

Dos nuevas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* (Anura: Strabomantidae) de la cuenca alta del río Napo, Ecuador

Patricia Bejarano-Muñoz¹, Santiago R. Ron², María José Navarrete^{2,3}, Mario H. Yáñez-Muñoz¹

¹ Unidad de Investigación, Instituto Nacional de Biodiversidad, calle Rumipamba 341 y Av. de los Shyris, Casilla 17-07-8976. Quito, Ecuador.

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

³ Dirección actual: Department of Integrative Biology, University of California Berkeley, Berkeley, CA, USA 94720

Recibido: 22 Diciembre 2020
Revisado: 01 Marzo 2021
Aceptado: 27 Agosto 2022
Editor Asociado: D. Baldo

doi: 10.31017/CdH.2022.(2020-103)
Pristimantis omarrhynchus:
urn:lsid:zoobank.org:act:886B9E45-
BCA0-4796-8AB9-C81AFF2FCD81
Pristimantis miltongallardoi:
urn:lsid:zoobank.org:act:3BEEB8E8-
9970-4CEE-938E-EF72C0158037

ABSTRACT

Through the combination of morphological and phylogenetic evidence, we describe two species of *Pristimantis* from the upper basin of the Napo River. Both species have well-defined dorso-lateral folds, a conical tubercle on the eyelid, a papilla on the tip of the snout, weakly expanded discs, and small size (female SVL < 28.2 mm). *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. differs from its sister species, *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov., by the absence of iridophores on the belly, subacuminate snout in dorsal view, and narrow digits. Our phylogeny and morphological evidence, are conclusive in assigning them to the *Pristimantis boulengeri* species group, closely related to *P. boulengeri*, *P. cryptopictus*, *P. dorspictus*, and *P. brevifrons*. The new species are the first reported for the *P. boulengeri* group in Ecuador and the Amazon basin. We also comment on the correct identity of GenBank sequences previously assigned to *P. thymelensis* and *P. myersi*.

Key words: Andes; Phylogenetics; Call; *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov.; *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov.; Systematics; Terrarana.

RESUMEN

A través de la combinación de evidencia morfológica y filogenética describimos dos especies de *Pristimantis* de la cuenca alta del río Napo. Las dos especies presentan pliegues dorsolaterales bien definidos, un tubérculo cónico en el párpado, una papila en la punta del hocico, discos poco dilatados y tamaño pequeño (hembras LRC < 28,2 mm). *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. se diferencia de su especie hermana, *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov., por la ausencia de iridóforos en el vientre, hocico subacuminado en vista dorsal y dígitos estrechos. Nuestra filogenia, en combinación con la evidencia morfológica, son concluyentes para asignarlas al grupo de especies *Pristimantis boulengeri* y cercanamente relacionadas a *P. boulengeri*, *P. cryptopictus*, *P. dorspictus* y *P. brevifrons*. Las nuevas especies son las primeras reportadas para el grupo *P. boulengeri* en el Ecuador y la cuenca amazónica. También comentamos la identidad correcta de secuencias GenBank previamente asignadas a *P. thymelensis* y *P. myersi*.

Palabras clave: Andes; Canto; Filogenia; *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov.; *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov.; Sistemática; Terrarana.

Introducción

La región noroccidental de la cuenca del río Amazonas se caracteriza por que sus sistemas tributarios nacen del ramal oriental de los Andes de Ecuador (Lynch, 1979; Lynch y Duellman, 1980; Vasconcelos

et al., 2019). Particularmente la cuenca alta del río Napo, integra bosques montanos de los Andes con los bosques tropicales Amazónicos que presentan singular importancia por su alto nivel de vulnerabi-

lidad frente a las dinámicas de cambios de cobertura y uso de la tierra (Cuesta *et al.*, 2009).

En estos biomas se concentra una gran diversidad y endemismo de fauna anura (Lynch y Duellman, 1973, 1980; Guayasamin y Funk, 2009; Morales-Mite y Yáñez-Muñoz, 2013; Morales-Mite *et al.*, 2013), resaltando en sus comunidades, la abundancia y redundancia de la diversidad de ranas de desarrollo directo del género *Pristimantis* (Lynch y Duellman, 1980; Flores y Vigle, 1994; Zimmerman y Simberloff, 1996; Guayasamin y Funk, 2009; Bejarano-Muñoz, *et al.*, 2015).

Específicamente en las subcuencas de los ríos Coca y Aguarico, se encuentran biomas piemontanos y montano bajos entre los 600 y 2200 msnm, que acoge un importante punto caliente de diversidad de ranas terrestres *Pristimantis*, con más de 24 especies reportadas hasta el momento de las cuales el 38% se encuentran amenazadas y casi la mitad de las especies (46%) son endémicas de estos sistemas montañosos (Lynch y Duellman, 1980; Morales y Yáñez-Muñoz, 2013; Bejarano-Muñoz *et al.*, 2015; Ron *et al.*, 2020).

Nuestros análisis y revisión de colecciones generadas en la zona durante los últimos seis años a través de diferentes iniciativas institucionales y expediciones en el área han determinado a partir de inferencia filogenética el hallazgo de dos especies no descritas del grupo de especies *Pristimantis boulengeri* (*sensu* González-Durán *et al.*, 2017) para Ecuador. El grupo *P. boulengeri* está compuesto por nueve especies endémicas de Colombia, distribuidas en las cordilleras Occidental y Central entre los 1140 m a 3200 m de elevación. Cinco sinapomorfías han sido sugeridas para el grupo: (1) dedo III con un tubérculo subarticular distal doble; (2) tubérculo subarticular distal doble del dedo IV; (3) peritoneo parietal cubierto con iridóforos; (4) saco vocal extendido; (5) hocico con papila pequeña (González-Durán *et al.*, 2017). En este manuscrito describimos dos nuevas especies para Ecuador; y adicionalmente describimos el canto de una de ellas.

Materiales y métodos

Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Para la extracción del ADN empleamos el protocolo de tiocianato de guanidina (Esselstyn *et al.*, 2008), las muestras fueron obtenidas de tejido de hígado o músculo preservado en etanol al 95%. El ADN extraído fue cuantificado en un NanoDrop (Thermo

Scientific) y diluido en alícuotas a una concentración de 20 ng/μl. Los procesos de amplificación del gen mitocondrial 16S ARNr (16S) y del gen nuclear activador de la recombinación (RAG-1) fueron llevados a cabo bajo protocolos estandarizados de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Los cebadores empleados fueron 16L19 y 16H36E para 16S y RAG1FF2 y RAG1FR2 para RAG-1 (Heinicke *et al.*, 2007). Realizamos la extracción y amplificación de ADN en el Laboratorio de Biología Molecular del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ). Purificamos los productos amplificados con la herramienta ExoSap y los enviamos a la empresa Macrogen (Macrogen Inc., Seúl, Corea) para su posterior secuenciación.

Las secuencias generadas se ensamblaron y editaron manualmente en el programa GeneiousPro 5.4.6 (Biomatters Ltd.). En el proceso de edición se cortaron ambos extremos de las secuencias para evitar pares de bases de baja calidad. Los códigos de acceso a GenBank asignados para las muestras generadas en este estudio son presentados en el Apéndice I. Además de las secuencias obtenidas *de novo*, nuestro muestreo genético incluyó información de los genes mitocondriales 12S ARNr (12S) y citocromo oxidasa I (COI) para varias especies del género *Pristimantis* disponibles en la base de datos del portal GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). La matriz concatenada está disponible en el repositorio Zenodo (Zenodo.org), DOI: zenodo.6407122.

Análisis filogenéticos

Las nuevas secuencias se compararon con las secuencias de la base de datos de GenBank mediante la herramienta BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) con la finalidad de corroborar su identidad genérica y determinar especies afines que permitan evaluar la posición filogenética de las nuevas especies. La búsqueda mostró que las dos especies nuevas están estrechamente relacionadas con especies del grupo *Pristimantis boulengeri*. Por lo tanto, incluimos en la matriz secuencias disponibles del grupo *P. boulengeri* (*sensu* González-Durán *et al.*, 2017, Patiño-Ocampo *et al.*, 2022) y de sus clados más cercanos como son los grupos de especies de *P. leptolophus*, *P. myersi* y *P. devillei*. Finalmente, incluimos especies de otros clados representativos del género *Pristimantis* para posicionar filogenéticamente nuestro grupo interno dentro de *Pristimantis*. Utilizamos secuencias de los géneros *Niceforonia* y

Strabomantis como grupo externo.

Las secuencias de GenBank utilizadas corresponden a información publicada previamente en: Arteaga y Guayasamin, 2011; Arteaga *et al.*, 2013, 2016; Barrio-Amorós *et al.*, 2013; Chávez y Catenazzi 2016; Crawford *et al.*, 2013; Darst y Cannatella, 2004; De Oliveira *et al.*, 2017; Elmer *et al.*, 2007; Faivovich *et al.*, 2005; Fouquet *et al.*, 2012; García-R *et al.*, 2012; González-Durán *et al.*, 2017; Guayasamin *et al.*, 2015, 2017; Hedges *et al.*, 2008; Heinicke *et al.*, 2007, 2009, 2015; Hutter y Guayasamin, 2015; Jablonski *et al.*, 2017; Kok *et al.*, 2012, 2018; Lehr *et al.*, 2012, 2017, Lehr y Von May 2017; Ortega-Andrade y Venegas, 2014; Pinto-Sánchez *et al.*, 2012; Rivera-Correa y Daza, 2016; Rivera-Prieto *et al.*, 2014; Shepack *et al.*, 2016; Székely *et al.*, 2016; Von May *et al.*, 2017; Zhang *et al.*, 2013; Patiño-Ocampo *et al.*, 2022.

Las secuencias fueron alineadas en el programa GeneiousPro 5.4.6 mediante el algoritmo MUSCLE (Robert, 2004) y una posterior revisión y corrección manual de la matriz en el programa Mesquite v2.75 (Maddison y Maddison, 2011). Los loci codificantes (RAG-1 y COI) se tradujeron en aminoácidos para corroborar la ausencia de codones de terminación. En total la matriz combinada de ADN tuvo 3984 pares de bases. Mediante el programa PartitionFinder v1.1.1 (Lanfear *et al.*, 2012) se estimaron simultáneamente los modelos de evolución de caracteres y el mejor esquema de partición para nuestros datos. La matriz fue dividida en seis particiones a priori para el análisis: una para 12S y para 16S, una para la posición 1 y 2 del codón de RAG-1, una para la posición 3 del codón de RAG-1 y una partición por cada posición del codón de COI.

Inferimos el árbol filogenético óptimo bajo un enfoque de máxima verosimilitud (ML) utilizando el programa IQ-TREE v1.6.12 (Nguyen *et al.*, 2015). Estimamos el soporte de los nodos mediante dos metodologías: (1) 200 réplicas de bootstrap no paramétrico (comando -b 200 en IQ-TREE) y (2) 1000 réplicas de la prueba de aproximación de cociente de verosimilitud similar a la metodología de Shimodaira-Hasegawa ([SH]-aLRT) (Guindon *et al.*, 2010) (-alrt 1000). El resto de los parámetros del programa se mantuvieron en sus valores por defecto. Por último, se analizaron las distancias genéticas *p*-no corregidas estimadas a partir del gen 16S para las especies nuevas y las especies relacionadas, utilizando el programa Mesquite v2.75 (Maddison y Maddison 2011). El rango del tamaño de las secuencias comparadas entre individuos fue

de 728 pb a 1158 pb.

