	2	0	-	0	1	1	0	1	1	2	1	1
<i>P.bagrecito</i>	1	1	0	0	3	0	-	0	1	1	0	1	1	2	1	1
<i>P.glauca</i>	1	1	0	0	3	0	-	0	[01]	1	0	1	1	2	1	1
<i>P.sp vilcabamba</i>	1	1	0	1	2	1	0	0	[01]	0	0	1	1	2	1	1
<i>M.chapi</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	[01]	0	0	1	1	[03]	[01]	0
<i>M.chilina</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	[01]	0	0	1	1	[03]	0	-
<i>M.boettgeri</i>	1	1	0	1	0	0	-	0	[01]	0	0	1	1	[03]	0	-
<i>O.amarakaeri</i>	1	1	0	0	3	0	-	0	2	2	0	1	0	2	0	-
Especies/caracter	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
<i>B.cophites</i>	1	0	0	1	[01]	1	[01]	[01]	0	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.bustamantei</i>	2	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	0	-	0	-	0
<i>B.abramalagae</i>	[12]	0	0	0	0	-	0	0	-	1	0	0	-	0	-	[01]
<i>B.gymnotis</i>	2	0	0	0	[01]	1	1	[01]	1	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.hanssaueri</i>	1	0	0	[01]	0	-	[01]	[01]	1	1	[01]	0	-	1	0	[01]
<i>B.nubilosus</i>	1	0	[01]	0	0	-	0	0	-	[01]	1	0	-	0	-	1
<i>B.flammiventris</i>	1	0	1	0	0	-	0	[01]	1	1	[01]	0	-	[01]	1	0
<i>B.zonalis</i>	1	0	[01]	0	1	0	[01]	0	-	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.phuyuhampatu</i>	1	1	0	[01]	[01]	1	[01]	0	-	0	-	0	-	0	-	1
<i>B.quellokunka</i>	1	0	0	0	0	-	0	0	-	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.tocra</i>	2	0	0	0	0	-	0	0	-	1	2	1	0	1	2	0
<i>B.wilakunka</i>	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	3	0	-	1	3	0
<i>B.mancoince</i>	1	0	0	0	0	-	2	1	1	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.bakersfield</i>	1	0	0	[01]	[01]	1	[01]	0	-	1	0	0	-	0	-	[02]
<i>B.sp machupicchu</i>	1	0	[01]	0	0	-	1	1	0	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>B.sp amaparaes</i>	1	0	0	1	[01]	1	[01]	[01]	0	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>P.usurpator</i>	1	1	0	0	0	-	[01]	[01]	1	0	-	0	-	0	-	1
<i>P.chirihampatu</i>	1	1	0	0	[01]	0	[01]	[01]	1	0	-	0	-	0	-	[01]
<i>P.bagrecito</i>	1	1	0	0	0	-	1	[01]	1	0	-	0	-	0	-	1
<i>P.glauca</i>	1	1	0	0	[01]	0	[01]	0	-	0	-	0	-	0	-	1
<i>P.sp vilcabamba</i>	1	1	[01]	0	[01]	0	0	[01]	1	0	-	0	-	0	-	0
<i>M.chapi</i>	0	0	0	0	[01]	0	0	1	2	1	[13]	0	-	1	[03]	0
<i>M.chilina</i>	0	0	0	0	0	-	0	0	-	1	1	0	-	1	0	0
<i>M.boettgeri</i>	1	0	[01]	0	0	-	0	0	-	1	1	0	-	1	0	[02]
<i>O.amarakaeri</i>	0	0	1	0	0	-	0	0	-	1	1	1	1	1	0	1
Especies/caracter	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111
<i>B.cophites</i>	0	0	0	0	-	0	-	-	-	0	0	-	[01]	0	1	[01]
<i>B.bustamantei</i>	1	0	0	0	-	1	[01]	0	0	1	0	-	1	1	1	0

Carácter inaplicables (-), Carácter no codificado (?), Polimorfismos []

<i>B.abramalagae</i>	[12]	0	0	0	-	[01]	[012]	[01]	[01]	[12]	0	-	1	1	1	1
<i>B.gymnotis</i>	1	0	0	1	0	1	[12]	1	[12]	3	1	[01]	0	-	1	0
<i>B.hanssaueri</i>	[01]	0	0	[01]	[01]	1	[12]	1	1	[12]	0	-	1	1	0	-
<i>B.nubilosus</i>	[01]	0	0	1	[01]	1	[01]	2	3	3	1	0	0	-	1	0
<i>B.flammiventris</i>	0	0	0	[01]	1	1	[23]	1	3	4	1	[23]	0	-	1	0
<i>B.zonalis</i>	[12]	0	0	[01]	1	[01]	[01]	0	0	1	0	-	0	-	1	0
<i>B.phuyuhampatu</i>	3	0	0	1	1	1	[012]	[12]	3	0	0	-	0	-	1	0
<i>B.quellokunka</i>	0	0	0	[01]	0	[01]	[01]	[12]	[01]	0	0	-	1	1	1	1
<i>B.tocra</i>	1	0	0	0	-	1	[01]	[12]	3	1	1	0	0	-	1	1
<i>B.wilakunka</i>	1	0	0	0	-	1	1	1	1	5	1	0	1	2	1	[01]
<i>B.mancoince</i>	1	0	0	1	[01]	1	[123]	1	2	3	1	0	0	-	1	1
<i>B.bakersfield</i>	[0123]	0	0	[01]	1	[01]	[12]	1	3	[02]	0	-	1	[02]	1	[01]
<i>B.sp machupicchu</i>	[12]	0	0	[01]	0	1	[23]	1	3	2	[01]	2	[01]	1	1	[01]
<i>B.sp amaparaes</i>	0	0	0	[01]	0	0	-	-	-	0	0	-	[01]	0	1	[01]
<i>P.usurpator</i>	[012]	1	1	1	1	1	0	2	3	6	1	0	0	-	[01]	0
<i>P.chirihampatu</i>	[012]	1	1	1	[12]	1	1	1	3	7	1	1	1	3	0	-
<i>P.bagrecito</i>	1	1	1	1	[12]	1	0	1	3	1	1	[01]	1	3	1	0
<i>P.glauca</i>	[12]	1	1	1	[12]	1	1	2	3	3	1	1	1	3	0	-
<i>P.sp vilcabamba</i>	[012]	1	1	1	[12]	1	[01]	2	3	0	1	1	1	3	1	0
<i>M.chapi</i>	0	0	0	0	-	1	[12]	[01]	1	2	1	1	1	[02]	1	1
<i>M.chilina</i>	[01]	0	0	[01]	0	1	3	3	4	3	1	1	0	-	1	1
<i>M.boettgeri</i>	[01]	0	0	[01]	0	1	[12]	1	3	3	1	1	0	-	1	1
<i>O.amarakaeri</i>	[12]	1	1	1	[01]	0	-	-	-	1	0	-	0	-	1	1
Especies/caracter	112	113	114	115	116	117	118	119	120							
<i>B.cophites</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0							
<i>B.bustamantei</i>	0	1	0	[12]	0	1	0	0	0							
<i>B.abramalagae</i>	0	1	0	[12]	0	1	0	0	0							
<i>B.gymnotis</i>	0	1	2	3	0	1	0	0	0							
<i>B.hanssaueri</i>	0	1	0	4	0	1	0	0	0							
<i>B.nubilosus</i>	0	1	0	4	0	1	0	0	0							
<i>B.flammiventris</i>	0	0	2	5	0	1	0	0	0							
<i>B.zonalis</i>	0	1	0	4	0	1	0	0	0							
<i>B.phuyuhampatu</i>	0	1	1	6	0	1	0	0	0							
<i>B.quellokunka</i>	0	1	3	7	0	1	0	0	0							
<i>B.tocra</i>	0	1	0	8	0	1	0	0	0							
<i>B.wilakunka</i>	0	1	0	8	0	1	0	0	0							
<i>B.mancoince</i>	0	1	2	3	0	1	0	0	0							
<i>B.bakersfield</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	0							
<i>B.sp machupicchu</i>	0	1	3	7	0	1	0	0	0							
<i>B.sp amaparaes</i>	0	0	3	7	0	1	0	0	0							
<i>P.usurpator</i>	0	3	0	4	1	1	1	1	0							
<i>P.chirihampatu</i>	-	0	0	0	1	1	1	1	0							
<i>P.bagrecito</i>	1	0	?	?	1	1	1	1	0							
<i>P.glauca</i>	-	0	0	8	1	1	1	1	0							
<i>P.sp vilcabamba</i>	1	0	0	8	1	1	1	1	0							

<i>M.chapi</i>	2	0	0	2	0	0	0	0	1
<i>M.chilina</i>	2	1	0	8	0	0	0	0	1
<i>M.boettgeri</i>	2	0	0	4	0	0	0	0	1
<i>O.amarakaeri</i>	1	1	0	4	1	1	0	0	0

II.2.3.5. Análisis Cladístico

La elección de los criterios óptimos es un procedimiento objetivo que se basa en fundamentos filosóficos y teóricos. Para el análisis se empleó el criterio de parsimonia (A. G. Kluge, 2001), es un método no estadístico, no paramétrico, que infiere la historia evolutiva seleccionando como optima la hipótesis que tenga menor números eventos casuales requeridos para explicar autoapomorfias de las especies (Grant & Kluge, 2009; Arnold G. Kluge & Grant, 2006).

Las matrices fueron elaboradas en Microsoft Excel 2003, luego exportadas en formato de texto (.txt) y editada con el programa Texpad 8.1.2 (edición de 64 bits). Los datos inaplicables fueron codificados con signo guion “-” y los datos faltantes con el signo de interrogación “?”. Los caracteres multiestado fueron considerados no aditivos.

Los análisis de parsimonia se realizaron utilizando el programa TNT 1.1 (Goloboff, Farris, & Nixon, TNT, a free program for phylogenetic analysis, 2008) disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/TNT/>. Las estrategias de búsqueda heurística se realizaron mediante la búsqueda tradicional con 100 secuencias de adición aleatoria (árboles de Wagner) seguido de búsquedas en ramas con “tree bisection-reconnection (TBR), manteniendo hasta 10 árboles por cada réplica (secuencia de comandos: ‘hold 1000; mult = tbr replic 100, hold 10;’). Los árboles resultantes se utilizaron como puntos de partida para una ronda de intercambio de ramas TBR (comando: 'bbreak = TBR'). La matriz de datos se analizó con pesos iguales (EW) y pesos implícitos (IW) (Goloboff, 1993). Se evaluó la sensibilidad de los resultados (sensu Wheeler, 1995) tratando a todos los caracteres como no ordenados y variando los valores de la constante de concavidad de IW (k = 1-15, comando 'Piwe = N', donde "N"

es El valor k utilizado). Las sinapomorfias se evaluaron en la topología del árbol resultante y se produjeron con el programa WINCLADA (Nixon 1999). La optimización no-ambigua fue producida usando TNT (comando = 'apo-').

Para ver el soporte de las ramas se usó el índice de Bremen relativo = Bremer support BS (Bremer, 1994; Grant & Kluge, 2008a, 2008b), que expresa la proporción en que una rama es soportada en relación a la cantidad de pasos extra considerados. Los valores más cercanos a 1 indican alto soporte para la rama. Este valor fue calculado usando TNT, por búsquedas de árboles sub-óptimos de un (01) paso más largo, guardando hasta 1000 árboles por réplica hasta que el valor de BS es obtenido en cada rama (comando = 'bsupport')

Para la edición final del árbol se usó el Programa WinClada 1.00.08, para visualizar los caracteres que soportan la rama. Y FigTree v1.4.3 para editar los demás árboles.

CAPITULO III: RESULTADOS Y DISCUSIÓN

III.1. Resultados

III.1.1. Monofilia del género

En el análisis fueron encontrados 2 árboles igualmente parsimoniosos con 398 pasos, con un índice de retención (Ri) de 60 y el índice de consistencia fue de 44. El árbol consenso (ver fig. 5) determina que hay nodos sin resolver para las terminales de *B. wilakunka* y *B. todra*. Por medio de este análisis se muestra que el género *Bryophryne* es un grupo parafilético, debido a que las especies usadas del género *Microkayla* se incluyen dentro del género en estudio. Para el clado del género *Bryophryne* 4 caracteres son los que respaldan el clado; 97:0, 98:0, 112:0, 116:0; de las cuales 3 son sinapomorfias únicas para el clado, el patrón de coloración de brazos, coloración de piernas y el tamaño de las coanas. (fig.6).

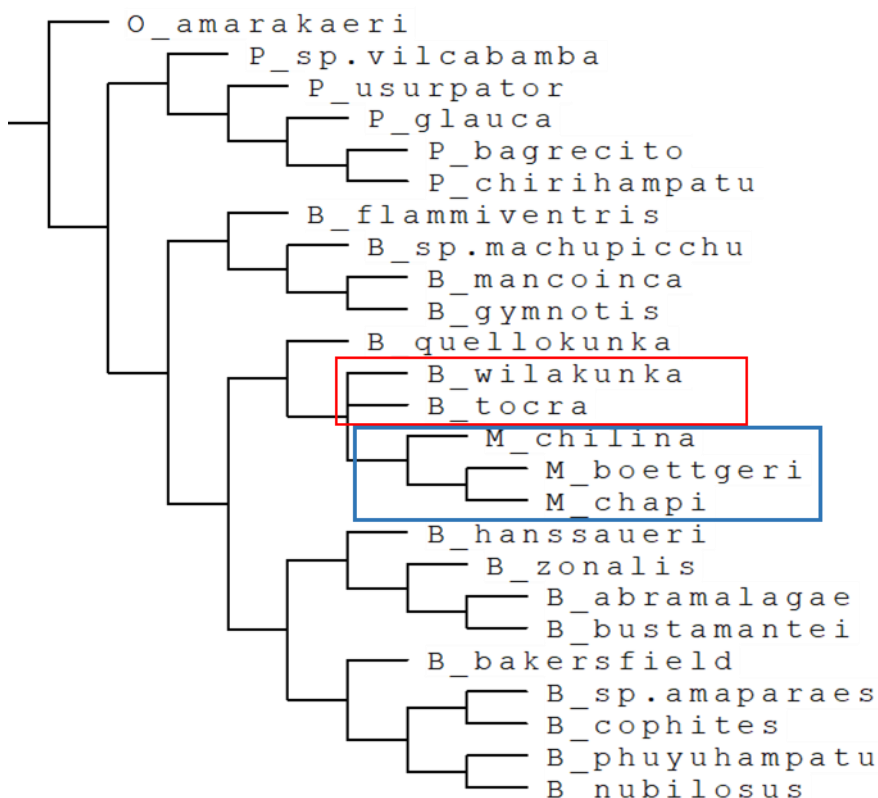


Figura 5.- Árbol consenso elaborado con el programa TNT. El rectángulo de borde rojo muestra una politomía en el nudo de *B. wilakunka* y *B. todra*. En el recuadro azul muestra las tres especies del género *Microkayla* usadas para el análisis.

Para el género *Psychrophrynella*, 11 caracteres respaldan su monofilia; 4:2, 37:1, 39:0, 42:2, 61:1, 81:1, 89:0, 113:0, 118:1, 119:1 (el número del carácter:

estado del carácter); siendo 5 sinapomorfias únicas para el género; la localización de los tubérculos en el dorso, la condición del anillo timpánico, la presencia del tubérculo alargado en el tarso, presencia de mancha cloacal, manchas oscuras donde comienza al extremidades inferiores.(fig.6)

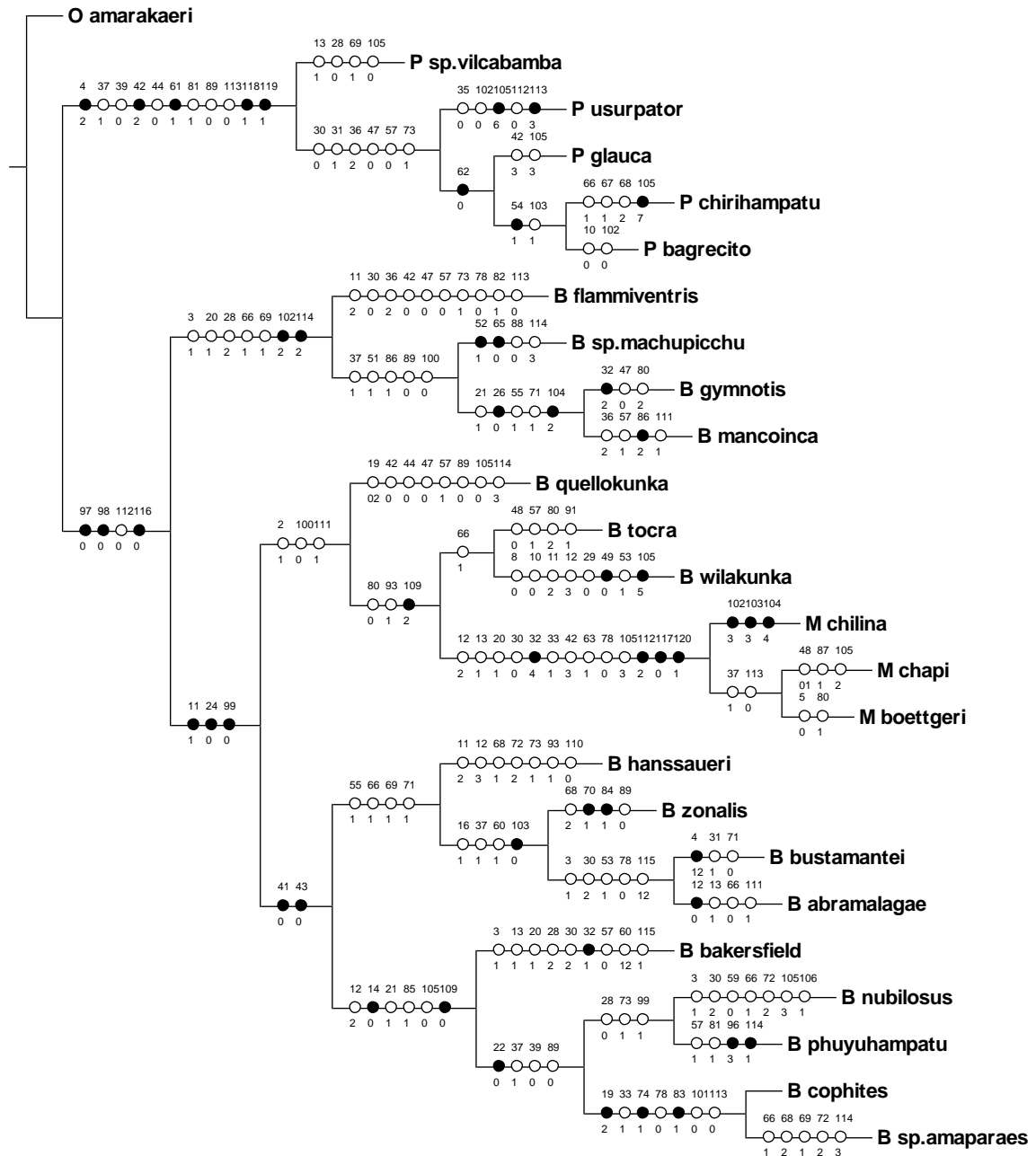


Figura 6.- Árbol que muestra las apomorfias de cada rama, los círculos negros son las sinapomorfias y los blancos las homoplasias. Encima de cada círculo está el número del carácter y abajo el estado del carácter.

