

Terrestrial frogs of the Southeastern Andes of Ecuador II: A new species of spiny green *Pristimantis* of montane forests of Sangay National Park (Anura: Craugastoridae)

Ranas terrestres de los Andes Surorientales de Ecuador II: Una nueva especie de *Pristimantis* verde espinosa de los bosques montanos del Parque Nacional Sangay (Anura: Craugastoridae)

Mario H. Yáñez-Muñoz^{1,2*}, Patricia Bejarano-Muñoz¹, Jorge Brito M.^{1,3}, Diego Batallas R.^{1,3}

¹ Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Instituto Nacional de Biodiversidad, División de Herpetología, calle Rumipamba 341 y Av. de los Shyris, Casilla 17-07-8976, Quito, Ecuador.

² Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Museo de Zoología QCAZ, Escuela de Ciencias Biológicas, Casilla Postal 17-01 2154, Quito, Ecuador.

³ Fundación Naturaleza Kakaram, Santa Rosa 158 BL B Dep. 2, Casilla Postal 17-07-9920, Quito, Ecuador.

* Corresponding author/Autor principal, e-mail: mayamu@hotmail.com

Editado por / Edited by: Diego F. Cisneros-Heredia PhD(c).

Recibido / Received: 15/10/2014. Aceptado / Accepted: 10/11/2014.

Publicado en línea / Published on Web: 19/12/2014. Impreso / Printed: 19/12/2014.

Zoobank: <http://zoobank.org/6C7DEEDD-B3FB-4C8C-8466-5F456FA7F8B1>

Abstract

We describe a new species of spiny green frog of the genus *Pristimantis* diagnosed by having tympanum, cranial crest, large conical tubercles on the posterior and anterior limbs, and by its uniform cream ventral coloration. Bioacoustics information about the warning and courtship calls and detailed comparisons of the new species with similar species from the Andes of Ecuador are provided. The new species is part of a particular ecotype of about 12 species of terrestrial frogs from montane forests in Ecuador grouped into at least four *Pristimantis* paraphyletic groups. The condition of frontoparietal cranial crest with high edges suggests a close relationship of the new species with the *P. devillei* species group.

Keywords. Terrarana, Andes, Ecuador, *Pristimantis roni* sp. nov.

Resumen

Describimos una nueva especie de rana verde espinosa del género *Pristimantis* diagnosticada por presentar tímpano, cresta craneal, tubérculos cónicos grandes en las extremidades posteriores y anteriores y por su coloración ventral crema. Se presenta información acústica sobre los llamados de advertencia y cortejo y comparaciones detalladas de la especie nueva con algunas especies similares de los Andes de Ecuador. La nueva especie forma parte de un particular ecotipo de aproximadamente 12 especies de ranas terrestres de los bosques montanos de Ecuador agrupadas en por lo menos cuatro grupos parafiléticos de *Pristimantis*. La condición de cresta craneal con bordes frontoparietales elevados, sugiere una relación cercana de la nueva especie con el grupo-de-especies *P. devillei*.

Palabras Clave. Terrarana, Andes, Ecuador, *Pristimantis roni* sp. nov.

Introducción

Los bosques montanos circunscritos al área del corredor y parques nacionales Llanganates-Sangay están habitados por una elevada riqueza de ranas terrestres del género *Pristimantis*, el cual concentra a tres cuartas partes de las especies de anfibios de la región [1–4]. Varias exploraciones han identificado que la zona Llanganates-Sangay es un punto de alta biodiversidad en las estribaciones de los Andes de Ecuador y aglutina a un considerable número de especies de anfibios y reptiles endémicos [5–12]. Este artículo presenta la descripción de una nueva especie de *Pristimantis* verde espinosa de los bosques montanos del Parque Nacional Sangay. Por su morfología externa, esta nueva especie es comparada con varias especies que actualmente per-

tenecen a grupos-de-especies —considerados aquí como parafiléticos— de *Pristimantis* de los Andes de Ecuador que exhiben tubérculos cónicos en el cuerpo y coloración dorsal verde.

Materiales y Métodos

La descripción sigue el formato estandarizado propuesto por Lynch y Duellman [16]. La clasificación sistemática de la familia y grupos-de-especies siguen la propuesta de Padial et al. [13]. Los especímenes colectados fueron sacrificados en una solución de benzocaína, fijados en formalina al 10% y preservados en etanol al 70%. El sexo y la edad de los especímenes se determinó por características sexuales secundarias (almohadillas nupciales y tamaño) y por inspección directa de



Figura 1. Vista dorsal, ventral y de perfil de *Pristimantis roni* sp. nov., DHMECN 11313, hembra, holotipo. (MYM).

gónadas a través de incisiones dorsales. Se tomó las siguientes medidas siguiendo la metodología propuesta por Duellman y Lehr [17]: distancia órbita-narina (DON), longitud cefálica (LC), ancho cefálico (AC), distancia interorbital (DIO), distancia internarinal (DIN), longitud rostro-cloacal (LRC), longitud de la tibia (LT), longitud del pie (LP), longitud de la mano (LM), diámetro horizontal del tímpano (DT), longitud horizontal del ojo (DO), y ancho del párpado (AP). Las medidas fueron tomadas con un calibrador electrónico con precisión de ± 0.01 mm y redondeadas al 0.1 mm más cercano. Las medidas se reportan como la media \pm la desviación estandar. Se analizó la normalidad del LRC de machos y hembras utilizando el test de Shapiro-Wilks y se contrastaron sus medias con el test paramétrico *t*. Los datos se tabularon y analizaron con el programa *Past* [18]. Los patrones de coloración en vida se tomaron de las notas de campo y fotografías a color. Las localidades, sus coordenadas y elevaciones fueron determinadas en base a notas de campo de los colectores tomadas con un GPS. En el texto se hace uso de las siguientes siglas para los créditos fotográficos e información asociada: Diego Batallas R. (DBR), Patricia Bejarano M. (PBM), Raquel Betancourt Y. (RBY), Jorge Brito M. (JBM), Santiago R. Ron (SRR), Eric N. Smith (ENS), Juan P. Reyes (JPR), Juan C. Sánchez (JCS), Verónica Urgilés (VU) y Mario H. Yáñez-Muñoz (MYM). Los especímenes examinados se presentan en el Apéndice I y están depositados en la División de Herpetología del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Quito (DHMECN) y en el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito (QCAZ).

Los llamados se registraron con una grabadora digital Olympus WS-802 conectada a un sistema modular Sennheiser K6-C y acoplada a un micrófono de cabeza Sennheiser ME 66. La temperatura ambiente fue tomada con un termómetro Digital Pocket Thermometer. Para los análisis acústicos se utilizó el programa Adobe Audition 6.0 a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz y 16 bits de resolución [19], para la diagra-

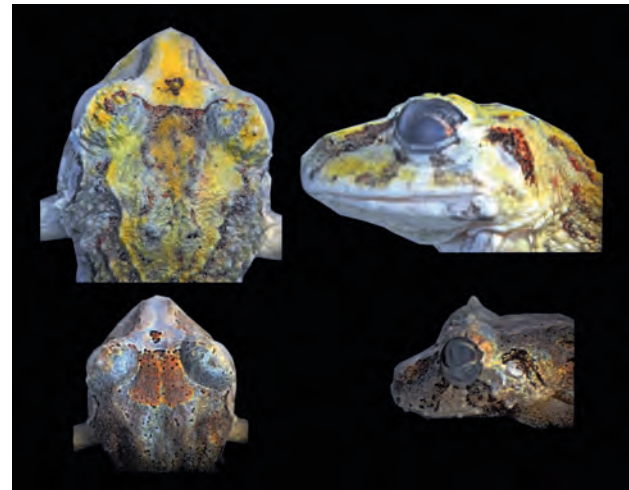


Figura 2. Detalle de la cabeza en vista dorsal, de perfil de *Pristimantis roni* sp. nov.. Parte superior DHMECN 11313, hembra, Holotipo; Parte inferior DHMECN 11314, macho, Paratopotipo. (MYM).

mación del oscilograma y sonograma se utilizó el programa Raven 1.4 [20] a 256 puntos de resolución de la transformación rápida de Fourier (FFT). Grabaciones in situ (especimen DHMECN 11322, temperatura 15.6°C) fueron obtenidas el 20 de junio del 2014 por JBM y DBR. Grabaciones de un macho cautivo (DHMECN 11321, temperatura 16.4°C) fueron registradas en una bolsa plástica luego de que dicho macho se separó del amplexus con una hembra (DHMECN 11313) y emitió llamados para atraer y reanudar el amplexus. Los parámetros analizados fueron: (1) Frecuencia dominante: frecuencia de mayor energía medida a lo largo de toda la llamada; (2) frecuencias armónicas: frecuencias más altas que son múltiplo de la frecuencia fundamental; (3) notas/llamado: número de unidades acústicas de un determinado patrón de amplitud reconocido en los llamados; (4) llamados/minuto: repetición de los llamados en el lapso de un minuto; (5) duración de los llamados: tiempo desde el inicio hasta el final de un llamado, medido con el analizador de forma de onda, (6) duración de las notas: tiempo desde el inicio hasta el final de una nota, medido con el analizador de forma de onda, (7) intervalos entre llamados: tiempo transcurrido entre llamado y llamado, (8) intervalos entre notas: tiempo transcurrido entre nota y nota. Las definiciones y mediciones realizadas en los parámetros acústicos siguen las definiciones presentadas por Batallas y Brito [19], Duellman y Pyles [21], Cocroft y Ryan [22], Angulo et al. [23] y Díaz y Cádiz [24]. Los parámetros bioacústicos se reportan como la media \pm la desviación estandar.