Características morfológicas

La descripción de las especies sigue el formato estandarizado de Lynch y Duellman (1997); las definiciones diagnósticas de los caracteres son las propuestas por Duellman y Lehr (2009); además la determinación del carácter tubérculo hiperdistal subarticular sigue la propuesta de Ospina-Sarria y Duellman (2019), y Ron *et al.*, (2020); la clasificación sistemática de la familia sigue a Heinicke *et al.*, (2017) y a nivel de grupo a González-Durán *et al.*, (2017). Los especímenes de la serie tipo fueron fotografiados en la noche y 12 horas después de su captura, para luego sacrificarlos en una solución de benzocaína, fijarlos en formalina al 10% y preservarlos en etanol al 70%. El sexo y la determinación del estado adulto de los especímenes se determinaron por características sexuales secundarias (almohadillas nupciales, saco vocal y hendiduras vocales) y por la inspección directa de las gónadas a través de incisiones ventro-laterales. Se tomó las siguientes medidas siguiendo a Duellman y Lehr (2009): ON: distancia órbita-narina (desde el margen anterior de la órbita hasta el margen posterior de la narina); LC: longitud cefálica (desde el margen posterior de la mandíbula hasta el extremo del rostro); AC: ancho cefálico (entre las comisuras de la boca); DIO: distancia interorbital (tomada en el ancho de la base del cerebro entre las órbitas); EN: distancia internarinal (en línea recta entre los bordes internos de las narinas); LRC: longitud rostro-cloacal (distancia desde la punta de la cabeza hasta la cloaca); LT: longitud de la tibia (distancia desde la rodilla hasta el borde distal de la tibia); LP: longitud del pie (desde el margen proximal del tubérculo metatarsal interno hasta la punta del dedo IV); LM: longitud de la mano (desde la base del tubérculo tenar hasta la punta del dedo III); DT: diámetro horizontal del tímpano. Las medidas fueron tomadas con un calibre electrónico (precisión ± 0.01 mm) y redondeados al 0.1 mm más cercano. Los patrones de coloración en vida fueron tomados de las notas de campo y fotografías digitales a color. Las localidades, sus coordenadas y elevaciones fueron determinadas con base a las notas de campo de los colectores tomadas con un GPS. Los especímenes examinados (Apéndice II) están depositados en la colección herpetológica del Instituto Nacional de Biodiversidad, Quito, Ecuador (DH-MECN), el Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) y la

colección de anfibios del Instituto de Ciencias Naturales (ICN), Universidad Nacional de Colombia.

Análisis acústico

Las grabaciones fueron obtenidas el 13 de diciembre del 2014 por Jorge Brito M., correspondientes al ejemplar DHMECN 11483 y se encuentran disponibles en los sitios web Neocanto (<https://bioweb.bio/neocanto>) y Anfibios del Ecuador (<https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>). Analizamos cinco cantos de anuncio del individuo DHMECN11483. Las grabaciones se hicieron con una grabadora digital Olympus WS-802, a una frecuencia de muestreo de 44.1 kHz y 16 bits de resolución en formato PCM-wav. Los análisis se realizaron en Raven Pro 1.6.3 para Mac OS (Bioacoustics Research Program, 2014). Las variables temporales fueron medidas en el oscilograma; para facilitar la medición, se atenuó en 12 dB las frecuencias de grabación < 2000 Hz (frecuencias que excluyen por completo al canto de anuncio). Las variables de frecuencia fueron medidas en un espectro de poder obtenido con una ventana de Hann al 50% de superposición y 512 muestras; la resolución temporal fue de 5,8 ms y la resolución espectral de 10,8 Hz. Las figuras de los oscilogramas y espectrogramas se obtuvieron con el programa Raven Pro 1.6.3. La terminología de las variables acústicas se basa en la definición centrada en el canto de Köhler *et al.*, (2017).

Los parámetros que se analizaron fueron: (1) Frecuencia dominante: frecuencia de mayor energía medida a lo largo de todo el canto; (2) Frecuencia de la segunda armónica: frecuencia más alta correspondiente a 2x de la frecuencia dominante (primera armónica); (3) Duración del canto: tiempo desde el inicio hasta el final de un canto; (4) Intervalos entre cantos: tiempo desde el final de un canto al inicio del siguiente; (5) cantos/serie de cantos: número de cantos en una serie de cantos consecutivos. Debido a que cada canto tiene una nota, la duración del canto equivale a la duración de la nota.

Resultados

Relaciones Filogenéticas

Nuestra filogenia, es congruente con trabajos previos (Rivera-Correa y Daza, 2016; Rivera-Correa *et al.*, 2017; González Durán *et al.*, 2017; Patiño-Ocampo *et al.*, 2022) que determinan la monofilia del grupo de especies *Pristimantis boulengeri* y lo asocian estrechamente como clado hermano del grupo de

especies *P. leptolophus*. El clado formado por ambos grupos tiene alto soporte (bootstrap = 94; Fig. 1).

El análisis filogenético determinó que las nuevas especies se posicionan con un alto soporte (bootstrap = 99) en el clado conformado por el grupo de especies de *Pristimantis boulengeri* (*sensu* González Durán *et al.*, 2017) (Fig. 1). Son parte de un clado que contiene a *P. brevifrons* + *P. angustilineatus* + *P. urani* + *P. boulengeri* + *P. cryptopictus* + *P. dorsopictus* con un alto soporte (bootstrap = 95; Fig. 1). Dentro del grupo de especies de *P. boulengeri*, el subclado formado por *P. quantus* + *P. myops* es hermano de un clado conformado por todas las demás especies. Las nuevas especies son hermanas entre sí con bajo soporte. Distancias genéticas de las nuevas especies con sus especies más cercanamente relacionadas son presentadas en la Figura 1B.

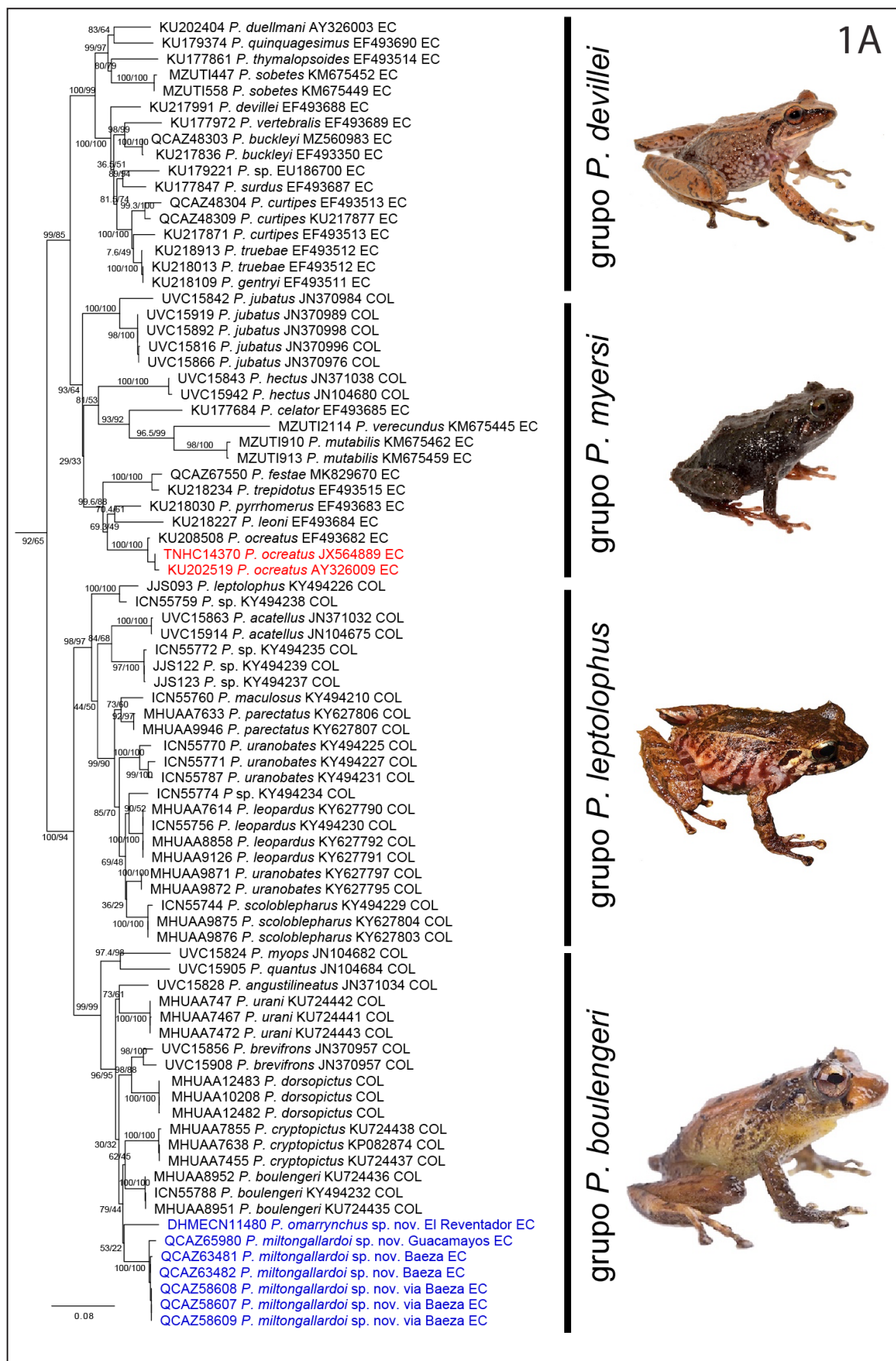
En nuestra filogenia, los especímenes correspondientes a las secuencias AY326009 y JX564889, previamente reportados como "*P. myersi*" por Guayasamin *et al.*, (2018), son genéticamente muy similares (distancia *p* no corregida para 16S = 0,1%) a los especímenes *P. ocreatus* KU 208508 (EF493682) y QCAZ 13664, además fueron colectados en la localidad tipo de *P. ocreatus*. Basados en esta evidencia concluimos que la identificación de "*P. myersi*" para las secuencias GenBank de Guayasamin *et al.*, (2018) son incorrectas. Las mismas secuencias (AY326009 y JX564889), fueron identificadas incorrectamente como "*P. thymelensis*" por Zhang *et al.*, (2013), Darst y Cannatella (2004) y trabajos subsecuentes (por ejemplo, Padial *et al.*, 2014).

Posición filogenética

Asignamos las nuevas especies al grupo de especies *Pristimantis boulengeri* (*sensu* González-Durán *et al.*, 2017) con base a sus posiciones filogenéticas y a cinco características morfológicas propuestas como sinapomorfías para el grupo (González Durán *et al.* 2017): (1) tubérculo subarticular distal doble en el dedo III de la mano, (2) tubérculo subarticular distal doble en el dedo IV de la mano, (3) peritoneo parietal cubierto con iridóforos; (4) saco vocal extendido; y (5) hocico con papila. Las distancias genéticas *p* no corregidas (16S) de las dos especies con respecto a las demás especies del grupo es > 3,3%; la distancia genética entre las dos nuevas especies es 6,4% (Fig. 1B).