III.1.2. Relación de parentesco dentro de Bryophryne

En la filogenia realizada se muestran tres grupos marcados (fig. 8) De color rojo del grupo *B. flammiventris*, de color verde el color *B. quellokunka* y de morado del grupo de *B. cophites*.

Dentro del grupo de *B. flammiventris* se encuentran 4 especies (*B. flammiventris*, *B. sp* de Machupicchu, *B. gymnotis*, *B. manco inca*) los cuales comparten ciertas apomorfias, 3:1, 20:1, 28:2, 66:1, 69:1, 102: 2, 114: 2 (el número del carácter: estado del carácter) siendo dos de ellas sinapomorfias propias del grupo, 102(tamaño de las manchas en el vientre medianas), 114(el patrón de coloración de los ojos son de dos colores en un 50% cada una).

Dentro del grupo de *B. quellokunka* se encuentran 6 especies de 2 géneros (*Bryophryne* y *Microkayla*), *B. quellokunka*, *B. tocra*, *B. wilakunka*, *M. chilina*, *M. chapi*, *M. boettgeri*. Que comparten estas características, 2:1, 100:0, 111:1(el número del carácter: estado del carácter).

Y el último grupo de *B. cophites* donde se encuentran las 9 especies restantes, *B. hanssaueri*, *B. zonalis*, *B. bustamantei*, *B. abramalagae*, *B. bakersfield*, *B. nubilosus*, *B. phuyuhampatu*, *B. cophites*, *B. sp* de Amparaes. Que comparte dos sinapomorfias únicas para el grupo, 41:0 y 43:0(el número del carácter: estado del carácter) que indican la ausencia del oído externo.

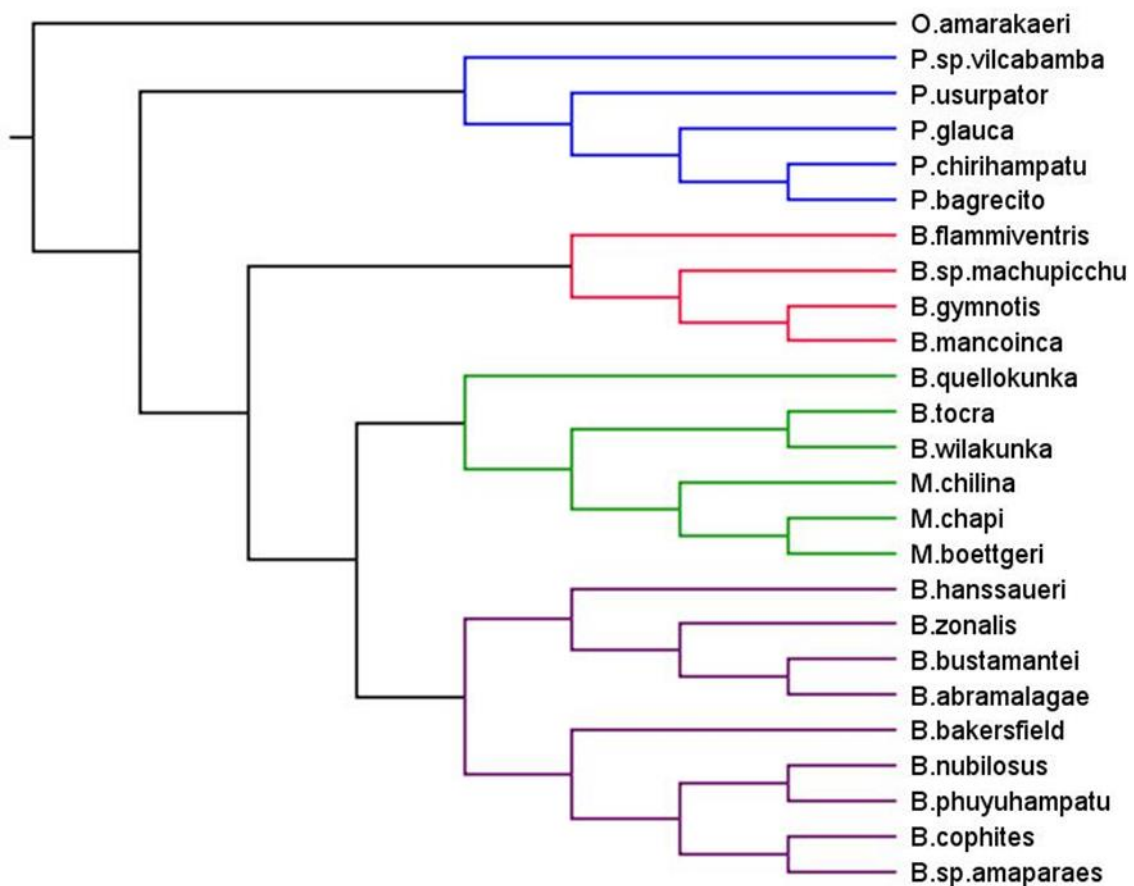


Figura 7.- Cladograma del genero *Bryophryne*, donde muestra tres grupos. De color rojo del grupo *B. flammiventris*, de color verde el color *B. quellokunka* y de morado del grupo de *B. cophites*. Y de azul el grupo externo del genero *Psychrophrynella*.

De acuerdo a la topología del árbol, dos ramas terminales, que corresponden a *B. sp* colectado para las localidades de Machupicchu (provincia de Urubamba) y a *B. sp* de Amparaes (provincia de Calca), serían especies nuevas, adicionalmente una especie para el género *Psychrophrynella* para la localidad de Vilcabamba (provincia de La Convención).

En la figura 8 se muestra el Cladograma con los valores del soporte Bremer (unidad Fit). Los valores menores a 0.1 indican un bajo soporte de la rama es decir la rama puede fácilmente colapsar o romperse al tener ligeros cambios en la matriz. Los valores mayores a 0.1 son las ramas con mayor que necesitarían cambios grandes en la matriz para colapsar. Para el grupo de *B. flammiventris* el soporte es alto (BS=0.33), no así en los grupos de *B. quellokunka* y de *B. cophites* (BS=0.7 y BS=0.8, respectivamente). En la rama donde el género *Microkayla* se incluye dentro del grupo de *B. quellokunka* el soporte es

demasiado bajo, esto indica que con ligeras modificaciones de la matriz el género *Microkayla* puede desasociarse del grupo de *B. quellokunka*.

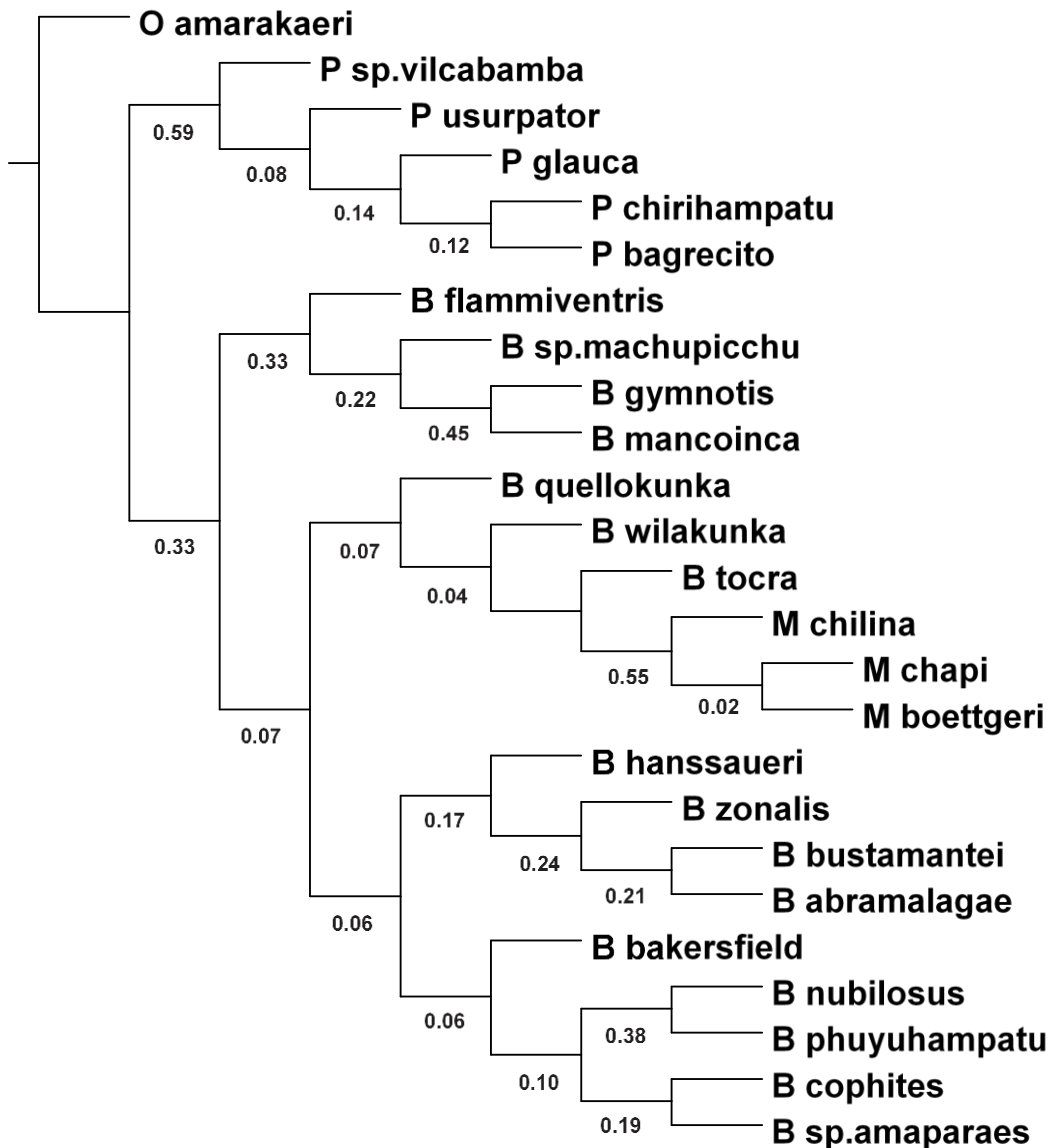


Figura 8.- Cladograma del género *Bryophryne*, en cada nodo está el valor del soporte Bremer cuyas unidades son fit.

III.1.3. Sistemática

III.1.3.1. Caracterización modificada del género *Bryophryne*.

Especie tipo.- *Phrynopus cophites* Lynch, 1975

Distribución.- El género se distribuye hacia el lado sur del valle del río Apurímac (Lehr & Catenazzi, 2009). en las laderas amazónicas de la cordillera oriental en el departamento de Cusco y parte del departamento de Puno, Perú. De 2700 – 4000 m.s.n.m (Catenazzi et al., 2017; Chaparro et al., 2007, 2015; De La Riva et al., 2018; Lehr & Catenazzi, 2008, 2009, 2010; Lynch, 1975; Mamani et al., 2017)

Diagnosis.- (1) piel en dorso áspera o pustulosa (solo en el grupo de *B. quellokunka*) ; piel del vientre areolada o lisa (solo en el grupo de *B. flammiventris*) , pliegue discoidal ausente o presente (solo en las especies del grupo *B. flammiventris*), presencia de pliegue torácico; pliegues dorsolaterales (excepto *B. wilakunka*), con o sin pliegue lateral, con o sin pliegue occipital ; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente (excepto en los grupos de *B. flammiventris* y *B. quellokunka*); (3) hocico redondeado en vista dorsal y en perfil; (4) parpado con o sin tubérculos, más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) proceso dentígero de vómeros ausentes (excepto las especies del grupo de *B. flammiventris*); (6) saco vocal y hendiduras ausentes (excepto las especies del grupo *B. flammiventris* y del grupo *B. quellokunka*) ; callos nupciales ausentes (presente solo en *B. cophites* y *B. sp* de Amparaes); (7) El dedo I de la mano es más corto o de igual tamaño que el dedo II de la mano ; punta de los dedos redondeados ; (8) dedos de la mano carecen de flecos laterales; (9) el borde externo del antebrazo con tubérculos pequeños; (10) talón con o sin tubérculos; pliegue tarsal o tubérculo alargado ausente; (11) tubérculo metatarsiano interno generalmente ovoide y tubérculo metatarsiano externo generalmente redondeado, tubérculo interno más grande que el interno; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos del pie con o sin flecos laterales; con o sin membranas interdigitales; punta de los dedos del pie redondeados o ligeramente puntiagudos; (13) sin patrones de coloración ni miembros superiores ni inferiores; (14) con escasos tubérculos en el los flancos del cuerpo.

III.1.3.2. Caracterización de las especies del grupo de *Bryophryne flammiventris*

Diagnosis.- (1) La densidad de los tubérculos en el dorso es moderado; (2) Presentan pliegue supratimpanico definido; (3) pliegue torácico prominente; (4) tubérculo metatarsal externo redondeado; (5) dedos del pie con flecos laterales; (6) con manchas medianas en el vientre; (7) patrón de coloración del iris de dos colores en proporción de 1:1 o 1:2.

III.1.3.2.1. *Bryophryne flammiventris* Lehr & Catenazzi, 2010

Holotipo.- MUSM 27613, un macho adulto.

Paratipos. – Dos hembras MTD 46892, MUSM 27612; tres machos MUSM 27614, MTD 46890,46891; un juvenil MUSM 27615.

Diagnosis.- (1) piel de la garganta débilmente areolada; (2) pliegue dorsolateral difusos, discontinuo que llega hasta los tubérculos sacrales o hasta la mitad del cuerpo; (3) pliegue lateral llega hasta la mitad del cuerpo; (4) anillo timpánico ligeramente perceptible; (5) sin tubérculos en los parpados; (6) sin tubérculos en la región ulnar; (7) punta de los dedos del pie ligeramente en punta; (7) sin banda supratimpánica; (8) presencia de mancha interorbital; (9) coloración de los flancos diferente al dorso. Ver figura 9.

Distribución.- La serie tipo fue colectada entre los poblados de Vilcabamba y Pampaconas, Distrito de Vilcabamba, Provincia de La Convención, Región Cusco, Perú en dos puntos: a 3800 m.s.n.m (13° 05' 37.6" S, 73° 01' 40.7" O) y a 3850 m.s.n.m (13° 05' 59.9" S, 73° 02' 12.1" O).

Figura 9.- Fotografías de *B. flammiventris*, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral



III.1.3.2.2. *Bryophryne* sp. *Machupicchu*

Holotipo.- MUBI 11412, una hembra adulta.

Paratipos.- seis hembras adultas MUBI 11409 - 11410, MUBI 11413 – 11414, MUBI 13487-13488; un macho adulto MUBI 11411.

Diagnosis.- (1) con pliegue postrictal definido; (2) con procesos dentígenos de vómer en forma de triángulo; (3) con una línea difusa en el medio del dorso desde la nariz hasta la cloaca; (4) sin coloración en las ingles; (5) con pequeñas manchas en el dorso; (6) forma del tubérculo metatarsal interno redondeado; (6) con un alinea que atraviesa el envés de los muslos que llegan hasta la base de los dedos; (7) patrón de coloración de la iris de dos colores en proporción de 1:1. Ver figura 10

Distribución.- la serie tipo fue colectada en complejo arqueológico de Phuyupatamarca, dentro del Santuario Histórico de Machupicchu, provincia de Urubamba, departamento de Cusco, Perú. Entre 3627 - 3450 m.s.n.m.