Resultados

Pristimantis roni sp. nov.

Fig. 1–13

Holotipo: DHMECN 11313, hembra adulta colectada en Loma Cormorán (02°04'07.1"S, 78°12'41.9"O, 1900 m), complejo lacustre Sardinayacu, Parque Nacional Sangay, parroquia Sinaí, cantón Morona, provincia de Morona-Santiago, República del Ecuador, el 18 de junio de 2014 por JBM, DBR, PBM, Hernán Orellana y Germán Tenecota.

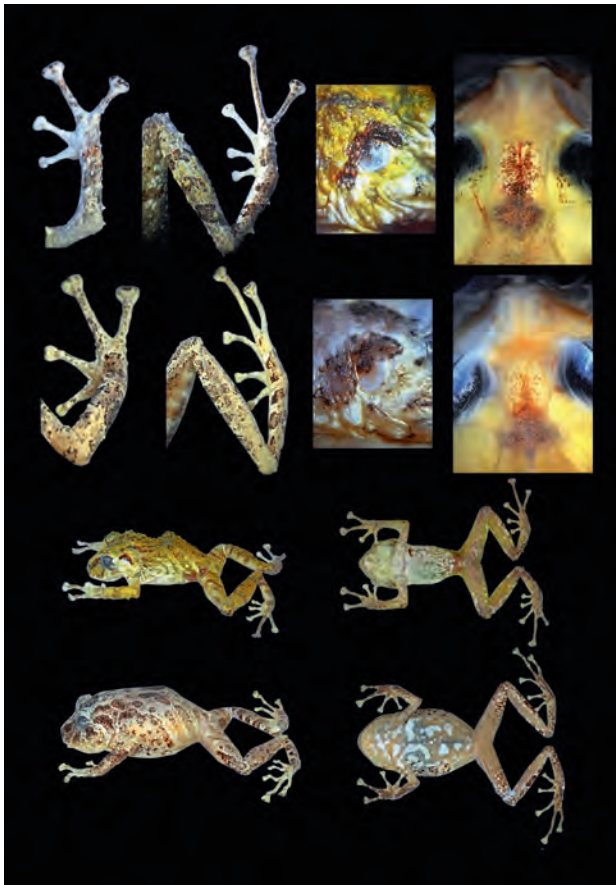


Figura 3. Caracteres comparativos entre *Pristimantis roni* sp. nov. y *P. katoptroides*. Primera fila: hileras de tubérculos en antebrazos, piernas, tímpano y cráneo de *Pristimantis roni* sp. nov. DHMECN 11313, hembra, holotipo; Segunda fila hileras de tubérculos en antebrazos, piernas, tímpano y cráneo de *Pristimantis katoptroides* DHMECN 10155; Tercera fila: vista dorsal y ventral de *Pristimantis roni* sp. nov., DHMECN 11313, hembra holotipo; Cuarta fila: vista dorsal y ventral de *Pristimantis katoptroides* DHMECN 10155. (MYM).

Paratopotipos: DHMECN 11314–18, hembras; DHMECN 11319–27, machos, con los mismos datos del holotipo.

Etimología: El epíteto específico es un patronímico en honor a Santiago R. Ron, Curador del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Santiago Ron ha impulsado e influenciado a varias generaciones de estudiantes ecuatorianos. Sus investigaciones, publicaciones científicas, libros de divulgación y fotografías naturalistas han incluido variadas temáticas como evolución, biogeografía, declinación de especies, ecología de poblaciones, sistemática y taxonomía; destacando su pasión por los caimanes y por las ranas, en especial, las túngaras (*Engystomops*), las ranas arborícolas (Hyllidae) y las ranas terrestres (*Pristimantis*).

Nombres comunes sugeridos: Cutín de Ron / Ron's Robber Frog

Diagnos: Una especie de *Pristimantis* caracterizada por: (1) textura del dorso finamente granular, desde parcialmente cubierto por pequeñas verrugas hasta densamente granular con verrugas elevadas; vientre areolado; pliegue discoidal presente; pliegues dorsolaterales ausentes; (2) tímpano presente, 36–41% del diámetro del ojo, redondeado a ligeramente ovalado,

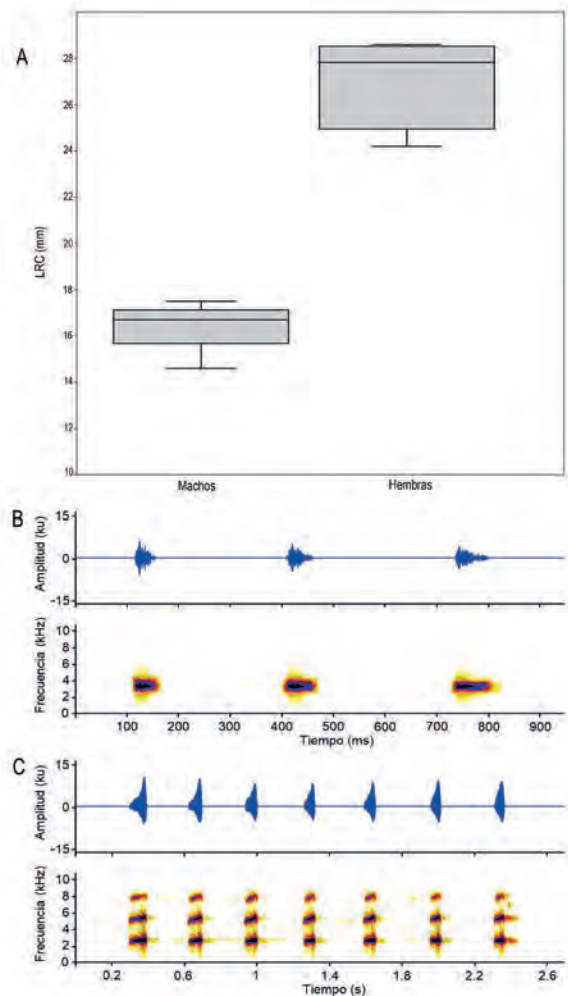


Figura 4. (A) Diagramas de caja para el rango de LRC entre machos y hembras de *Pristimantis roni* sp. nov. (B–C) Oscilogramas y espectrogramas de los llamados de *Pristimantis roni*. (B) Llamado de advertencia, ejemplar DHMECN 11322; (C) llamado de cortejo, ejemplar DHMECN 11321.

anillo timpánico cubierto por mitad de membrana supratimpánica en hembras y completa en machos; con tubérculos postrictales; (3) hocico redondeado en vista dorsal y de perfil; (4) párpado superior con un tubérculo cónico grande y de 2 a 5 tubérculos subcónicos; igual al ancho de la DIO; un tubérculo cónico interorbital y otro entre las narinas; cresta craneal presente; (5) odontóforos de contorno triangular con 4 a 7 dientes; (6) machos con hendiduras bucales, con saco gular y almohadillas nupciales presentes; (7) dedo manual I más pequeño que dedo manual II, discos expandidos en dedos manuales II-III-IV, con discos truncados más anchos que el dígito; (8) dedos con rebordes cutáneos laterales, débilmente crenulados en dedos manuales III y IV; (9) tubérculos ulnares cónicos presentes; (10) talón con dos a tres tubérculos cónicos grandes, tubérculos cónicos en borde externo de pierna, rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; (11) tubérculo metatarsal interno oval, más de cinco veces que tubérculo metatarsal externo pequeño subcónico; tubérculos supernumerarios presentes bajos; (12) dedos del pie con rebordes cutáneos laterales, sin membranas interdigitales; dedo pedial V más largo que dedo pedial III y alcanza al tubérculo subarticular del dedo pedial



Figura 5. Variación dorsal y ventral en la serie tipo de machos en *Pristimantis roni* sp. nov. Primera y segunda fila (de izquierda a derecha): DHMECN 11326, DHMECN 11319, DHMECN 11323. Tercera y cuarta fila (de izquierda a derecha): DHMECN 11324, DHMECN 11321, DHMECN 11320. (MYM).