Pristimantis omarrhynchus sp. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:886B9E45-BCA0-4796-



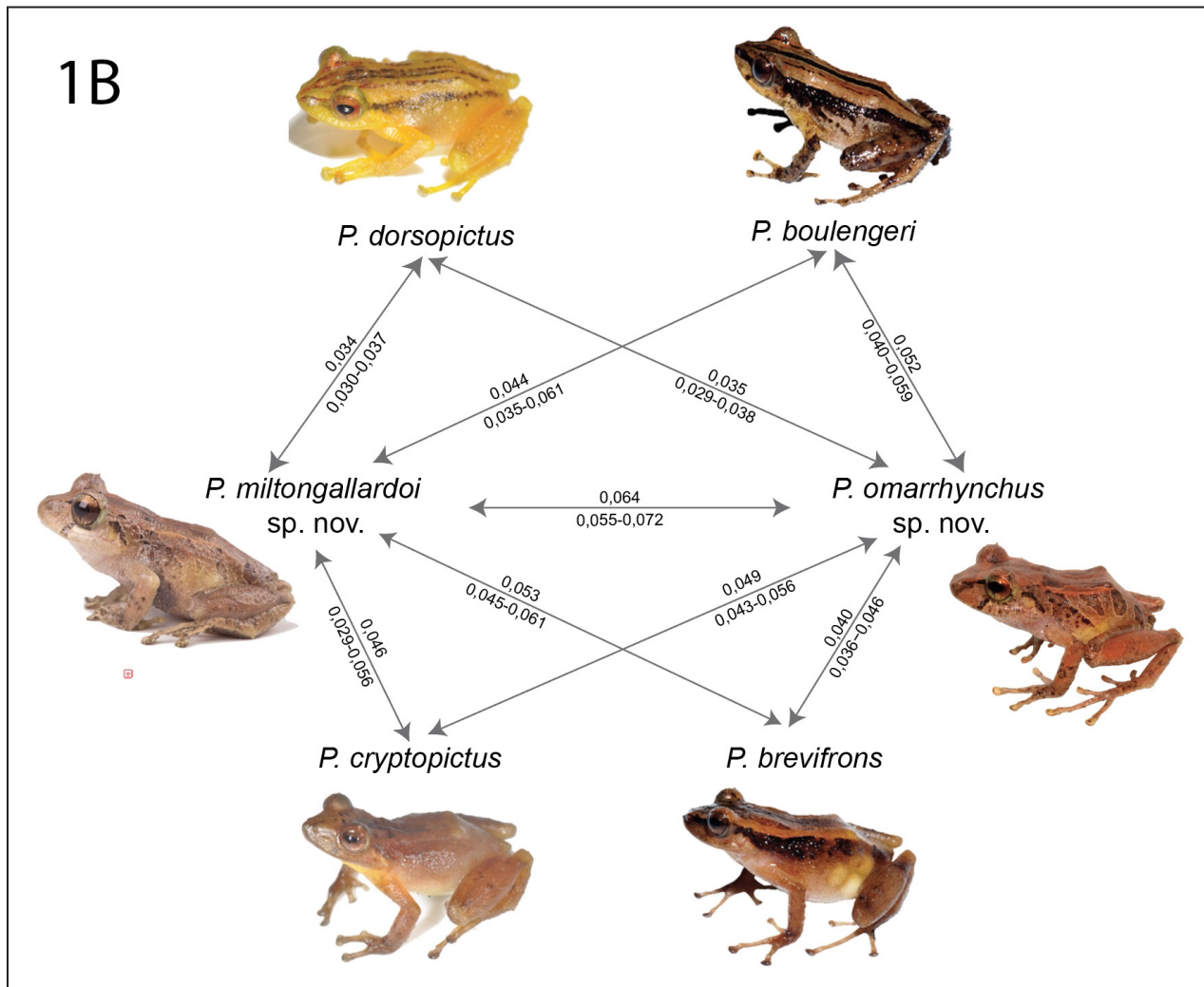


Figura 1. (B) Distancias genéticas *p*-no corregidas (16S) entre las nuevas especies y sus especies más cercanamente relacionadas (en base a 1A). El valor sobre la flecha corresponde al promedio de la distancia genética; bajo la flecha se muestra el rango. Fotografías: Patricia Bejarano, Santiago Ron y Mauricio Rivera-Correa, iNaturalist.

8AB9-C81AFF2FCD81

Pristimantis sp. 1 Bejarano-Muñoz *et al.*, (2015)

Holotipo (Fig. 2–4, 6, 7)

Hembra adulta DHMECN 11480 (tejido QCAZ 77345), colectada en la Reserva Cayambe-Coca, El Reventador (pueblo junto a la vía Quito-Nueva Loja); (0.086141 S; 77.599214 O, 1890 msnm), cantón Gonzalo Pizarro, parroquia El Reventador,

provincia de Sucumbíos, República del Ecuador, el 13 de diciembre de 2014 por Patricia Bejarano-Muñoz, María Pérez, Mario H. Yáñez-Muñoz, Jorge Brito M. y Glenda Pozo Z.

Paratipos

Hembra adulta DHMECN 11484, machos DHMECN 11476, 11482, 11485, 11487–8, 11491–2, con los mismos datos del holotipo. Hembra QCAZ

← **Figura 1.** (A) Relaciones filogenéticas del grupo de especies de *Pristimantis boulengeri* y clados cercanamente relacionados. Árbol de máxima verosimilitud obtenido en base a una matriz de secuencias de ADN de un total de 3984 pares de bases (genes 12S, 16S, COI y RAG-1) y con un muestreo de 97 individuos, incluyendo especies de los grupos de *P. leptolophus*, *P. devillei* y *P. myersi*. Los valores de soporte se muestran como porcentajes junto a las ramas, SH-aLRT antes de la barra oblicua y bootstrap no paramétrico después. Los grupos externos no se muestran. El número del museo, código de acceso GenBank, nombre de la especie y país se presentan para cada muestra. Las abreviaturas son: COL Colombia y EC Ecuador. Los especímenes mostrados en rojo tienen identificaciones corregidas con respecto a identificaciones de estudios previos y el GenBank. El número de campo del espécimen KU 202519 fue corregido con respecto a la base de datos GenBank usando como referencia la base de datos de la colección de la Universidad de Kansas (disponible en <https://collections.biodiversity.ku.edu/KUHerps/>).

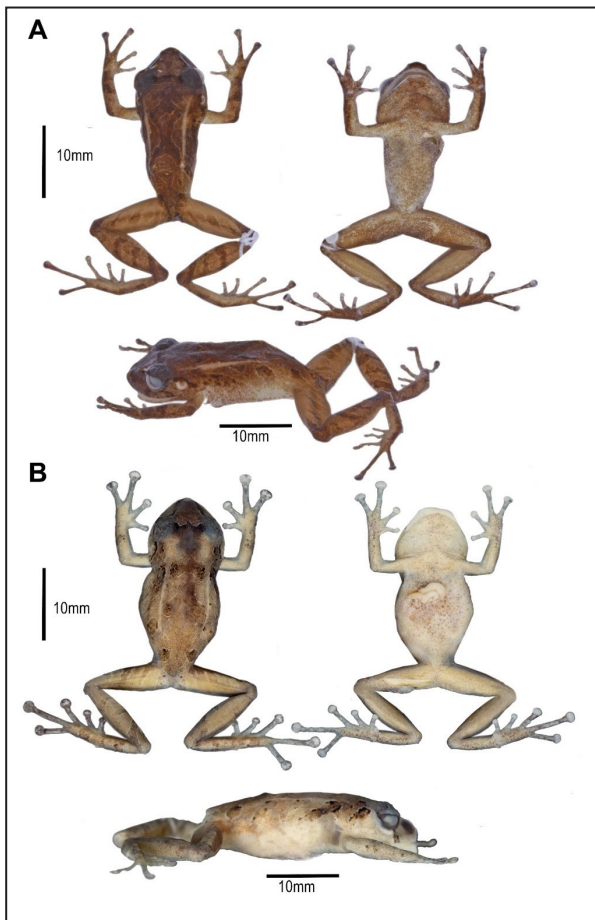


Figura 2. Aspecto dorsal, ventral y lateral en preservado (A) *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. Holotipo, hembra adulta (DHMECN 11480); (B) *Pristimantis miltongallardo* sp. nov. Holotipo, hembra adulta (QCAZ 65980). Fotografías: M. H. Yáñez-Muñoz y Santiago Ron.

10836, colectado el 5 de abril de 1996 por Andrew Gluesenkamp, en el Volcán Reventador (0.104389 S; 77.58833 O, 1700 msnm), cantón Gonzalo Pizarro, parroquia El Reventador, provincia de Sucumbíos, República del Ecuador.

Etimología

El epíteto específico es un patronímico que resulta de la combinación del nombre personal "Omar" y el término latín "rhynchus=nariz" y que hace alusión al sobrenombre bajo el cual los compañeros de aulas conocían al célebre herpetólogo ecuatoriano Omar Torres-Carvajal, curador de reptiles del Museo de Zoología QCAZ cuya notable y sobresaliente contribución al estudio de los reptiles neotropicales es digna de reconocimiento.

Nombre común sugerido: Cutín de Omar Torres

Nombre común en inglés sugerido: Omar's Rain Frog

Diagnosis

Pristimantis omarrhynchus caracterizada por: (1) piel del dorso lisa con algunos tubérculos redondeados esparcidos en los flancos y pelvis con dos tubérculos subcónicos redondeados escapulares; vientre areolado; pliegues dorsolaterales continuos desde la parte posterior del párpado hasta la parte media del dorso en la cintura pélvica; pliegue discoidal presente; (2) anillo y membrana timpánica prominente, redondeada 43–62% del diámetro del ojo, margen superior del anillo timpánico cubierto por el pliegue supratimpánico; con tubérculos postrictales subcónicos pequeños; (3) hocico subacuminado en vista dorsal y redondeado en vista lateral, con papila en la punta del hocico; (4) párpado superior con un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos tubérculos redondeados pequeños; párpado más estrecho que la distancia interorbital; tubérculo interorbital pequeño; cresta craneal ausente; (5) procesos vomerinos presentes oblicuos de contorno con 2 a 4 dientes; (6) machos con hendiduras vocales, con saco vocal subgular y almohadillas nupciales pequeñas y oblicuas, no queratinizadas de color blanco; (7) dedo I de la mano más pequeño que el dedo II, discos ligeramente expandidos en los dedos II-III-IV; dedos III y IV con tubérculo subarticular distal doble; (8) dedos sin rebordes cutáneos laterales; (9) tubérculos ulnares presentes; (10) talón con un tubérculo grande, pequeños tubérculos en el borde externo de la pierna, rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; (11) tubérculo metatarsal interno oval, más de tres veces que el tubérculo metatarsal externo pequeño subcónico, pocos tubérculos supernumerarios bajos; (12) dedos del pie sin rebordes cutáneos laterales o indistintos; almohadillas ligeramente más grandes que el ancho de los dedos, sin membranas interdigitales; dedo V más largo que el dedo III y alcanza al tubérculo subarticular del dedo IV; tubérculos hiperdistales presentes en todos los dedos; (13) coloración dorsal desde café claro verdoso hasta café oscuro rojizo, con una marca en forma)((café oscura; pliegues dorsolaterales crema; superficie de las extremidades, superficies ocultas de los muslos y flancos con barras café separadas por barras cremas; vientre y garganta café a crema amarillentos; superficies ocultas de las axilas e ingles cremas amarillentas a rojizas; superficies anteriores de los muslos y tibia café; iris plateado con retículos dorados verdoso y línea media café cobriza; banda cantal y timpánica café oscura a negra; superficies posteriores de los muslos con barras desde café oscuras a claro (ama-

rillentas en vida); (14) LRC en hembras 23,5–27,3 mm (promedio = $25,26 \pm 1,9$ $n = 3$); machos 12,1–20 mm (promedio = $16,7 \pm 2,4$ $n = 15$).

