

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES**

**ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Revisión del grupo lacrimosus.

Monografía previa a la obtención del título de Licenciada en Ciencias  
Biológicas

**YAARA LÓPEZ MENDOZA**

Quito, 2023



## 1. INTRODUCCIÓN

Esta revisión bibliográfica se enfoca en el grupo *lacrimosus* perteneciente al género *Pristimantis* y su objetivo principal es analizar las publicaciones científicas disponibles sobre este grupo.

Para llevar a cabo esta revisión, se seleccionaron artículos publicados a partir de 2006, que brindan información detallada sobre la taxonomía, filogenia y la biodiversidad del grupo *lacrimosus*. Además, se consideraron artículos anteriores al 2006 que fueran considerados esenciales para la comprensión de este grupo.

Se utilizaron diversas bases de datos académicas, como JSTOR, Web of Science y PubMed, y se buscaron en revistas especializadas como *Zootaxa*, *Zookeys*, etc., lo que permitió reunir aproximadamente 50 artículos científicos.

En la introducción, se brindará información general sobre anuros y el género *Pristimantis*, mientras que en la justificación y objetivos se abordará la importancia de esta revisión bibliográfica y el papel crucial que cumple el grupo *lacrimosus* en la biodiversidad y la evolución. Con esta base sólida, se podrá continuar el desarrollo de la monografía con una revisión detallada del grupo *lacrimosus*.

La biodiversidad en América tropical es una de las más diversas y variadas del mundo y los anfibios, incluyendo a los anuros, desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas de la región (Pyron y Wiens 2011). El orden de los anuros, es un grupo ampliamente distribuido en todo el mundo y ocupan una gran variedad de hábitats, desde los trópicos hasta las regiones templadas (Frost et al. 2006). Históricamente, la taxonomía de los anuros se basó en características morfológicas, sin embargo, con el desarrollo de las técnicas moleculares, la taxonomía de los anuros se ha visto transformada por la capacidad de examinar marcadores genéticos y comprender las relaciones evolutivas a nivel molecular (Pyron y Wiens 2011). En cuanto a la diversidad de los anuros, existen 7564 especies (AmphibiaWeb 2023), resultado de la adaptación a diferentes ambientes y a la evolución de características adaptativas para cada uno de ellos.

Dentro de los anuros, está la familia Strabomantidae, la cual fue descrita por primera vez por el zoólogo alemán Wilhelm Peters en 1863 (Hedges et al. 2008). Actualmente, se considera que la familia consta de 19 géneros y 778 especies (AmphibiaWeb 2023). La familia Strabomantidae, comúnmente llamadas ranas de cría terrestre (AmphibiaWeb 2023), incluye a un grupo de interés los *Pristimantis*. El género *Pristimantis* fue descrito por Jiménez de la Espada en 1870 (Pinto et al., 2012). Hasta que Heinicke et al. (2007), resucitaron el nombre *Pristimantis* para la mayoría de especies sudamericanas antes clasificadas como miembros del género *Eleutherodactylus* (Lynch y Duellman, 1997; Lehr y Duellman, 2009, Frost et al. 2006). Actualmente, *Pristimantis* es el mayor género de anfibios en el mundo, comprende 602 especies (AmphibiaWeb 2023).

El género *Pristimantis* tienen características adaptativas que les permiten vivir en una gran variedad de hábitats, son ranas pequeñas terrestres. Se distribuyen principalmente Sudamérica. La mayoría de las especies de *Pristimantis* son endémicas de los Andes y los bosques montañosos de América del Sur, aunque algunas especies

también se encuentran en las tierras bajas y en las zonas de transición entre los bosques y los campos (Hedges et al. 2008).

En cuanto a la variabilidad de las especies de *Pristimantis* es importante destacar que es un género diverso y con una gran cantidad de especies con características morfológicas y ecológicas distintas (Coloma, 1995). La asombrosa riqueza de especies del género *Pristimantis* se ha atribuido a que presenta un desarrollo embrionario directo sin estadio de renacuajo (Padial et al. 2014). Se ha propuesto que este tipo de desarrollo, sumado a las barreras geográficas como resultado del levantamiento andino (Lynch y Duellman 1997; Mendoza et al. 2015) explicarían su alta riqueza de especies (Duellman 1999; Hedges et al. 2008), esto les confiere una amplia capacidad para colonizar nuevos nichos que brindan oportunidades para la especiación ecológica (Antonelli et al., 2009; Chaves et al., 2011). Pero la alta biodiversidad es consecuencia de varios factores que impulsan la divergencia genética (Beheregaray y Caccone, 2007; Feral, 2002; Hewitt, 2004; Schluter, 2009) ya que existen otros géneros con características similares de desarrollo y simpatría que no son tan diversos (Carrión y Ron et al., 2021).