IV; (13) coloración dorsal desde verde claro hasta verde oscuro grisáceo con marcas dispersas en dorso café rojizas o grises, superficie de extremidades posteriores con barras café y gris; superficies ocultas de muslos con manchas crema verdosas en hembras (amarillo rojizas en machos); flancos con barras diagonales verde oscuro en hembras (café oscuro en machos) con manchas blancas; barras suboculares, cantal y supra timpánica café a café rojizo; vientre y garganta crema verdoso finamente salpicado con manchas grises en hembras (vientre grisáceo con marcas blancas en machos); superficies ocultas de ingles con fondo verde anaranjado (café rojizo en machos); banda cantal-timpánica café oscuro o negro (café rojizo o negro en vida); superficies posteriores de muslos con marcas café oscuro o rojizo; iris fuertemente reticulado en hembras y homogéneamente cobrizo en machos; (14) LRC en hembras 24,2–28,5 mm ($\bar{x} = 27,02 \pm 2,8, n = 6$); machos 14,6–17,5 mm ($\bar{x} = 16,4 \pm 1,5 n = 9$).

Comparación con especies similares: *Pristimantis roni* difiere de otras especies de ranas terrestres de coloración verde y aspecto espinoso de los Andes de Ecuador por la presencia de tímpano, cresta craneal, tubérculos cónicos grandes en las extremidades posteriores y anteriores (en los bordes externos del tarso, la pierna e incluyendo la rodilla, con tubérculos cónicos conspicuos) y por la coloración ventral homogéneamente crema sin despigmentación.

Entre todas las especies de *Pristimantis*, *Pristimantis roni* (caracteres de esta especie entre paréntesis) es más similar a *Pristimantis katoptroides* (Flores) que habita

en los bosques montano bajos de la vertiente oriental de los Andes del centro-sur de Ecuador hasta el norte de Perú. Ambas especies presentan patrones de coloración dorsal verde, vientre crema, iris en vida reticulada y tubérculos sobre el párpado y talón (Fig. 7). Sin embargo, *Pristimantis katoptroides* [25] tiene una LRC máxima en hembras de 38,9 mm (LRC máxima de 27,4 mm), el tímpano está oculto (presente), no tiene cresta craneal (bordes frontoparietales elevados, queratinizados y externamente visible), los tubérculos ulnares no son cónicos, el borde externo del tarso está cubierto por tubérculos subcónicos, no presenta tubérculos cónicos en el borde externo de la pierna y rodilla (todos cónicos), talón con dos tubérculos cónicos (más de tres tubérculos), la coloración ventral es crema con grandes parches de despigmentación en preservado (sólidamente pigmentado) y superficies ocultas de las ingles azules en hembras (con manchas verde anaranjadas en hembras) (Fig. 2–3, 7, 9).

Otros *Pristimantis* verdes espinosos de las estribaciones orientales de los Andes de Ecuador incluyen a: *Pristimantis inusitatus* (Lynch y Duellman), *P. eriphus* (Lynch y Duellman), *P. bellae* Reyes-Puig y Yáñez-Muñoz, *P. galdi* (Jiménez de la Espada) y *P. gualacenio* Urgilés et al. (Fig. 7–8). *Pristimantis eriphus* e *P. inusitatus* son fácilmente diferenciables de *P. roni* por la ausencia de cresta craneal. Adicionalmente *Pristimantis inusitatus* presenta los bordes externos de la pierna y el tarso con tubérculos calcares, procesos vomerinos odontóforos oblicuos con 2–4 dientes, superficies ocultas de las ingles amarillas en hembras e iris dorado con finas reticulaciones café (Fig. 7, 9–10). *Pristimantis eriphus* difiere por tener procesos vomerinos odontóforos oblicuos en contorno con 2–4 dientes, tubérculos ulnares subcónicos, iris rojo sin reticulaciones. *Pristimantis galdi* se diferencia por tener cresta craneal con margen lateral y rama óptica del escamoso aserrado o tuberculado, superficies ocultas de las ingles verde e iris verde (Fig. 7, 9–10). *Pristimantis bellae* y *P. gualacenio* carecen de cresta craneal, su tamaño corporal máximo es de 25,8 mm, las superficies ocultas de las ingles exhiben contrastantes coloraciones ingui-

	Hembras				Machos			
	<i>min</i>	<i>max</i>	\bar{x}	\pm	<i>min</i>	<i>max</i>	\bar{x}	\pm
LRC	24,2	28,6	27,03	1,86	14,6	17,5	16,44	0,94
LC	9,2	11,6	10,9	0,90	5,7	7,2	6,67	0,45
AC	9,9	12,1	11,27	0,87	5,7	6,9	6,61	0,38
DIO	3,1	3,7	3,30	0,23	1,8	2,2	1,97	0,14
AP	2,4	3,5	3,00	0,43	1,6	2,2	1,99	0,22
DO	3,1	3,8	3,52	0,25	2,2	3,0	2,53	0,23
ON	2,9	4,2	3,63	0,46	1,7	2,1	1,94	0,13
EN	2,3	2,7	2,53	0,16	1,6	2,0	1,83	0,12
DT	1,2	1,9	1,45	0,26	0,6	1,6	0,91	0,31
LT	14,3	16,5	15,42	0,78	9,0	10,4	9,99	0,43
LP	13,4	15,7	14,45	0,90	7,8	9,4	8,71	0,53
LM	8,7	10,1	9,28	0,56	5,0	5,9	5,66	0,29

Tabla 1. Set de medidas morfométricas de la serie tipo de *Pristimantis roni* sp. nov., mínimo (*min*), máximo (*max*), media (\bar{x}) y desviación estándar (\pm).

nales negro con marcas blancas o amarillas en hembras y las coloraciones del iris tienen bandas medias rojizas (Fig. 7, 9–10).

Otros *Pristimantis* que tienen una apariencia similar a *P. roni* pero que habitan la ladera occidental de los Andes ecuatorianos y carecen de cresta craneal son: *Pristimantis rufoviridis* (Valencia et al.) que tiene un conspicuo patrón de coloración formado por marcas café rojizas en los bordes dorsolaterales, y en forma de “V” invertida en el dorso, iris verde pálido a dorado, vientre café grisáceo y manchas crema (Fig. 7, 10); *P. appendiculatus* (Werner) que presenta un conspicuo apéndice nasal en forma de probóscide e iris con línea media rojiza (Fig. 8, 10); *Pristimantis crucifer* (Boulenger) que además tiene pequeños tubérculos cónicos en el talón y antebrazo e ingles azules (Fig. 7, 9); y *P. verecundus* (Lynch y Burrowes) que tiene marcas inguinales rojas y coloración dorsal usualmente café (Fig. 8). Adicionalmente, *Pristimantis quinquagesimus* (Lynch y Trueb) es similar a *P. roni* al tener una cresta craneal (siendo la única especie espinosa con esa característica en la ladera occidental de los Andes) pero no es verde y presenta un distintivo pliegue interorbital (Fig. 8).

Descripción del holotipo: Hembra adulta, cabeza ligeramente más ancha que larga; hocico redondeado en vista dorsal y de perfil; distancia ojo-narina 14,0% de LRC, con papila en punta del hocico y un tubérculo cónico pequeño en la punta del hocico; canto rostral recto, definido, región loreal ligeramente cóncava, cubierta por algunos tubérculos subcónicos; narinas protuberantes, dirigidas lateralmente, con un tubérculo cónico en el medio; área interorbital plana, con un tubérculo cónico, ligeramente estrecho en relación al párpado superior, párpado superior equivale a 106% de la distancia interorbital; cresta craneal presente, en forma de U, con bordes frontoparietales queratinizados; párpado superior con un tubérculo cónico, con 2 a 3 tubérculos subcónicos y rodeado de pequeñas verrugas elevadas; membrana timpánica diferenciada de piel que la rodea, anillo timpánico evidente y redondeado, con margen superior cubierto hasta la mitad por un pliegue supratimpánico anterodorsalmente, tímpano visible dorsalmente, diámetro del tímpano 40% del diámetro del ojo, pliegue timpánico cubierto por tubérculos prostrictales subcónicos y cónicos; coanas



Figura 6. Variación dorsal y ventral en la serie tipo de hembras en *Pristimantis roni* sp. nov. Primera y segunda fila (de izquierda a derecha): DHMECN 11313, holotipo, DHMECN 11314, DHMECN 11316. Tercera y cuarta fila (de izquierda a derecha): DHMECN 11317, DHMECN 11315, DHMECN 11316. (MYM).

pequeñas, triangulares de contorno, no cubiertas por piso palatal del maxilar; procesos de los odontóforos vomerinos presentes, de contorno triangular con 5–6 dientes; lengua más ancha que larga, de forma acorazonada, 3/4 adherida al piso de la boca. Borde externo de la mandíbula inferior con pequeños tubérculos cónicos.

