

# Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 54(4):33-49, 2014

[www.mz.usp.br/publicacoes](http://www.mz.usp.br/publicacoes)

ISSN impresso: 0031-1049

Aceito em: 25/09/2013

[www.revistas.usp.br/paz](http://www.revistas.usp.br/paz)

ISSN on-line: 1807-0205

Publicado em: 31/03/2014

[www.scielo.br/paz](http://www.scielo.br/paz)

## UNA ESPECIE NUEVA DE RANA ARBÓREA DEL GÉNERO *HYLOSCIRTUS* (AMPHIBIA: ANURA: HYLIDAE) DE LA CORDILLERA DEL CÓNDOR

ANA ALMENDÁRIZ<sup>1</sup>

JORGE BRITO<sup>1</sup>

DIEGO BATALLAS<sup>1</sup>

SANTIAGO RON<sup>2</sup>

### ABSTRACT

*Ecuadorian frogs of genus Hyloscirtus comprises 16 described species, of which eleven belong to the H. larinopygion group. They are restricted to the flanks of the Andes, both east and west. An assessment of the herpetofauna in the southern part of Cordillera del Condor (montane forests on sandstone plateaus) province of Zamora Chinchipe, Ecuador, led to the discovery of a new species for the group, which we describe herein as Hyloscirtus condor sp. nov. We herein analyze the tadpoles and advertisement calls, as well as estimate the phylogenetic relationships of the new and related species, based on new sequences of mitochondrial genes 12S, tRNA<sup>Val</sup> y 16S, until a total of 2508 bp. The results show that the group H. larinopygion comprises two clades: one occurring in the northern and central Andes, and the second in the south. The new species belongs to the southern clade, is sister to H. tapichalaca, and a seemingly undescribed species from Provincia Morona Santiago. The new species differs from all its congeners in color pattern, which consists of dark yellow dots on a tan background. It is the largest species of the H. larinopygion group and shares with H. tapichalaca the presence of a large prepollical curved spine and hypertrophied forearms. The new species inhabits a remote and well-preserved area of Cordillera del Condor. The discovery of new species and others at the site denotes the biological importance of this area and encourages the development of conservation plans.*

**KEY-WORDS:** New species; Hylidae; *Hyloscirtus condor*; Ecuador; Phylogenia; Ecological information.

### INTRODUCCIÓN

Hasta el momento se han descrito 7125 especies de anfibios, de las cuales 6285 son anuros (ranas y sapos); en este grupo, las ranas arborícolas confor-

man la familia Hylidae, la cual es la más diversa con 928 especies y 49 géneros (AmphibiaWeb, 2013). Los Hylidae son de amplia distribución, exceptuando África Central y Meridional, pero altamente diversos en las regiones tropicales del nuevo mundo (Duell-

<sup>1</sup> Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Casilla 17-01-2759, Telefax: 2236690. Quito, Ecuador.

E-mail: ana.almendariz@epn.edu.ec

<sup>2</sup> Museo de Zoología, Escuela de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Av. 12 de Octubre y Roca, Aptdo. 17-01-2184, Quito, Ecuador.

<http://dx.doi.org/10.1590/0031-1049.2014.54.04>

man, 2001). Los hylidos son de hábitos nocturnos y arborícolas, con adaptaciones para movilizarse entre las ramas, como son las terminaciones digitales expandidas (Duellman & Trueb, 1994), la presencia de un elemento intercalar cartilaginoso entre las falanges penúltima y última y también por la forma de garra que tiene el extremo distal de la última falange (Cannatella et al., 2012). Comprende 4 subfamilias, de las cuales Hylinae es la más diversa en géneros y especies (Wiens et al., 2005).

Faivovich et al. (2005) presentan una revisión completa sobre la sistemática de la familia Hylidae, junto con un análisis filogenético basado en 276 terminales que incluyó muestras representativas de 40 géneros de las cuatro subfamilias de Hylidae y de 39 grupos de especies del género *Hyla*. Entre sus resultados también mencionan la división de los Hylinae en cuatro clados, incluyendo en el primero a: el género *Aplastodiscus*, las ranas gladiadoras (antes *Hyla*), un clado de los tepuies guayanenses y a las *Hyla* de los Andes que se reproducen en arroyos o quebradas. En los resultados finales presentan una nueva taxonomía, en la que los Hylinae se hallan divididos en cuatro tribus y se revalidan algunos géneros, entre ellos *Hyloscirtus* para incluir a las especies de los grupos de *H. armatus*, *H. bogotensis* e *H. larinopygion*. La nomenclatura propuesta por Faivovich et al. (2005) fue adoptada por Wiens et al. (2006); posteriormente Wiens et al. (2010) encontraron fuerte soporte para apoyar la monofilia de *Hyloscirtus*, Coloma et al. (2012) comprobaron la monofilia del grupo *Hyloscirtus larinopygion*.

Las ranas del género *Hyloscirtus* se reproducen en las márgenes de cuerpos de agua de corriente rápida y sus renacuajos son suctores; se caracterizan por 56 transformaciones en las proteínas nucleares y mitocondriales y en los genes ribosomales; una particular sinapomorfia morfológica muy notable es la presencia de rebordes cutáneos amplios en los dedos manuales y pediales (Faivovich et al., 2005).

*Hyloscirtus* está conformado por 32 especies, distribuidas desde Costa Rica hasta la región andina de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (AmphibiaWeb, 2013).

Ron et al. (2013), registran para el Ecuador un total de 16 especies de *Hyloscirtus*, de las cuales once pertenecen al grupo *H. larinopygion* incluyendo dos especies descritas por Coloma et al. (2012), a las que denominaron: *H. criptico* e *H. princecharlesi*. En la misma publicación también se reporta para Ecuador a *H. tigrinus*.

Según la caracterización fenotípica que hacen Duellman & Hillis (1990) para el grupo *larinopygion*,

estas ranas se caracterizan por un tamaño considerable, manos y patas con discos terminales grandes y membrana reducida. El cráneo está bien osificado, particularmente el esfenotmoide y presenta pequeñas fontanelas frontoparietales; el hueso cruadradoyugal está presente; los odontóforos vomerinos son alargados, transversales y en posición posterior a las coanas, las cuales son abultadas en la parte media; el tubérculo prepóico está apoyado en una espina (prepólex) ancha, elíptica y osificada; los renacuajos son grandes y con colas musculosas; la boca de la larva se halla en posición ventral, con una o dos hileras completas de papilas marginales y con ocho a diez hileras inferiores de denticulos.

Coloma et al. (2012) revisaron la sistemática de las ranas del grupo *Hyloscirtus larinopygion* y presentaron un nuevo árbol filogenético basado en el ADN mitocondrial (secuencias parciales de genes 12S rRNA, tRNA valina, y 16S rRNA; ~2.3 kb) de once especies de este grupo. La filogenia confirma la estrecha relación de los miembros del grupo *H. larinopygion* con miembros andinos del grupo *H. armatus*. Además muestran que *Hyloscirtus tapichalaca* diverge basalmente de las especies restantes del grupo *H. larinopygion*. Entre ellas hay dos clados, en el "A" se ubican *H. ptychodactylus*, *H. princecharlesi*, *H. tigrinus*, *H. psarolaimus*, *H. criptico*, *H. pacha* e *H. staufferorum*; en el clado "B" están *H. larinopygion*, *H. pantostictus* e *H. lindae*. La monofilia del grupo *H. larinopygion* y la ubicación de *H. tapichalaca* tuvieron un soporte moderado en la filogenia de Máxima Parsimonia y un bajo soporte en las filogenias Bayesiana y de Máxima Verosimilitud.

Los hábitos seclutorios de las ranas *Hyloscirtus* y su confinamiento a sitios poco explorados han contribuido al escaso conocimiento de este grupo. En el mes de agosto de 2012, la Universidad Estatal Amazónica y la Fundación Naturaleza y Cultura Internacional realizaron una Evaluación Ecológica Rápida (Sayre et al., 2002), de vertebrados, insectos y plantas, en la Reserva Biológica Cerro Plateado, extremo meridional de la Cordillera del Cóndor. Luego de una larga jornada, con tres campamentos de avanzada, se coronó la cumbre del Cerro Plateado, a una altura de 2950 msnm. En esta expedición se realizaron varios descubrimientos importantes de la anfibio fauna, siendo uno de ellos una especie bastante conspicua de rana del género *Hyloscirtus* que se describe en el presente artículo y que constituye la 12ª especie ecuatoriana de este género dentro del grupo *H. larinopygion*. Se describen las larvas en el estadio 25 (Gosner, 1960), se analizan las vocalizaciones de los machos y se presentan algunas anotaciones sobre el hábitat y comportamiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los especímenes adultos y larvas fueron colectados en el flanco occidental de Cerro Plateado, Cordillera del Cóndor, en puntos localizados en y entre los campamentos de avanzada 1 y 2 (04°35'40.9"S, 78°51'15"O, 1620 msnm y 04°36'15.9"S, 78°49'16.4"O, 2317 msnm), en el mes de agosto de 2012. Los puntos de muestreo pertenecen al Cantón Nangaritza, Parroquia Nuevo Paraíso, Provincia Zamora Chinchipe, Ecuador. Los datos de latitud y longitud se basaron en el datum WGS 84, y fueron registrados con el Garmin eTrex Summit® HC. Los especímenes adultos fueron fijados en formalina al 10% y preservados en etanol de 70%, mientras que las larvas se mantuvieron en formalina al 10% desde el momento de su colección; para la preservación de los especímenes seguimos los protocolos de Chen & Combs (1999) y Simmons (2002). Todos los especímenes se hallan depositados en el Museo de Historia Natural Gustavo Orcés de la Escuela Politécnica Nacional (MEPN).

Los especímenes de la especie nueva fueron comparados con descripciones publicadas de especies del grupo *Hyloscirtus larinopygion*. Las medidas del material de estudio (holotipo, paratopótipos y paratipos) fueron tomadas con un calibrador digital Buffalo Tools (precisión de  $\pm 0.01$  mm), según las recomendaciones de Duellman (2001) y las descritas por Duellman & Hillis (1990) para el grupo *H. larinopygion*. Las medidas se abrevian como se indica a continuación: **LRC** (longitud rostro-cloaca), **LTi** (longitud de la tibia), **LPI** (longitud del pie), **LCA** (longitud de la cabeza), **ACA** (ancho de la cabeza), **DEN** (distancia entre aberturas nasales), **DIO** (distancia interorbital), **DON** (distancia ojo-abertura nasal), **DOJ** (diámetro del ojo), **DTI** (diámetro del tímpano). Para la numeración de los dedos (I-IV) y el cálculo de la fórmula de las membranas se usa la metodología de Savage & Heyer (1967) y Myers & Duellman (1982).

La madurez sexual de los machos se determinó por la presencia de hendiduras vocales, sacos vocales extendidos, revisión de gónadas y/o la presencia de espina prepólica. La descripción de la coloración en vivo se basó en Smithe (1975).