Comparación con especies similares

Pristimantis omarrhynchus se diferencia de otros congéneres de *Pristimantis* en los Andes Norte de Sudamérica, entre la vertiente oriental de Ecuador y los Andes occidentales y centrales de Colombia, por la presencia de pliegues dorsolaterales bien definidos, marcas dorsales generalmente en forma de)(café oscuro, tubérculos escapulares redondeados, hocico subacuminado en vista dorsal, vientre sin iridóforos, un tubérculo cónico en el párpado, papila en la punta del hocico, dígitos poco dilatados y pequeño tamaño corporal (hembras LRC < 28,2 mm). Su especie hermana (Fig 1), presenta iridóforos en el vientre y hocico en vista dorsal redondeado (sin iridóforos y hocico subacuminado en vista dorsal en *P. omarrhynchus*). A diferencia de otros miembros del grupo de especies de *Pristimantis boulengeri* (*sensu* González Durán *et al.*, 2017), la nueva especie presenta pliegues dorsolaterales (ausentes en la mayoría de especies del grupo excepto *P. baiotis* y *P. quantus*), marcas en forma de)(café oscuro (marcas oscuras irregulares en *P. boulengeri*, *P. brevifrons*, *P. cryptopictus*, *P. quantus* y *P. urani*, diseño de rayas en *P. angustilineatus* y *P. dorsopictus*, manchas en forma de chevrones en *P. quantus*), tubérculos escapulares redondeados (ausente en las demás especies) un tubérculo cónico en el párpado (ausente en *P. angustilineatus*, *P. myops* y *P. urani*; bajo, no cónico en *P. boulengeri*), tubérculos en el talón y tarso (ausente en *P. angustilineatus*, *P. brevifrons*, *P. cryptopictus* y *P. urani*; bajos, no cónicos, en *P. boulengeri*) Tabla 3. Otras diferencias con las especies del grupo son presentadas en el Apéndice III.

Descripción del holotipo

Hembra adulta, cabeza ligeramente más ancha que larga; hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; distancia ojo narina 11.3% de la LRC, con un tubérculo pequeño y aplanado en la punta del hocico; canto rostral recto con la región loreal ligeramente cóncava; narinas pequeñas dirigidas lateralmente; área interorbital plana con un tubérculo subcónico, más ancha que el párpado superior, el cual equivale al 82% la distancia interorbital; cresta craneal ausente; párpado superior con un tubérculo cónico rodeado de pequeñas verrugas elevadas; membrana timpánica diferenciada de la piel que la rodea, anillo

timpánico evidente y redondeado, con el margen superior cubierto 1/3 por el pliegue supratimpánico anterodorsal, tímpano visible dorsalmente, diámetro del tímpano 51% del diámetro del ojo, pliegue supratimpánico cubierto por tubérculos postrictales subcónicos; coanas grandes y oblicuas de contorno, no cubiertas por el piso palatal del maxilar; procesos de los odontóforos vomerinos presentes, de contorno oblicuo con 2–3 dientes; lengua ligeramente más ancha que larga, de forma acorazonada, 3/4 adherida al piso de la boca.

Textura del dorso lisa, flancos y pelvis finamente granular, vientre areolado, pliegues dorsolaterales que se extienden desde la parte posterior del ojo hasta la pelvis, pliegue discoidal conspicuo, se extiende desde la mitad de los flancos hasta la región ventral; cloaca rodeada por varias verrugas aplanadas. Brazos esbeltos con tubérculos ulnares bajos; dedos sin rebordes cutáneos laterales, tres tubérculos palmares pequeños redondeados, tubérculo tenar ovalado; tubérculos subarticulares redondos, con tubérculos supernumerarios, dedos estrechos con almohadillas definidas por surcos circunmarginales, almohadilla del dedo I no expandida. Dedo III y IV de la mano con tubérculo subarticular distal doble.

Extremidades posteriores esbeltas, longitud de la tibia 53% de la LRC, tubérculos subcónicos en el borde externo de la rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; talón con un tubérculo cónico y varios subcónicos; dedos del pie estrechos, con débiles rebordes cutáneos laterales, sin membranas interdigitales; tubérculos subarticulares redondos y prominentes; tubérculo metatarsal interno ovalado, cuatro veces el tamaño del externo que es subcónico; tubérculos supernumerarios presentes, bajos; discos ligeramente expandidos en todos los dedos; dedo V mayor al III y alcanza la base del tubérculo subarticular distal del dedo IV.

En vida, presenta el dorso café con marcas en forma de)(café oscuro a negro rodeada de café claro, cabeza con marcas café oscuro en fondo café claro, banda interorbital, párpados, banda cantal y supratimpánica café oscura a negra, superficies dorsales café con barras café oscuras; pliegues dorsolaterales café claro rojizo; manos y pies café rojizo con manchas café oscuras a negras, dígitos crema amarillentos; vientre, pecho y garganta café con pequeñas y tenues marcas negras, superficies ocultas de las extremidades color café cremoso; iris finamente reticulado dorado verdoso con una línea media café cobrizo (Fig. 4, 8, 12).

Tabla 1. Variación morfométrica (en mm) de las series tipo de *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov. y *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. Abreviaturas: ON = distancia órbita-narina; LC = longitud cefálica; DIO = distancia interorbital; EN = distancia internarinal; LRC = longitud rostro-cloacal; LT = longitud de la tibia; LP = longitud del pie; LM = longitud de la mano; DT = diámetro horizontal del tímpano.

	<i>Pristimantis omarrhynchus</i>				<i>Pristimantis miltongallardoi</i>			
	Hembras		Machos		Hembras		Machos	
	Rango (media ± DE) n = 3		Rango (media ± DE) n = 15		Rango (media ± DE) n = 10		Rango (media ± DE) n = 4	
LRC	23,5-27,3	(25,2 ± 1,9)	12,1-19,9	(16,7 ± 2,3)	22,3-28,2	(25,2 ± 1,6)	17-18,7	(17,7 ± 0,7)
LC	9,1-9,4	(9,3 ± 0,2)	4,8-7,1	(5,9 ± 0,7)	8,9-10,04	(9,5 ± 0,5)	6,4-7,3	(6,8 ± 0,3)
AC	9,2-10,4	(9,6 ± 0,6)	3,9-7,8	(6,3 ± 1,0)	9,1-11	(9,9 ± 0,5)	6,6-7,2	(6,8 ± 0,2)
DIO	2,8-3,2	(3,1 ± 0,2)	1,3-2,3	(1,9 ± 0,3)	2-3,2	(2,8 ± 0,3)	2-2,4	(2,2 ± 0,2)
ON	2,4-2,9	(2,7 ± 0,3)	1,04-6,1	(1,8 ± 1,2)	2,2-3,5	(2,8 ± 0,4)	1,6-2,2	(1,8 ± 0,3)
EN	2,4-2,7	(2,5 ± 0,2)	1,1-6,8	(2,3 ± 1,7)	1,09-2,5	(2,2 ± 0,4)	1,1-1,8	(1,5 ± 0,3)
DT	1,4-1,7	(1,5 ± 0,1)	0,6-5,9	(1,4 ± 1,3)	1,02-1,7	(1,4 ± 0,2)	0,8-1,1	(0,9 ± 0,1)
Tibia	12,4-14,6	(13,3 ± 1,1)	6,7-16,1	(9,7 ± 2,0)	12,4-14	(13,1 ± 0,5)	9,1-10,4	(9,7 ± 0,5)
Pie	11,7-13	(12,2 ± 0,7)	5,04-13,9	(8,3 ± 1,9)	10,7-13,6	(12,6 ± 0,8)	7,9-9,7	(8,8 ± 0,7)
Mano	7,08-8,1	(7,5 ± 3,1)	3,1-11,4	(5,5 ± 2,0)	7,03-9,3	(8,2 ± 0,8)	5,1-6,03	(5,5 ± 0,4)

En preservado, presenta coloración dorsal café oscura a café claro cremoso, con una marca en el dorso en forma de)(y manchas irregulares desde la cabeza hasta la cloaca café oscuro; banda supratimpánica café oscura desde la parte posterior del ojo hasta la inserción del brazo; pliegues dorsolaterales café claros; flancos con barras café oscuras a negras con interespacios café claros a cremas, marcas blancas en la punta de los tubérculos; extremidades anteriores con marcas café oscuras a negras, dedos café claros con algunas marcas negras en los dedos III y IV; superficies dorsales de los muslos y extremidades posteriores con barras cafés oscuro separado por café claro; ingles, axilas, vientre, garganta y superficies ocultas de las extremidades café claro a crema; superficies palmares y plantares café claro (Figs. 2, 3, 6, 7).

Medidas del holotipo (mm)

Longitud rostro cloaca LRC = 23,5; longitud de la tibia LT = 12,4; longitud del pie LP = 11,7; longitud de la cabeza LC = 9,1; ancho de la cabeza AC = 9,4; distancia interorbital DIO = 3,2; distancia internarinal EN = 2,4; distancia ojo narina ON = 2,8; diámetro horizontal del tímpano DT = 1,7.

Variación

La variación morfométrica más notable, es que las hembras en promedio son 1,5 veces más grandes que

los machos (Tabla 1). La coloración en preservado de la serie tipo presenta dorso café oscuro, café claro o crema, pliegues dorsolaterales claros; región interorbital, banda cantal-supratimpánica café oscura o negra; barras de las extremidades y flancos café oscuro separado por barras cremas o poco definidas en algunos individuos, superficies anteriores de los muslos y piernas café claras; dígitos crema. Observamos tres morfos de coloración en hembras, las marcas café oscuro en el dorso son variables incluyendo formas de X, ^, y)((Fig. 6). Los machos presentaron cinco morfos de coloración desde tonalidades café oscuro rojizo a café claro o crema grisáceo, con antebrazos y muslos amarillentos o blanquecinos, vientres y gargantas homogéneamente crema inmaculado hasta café (Fig. 6); uno de los morfos es disruptivo de la serie tipo (DHMECN 11482), con la banda rostral-dorsolateral completa y sin diseños dorsales (Fig. 6H).