Textura del dorso y flancos finamente granular, densamente cubierto por verrugas elevadas, vientre areolado, sin pliegues dorsolaterales, con pliegue dérmico occi-

Parámetro	Llamados de advertencia n= 12	Llamados de cortejo n= 9
Frecuencia Dominante (kHz)	3,14–3,35 (3,32 ± 0,06)	2,58–2,62 (2,59 ± 0,02)
1er Armónico (kHz)	–	5,08–5,18 (5,18 ± 0,09)
2do Armónico (kHz)	–	7,60–7,75 (7,70 ± 0,05)
Notas por Llamado	1–5	3–10
Llamados/minuto	6,73–12,44 (8,79 ± 1,76)	4,58–13,19 (8,17 ± 3,02)
Duración de los Llamados (ms)	40–1247 (493,09 ± 341,67)	733–2850 (1672,22 ± 783,11)
Duración de las notas (ms)	29–45 (36,84 ± 4,68, n=50)	50–111 (85,41 ± 15,11, n=37)
Intervalos entre Llamados (ms)	2093–7928 (6126,56 ± 1714,69)	2493–11547 (6268,83 ± 2986,84)
Intervalos entre Notas (ms)	175–298 (249,56 ± 35,91, n=50)	149–299 (236,55 ± 32,95, n=37)

Tabla 2. Resumen de los análisis acústicos de los llamados de advertencia y cortejo de *Pristimantis roni*. De los valores calculados se detalla mínima, máxima, media y desviación estándar. Las abreviaciones utilizadas corresponden a: n= número de llamados y notas analizadas, kHz= Kilohertzios, ms= milisegundos, (promedio y desviación estándar).



Figura 7. Hembras de ranas *Pristimantis* espinosas de los Andes de Ecuador utilizadas en la comparación de *Pristimantis roni* sp. nov. Desde arriba y de izquierda a derecha, primera fila: *P. roni*, DHMECN 11313, holotipo, (JMB); *P. katoptroides*, DHMECN 10155, (RBY); *P. eriphus*, DHMECN 5209, (MYM); segunda fila: *P. inusitatus*, QCAZ 37959, (SRR); *P. galdi*, DHMECN 9640, (MYM); *P. bellae*, DHMECN 5211, paratipo (MYM); tercera fila: *P. gaulaceno*, DHMECN 10748, hembra, paratipo (VU); *P. crucifer*, DHMECN 5915, hembra, (MYM); *P. rufoviridis*, FHGO 6959, hembra, holotipo, (RBY).

pital en forma de ‘)(’ compuesto por tubérculos subcónicos. Pliegue discoidal presente, conspicuo, se extiende desde la inserción de los brazos, hasta región ventral; cloaca rodeada por varias verrugas elevadas. Brazos esbeltos con tubérculos cónicos en superficie dorsal y ventral del antebrazo, borde externo del antebrazo con tubérculos ulnares cónicos; dedos con rebordes cutáneos laterales, débilmente crenulados en todos los dedos, tubérculo palmar acorazonado, tubérculo tenar ovalado; tubérculos subarticulares redondos prominentes, con tubérculos supernumerarios, todos los dedos expandidos con almohadillas definidas por surcos circunmarginales.

Extremidades posteriores esbeltas, longitud de la tibia 54,3% de LRC, tubérculos cónicos en la superficie dorsal y ventral de la tibia, tubérculos cónicos en borde externo de pierna, rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; talón con 3 tubérculos cónicos grandes; dedos del pie con rebordes cutáneos laterales, sin membranas interdigitales; tubérculos subarticulares redondos prominentes; tubérculo metatarsal interno ovalado, 5 veces el tamaño del externo que es subcónico; tubérculos supernumerarios presentes, bajos; discos expandidos en todos los dedos; dedo pedial V mayor al III y alcanza la base del tubérculo subarticular distal del dedo pedial IV.

En preservado, coloración dorsal en fondo crema grisáceo, pliegue dérmico en forma de ‘)(’ es gris oscuro, varias verrugas circundantes a los pliegues también están pigmentadas de gris oscuro; flancos crema con dos líneas transversales gris pálido; mancha cantal, barra supratimpánica, dos marcas suboculares y barra interorbital de color gris oscuro; tubérculo en la región frontal crema grisáceo con borde triangular irregular negro; superficies de extremidades anteriores y posteriores con barras transversales gris oscuro; superficies posteriores de muslos con barras café grisáceos más estrechos que espacios de color crema grisáceo, porción posterior de muslos con solidas marcas crema



Figura 8. Machos de ranas *Pristimantis* espinosas de los Andes de Ecuador utilizadas en la comparación de *Pristimantis roni* sp. nov. Desde arriba y de izquierda a derecha, primera fila: *P. roni*, DHMECN 11322, macho, Paratipo, (JBM); *P. katoptroides*, DHMECN-MYM 3280, (MYM); *P. eriphus*, DHMECN 05210, (MYM); *P. inusitatus*, QCAZ 40150, (SRR); *P. galdi*, DHMECN 9639 (MYM); *P. bellae*, QCAZ 46253, Paratipo, (SRR); *P. quinquagesimus*, DHMECN7064, (MYM); *P. appendiculatus*, DHMECN 7578, (MYM); *P. vercundus*, no colectado, macho, (MYM).

de borde irregular; triangulo anal gris pálido. Ventralmente crema con débiles reticulaciones gris oscuro hacia la parte inferior del vientre, ingles, parte inferior del pliegue discoidal y superficie anterior de los muslos y tibias des pigmentadas.

Medidas del holotipo (mm): LRC= 27,8; LT= 15,1; LP= 14,3; LM= 8,9; LC= 11,3; AC= 11,9; DIO= 3,2; DO= 3,5; AP= 3,4; DIN= 2,4; DON= 3,9; DT= 3,5.

Variación: Las variaciones morfométricas de la serie tipo son presentadas en la Tabla 1. *Pristimantis roni* presenta un marcado dimorfismo sexual en la LRC; los machos son significativamente más pequeños que las hembras ($t= 15.52, p= <0.005$) (Fig. 4). La cresta craneal está mejor definida en hembras y puede ser observada externamente. Algunos patrones de coloración en vida son contrastantes entre los dos sexos: la coloración del iris es fuertemente reticulado en hembras (con finas reticulaciones en machos), los machos presentan llamativas coloraciones amarillas en las ingles (puntos blancos en fondo amarillento en hembras), las hembras en su mayoría presentan coloraciones dorsales verdosas (café en machos) y ventralmente presentan vientre homogéneamente crema (crema grisáceos a homogéneamente gris en machos). Las principales variaciones observadas entre hembras correspondieron a los patrones de coloración dorsal (Fig. 6) y al tamaño de los tubérculos subcónicos en los flancos, es así que los individuos DHMECN 11314–16 presentaron conspicuos tubérculos cónicos en los flancos a diferencia del holotipo. Mientras tanto, los machos al igual que las hembras, difirieron principalmente en el patrón de coloración dorsal y en el patrón de coloración ventral (Fig. 5). El ejemplar DHMECN11320 presentó una banda dorsal grisácea disruptiva (Fig. 5).

Coloración en vida: (Descripción basada en la fotografía del holotipo en vida) La coloración dorsal es predominantemente verde, las líneas cantal, supra-

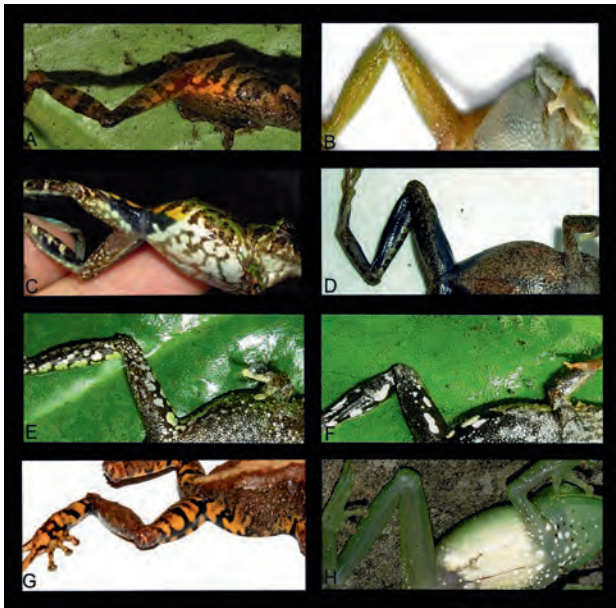


Figura 9. Patrones de coloración inguinal de ranas *Pristimantis* espinosas de los Andes de Ecuador: (A) *P. roni*, DHMECN 11321, macho, paratipo (JBM); (B) *P. inusitatus*, QCAZ 37959, hembra, (SRR); (C) *P. katoptroides*, DHMECN 10155, hembra, (RBY); (D) *P. crucifer*, DHMECN 5915, hembra, (MYM); (E) *P. eriphus*, DHMECN 5210, hembra, (MYM); (F) *P. bellae*, DHMECN 5211, hembra, paratipo, (MYM); (G) *P. gualaceno*, no colectado, hembra, (JCS); (H) *P. galdi*, DHMECN 5907, hembra, (ENS).

timpánica, interorbital, borde del tubérculo en la región frontal y parte anterior del pliegue) (‘ conspicuamente café rojizo; flancos con barras verde oscuro separado por interespacios verde claro con manchas solidas blancas, superficies posteriores de ingles verde anaranjado; superficies dorsales de extremidades anteriores y posteriores con barras transversales café rojizas; vientre crema; iris café cobrizo fuertemente reticulado de negro.