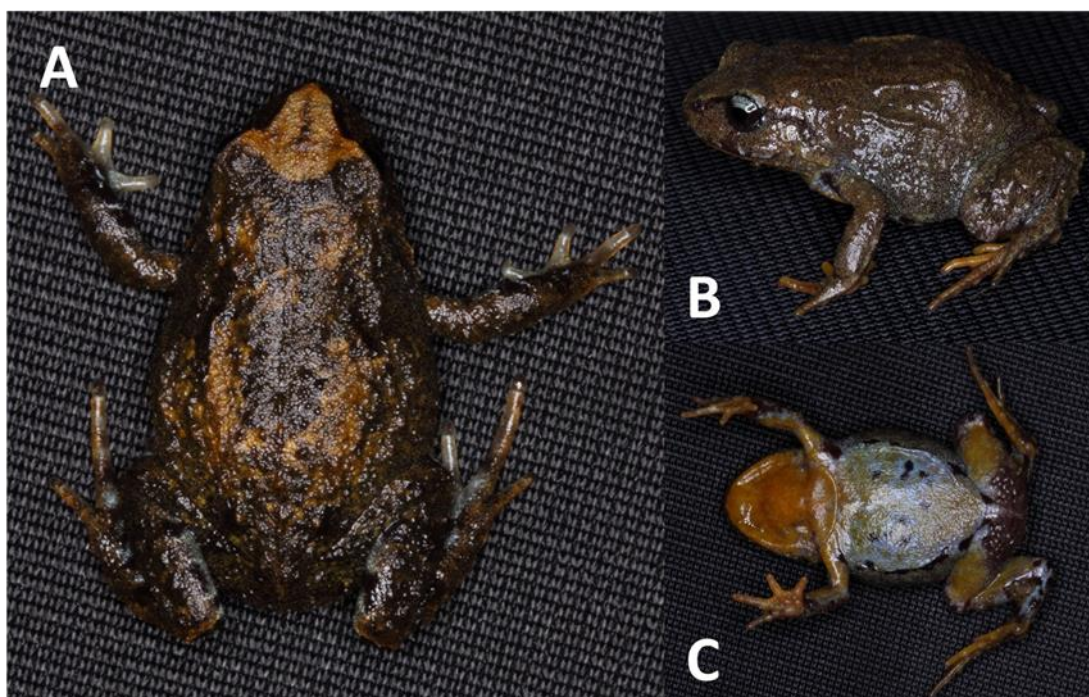


Figura 10.- Fotografías de *B. sp* de Machupicchu, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani

III.1.3.2.3. *Bryophryne gymnotis* Lehr & Catenazzi, 2009

Holotipo.- MUSM 24543, un macho adulto.

Paratipos.- 10 hembras MHNG 2710.28, MTD 46860, 46861, 47297, MUSM 24546 – 24550 y MVZ 258407; 8 machos MTD 47288, 47291, 47292, MUSM 24541, 24542, 24544, 24545, MVZ 258408, 258409; 11 juveniles MNNG 2710.29, MTD 46862- 46864, MUSM 24551 - 24556, MVZ 258410.

Diagnosis.- (1) con pliegue postrictal definido; (2) con procesos dentígenos de vómer en forma oblicua; (3) con una línea difusa en el medio del dorso desde la nariz hasta la cloaca; (4) sin coloración en las ingles; (5) con pequeñas manchas en el dorso; (6) con pliegue occipital postocular; (7) con pliegue discoidal difuso, solo visible las partes laterales; (8) con membranas interdigitales en los dedos de los pies; (9) con manchas pequeñas o medianas en el vientre, hasta la altura de los brazos o en las partes distales del vientre; (10) pliegue dorsolateral definido, discontinuo, que se extiende hasta la mitad del dorso; (11) sin tubérculos en los parpados; (12) banda cantal débilmente definida. Ver figura 11.

Distribución.- La serie tipo fue colectada en un rango altitudinal de 3272 a 3354 m.s.n.m. (13°04'32.1"S, 72°22'55.3"O), a 1 km al este de San Luis, Distrito de Huayopata, Provincia de La Convención, Región Cusco, Peru

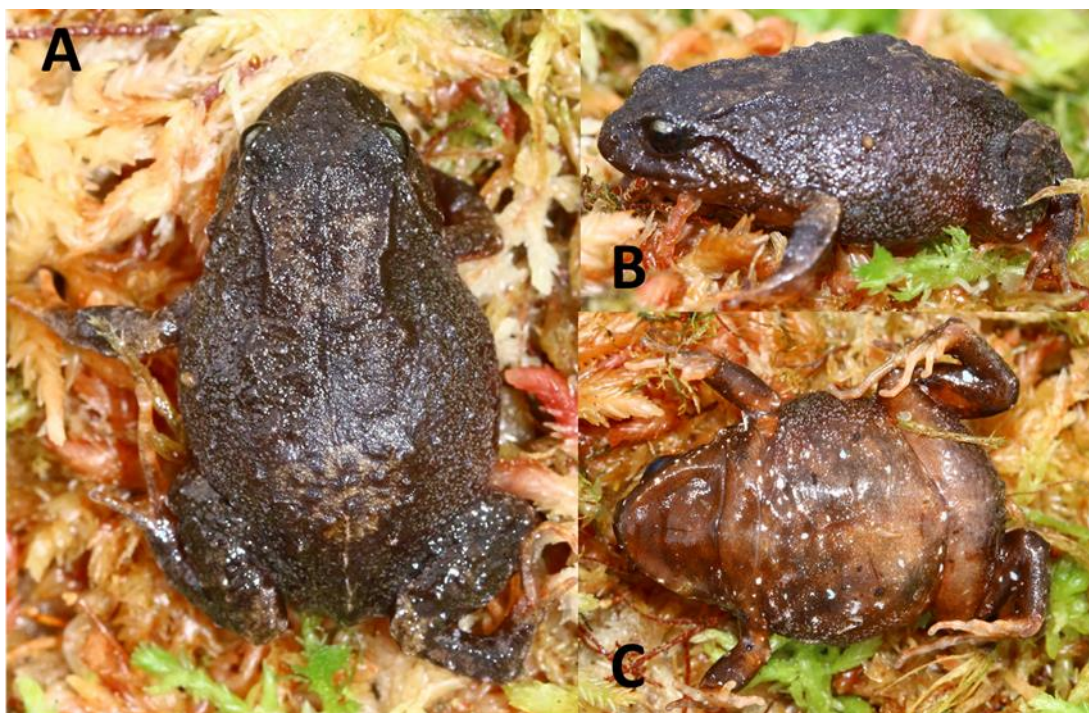


Figura 11.- Fotografías de *B. gymnotis*, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.

III.1.3.2.4. *Bryophryne mancoinca* Mamani, Catenazzi, et al., 2017

Holotipo.- MUBI 11152, una hembra adulta.

Paratipos.- siete machos adultos MUBI 11147, 11148, 11149, 11150, 11151, 11153 y 11154; y una hembra juvenil MUBI 11159, todos de la misma localidad

Diagnosis.- (1) con pliegue postrictal definido; (2) con procesos dentígenos de vómer en forma oblicua; (3) con una línea difusa en el medio del dorso desde la nariz hasta la cloaca; (4) sin coloración en las ingles; (5) con pequeñas manchas en el dorso; (6) con pliegue occipital posocular; (7) con pliegue discoidal difuso, solo visible las partes laterales; (8) con membranas interdigitales en los dedos de los pies; (9) con manchas pequeñas o medianas en el vientre, en las partes distales del vientre; (10) Presenta pliegues laterales que se extienden hasta la parte media del cuerpo; (11) con tubérculos en la región ulnar; (12) con una línea definida en el medio del dorso desde la nariz

hasta la cloaca; (13) con tubérculos medianos en los flancos del cuerpo. Ver figura 12.

Distribución.- La serie tipo fue colectada en el sector de Hornopampa cerca de la montaña Salkantay, a lo largo del camino al complejo arqueológico de Choquequirao, 3707 m.s.n.m (13 ° 18'26 " S, 72 ° 44'90 " O) y 3519 m.s.n.m (13°19'17" S, 72°43'93" O), Distrito Santa Teresa, Provincia La Convención, Departamento Cusco, Perú.



Figura 12.- Fotografías de *B. manco inca*, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani

III.1.3.3. Caracterización de las especies del grupo de *Bryophryne quellokunka*

Diagnosis.- (1) la piel de la garganta de areolada; (2) sin pliegue discoidal; (3) sin manchas en el dorso (excepto *B. quellokunka* que puede o no tener); (4) tubérculos medianos en el dorso; (5) tubérculos medianos en los flancos

III.1.3.3.1. *Bryophryne quellokunka* De La Riva et al., 2018

Holotipo.- MUBI 5380, una hembra adulta.

Paratipos.- Adulto machos MUBI 5374, 5375, 5377, NCN 43780, 43782; una adulta hembra MNCN 43784; juveniles MUBI 5376, 5378, 5379, MNCN 43799, 43781, 43783.

Diagnosis.- (1) con tubérculos en la zona del oídos externo; (2) anillo timpánico ligeramente definido; (3) membrana timpánica no diferenciada; (4) sin tubérculos en los parpados; (5) con tubérculos en la parte ulnar; (6) sin coloración en las ingles; (7) color del vientre gris oscuro; (8) patrón de coloración del iris de dos colores en una proporción de 1:2. Ver figura 13.

Distribución.- La serie tipo fue colectada en Qorpinte a 3964 m.s.n.m. (13°36'18.8"S, 71°03'8.8"O), a 2 km de Tambopampa, hacia Marcapata, valle de rio Palquilla, provincia de Quispicanchis, departamento de Cusco, Perú.



Figura 13.- fotografías de *B. quellokunka*, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.

III.1.3.3.2. *Bryophryne tocra* De La Riva et al., 2018

Holotipo.- MUBI 5420, una hembra adulta

Paratipos.- Machos MUBI 5418, 5419, MNCN 43785 - 43787, hembra MNCN 44214 y macho MUBI 5696.

Diagnosis.- (1) banda cantal débilmente definido; (2) con coloración en las axilas amarillas con bordes negros; (3) sin coloración en la garganta; (4) forma del tubérculo metatarsal externo redondeada; (5) con un tubérculo en el

parpado; (6) con tubérculos en la región ulnar; (7) coloración en la parte posterior del muslo amarillo con bordes negros. Ver figura 14.

Distribución.- La serie tipo fue colectado a 3213 m.s.n.m (13 ° 50'31.2 "S, 70 ° 29'51.7" O), entre Ollachea y el cruce a Corani en la carretera Ollachea-Macusani, provincia de Carabaya, departamento de Puno, Perú.



Figura 14.- Fotografías de *B. toca*. A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.

III.1.3.3.3. *Bryophryne wilakunka* De La Riva et al., 2018

Holotipo.- MUBI 5425, una hembra adulta.

Paratipos.- un adulto macho, MNCN 43788

Diagnosis.- (1) sin banda cantal; (2) coloración rojiza en las axilas; (3) coloración rojiza en la garganta; (4) forma del tubérculo metatarsal externo redondeada; (5) piernas con tubérculos pequeños; (6) piel del vientre débilmente areolado; (7) piel de la garganta débilmente areolado solo 1/3; (8) sin pliegue dorso lateral; (9) dedo I de la mano igual que el dedo II; (10) color del vientre rojizo. Ver figura 15.

Distribución.- La serie tipo fue colectado a 3213 m.s.n.m (13 ° 50'31.2 "S, 70 ° 29'51.7" O), entre Ollachea y el cruce a Corani en la carretera Ollachea-Macusani, provincia de Carabaya, departamento de Puno, Perú.

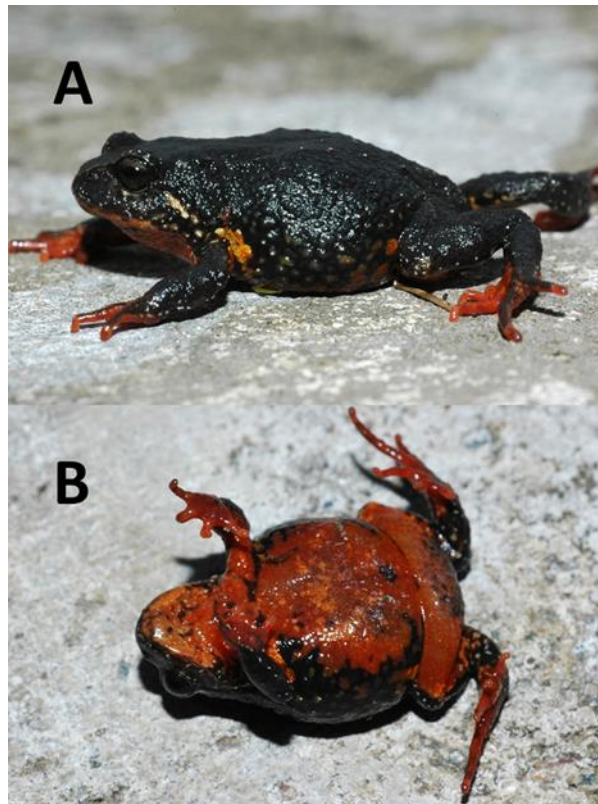


Figura 15.- fotografías de *B. wilakunka*, A) Vista lateral, B) vista ventral. Fotografías proporcionadas por José M. Padial.

III.1.3.4. Caracterización de las especies del grupo de *Bryophryne cophites*

Diagnosis.- (1) el dorso con tubérculos pequeños o medianos; (2) sin pliegue discoidal; (3) con o sin machas en el dorso; (4) sin anillo y membrana timpánica

III.1.3.4.1. *Bryophryne hanssaueri* Lehr & Catenazzi, 2009

Holotipo.- MUSM 27567, una hembra adulta.

Paratipos.- 11 hembras MHNG 2698.25, MTD 46865, 46887-46889, MUSM 24557, 27608-27611, MVZ 258411; 4 machos MTD 46866, MUSM 27568, 27607, MVZ 258413; dos juveniles MUSM 27569, MVZ 258412 ,

Diagnosis.- (1) con flecos laterales en los dedos de las manos; (2) forma del tubérculo metatarsal externo redondeado; (3) dedos del pie con flecos laterales;

(4) presencia de membranas interdigitales en los dedos de los pies; (5) 1/3 de la piel de la garganta débilmente areolado ; (6) relación del tubérculo metatarsal interno es el doble del tamaño del tubérculo metatarsal externo; (7) dedo del pie V es más largo que el dedo III; (8) punta de los dedos del pie ligeramente puntiaguda; (9) coloración de la axila anaranjado; (10) sin tubérculos en los flancos. Ver figura 16.

Distribución.- La serie tipo fue colectada en Acjanaco, zona de amortiguamiento del Parque Nacional del Manu, Distrito de Kosñipata, Provincia de Paucartambo, Región Cusco, Perú. En distintos puntos: a 3381 m.s.n.m (13°11'29.4"S, 71°37'18.3"O), 3313 m.s.n.m (13°11'14.9"S, 71°37'18.6"O), 3417 m.s.n.m (13°10'10.3"S, 71°37'51.2"O) , 3360 m.s.n.m (13°11'28.3"S, 71°37'19.0"O), 3320 m.s.n.m (13°11'15.5"S, 71°37'18.9"O), 3280 m.s.n.m (13°11'07.7"S, 71°37'16.9"O), 3430 m.s.n.m (13°11'57.8"S, 71°36'27.3"O)

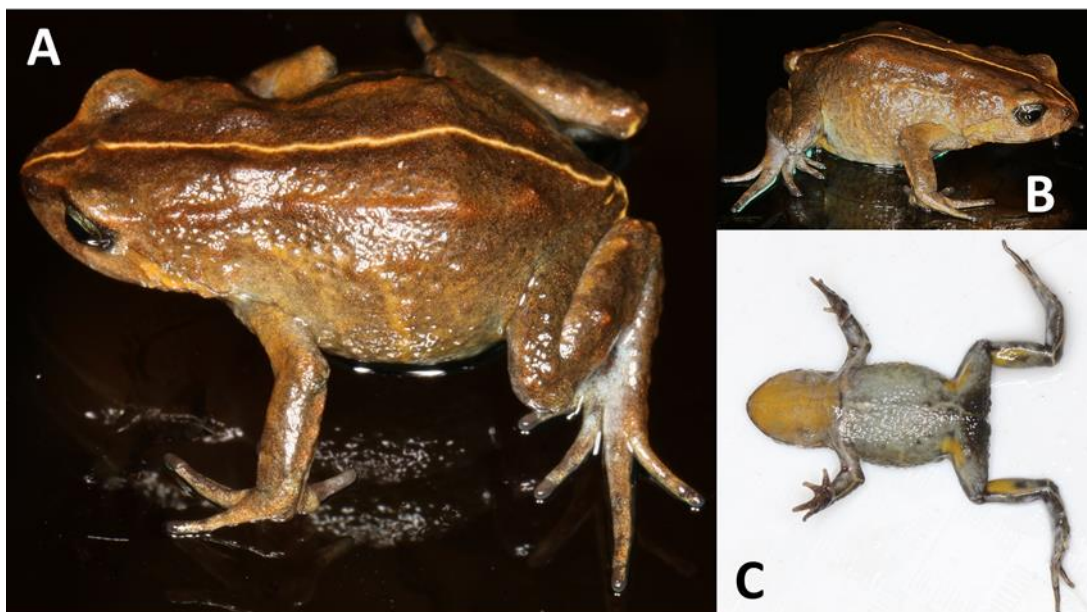


Figura 16.- Fotografías de *B. hanssaueri*. A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.

III.1.3.4.2. *Bryophryne zonalis* Lehr & Catenazzi, 2009

Holotipo.- MUSM 27570, una hembra adulta.