La terminología usada para la descripción de las larvas sigue las recomendaciones de Altig (1970), Lips & Savage (1996) y McDiarmid & Altig (1999). Para la descripción se seleccionó un renacuajo en estadio 25, con piezas bucales completas. Las dimensiones del cuerpo y cola fueron tomadas usando un micrómetro acoplado a un estéreo microscopio Olympus SZ2-ILST. Las principales medidas se abrevian a continuación: **LT** (longitud total), **LCU** (longitud del

cuerpo), **ANC** (ancho del cuerpo, tomado a nivel del espiráculo), **ALC** (alto del cuerpo), **LC** (longitud de la cola), **LES** (longitud del espiráculo), **AEC** (ancho del espiráculo), **LTC** (longitud del tubo cloacal), **ATC** (ancho del tubo cloacal), **ANMC** (ancho de la musculatura de la cola), **ALMC** (altura de la musculatura de la cola), **DONF** (distancia del ojo al orificio nasal), **DEN** (distancia entre aberturas nasales), **DO** (diámetro del ojo), **DIO** (distancia interorbital), **ADO** (ancho del disco oral), **FDL** (formula de los dientes labiales).

Se registró 12 vocalizaciones del espécimen MEPN 14754, con una grabadora digital Zoom H4n y un micrófono unidireccional Sennheiser K6-C. Adicional a esta información se tomó datos sobre la temperatura ambiente con un termómetro Springfield; analizamos la estructura de la vocalización con el software de Adobe Audition 3.0 (Adobe Systems Incorporated, San José, CA) en una frecuencia de 44.1 KHz y 16 "bits" de resolución (Almendáriz & Batallas, 2012); las vocalizaciones fueron diagramadas con el software de Raven 1.4 (Cornell Lab. of Ornithology, Ithaca, NY). Se cuantificó las siguientes variables: (1) frecuencia dominante (frecuencia de máxima energía, determinada con el cálculo de Fourier), (2) frecuencia fundamental (frecuencia más baja o estructural de un espectro), (3) número de armónicas (número de frecuencias armónicas presentes en los cantos), (4) tasa del canto (repetición de los cantos en el lapso de un minuto), (5) número de notas (número de unidades acústicas de un determinado patrón de amplitud reconocido en las llamadas), (6) duración de los cantos (tiempo desde el inicio hasta el final de una llamada, medido con el analizador de forma de onda), (7) duración de las notas, y (8) intervalos entre cantos (tiempo transcurrido entre canto y canto) (Cocroft & Ryan, 1995 y Almendáriz & Batallas, 2012).

Las fotografías del holotipo y larvas preservados fueron tomadas en un estéreo microscopio Olympus SZ61, con el acople de una cámara digital Lumenera Infinity 1-2c. Las imágenes de Rayos X se tomaron en un equipo Thermo Keveex, Model PXS5-925EA-LV, con un ajuste de: voltaje máximo: 80 Kv, potencia máxima: 8 Watts y corriente máxima de: 0.18 mA. Para visualizar características osteológicas, particularmente de las cinturas escapular y pélvica, se procedió a limpiar el esqueleto del paratipo MEPN 14761 en un dermestario.

## Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

El ADN total fue extraído de tejido de hígado preservado en etanol al 95% con el protocolo de gua-

**TABLA 1:** Números de accesoión Genbank para las secuencias de ADN usadas en el análisis filogenético.

No. de voucher	Especie	No. de accesoión Genbank		Referencia
		12S	16S	
QCAZ 24376	<i>Hyloscirtus alytolylax</i>	JX155799	JX155826	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 24377	<i>Hyloscirtus alytolylax</i>	JX155798	JX155825	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 173222	<i>Hyloscirtus armatus</i>	AY819423	—	Wiens <i>et al.</i> 2005
AMNH 165163	<i>Hyloscirtus armatus</i>	AY549321	AY549321	Faivovich <i>et al.</i> 2004
AMNH 165132	<i>Hyloscirtus charazani</i>	AY843618	AY843618	Faivovich <i>et al.</i> 2005
SIU 6926	<i>Hyloscirtus colymba</i>	DQ380353	—	Wiens <i>et al.</i> 2006
SIUC H-7079	<i>Hyloscirtus colymba</i>	AY843620	AY843620	Faivovich <i>et al.</i> 2005
MEPN 14754	<i>Hyloscirtus condor</i> sp. nov.	KF756939	KF756939	Este estudio
MEPN 14758	<i>Hyloscirtus condor</i> sp. nov.	KF756938	KF756938	Este estudio
QCAZ 43421	<i>Hyloscirtus criptico</i>	JX155812	JX155839	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 43422	<i>Hyloscirtus criptico</i>	JX155814	JX155841	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45466	<i>Hyloscirtus criptico</i>	JX155813	JX155840	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 41826	<i>Hyloscirtus larinopygion</i>	JX155817	JX155844	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45462	<i>Hyloscirtus larinopygion</i>	JX155818	JX155845	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 181086	<i>Hyloscirtus lascinius</i>	DQ380359	—	Wiens <i>et al.</i> 2006
QCAZ 41232	<i>Hyloscirtus lindae</i>	JX155821	JX155848	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45342	<i>Hyloscirtus lindae</i>	JX155824	JX155851	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45346	<i>Hyloscirtus lindae</i>	JX155822	JX155849	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45463	<i>Hyloscirtus lindae</i>	JX155823	JX155850	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 202728	<i>Hyloscirtus lindae</i>	DQ380361	—	
KU 202760	<i>Hyloscirtus pacha</i>	AY326057	AY326057	Darst & Cannatella 2004
SIUC H-6924	<i>Hyloscirtus palmeri</i>	AY843650	AY843650	Faivovich <i>et al.</i> 2005
QCAZ 45435	<i>Hyloscirtus pantostictus</i>	JX155820	JX155847	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45438	<i>Hyloscirtus pantostictus</i>	JX155819	JX155846	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 202732	<i>Hyloscirtus pantostictus</i>	AY326052	—	Darst & Cannatella 2004
QCAZ 23938	<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	JX155800	JX155827	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 32271	<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	JX155802	JX155829	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 41032	<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	JX155801	JX155828	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 212119	<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	DQ380369	—	Wiens <i>et al.</i> 2006
QCAZ 42165	<i>Hyloscirtus princecharlesi</i>	JX155806	JX155833	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 43654	<i>Hyloscirtus princecharlesi</i>	JX155807	JX155834	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 27049	<i>Hyloscirtus psarolaimus</i>	JX155808	JX155835	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 46095	<i>Hyloscirtus psarolaimus</i>	JX155809	JX155836	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 46030	<i>Hyloscirtus ptychodactylus</i>	JX155804	JX155831	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 46031	<i>Hyloscirtus ptychodactylus</i>	JX155805	JX155832	Coloma <i>et al.</i> 2012
KU 181167	<i>Hyloscirtus simmonsii</i>	DQ380376	—	Wiens <i>et al.</i> 2006
QCAZ 45962	<i>Hyloscirtus staufferorum</i>	JX155816	JX155843	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 45967	<i>Hyloscirtus staufferorum</i>	JX155815	JX155842	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 15083	<i>Hyloscirtus tapichalaca</i>	JX155803	JX155830	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 16704	<i>Hyloscirtus tapichalaca</i>	AY563625	AY563625	Faivovich <i>et al.</i> 2004
QCAZ 31550	<i>Hyloscirtus tigrinus</i>	JX155811	JX155838	Coloma <i>et al.</i> 2012
QCAZ 41351	<i>Hyloscirtus tigrinus</i>	JX155810	JX155837	Coloma <i>et al.</i> 2012

nidina tiocianato. Aplicamos la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para amplificar, en cuatro fragmentos sobrelapados, los genes mitocondriales 12S rRNA, *tRNA<sup>Val</sup>* y 16S rRNA. Los cebadores utilizados fueron los mismos listados en Coloma *et al.* (2012). La amplificación se llevó a cabo con protocolos estándar. Los productos de PCR fueron secuenciados por el Grupo de Secuenciación MacroGen (MacroGen Inc., Seúl, Corea).

**Análisis filogenético**

Estimamos las relaciones filogenéticas de la especie nueva y de especies relacionadas, en base a nuevas secuencias de los genes mitocondriales 12S, *tRNA<sup>Val</sup>* y 16S con un total de hasta 2508 bp. Para ampliar el muestreo de especies también incluimos datos del GenBank. Las muestras, incluyendo sus números de acceso al GenBank están listadas en la Tabla 1. Como

grupo externo incluimos muestras de *Pseudacris nigrita*, *Itapotihyla langsdorffii* y varias especies de *Hypsiboas* (Tabla 1). La alineación preliminar de las secuencias se hizo con el software MAFFT 6.814b con el algoritmo L-INS-i (Katoh *et al.*, 2002). Regiones de alineación ambigua en la matriz fueron corregidas manualmente en Mesquite 2.72 (Maddison & Maddison, 2009). Los árboles filogenéticos fueron obtenidos usando inferencia Bayesiana. Debido a que los loci analizados pueden evolucionar bajo procesos distintos, es improbable que todos se ajusten a un solo modelo evolutivo. Por lo tanto, dividimos la matriz de datos para analizar cada partición bajo modelos separados. El mejor modelo para cada partición fue seleccionado con JModelTest versión 2.1.1 (Darriba *et al.*, 2012; Guindon & Gascuel, 2003) usando el Criterio de Información de Akaike como medida de optimalidad. La matriz se partió en dos: *12S* + *tRNA<sup>Val</sup>* y *16S*. Con fines comparativos, también hicimos un análisis con una sola estrategia de partición. Se escogió entre las dos estrategias estimando sus factores Bayes con un umbral de diferencia de 10 o más, como evidencia a favor del esquema con más particiones (Brandley *et al.*, 2005).

Cada búsqueda Bayesiana consistió de dos corridas paralelas de la cadena Markov de Monte Carlo con combinación Metrópolis por  $2 \times 10^6$  generaciones. Cada corrida tuvo cuatro cadenas con una temperatura de 0.1. La convergencia en una distribución estacionaria fue determinada examinando los valores del Tamaño Efectivo de Muestra con el programa Tracer versión 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). Asumimos que valores mayores a 100 eran indicativos de convergencia. Se descartó el 10% de las generaciones muestreadas como *burn-in* y las restantes fueron usadas para estimar el árbol Bayesiano, probabilidades posteriores de los nodos y los parámetros del modelo. La búsqueda Bayesiana se hizo en el programa MrBayes 3.2.1 (Ronquist *et al.*, 2012).

## RESULTADOS

### Relaciones filogenéticas

El modelo de evolución seleccionado bajo el criterio de información de Akaike fue GTR + I + G para ambas particiones. Los factores Bayes favorecieron el esquema de partición de la matriz en dos partes (valores > 30). Las topologías de ambos árboles de consenso (dos particiones y una partición) fueron idénticas para el grupo interno. A continuación solo discutiremos los resultados del análisis de dos particiones.

El árbol de consenso (Fig. 2) tiene un alto soporte (PP > 0.95) en la mayoría de nodos. El grupo *H. larinopygion* tiene un alto soporte (probabilidad posterior = 0.99) y es hermano de un clado formado por el resto de especies de *Hyloscirtus*. Entre estas últimas, recuperamos una relación cercana entre *H. simmonsii* y *H. alytolylax* y además la existencia de más de una especie entre las muestras reportadas como "*H. phyllognathus*".