Un ejemplar macho (DHMECN 11322) presentó dorsalmente en su parte media vertebral una coloración café rojiza, con flancos verde claro, barras diagonales café oscuro, superficies inguinales con manchas amarillo rojizo en fondo café rojizo; vientre café oscuro. Líneas cantal, supratimpánica, interorbital y borde del tubérculo en la región frontal gris oscuro (ejemplar DHMECN 11321 con café rojizo). Superficies dorsales de las extremidades posteriores con barras transversales café oscuras, barra del antebrazo verde grisáceo. Iris café cobrizo con finas reticulaciones negras (ejemplar DHMECN 11321 con línea media café rojiza).

Bioacústica:

Los llamados de advertencia se caracterizan por ser de frecuencia modulada, con frecuencia dominante de $3,32 \pm 0,06$ kHz (Fig. 1A). Los llamados tienen una duración de $493,09 \pm 341,67$ ms, con intervalos de $6126,56 \pm 1714,69$ ms, emitiendo $8,79 \pm 1,76$ llamados/minuto. Están conformados por 1–5 notas, las mismas que presentan una duración de $36,84 \pm 4,68$ ms, con intervalos de $249,56 \pm 35,91$ ms (Tabla 2). Sus llamados son emitidos desde vegetación herbácea y arbustiva, siendo una especie de baja actividad vocal. Uno de los llamados de advertencia generó 12 notas, siendo menores en los valores temporales de sus intervalos que van de 175–240 ms; este llamado con intervalos en sus notas de menor tiempo se dio cuando en el



Figura 10. Patrones de coloración del iris de ranas *Pristimantis* espinosas de los Andes de Ecuador: (A) *P. roni*, DHMECN 11313, hembra, holotipo, (JBM); (B) *P. katoptroides*, QCAZ 52502, hembra, (SRR); (C) *P. eriphus*, DHMECN 05208, macho, (MYM); (D) *P. inusitatus*, QCAZ 37959, hembra, (SRR); (E) *P. galdi*, DHMECN 9639, hembra, (MYM); (F) *P. bellae*, DHMECN 4812, hembra, paratipo, (SRR); (G) *P. gualaceno*, DHMECN 10748, hembra, holotipo, (VU); (H) *P. rufoviridis*, FHGO 6959, hembra, holotipo, (RBY); (I) *P. appendiculatus*, ejemplar no colectado, hembra, (MYM).

proceso de búsqueda se aproximaba al individuo emisor, siendo generada esta variación probablemente ante el anuncio de un peligro. Las grabaciones in situ de *Pristimantis roni* corresponden a llamados de advertencia o anuncio al presentar una estructuración constante en sus variables espectrales y temporales [34, 35]. La variación identificada (llamado de 12 notas) en las grabaciones de *P. roni* no implica que se trate de una variación intraespecífica, sino una variación del llamado de advertencia como tal, ya que algunas especies presentan diferentes patrones en las estructuras de notas y pulsos en sus cantos de advertencia [36, 37], los cuales responden a características etológicas específicas como alerta, peligro o stress [8, 19].

Los llamados de cortejo se caracterizan por ser de frecuencia modulada, su frecuencia dominante es $2,59 \pm 0,02$ kHz; presenta dos armónicos de los cuales el primero tiene una frecuencia de $5,18 \pm 0,09$ kHz y el segundo una frecuencia de $7,70 \pm 0,05$ kHz (Fig. 4). Los llamados tienen una duración de $1672,22 \pm 783,11$ ms, con intervalos de $6268,83 \pm 2986,84$ ms, emitiendo $8,17 \pm 3,02$ llamados/minuto. Están conformados por 3–10 notas, las mismas que presentan una duración de $85,41 \pm 15,11$ ms, con intervalos de $236,55 \pm 32,95$ ms (Tabla 2). Los llamados de cortejo difieren de los de advertencia o anuncio por sus frecuencias más bajas, tonalidades más graves, mayor número de notas y mayor duración en sus variables temporales (duración de llamados, notas, e intervalos) (Fig. 4; Tabla 2), siendo corroborados como llamados de cortejo por su naturaleza de emisión (cuando un macho en amplexus se bajó de la hembra fortuitamente emitiendo estos llamados para reanarlo). Los llamados de cortejo son una variación vocal que se dan cuando el macho se encuentra cerca de la hembra, modificando sus llamados de ad-

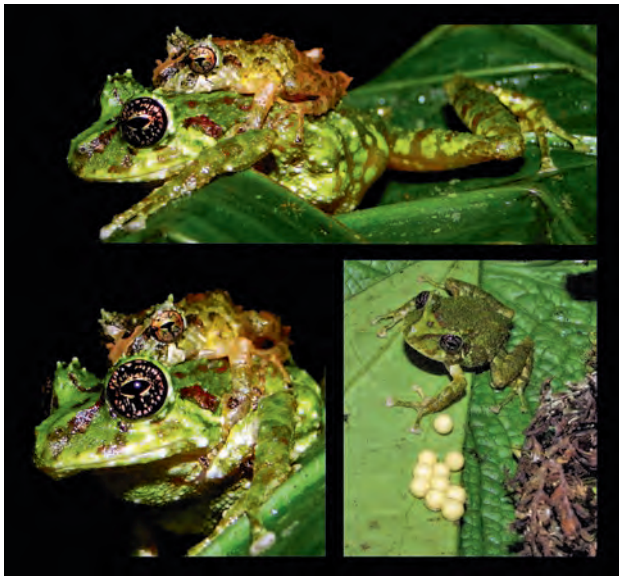


Figura 11. Parte superior: pareja en amplexus de *Pristimantis roni* (DHMECN 11313, hembra; DHMECN 11321, macho); nótese el detalle de la coloración inguinal en la hembra (JBM). Parte inferior derecha: pareja de *Pristimantis roni* mostrando el detalle de amplexus céfalico; nótese la variación del iris entre macho y hembra (JBM). Parte inferior izquierda: hembra de *Pristimantis roni*, junto a una masa de huevos depositada en cautiverio (PBM).

vertencia [38]; este comportamiento se evidenció en un macho de *Pristimantis roni*, el cual modificó espectral y temporalmente sus llamados al ser separado del amplexus con una hembra. Wells & Schwartz [26], Wells [38], Klump & Gerhardt [39], mencionan que muchas especies de anuros machos en presencia de hembras, responden a este estímulo con llamados de mayor duración y con una estructuración más compleja en sus notas, lo cual se demostró en los análisis de cantos de *P. roni*, corroborando que esta variación vocal corresponde a llamados de cortejo.

Distribución y ecología: La especie es conocida únicamente de la localidad tipo en el complejo lacustre Sardinayacu, Parque Nacional Sangay, provincia de Morona-Santiago, Ecuador (Fig. 12). El piso zoogeográfico donde habita *Pristimantis roni* pertenece al Sub-Tropical Oriental [26]; el ecosistema corresponde al Bosque siempreverde montano del sur de la cordillera Oriental de los Andes [27], el cual está caracterizado por árboles con troncos y ramas nudosas donde albergan gran cantidad de orquídeas y bromelias. La altura de la vegetación emergente alcanza hasta 30 m de altura. *Pristimantis roni* fue colectado en el interior de un bosque maduro dominado por árboles de romerillo (*Prumnopitys montana*) y palma real (*Dictyocaryum lamarkianum*), el sotobosque presentaba dominancia de herbáceas de las familias Araceae y Marantaceae y el suelo tenía pequeñas cochas de agua dándole un aspecto pantanoso. Los individuos de la especie nueva fueron encontrados perchados en la vegetación herbácea en alturas de 70 a 160 cm. *Pristimantis roni* estuvo en simpatria con *Pristimantis ganonotus*, *P. galdi*, *P. sp.*, *Noblella personina* y *Osteocephalus verruciger*. Algunos individuos machos fueron observados y escuchados vocalizando en la vegetación herbácea del sotobosque. En junio del 2014 una pareja fue colectada en amplexus (DHMECN 11313, 11321) cuando perchaba una hoja de ciclantácea a 130 cm de altura; el macho fue observado y grabado vocalizando cautivo, mientras