La coloración en vida de la serie tipo varía desde dorso café rojizo hasta naranja claro amarillento sin diseño dorsal (DHMECN 11485) (Fig. 4G-H) o generalmente con una marca en forma)(café oscura. Otros individuos presentaron una barra mediodorsal café oscura (QCAZ 77383, Fig. 4E) o una mancha cefálica crema (QCAZ 77384, Fig. 4F); pliegues dorsolaterales naranja crema, superficie de las extremidades, superficies ocultas de los muslos y flancos con barras café oscuras separadas por barras

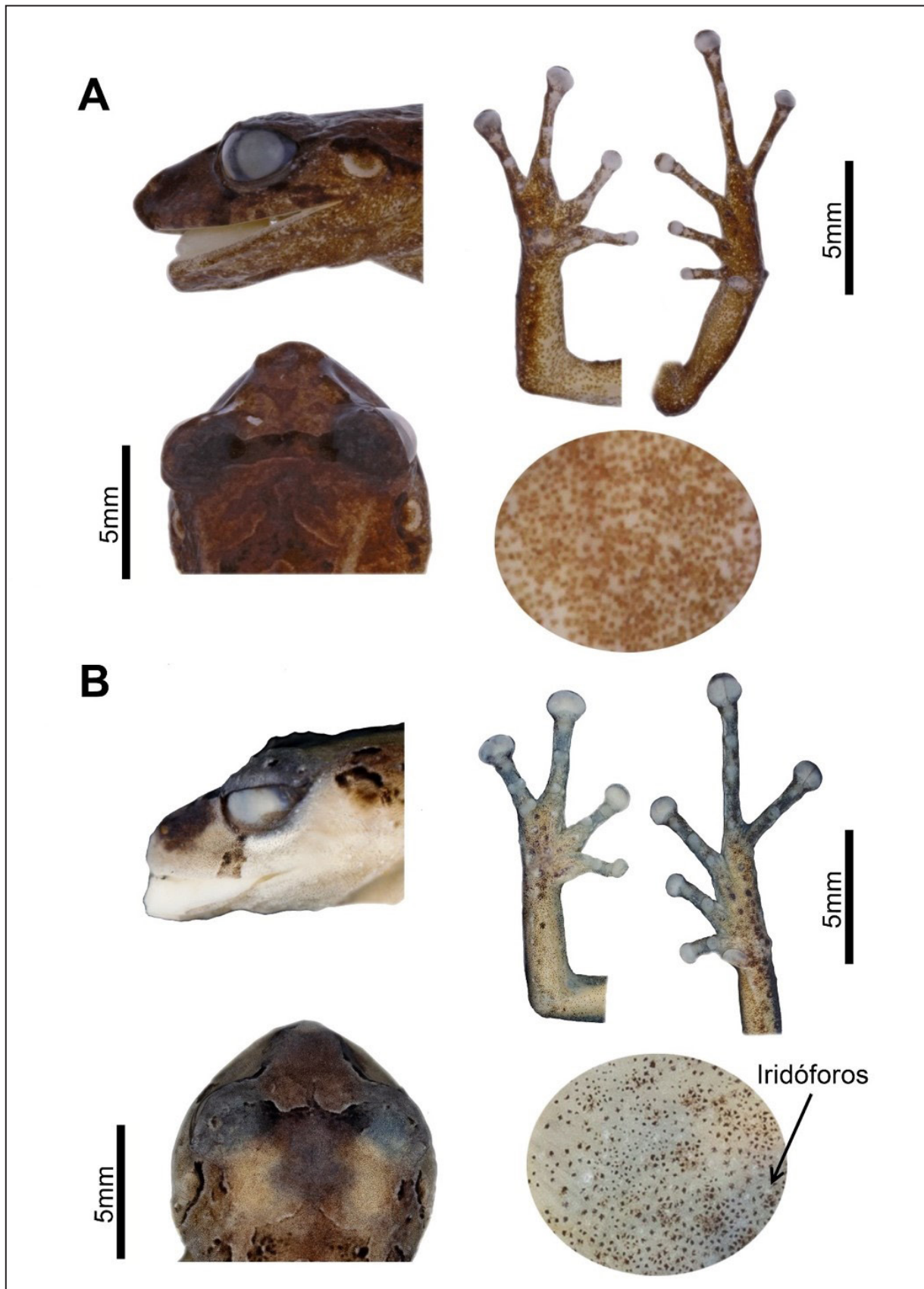


Figura 3. Detalle de la cabeza, patas y vientre en preservado (A) *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. Holotipo, hembra adulta (DHMECN 11480); (B) *Pristimantis miltongallardoii* sp. nov. Holotipo, hembra adulta (QCAZ 65980). Fotografías: M. H. Yáñez-Muñoz y Santiago Ron.

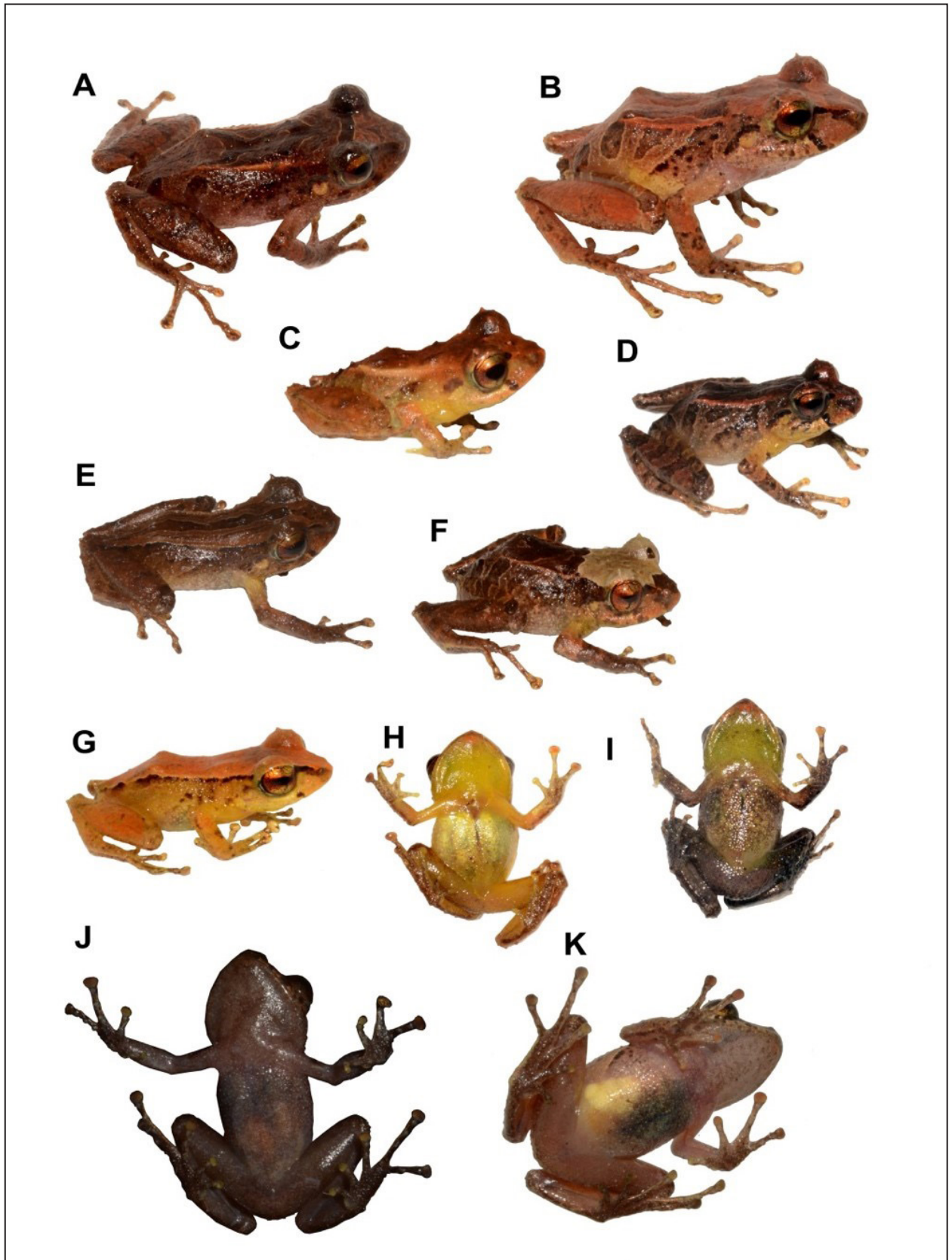


Figura 4. Variación de coloración dorsal, lateral y ventral en vida de *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. (A y J) Holotipo hembra adulta (DHMECN 11480, LRC = 23,5 mm); (B y K) hembra adulta (DHMECN 11484 LRC = 27,3 mm); (C) macho (QCAZ 77386); (D) macho (QCAZ 77382); (E) macho adulto (QCAZ 77383); (F e I) macho (QCAZ 77384); (G y H) macho adulto (DHMECN 11485, LRC = 20 mm); Fotografías: M. H. Yáñez-Muñoz. Fotografías sin escala.

cremas (Fig. 4); vientre y garganta cafés a crema amarillentos (Fig. 4H–K); superficies ocultas de las axilas e ingles crema amarillentas a rojizas en hembras y machos; superficies anteriores de los muslos y piernas cafés; iris reticulado plateado verdoso con una línea media café cobrizo; banda interorbital, cantal y timpánica café oscuro a negra; superficies posteriores de los muslos con barras café oscuro a claro amarillento (Fig. 4).

Pristimantis omarrhynchus tiene plasticidad fenotípica, en vida, en la prominencia de sus tubérculos. En el caso del holotipo DHMECN 11480 y el paratipo DHMECN 11483, hubo una reducción en el tamaño de tubérculos a las 12 horas de haber sido colectados: el holotipo redujo el tamaño de sus tubérculos del párpado (Fig. 8G y 12A) y el paratipo redujo su papila en el hocico (Fig. 12B). Además, los tubérculos cónicos en párpados y talón, así como papila, fueron más desarrollados en machos vocalizadores registrados en septiembre de 2017 (Fig. 4 D–F) vs. machos sin actividad vocal registrados en diciembre de 2014 (Fig. 4C, G).

Descripción del canto

El canto de *Pristimantis omarrhynchus* (DHMECN 11483) es un clic que se emite en series de cinco o seis repeticiones (Fig. 9; Tabla 2). Su frecuencia dominante promedio es 4,04 kHz (DE = 0,06) y corresponde a la primera armónica; una segunda armónica tenue tiene 7,97 kHz (DE = 0,11). Los cantos tienen una sola nota; su duración promedio de 66 ms (DE = 11,9). El intervalo entre cantos es muy corto (promedio 9,2 ms, DE = 2,9) y las series de cantos se emiten a intervalos irregulares (rango 7,2–71,5 s). En la misma grabación hay un canto similar, pero de menor amplitud que probablemente corresponda a otro macho (no colectado) que cantaba antifonamente. Esos cantos se diferencian por tener de 3 a 4 cantos por serie.

El canto de *P. omarrhynchus* es similar a cantos de otras especies del grupo *P. boulengeri*. El canto de *P. boulengeri* también consiste en un clic emitido en series de 1 a 9 repeticiones (Ríos-Soto y Ospina 2018). Similarmente, el canto de *P. dorsopictus* y *P. cryptopictus* es un clic, con la diferencia de que no es emitido en series sino de modo individual (Patiño-Ocampo *et al.*, 2022). El canto de otras especies del grupo es desconocido.

Distribución e historia natural

Pristimantis omarrhynchus se conoce para dos loca-

lidades de las estribaciones orientales de los Andes de Ecuador en las provincias de Napo y Sucumbíos en los tributarios Quijos y Coca (Fig. 10; 11). Fue registrada en bosque maduro y secundario en las faldas del volcán Reventador entre los 1700 y 1800 msnm, en los bosques siempreverde montano y montano bajo de la cordillera oriental de los Andes norte de Ecuador (tipos de vegetación MAE 2013) y en Bosque Montano Oriental (Ron *et al.*, 2022). Estas áreas corresponden a los límites del piso zogeográfico Subtropical y piso Templado (Albuja *et al.*, 2012). Los especímenes tipo fueron colectados en vegetación arbustiva hasta 1,5 m del suelo aproximadamente, en su mayoría dentro del bosque maduro y algunos ejemplares en los claros, bordes de bosque y áreas intervenidas (Figs. 11–12). Las hembras grávidas (DHMECN 11480, 11484, QCAZ 10836) fueron colectadas en diciembre de 2014 y abril 1996, machos vocalizadores fueron registrados en septiembre de 2017, sugiriendo una reproducción continua a lo largo del año. La serie tipo colectada en los alrededores del volcán Reventador fue registrada durante actividad volcánica, antes y después de la caída de ceniza.