En el grupo interno, dos clados divergen basalmente. El primero está conformado por especies que habitan en las estribaciones sur orientales del Ecuador y el segundo por especies de las estribaciones orientales y occidentales del centro y norte de los Andes de ecuatorianos. Los clados son alopátricos excepto por una zona de simpatria en los alrededores de Plan de Milagro (Provincia de Morona Santiago).

La muestra de "*Hyloscirtus lindae*" KU 202728 (colectada a 21.6 km OSO Plan de Milagro) no se agrupó con otros individuos de *H. lindae* (e.g., QCAZ 45463) sino con *H. tapichalaca*. Estas tres muestras forman el clado hermano de la población de *Hyloscirtus* de la Cordillera del Cóndor. Las distancias genéticas no corregidas (gen *12S*) entre los *Hyloscirtus* de la Cordillera del Cóndor y sus muestras más cercanas (*H. tapichalaca* e "*H. lindae*") tienen un rango de 0.034 a 0.036. Estas distancias son mayores que las registradas entre pares de especies hermanas como *H. pacha* e *H. staufferorum* (0.014-0.018), *H. princecharlesi* e *H. ptychodactylus* (0.004-0.020) e incluso entre especies no hermanas como *H. criptico* e *H. psarolaimus* (0.022-0.026). La alta divergencia genética encontrada en los *Hyloscirtus* de la Cordillera del Cóndor asociados a su morfología particular nos conducen a reconocerla como una especie nueva.

## Sistemática

### *Hyloscirtus condor* sp. nov. (Fig. 1)

#### Holotipo

Un macho adulto (MEPN 14758) colectado por Jorge Brito, en una quebrada adyacente al campamento de avanzada N° 2 y que corresponde a la formación vegetal Bosque siempreverde montano sobre mesetas de arenisca de la Cordillera del Cóndor (Ministerio del Ambiente, 2012), Cantón Nangaritza, Parroquia Nuevo Paraíso, Reserva Biológica Cerro Plateado, Zamora Chinchipe, Ecuador, 04°36'15.9"S, 78°49'16.4"O, 2317 m, 21 de agosto de 2012.



**TABLA 2:** Medidas de la serie tipo de *Hyloscirtus condor* en mm, promedio y desviación estándar en paréntesis. Abreviaciones: Longitud rostro cloaca (**LRC**), Longitud de la tibia (**LTI**), Longitud del pie (**LPI**), Longitud de la cabeza (**LCA**), Ancho de la cabeza (**ACA**), Distancia interorbital (**DIO**), Distancia entre aberturas nasales (**DEN**), Diámetro del ojo (**DOJ**), Distancia ojo-abertura nasal (**DON**), Diámetro del tímpano (**DTI**).

Carácter	MEPN 14758 ♂ (Holot.)	MEPN 14753 ♂ (juven)	MEPN 14754 ♂	MEPN 14755 ♂	MEPN 14756 ♂	MEPN 14757 ♂	MEPN 14759 ♂	MEPN 14760 ♂	MEPN 14761 ♂	Machos n = 7 (adultos)
LRC	71.46	47.94	70.42	67.24	70.94	73.72	70.22	73.82	64.88	64.83-73.83 (70.33 ± 3.02)
LTI	37.50	24.88	36.54	38.50	38.54	38.96	35.86	37.26	36.87	35.86-38.96 (37.50 ± 1.09)
LPI	31.98	20.61	31.21	33.13	33.04	33.00	31.72	32.00	29.40	29-33.13 (31.89 ± 1.36)
LCA	23.27	16.25	22.06	22.10	21.99	23.86	23.83	22.22	20.62	20.62-23.86 (22.49 ± 1.10)
ACA	25.09	18.17	26.09	26.07	25.83	25.40	25.6	26.00	23.38	23.38-26.09 (25.43 ± 0.90)
DEN	5.87	4.20	6.05	6.32	6.12	5.32	6.56	6.90	5.65	5.32-6.90 (6.10 ± 0.50)
DIO	7.83	5.59	8.54	8.34	8.42	7.66	7.74	7.66	6.80	6.80-8.54 (7.87 ± 0.56)
DOJ	7.68	6.54	8.14	8.24	8.74	8.08	7.5	8.42	7.3	7.3-8.74 (8.06 ± 0.50)
DON	5.14	3.58	5.39	5.28	5.34	4.82	5.21	5.40	4.65	4.65-5.40 (5.15 ± 0.28)
DTI	4.10	3.27	3.70	3.84	3.93	3.60	3.40	3.64	3.82	3.40-4.10 (3.75 ± 0.22)

Paratopotipos (7)

Seis machos adultos (MEPN 14754, 14755, 14756, 14757, 14759 y 14760), colectados por Jorge Brito el 21 de agosto de 2012 y un macho adulto (MEPN 14761) colectado por Jonas Nilson el 22 de agosto del 2012, en la localidad típica.

Paratipos (3)

Un macho joven (MEPN 14753), colectado por Vladimir Carvajal el 21 de agosto de 2012, en una quebrada a 800 m de distancia de la localidad típica (04°36'13.8"S, 78°49'42.0"O, 2078 m). Lote de renacuajos (MEPN 14762) colectados por Jorge Brito en el punto indicado anteriormente, el 23 de

agosto de 2012. Lote de renacuajos (MEPN 14752) colectados por Ana Almendáriz y Jorge Brito el 18 de agosto de 2012 en la quebrada junto al Campamento de avanzada N° 1 y que corresponde a la unidad de vegetación denominada Bosque siempre verde montano bajo sobre mesetas de arenisca de las cordilleras del Cóndor-Kutukú (Ministerio del Ambiente, 2012), en el sector bajo de Cerro Plateado (04°35'40.9"S, 78°51'15"O, 1620 m).

Diagnóstico

Una especie del grupo *Hyloscirtus larinyopygion* como lo define Duellman & Hillis, 1990; Faivovich *et al.*, 2005 y lo ratifica Wiens *et al.* 2005, con medidas que varían de 64.88 a 73.82 mm LRC en machos adultos y de 47.94 mm en macho joven (Tabla 2), presenta las siguientes características que le hacen única entre sus congéneres: (1) ausencia de bandas diagonales en los flancos; (2) en vida, dorso café canela con puntos amarillo oscuro (amarillo trogón), a nivel de las extremidades anteriores esta combinación de colores se vuelve más tenue y el color café cambia a gris-oliva; (3) color ventral gris claro; (4) iris dorado con finas reticulaciones; (5) pupila horizontal negra; (6) anillo timpánico no distinguible; (7) notable pliegue supratimpánico; (8) 3/4 dientes vomerinos; (9) brazos hipertrofiados; (10) dedos de la mano y pie con rebordes cutáneos; (11) espina prepólica curvada y puntiaguda; (12) tubérculos palmares redondeados; (13) tubérculos subarticulares redondeados; (14) tubérculo metatarsal interno pequeño y ovalado; (15) fino pliegue metatarsal; (16) tubérculo tarsal ausente; (17) en preservante el cuerpo es gris oscuro con puntos crema y el vientre oliva.

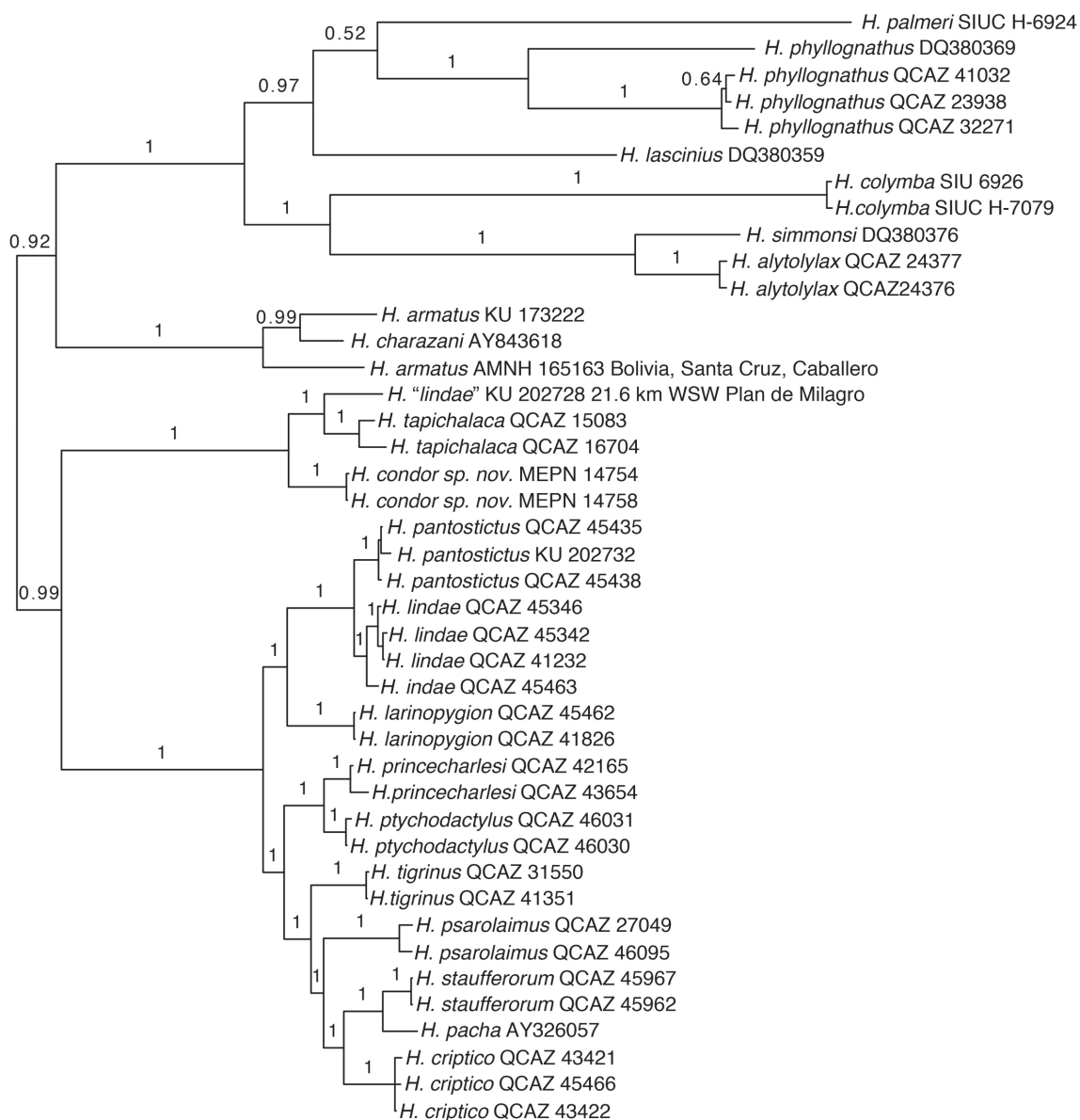


**FIGURA 1:** Holotipo de *Hyloscirtus condor* (MEPN 14758, macho adulto, 71.4 mm LRC) de Cerro Plateado Provincia Zamora Chinchipe. Foto: J. Brito.