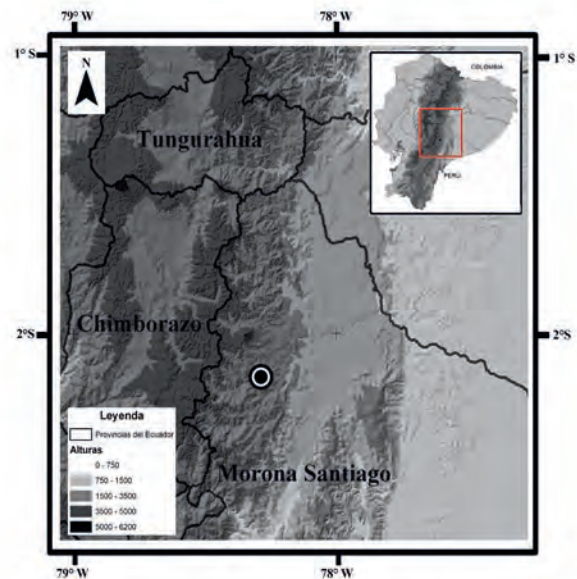


Figura 12. Mapa de Distribución de *Pristimantis roni*, mostrando la localidad tipo.

la hembra en estado avanzado de gravidez depositó al día siguiente 21 huevos de coloración crema y recubiertos por sustancia gelatinosa transparente (notas de campo JBM). *Pristimantis roni* muestra un amplexus céfalico y no axilar como en otras especies de *Pristimantis* (Fig. 11).

Discusión

Nuestro trabajo en *Pristimantis* en los Andes de Ecuador se ha basado en análisis morfológicos y hemos evitado asignar nuevas especies descritas a grupo-de-especies al no contar con evidencia que permita hipotetizar sus relaciones filogenéticas [9, 10, 12, 13] y al continuo cambio que ha experimentado la sistemática del clado Terrarana en los últimos 14 años. Aun cuando los análisis filogenéticos basados en caracteres moleculares se han incrementado y potenciado sustancialmente desde hace nueve años [13–15, 28–31], el entendimiento general y manejo taxonómico de los grupos de especies es todavía confuso e inestable para el 80% de las especies descritas para el género [13] y los taxónomos todavía no han realizado una detallada revisión que identifique caracteres morfológicos congruentes con los linajes inferidos molecularmente.

No asignaremos a *Pristimantis roni* a un grupo-de-especies pero si presentamos las siguientes consideraciones sobre su posible relación entre especies:

- 1) *Pristimantis roni* forma parte de un particular ecotipo de aproximadamente 12 especies de ranas terrestres de los bosques montanos de Ecuador que exhiben un aspecto espinoso, caracterizados externamente por: tamaños corporales con LRC máximas entre 22,5 a 45,8 mm; tubérculos cónicos, subcónicos o calcares que incluyen el talón, borde externo del tarso, antebrazo, ojos, postrictrales y borde de la mandíbula inferior; superficies ocultas de ingles y muslos con coloraciones distintivas. Nueve de las doce especies (*Pristimantis roni*, *P. katop-*

troides, *P. galdi*, *P. eriphus*, *P. inusitatus*, *P. crucifer*, *P. gualaceno*, *P. bellae* y *P. rufoviridis*) exhiben distintivos patrones de coloración dorsal verde. En su mayoría, estos ecotipos se distribuyen altitudinalmente sobre los 1200 m y llegan hasta los 3200 m de elevación, en el interior de los bosques montanos; cinco de ellos habitan la vertiente occidental (*Pristimantis quinquagesimus*, *P. rufoviridis*, *P. crucifer*, *P. appendiculatus* y *P. verecundus*) y siete (*P. roni*, *P. galdi*, *P. katoptroides*, *P. eriphus*, *P. inusitatus*, *P. bellae*, *P. gualaceno*) en la vertiente oriental de la cordillera de los Andes de Ecuador.

- 2) La información disponible sugiere que este ecotipo está representado por al menos cuatro linajes parafiléticos de *Pristimantis* que incluyen a los grupos-de-especies de *P. devillei* (sensu Padial et al. [13]), *P. galdi* (sensu Hedges et al. [15]), *P. unistrigatus* (sensu Hedges et al. [15]) y *Pristimantis myersi* (sensu Padial et al. [13]). La presencia de cresta craneal está restringida a tres especies del ecotipo de ranas terrestres espinosas de los Andes de Ecuador (*Pristimantis roni*, *P. quinquagesimus* y *P. galdi*); sin embargo, la condición de cresta craneal con bordes frontoparietales elevados (sin bordes escuamales aserrados), sugeriría una relación más cercana de *P. roni* al grupo de especies de *P. devillei*, que al grupo de *P. galdi*.
- 3) Al menos cinco especies del ecotipo que carecen de cresta craneal, forman parte del grupo de especies de *Pristimantis unistrigatus* (sensu lato Hedges et al. [15]): *Pristimantis katoptroides*, *P. eriphus*, *P. inusitatus*, *P. crucifer* y *P. appendiculatus*. Aunque no han sido asignadas a algún grupo putativo, tres especies recientemente descritas (*P. bellae*, *P. gualaceno* y *P. rufoviridis*) podrían estar relacionadas o han requerido comparación con *P. appendiculatus*, *P. eriphus* e *P. inusitatus* [10, 12, 32, 33]. Aunque *P. roni* presenta la condición C del V dedo del pie creemos que esta característica no es diagnóstica para asociarla al grupo de especies *P. unistrigatus*. Consideramos que la presencia de cresta craneal podría ser un carácter morfológico más informativo, por ejemplo, análisis moleculares de *Pristimantis thymalopsoides* han determinado que esta especie aun cuando presenta la condición del dedo del pie C (característica bajo la cual Lynch y Duellman [16] la asignaron al grupo *P. unistrigatus*) su relaciones filogenéticas son más cercanas al grupo de *P. devillei*, caracterizados por la presencia de cresta craneal [13–15, 28–31].

Las expediciones realizadas en los últimos cinco años a los bosques montanos del Parque Nacional Sangay PNS nos han permitido acumular solamente cuatro puntos de muestro en bandas altitudinales comprendidas entre los 1500 a 3000 m de elevación, las cuales coinciden con varios puntos de fácil acceso al PNS. No obstante, los primeros resultados en este período de investigación han generado un listado preliminar de 25 especies de Terrarana, dos de las cuales han sido publicadas como nuevas [7, 8] y cerca de media docena son especies candidatas en espera de ser descritas. Los si-

tios por explorar en el PNS todavía son numerosos, sin embargo consideramos que debe haber un mayor énfasis de muestreo por cubrir los sectores comprendidos entre las microcuencas de los ríos Upano y Palora y en la confluencia de los ríos Upano y Paute. Estas áreas presentan características topográficas contrastantes, por un lado el sector Upano-Palora presenta grandes planicies pantanosas que corren desde los 1200 a 2300 m. de elevación; mientras que el sector Upano-Paute, se caracteriza por una topografía de pendientes pronunciadas que resguarda grandes extensiones de bosque prístino debido al difícil acceso a estas remotas áreas. Estas condiciones podrían favorecer una mayor disponibilidad de microhábitats, que incrementarían sustancialmente la riqueza de especies de ranas terrestres.

Agradecimientos

Dejamos constancia de nuestro agradecimiento a toda la gente e instituciones que hicieron posible esta investigación. El proyecto “Diversidad de pequeños vertebrados en dos áreas del Parque Nacional Sangay” de JBM y DBR cuenta con el apoyo institucional del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales y la Fundación Naturaleza Kakaram. Agradecemos a Germán Tenecota, guardaparque del sector Sardinayaku del PNS y a Víctor León, por facilitar la logística de las expediciones de campo. El Ministerio del Ambiente otorgó la autorización de investigación 005-2014-I-B-DPMS/MAE/FAUNA para la colección de especímenes. El trabajo de MYM es parte del Programa de investigación Red Terrana Ecuador, respaldado por el MECN. A Santiago Ron, Pablo Venegas y Diego F. Cisneros-Heredia por los comentarios recibidos sobre la descripción de esta nueva especie. Dejamos un especial agradecimiento a nuestras familias que constantemente apoyan nuestras largas ausencias.

Referencias

- [1] Reyes-Puig, J.; Ramírez, S.; Yáñez-Muñoz, M.; Morales, M.; Recalde, L. 2013. “Bosque Protector Cerro Candelaria: una isla de biodiversidad entre las nubes”. En: MECN, JOCOTOCO y ECOMINGA. 2013. HERPETOFAUNA EN ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN: El sistema de Reservas Jocotoco y Ecominga. Monografía 6: 1-408. Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), Fundación para la Conservación Jocotoco, Fundación Ecominga. Quito-Ecuador, 196–213.
- [2] Reyes-Puig, J.; Tobar-Suárez, C.; Yáñez-Muñoz, M.; Morales, M.; Recalde, L. 2013. “Reserva Ecológica Río Anzú: de los Sacha Llanganates a las cabeceras de la Amazonia Central del Pastaza”. En: MECN, JOCOTOCO y ECOMINGA. 2013. HERPETOFAUNA EN ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN: El sistema de Reservas Jocotoco y Ecominga. Monografía 6: 1-408. Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), Fundación para la Conservación Jocotoco, Fundación Ecominga. Quito-Ecuador, 214–229.