Pristimantis miltongallardoi sp. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:3BEEB8E8-9970-4CEE-938E-EF72C0158037

Pristimantis cf. *petersi* Guayasamin y Funk (2009)

Pristimantis sp. 2 Funk *et al.*, (2003)

Holotipo (Figs. 2, 3, 5, 7)

Hembra adulta QCAZ 65980, Reserva Ecológica Antisana, Cordillera de los Guacamayos, Sector la Virgen (sendero Jumandi); (0.64119 S; 77.8375 W, 1927 msnm), cantón Quijos, parroquia Cosanga, provincia de Napo, República del Ecuador, colectado el 26 de noviembre de 2016 por Santiago Ron, Francisca Hervas, Gustavo Pazmiño, Javier Pinto, Jhael Ortega.

Paratipos

Todos los paratipos fueron colectados en la provincia de Napo, República del Ecuador. QCAZ 65979, 65980–1, 65988 con los mismos datos del holotipo; Estación Científica Yanayacu (0.5988 S; 77.8895 W, 2100 msnm), cantón Quijos, parroquia Cosanga, hembra QCAZ 22377 colectada el 2 de junio de 1989 por Luis Coloma, QCAZ 23122 colectado el 20 de febrero de 2003 por Diego Almeida, QCAZ 33038

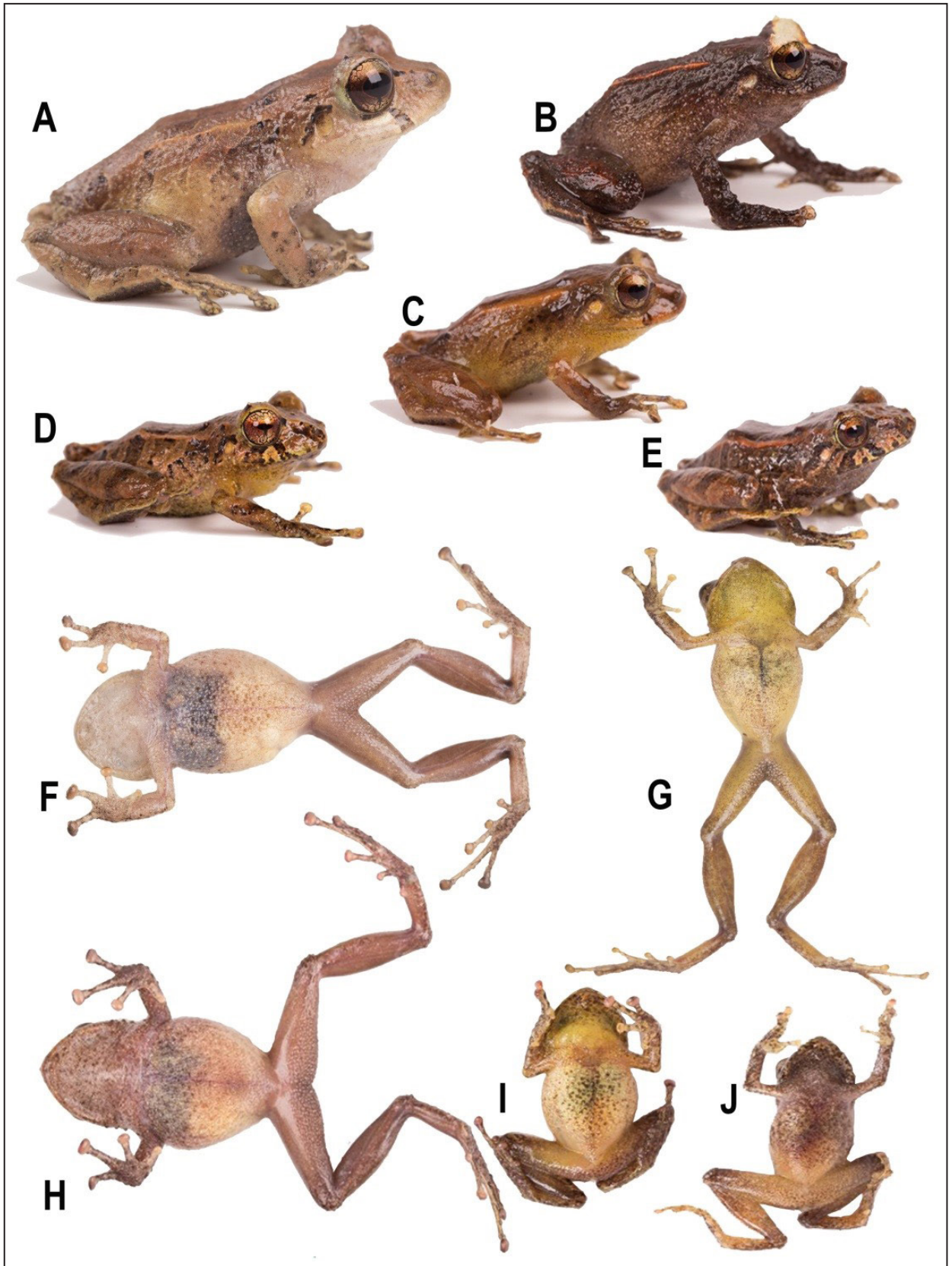


Figura 5. Variación de coloración lateral y ventral en vida de *Pristimantis miltongallardo* sp. nov. (A y F) Holotipo hembra (QCAZ65980 LRC = 27mm); (B, H) hembra (QCAZ 65981, LRC = 25 mm); (C, G) macho (QCAZ 65979, LRC = 17 mm); (D, I) macho (QCAZ 63482); (E, J) juvenil (QCAZ 63481). Fotografías: Santiago Ron. Fotografías sin escala.

Tabla 2. Estadísticas descriptivas de las variables acústicas del canto de *Pristimantis omarrhynchus* (macho DHMECN 11483). Las abreviaciones son kHz = kilohertzios, ms = milisegundos, DE = desviación estándar.

Variable	<i>P. omarrhynchus</i> sp. nov.	
	Rango (media ± DE)	<i>n</i>
Frecuencia Dominante (kHz)	3,90-4,16 (4,05 ± 0,06)	25
Segunda Armónica (kHz)	7,90-8,17 (7,97 ± 0,11)	5
Duración de la serie de cantos (ms)	341,1-380,2 (362,6 ± 17,2)	5
Intervalos entre cantos (ms)	4,95-14,4 (9,19 ± 2,88)	20
Duración de los cantos (ms)	55-98 (66,15 ± 11,99)	25
Cantos/serie	5-6	5

colectado el 7 de julio de 2005 por Carolina Proaño; Cordillera de los Guacamayos, entre la Virgen y el Río Urcusiqui (0.6502 S; 77.8264 W 1800 msnm), cantón Quijos, parroquia Cosanga, hembras QCAZ 50075-076, machos QCAZ 50082-083, colectados el 31 de marzo de 1998 por Felipe Campos.

Etimología

El epíteto específico es un patronímico que resulta de la combinación del nombre y apellido de un admirado científico miembro de la Academia de Ciencias de América Latina, Milton H. Gallardo, Ph.D. en Biología y profesor de Genética y Evolución en la Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. Fue parte del programa Prometeo en Ecuador y desde esta posición impulsó la gestión del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales y apoyó su transición al actual Instituto Nacional de Biodiversidad. Su obra "*Evolución: el curso de la vida*" es uno de sus legados más importantes de su carrera para las nuevas generaciones Latinoamericanas.

Nombre común sugerido: Cutín de Milton H. Gallardo

Nombre común en inglés sugerido: Milton's Rain Frog

Diagnos

Pristimantis miltongallardoi caracterizada por: (1) piel del dorso lisa con algunos tubérculos redondeados esparcidos en los flancos y pelvis con dos

tubérculos subcónicos redondeados escapulares; vientre areolado; pliegues dorsolaterales continuos desde la parte posterior del párpado hasta la parte media del dorso en la cintura pélvica; pliegue discoidal presente; (2) anillo y membrana timpánica prominente, redondeada 38-52% del diámetro del ojo, margen superior del anillo timpánico cubierto por el pliegue supratimpánico; con tubérculos post-triciales subcónicos pequeños; (3) hocico redondeado en vistas dorsal y lateral, con papila en la punta del hocico; (4) párpado superior con un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos tubérculos redondeados pequeños; párpado más estrecho que la distancia interorbital; tubérculo interorbital pequeño; cresta craneal ausente; (5) procesos vomerinos presentes oblicuos de contorno con 2 a 4 dientes; (6) machos con hendiduras vocales, con saco vocal sub-gular y almohadillas nupciales pequeñas y oblicuas, no queratinizadas de color blanquecino; (7) dedo I de la mano más pequeño que el dedo II, discos ligeramente expandidos en los dedos II-III-IV; dedos III y IV con tubérculo subarticular distal doble; (8) dedos sin rebordes cutáneos laterales; (9) tubérculos ulnares presentes; (10) talón con un tubérculo grande, pequeños tubérculos en el borde externo de la pierna, rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; (11) tubérculo metatarsal interno oval, más de tres veces que el tubérculo metatarsal externo pequeño subcónico, pocos tubérculos supernumerarios bajos; (12) dedos del pie sin rebordes cutáneos laterales o indistintos; almohadillas ligeramente más grandes que los dedos, sin membranas interdigitales; dedo V más largo que el dedo III y alcanza al tubérculo subarticular del dedo IV; tubérculo hiperdistal presente en todos los dedos; (13) coloración dorsal desde café claro verdoso hasta café oscuro naranja o rojizo, con dos marcas en forma ^ café oscura; pliegues dorsolaterales desde crema hasta anaranjado; superficie de las extremidades, superficies ocultas de los muslos y flancos con barras café separadas por barras cremas; vientre y garganta cafés a crema amarillentos, peritoneo con iridóforos; superficies ocultas de las axilas e ingles cremas amarillentas a rojizas; superficies anteriores de los muslos y piernas cafés; iris con retículos dorado verdoso y con una línea media café cobriza; banda cantal y timpánica café oscura a negra; superficies posteriores de los muslos con barras desde café oscuras a claro (amarillentas en vida); (14) LRC en hembras 22,3-28,2 mm (promedio = 25,2 ± 1,6 *n* = 10); machos 17-18,7 mm (promedio = 17,7 ± 0,7 *n* = 4).