Paratipos.- tres hembras adultas MTD 46867, MUSM 27572, MVZ 258414; tres machos MTD 46870, MUSM 27574, MVZ 258415; y tres juveniles MTD 46869, MUSM 27575, 2786

Diagnosis.- (1) con flecos laterales en los dedos de las manos; (2) forma del tubérculo metatarsal externo redondeado; (3) dedos del pie con flecos laterales definidos; (4) presencia de membranas interdigitales en los dedos de los pies; (5) presenta pliegue longitudinal en el medio del dorso, continuo definido; (6) con pliegue postrictal definido; (7) con un tubérculo en el talón; (8) escasas manchas en el vientre; (9) relación del tubérculo metatarsal interno es 1.5 veces el tamaño del tubérculo metatarsal externo; (10) presenta un línea longitudinal en el vientre; (11) sin coloración en las ingles. Ver figura 17.

Distribución.- La serie tipo fue colectada a 3129 m.s.n.m (13°34'38.7"S, 71°00'08.6"O) en Kusillochayoc, Distrito de Marcapata, Provincia de Quispicanchis, Región Cusco, Perú. Y un individuo a 3285 (13°34'37.7"S, 71°00'23.8"O) en Puente Coline, Distrito de Marcapata, Provincia de Quispicanchis, Región Cusco, Perú.

Etimología.- El nombre específico *zonalis* se deriva del sustantivo latino "zona" que significa faja o cinturón. El nombre se refiere al patrón de contraste que consiste en negro con manchas blancas en el vientre en las mujeres.

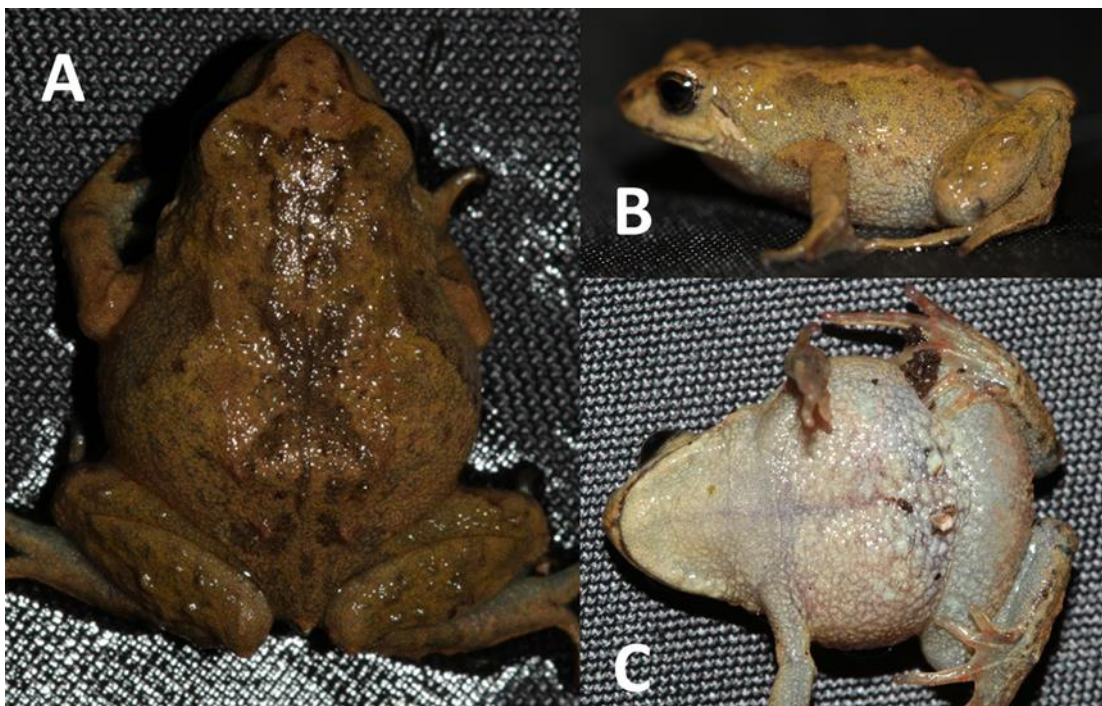


Figura 17.- Fotografías de *B. zonalis*, A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.

III.1.3.4.3. *Bryophryne bustamantei* (Chaparro et al., 2007)

Holotipo.- MHNC 6018, una hembra adulta

Paratipos.- un macho adulto MHNC 6019; un macho sub adulto MHNC 6017; una hembra sub adulta MHNC 6015; un juvenil MHNC 6016.

Diagnosis.- (1) con flecos laterales en los dedos de las manos; (2) forma del tubérculo metatarsal externo redondeado; (3) dedos del pie con flecos laterales; (4) sin membranas interdigitales en los dedos de los pies; (5) presenta pliegue longitudinal en el medio del dorso, continuo definido; (6) con pliegue postrictal definido; (7) con 1 o 2 tubérculos en el talón; (8) escasas manchas en el vientre; (9) tubérculos en el dorso de densidad moderada; (10) pliegue dorsolateral prominente, continuo hasta los tubérculos sacrales,; (11) dedo I de la mano de igual tamaño que el dedo II; (12) sin banda supra timpánica; (13) color de ojos azul metálico o amarillo metálico; (14) mayor cantidad de los tubérculos del dorso se encuentran en la mitad y parte final del cuerpo; (15) Pliegue dorsolateral continuo, prominente, hasta los tubérculos sacrales; (16) sin membranas interdigitales en los dedos de los pies. Ver figura 18.

Distribución.- La serie tipo fue colectada cerca del Abra Málaga, Distrito de Huayopata, Provincia de la Convención, Departamento Cusco, Perú en cinco puntos: en Canchayoc a 3663 m.s.n.m (13 ° 07'16.2 "S, 72 ° 19'53.0"), a 3621 m.s.n.m (13° 06' 56.4" S, 72° 20' 29.0" O), a 3741 m.s.n.m (13° 07' 20.9" S, 72° 19' 28.0" O), a 3555 m.s.n.m (13 ° 06'49.7 "S, 72 ° 21'17.8" O) y 3555 m.s.n.m (13 ° 06' 49.7" S, 72 ° 21' 17.8" O).



Figura 18.- Fotografías de *B. bustamantei*, A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.

III.1.3.4.4. *Bryophryne abramalagae* Lehr & Catenazzi, 2010

Holotipo.- MUSM 27631, un macho adulto

Paratipos.- Una hembra MTD 4749, tres machos MTD 47489, MUSM 27630, 27632, un juvenil MTD 47491.

Diagnosis.- (1) con flecos laterales en los dedos de las manos; (2) forma del tubérculo metatarsal externo no redondeado; (3) dedos del pie con flecos laterales; (4) con membranas interdigitales en los dedos de los pies; (5) presenta pliegue longitudinal en el medio del dorso, continuo definido; (6) con pliegue postrictal definido; (7) con 1 o 2 tubérculos en el talón; (8) escasas a moderadas manchas en el vientre; (9) tubérculos en el dorso de densidad moderada; (10) pliegue dorsolateral prominente; (11) dedo I de la mano de igual tamaño que el dedo II; (12) sin banda supra timpánica; (13) color de ojos azul metálico o amarillo metálico; (14) la mitad de la piel de la garganta es areolada; (15) con pliegue paravertebral, discontinuo definido o difuso; (16) con tubérculos medianos en los flancos del cuerpo. Ver figura 19.

Distribución.- La serie tipo fue colectada en el sector de Abra Málaga (13° 07' 23.80" S, 72° 20' 51.2" O). A 4000 m.s.n.m, en ruta hacia Alfamayo, Distrito de Huayopata, Provincia de La Convención, Departamento del Cusco, Perú.

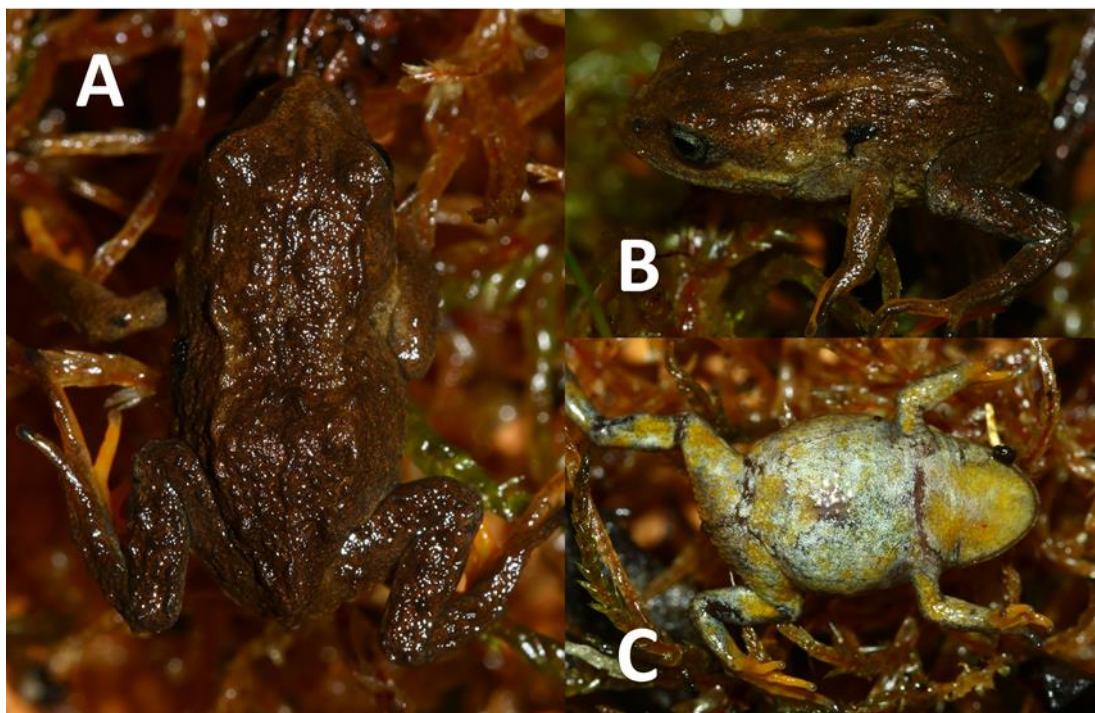


Figura 19.- Fotografías de *B. abramalagae*, A) Vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral.

III.1.3.4.5. *Bryophryne bakersfield* Chaparro et al., 2015

Holotipo.- MHNC 7972, una hembra adulta.

Paratipos.- Dos hembras adultas MHNC 7973, MUSA 2362; cuatro machos adultos MUSA 2360,2363-2365; un sub adulto macho MUSA 2361, colectados en 13 – 18 de junio del 2008. Dos hembras adultas MHNC 5993, 6001; tres hembras adultas MHNC 5996, 5997, 6000, tres hembras adultas MHNC 6006, 6014 y MNCN 43707; cinco machos adultos MHNC 6007, 6010, 6012, 6022–6023; dos hembras sub adultas MHNC 6008, 6013; dos hembras adultas MHNC 7975, MUSA 2357; una hembra sub adulta MHNC 7974; un macho adulto MUSA 2358; una hembra sub adulta MUSA 2359; sexo desconocido MUSA 2367–2368; un macho adulto MHNC 5999; una hembra subadulta MHNC 6002.

Diagnosis.- (1) toda la piel de la garganta areolada; (2) presenta pliegue paravertebral continuo; (3) con pliegue occipital postocular; (4) línea media

ventral definida; (5) color del vientre gris; (6) color de la garganta anaranjado o rojizo; (7) densidad de tubérculos en el dorso moderado; (8) con pliegue supratimpanico definido; (9) pliegue torácico prominente; (10) pliegue dorsolateral prominente, hasta detrás de los tubérculos sacrales; (11) sin tubérculos en la región ulnar; (12) con 1 o 2 tubérculos en el talón; (13) color del iris azul metálico. Ver figura 20.

Distribución.- El holotipo encontrado en el Roquerío de Lorohuachana, 3620 m.s.n.m (12 ° 29 '43.8 "S, 72 ° 04' 35.9" O), Distrito de Echarate, Provincia de La Convención, Departamento Cusco, Perú, los Paratipos todo fueron de la misma localidad en un rango de 2.7 km a la redonda en distintos puntos: A 3560 m.s.n.m (12 ° 29 '11.55 "S, 72 ° 06' 03.45" O), en de Tambo Inca a 3651 m.s.n.m (12 ° 29 '09.74 "S, 72 ° 04' 04.66" O), cerca al Roquerío de Lorohuachana, 3393 m.s.n.m (12 ° 32 '43.9 "S, 72 ° 08' 22.7" O), alrededor del lago Yanacocha, a 4,3 km al SO de Roquerío de Lorohuachana, 3506 m.s.n.m (12 ° 31 '36.8' 'S, 72 ° 05' 59.5 "O), alrededor del paso de Cajoniyoc a 3.0 km al SO de Roquerío de Lorohuachana, 3604 m.s.n.m (12 ° 28 '8.10' 'S, 72 ° 04' 12.77 "O) y en la cabecera del rio Timpia, 3579 m.s.n.m (12 ° 29 '11.55 "S, 72 ° 06' 03.45" O).

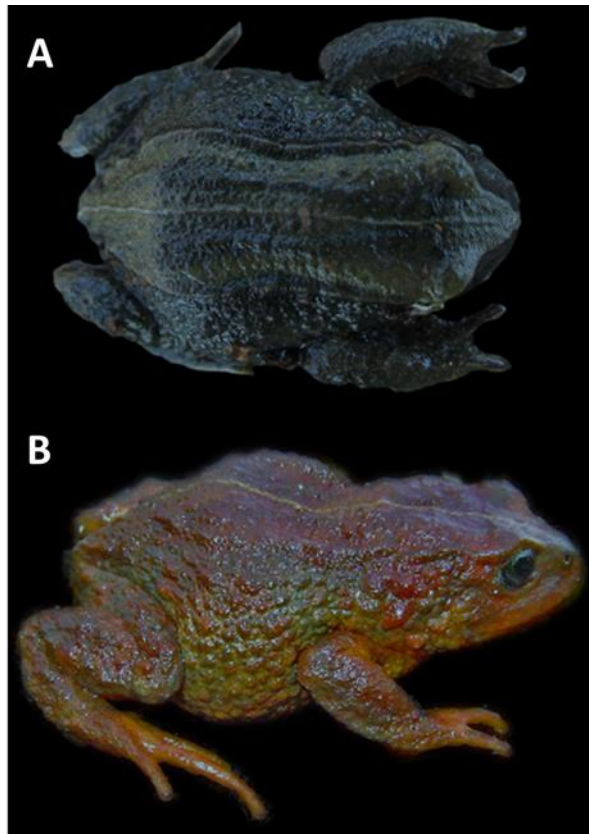


Figura 20.- Fotografías de *B. bakersfield*, A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Juan C. Chaparro.

III.1.3.4.6. *Bryophryne nubilosus* Lehr & Catenazzi, 2008

Holotipo.- MUSM 26310, un macho adulto.

Paratipos.- Cuatro hembras MUSM 20970, 26311–26312, MTD 47294, y tres machos MUSM 26316–26317, MTD 47293

Diagnosis.- (1) 1/3 de la piel de la garganta areolada; (2) sin pliegue paravertebral; (3) con pliegue occipital en forma de “V”; (4) sin línea media ventral; (5) color del vientre marrón; (6) sin coloración en la garganta; (7) con pliegue postrictal prominente; (8) color en las ingles anaranjado; (9) pliegue torácico difuso; (10) punta de los dedos del pie ligeramente puntiagudos; (11) con manchas pequeñas o medianas en el dorso; (12) densidad de los tubérculos en el dorso moderado; (13) pliegue dorsolateral prominente; (14) sin tubérculos en el talón; (15) forma del tubérculo metatarsal externo redondeado; (16) dedo del pie V es más largo que el dedo del pie III; (17) con manchas diminutas en la garganta. Ver figura 21.

Distribución.- El holotipo fue colectado a 500 m NE of Esperanza a 2712 m.s.n.m (13°10'32.62"S, 71°36'1.07"O). Los Paratipos fueron colectados en diversos puntos: en Hito Pillahuata, a 2600 m.s.n.m (13°09'56.27"S, 71°35'54.55"O), en Quebrada Toqoruyoc, a 3097 m.s.n.m (13°11'31.72"S, 71°35'28.87"O), en Esperanza a 2800 m.s.n.m (13°10'35.71"S, 71°36'7.93"O), Distrito de Kosñipata Provincia de Paucartambo, Región Cusco, Perú



Figura 21.- Fotografías de *B. nubilosus*, A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi.(CalPhotos, 2012)

III.1.3.4.7. *Bryophryne phuyuhampatu* Catenazzi et al., 2017

Holotipo.- CORBIDI 18226, un macho adulto.

Paratopotipos.- Dos hembras CORBIDI 18224 y MUBI 14654; y un macho CORBIDI 18225; un macho MUBI 14655.

Diagnosis.- (1) toda la piel de la garganta lisa; (2) sin pliegue paravertebral continuo; (3) con pliegue occipital en forma de "V"; (4) línea media ventral definida; (5) color del vientre gris oscuro ; (6) sin coloración en la garganta; (7) con pliegue postrictal difuso; (8) sin coloración en las ingles; (9) pliegue torácico difuso; (10) punta de los dedos del pie ligeramente puntiagudos; (11) con manchas medianas en el dorso; (12) con tubérculos en la región ulnar; (13)

presenta una barra interorbital; (14) color del dorso marrón verdoso; (15) patrón de coloración del iris de un solo color con una línea medial oscura. Ver figura 22

Distribución.- La serie tipo fue colectada entre 2795 – 2850 m.s.n.m (13°22'12.14"S; 71°6'49.82"O), en el valle de Quispillomayo, Área de Conservación Privada (ACP) Ukumari Llaqta, Distrito Paucartambo, Provincia Paucartambo, Departamento de Cusco, Perú.