La revisión del género *Pristimantis* es un campo activo de investigación en herpetología. Inicialmente, Hedges et al. (2008) dividieron *Pristimantis* en tres subgéneros: *Hypodictyon*, *Pristimantis* y *Yunganastes*. Sin embargo, el subgénero *Pristimantis* resultó parafilético con respecto a *Hypodictyon* y ninguno de los grupos dentro del subgénero eran monofiléticos, debido principalmente por impresiones basadas en similitud de caracteres morfológicos en lugar de caracteres genéticos. Padial et al. (2014) concluyeron en la existencia de un solo género, *Pristimantis*, corroborado por subsecuentes análisis moleculares (Pyron y Wiens, 2011, Canedo y Haddad, 2012, Pinto-Sánchez et al. 2012, Padial et al. 2014). A pesar de la aparición de nuevas especies, la clasificación es difícil debido a la falta de sinapomorfías morfológicas y la necesidad de datos genéticos. Reconociendo los grupos monofiléticos mejoramos la comprensión del grupo general, pero muchas especies siguen sin asignar y pueden estimular la identificación de nuevos caracteres fenotípicos.

## 2. JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

### 2.1. Justificación

Existen varias razones por las cuales una monografía del grupo *lacrimosus* perteneciente al género *Pristimantis* es importante. Dado que el grupo *lacrimosus* es un conjunto de especies con una distribución geográfica limitada, es importante tener una comprensión detallada de las especies que componen el grupo al igual que su posición en la filogenia y así poder tomar medidas de conservación. Además, una revisión bibliográfica permite recopilar y evaluar la información existente sobre el grupo *lacrimosus*, garantizado que la información utilizada en la monografía sea actual y precisa. Al revisar la literatura, se puede obtener una comprensión más profunda del tema, incluyendo las teorías, las tendencias y las investigaciones recientes, permitiendo una valoración crítica de la calidad de la información disponible y determinar su relevancia para el tema de la monografía. Además, al basarse en una revisión exhaustiva de la literatura, la monografía tendrá una base sólida de evidencia científica que respalde la discusión y las conclusiones.

Si bien el grupo *lacrimosus* ha sido estudiado, aún se conoce muy poco de él. El problema se encuentra en que muchas de las descripciones fueron basadas en rasgos morfológicos (Lynch y Duellman 1997; Lynch y Duellman 1980; Duellman y Lehr 2009), que pueden ser insuficientes, muy variables y homoplásicos (Guayasamin et al. 2015; Páez y Ron 2019). Como consecuencia de que no se han realizado muchos estudios sobre los caracteres genéticos, existen muchas especies crípticas (Ron et al. 2006; Fouquet et al. 2007; Elmer y Cannatella 2009; Vieites et al. 2009; Funk et al. 2012; Caminer y Ron 2014; Ortega et al. 2015). Por lo tanto, que una revisión bibliográfica del grupo *lacrimosus* sería una gran herramienta para quienes investigan al grupo, permitiendo identificar áreas de investigación futura.

## 2.2. Objetivos

- Evaluar y recopilar información existente sobre el grupo *lacrimosus* a través de una revisión bibliográfica.
- Obtener una comprensión profunda del tema, teorías, tendencias en investigaciones recientes sobre el grupo *lacrimosus*.
- Valorar críticamente la calidad y relevancia de la información disponible.
- Identificar las áreas de investigación futura y brindar evidencia científica para la discusión.
- Proporcionar una descripción actualizada del género *Pristimantis* y en particular del grupo *lacrimosus* podría servir para proporcionar una descripción detallada y actualizada del taxón.
- Servir como una herramienta valiosa para los herpetólogos y biólogos en general, permitiéndoles conocer mejor el género *Pristimantis* y en particular el grupo *lacrimosus*, ayudando en la investigación.

## 3. DESARROLLO

El género *Pristimantis*, conocido como ranas arbóreas, es una amplia categoría de anfibios que habitan en América del Sur. Aunque no se ha identificado ningún rasgo morfológico como sinapomorfismo para el género, su monofilia está bien respaldada por varios estudios moleculares (Heinicke et al., 2007; Pyron y Wiens, 2011; Canedo y Haddad, 2012; Pinto-Sánchez et al., 2012; Padial et al., 2014) y se ha propuesto una sinapomorfía molecular, la pérdida del tallo D del tRNA<sub>cys</sub> (Crawford et al., 2010). Debido a la diversidad y complejidad taxonómica de *Pristimantis*, el género se ha dividido en once grupos de especies, de los cuales sólo siete han sido probados monofiléticos (Rivera- Correa, et al., 2017; Padial, et al., 2014). La mayoría de especies no han sido asignadas a ningún grupo (Padial et al., 2014).

El grupo “*Lacrimosus*” dentro del género de *Pristimantis*, ha sido objeto de una revisión continua desde los años 90. La delimitación de las especies en este grupo se basó en características físicas y de vocalización, incluyendo el tamaño y la forma del cuerpo, la textura de las manchas de la piel, y la frecuencia y patrón de las vocalizaciones (Rivera- Correa, et al., 2017).

### 1980

El grupo *P. lacrimosus*, fue identificado por primera vez como el conjunto *E. lacrimosus* por Lynch y Duellman en 1980, como parte del género *Eleutherodactylus*,

que incluía especies en América Central y del Sur, las Indias Occidentales y las Antillas (Guayasamin et al., 2006). Debido a la gran cantidad de especies en el género “*Eleutherodactylus*”, Lynch (1976) propuso dividirlo en grupos fenéticos, creando el grupo “*Eleutherodactylus unistrigatus*” para más de 100 especies, distribuidas principalmente en América del Sur. Sin embargo, este grupo resultó demasiado grande para ser útil, por lo que Lynch y Duellman (1980) propusieron la creación de subgrupos. Hedges (1989) también propuso la creación de 5 subgéneros, pero el subgénero “*Eleutherodactylus*” resultó parafilético por falta de sinapomorfías. Finalmente, el conjunto “*E. lacrimosus*” fue ubicado dentro del subgénero “*Eleutherodactylus*” y el grupo “*E. unistrigatus*”; incluyendo cuatro especies: *P. bromeliaceus*, *P. lacrimosus*, *P. mendax*, y *P. petersi*.