## Comparaciones

En *Hyloscirtus condor* el patrón de coloración dorsal es singular y le diferencia de las especies restantes del grupo *H. larinopygion*. Según las fotografías de la figura 1 de Coloma *et al.* (2012) y Ron *et al.*, (2013), las únicas especies con manchas redondeadas en el dorso son *H. pantostictus* e *H. princecharlesi*. En *H. pantostictus* las manchas son de tamaño mediano, color rojo-coral, esparcidas en todo el dor-

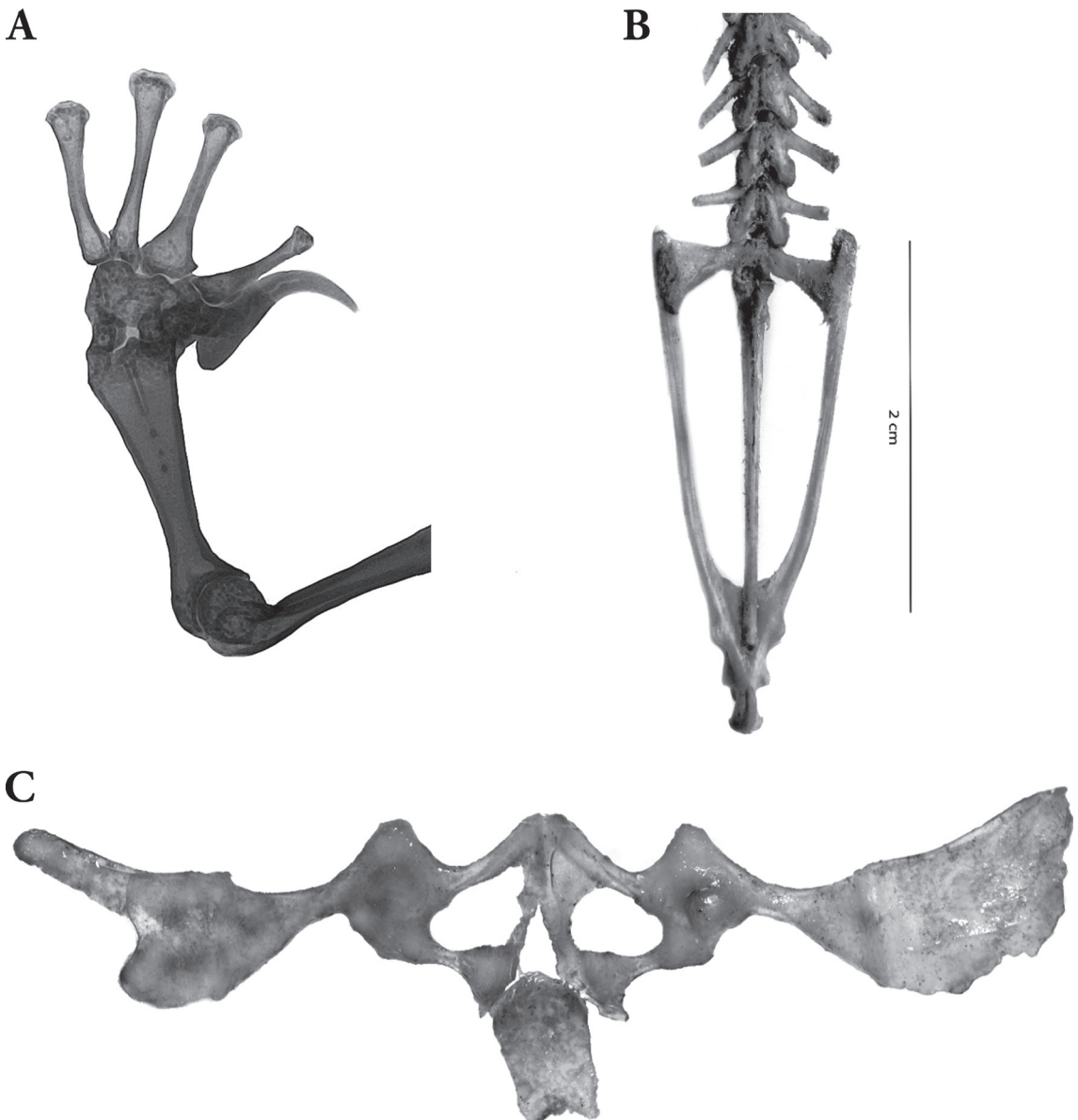
so. En *H. princecharlesi* son mucho más grandes y de color rojo geranio. En la especie nueva las manchas son pequeñas, de color amarillo-trogón y se distribuyen en todo el cuerpo. En tamaño, *H. condor* (LRC promedio = 70.33 mm) supera el rango de todas las especies del grupo *H. larinopygion*, siendo el más cercano en machos de *H. ptychodactylus* (LRC promedio = 65.9 mm, Duellman & Hillis, 1990), una especie del occidente de los Andes. El hocico de *H. condor* es truncado en vistas lateral y dorsal, al igual que en



**FIGURA 2:** Filograma de consenso Bayesiano de las relaciones de ranas arbóreas del género *Hyloscirtus*. El filograma se obtuvo del análisis de hasta 2508 pares de bases de ADN mitocondrial (genes 12S y 16S). Las probabilidades posteriores Bayesianas se indican sobre las ramas. Las especies del grupo externo no se muestran. El nombre de la especie está seguido por el número de museo del individuo o su número de accesión GenBank (ver Tabla 1).

*H. tapichalaca* (Kizirian *et al.*, 2003), *H. criptico* (Coloma *et al.*, 2012), *H. larinopygion* (Duellman, 1973) e *H. pricecharlesi* (Coloma *et al.*, 2012). La especie nueva (Fig. 1) está cercanamente relacionada con *H. tapichalaca*; las dos especies comparten la presencia de una espina prepólica, siendo un poco más curva y puntiaguda en *H. condor* (Fig. 3A). Ambas especies también comparten la ausencia de homioesternón (Fig. 3B) y la presencia de un tubérculo pequeño y cónico en el talón, el mismo que es menos notorio que en *H. psarolaimus*, *H. pacha* (Duellman & Hillis, 1990), *H. stauferorum* (Duellman & Coloma, 1993)

e *H. tigrinus* (Coloma *et al.*, 2012). *Hyloscirtus condor* difiere de *H. tapichalaca* (Kizirian *et al.*, 2003) por su coloración dorsal, café canela con puntos amarillo trogón (dorso gris oliva con flancos café grisáceos, discos digitales, rodillas y margen exterior del antebrazo blanco en *H. tapichalaca*, Kizirian *et al.*, 2003), en el número de dientes vomerinos: 5/5 en *H. tapichalaca* (Kizirian *et al.*, 2003) y 3/4 en *H. condor*; además, las diapófisis sacras son dilatadas (planas y triangulares) en *H. condor* (Fig. 3C) y cilíndricas en *H. tapichalaca* (Kizirian *et al.*, 2003). En *Hyloscirtus condor* los discos terminales no son coloreados, se presentan ama-



**FIGURA 3:** (A) Rayos X de la espina prepólica (Holotipo MEPN 14758, macho adulto). (B) Cintura escapular y (C) Cintura pélvica (Paratipo MEPN 14761, macho adulto 64.88 LRC). Fotos: V. Carvajal.



rillos en *H. pantostictus* (Duellman & Hillis, 1990 y Duellman & Berger, 1982), anaranjados en *H. lindae* (Duellman & Altig, 1978) y blancos en *H. tapichalaca* (Kizirian *et al.*, 2003).

### Descripción del holotipo

Macho adulto (71.4 mm LRC); la cabeza es más ancha que larga (largo de la cabeza equivale al 92.75% del ancho de la cabeza), más ancha a la altura de la mandíbula (25.09 mm), lo que representa el 29,5% del LRC; textura de la superficie dorsal de la cabeza rugosa, tornándose algo tuberculada sobre los párpados; ancho el párpado 98% de la distancia interorbital; espacio no deprimido entre las aberturas nasales; hocico truncado en vistas dorsal y lateral; las aberturas nasales ovaladas, en dirección lateral y ligeramente levantadas; canto rostral corto ligeramente cóncavo; ojo grande, 33.65% del largo de la cabeza, su diámetro es 1.92 veces tan largo como su distancia desde la abertura nasal; labios ligeramente abultados; no se distingue el anillo timpánico; pliegue supratimpáni-

co notable y continúa oblicuamente hasta la región escapular, alargado formando una arruga tuberculada hasta la inserción del brazo, orientado oblicuamente en aproximadamente 30° al plano horizontal.

El cuerpo de apariencia mediana-grande, robusto, extremidades gruesas, particularmente los antebrazos. La piel del cuerpo es finamente aerolada, asentuándose hacia los flancos, no hay indicios de glándulas en la región inguinal; ventralmente la piel es finamente aerolada y hacia la garganta es más tenue. Liger membrana axilar. Pliegue supracloacal transversal y largo; abertura cloacal dirigida postero-ventralmente, en el nivel medio de las extremidades posteriores.

Dedos largos y anchos con rebordes cutáneos laterales en los dedos II y III; discos redondeados que superan levemente el ancho de los dedos. Longitudes relativas de los dedos: III > IV > II > I; fórmula de la membrana para los dedos manuales: I 2-2 II 2½-3 III 3-2½ IV; superficie palmar (Fig. 4A) con surcos profundos, tubérculos subarticulares grandes, prominentes y redondeados, siendo más grandes los de los dedos III y IV; tubérculos supernumerarios pequeños y redondeados; tubérculo tenar plano, gran-

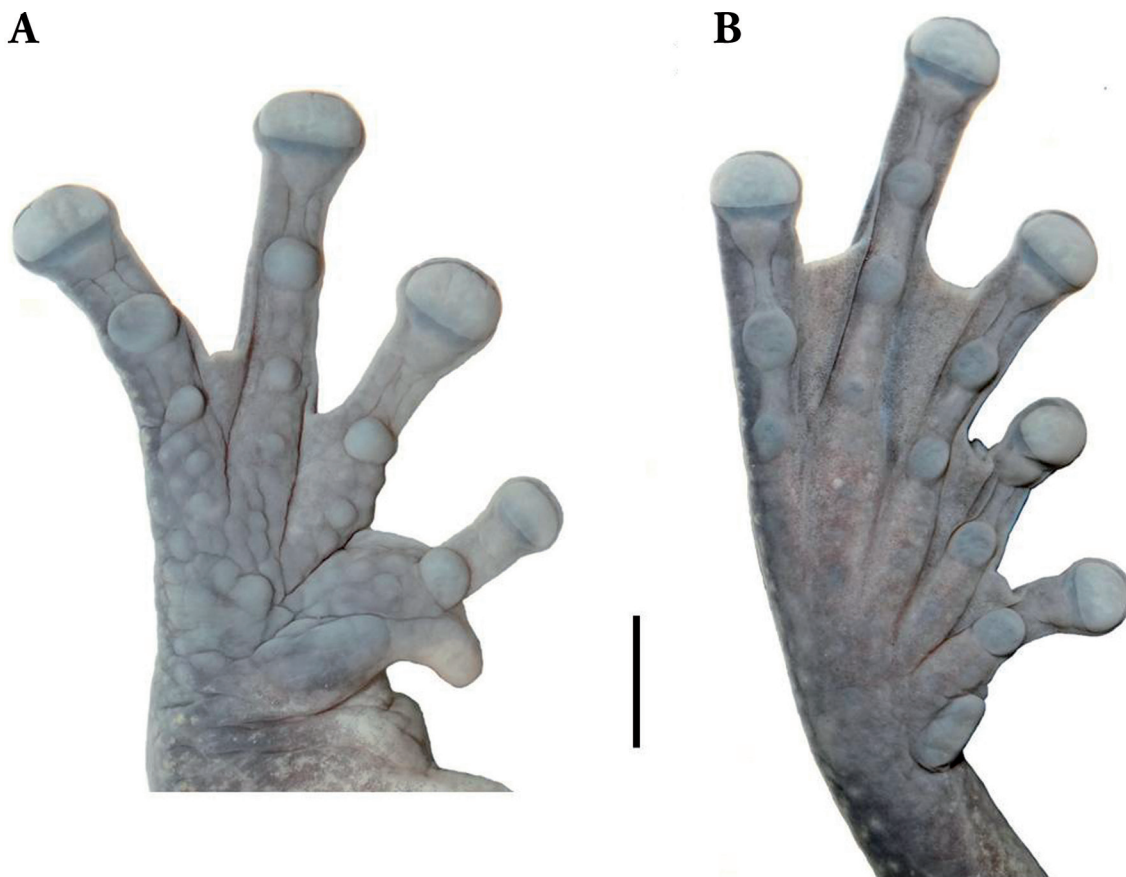


FIGURA 4: Morfología palmar (A) y plantar (B) de *Hyloscirtus condor* (Holotipo MEPN 14758, macho adulto). Fotos J. Brito.

de y de forma elíptica; tubérculo palmar asimétrico al parecer compuesto de tres tubérculos pequeños, de textura tuberculada; antebrazo sin ornamentación; espina prepólica, curvada y puntiaguda.