Figura 22.- Fotografías de *B. phuyuhampatu*, A) Vista dorsal, B) vista lateral. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi. (CalPhotos, 2012)

III.1.3.4.8. *Bryophryne cophites* (Lynch, 1975)

Holotipo.- KU 138884, una hembra adulta.

Paratipos.- Treinta individuos de sexo no identificado, KU 138885 – 138908, KU 138911 – 138916.

Diagnosis.- (1) toda la piel de la garganta areolada; (2) presenta pliegue paravertebral continuo, difuso; (3) con pliegue occipital en forma de “V”; (4) línea media ventral definida; (5) color del vientre gris oscuro; (6) color de la

garganta anaranjado; (7) con pliegue postrictal definido; (8) sin coloración en las ingles; (9) con tubérculos en la región del oído externo; (10) presenta pliegue lateral, difuso, hasta la altura del brazo; (11) con callos nupciales en el dedo I de la mano; (12) sin banda supratimpánica; (13) presencia de la línea torácica; (14) sin manchas en el vientre; (15) coloración de los flanco de diferente color que el dorso. Ver figura 23.

Distribución.- Hacia el sur de la pendiente del abra de Ajanaco a 14 km NNE de Paucartambo, Departamento del Cusco, Perú.

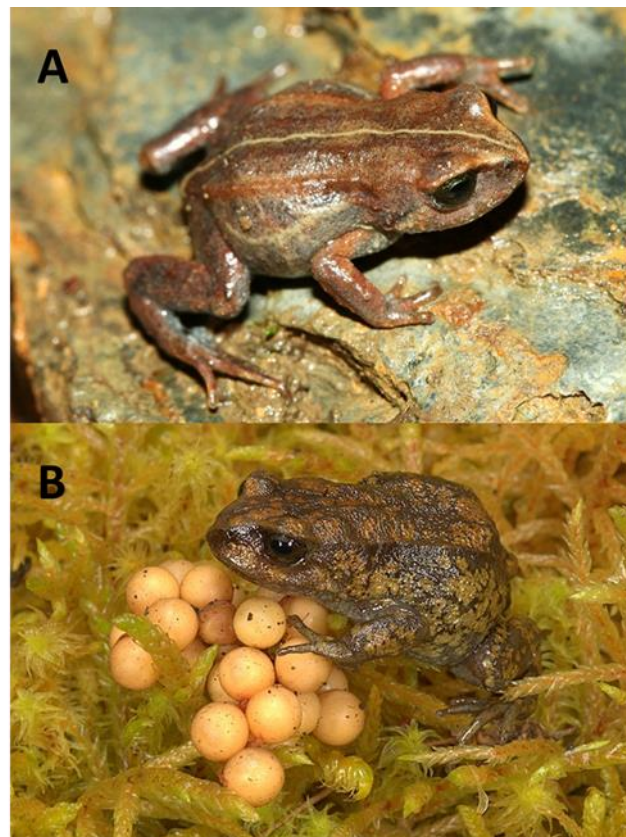


Figura 23.- Fotografías de *B. cophites*, A) Vista dorsal, B) *B. cophites* con la puesta de huevos. Fotografías proporcionadas por Alessandro Catenazzi. (CalPhotos, 2012)

III.1.3.4.9. *Bryophryne* sp. (Amparaes)

Holotipo.- MUBI 16126, adulta hembra

Paratipo.- Una hembra adulta MUBI 16127, una hembra juvenil MUBI 16125, dos machos adultos, MUBI 16128 – 16129.

Diagnosis.-(1) toda la piel de la garganta areolada; (2) presenta pliegue paravertebral continuo, difuso; (3) con pliegue occipital en forma de “V”; (4)

línea media ventral definida; (5) color del vientre gris oscuro; (6) color de la garganta anaranjado; (7) con pliegue postrictal definido o prominente; (8) sin coloración en las ingles; (9) con tubérculos en la región del oído externo; (10) presenta pliegue lateral, difuso, hasta la altura del brazo; (11) con callos nupciales en el dedo I de la mano; (12) sin banda supratimpánica; (13) presencia de la línea torácica; (14) sin manchas en el vientre; (15) coloración de los flanco de diferente color que el dorso; (16) forma del tubérculo metatarsal externo redondeado, relación del tubérculo metatarsal interno es 1.3 o 1.5 veces el tamaño del tubérculo metatarsal externo; (17) dedos del pie con flecos laterales; (18) dedo del pie V es más largo que el dedo III; (19) patrón de coloración del iris es de dos colores en proporción de 1:2. Ver figura 24.

Distribución.- solo se conoce en la localidad tipo a una elevación de 3801 – 4044 m.s.n.m. En el abra de Puyohuan, (12°55'05"S, 71°59'39"O)



Figura 24.- Fotografías de *B. sp* de Amparaes, A) vista dorsal, B) vista lateral, C) vista ventral. Fotografías proporcionadas por Luis Mamani

III.1.4. Distribución comparativa de las especies

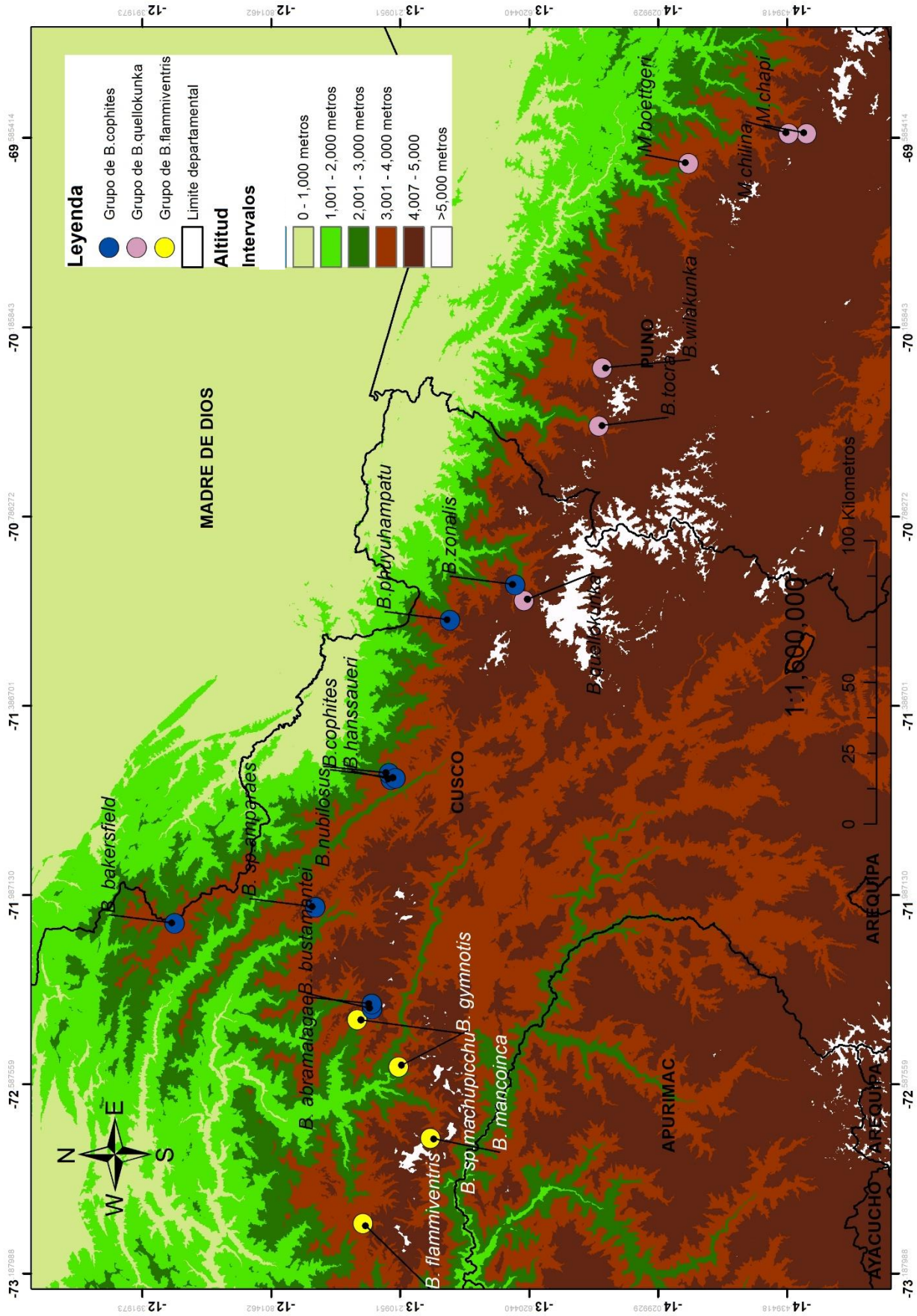
Al ver la distribución de las especies evaluadas (mapa 3) se observa que el grupo de *B. flammiventris* se ubica al lado noroeste de la cordillera de los andes del departamento del cusco. El grupo de *B. cophites* se distribuye casi en la

parte central de la cordillera del departamento del cusco. Y el grupo parafilético de *B. quellokunka* en el lado sur este de la cordillera del cusco y la parte noroeste del departamento de Puno.

Para el Grupo de *B. flammiventris* muestra como especie hermana a *B. gymnotis* y *B. manco inca* como especies hermanas que están separadas por 48 kilómetros en línea recta.

En el grupo de *B. quellokunka*, muestra a *B. tocra* y *B. wilakunka* como especies hermanas cuya separación geográfica es de 19 kilómetros en línea recta. También muestra que *M. chilina* y *M. chapi* son especies hermanas que geográficamente están separadas por 6.4 kilómetros lineales.

Para el grupo de *B. cophites*, pone a *B. bustamantei* y *B. abramalagae* como especies hermanas separadas geográficamente por 1.8 kilómetros. También a *B. nubilosus* y *B. phuyuhampatu* como especies hermanas separadas por 56.9 kilómetros. Y a *B. cophites* y *B. sp* (Amparaes) que son especies hermanas separadas por 52.49 kilómetros.



Mapa 3.- Los círculos de color de Amarillos son del grupo *B. flammiventris*. Los círculos de color azules son del grupo de *B. cophites*. Los círculos de color lila son del grupo de *B. quellokunka*.

III.2. Discusión

III.2.1. Discusión sobre las relaciones filogenéticas

La filogenia armada a partir de datos morfológicos muestra la posible polifilia del género *Bryophryne* al incluir dentro del grupo de *B. quellokunka* al reciente género *Microkayla* propuesto por De La Riva *et al.*, en el 2018 a partir de datos moleculares. Esta prueba molecular indica la separación genética de estos dos clados. Esto se debería, según De la Riva *et al.*, (2018) posiblemente al tiempo de divergencia que tienen estos clados, en general mientras más lejos estén los linajes en el proceso de divergencia, mayor será el número de diferencias que se puede esperar que hayan adquirido uno respecto del otro (De Queiroz, 2007).

No obstante, a nivel morfológico estarían incluidos en una misma rama. Este estudio asimismo corrobora la monofilia del género *Psychrophrynella*

Dos especies alopátricas de las montañas Carabaya de Puno, *B. wilakunka*, del Valle de Ayapata a 3940 m.s.n.m, y *B. tocra*, del valle de Ollachea 3840 m.s.n.m. Por el análisis morfológico son diferentes teniendo cada una autoapomorfias para la especie. Sin embargo en el trabajo de De La Riva *et al.*, 2018, los árboles óptimos colocaron a *B. wilakunka* como hermano o incrustado en *B. tocra*, esta politomia podría ser el resultado de un solapamiento parcial en las secuencias homólogas entre estas dos especies. El resultado de este estudio apoya y brinda apoyo morfológico a la divergencia de estas especies.

Las especies hermanas propuestas por el árbol más parsimonioso son: *B. gymnotis* con *B. mancoinca* estas dos se diferencian porque poseen autoapomorfias para cada especie, los caracteres **32:2**, 47:0, 80:2 para *B. gymnotis* y para *B. mancoinca* los caracteres 36:2, 57:1, **86:2**, 111:1. *B. tocra* con *B. wilakunka*, se diferencian porque poseen autoapomorfias para cada especie, los caracteres 48:0, 57:1, 80:2, 91:1 para *B. tocra* y para *B. wilakunka* los caracteres 8:0, 10:0, 11:2, 12:3, 29:0, **49:0**, 53:1, **105:5** 1. *B. bustamantei* con *B. abramalagae*, se diferencian porque poseen autoapomorfias para cada especie, los caracteres **4:2**, 31:1, 71:0 (el carácter en negrita no es homoplasia) para *B. bustamantei* y para *B. abramalagae* los caracteres **12:0**, 13:1, 66:0, 111,1 . *B. cophites* con *B. sp* (Amparaes), se diferencian porque *B. sp*

(Amparaes) posee los caracteres 66:1, 68:2, 69:1, 72:2, 114:3. Sin embargo en el trabajo de De La Riva *et al.*, 2018, propone a *B. cophites* y *B. quellokunka* como especies hermanas. Esto se debe a que en ese análisis solo se usaron 6 especies de las 14 actualmente descritas (Frost, 2018).

III.2.2. Discusión sobre la distribución de especies

Para el Grupo de *B. flammiventris* muestra como especie hermana a *B. gymnotis* y *B. manco inca* como especies hermanas pero están separadas por 48 kilómetros en línea recta, y en medio se encuentra *B. sp* (Machupicchu), siendo esta más cercanas geográficamente. De igual manera pasa para *B. nubilosus* con *B. phuyuhampatu* (separadas por 56.9 Km.) y *B. cophites* con *B. sp* (Amparaes) (separadas por 52.5 Km.). Cuyas distancias son largas teniendo en cuenta la poca capacidad de movimiento de este género. Estos patrones sugieren que posiblemente tuvieron un ancestro forestal de amplio rango geográfico, y que la colonización tuvo lugar varias veces de forma independiente y origino especies de morfología similares (De La Riva *et al.*, 2018)

Conclusiones

1.- En el presente trabajo se determina que morfológicamente el género *Bryophryne* es un grupo parafilético debido a que se incluyen las cuatro especies del género *Microkayla* incluidas en este estudio. Pero existen datos moleculares que respaldan la creación del género *Microkayla* y se necesita hacer un estudio conjunto para poder corroborar esta hipótesis que convine la parte morfológica y los datos moleculares para dar una correcta propuesta taxonómica (evidencia total).

2.- Para el clado del género *Bryophryne* 4 caracteres son las que respaldan el clado; 97:0, 98:0, 112:0, 116:0; de las cuales 3 son sinapomorfias únicas para el clado, el patrón de coloración de brazos, la coloración de las piernas, y el tamaño de las coanas.

3.- El género *Bryophryne* comprende tres grupos internos: 1) Grupo de *B. flammiventris* que se distribuye en la parte noroeste de la cordillera de los andes del departamento de Cusco, 2) Grupo de *B. quellokunka* que se distribuye al lado sur este de la cordillera del Cusco y la parte noroeste del departamento de Puno, 3) Grupo de *B. cophites* se distribuye casi en la parte central de la cordillera del departamento del cusco

4.- Se presenta nuevas diagnosis para cada taxa, donde se pone las posibles autoapomorfias de las especies del género *Bryophryne*. Para *B. flammiventris* presenta 9 autoapomorfias, en *B. sp* de Machupicchu 4, en *B. gymnotis* 3, en *B. mancoïnca* 4, en *B. quellokunka* 8, en *B. tocra* 4, en *B. wilakunka* 8, en *B. hanssaueri* 7, en *B. zonalis* 4, en *B. bustamantei* 3, en *B. abramalagae* 4, en *B. bakersfield* 9, en *B. nubilosus* 7, en *B. phuyuhampatu* 4, en *B. cophites* ninguno y en *B. sp* de Amparaes 5.

5.- Por el análisis realizado se encontró una candidata a especie nueva para el género *Psychrophrynella* (*P. sp* de Vilcabamba). Y dos candidatas a especies nuevas para el género *Bryophryne* (*B. sp* de Machupicchu y *B. sp* de Amparaes). Se colectaron las especies *B. zonalis*, *B. flammiventris* y *B. abramalagae*, confirmando su presencia en las localidades tipo.

Recomendaciones

Se recomienda realizar el estudio osteológico del genero *Bryophryne*, y realizar una filogenia incluyendo los datos de morfología externa, osteología y datos moleculares (evidencia total). Incluir todas las especies del genero *Microkayla*, y los demás géneros hermanos (*Noblella* y *Barycholos*). Para poder tener una mejor percepción de la historia evolutiva de estos géneros.