## 2006

En el 2006, el grupo *P. lacrimosus* contó 15 especies, incluyendo la especie descrita en ese año *P. aureolineatus* (Guayasamin et al. 2006). Las 14 especies restantes incluyen *Pristimantis apiculatus* (Lynch y Burrowes 1990); *P. boulengeri* (Lynch 1981); *P. brevifrons* (Lynch 1981); *P. bromeliaceus* (Lynch 1979); *P. dorsopictus* (Rivero y Serna 1988); *P. eremitus* (Lynch 1980); *P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada 1875); *P. mendax* (Duellman 1978); *P. olivaceus* (Köhler et al. 1998); *P. petersi* (Lynch 1991); *P. prolixodiscus* (Lynch 1978); *P. schultei* (Duellman 1990); *P. tayrona* (Lynch y Ruiz Carranza 1985); y *P. zimmermanae* (Heyer y Hardy 1991).

## 2007-2008

En el 2007, el nombre *Pristimantis* fue establecido por Heinicke et al, para la mayoría de especies de Sudamérica previamente clasificadas como “*Eleutherodactylus*”. En 2008, Hedges et al. realizaron una nueva clasificación del género *Pristimantis* en base a un estudio filogenético molecular, dividiéndolo en tres subgéneros *Hypodictyon*, *Pristimantis* y *Yunganastes*. Además, el subgénero *Pristimantis*, encontrado parafilético, fue dividido en 16 grupos, siendo uno de ellos el grupo *P. lacrimosus*.

Las especies de este grupo *lacrimosus* se encuentran con frecuencia en plantas bromeliáceas y tienen cabezas anchas y aplanadas con hocicos acuminados (Hedges et al., 2008). Hedges et al. (2008) también recuperaron el grupo *lacrimosus* como monofilético y su análisis molecular incorporó 3 especies: *P. pardalinus* (Lehr, Lundberg, Águila y von May, 2006), *P. royi* (Morales, 2007) y *P. waorani* (McCracken, Forstner y Dixon, 2007). Entre los años 2013 y 2014 se agregan al grupo *lacrimosus* basándose en características morfológicas, tres nuevas especies *P. deyi* Lehr, Gregory y Catenazzi, 2013; *P. latericius* Batallas y Brito, 2014 y *P. mindo* Arteaga, Yanez-Munoz y Guayasamin, 2013, esta última especie basó su clasificación en datos moleculares y con gran cercanía a *P. subsigillatus*. Actualmente, el grupo *lacrimosus* incluye un total de 21 especies, aunque hay que tomar en cuenta que el linaje incluye otras especies morfológicamente similares que suelen incluirse en otros grupos de especies, por lo que es posible que algunas especies sean asignadas o eliminadas de este grupo (Arteaga et al., 2014).

## 2014

En un estudio filogenético molecular realizado por Padial et al. (2014), se identificó un único género *Pristimantis*, con unos pocos grupos de especies monofiléticos. Los 16 grupos de especies previamente identificados por Hedges et al. (2008) fueron revisados y se determinó que la no monofilia se podría deber a un mal posicionamiento de algunas especies y a la falta de datos moleculares. Padial et al. (2014) sugirieron que algunos grupos de especies pueden convertirse en monofiléticos introduciendo algunos cambios y/o fusionando grupos.

El grupo *Pristimantis lacrimosus* previamente identificado Hedges et al. (2008) no se encontró monofilético, dado que *P. acuminatus* fue asignado al grupo *unistrigatus*. Sin embargo, esta especie se agrupa con especies del grupo *lacrimosus*. Basándose en caracteres morfológicos, se asignaron varias especies adicionales al grupo *lacrimosus* y se transfirieron *P. acuminatus*, *P. padiali*, *P. tantanti* y *P. pseudoacuminatus* desde el grupo no monofilético *P. unistrigatus*, ya que compartían caracteres como un hocico acuminado, piel dorsal lisa, dedos redondos y ovalados (Padial et al., 2014).

En 2014, el grupo *lacrimosus* contaba con 25 especies: *P. acuminatus* (Shreve, 1935); *P. apiculatus* (Lynch y Burrowes, 1990); *P. aureolineatus* (Guayasamin, Ron, Cisneros-Heredia, Lamar y McCracken, 2006); *P. boulengeri* (Lynch, 1981); *P. brevifrons* (Lynch, 1981); *P. bromeliaceus* (Lynch, 1979); *P. dorsopictus* (Rivero y Serna, 1988); *P. deyi* Lehr, Gregory y Catenazzi, 2013; *P. eremitus* (Lynch, 1980); *P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada, 1875); *P. latericius* Batallas y Brito, 2014; *P. mendax* (Duellman, 1978); *P. mindo* Arteaga, Yanez-Munoz y Guayasamin, 2013; *P. olivaceus* (Köhler, Morales, Lötters, Reichle & Aparicio, 1998); *P. padiali* Moravec, Lehr, Pérez-Peña, López, Gagliardi Urrutia y Arista-Tuanama, 2011; *P. pardalinus* (Lehr, Lundberg, Aguilar y von May, 2006); *P. petersi* (Lynch, 1980); *P. proluxodiscus* (Lynch, 1978); *P. royi* (Morales, 2007); *P. pseudoacuminatus* (Shreve, 1935); *P. schultei* (Duellman, 1990); *P. tantanti* (Lehr, Torres-Gastello y Suárez-Segovia, 2007); *P. tayrona* (Lynch y Ruiz-Carranza, 1985); *P. waoranii* (McCracken, Forstner y Dixon, 2007); *P. zimmermanae* (Heyer y Hardy, 1991).