Miembros posteriores robustos y largos, longitud de la tibia 37.50, que representa el 52.4% de LRC; está presente el pliegue tarsal interno y cubre el tarso longitudinalmente; dedos pediales largos y con discos menos anchos que los de las manos; lon-

gitudes relativas de los dedos:  $IV > III > V > II > I$ ; fórmula de la membrana para los dedos pediales:  $I\ 2^+-2^+ \ II\ 1-2^- \ III\ 2-3\frac{1}{2} \ IV\ 2-2 \ V$ ; tubérculos subarticulares redondeados o ligeramente ovalados, siendo más grande el del dedo V; están ausentes los tubérculos supernumerarios pediales; largo del pie 44,6% de LRC; tubérculo metatarsal interno grande, alargado y en la parte proximal redondeado (Fig. 4B); ausente el tubérculo metatarsal externo.

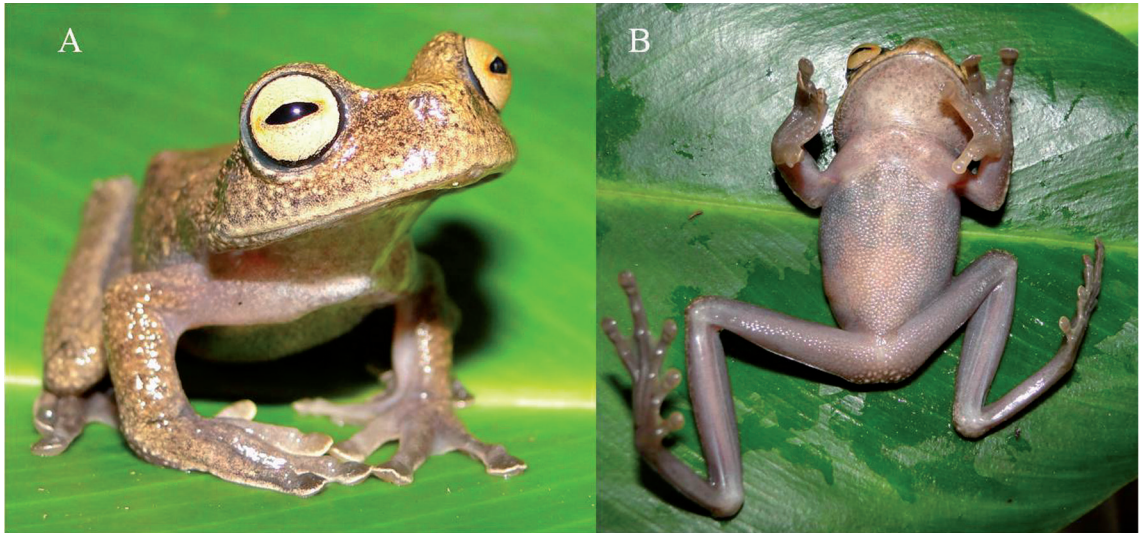


FIGURA 5: Morfología frontal (A) y ventral (B) de *Hyloscirtus condor* (MEPN 14743, Paratipo, macho joven, 47.9 LRC). Fotos J. Brito.

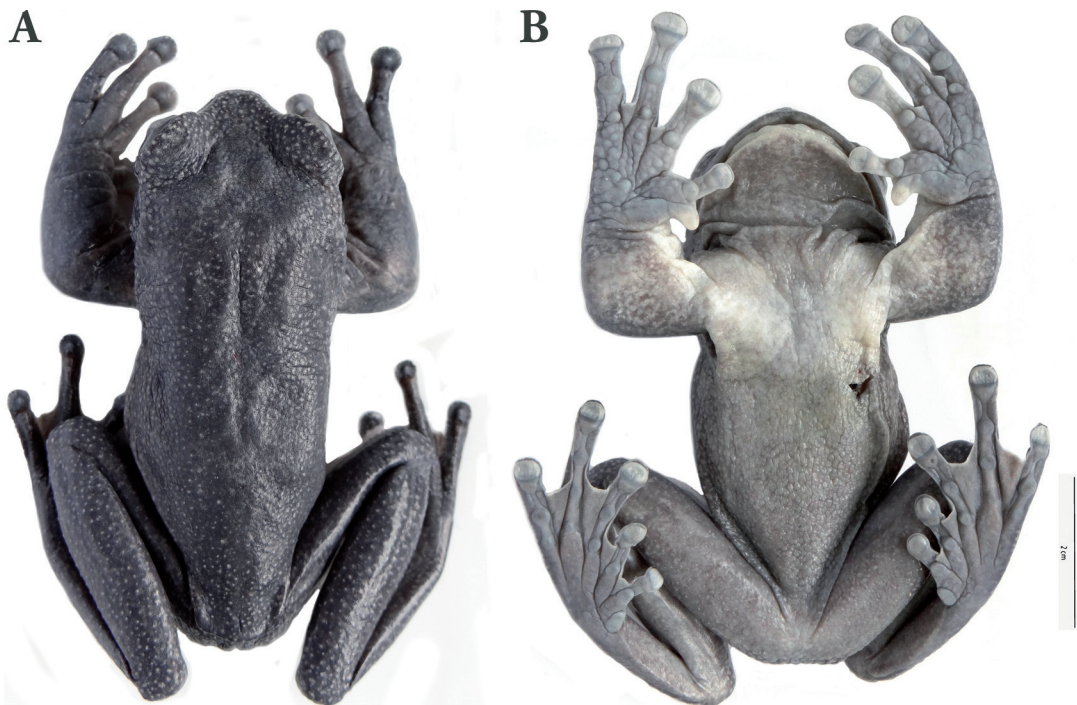


FIGURA 6: Morfología dorsal y ventral de *Hyloscirtus condor* (MEPN 14758, holotipo preservado, macho adulto, 71.4 mm LRC). Fotos V. Carvajal.

**TABLA 3:** Medidas (mm) de los caracteres de los renacuajos de *Hyloscirtus condor* promedio y desviación estándar en paréntesis. Abreviaciones: Longitud Total (TL), longitud del cuerpo (LCU), ancho del cuerpo (ANC), altura del cuerpo (ALC), longitud de la cola (LC), Longitud del espiráculo (LES), Ancho del espiráculo (AES), Longitud del tubo cloacal (LTC), Ancho del tubo cloacal (ATC), ancho de la musculatura de la cola (ANMC), altura de la musculatura de la cola (ALMC), Distancia del ojo a la abertura nasal (DONF), Distancia entre aberturas nasales (DEN), Diámetro del ojo (DO), Distancia interorbital (DIO), Ancho del disco oral (ADO), Fórmula de dientes labiales (FDL).

Carácter	Estadio							
	22 (n = 1)	24 (n = 1)	25 (n = 2)	26 (n = 1)	28 (n = 1)	36 (n = 1)	38 (n = 1)	41 (n = 1)
TL	51.93	74.21	77.84-78.60 (78.22 ± 0.54)	88.20	91.22	94.25	92.24	93.15
LCU	17.19	27.40	28.48-29.90 (29.19 ± 1)	35.20	37.98	37.40	37.32	31.61
ANC	9.52	15.65	15.79-16.57 (16.18 ± 0.55)	19.78	22.19	23.61	23.46	18.10
ALC	7.75	12.18	13.14-14.79 (13.96 ± 1.17)	15.34	18.19	17.47	16.95	13.16
LC	35.17	43.33	50.91-51.28 (51.09 ± 0.26)	57.72	58.92	62.66	63.05	62.17
LES	1.30	2.38	2.71-2.86 (2.78 ± 0.11)	3.06	3.09	4.51	3.67	3.17
AES	0.89	1.54	1.65-1.83 (1.74 ± 0.13)	2.28	2.10	2.32	2.84	2.38
LTC	1.98	3.58	4.20-4.40 (4.30 ± 0.14)	4.52	4.67	5.81	6.05	—
ATC	1.41	2.07	2.67-3.18 (2.97 ± 0.30)	3.34	3.70	66.30	7.22	—
ANMC	3.67	6.02	6.78-6.85 (6.81 ± 0.05)	8.56	8.91	8.91	10.44	8.72
ALMC	5.05	9.00	9.38-9.85 (9.61 ± 0.33)	12.41	12.28	11.54	12.16	11.10
DONF	1.73	2.90	3.54-3.66 (3.6 ± 0.08)	3.55	3.98	4.14	4.16	3.45
DEN	4.72	6.41	6.47-6.58 (6.52 ± 0.08)	7.28	7.91	7.58	7.98	4.95
DO	1.52	2.11	2.42-2.64 (2.53 ± 0.16)	2.97	3.18	3.46	4.07	3.32
DIO	5.07	7.23	7.55-7.76 (7.65 ± 0.15)	8.89	9.04	9.61	10.50	8.38
ADO	6.03	10.01	7.55-7.76 (7.65 ± 0.15)	11.80	12.45	12.50	12.76	10.49
FDL	7(7)/10(1)	9(9)/12(1)	9(9)/13(1)	9(9)/13(1)	9(9)/13(1)	9(9)/13(1)	9(9)/13(1)	5(5)/9(1)

Coanas pequeñas y ovaladas, notablemente separadas una de otra y casi verticales al piso de la boca; los procesos dentigeros del vómer se hallan en posición transversal y los dientes vomerinos alcanzan un número de 3/4; lengua amplia cordiforme y parcialmente adherida al piso de la boca; hendiduras vocales pareadas, alargadas, pequeñas, ubicadas en posición lateral en la base de la boca hacia el ángulo de la mandíbula; saco vocal único, pequeño, en posición media y subgular, externamente forma un pliegue dérmico transversal.