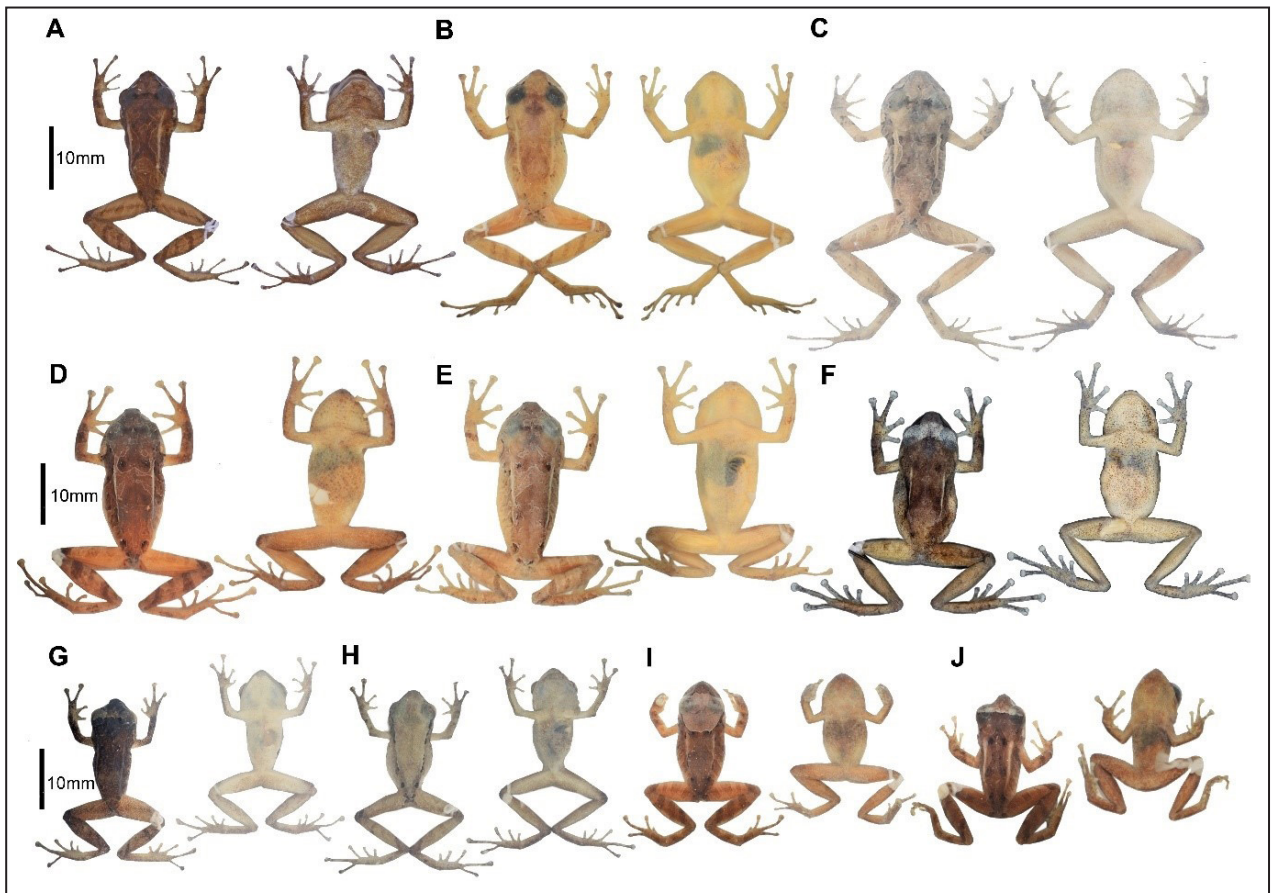


Figura 6. Variación de coloración en preservado del dorso y vientre. *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. (A) Holotipo, hembra adulta (DHMECN 11480); (B) hembra adulta (QCAZA 10836); (C) Paratipo hembra (DHMECN 11484); *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov. (D) hembra (QCAZA 22377); (E) hembra (QCAZA 33038); (F) hembra (QCAZA 56981). *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. (G) Paratipo macho (DHMECN 11488). (H) Paratipo macho (DHMECN 11482); *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov. (I) macho adulto (QCAZA 50082); (J) macho adulto (QCAZA 50083); Fotografías: M. H. Yáñez-Muñoz y Santiago Ron.

Comparación con especies similares

Pristimantis miltongallardoi se diferencia de sus congéneres del grupo *P. boulengeri*, por la presencia de pliegues dorsolaterales bien definidos, marcas dorsales en forma de ^ café oscuro, tubérculos escapulares redondeados, un tubérculo cónico en el párpado, hocico redondeado en vista dorsal, papila en la punta del hocico, vientre con iridóforos, dígitos dilatados y pequeño tamaño corporal (hembras LRC < 28,2 mm). Se diferencia de su especie hermana, *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. por la presencia de iridóforos en el peritoneo, hocico redondeado en vista dorsal y los dígitos dilatados (sin iridóforos, subacuminado y dedos estrechos en *P. omarrhynchus*). Se diferencia de otros miembros del grupo *Pristimantis boulengeri* (*sensu* González Durán *et al.*, 2017), por presentar pliegues dorsolaterales (ausentes en la mayoría de las especies del grupo, excepto *P. baiotis* y *P. quantus*), marcas dorsales en forma

de ^ café oscuro (marcar oscuras irregulares en *P. boulengeri*, *P. brevifrons*, *P. cryptopictus*, *P. quantus* y *P. urani*, diseño de rayas en *P. angustilineatus* y *P. dorsopictus*, marcas en forma de chevrones en *P. quantus*), con tubérculos escapulares redondeados (ausente en los demás miembros a excepción de *P. omarrhynchus*), un tubérculo cónico en el párpado rodeado por algunos más pequeños (ausente en *P. angustilineatus*, *P. myops* y *P. urani*; bajo, no cónico en *P. boulengeri*), tubérculos en el talón y tarso (ausente en *P. angustilineatus*, *P. brevifrons*, *P. cryptopictus* y *P. urani*; bajos, no cónicos, en *P. boulengeri*) Tabla 3. Otras diferencias con las especies del grupo son presentadas en el Apéndice III.

Descripción del holotipo

Hembra adulta, cabeza ligeramente más ancha que larga; hocico redondeado en vistas dorsal y lateral; distancia ojo narina 11% de la LRC, con un tubér-

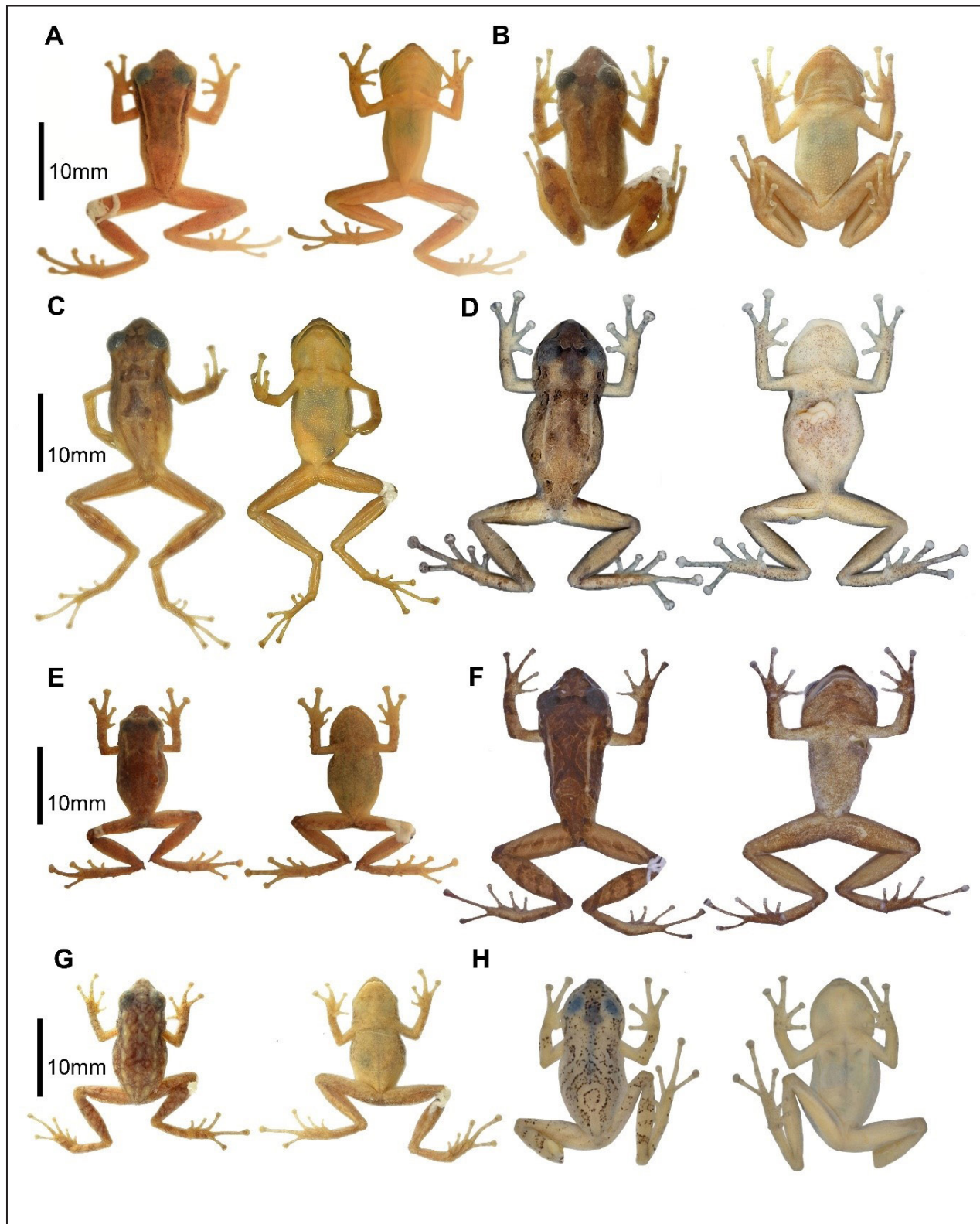


Figura 7. Vista dorsal y ventral de algunas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* en preservado. (A) *Pristimantis angustilineatus*, Holotipo macho (ICN 39598, LRC = 19,8 mm); (B) *Pristimantis boulengeri* (ICN 34035, LRC=24,3 mm); (C) *Pristimantis brevifrons*, Holotipo (UMMZ 166572, LRC=22,3 mm); (D) *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov., Holotipo (QCAZ 65980 LRC= 27 mm); (E) *Pristimantis myops*, Holotipo (ICN 39684, LRC= 15,6 mm); (F) *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov., Holotipo (DHMECN 11480, LRC= 23,5); (G) *Pristimantis quantus*, Holotipo (ICN 29340, LRC= 15,9); (H) *Pristimantis urani*, Holotipo (MHUA-A 7471, LRC= 23,4). Fotografías: M. H. Yáñez-Muñoz (A, B, E, F, G); The University of Michigan Museum of Zoology, Division of Reptiles and Amphibians (C); Santiago Ron. (D); Mauricio Rivera-Correa. (H).

culo pequeño y aplanado en la punta del hocico; canto rostral recto con la región loreal ligeramente cóncava; narinas pequeñas dirigidas lateralmente; área interorbital plana con un tubérculo subcónico, más ancha que el párpado superior, el cual equivale al 78% la distancia interorbital; cresta craneal ausente; párpado superior con un tubérculo cónico rodeado de pequeñas verrugas elevadas; membrana timpánica diferenciada de la piel que la rodea, anillo timpánico evidente y redondeado, con el margen superior cubierto 1/3 por el pliegue supratimpánico anterodorsalmente, tímpano visible dorsalmente, diámetro del tímpano 28% del diámetro del ojo, pliegue supratimpánico cubierto por tubérculos postrictales subcónicos; coanas grandes y oblicuas de contorno, no cubiertas por el piso palatal del maxilar; procesos de los odontóforos vomerinos presentes, de contorno oblicuo con 2-3 dientes; lengua ligeramente más ancha que larga, de forma acorazonada, $\frac{3}{4}$ adherida al piso de la boca.

Textura del dorso lisa, flancos y pelvis finamente granular, vientre areolado, pliegues dorsolaterales que se extienden desde la parte posterior del ojo hasta la pelvis, pliegue discoidal conspicuo, se extiende desde la mitad de los flancos hasta la región ventral; cloaca rodeada por varias verrugas aplanadas. Brazos esbeltos con tubérculos ulnares bajos; dedos sin rebordes cutáneos laterales, tres tubérculos palmares pequeños redondeados, tubérculo tenar ovalado; tubérculos subarticulares redondos, con tubérculos supernumerarios, dedos estrechos con almohadillas definidas por surcos circummarginales, almohadilla del dedo I no expandida. Dedo III y IV de la mano con tubérculo subarticular distal doble.