## 2015

En el año 2015, según Frost, las especies del grupo *P. lacrimosus* se distribuyen en la cuenca superior del Amazonas y las laderas adyacentes de los Andes y la vertiente del Pacífico de Ecuador y Colombia. Mendoza et al. (2015) realizaron muestreos de más ejemplares de *P. brevifrons* y descubrieron que esta especie no pertenecía al grupo *P. lacrimosus*, pero encontraron que *P. moro* si pertenecía a este grupo. Rivera-Prieto et al. (2015) incluyeron a *P. dorsopictus* en su análisis y encontraron que tampoco pertenecía al grupo de *P. lacrimosus*. Por su parte, Heinicke et al. (2015) tomaron muestras de *P. proluxodiscus*, que en ese momento se consideraba un miembro del grupo *P. lacrimosus*, sin embargo, después de su análisis determinaron que esta especie no pertenecía a *Pristimantis*, la designaron como la especie tipo de su nuevo género *Tachiramantis*.

Ortega-Andrade et al. (2015) también describieron tres nuevas especies en la cuenca superior del Amazonas. La especie *Pristimantis acuminatus* se consideraba ampliamente distribuida en la cuenca superior del Amazonas, pero se sospechaba que era un complejo de especies crípticas. Después de un análisis integrador que incluía

datos filogenéticos, morfológicos y ecológicos, se confirmó esta sospecha y se describieron 3 nuevas especies: *P. enigmaticus*, *P. limoncochensis* y *P. omeviridis*.

Según los estudios realizados, el grupo *P. lacrimosus* cuenta 26 especies: *P. acuminatus* (Shreve, 1935); *P. apiculatus* (Lynch y Burrowes, 1990); *P. aureolineatus* (Guayasamin, Ron, Cisneros-Heredia, Lamar y McCracken, 2006); *P. boulengeri* (Lynch, 1981); *P. bromeliaceus* (Lynch, 1979); *P. deyi* Lehr, Gregory y Catenazzi, 2013; ***P. enigmaticus*** (Ortega-Andrade et al. 2015); *P. eremitus* (Lynch, 1980); *P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada, 1875); *P. latericius* Batallas y Brito, 2014; , ***P. limoncochensis*** (Ortega-Andrade et al. 2015); *P. mendax* (Duellman, 1978); *P. mindo* Arteaga, Yanez-Munoz y Guayasamin, 2013; ***P. moro*** (Savage 1965); *P. olivaceus* (Köhler, Morales, Lötters, Reichle & Aparicio, 1998); ***P. omeviridis*** (Ortega-Andrade et al. 2015); *P. padiali* Moravec, Lehr, Pérez-Peña, López, Gagliardi Urrutia y Arista-Tuanama, 2011; *P. pardalinus* (Lehr, Lundberg, Aguilar y von May, 2006); *P. petersi* (Lynch, 1980); (Lynch, 1978); *P. royi* (Morales, 2007); *P. pseudoacuminatus* (Shreve, 1935); *P. schultei* (Duellman, 1990); *P. tantanti* (Lehr, Torres-Gastello y Suárez-Segovia, 2007); *P. tayrona* (Lynch y Ruiz-Carranza, 1985); *P. waoranii* (McCracken, Forstner y Dixon, 2007); *P. zimmermanae* (Heyer y Hardy, 1991).

## 2016

Rivera- Correa y Daza (2016), llevaron a cabo un análisis filogenético para inferir las relaciones evolutivas entre las especies del grupo *lacrimosus*. Los resultados sugieren que el grupo de especies no es monofilético, en su lugar, el grupo de especies consta de dos clados no hermanos. El clado "A" endémico de Colombia, incluye a *P. angustilineatus*, *P. dorsopictus*, *P. boulengeri*, *P. urani*, *P. brevifrons* (Paraguas) y *P. brevifrons* (Peñas Blancas), mientras que el clado "B", que se encuentra en América central, Ecuador y Perú, incluye a las especies restantes del grupo *lacrimosus*.

Estos resultados contradicen estudios previos que habían sugerido la monofilia del grupo, debido a la falta de consideración de algunas especies del grupo *lacrimosus* en el norte de los Andes de Colombia. Dado que la posición filogenética de *P. lacrimosus* no está clara, Rivera- Correa y Daza (2016) se abstuvieron de definir cuál de los dos clados debería considerarse el grupo de especies de *P. lacrimosus*. En consecuencia, se recomienda que las sinapomorfías previamente identificadas (Padial et al., 2014) para el grupo de especies *Pristimantis lacrimosus* deben ser utilizadas con precaución al asignar taxones.