#### Color en vida

El Holotipo con un dorso café canela con puntos amarillo oscuro (amarillo trogón), extendiéndose hacia los flancos y extremidades; a nivel de las extremidades anteriores la coloración se vuelve más tenue y el color café cambia a gris-oliva; el color ventral es gris claro y el iris dorado con finas reticulaciones café-ferroso (Fig. 1). El macho joven presenta una coloración dorsal café-leonado (Fig. 5A), el mismo que toma tintes amarillo-ocre en la parte anterior de la cabeza. Se presentan manchas negras dispersas en el dorso y sobre las extremidades posteriores forman bandas transversales poco conspicuas; hacia los flancos y parte interna de los muslos hay manchas salmón-amarillento, rebordes cutáneos crema, el vientre es gris claro (Fig. 5B) y en la región gular se notan

unas manchas difusas. El iris es amarillento y la pupila horizontal y negra.

#### Color en preservante

Dorsalmente, el cuerpo, flancos y extremidades de color gris oscuro neutro ampliamente cubiertos por puntos pequeños blanquecinos (Fig. 6A); vientre e interior de las extremidades de color gris mediano neutro; región gular y a la altura del esternón color gris perla (Fig. 6B).

*Dimensiones del holotipo (mm):* LRC 71.46; LTI 37.50; LPI 31.98; LCA 23.27; ACA 25.05; DEN 5.87; DIO 7.83; DON 5.14; DOJ 7.68, DTI 4.10. Tabla 2.

#### Descripción de los renacuajos

Las larvas de *Hyloscirtus condor* son de ambientes lóticos y de tipo suctorial; para el análisis se utilizó dos lotes: MEPN 14752 con seis individuos y MEPN 14756 con tres. De este material se obtuvo muestras de los estadios 22 a 41 (Gosner, 1960). Para la descripción se seleccionó un renacuajo en estadio 25 (Gosner, 1960) del lote MEPN 14752. Sin embargo, la totalidad de renacuajos (n = 9), en diferentes estadios (21-41) fueron usados para definir la variabilidad en dimensiones, como se observa en la Tabla 3.



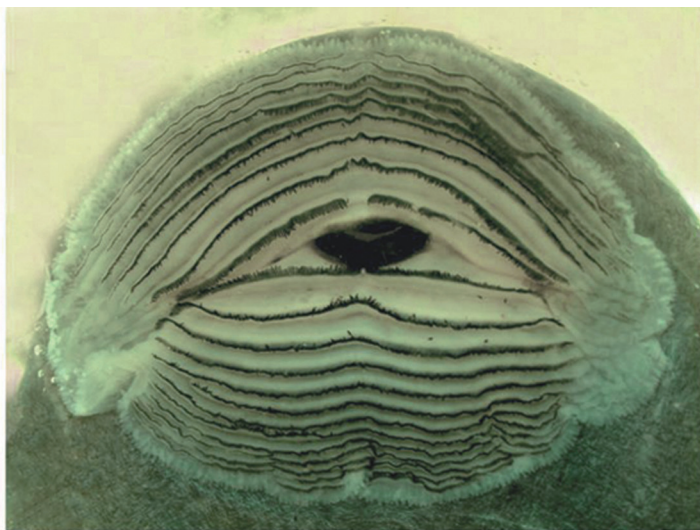
A continuación se detallan las medidas: Longitud total 78.6 mm, longitud del cuerpo 29.9 mm, 38% de la longitud total; ancho del cuerpo 16.5 mm, altura del cuerpo 14.7 mm. Visto desde arriba el hocico es redondeado. Ojos dorsales 3.6 mm hasta la fosa nasal. Longitud de la cola 51.2 mm (65% del largo total), ancho de la musculatura de la cola 6.8 mm, alto de la musculatura de la cola 9.8 mm. Las aletas dorsal y ventral comienzan en la base de la cola. El espiráculo sinistral se encuentra en la parte media del cuerpo, la parte anterior se halla adherida al cuerpo, longitud del tubo 2.86, ancho transversal del tubo 1.83; abertura espiracular dirigida posterodorsalmente. Tubo cloacal libre, abierto y con dirección ventroposterior; longitud del tubo 4.40 y 3.18 de ancho transversal. El disco oral (Fig. 7A) tiene dirección anteroventral. Disco oral, 7.7 mm (49.6% del ancho del cuerpo). El labio anterior y posterior presenta dos filas completas de papilas marginales irregulares. La fórmula de dientes labiales es 9 (9)/13 (1), (Grupo A, según Sánchez, 2010). A-1 completa, A-9 con un espacio en la mitad de la fila, P-1 con un espacio pequeño en el centro, P-2-P-13 de diferente longitud. En vida, la coloración dorsal gris-verdoso uniforme, vientre ne-

gruzco; aletas superior e inferior y musculatura gris transparente con manchas oscuras. En preservante, el dorso es gris oscuro, más claro en la parte anterior de la cabeza, con las estructuras de la boca visibles desde arriba; abdomen gris blanquecino, más oscuro en la parte media. Musculatura de la cola crema oscuro, con una delgada línea negra que va desde la base de la cola hasta la parte media; aleta superior gris transparente con abundantes manchas oscuras, aleta inferior con escasas manchas. (Fig. 7B).

**Variación:** La variación de caracteres numérico-morfológicos basados en los estadios 22-41 se muestran en la Tabla 3, nueve renacuajos entre las etapas 22-41 exhiben notable variación, en la longitud total desde 51.93 hasta 93.15; en la longitud corporal de 17.19 a 31.61, en la longitud de la cola desde 35.17 hasta 62.17 y en el número de hileras de dientes, de 7 (7)/10 (1) en el estadio 24 a 5 (5)/9 (1) en el estadio 41.

**Comparaciones:** Siendo *Hyloscirtus tapichalaca* la especie más cercana a *H. condor*, no se pueden hacer las comparaciones respectivas entre los renacuajos de estas dos especies pues no se dispone del material de

A



B



**FIGURA 7:** Renacuajo, estadio 25 (Lote MEPN 14752). (A) Disco Oral, ancho 7.76 mm. (B) Vista lateral, largo total 78.60 mm. Fotos: J. Brito.

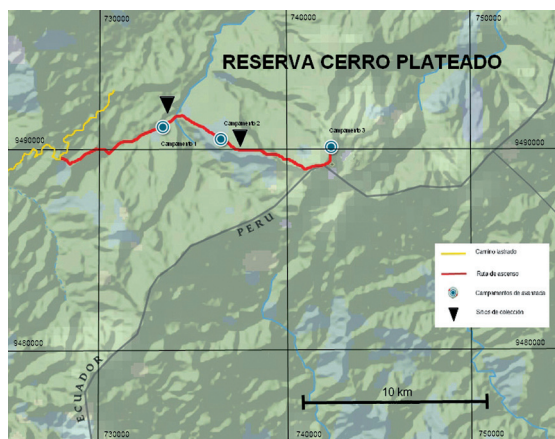


FIGURA 8: Ubicación de la localidad típica de *Hyloscirtus condor*.

*H. tapichalaca*. Sin embargo, por pertenecer al grupo *larinopygion*, realizamos las comparaciones con la información disponible.

Coloma *et al.* (2012) describieron los renacuajos de seis especies de *Hyloscirtus* (*H. larinopygion*, *H. lindae*, *H. pantostictus*, *H. princecharlesi*, *H. psarolaimus* y *H. tigrinus*). Al comparar este material con los renacuajos de *Hyloscirtus condor* en estadio 25 (Gosner, 1960) se observa que éstos son notablemente más grandes que aquellos descritos por Coloma *et al.* (2012), en *H. condor* la longitud total de la larva es de 78.60 y supera el rango de 42.0-48.5 presente en *H. psarolaimus* e *H. pantostictus*, respectivamente. Caso similar se presenta en las otras medidas que son usuales para las larvas; con relación a la fórmula de dientes labiales, un número mayor se presenta en *H. condor* 9(9)/13(1) y la única especie que se acerca a la fórmula es *H. psarolaimus* con 7(6-7)/9(1). La situación es parecida con los datos de las larvas en estadio 36 (Gosner, 1960), en *H. condor* el largo total alcanza 94.25 y el rango entre *H. lindae* e *H. princecharlesi* está entre 65.5 y 89, respectivamente; la fórmula de dientes labiales que más se acerca a *H. condor* (9(9)/13(1)) es la de *H. princecharlesi* con 8(8)/10. Únicamente, la larva de *H. tigrinus* en estadio 34 (98.5) supera el largo total de *H. condor* pero, es notablemente menor su fórmula de dientes labiales (5(3-5)/7(1)).

### Historia Natural y Distribución

Se conoce únicamente del flanco occidental de Cerro Plateado, Cantón Nangaritza, Parroquia Nuevo Paraíso, Provincia Zamora Chinchipe (Fig. 8); sin embargo, A. Almendáriz ha escuchado el canto de la especie en otras localidades de la Cordillera del Cóndor, particularmente en el sector del Refugio de Vida Silvestre El Zarza.

Los paratipos MEPN 14761 (macho adulto) y MEPN 14753 (macho joven) y los paratopotipos MEPN 14754 y 14755 (machos adultos) de *Hyloscirtus condor* fueron encontrados en vegetación ribereña de quebradas, en los sistemas boscosos de tepui (dominancia de suros, ciclantáceas y clusias), en alturas de 30 a 80 cm, la colecta se realizó entre las 20:30 y 20:50 h. El holotipo MEPN 14758 (macho adulto) y cuatro paratopotipos MEPN 14756, 14757, 14759 y 14760 (machos adultos) se capturaron a las 22:15 h, cuando estaban sumergidos parcialmente en las pozas que se forman a un lado de la corriente lítica de las quebradas, su pasividad facilitó la colecta.

Los renacuajos del lote: MEPN 14752 se colectaron en pozas de un riachuelo de aguas negras (producidas por ácidos tánicos, cuando la materia vegetal cae en el agua, Roldán, 1992), mientras que el lote: MEPN 14762, se colectó en el único riachuelo de aguas blancas, adyacente al campamento de avanzada N° 2. Estas quebradas no superan los 3 m de ancho, y la profundidad oscila entre 10 y 60 cm; las larvas siempre fueron avistadas en el fondo del sustrato en medio de rocas y hojarasca.

### Etimología

El epíteto específico es usado como sustantivo en aposición y hace referencia al sector del que provienen las colecciones, esto es, la Cordillera del Cóndor. Con esta nueva asignación, a una de las especies nuevas encontradas, queremos resaltar la importancia biológica que tiene esta cadena montañosa.

### Comportamiento

Los machos de *Hyloscirtus condor* al ser manipulados presentaron un comportamiento antidepredatorio inusual, puesto que muerden y usan con fuerza la espina prepólica en señal de defensa para tratar de liberarse, al punto de romper los guantes de látex e incluso ocasionar rasguños leves en las manos del colector. Sin embargo, los ejemplares objeto del presente artículo, no mostraron cicatrices que indiquen confrontaciones previas.

### Vocalizaciones

Las grabaciones de las vocalizaciones de *Hyloscirtus condor* (MEPN 14754) se realizaron el 19 de julio de 2012, a una temperatura ambiental de 18°C y



90% de humedad. La especie nueva presenta llamadas de frecuencia modulada con una sola nota pulsada y conformadas por uno o dos armónicos. La frecuencia dominante tiene un promedio de  $1.02 \pm 0.25$  KHz y la frecuencia fundamental un promedio de  $0.6 \pm 0.23$  KHz. Las llamadas presentan un promedio de duración de  $547.08 \pm 197.60$  ms, con intervalos promedio de  $17092 \pm 4595.07$  ms, emitiendo de cuatro a cinco llamadas por minuto (Tabla 4).