- [3] Yáñez-Muñoz, M.; Reyes-Puig, J.; Morales, M. 2013. "Reserva Ecológica Río Zuñag: El puente entre la selva nublada y la selva subtropical amazónica". En: MECN, JOCOTOCO y ECOMINGA. 2013. HERPETOFAUNA EN ÁREAS PRIORITARIAS PARA LA CONSERVACIÓN: El sistema de Reservas Jocotoco y Ecominga. Monografía 6: 1-408. Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), Fundación para la Conservación Jocotoco, Fundación Ecominga. Quito-Ecuador, 232-247.
- [4] Yáñez-Muñoz, M.; Reyes-Puig, J.; Morales, M. 2013. El Sistema de Reservas Ecominga: Reserva Ecológica Río Zuñag: su rol en la conservación de la Herpetofauna en la Cuenca Alta del Río Pastaza y el Corredor Ecológico Llanganates-Sangay. En: MECN, Jocotoco y Ecominga. 2013. Herpetofauna en áreas prioritarias para la conservación: El sistema de Reservas Jocotoco y Ecominga. Monografía 6: 1-408. Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN), Fundación para la Conservación Jocotoco, Fundación Ecominga. Quito-Ecuador, 29-39.
- [5] Brito, J.; Pozo-Zamora, G. 2013. "Una nueva especie de rana terrestre del género *Pristimantis* (Amphibia: Craugastoridae), de la Cordillera de Kutukú, Ecuador". *Papeis Avulsos de Zoologia* 53:315-325.
- [6] Sheehy, C.; Yáñez-Muñoz, M.; Valencia, J.; Smith, E. 2014. "A new species of *Siphlophis* (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae) from the eastern Andean slopes of Ecuador". *South American Journal of Herpetology* 9(1):30-45.
- [7] Batallas, D. y Brito, J. 2014. "Nueva especie de rana del género *Pristimantis* del grupo lacrimosus (Amphibia: Craugastoridae) del Parque Nacional Sangay, Ecuador". *Papeis Avulsos de Zoologia* 54:51-62.
- [8] Harvey, M.B; Almendáriz, A; Brito, J. & Batallas, D. 2013. "A new species of *Noblella* (Anura: Craugastoridae) from the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes with comments on *Noblella lochites* (Lynch)". *Zootaxa*, 3635:1-14.
- [9] Reyes-Puig, M.; Reyes-Puig, J.; Yáñez-Muñoz, M.; 2013. "Ranas terrestres del género *Pristimantis* (Anura:Craugastoridae) de la Reserva Ecológica Río Zúñag, Tungurahua, Ecuador: Lista anotada y descripción de una especie nueva". *Avances en Ciencias e Ingeniería* 5 (2): B5-13.
- [10] Reyes-Puig, J.; Yáñez-Muñoz, M. 2012. "Una nueva especie de *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) del corredor ecológico Llanganates-Sangay, Andes de Ecuador". *Papeis Avulsos de Zoologia*. 52 (6): 81-91.
- [11] Páez-Moscoso, D., Guayasamin, J; Yáñez-Muñoz, M. 2011. "A new species of Andean toad (Bufonidae, *Osornophryne*) discovered using molecular and morphological data, with a taxonomic key for the genus". *Zootaxa* 108:73-97.
- [12] Yáñez-Muñoz, M.; Cisneros-Heredia, D.; Reyes-Puig, J. 2010. "Una nueva especie de rana terrestre *Pristimantis* (Anura: Terrarana: Strabomantidae) de la cuenca alta del Río Pastaza, Ecuador". *Avances*, 2010, Vol. 3, Pags. B28-32.
- [13] 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.
- [14] Pyron, R.; Wiens, J. 2011. "A large Scale phylogeny of Amphibia including 2,800 species, and revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians". *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61:543-583.
- [15] Hedges, S., Duellman, W.; Heinicke, W. E. 2008. "New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation". *Zootaxa* 1737:1-182.
- [16] Lynch, J. D. y W. E. Duellman. 1997. "Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: Systematics, Ecology, and Biogeography". *University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication*, 23:1-236
- [17] Duellman, W.; Lehr, E. 2009. "Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru". *Natur- und Tier-Verlag, Naturwissenschaft. Münster, Germany*.
- [18] Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. "PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis". *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- [19] Batallas, D.; Brito, J. 2014. "Descripción del llamado de advertencia de *Noblella lochites* (Anura: Craugastoridae)". *Avances en Ciencias e Ingenierías*, 6(1):B6-B8.
- [20] Charif, R.; Waack, A.; Strickman, L.M. 2010. "Raven Pro 1.4 User's Manual". *Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY*.
- [21] Duellman, W.; Pyles, R. 1983. "Acoustic Resource Partitioning in Anuran Communities". *Copeia*, 1983(3):639-649.
- [22] Cocroft, R.; Ryan, M. 1995. "Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs". *Animal Behaviour*, 49: 283-303.
- [23] Angulo, A.; 2006. "Fundamentos de bioacústica y aspectos prácticos de grabaciones y análisis de cantos". In: Angulo, A.; Rueda-Almonacid, J.V.; Rodríguez-Mahecha J.V. & E. Marca.

- (Eds). *Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. Conservación Internacional, Serie Manuales de Campo, Bogotá, Colombia, 93–134.*
- [24] Díaz, L.; Cádiz, L. 2007. “Guía descriptiva para la identificación de las llamadas de anuncio de las ranas cubanas del género *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae)”. *Herpetotropicos*, 3:100–122.
- [25] Flores, G. 1988. “Two new species of Ecuadorian *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) of the *E. crucifer* assembly”. *Journal of Herpetology* 22: 34–41.
- [26] Albuja, L.; Almendáriz, A.; Barriga, R.; Cáceres, F.; Montalvo, L.; Román, J. 2012. “Fauna de Vertebrados del Ecuador. Escuela Politécnica Nacional”. *Editorial Ariel 12. Quito, Ecuador.*
- [27] Guevara, J.; Josse, C. 2013. “Bosque siempreverde piemontano del Sur de la Cordillera Oriental de los Andes”. In: Ministerio del Ambiente del Ecuador 2012. Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito. Pg: 117-119.
- [28] Canedo, C.; Haddad, C. 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.
- [29] Pinto-Sanchez, N. R., Ibanez, R., Madrinan, S., Sanjur, O. I., Bermingham, E. y Crawford, A. J. 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* 62:954–72.
- [30] Heineicke, M. P.; Duellman, W.; Hedges, B. 2007. “Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal”. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 104, 10092–10097.
- [31] Frost D.; Grant T.; Faivovich J.; Bain R.; Haas A.; Haddad C.; De Sá R.; Channing A.; Wilkinson M.; Donnellan S.; Raxworthy C.; Campbell, J.; Blotto B.; Moler P.; Drewes R.; Nussbaum R.; Lynch J.; Green D.; Wheeler W. 2006. “The Amphibian Tree of Life”. *Bulletin American Museum Natural History* 297: 1–370.
- [32] Valencia, J.; Yáñez-Muñoz, M.; Betancourt-Yépez, R.; Terán-Valdéz, A.; Guayasamín, J., 2010. “Una llamativa nueva especie de *Pristimantis* (Anura: Terrana: Strabomantidae) de las estribaciones noroccidentales de los Andes de Ecuador”. *Avances*, 2010, Vol. 3, Pags. B41-B45.
- [33] Urgilés, V.; Sánchez-Nivicela, J.; Nieves, C.; Yáñez-Muñoz, M.; 2014. “Ranas terrestres en los ecosistemas surandinos de Ecuador I: Dos nuevas especies de *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) de la ladera oriental”. *Avances en Ciencias e Ingenierías* 6:B51-B59.
- [34] Narins, P.; Lewis, E.; McClelland, B. 2000. “Hyperextended call note repertoire of the endemic Madagascar treefrog *Boophis madagascariensis* (Rhacophoridae)”. *Journal of Zoology, London*. 250: 283-298.
- [35] Gerhardt, H.; Huber, F. 2002. “Acoustic Communication in Insects and Anurans”. *Chicago: University of Chicago Press.*
- [36] Wells, K.; Schwartz, J. 2007. “The behavioral ecology of anuran communication”. In: Narins, P. M., A. S. Feng, R. R. Fay, y A. N. Popper (Eds). *Hearing and Sound Communication in Amphibians. New York: Springer, 44–86.*
- [37] Wells, K. 1988. “The effects of social interactions on anuran vocal behavior”. In: Frittsch B, Wilczynski W, Ryan MJ, Hetherington T, Walkowiak W (eds) *The Evolution of the Amphibian Auditory System. New York: Wiley, 433–454.*
- [38] Wells, K.D. 2007. “The Ecology and Behavior of Amphibians”. *University of Chicago Press. Chicago.*
- [39] Klump, G.; Gerhardt, H. 1987. “Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs”. *Nature* 326:286–288.