Además, Rivera- Correa y Daza (2016), hallaron una alta divergencia genética entre las especies del clado "A" y evidencia de estructura filogeográfica dentro de *P. brevifrons*. Por ello, recomiendan nuevos muestreos para descubrir posibles especies crípticas. El estudio también examinó la disposición taxonómica de *Pristimantis angustilineatus* y encontraron algunas pruebas que sugieren su parentesco con varias especies del grupo *lacrimosus*, como ya había sugerido Lynch (1998). Además, el estudio describe una nueva especie, *P. urani*, como especie hermana de *P. brevifrons* de acuerdo con su hipótesis filogenética.

## 2017

En el año 2017, Gonzales et al. (2017) presentaron una nueva categorización para el clado A, identificándolo como el grupo *P. boulengeri*. Basados en la observación del neotipo de *P. lacrimosus* (Lynch y Schwartz, 1971), que mostraba la ausencia de dobles tubérculos subarticulares distales en los dedos III o IV, propusieron la hipótesis de que las especies del clado B corresponden al grupo *P. lacrimosus*. Los dobles tubérculos subarticulares distales en los dedos III o IV es un carácter crucial para la delimitación del grupo de *P. boulengeri*. Entre los años 2016 y 2019 se describieron cuatro especies más; *P. calima* Ospina-Sarria and Duellman 2019, *P. pluvialis* Shepack et al. 2016, *P. ecuadorensis* Guayasamin, Hutter, Tapia, Culebras, Peñafiel, Pyron, Morochz, Funk y Arteaga-Navarro, 2017 y *P. pulchridormientes* Chávez y Catenazzi, 2016.

## 2020

Rivera- Correa y Daza (2020) describieron una nueva especie, *Pristimantis zorro*, e intentaron desestimar la categorización propuesta por Gonzales et al. (2017). Sin embargo, el estudio realizado por Ron et al. (2020) sobre la diversificación de las especies del grupo *lacrimosus*, que incluyó por primera vez a la especie tipo del grupo, *P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada, 1875), confirmó la categorización de Gonzales et al. (2017) del clado A como el grupo *P. boulengeri*. Además, los autores describieron tres nuevas especies: *P. amaguanae*, *P. nankints* y *P. romeroae*.

Según la reconstrucción biogeográfica de Ron et al. (2020), la diversificación de las especies del grupo *P. lacrimosus* se originó en las selvas chocoanas de Ecuador y Colombia, pero se distribuyó principalmente en la cuenca del Amazonas. Los resultados sugieren que la colonización de la cuenca del Amazonas fue un evento único. Los Andes desempeñaron un papel crucial en la diversificación de estas especies. El grupo de especies de *P. lacrimosus* tuvo tasas más altas de diversificación en la cuenca del Amazonas en comparación con la región del Chocó, aunque la región del Choco tiene que uno de sus dos clados es más antiguo que el clado Amazónico. A pesar de ello, el clado amazónico incluye 19 especies, mientras que cada clado de la región del Chocó tiene 4 especies. Se necesitan más estudios para determinar si este patrón observado en el grupo *lacrimosus* es una generalización entre *Pristimantis* que habitan en ambas regiones.

En un estudio reciente, Ron et al. (2020) describieron una protuberancia dérmica en la parte inferior de las manos y los pies de las ranas strabomántidas, llamada "tubérculos hiperdistales" (Ospina-Sarria y Duellman, 2019). Estos tubérculos se encuentran en la articulación de la última falange de cada dedo y están relacionados con dos caracteres osteológicos importantes: la longitud de la falange terminal en relación con la penúltima falange y la forma de la expansión en forma de T en el extremo de la falange terminal. Según Ron et al. (2020) la presencia de estos tubérculos es continua, aunque con diferentes grados de desarrollo, lo que sugiere que han evolucionado independientemente en múltiples ocasiones.

Ospina-Sarria y Duellman (2019), encontraron que varias especies pertenecientes al grupo *lacrimosus*, incluyendo *P. acuminatus*, *P. deyi*, *P. nyctophylax*, *P. subsigillatus* y *P. schultei*, tienen tubérculos hiperdistales. Además, Ron et al. (2020) también descubrieron que otras especies, como *P. nankints*, *P. romeroae*, *P. limoncochensis*, *P. enigmatus* y *P. acuminatus*, también tienen estos tubérculos. En

general, las especies del grupo *lacrimosus* se caracterizan por tener falanges terminales más largas, una expansión en forma de T más estrecha en el extremo de la falange y tubérculos hiperdistales más desarrollados.

En el estudio de Ron et al. (2020), se incluyeron todos los descendientes del ancestro común más reciente de *P. eremitus* y *P. lacrimosus*. Sin embargo, se excluyó a *Pristimantis eugeniae* de este grupo debido a que pertenece al clado hermano de *P. lacrimosus*. También se incluyó *P. degener* que es hermana de *P. subsigillatus* y de la nueva especie *Pristimantis petersioides* sp. Nov (Carrión-Olmedo y Ron, 2021). Por otro lado, se excluyó a *P. apiculatus* debido a su gran parecido con *P. calcarulatus* (Lynch y Duellman 1997), una especie que no está estrechamente relacionada con el grupo de especies de *P. lacrimosus* (Pyron, 2014).