Esta especie presenta tres tipos de llamadas, las cuales son claramente diferenciables tanto en sus variables temporales como en sus variables espectrales. El primer tipo de llamada es un silbido agudo con una frecuencia dominante que va de 1.20-1.29 KHz, presenta dos armónicos y una duración que varía de 626-698 ms (Fig. 9A). El segundo tipo de llamada es un silbido más grave en relación al primero, tiene una frecuencia dominante de 0.73-0.77 KHz, presenta un solo armónico y una duración de 286-366 ms (Fig. 9B). El tercer tipo de llamada es poco común ya que, en el análisis realizado solo se presentó una vez y es un sonido diferente a los dos anteriores tiene una frecuencia dominante de 1.07 KHz, presenta un armónico poco definido y una duración de 915 ms (Fig. 9C). Es necesario profundizar en el análisis de este tipo de variaciones con un mayor número de llamadas para establecer las diferencias intraespecíficas de las vocalizaciones de esta especie.

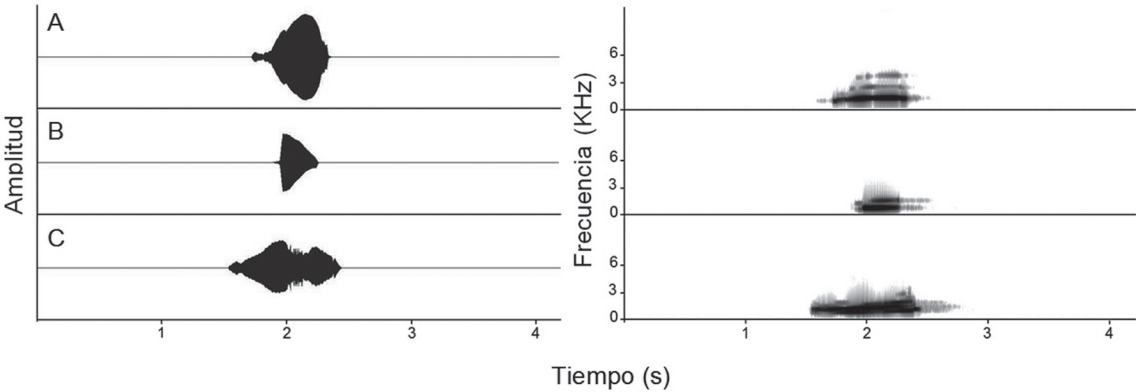
*Comparaciones:* Duellman *et al.* (1997) describen el canto de *Hyloscirtus armatus*, como una llamada de una sola nota, de tonalidades altas, compuesta de tres armónicos y con una duración entre 160-240 ms. Coloma *et al.* (2012) se refieren a las vocalizaciones de siete especies de *Hyloscirtus*, de las cuales cuatro presentan llamadas de una sola nota y sin pulsos: *H. criptico*, *H. stauferorum*, *H. tapichalaca* e *H. pacha*; las vocalizaciones de estas especies no sobrepasan los 210 ms de du-

**TABLA 4:** Parámetros de las vocalizaciones de *Hyloscirtus condor*. A continuación de los rangos, en paréntesis los valores de la media, desviación estándar, mínima y máxima. Abreviaciones corresponden a: KHz = Kilohertzios, ms = milisegundos.

Parámetros	MEPN 14754
Número de llamadas analizadas	12
Temperatura	18°
Humedad	90%
Llamadas/minuto	4-5
Notas/llamada	1
Número de armónicos	1-2
Frecuencia dominante (KHz)	0.73-1.29 ( $1.02 \pm 0.25$ )
Frecuencia fundamental (KHz)	0.30-0.90 ( $0.6 \pm 0.23$ )
Duración de las llamadas (ms)	286-915 ( $547.08 \pm 197.60$ )
Intervalos entre llamadas (ms)	11493-27030 ( $17092 \pm 4595.07$ )

ración con intervalos cortos, mientras que en *H. condor* se presentan llamadas de mayor duración (promedio = 547 ms). En cuanto a los intervalos entre llamadas, los de mayor duración son los de *H. condor* (promedio = 17 sec) superando a los de *H. pacha*, el cual llega hasta 2.4 sec. En cuanto a la frecuencia dominante, los valores de *H. condor* (1.02 KHz) son menores a los que presentan las especies indicadas (0.79-1.60 KHz); los valores de la frecuencia fundamental de *H. criptico*, *H. stauferorum*, *H. pacha* son iguales a los de la frecuencia dominante; en cambio, en *H. tapichalaca* es menor a la frecuencia dominante (1.46 KHz). Comparativamente, *H. condor* coincide en mantener un valor bajo de frecuencia fundamental (0.6 KHz).

Del análisis realizado, *H. condor* presenta variables temporales de mayor duración y variables espectrales de menor valor.



**FIGURA 9:** Oscilogramas y sonogramas de tres llamadas de advertencia de *Hyloscirtus condor* (Paratopotipo MEPN 14754).

## DISCUSIÓN

### Sistemática

Nuestra filogenia es consistente con estudios previos (e.g., Coloma *et al.*, 2012; Faivovich *et al.*, 2005; Pyron & Wiens, 2011; Wiens *et al.*, 2010) al encontrar un alto soporte para los tres grupos de especies que conforman *Hyloscirtus*: grupo *H. bogotensis*, grupo *H. armatus* y grupo *H. larinopygion*. Sin embargo, nuestra filogenia difiere en las relaciones entre los tres clados puesto que no recuperamos al grupo *H. armatus* como clado hermano del grupo *H. larinopygion*. La única excepción es la filogenia de máxima verosimilitud de Coloma *et al.* (2012) que también recupera a los grupos *H. armatus* y *H. bogotensis* como clados hermanos (aunque con bajo soporte, al igual que en nuestro árbol). Una relación cercana entre los grupos *H. armatus* y *H. larinopygion* es sugerida por la presencia de brazos hipertrofiados en el grupo *H. armatus* (Faivovich *et al.*, 2005), en *H. tapichalaca* e *H. condor*.

Hay tres especies en las que nuestra filogenia sugiere la existencia de diversidad críptica o especímenes mal identificados. Las distancias genéticas que se discuten en esta sección son no corregidas *p* para el gen 12S. En *H. phyllognathus*, tres individuos de Ecuador (QCAZ) están separados del espécimen KU 212119 de Perú, Tarapoto, por distancias genéticas de 0.081 a 0.084. Las distancias genéticas que separan especies hermanas son típicamente < 0.05 por lo que se presume que la población de Perú pertenezca a una especie diferente. *Hyloscirtus armatus* es parafilético con respecto a *H. charazani* (Fig. 2) ya que la muestra de Buenos Aires, Cusco, Perú, es más cercana a *H. charazani* que a la muestra de *H. armatus* de Caballero, Santa Cruz, Bolivia. La distancia entre las dos muestras de *H. armatus* es 0.035 y entre *H. armatus* (Perú) y *H. charazani* es 0.025. La existencia de diversidad críptica en *H. armatus* fue propuesta por Duellman *et al.* (1997). Se requiere una revisión del grupo para determinar el estatus taxonómico de las poblaciones de *H. armatus* y *H. charazani* que se muestran en la filogenia.

Dentro del grupo *H. larinopygion* encontramos polifilia entre las poblaciones de *H. lindae* (Fig. 2). La distancia genética entre la población de Morona Santiago y las de los Andes centrales de Ecuador (e.g., QCAZ 45346) tiene un rango de 0.085 a 0.094. Las altas distancias y la polifilia demuestran la existencia de más de una especie dentro de *H. lindae*. Debido a que las muestras de los Andes centrales, usadas para la filogenia, provienen de la localidad tipo se asume

que representan a *H. lindae sensu stricto*; la población de Morona Santiago pertenecería a *H. tapichalaca* o a una especie no descrita. Las distancias genéticas entre *H. tapichalaca* y el espécimen de Morona Santiago son de 0.028 y 0.035, lo cual sugiere que se trata de una especie nueva.

La polifilia en *H. lindae* explicaría la incongruencia en la posición de *H. lindae* entre la filogenia de Coloma *et al.* (2012) y las filogenias de Duellman & Hillis (1990), Wiens *et al.* (2010) y Pyron & Wiens (2011). Antes del trabajo de Coloma *et al.* (2012) los análisis filogenéticos que incluyeron a *H. lindae* se basaron en material genético de la provincia de Morona Santiago. La filogenia de Coloma *et al.* (2012) fue la primera en incluir muestras de *H. lindae sensu stricto*. La parafilia de *H. lindae* no fue detectada en el trabajo de Coloma por la exclusión de la secuencia del GenBank del espécimen KU 202728. Una vez que se toma en cuenta que las poblaciones de Morona Santiago no forman parte de *H. lindae*, las topologías para el grupo de especies *H. larinopygion* consideradas en las cuatro publicaciones indicadas y en el presente trabajo son completamente congruentes.

Las vocalizaciones de *Hyloscirtus condor* son marcadamente diferentes a las analizadas por Coloma *et al.* (2012) para siete especies del grupo *H. larinopygion* y los valores de las frecuencias dominante y fundamental son significativamente menores.

*Hyloscirtus condor* es una especie bastante conspicua, constituye la especie de mayor tamaño que se conoce del género y se presume que las hembras deben ser más grandes que los machos.

El análisis de la morfología de las larvas ha sido respaldado por muchos autores para determinar las interrelaciones en los hilidos asociados con el género *Hyloscirtus* (Duellman *et al.*, 1997; Duellman, 2001; Faivovich *et al.*, 2005; Duellman, 1972; Duellman & Hillis, 1990; Mijares-Urrutia, 1992, 1998; Faivovich *et al.*, 2005; Lötters *et al.*, 2005). La estructura del disco oral es una de las características más sobresalientes y dentro de ésta la fórmula de las hileras de dientes constituye uno de los rasgos que usualmente conducen a determinar la especificidad de una especie (Altig & McDiarmid, 1999). Los renacuajos de *Hyloscirtus* (Hylidae: Cophomantini) exhiben un amplio rango de variación de la fórmula de las hileras de dientes (Ruiz-Carranza & Lynch, 1982; La Marca, 1985; Duellman & Hillis, 1990; Cadle & Altig, 1991; Mijares-Urrutia, 1992, 1998; Ardila-Robayo *et al.*, 1993; Duellman & Coloma, 1993; Lötters *et al.*, 2005).

Sánchez (2010), analizó la fórmula dentaria para los renacuajos de *Hyloscirtus* y determinó la presencia de dos grupos: (A) incluye especies que presentan una

fórmula que varía entre: 5(5)/6(1) y 17(17)/19(1), con especies de Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia. Incluye en el grupo B principalmente a las especies del grupo *bogotensis*, con renacuajos cuya fórmula se halla entre 2(2)/4(1) y 5(1-5)/6(1). Según esta clasificación, *Hyloscirtus condor* se ubicaría en el grupo A, pues la fórmula de dientes labiales es 9 (9)/13 (1).