Glosario

- **Alopátrica:** Se conoce por especiación alopátrica a la especiación por aislamiento geográfico.
- **Analogía:** Caracteres parecidos pero no homólogos, realizan las mismas funciones biológicas. Puede ser convergencia o paralelismo
- **Autoapomorfias:** caracteres exclusivos de una especie. Por extensión apomorfía compartida únicamente por un grupo supraespecífico.
- **Clado:** un grupo monofilético en un cladograma. Los clados no aparecen los fenogramas, árboles de distancia..., son exclusivos de los cladogramas.
- **Cladograma:** Esquema dicotómico que muestra una hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de varios taxones. Se construye en los supuestos del análisis cladista. No refleja el grado de divergencia. Cada nodo está definido por una o varias sinapomorfías. Los cladogramas son dirigidos ya que de otro modo no se pueden identificar los clados (si no está dirigido se está en presencia de una red o red de Wagner). Las redes preceden a los cladogramas cuando la polarización del árbol se realiza a posteriori.
- **Convergencia:** Parecido adquirido independientemente en diferentes taxones, por consecuencia no heredados de la especie ancestral a estos taxones. Si la convergencia es en grupos cercanos es paralelismo.
- **Divergencia:** La evolución divergente o la selección divergente es la acumulación de diferencias entre poblaciones de especies estrechamente relacionadas, lo que lleva a la especiación.
- **Grupo externo:** Es cualquier grupo usado en el análisis que no es incluido en el taxón bajo estudio. Se utiliza para fines comparativos y debe ser lo más cercano posible al grupo interno, preferentemente su grupo hermano.
- **Grupo hermano:** Es el taxón filogenéticamente más próximo al grupo interno.
- **Grupo interno:** Es el grupo actualmente estudiado por el investigador.
- **Homólogo:** Dos caracteres son homólogos si se cumple alguna de estas dos condiciones: a) Son el mismo carácter que es encontrado en el ancestro común de los dos taxones. b) Son caracteres diferentes que tienen una relación ancestral descrita como preexistente (uno deriva del otro).
- **Homoplasia:** es el cambio evolutivo paralelo que hace que dos organismos presenten un mismo carácter adquirido independientemente

- **Monofilético:** (igual a clado, monofilia estricta) Grupo que comprende una especie ancestral y todos sus descendientes. Están definidos por, al menos, una sinapomorfias.
- **Parafilético:** Grupo que comprende una especie ancestral y sólo una parte de sus descendientes. Están definidos por al menos una simplesiomorfía. Véase polifilético.
- **Parsimonia** regla científica que postula que si existen dos respuestas a un problema o cuestiones, entonces la más simple de las dos es la más correcta. En cladística la reconstrucción filogenética que requiere menos cambios (pasos evolutivos) es más parsimoniosa que otra que requiera más pasos.
- **Polifilético:** Grupo que deriva de dos o varias especies ancestrales. Está definido por al menos una convergencia. Grupo en el cual el antecesor más reciente es asignado a otro grupo y no al mismo grupo.
- **Politomía:** un nodo sin bifurcación en un cladograma (tritomía, tetratomía, etc.). Se les llaman también "nodos sin resolver".
- **Sinapomorfias:** Caracteres compartido por dos o más taxones.

Bibliografía

- Angulo, A., Rueda-Almonacid, J. V., Rodríguez-Mahecha, J. V., & La Marca, E. (2006). *TÉCNICAS DE INVENTARIO Y MONITOREO PARA LOS ANFIBIOS DE LA REGIÓN TROPICAL ANDINA*. Bogotá.
- Bremer, K. (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10, 295–304.
- CalPhotos. (2012). Regents of the University of California, Berkeley. Retrieved from <http://calphotos.berkeley.edu/>
- Catenazzi, A., & Ttito, A. (2016). A new species of *Psychrophrynella* (Amphibia, Anura, Craugastoridae) from the humid montane forests of Cusco, eastern slopes of the Peruvian Andes. *PeerJ*, 4, e1807. <http://doi.org/10.7717/peerj.1807>
- Catenazzi, A., & Ttito, A. (2018). *Psychrophrynella glauca* sp. n., a new species of terrestrial-breeding frogs (Amphibia, Anura, Strabomantidae) from the montane forests of the Amazonian Andes of Puno, Peru. *PeerJ*, 6, e4444. <http://doi.org/10.7717/peerj.4444>
- Catenazzi, A., Ttito, A., Diaz, M. I., & Shepack, A. (2017). *Bryophryne phuyuhampatu* sp. N., a new species of cusco andes frog from the cloud forest of the eastern slopes of the peruvian andes (amphibia, anura, craugastoridae). *ZooKeys*, 2017(685), 65–81. <http://doi.org/10.3897/zookeys.685.12152>
- Chaparro, J. C., De La Riva, I., Padial, J. M., Ochoa, J. A., & Lehr, E. (2007). A new species of *Phrynopus* from Departamento Cusco, southern Peru (Anura: Brachycephalidae). *Zootaxa*, (1618), 61–68.
- Chaparro, J. C., Padial, J. M., Gutiérrez, R. C., & Riva, I. D. E. L. A. (2015). A new species of Andean frog of the genus *Bryophryne* from southern Peru (Anura: Craugastoridae) and its phylogenetic position, with notes on the diversity of the genus. *Zootaxa*, (3994), 94–108. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.3994.1.4>
- De la Riva, I., & Chaparro, J. C. (2008). A new, long-standing misidentified species of. *Zootaxa*, 50(1823), 42–50.
- De La Riva, I., Chaparro, J. C., Castroviejo-Fisher, S., & Padial, J. M. (2018). Underestimated anuran radiations in the high andes: Five new species and a new genus of holoadeninae, and their phylogenetic relationships (anura: Craugastoridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182(1), 129–172. <http://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx020>
- De Queiroz, K. (2007). Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886. <http://doi.org/10.1080/10635150701701083>
- Duellman, W. E., & Lehr, E. (2009). *Terrestrial-Breeding Frogs (Strabomantidae) in Peru*.

- Frost, D. R. (2018). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access).
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786. <http://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x>
- Grant, T., & Kluge, A. G. (2008a). Clade support measures and their adequacy. *Cladistics*, 24(6), 1051–1064. <http://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2008.00231.x>
- Grant, T., & Kluge, A. G. (2008b). Credit where credit is due: The Goodman-Bremer support metric. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(1), 405–406. <http://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.023>
- Grant, T., & Kluge, A. G. (2009). Perspective: Parsimony, explanatory power, and dynamic homology testing. Systematics and Biodiversity. *Systematic and Biodiversity*, 7(4), 357–363.
- Hedges, S. B., Duellman, W. E., Heinicke, M. P., World, N., & Molecular, T. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana)... *Zootaxa*, 1737, 1–182.
- Kluge, A. G. (2001). Parsimony with and without scientific justification. *Cladistics*, 17, 199–210.
- Kluge, A. G., & Grant, T. (2006). From conviction to anti-superfluity: Old and new justifications of parsimony in phylogenetic inference. *Cladistics*, 22(3), 276–288. <http://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00100.x>
- Lehr, E. (2006). Herpetologists' League Taxonomic Status of Some Species of Peruvian Phrynopus (Anura: Leptodactylidae), with the Description of a New Species from the Andes of Southern Peru TAXONOMIC STATUS OF SOME SPECIES OF PERUVIAN PHRYNOPUS (ANURA: LEPTODACTYLI. *Herpetologica*, 62(3), 331–347.
- Lehr, E., & Catenazzi, A. (2008). A new species of Bryophryne (Anura: Strabomantidae) from southern Peru. *Zootaxa*, 66(1784), 1–10. <http://doi.org/10.2994/057.004.0204>
- Lehr, E., & Catenazzi, A. (2009). Three New Species of Bryophryne (Anura: Strabomantidae) From the Region of Cusco, Peru. *Sciences-New York*, 4(2), 125–138.
- Lehr, E., & Catenazzi, A. (2010). Two new species of Bryophryne (Anura: strabomantidae) from high elevations in southern Peru (Region of Cusco). *Herpetologica*, 66(3)(1784), 308–319. <http://doi.org/10.2994/057.004.0204>
- Lynch, J. D. (1975). A review of the Andean Leptodactylid frog genus Phrynopus. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas*, 35, 1–51.

- Lynch, J. D. (1986). New Species of Minute Leptodactylid Frogs from the Andes of Ecuador and Peru. *Journal of Herpetology*, 20(3), 423–431.
- Mamani, L., Catenazzi, A., Ttito, A., Mallqui, S., & Chaparro, J. C. (2017). A new species of Bryophryne (Anura: Strabomantidae) from the Cordillera de Vilcabamba, southeastern Peruvian Andes. *Phyllomedusa*, 16(2), 129–141. <http://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v16i2p129-141>
- Padial, J. M., Chaparro, J. C., Castroviejo-Fisher, S., Guayasamin, J. M., Lehr, E., Delgado, A. J., ... Riva, I. D. La. (2012). (Anura: Strabomantidae), with the Description of Three New Species from the Amazonian Slopes of the Andes. *American Museum Novitates*, 3752(3752), 1–55. <http://doi.org/10.1206/3752.2>
- Padial, J. M., Grant, T., & Frost, D. R. (2014a). Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa*, 3825, 1–132.
- Padial, J. M., Grant, T., & Frost, D. R. (2014b). *Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria*. *Zootaxa* (Vol. 3825). <http://doi.org/10.11646/zootaxa.3825.1.1>

Apéndice

Abreviaciones de museos

MTD.- Museum für Tierkunde Dresden

MUSM.- Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos

MUBI.- Museo de biodiversidad del Perú

MHNG.- Musée d'Histoire Naturelle de la Ville de Genève

MNCN.- Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, Spain

MVZ. - Museum of Vertebrate Zoology, University of California Berkeley

MUSA.- Museo de la Universidad San Agustín

MHNC.- Museo de Historia Natural Cusco

CORBIDI.- Centro de Ornitología y Biodiversidad

KU. - The University of Kansas

Anexos

Anexo 1.- Descripciones originales de las especies del genero Bryophryne

Bryophryne mancoinca (Mamani, Catenazzi, et al., 2017)

Holotipo.- MUBI 11152, una hembra adulta.

Paratipos.- siete machos adultos MUBI 11147, 11148, 11149, 11150, 11151, 11153 y 11154; y una hembra juvenil MUBI 11159, todos de la misma localidad tipo. Tres hembras adultas MUBI 16068, 16069, 16074; un macho juvenil MUBI 16083.

Diagnosis.- (1) piel del dorso shagreen (piel de tiburón) con tubérculos pequeños y cónicos; pliegues dorsolaterales continuos solo a lo largo de la mitad anterior del dorso; piel del vientre, garganta y pecho lisa; presencia de pliegues discoidales; doblez torácico presente; (2) membrana timpánica y anillo timpánico débilmente definido; (3) hocico corto, redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado con tubérculos pequeños; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos vomerianos pequeños, oblicuos; dientes vomerinos ausentes; (6) saco vocal y hendiduras presentes, almohadilla nupcial ausente; (7) el dedo I ligeramente más corto que el dedo II; punta de los dedos de las manos redondeados; (9) tubérculos cubitales y tubérculos tarsales presentes, pequeños; (10) talón con tubérculos pequeños; pliegue tarsal ausente; (11) tubérculo metatarsal interno ovoide, 1.5 veces más grande que el externo; tubérculos plantares supernumerarios numerosos y bajos, no visibles en individuos preservados; tubérculo palmar ligeramente ovoide, tubérculo tenar ovoide; tubérculos palmar supernumerarios pocos y dispersos; (12) dedos de los pies que tienen flecos laterales; membranas interdigitales presentes entre

los dedos III y IV; Toe V más corto que Toe III; puntas de los dedos redondeadas; (13) en vida la coloración dorsal café rojiza o marrón grisácea, con una franja media dorsal tostada; coloración ventral gris, o gris azulado pálido con reticulación marrón rojiza, garganta y pecho marrón o marrón oscuro; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 23.6-26.5 mm (N = 4), en machos 19.6-22.9 mm (N = 2).

Etimología.- el epíteto específico manco inca se refiere al inca más importante de Vilcabamba, Manco Inca, quien fue el líder de la última resistencia inca en el sureste de Perú.

Bryophryne abramalagae (Lehr & Catenazzi, 2010)

Holotipo.- MUSM 27631, un macho adulto

Paratipos.- Una hembra MTD 4749, tres machos MTD 47489, MUSM 27630, 27632, un juvenil MTD 47491.

Diagnosis.- (1) Piel en dorso verde con pequeños tubérculos dispersos, piel en el dorso areolado; pliegue discoidal ausente, pliegue torácico presente; pliegue dorsolateral angosto y discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado superior con tubérculos agrandados; ancho del párpado superior más estrecho que la distancia inter orbital (IOD); crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (6) machos carecen de rendijas vocales y almohadillas nupciales; (7) dedo I más corto que el dedo II; punta de los dedos de la mano ligeramente puntiagudos; (8) dedos sin flecos laterales; (9) tubérculos cubital y tarsal presentes; (10) talón con tubérculos pequeños; pliegue tarsal interno ausente; (11) tubérculo metatarsal interno ovoide, aproximadamente la mitad del tamaño del tubérculo metatarsal externo que es alargado; tubérculos plantares supernumerarios presentes; (12) dedos sin franjas laterales; membranas interdigitales presente; dedos de los pies V y III de la misma longitud, ligeramente más grandes o ligeramente más cortos; puntas de los dedos levemente puntiagudas, casi tan grandes como las de los dedos de la mano; (13) en vida, dorso de oliva o marrón anaranjado, vientre anaranjado moteado con gris pálido en los machos, negro de vientre y gris

pálido moteado en una hembra soltera; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembra única 20.1 mm, en machos 15.9-19.1 mm (n 5 4).

Etimología.- El nombre específico *abramala-gae* se refiere a Abra Málaga, un paso de montaña con la elevación más alta de 4313 m. La nueva especie fue encontrada justo debajo del paso a 4000 m de elevación al lado de la carretera que conduce a Alfamayo.

Bryophryne bakersfield (Chaparro et al., 2015)

Holotipo.- MHNC 7972, una hembra adulta.

Paratipos.- Dos hembras adultas MHNC 7973, MUSA 2362; cuatro machos adultos MUSA 2360,2363-2365; un sub adulto macho MUSA 2361, colectados en 13 – 18 de junio del 2008. Dos hembras adultas MHNC 5993, 6001; tres hembras adultas MHNC 5996, 5997, 6000, tres hembras adultas MHNC 6006, 6014 y MNCN 43707; cinco machos adultos MHNC 6007, 6010, 6012, 6022–6023; dos hembras sub adultas MHNC 6008, 6013; dos hembras adultas MHNC 7975, MUSA 2357; una hembra sub adulta MHNC 7974; un macho adulto MUSA 2358; una hembra sub adulta MUSA 2359; sexo desconocido MUSA 2367–2368; un macho adulto MHNC 5999; una hembra subadulto MHNC 6002.

Diagnosis.- (1) piel en el dorso lisa o rugosa con verrugas; flancos densamente verrugosos, con verrugas más grandes que las del dorso; los pliegues dorsal, dorsolateral, occipital y supratimpánico prominentes (no aparecen en individuos preservados); la piel ventral areolada, la garganta y el tórax son areoladas pero con verrugas más pequeñas; verrugas dorsales y ventrales cubiertas por diminutas espículas queratinosas; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico corto, redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado con o sin tubérculos agrandados, crestas craneales ausentes; (5) proceso dentífero de vómeros ausentes; (6) saco vocal pequeño, hendiduras vocales presentes, almohadillas nupciales ausentes; (7) Dedo I más corto que, o igual al dedo II, puntas de dígitos redondeadas; (8) dedos que carecen de franjas laterales; (9) tubérculos cubitales ausentes; (10) talón con uno o dos tubérculos pequeños y bajos, tarso carente de tubérculos y pliegues; (11) superficies

plantares de los pies que llevan dos tubérculos metatarsianos, el interior ligeramente más grande que el exterior; tubérculos plantares supernumerarios bajos, débilmente definidos; (12) dedos que carecen de franjas laterales; membranas interdigitales ausentes; dedo del pie III más largo que el dedo del pie V, puntas de dígitos redondeadas; (13) Variación de coloración dorsal y ventral, que incluye colores rojo, naranja, amarillo, marrón, verde, crema o gris; la ingle y las espigas con marcas de destellos amarillas; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 25.0-31.1 mm en hembras, 17.3-22.9 mm en machos.

Etimología.- El epíteto de especie, usado como sustantivo en aposición, se refiere a la ciudad de Bakersfield, en el Valle de San Joaquín de California. El nombre fue seleccionado por Javier Bustamante, un peruano residente en Bakersfield, quien financió la investigación de Juan C. Chaparro en Perú.

Bryophryne bustamantei(Chaparro et al., 2007)

Holotipo.- MHNC 6018, una hembra adulta

Paratipos.- un macho adulto MHNC 6019; un macho sub adulto MHNC 6017; una hembra sub adulta MHNC 6015; un juvenil MHNC 6016.

Diagnosis.- (1) Tamaños medios (longitud de punta de la nariz hasta la cloaca es 23.4 mm), cuerpo robusto, piernas cortas (longitud de la tibia + longitud del pie entre 30-40% longitud de punta de la nariz hasta la cloaca); (2) membrana timpánica no aparente; (3) primer dedo de la mano ligeramente más corto que el segundo; (4) puntas de dedos ligeramente hinchados, no expandidas lateralmente; (5) membranas interdigitales de dedos de los pies y flecos laterales ausentes; (6) dos tubérculos metatarsianos, pliegue tarsal ausente; (7) piel dorsal fuertemente shagreen, pliegues dorsolaterales presentes, piel ventral areolada; (8) hocico redondeado en vista dorsal y en perfil; (9) bronceado dorsal en la vida; (10) vientre negro con grandes manchas irregulares de color gris azulado

Etimología.- El nombre es un patronímico de Javier Bustamante en reconocimiento a su apoyo a la investigación taxonómica y la conservación de la naturaleza en el Perú.

Bryophryne cophites (Lynch, 1975)

Holotipo.- KU 138884, una hembra adulta.

Paratipos.- Treinta individuos de sexo no identificado, KU 138885 – 138908, KU 138911 – 138916.