## 2021

Actualmente, el grupo de *P. lacrimosus* comprende 39 especies, según Carrión-Olmedo y Ron (2021). Las especies incluidas en la filogenia están marcadas con un asterisco (\*):

- \**P. acuminatus* (Shreve, 1935)
- \**P. amaguanae* (Ron et al., 2020)
- \**P. aureolineatus* (Guayasamin et al., 2006)
- \**P. bromeliaceus* (Lynch, 1979)
- P. calima* (Ospina-Sarria & Duellman, 2019)
- \**P. crucifer* (Boulenger, 1899)
- \**P. degener* (Lynch & Duellman, 1997)
- P. deyi* (Lehr et al., 2013)
- \**P. ecuadorensis* (Guayasamin et al., 2017)
- \**P. enigmaticus* (Ortega-Andrade et al., 2015)
- \**P. eremitus* (Lynch, 1980)
- \**P. galdi* (Jiménez de la Espada, 1870)
- \**P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada, 1875)
- P. latericius* (Batallas & Brito, 2014)
- \**P. limoncochensis* (Ortega-Andrade et al., 2015)
- \**P. mendax* (Duellman, 1978)
- \**P. mindo* (Arteaga et al., 2013)
- \**P. moro* (Savage, 1965)
- \**P. nankints* (Ron et al., 2020)
- \**P. nyctophylax* (Lynch, 1976)
- \**P. olivaceus* (Köhler et al., 1998)
- \**P. omeviridis* (Ortega-Andrade et al., 2015)
- \**P. ornatissimus* (Despax, 1911)
- P. padiali* (Moravec et al., 2010)
- P. pardalinus* (Lehr et al., 2006)
- \**P. petersi* (Lynch & Duellman, 1980)
- \**P. petersioides* sp. nov. (Carrión-Olmedo & Ron, 2021)
- \**P. pluvialis* (Shepack et al., 2016)
- P. pseudoacuminatus* (Shreve, 1935)
- \**P. romeroae* (Ron et al., 2020)
- P. royi* (Morales, 2007)
- \**P. pulchridormientes* (Chávez & Catenazzi, 2016)
- \**P. schultei* (Duellman, 1990)

- \**P. subsigillatus* (Boulenger, 1902)
- \**P. tantanti* (Lehr et al., 2007)
- P. tayrona* (Lynch & Ruiz-Carranza, 1985)
- P. waoranii* (McCracken et al., 2007)
- P. zimmermanae* (Heyer & Hardy, 1991)
- \**P. zorro* (Rivera-Correa & Daza, 2020).

#### 4. DISCUSIÓN

En anfibios hay muchos casos en los que se han utilizado caracteres morfológicos como equivalente a sinapomorfías sin realizar análisis moleculares que les brinden soporte. Este enfoque también se ha utilizado en el grupo *lacrimosus*, que ha sido no monofilético como hemos visto en el desarrollo de esta monografía a través del tiempo, pero ha sido revisado y se incluyó a la especie tipo, *P. lacrimosus* (Jiménez de la Espada, 1875), del grupo en la última revisión de Ron et al. (2020). La evolución convergente es común en ranas (ver Guayasamin et al. 2008; Santos et al. 2009; Vences et al. 2003) y en el grupo *lacrimosus*, la especialización en bromeliáceas ha resultado en características como tener falanges terminales más largas, una expansión en forma de T más estrecha en el extremo de la falange y tubérculos hiperdistales más desarrollados podría ser el resultado de predecesores selectivos comunes y no de una ascendencia compartida.

Las revisiones recientes de *Pristimantis* muestran que tienen una baja capacidad de diseminación (Duellman, 2005, Páez y Ron, 2019) y que los procesos de especiación pueden acelerarse debido a la competencia local (Polato et al. 2018) y las preferencias de microhábitat (Ortega- Andrade et al., 2015; Peterson et al., 2011). Los resultados, también sugieren que la colonización de la cuenca del Amazonas fue un evento único y que los Andes desempeñaron un papel crucial en la diversificación de estas especies Ron et al. (2020). Por lo que, se necesitan mayores análisis moleculares para la correcta identificación de especies crípticas. Como ya hemos visto en esta revisión bibliográfica, son importantes nuevos estudios que esclarezcan las relaciones y ayuden a diferenciar las especies. Tenemos ejemplos como la especie *Pristimantis acuminatus* que se consideraba ampliamente distribuida en la cuenca superior del Amazonas, pero después de un análisis integrador que incluía datos filogenéticos, morfológicos y ecológicos, se describieron 3 nuevas especies: *P. enigmaticus*, *P. limoncochensis* y *P. omeviridis* (Ortega-Andrade et al., 2015). Lo mismo sucedió con la especie *Pristimantis petersi* que tenía una amplia distribución desde los Andes centrales de Colombia hasta las laderas orientales de los Andes ecuatorianos y en el estudio desarrollado por Carrión-Olmedo y Ron (2021) se demostró que en realidad eran dos especies que parecen ser alopátricas y así se describió a *Pristimantis petersioides*. Esto nos demuestra que a mayor cantidad de estudios se puede tener mayor claridad de las relaciones filogenéticas.