APÉNDICE I. Especímenes examinados

Pristimantis appendiculatus ECUADOR: Provincia de Pichincha: Bosque protector Río Guajalito DHMECN 7578; *Pristimantis bellae* ECUADOR: Tungurahua Bosque Protector Cerro La Candelaria DHMECN 4812-4810; Río Verde QCAZ 46253; *Pristimantis crucifer* ECUADOR: Provincia Pichincha: DHMECN 5915-17, 5948 La Unión-Río Cinto; *Pristimantis eriphus* ECUADOR: Tungurahua: Reserva Ecológica Río Zuñac DHMECN 5209-5210. *Pristimantis galdi* Provincia Tungurahua: Reserva Biológica Zuñac DHMECN 5192-98, Río Verde DHMECN 5607; Provincia Zamora Chinchipe: El Pangui, Valle de Río Blanco, QCAZ32362-65, 32367-68, 32371, 32373-74; Reserva Biológica Tapichalaca DHMECN 1743-45, 1944, 2430-32, 2445-47, 2449-50, 2452-53 3010, 3047-48; DHMECN 5907, 9639. *Pristimantis gualaceño* ECUADOR: Morona Santiago: Área Ecológica de Conservación Municipal Tinajillas -Río Gualaceño, DHMECN 10747-49; *Pristimantis inusitatus* ECUADOR: Napo: Oyacachi, QCAZ 40150; Reserva Yanayacu, QCAZ 37959. *Pristimantis katoptroides*: ECUADOR: Napo: Embalse Coca Codo Sinclair, DHMECN-MYM 3280; Pastaza: Reserva Ecológica Río Anzu, DHMECN 4869-70; 7054; Tungurahua: Reserva Río Zuñac, QCAZ 52502; Zamora Chinchipe: Cordillera del Cóndor, DHMECN 10155, 11202. *Pristimantis quinquagesimus* ECUADOR: Provincia Pichincha: MECN 4910-11 Bosque La Victoria; MECN 7064-65 Reserva Bellavista; Palmito FHGO 1837, 1864, Yunguilla; *Pristimantis rufoviridis* ECUADOR: Provincia de Carchi: QCAZ 39962, 39986, 39996, 40000, QCAZ 39967, 39977, 39987, 39990, 39995-97, 39999, Chilma bajo; Provincia de Imbabura: FHGO 6956-58 Urbina; *Pristimantis verecundus* ECUADOR: Provincia Pichincha: MECN 1927, Curipugio; MECN 1928, 2023, Estación Experimental "La Favorita"; MECN 5918 La Unión-Río Cinto; MECN 5945 Lloa Mindo-San Carlos; MECN 7399-413, 7415, 7437-39 Zaragoza-Río Cinto.

APÉNDICE II. Sumario de caracteres utilizados para la diferenciación de *Pristimantis roni* con 11 especies de ranas espinosas de los Andes de Ecuador.

Especie	Grupo putativo de especies	LRC máxima en mm.	Cresta craneal	Tímpano	Tubérculos en el párpado
<i>roni</i>	No asignado	28,5	Presente, con bordes frontoparietales elevados	Presente	Un cónico grande y varios tubérculos subcónicos pequeños
<i>quinquagesimus</i>	<i>devillei</i>	40,1	Presente, con bordes frontoparietales y fontanela parietal con tubérculos óseos	Presente	Ausentes
<i>Galdi</i>	<i>galdi</i>	45,8	Presente, Frontoparietales aserrados con escamosales	Presente	Un cónico
<i>katoptroides</i>	<i>unistrigatus</i>	38,88	Ausente	Parcialmente oculto	Tres a cuatro tubérculos subcónicos pequeños
<i>eriphus</i>	<i>unistrigatus</i>	29,0	Ausente	Prominente	Con uno cónico
<i>inuitatus</i>	<i>unistrigatus</i>	26,0	Ausente	Presente	Con uno cónico
<i>crucifer</i>	<i>unistrigatus</i>	34,5	Ausente	Presente	Varios cónicos pequeños
<i>appendiculatus</i>	<i>unistrigatus</i>	35,0	Ausente	Presente	Un cónico alargado
<i>bellae</i>	No asignado	25,85	Presente	Presente	Con uno o dos cónicos Prominentes y pequeños a su alrededor
<i>rufoviridis</i>	No asignado	31,8	Ausente	Presente	Con un cónico prominente y pequeños alrededor
<i>gualaceno</i>	No asignado	23,8	Ausente	Presente	Tres subcónicos prominentes y varios subcónicos pequeños
<i>verecundus</i>	<i>myersi</i>	22,5	Ausente	Presente	Con tubérculos cónicos

APÉNDICE II: continuación .

Espece	Tubérculos Ulnares	Tubérculos en el talón	Tubérculos en el borde externo del tarso	Condición del dedo V del pie	Coloración distintiva
<i>roni</i>	Cónicos	Dos a tres tubérculos cónicos	Presentes, cónicos	C	flancos con bandas amarillas, vientre crema y negro
<i>quinquagesimus</i>	Cónicos	Calcar	Presentes cónicos	B	Superficies posteriores de los muslos café chocolate con flecos blancos,
<i>galdi</i>	Cónicos	Cónicos	Cónicos	B	Vientre blanco con ingles verdes.
<i>katoptroides</i>	Presentes, poco definidos no cónicos	Dos tubérculos cónicos	Presentes, subcónicos	C	Flancos crema con ténues marcas negras en forma de barras
<i>eriphus</i>	Presentes, cónicos a subcónicos	Cónicos, pequeños	Presentes, pequeños cónicos	C	Flancos con bandas café oscuro interrumpidas
<i>inuitatus</i>	Presente, calcareas	Un tubérculo calcar	Presentes, cónicos	C	Dorso verde con barras café en las extremidades, vientre homogéneamente blanco
<i>crucifer</i>	Cónicos	Cónico	Cónicos	C	Ingles y superficie oculta de los muslos azul.
<i>appendiculatus</i>	Cónicos	Cónicos	Cónicos	B	Vientre gris azulado con marcas negras.
<i>bellae</i>	Cónicos	Cónicos	Cónicos	C	Vientre negro con manchas blancas
<i>rufoviridis</i>	Cónicos	Cónicos	Cónicos	C	Vientre grisáceo con grandes manchas crema
<i>gualaceno</i>	Subcónicos y redondeados	Subcónico	Subcónicos	C	Vientre crema amarillento con marcas negro
<i>verecundus</i>	Dos cónicos largos	Cónico	Pequeños cónicos	C	Garganta con marcas en forma de "Y" invertido

APÉNDICE II: continuación. (BM= Bosque Montano, BMB= Bosque montano Bajo).

Especie	Coloración del iris	Distribución en los Andes	Elevación (m)	Tipo de ecosistema	Fuente
<i>roni</i>	Café reticulado con negro	Tras-Andina	2000-2300	BM	Este artículo
<i>quinquagesimus</i>	Café chocolate o café rojizo	Cis-Andina	1410-2710	BMB, BM	Lynch y Duellman, 1997
<i>galdi</i>	Verde delineado de amarillo	Tras-Andina	1000-2700	BMB, BM	Lynch y Duellman, 1980
<i>katoptroides</i>	Café reticulado con negro	Tras-Andina	1400-2700	BMB, BM	Ron et al. 2014
<i>inusitatus</i>	Dorado	Tras-Andina	1300-2160	BMB, BM	Lynch y Duellman, 1980
<i>crucifer</i>	Iris rojo oscuro centralmente bronce	Cis-Andina	1200-1800	BMB	Lynch y Duellman, 1997
<i>appendiculatus</i>	Verde grisáceo. con flecos negros y una línea media horizontal rojiza o anaranjada	Cis-Andina	1460-2800	BMB, BM	Lynch y Duellman, 1997
<i>bellae</i>	Bicolor, gris con línea media rojiza.	Tras-Andina	1800-2300	BMB, BM	Reyes y Yáñez, 2012
<i>rufoviridis</i>	Verde pálido a dorado	Cis-Andina	1800-2237	BMB, BM	Valencia et al. 2010
<i>gualaceno</i>	Bicolor, gris azulado y rojo cobrizo	Tras-Andina	3200	BMA	Urgilés et al. 2014
<i>verecundus</i>	Naranja cobrizo	Cis-Andina	900-1800	BMB	Lynch y Duellman, 1997