## RESUMEN

*Las ranas ecuatorianas del género Hyloscirtus incluyen 16 especies descritas, de las cuales 11 pertenecen al grupo H. larinopygion. Su distribución se limita a los flancos de la Cordillera de los Andes, tanto al oriente como al occidente. Una evaluación de la herpetofauna en el sector meridional de la Cordillera del Cóndor (bosques montanos sobre mesetas de arenisca) en la provincia de Zamora Chinchipe, Ecuador, condujo al descubrimiento de una especie nueva del grupo que describimos aquí como Hyloscirtus condor sp. nov.; se analizan los renacuajos, las llamadas de anuncio y se estima las relaciones filogenéticas de la especie nueva y de las especies relacionadas en base a nuevas secuencias de los genes mitocondriales 12S, tRNA<sup>Val</sup> y 16S, con un total de hasta 2508 bp. Los resultados muestran que el grupo H. larinopygion está conformado por dos clados, uno distribuido en los Andes norte y centro de Ecuador y el otro al sur. La nueva especie pertenece al clado sur y es hermana de H. tapichalaca y de una especie aparentemente no descrita de la Provincia Morona Santiago. La especie nueva difiere de sus congéneres por su patrón de coloración dorsal, que consiste de puntos amarillo oscuro en un fondo canela. Es la especie más grande del grupo H. larinopygion y comparte con H. tapichalaca la presencia de una espina prepólica grande y curvada y brazos hipertrofiados. La especie nueva habita un área remota y bien conservada de la Cordillera del Cóndor. El descubrimiento de ésta y otras especies nuevas del mismo lugar denota la importancia biológica del área y motivan al desarrollo de planes de conservación.*

Palabras-Clave: Especie nueva; Hylidae; *Hyloscirtus condor*; Ecuador; Filogenia; Información ecológica.

## AGRADECIMIENTOS

Ana Almendáriz y Jorge Brito agradecen al Rector de la Universidad Estatal Amazónica (UEA), a David Neil Director de Investigaciones de la UEA y a la Fundación Naturaleza y Cultura Internacional por la invitación a que investigadores de la EPN participen en la expedición a Cerro Plateado (Cordillera

del Cóndor), a Vladimir Carvajal por las fotografías del material preservado y elaboración del mapa, a la Escuela de Biología de la Pontificia Universidad Católica por facilitar el uso del equipo de Rayos X y a dos revisores anónimos por sus acertados comentarios. Santiago R. Ron agradece a la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación por el financiamiento para el trabajo de laboratorio en el marco del proyecto PIC08-0000470. Las colecciones se hicieron amparadas por el permiso N° 011-IC-FAU/FLO-DPZCH-MA.

## REFERENCIAS

- ALMENDÁRIZ, A. & BATALLAS, D. 2012. Nuevos datos sobre la distribución, historia natural y el canto de *Centrolene condor* Cisneros-Heredia y Morales-Mite 2008 (Amphibia: Anura: Centrolenidae). *Revista Politécnica*, 30:42-53.
- ALTIG, R. 1970. A key to the tadpoles of the Continental United States and Canada. *Herpetologica*, 26:180-207.
- ALTIG, R. & MCDIARMID, R.W. 1999. Body Plan: development and morphology. In: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (Eds.). *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. Chicago, The University of Chicago Press. p. 295-335.
- AMPHIBIAWEB: INFORMATION ON AMPHIBIAN BIOLOGY AND CONSERVATION. [WEB APPLICATION]. 2013. Berkeley, California: AmphibiaWeb. <http://amphibiaweb.org>. (Consulta: Abril 15, 2013).
- ARDILA-ROBAYO, M.C.; RUIZ-CARRANZA, P.M. & ROA-TRUJILLO, S.H. 1993. Una nueva especie de *Hyla* del grupo *larinopygion* (Amphibia: Anura: Hylidae) del sur de la Cordillera Central de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 18(71):559-566.
- BRANDLEY, M.C.; SCHMITZ, A. & REEDER, T.W. 2005. Partitioned Bayesian analyses, partition choice, and the phylogenetic relationships of scincid lizards. *Systematic Biology*, 54:373-390.
- CADLE, J.E. & ALTIG, R. 1991. Two lotic tadpoles from the Andes of Southern Peru: *Hyla armata* and *Bufo veraguensis*, with notes on the call of *Hyla armata* (Amphibia: Anura: Hylidae and Bufonidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26(1):45-53.
- CANNATELLA, D.; FORD, L. & BOCKSTANZ, L. 2012. Neobatrachia: "higher" frogs. [en línea]. University of Arizona. <<http://phylogeny.arizona.edu/tree/eukaryotes/animals/chordata/salientia/neobatrachia.html>> [Consulta: 10 Nov. 2012].
- CHEN, M.H. & COMBS, C.A. 1999. An alternative anesthesia for amphibians: ventral application of benzocaine. *Herpetological Review*, 30:34.
- COLOMA, L.A.; CARVAJAL-ENDARA, S.; DUEÑAS, J.F.; PAREDES-RECALDE, A.; MORALES-MITE, M.; ALMEIDA-REINOSO, D.; TAPIA, E.E.; HUTTER, C.R.; TORAL, E. & GUAYASAMIN, J.M. 2012. Molecular Phylogenetics of stream treefrogs of the *Hyloscirtus larinopygion* group (Anura: Hylidae), and description of two new species from Ecuador. *Zootaxa*, 3364:1-78.
- COCROFT, R.B. & RYAN, M.J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49:283-303.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G.L.; DOALLO, R. & POSADA, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9:772.

- DARST, C.R. & CANNATELLA, D.C. 2004. Novel relationships among hylid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31(2):462-475.
- DUELLMAN, W.E. 1972. A review of the neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas*, (11):1-31.
- DUELLMAN, W.E. 1973. Descriptions of New Hylid frogs from Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, 29:219-227.
- DUELLMAN, W.E. 2001. The Hylid Frogs of Middle America. Ithaca, Society for the Study of Amphibians and Reptiles. 2 v.
- DUELLMAN, W.E. & BERGER, T.J. 1982. A new species of Andean treefrog (Hylidae). *Herpetologica*, 38:456-460.
- DUELLMAN, W.E. & COLOMA, L.A. 1993. *Hyla staufferorum*, a new species of treefrog in the *Hyla larinyopygion* group from the cloud forests of Ecuador. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, (161):1-11.
- DUELLMAN, W.E. & HILLIS, D.M. 1990. Systematics of frogs of the *Hyla larinyopygion* group. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, (134):1-23.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1994. *Biology of Amphibians*. Baltimore, The John Hopkins University Press.
- DUELLMAN, W.E.; DE LA RIVA, I. & WILD, E.R. 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. *Scientific Papers of the Natural History Museum, The University of Kansas*, (3):1-41.
- FAIVOVICH, J.; GARCIA, P.C.; ANANIAS, F.; LANARI, L.; BASSO, N.G. & WHEELER, W.C. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32:938-950.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C.F.B.; GARCIA, P.C.A.; FROST, D.R. & CAMPBELL, J.A. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294:1-240.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183-190.
- GUINDON, S. & GASCUEL, O. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology*, 52:696-704.
- KATO, K.; MISAWA, K.; KUMA, K. & MIYATA, T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30:3059-3066.
- KIZIRIAN, D.; COLOMA, L.A. & PAREDES-RECALDE, A. 2003. A new treefrog (Hylidae: *Hyla*) from southern Ecuador and a description of its antipredator behavior. *Herpetologica*, 59:339-349.
- LA MARCA, E. 1985. Systematic and ecological observations on the neotropical frogs *Hyla jahni* and *Hyla platydactyla*. *Journal of Herpetology*, 19:227-237.
- LIPS, K.R. & SAVAGE, J.M. 1996. Key to de Known Tadpoles (Amphibia: Anura) of Costa Rica. *Neotropical Fauna & Environment*, 31(1):17-26.
- LÖTTES, S.; REICHEL, S.; FAIVOVICH, J. & BAIN, R.H. 2005. The stream-dwelling tadpole of *Hyloscirtus charazani* (Anura: Hylidae) from Andean Bolivia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40:181-185.
- MADDISON, W.P. & MADDISON, D.R. 2009. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.72. <http://mesquiteproject.org>.
- MCDIARMID, R. & ALTIG, R. 1999. *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. Chicago, The University of Chicago Press. 444 p.
- MIJARES-URRUTIA, A. 1992. El renacuajo de *Hyla lascinia*, con aportes al conocimiento de los renacuajos de *Hyla jahni* e *Hyla platydactyla* (Hylidae) de los Andes Venezolanos. *Alytes*, 10:91-98.
- MIJARES-URRUTIA, A. 1998. Los renacuajos de los anuros (Amphibia) altoandinos de Venezuela: morfología externa y claves. *Revista de Biología Tropical*, 46:119-143.
- MINISTERIO DEL AMBIENTE DEL ECUADOR. 2012. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Quito, Subsecretaría de Patrimonio Natural.
- MYERS, C.W. & DUELLMAN, W.E. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from western Panama. *American Museum Novitates*, (2752):1-32.
- PYRON, A. & WIENS, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61:543-583.
- RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. 2007. *Tracer v1.4*. Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. University of Edinburgh.
- ROLDÁN, G. 1992. *Fundamentos de limnología neotropical*. Ed. Universidad de Antioquia. 529 p.
- RON, S.R.; GUAYASAMIN, J.M. & YÁÑEZ-MUÑOZ, M.H. 2013. *AmphibiaWebEcuador. Version 2013.0*. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Disponible em: <http://zoologia.puce.edu.ec/Vertebrados/anfibios/> AnfibiosEcuador. Acceso: 27 de Marzo, 2013.
- RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D.L.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, B.; LIU, L.; SUCHARD, M.A. & HUELSENBECK, J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3):539-542.
- RUÍZ-CARRANZA, P.M. & LYNCH, J.D. 1982. Dos nuevas especies de *Hyla* (Amphibia: Anura) de Colombia, con aportes al conocimiento de *Hyla bogotensis*. *Caldasia*, 13:647-671.
- SÁNCHEZ, D.A. 2010. Larval development and synapomorphies for species groups of *Hyloscirtus*. *Copeia*, 2010:351-363.
- SAVAGE, J.M. & HEYER, W.R. 1967. Variation and distribution of the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beitrage zur Neotropischen Fauna*, 5:111-131.
- SAYRE, R.; ROCA, E.; SEDAGHATKISH, G.; YOUNG, B.; KEEL, S.; ROCA, R. & SHEPPARD, S. 2002. Un Enfoque en la Naturaleza. Evaluaciones Ecológicas Rápidas. Arlington, The Nature Conservancy. 195p.
- SIMMONS, J.E. 2002. Herpetological collecting and collection management. *Herpetological Circular*, 31:1-153.
- SMITHE, F. 1975. *Naturalist's Color Guide*. New York. The American Museum of Natural History.
- WIENS, J.J.; FETZNER, J.W.; PARKINSON, C.L. & REEDER, T.W. 2005. Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. *Systematic Biology*, 54:719-748.
- WIENS, J.J.; GRAHAM, C.H.; MOEN, D.S.; SMITH, S.A. & REEDER, T.W. 2006. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *American Naturalist* 168:579-596.
- WIENS, J.J.; KUCZYNSKI, C.A.; HUA, X. & MOEN, D.S. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55:871-882.