Además, como se puede observar en la filogenia presentada por Carrión-Olmedo y Ron (2021), tenemos que *P. subsigillatus* y *P. eremitus* presentan diferencias en la longitud de las ramas de la filogenia, hay diferencias en la población de *P. subsigillatus* El Oro y la población *P. subsigillatus* Bolívar y Santo Domingo; lo mismo con *P. eremitus* población de Carchi presenta una diferencia en la longitud de la rama a la población de *P. eremitus* Pichincha e Imbabura; esto tiene un soporte SH-aLRT y apoyo bootstrap ultrarrápido del 100% para ambas medidas. Por lo que podría tratarse de complejos de especies y no de una sola especie.

## 5. CONCLUSIONES

La revisión bibliográfica sobre el grupo *lacrimosus* ha permitido obtener una comprensión profunda del tema y valorar críticamente la calidad y relevancia de la información disponible. Además, se han identificado áreas de investigación futura y se ha proporcionado una descripción actualizada del género *Pristimantis* y en particular del grupo *lacrimosus*, lo que podría servir como una herramienta valiosa para los herpetólogos y biólogos en general. Se necesitan mayores análisis moleculares para la correcta identificación de especies crípticas en *Pristimantis*, ya que las revisiones recientes sugieren que aún faltan especies por incluir que no disponen de soporte molecular como son: *P. deyi* (Lehr et al., 2013), *P. latericius* (Batallas & Brito, 2014), *P. padiali* (Moravec et al., 2010), *P. pardalinus* (Lehr et al., 2006), *P. pseudoacuminatus* (Shreve, 1935), *P. royi* (Morales, 2007), *P. tayrona* (Lynch & Ruiz-Carranza, 1985), *P. waoranii* (McCracken et al., 2007), *P. zimmermanae* (Heyer & Hardy, 1991). Además, se necesitan más análisis de *P. eremitus* y *P. subsigillatus*, para aclarar su posición taxonómica.

## 6. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Antonelli A, Nylander JA, Persson C, Sanmartín I (2009) Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *P. Natl. Acad. Sci. USA*, 106 (2009), pp. 9749-9754.

AmphibiaWeb (2023) AmphibiaWeb: information on amphibian biology and conservation. <http://amphibiaweb.org/>. University of California Berkeley.

Arteaga, A., Yáñez-Muñoz, M., & Guayasamin, J. M. (2013). A new frog of the *Pristimantis lacrimosus* group (Anura: Craugastoridae) from the montane forests of northwestern Ecuador. *The Amphibians and Reptiles of Mindo Life in the Cloudforest*. Universidad Tecnológica Indoamérica, Quito, 198-210.

Beheregaray, LB, & Caccone A (2007) Cryptic biodiversity in a changing world. *Journal of Biology*, 6(9), 5.

Caminer MA, Ron SR (2014) Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *ZooKeys* 370, 1–68. <https://doi.org/10.3897/zookeys.370.6291>.

Canedo, C. & Haddad, C.F.B. (2012) Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65, 610–620.

Carrión-Olmedo, J. C., & Ron, S. R. (2021). A new cryptic species of the *Pristimantis lacrimosus* group (Anura, Strabomantidae) from the eastern slopes of the Ecuadorian Andes. *Evolutionary Systematics*, 5, 151.

Coloma, L. A. (1995): Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). – University of Kansas Miscellaneous Publications, 87: 1–72

- Chaves JA, Weir JT, Smith TB (2011) Diversification in *Adelomua* Humminbords follows Andean uplift. *Mol. Ecol.*, 20, pp. 4564-4576.
- Duellman WE, & Sweet SS (1999). Distribution patterns of amphibians in the Nearctic region of North America. *Patterns of distribution of amphibians*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, MD, 31-109.
- Duellman, W.E. (2005). *Cusco Amazónico: The lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest*. Ithaca, New York: Cornell University
- Duellman WE, Lehr E (2009) Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru. Munster, Germany: Nature und Tier Verlag, 382 pp.
- Duellman, W. E., & Hedges, S. B. (2007). Three new species of *Pristimantis* (Lissamphibia, Anura) from montane forests of the Cordillera Yanachaga in Central Peru. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 6(2), 119-135.
- Elmer KR, Cannatella DC (2009) Three new species of leaf litter frogs from the upper Amazon forests: cryptic diversity within *Pristimantis "ockendeni"* (Anura: Strabomantidae) in Ecuador. *Zootaxa* 1784: 11–38. <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:352-opus-75947>
- Féral JP (2002) How useful are the genetic markers in attempts to understand and manage marine biodiversity? *Journal of experimental marine biology and ecology*, 268(2), 121-145.
- Ferrari, L. (2008). Descripción del canto de anuncio de una población argentina de *Oreobates discoidalis* (Anura: Strabomantidae). *Cuadernos de Herpetología*, 22.
- Fouquet A, Gilles A, Vences M, Marty C, Blanc M, Gemmell NJ (2007) Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE* 10: e1109. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001109>
- Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F., ... & Wheeler, W. C. (2006). The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 2006, (297), 1-291.
- Frost, D.R. (2015): *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.0. (accessed 13 July 2015).
- Guayasamin, J. M., Castroviejo-Fisher, S., Ayarzagüena, J., Trueb, L., & Vilà, C. (2008). Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(2), 574-595.
- Guayasamin, J. M., Ron, S. R., Cisneros-Heredia, D. F., Lamar, W., & McCracken, S. F. (2006). A new species of frog of the *Eleutherodactylus lacrimosus* assemblage (Leptodactylidae) from the western Amazon Basin, with comments on the utility of canopy surveys in lowland rainforest. *Herpetologica*, 62(2), 191-202.