Diagnosis.- (1) piel en el dorso y vientre fuertemente areolada; pliegue dorsolateral ausente, pliegue discoidal ausente; (2) membrana timpánica no diferenciada; anillo timpánico ausente; (3) hocico corto, redondeado en vistas dorsal, redondeada casi truncada en vista lateral; (4) párpado sin tubérculos, más corto que la distancia interorbital, crestas craneales ausentes; (5) proceso dentígero de vómeros ausentes; (6) hendiduras vocales ausentes, almohadillas nupciales presentes en los dedos de la mano I y II; (7) Dedo de la mano I más corto que el dedo II, puntas de dígitos redondeadas; (8) dedos de las manos carecen de franjas laterales; (9) tubérculos cubitales ausentes; (10) talón con varios tubérculos pequeños, tarso sin de tubérculos ni pliegues; (11) tubérculo metatarsal interno ovoide, ligeramente más largo que el tubérculo metatarsal; tubérculos plantares supernumerarios ausentes; (12) dedos del pies carecen de flecos laterales; membranas interdigitales ausentes; dedo del pie III de igual longitud que el dedo del pie V, puntas de dígitos redondeadas; (13) coloración del dorso de gris a marrón; vientre marrón con manchas marrones oscuras (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 18.0 – 22.7 mm en machos, 21.9-29.3 mm en hembras.

Etimología.- De griego *kophos*, que significa sordo; en referencia a la ausencia de un oído externo y medio

Bryophryne flammiventris (Lehr & Catenazzi, 2010)

Holotipo.- MUSM 27613, un macho adulto.

Paratipos. – Dos hembras MTD 46892, MUSM 27612; tres machos MUSM 27614, MTD 46890,46891; un juvenil MUSM 27615.

Diagnosis.- (1) Piel en dorso shagreen con pequeños tubérculos dispersos, piel en el vientre débilmente areolada; pliegues discoidales y torácicos presentes; pliegue dorsolateral corto, de forma irregular, discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico presente; (3) hocico agudamente redondeado en las vistas dorsal y lateral; (4) párpado sin tubérculos

agrandados; ancho del párpado superior más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (6) machos con saco vocal y hendiduras vocales, pero sin almohadillas nupciales; (7) dedo de la mano I más corto que el dedo de la mano II; puntas de los dedos de la mano ligeramente puntiagudos; (8) dedos sin flecos laterales; (9) tubérculos cubital y tarsal ausentes; (10) talón con tubérculos pequeños; pliegue tarsal ausente; (11) tubérculo del metatarsal interno ovoide, 1.3 veces más grande que el tubérculo metatarsal externo redondeado; tubérculos plantares supernumerarios presentes; (12) dedos del pie sin flecos laterales; membranas interdigitales ausente; dedo del pie V más corto que el dedo del pie III; puntas de los dedos levemente puntiagudas, casi tan grandes como las de los dedos; (13) en vida, dorso café grisáceo oscuro, marrón negruzco con manchas amarillas, anaranjadas o rosadas; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 23.7-24.1 mm (n=2), en machos 19.0-20.1 mm (n=4).

Etimología.- El nombre específico *flammiventris* está compuesto del nombre latino *flamma* que significa " resplandor, fuego " y el sustantivo latino *venter* que significa " vientre ". El nombre específico se refiere a un patrón distinto de coloración ventral similar al fuego.

Bryophryne gymnotis (Lehr & Catenazzi, 2009)

Holotipo.- MUSM 24543, un macho adulto.

Paratipos.- 10 hembras MHNG 2710.28, MTD 46860, 46861, 47297, MUSM 24546 – 24550 y MVZ 258407; 8 machos MTD 47288, 47291, 47292, MUSM 24541, 24542, 24544, 24545, MVZ 258408, 258409; 11 juveniles MNNG 2710.29, MTD 46862- 46864, MUSM 24551 - 24556, MVZ 258410.

Diagnosis.- (1) piel en dorso shagreen , piel del vientre suave; ausencia de pliegue discoidal, presencia de pliegue torácico; pliegue dorsolateral angosto y discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico presente; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpados sin tubérculos agrandados; ancho del párpado más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros presentes, diminutos, oblicuos; (6) machos con saco vocal y hendiduras vocales, callos nupcial ausentes; (7)

el dedo I es más corto que el dedo II; punta de los dedos redondeados; (8) dedos con flecos laterales; (9) tubérculos cubital y tarsal presentes; (10) talón con tubérculos pequeños; pliegue tarsal ausente; (11) tubérculo del metatarsal interno ovoide, aproximadamente dos veces más ancho que el tubérculo metatarsal externo redondeado; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos de los pies con flecos laterales; membranas interdigitales presente; dedo del pie V más corto que dedo del pie III; puntas de los dedos redondeadas, aproximadamente tan anchas como las de los dedos; (13) en vida, dorso café rojizo, marrón grisáceo, marrón violáceo, oro gris oscuro, con raya angosta en la mitad del dorso tostado, marrón oscuro café, tostado, marrón rojizo dorado con manchas de color gris pálido; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 16.0-22.2 mm (n = 10), en machos 16.7-19.3 mm (n = 10).

Etimología.- El nombre específico *gymnotis* se compone del adjetivo griego “*gymnos*” que significa desnudo y el sustantivo griego “*otos*” que significa oído. El nombre específico se refiere al carácter de la nueva especie, que actualmente es el único miembro del género que tiene un tímpano.

Bryophryne hanssaueri (Lehr & Catenazzi, 2009)

Holotipo.- MUSM 27567, una hembra adulta.

Paratipos.- 11 hembras MHNG 2698.25, MTD 46865, 46887-46889, MUSM 24557, 27608-27611, MVZ 258411; 4 machos MTD 46866, MUSM 27568, 27607, MVZ 258413; dos juveniles MUSM 27569, MVZ 258412 ,

Diagnosis.- (1) piel en dorso shagreen con pequeños tubérculos dispersos, piel del vientre areolada; ausencia de pliegue discoidal, presencia de pliegue torácico; pliegue dorsolateral corto, de forma irregular, discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado sin tubérculos agrandados; ancho del párpado superior más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (6) machos sin saco vocal, hendiduras vocales y callos nupciales; (7) el dedo I es más corto que el dedo II; la punta de los dedos redondeados; (8) dedos con flecos laterales; (9) tubérculos cubitales se fusionaron para formar un pliegue estrecho; tubérculos

tarsales presentes; (10) talón con tubérculos pequeños; pliegue tarsal ausente; (11) tubérculo metatarsal interno ovoide, dos veces más ancho que el tubérculo metatarsal externo que es redondeado; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos de los pies con flecos laterales; tejido basal presente; dedo del pie V generalmente más largo que el dedo del pie III; puntas de los dedos levemente puntiagudas, similar de anchas como las de los dedos; (13) en vida, dorso pálido grisáceo marrón oscuro con una X o en forma triangular mancha en la cabeza, con o sin línea media dorsal, en las hembras naranja garganta, el pecho y el vientre pálido blanco grisáceo; en los machos, verde anaranjado pardusco con manchas blancas grisáceas en el pecho y el vientre; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 18.1-24.6 mm (n = 12), en machos 12.3-18.0 mm (n = 4).

Etimología.- la especie está dedicada a Hans Sauer, Alemania, por apoyar la iniciativa BIOPAT.

Bryophryne nubilosus (Lehr & Catenazzi, 2008)

Holotipo.- MUSM 26310, un macho adulto.

Paratipos.- Cuatro hembras MUSM 20970, 26311–26312, MTD 47294, y tres machos MUSM 26316–26317, MTD 47293.

Diagnosis.-(1) piel en dorso shagreen, piel del vientre areolada; pliegue discoidal ausente, doblez torácico presente; pliegue dorsolateral discontinuo prominente, de forma irregular, discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado con dos tubérculos agrandados; ancho del párpado más estrecho que distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (6) machos sin saco vocal, hendiduras vocales y almohadillas nupciales; (7) el dedo I es más corto que el dedo II; punta de dígitos redondeados; (8) dedos sin flecos laterales; (9) tubérculos cubital y tarsal presentes; (10) talón sin tubérculos; pliegue tarsal ausente; (11) tubérculo metatarsal interno ovoide, casi tan grande como externo; tubérculo metatarsal externo redondeado; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos sin flecos laterales; membranas interdigitales ausente; dedo del pie V más largo que dedo del pie III; puntas de los dedos levemente puntiagudas,

aproximadamente tan anchas como las de los dedos; (13) preservado, dorso café grisáceo con manchas de color marrón oscuro, marrón oscuro café con manchas y manchas de color gris pálido; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 19.8-21.9 mm (n = 4), en machos 12.7-18.9 mm (n = 4).

Etimología.- *Nubilosus* es el adjetivo latino que significa "nublado". El nombre se refiere a las condiciones climáticas en los bosques nublados en los Andes orientales.

Bryophryne phuyuhampatu (Catenazzi et al., 2017)

Holotipo.- CORBIDI 18226, un macho adulto.

Paratopotipos.- Dos hembras CORBIDI 18224 y MUBI 14654; y un macho CORBIDI 18225; un macho MUBI 14655.

Diagnosis.- (1) piel en dorso shagreen; piel en el vientre areolada, pliegue discoidal ausente, presencia de pliegue torácico; pliegues dorsolaterales irregulares y discontinuos; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico redondeado en vista dorsal y en perfil; (4) párpado con dos tubérculos pequeños, más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) proceso dentífero de vómeros ausentes; (6) saco vocal y hendiduras ausentes; callos nupciales ausentes; (7) El dedo I es mucho más corto que el dedo II; punta de los dedos ligeramente puntiagudos; (8) dedos que carecen de flecos laterales; (9) el borde externo del antebrazo con tubérculos pequeños; (10) talón con tubérculos diminutos; pliegue tarsal ausente; borde externo del tarso con pequeños tubérculos; (11) tubérculo metatarsiano interno prominente, ovoide, de relieve similar y tubérculo metatarsiano externo ligeramente más grande que el ovoide; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos del pie carecen de flecos laterales; membranas interdigitales ausente; los dedos del pie III y V tienen la misma longitud; punta de los dedos ligeramente puntiagudos; (13) en vida, de color tostado a verde y marrón con marcas de color marrón oscuro, azul verdoso en los flancos inferiores; algunos especímenes con una línea amarilla al medio del dorso que se extiende desde la punta del hocico hasta la cloaca y hasta la superficie

posterior de los muslos; barra interorbital presente; el pecho, el vientre y las partes ventrales de los antebrazos y las patas son de color marrón oscuro con manchas azul grisáceas; garganta marrón con motas que pasan de gris-azul a cobre cerca de la punta de la boca; superficies palmares y plantares marrones con los dedos de las manos y los pies más claros; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 14.2-16.9 mm en hombres (n = 3), 22.2-22.6 mm en mujeres (n = 2).

Etimología.- El nombre específico phuyuhampatu es una combinación de palabras quechuas usadas en aposición que significa "sapo" ("hampa'tu") que vive en la "niebla" ("phuyu").

Bryophryne quellokunka (De La Riva et al., 2018)

Holotipo.- MUBI 5380, una hembra adulta.

Paratopotipos.- Adulto machos MUBI 5374, 5375, 5377, NCN 43780, 43782; una adulta hembra MNCN 43784; juveniles MUBI 5376, 5378, 5379, MNCN 43799, 43781, 43783.

Diagnosis.- (1) piel en dorso uniformemente verrugoso, verrugas redondas a cónicas y bajas, con pliegues dorsolaterales incompletos que apenas alcanzan la mitad del cuerpo y que a veces persisten como una fila irregular de verrugas; piel de la cabeza shagreen a liso, verrugosa dorsalmente; vientre y pecho areolados, garganta lisa; (2) membrana timpánica y anillo timpánico levemente perceptible debajo de la piel, más pequeño que 2/3 de diámetro del ojo, pliegue supratímpanico compuesto de una fila de verrugas; (3) hocico corto, redondo en la vista dorsal, romo en la vista lateral; (4) párpado carente de tubérculos, con pequeñas verrugas cónicas; (5) proceso dentífero de vómeros ausentes; (6) hendiduras y saco vocales presentes, callos nupciales ausentes; (7) Dedo I más corto que el Dedo II, las puntas de los dedos de la mano redondeadas, sin solapa unguis ni surcos circunferenciales; (8) dedos que carecen de flecos laterales; (9) verrugas portadoras de la región cubital; (10) talón que carece de tubérculos, tarso que carece de tubérculos y pliegues; (11) dos tubérculos metatarsales, interior ligeramente más grande que el exterior; tubérculos supernumerarios discretos; (12) dedos que carecen de flecos laterales; membrana interdigitales ausentes; Dedo del pie III más largos que V, puntas

de dígitos redondeadas, sin solapa unguis y surcos circunferenciales; (13) coloración dorsal café rojiza a marrón oscuro, a veces con una marca interorbital gris negruzca y / o al medio del dorso; Variación de la coloración ventral, desde gris púrpura con manchas negras difusas hasta las superficies café, garganta y plantar de anaranjado a amarillo, axilas e ingles sin marcas de destello; (14) hembras más grandes que los machos, longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 27.6-28.2 mm en hembras adultas (n = 2), 18.0-20.3 mm en machos adultos (n = 5)

Etimología.- El epíteto de especie se usa como un nombre en aposición y deriva de la palabra quechua Q'ello Kunka que significa garganta amarilla (q'ello=amarillo, garganta=kunka), y se refiere a la garganta amarillenta de la especie. Q'ello Kunka es también el nombre de una montaña (5100 m) en la provincia de Quispicanchis, distrito de Marcapata, que pertenece a la cordillera de Vilcanota (Willkamayu).

Bryophryne tocra (De La Riva et al., 2018)

Holotipo.- MUBI 5420, una hembra adulta

Paratopitipos.- Machos MUBI 5418, 5419, MNCN 43785 - 43787, hembra MNCN 44214 y macho MUBI 5696.

Diagnosis.- (1) piel en el dorso fuertemente shagreen con verrugas dispersas a verrugosas (verrugas pequeñas, redondas a alargadas); flancos groseramente verrugosos, con algunas verrugas cónicas agrandadas; cabeza y antebrazos lisos a ligeramente peludos; pliegues dorsal ausentes, una fila de verrugas grandes desde detrás del ojo hasta la región sacra en algunos especímenes; piel ventral grueso areolada, garganta areolada, pecho liso; (2) membrana timpánica y anillo timpánico pequeño, diferenciables debajo de la piel; pliegue supratimpánico corto, conspicuo; (3) hocico corto, redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado sin tubérculos, crestas craneales ausentes; (5) proceso dentígero de vómeros ausentes; (6) hendiduras vocales presentes, callos nupciales ausentes; (7) Dedo I ligeramente más corto que el Dedo II, las puntas de los dígitos redondeadas, sin ranuras circunferenciales y solapa unguis; (8) dedos que carecen de flecos laterales; (9) verrugas portadoras de la región cubital; (10) talón que carece de tubérculos, tarso que carece de

tubérculos y pliegues; (11) superficies plantares de los pies que llevan dos tubérculos metatarsales interior ligeramente más grande que el exterior; tubérculos plantares supernumerarios bajos, débilmente definidos; (12) dedos que carecen de flecos laterales; cincha ausente; dedo del pie III igual a V, puntas de dígitos redondeadas, sin ranuras circunferenciales y solapa ungual; (13) coloración dorsal marrón oscuro a gris, con tonos metálicos; coloración ventral blanca con manchas negras o vetada con rayas negras; ingles, axilas y superficies posteriores de los muslos con marcas amarillas rodeadas de negrita; (14) hembras más grandes que los machos, longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 27.2-27.6 mm en hembras adultas (n = 2), 18.4-20.0 mm en machos adultos (n = 5)

Etimología.- El epíteto de especie se usa como un nombre en aposición, y se deriva de la palabra quechua T'uqra para desvanecido, descolorido, pálido, y lo usamos para referirnos al vientre blanco de la nueva especie. T'uqra es también el nombre de una montaña (5000 m) en la cordillera Willkanuta en los Andes de Puno, Perú.

Bryophryne wilakunka (De La Riva et al., 2018)

Holotipo.- MUBI 5425, una hembra adulta.

Paratopotipos.- un adulto macho, MNCN 43788

Diagnosis.- (1) piel en las superficies dorsal, incluidas las extremidades y la cabeza, densa y uniformemente verrugosa (verrugas de forma irregular, baja y plana a cónica); flancos más densamente verrugosos y con verrugas más grandes y más agudas que el dorso; pliegues dorsales ausentes; piel en el vientre y garganta areolada (aparentemente suave en individuos conservados); (2) membrana timpánica y anillo pequeño, ligeramente diferenciado, pliegue timpánico conspicuo; (3) hocico corto, redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado superior cubierto con pequeñas verrugas bajas, crestas craneales ausentes; (5) proceso dentígero de vómeros ausentes; (6) hendiduras vocales presentes, callos nupciales ausentes; (7) El dedo I es igual al dedo II, las puntas de los dígitos son redondeadas, sin ranuras circunferenciales, solapas y almohadillas unguales; (8) dedos que carecen de flecos laterales; (9) verrugas portadoras de la región cubital; (10) talón que carece de tubérculos, tarso que

carece de tubérculos y pliegues; (11) superficies plantares de los pies que llevan dos tubérculos metatarsales, interior ligeramente más grande que el exterior; tubérculos plantares supernumerarios bajos, débilmente definidos; (12) dedos cortos y anchos, sin flecos laterales; membranas interdigitales ausentes; dedos de los pies III igual a V, puntas de dígitos redondeadas, sin aleta y almohadillas unguales; (13) coloración dorsal gris oscuro a marrón oscuro y negro; coloración ventral de naranja a rojo oscuro brillante con manchas anaranjadas irregulares en las espinillas, ingles y garganta; superficies palmar y plantar, y superficies dorsal internas del mismo color que el vientre; (14) hembras más grandes que los machos, longitud de punta de la nariz hasta la cloaca 17.9 mm (un macho adulto) a 24.6 mm (una hembra adulta)

Etimología.- El epíteto de especie se usa como un nombre en aposición y deriva del Aymara 'Wila Kunka', que significa garganta roja (wila = rojo, kunka = garganta), que usamos para referirnos a la coloración ventral de color rojo oscuro a naranja brillante de esta especie. Wila Kunka es también el nombre de una montaña (5350 m) en la cordillera Kallawaya de Puno, Perú

Bryophryne zonalis (Lehr & Catenazzi, 2009)

Holotipo.- MUSM 27570, una hembra adulta.