- Gonzalez-Duran, G. A., Targino, M., Rada, M., & Grant, T. (2017). Phylogenetic relationships and morphology of the *Pristimantis leptolophus* species group (Amphibia: Anura: Brachycephaloidea), with the recognition of a new species group in *Pristimantis* Jiménez de la Espada, 1870. *Zootaxa*, 4243(1), 42-74.
- Hedges, S. B. (1989). Evolution and biogeography of West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*: slow-evolving loci and the major groups.
- Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737(1), 1-182.
- Hewitt GM (2004) The structure of biodiversity—insights from molecular phylogeography. *Frontiers in zoology*, 1(1), 1-16.
- Heinicke, M. P., Barrio-Amoros, C. L., & Hedges, S. B. (2015). Molecular and morphological data support recognition of a new genus of New World direct-developing frog (Anura: Terrarana) from an under-sampled region of South America. *Zootaxa*, 3986(2), 151-172.
- Hutter CR, Guayasamin JM (2015) Cryptic diversity concealed in the Andean cloud forests: two new species of rainfrogs (*Pristimantis*) uncovered by molecular and bioacoustic data. *Neotropical Biodiversity* 1: 36–59.  
<https://doi.org/10.1080/23766808.2015.1100376>
- Lynch, J. D. 1976c. Three new leptodactylid frogs (genus *Eleutherodactylus*) from the Andean slopes of Colombia and Ecuador. *Herpetologica* 32:310-317
- Lynch JD, Duellman WE (1997) Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *Special Publications, Natural History Museum University of Kansas*, 23, 1–236.  
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.7951>
- Lynch, J. D. (1981). Two new species of *Eleutherodactylus* from western Colombia (Amphibia: Anura: Leptodactylidae).
- Lynch JD, Duellman WE (1980) The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). *Miscellaneous Publication, Museum of Natural History, University of Kansas* 69, 1–86.
- Lynch, J.D., Duellman, W.E. (2001) Phylogenetic relationships of the Neotropical genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae), with emphasis on Andean species. *Fieldiana Zoology New Series*, 100, 1–262.
- Mendoza AM, Ospina OE, Cárdenas-Henao H, García-R JC (2015) A likelihood inference of historical biogeography in the world's most diverse terrestrial vertebrate genus: Diversification of direct-developing frogs (Craugastoridae: *Pristimantis*) across the Neo-tropics. *Molecular Phylogenetic Evolution* 85: 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.001>.

Ortega-Andrade HM, Rojas-Soto OR, Valencia JH, de los Monteros AE, Morrone JJ, Ron SR, Cannatella DC (2015) Insights from integrative systematics reveal cryptic diversity in *Pristimantis* frogs (Anura: Craugastoridae) from the Upper Amazon Basin. PLoS ONE 10: e0143392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143392>

Ospina-Sarria, J. J., & Duellman, W. E. (2019). Two new species of *Pristimantis* (Amphibia: Anura: strabomantidae) from southwestern Colombia. *Herpetologica*, 75(1), 85-95.

Páez NB, & Ron SR (2019) Systematics of *Huicundomantis*, a new subgenus of *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with extraordinary cryptic diversity and eleven new species. *ZooKeys*, 868, 1-112.

Padial JM, De la Riva I (2009) Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 97– 122. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00424.x>

Padial, J., Grant, T., Frost, D. (2014): Molecular systematics of terraranas (Anura: *Brachycephaloidea*) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1-132.

Peterson, A.T., Soberon J, Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E, Nakamura, M., et al. (2011). Ecological niches and geographic distributions. United States of America: Monographs in Population Biology. Princeton University Press.

Pinto-Sánchez NR., Ibáñez R., Madriñán S, Sanjur OI, Bermingham E, Crawford AJ (2012). The Great American Biotic Interchange in frogs: Multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(3), 954-972.

Polato, N. R., Gill, B. A., Shah, A. A., Gray, M. M., Casner, K. L., Barthelet, A., ... & Kondratieff, B. C. (2018). Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(49), 12471-12476.

Pyron, R. 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(2), 543-583.

Rivera-Correa, M., & Daza, J. M. (2016). Molecular phylogenetics of the *Pristimantis lacrimosus* species group (Anura: Craugastoridae) with the description of a new species from Colombia. *Acta Herpetologica*, 11(1), 31-45.

Rivera-Correa, M., & Daza, J. M. (2020). Out of the blue: A new rain frog species of the genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the northern Cordillera Central in Colombia. *Zootaxa*, 4838(1), 83-101.

Ron SR, Santos JC, Cannatella DC (2006) Phylogeny of the túngara frog genus *Engystomops* (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 392–403. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.11.022>

Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R., & Cannatella, D. C. (2009). Amazonian amphibian diversity is primarily derived from late Miocene Andean lineages. *PLoS biology*, 7(3), e1000056.

Schluter D (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science*, 323(5915), 737-741.

Vences, M., Vieites, D. R., Glaw, F., Brinkmann, H., Kosuch, J., Veith, M., & Meyer, A. (2003). Multiple overseas dispersal in amphibians. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1532), 2435-2442

Vieites DR, Wollenberg KC, Andreone F, Köhler J, Glaw F, Vences M (2009) Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 8267–8272. <https://doi.org/10.1073/pnas.0810821106>