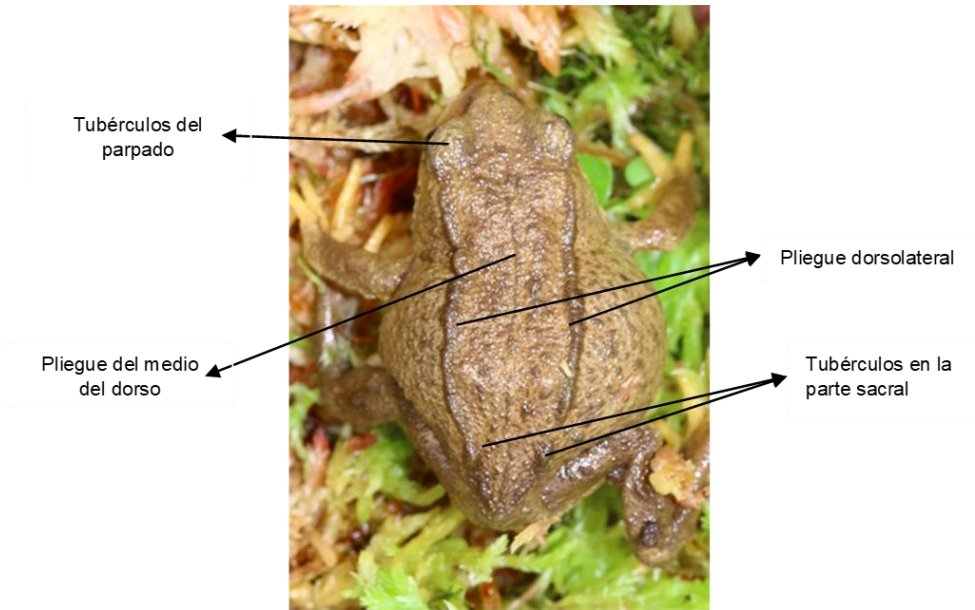
Paratipos.- tres hembras adultas MTD 46867, MUSM 27572, MVZ 258414; tres machos MTD 46870, MUSM 27574, MVZ 258415; y tres juveniles MTD 46869, MUSM 27575, 2786

Diagnosis.- (1) piel en dorso shagreen, piel del vientre areolada; pliegue discoidal ausente, doblez torácico presente, débilmente definido; pliegue dorsolateral generalmente discontinuo; (2) membrana timpánica y anillo timpánico ausente; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; (4) párpado superior sin tubérculos agrandados; ancho del párpado superior más estrecho que la distancia interorbital; crestas craneales ausentes; (5) procesos dentígenos de vómeros ausentes; (6) machos sin saco vocal, hendiduras vocales y callos nupciales; (7) el dedo I es más corto que el dedo II; punta de los dedos redondeados; (8) dedos con flecos laterales; (9) tubérculos cubital y tarsal presentes; (10) talón sin tubérculos; pliegue tarsal interno ausente; (11)

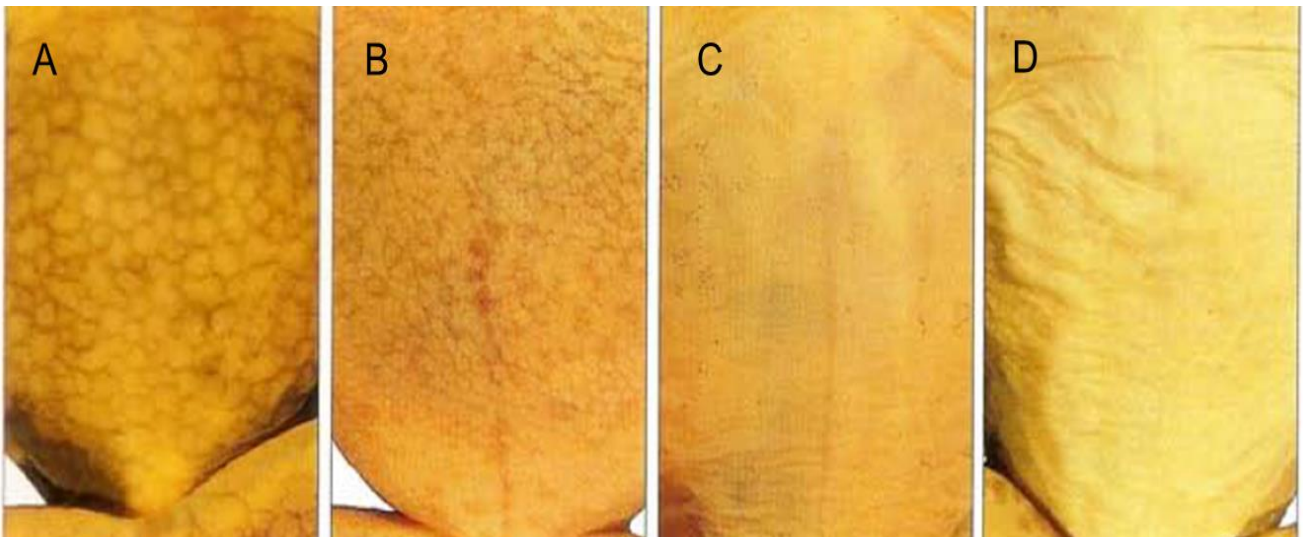
tubérculo metatarsal interno ovoide, uno y medio del tamaño del tubérculo metatarsiano externo; tubérculo metatarsiano externo redondeado; tubérculos plantares supernumerarios indistintos; (12) dedos de los pies con flecos laterales; membrana interdigital presente; dedo del pie V ligeramente más largo o igual al dedo del pie III; puntas de los dedos redondeadas, casi tan grandes como las de los dedos; (13) en la vida, dorso gris pálido, marrón grisáceo o tostado, garganta y pecho gris pálido y moteado, vientre negro con manchas blancas; (14) longitud de punta de la nariz hasta la cloaca en hembras adultas 12.2-24.4 mm (n = 3), en machos 14.8-17.6 mm (n = 3).

Etimología.- El nombre específico *zonalis* se deriva del sustantivo latino "zona" que significa faja o cinturón. El nombre se refiere al patrón de contraste que consiste en negro con manchas blancas en el vientre en hembras.

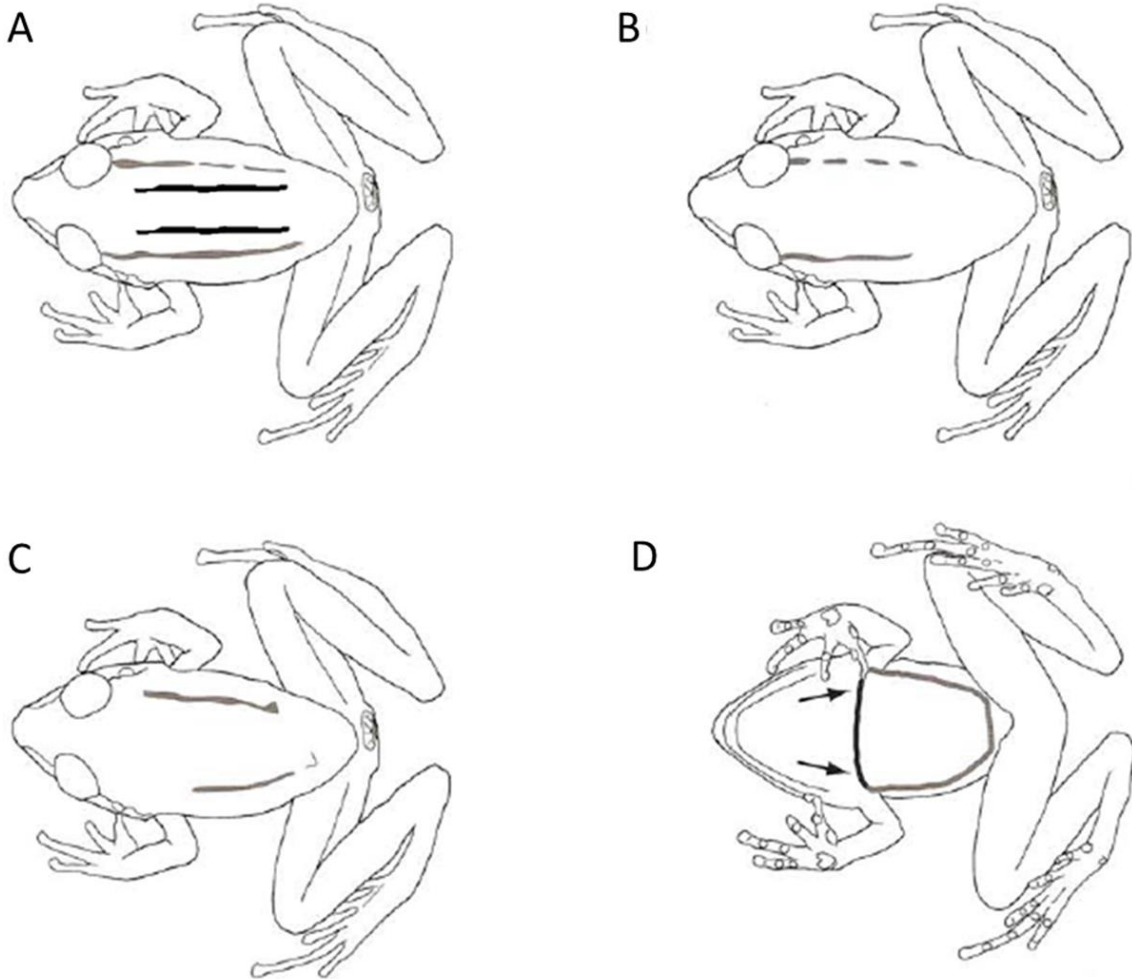
Anexo 2.- fotografía de *B. bustamantei* que muestra los caracteres 5, 6, 16, 29, 30, 31, 32,48.



Anexo 3.- tipos de piel del Vientre y aplica también al piel de garganta, A) fuertemente areolado, B) areolado, C) débilmente areolado, D) liso. Fuente (Duellman & Lehr, 2009)



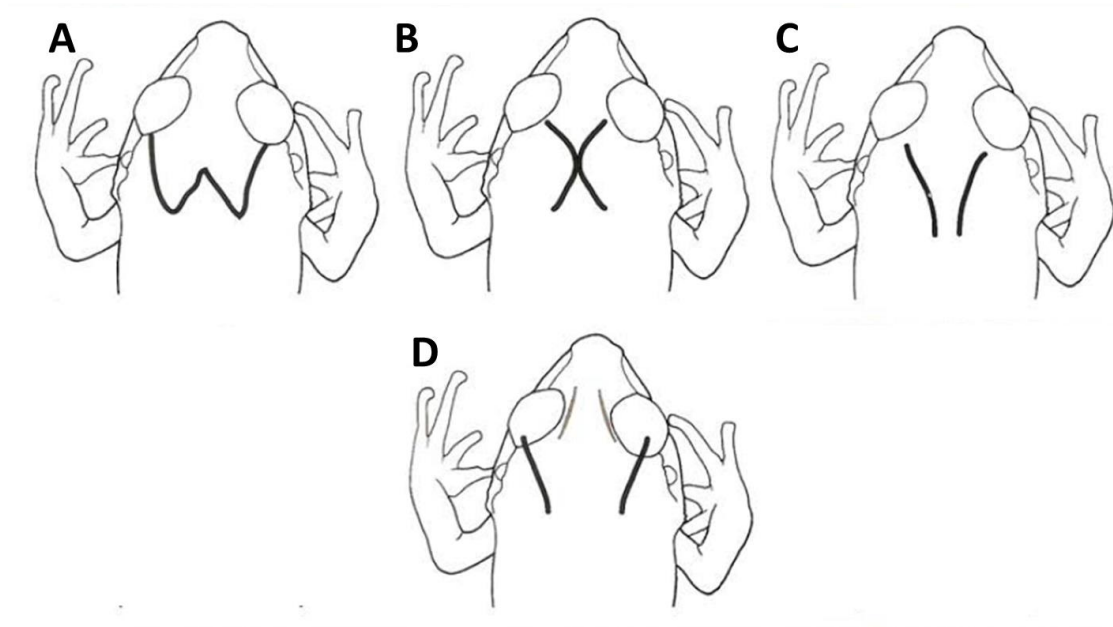
Anexo 4.- A) las líneas negras muestran los pliegues paravertebrales, y las líneas de color gris son los pliegues dorsolaterales. B) muestra la forma discontinua y continua del pliegue dorsolateral. C) se ve el alcance de los pliegues dorsolaterales, hasta los tubérculos sacrales o inicia desde la mitad del cuerpo. D) las flechas indican el pliegue torácico y la línea gris es el pliegue discoidal completo.



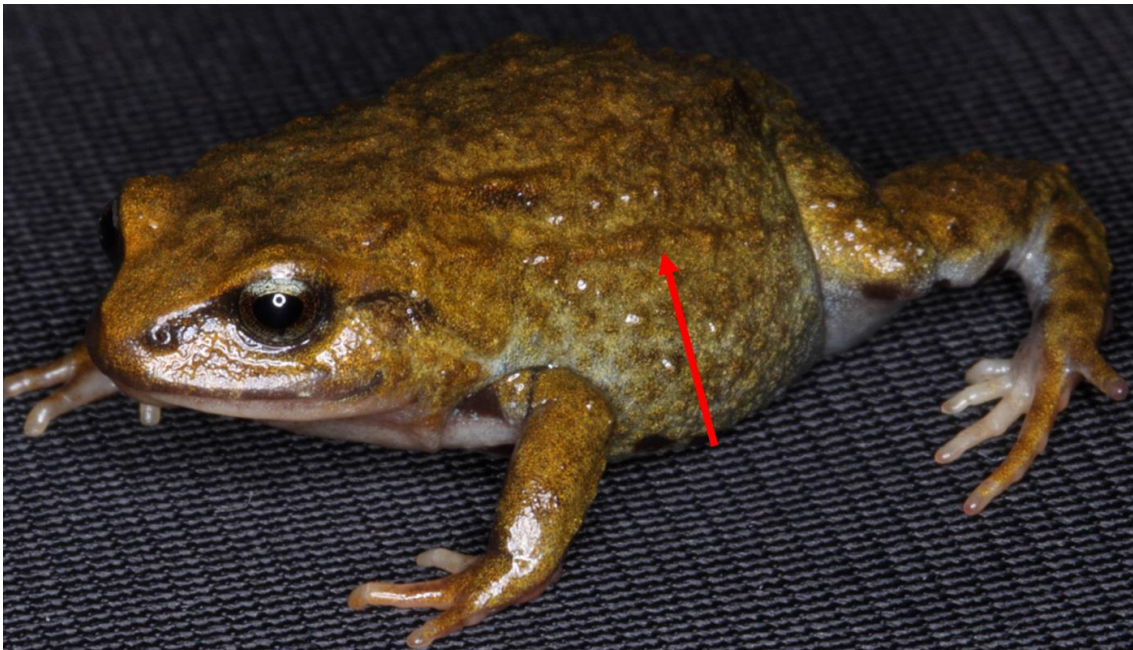
Anexo 5.- Fotografía de *B. flammiventris*, la flecha de color rojo indica el pliegue supratimpanico, la flecha azul el pliegue postrictal y la flecha verde indica el anillo y membrana timpánica.



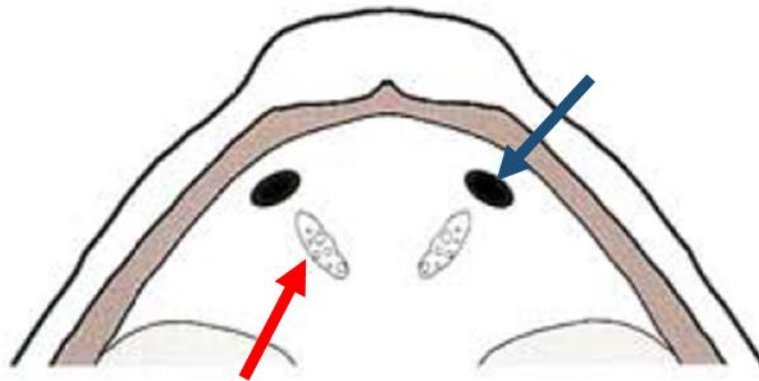
Anexo 6.- Diferentes tipo de Pliegues occipitales. A) Forma de "W", B) forma de "X", C) forma de "V" y D) postocular. (Duellman & Lehr, 2009)



Anexo 7.- Fotografía de *B. sp* de Machupicchu, la flecha roja indica la posición del pliegue lateral.



Anexo 8.- La flecha azul indica las coanas y la flecha roja los procesos dentígenos del vómer (oblicuos). (Duellman & Lehr, 2009)



Anexo 9.- grafico que explica, la numeración de dedos en números romanos y las diversas terminologías de las palmas de las manos y pies. (Duellman & Lehr, 2009)