Extremidades posteriores esbeltas, longitud de la tibia 46% de la LRC, tubérculos subcónicos en el borde externo de la rodilla y tarso; pliegue tarsal interno ausente; talón con un tubérculo cónico y varios subcónicos; dedos del pie estrechos, con débiles rebordes cutáneos laterales, sin membranas interdigitales; tubérculos subarticulares redondos y prominentes; tubérculo metatarsal interno ovalado, 4 veces el tamaño del externo que es subcónico; tubérculos supernumerarios presentes, bajos; discos ligeramente expandidos en todos los dedos; dedo V mayor al III y alcanza la base del tubérculo subarticular distal del dedo IV.

En vida, presenta el dorso café con marcas en forma de \wedge café oscuro a negro rodeada de café claro, cabeza con marcas café oscuro en fondo café claro, banda interorbital, párpados, banda cantal

y supratimpánica café oscura a negra, superficies dorsales café con barras café oscuras; pliegues dorsolaterales café claro naranja; manos y pies café rojizo con manchas café oscuras a negras, dígitos crema amarillentos; vientre, pecho y garganta café con pequeñas y tenues marcas negras, peritoneo con iridóforos, superficies ocultas de las extremidades color café cremoso; iris finamente reticulado dorado verdoso con una línea media café cobrizo (Fig. 5, 8).

En preservado, presenta coloración dorsal café oscura a café claro cremoso, con una marca en el dorso en forma de \wedge y manchas irregulares desde la cabeza hasta la cloaca café oscuro; banda supratimpánica café oscura desde la parte posterior del ojo hasta la inserción del brazo; pliegues dorsolaterales café claros; flancos con barras café oscuras a negras con interespacios café claros a cremas, marcas blancas en la punta de los tubérculos; extremidades anteriores con marcas café oscuras a negras, dedos café claros con algunas marcas negras en los dedos III y IV; superficies dorsales de los muslos y extremidades posteriores con barras café oscuro separado por café claro; ingles, axilas, vientre, garganta y superficies ocultas de las extremidades café claro a crema; superficies palmares y plantares café claro (Figs. 2-3).

Medidas del holotipo (mm)

Longitud rostro cloaca LRC = 27; longitud de la tibia LT = 12,39; longitud del pie LP = 12,8; longitud de la cabeza LC = 10,04; ancho de la cabeza AC = 10,25; distancia interorbital DIO = 2,56; distancia internarinal EN = 2,07; distancia ojo narina ON = 2,97; diámetro horizontal del tímpano DT = 1,02.

Variación

Las hembras tienen un tamaño promedio de 1,5 veces más grandes que los machos (Tabla 1). La coloración en preservado de la serie tipo presenta el dorso desde café oscuro, café claro o crema, pliegues dorsolaterales claros; región interorbital, banda cantal-supratimpánica café oscura o negra; barras de las extremidades y flancos café oscuro separado por barras cremas o poco definidas en algunos individuos, superficies anteriores de los muslos y piernas café claras; dígitos crema. Observamos tres morfos de coloración en hembras, desde café oscuro homogéneo a marcas variables café oscuro a claro en el dorso incluyendo formas de X y \wedge y barra inter orbital (Fig. 6 D, E, F). Los machos presentaron cuatro morfos de coloración desde tonalidades café

Tabla 3. Principales caracteres diagnósticos de las especies del grupo *Pristimantis boulengeri*.

Especie	LRC	Pliegue dorso lateral	Tubérculos en el párpado	Tubérculos en el talón	Tubérculos en el borde externo del tarso	Tubérculos escapulares	Patrón coloración dorsal
<i>P. miltongallardoi</i>	♂17,7 (17,0–18,7; n = 5) ♀25,2 (22,3–28,2; n = 10)	Presente	Un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos pequeños	Un tubérculo grande	Presentes, pequeños	Presentes, redondeados	Dorso con marcas en forma “^” café oscuro
<i>P. omarrhynchus</i>	♂16,7 (12,1–20,0; n = 15) ♀25,2 (23,5–27,3; n = 3)	Presente	Un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos tubérculos bajos	Un tubérculo grande	Presentes, pequeños	Presentes, redondeados	Dorso con marcas en forma “^”(café oscuro
<i>P. angustilineatus</i>	♂18,1 (15,8–20,4; n = 61) ♀22,6 (20,8–24,8; n = 18)	Ausente	Sin tubérculos	Ausentes	Ausente	Ausente	Dorso con rayas finas dorsolaterales blancas delimitadas de negro por debajo
<i>P. batotis</i>	♂18,1–18,5 ♀21,5	Presente	Tubérculos cónicos	Subcónico	Presentes	Ausente	Dorso sin diseño específico
<i>P. boulengeri</i>	♂22,1 (18,6–25,6; n = 87) ♀30,0 (27,3–33,8; n = 17)	Ausente	Bajos, no cónicos	Tubérculos no cónicos	Ausente	Ausente	Dorso con marcas café y barra interorbital oscura
<i>P. brevifrons</i>	♂17,4 (15,1–19,7; n = 3) ♀22,8 (21,2–25; n = 5)	Ausente	Bajos	Ausente	Presente	Ausente	Dorso con marcas marrón oscuro
<i>P. cryptictus</i>	♂24,08 (20,6–27,2; n = 30)	Ausente	Un tubérculo redondeado rodeado por algunos pequeños	Ausente	Presente	Ausente	Dorso con o sin puntos o manchas irregulares en el cuerpo, sin franjas o líneas longitudinales

<i>P. dorsopictus</i>	σ (21,31,6; n = 7) φ (19,0-22,0; n = 8)	Ausente	Granular	Presentes, pequeños	Presentes, pequeños	Ausente	Dorso con bandas longitudinales o manchas en forma de V de color café oscuro
<i>P. myops</i>	σ 11,9 (10,9-13,6; n = 34) φ 15,5 (14,6-17,2; n = 38)	Ausente, interorbital presente, pliegue dérmico occipital en forma de W	Ausente, pliegue interorbital y sacral	Presentes, pequeños	Presentes, subcónicos	Ausente	Dorso con marcas dispersas oscuras
<i>P. quantus</i>	σ 11,9 (11,6-14,5; n = 4) φ 25,3 (14,4-16,7; n = 9)	Presente poco definidos	Tubérculo cónico	Pequeños subcónicos	Pequeños subcónicos	Ausente	Dorso con verrugas y marcas oscuras verdosas en forma de "Λ"
<i>P. urani</i>	σ 18,9 (18,7-19,1; n = 2) φ 22,5 (21-23,4; n = 4)	Ausente	Sin tubérculos	Ausentes	Ausentes	Ausente	Dorso con muchas manchas y marcas marrón oscuro dispersas

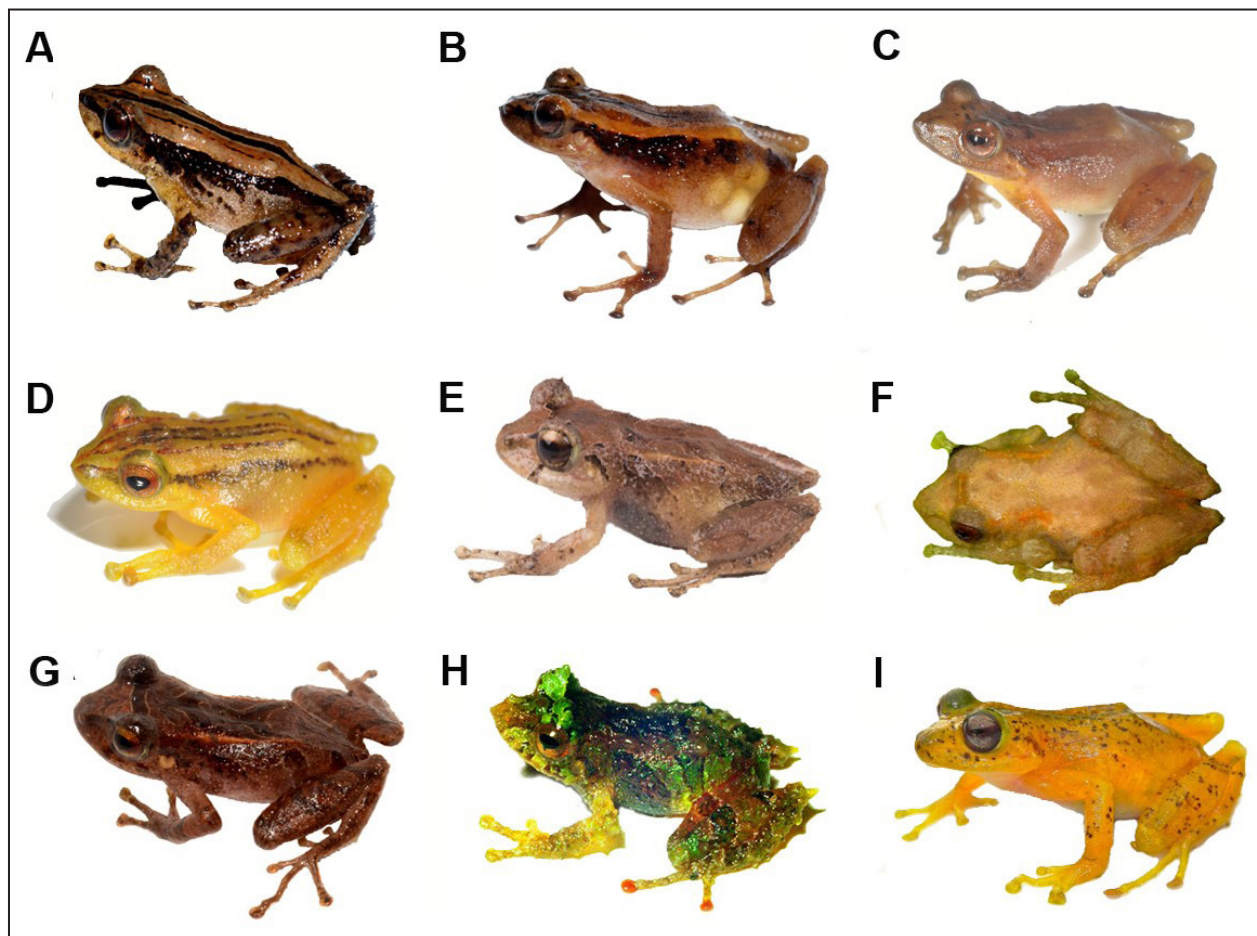


Figura 8. Variación de coloración en vida de algunas especies del grupo *Pristimantis boulengeri*. (A) *Pristimantis boulengeri* (MAR 2760); (B) *Pristimantis brevifrons* (MAR 2305); (C) *Pristimantis cryptopictus* (MHUA A12475); (D) *Pristimantis dorsopictus* (MHUA A12492); (E) *Pristimantis miltongallardoii* sp. nov., Holotipo (QCAZ 65980); (F) *Pristimantis myops* (iNaturalist); (G) *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov., Holotipo (DHMECN 11480); (H) *Pristimantis quantus* (ICN 29315); (I) *Pristimantis urani*, Holotipo (MHUA-A 7471). Fotografías: M. Rada (A, B); Mauricio Rivera-Correa (C, D); S. Ron (E); J. J. Ospina-Sarria iNaturalist (F); M. H. Yáñez-Muñoz (G); J. D. Lynch (H); F. Duarte (I). Fotografías sin escala.

oscuro a crema grisáceo, con antebrazos y muslos amarillentos o blanquecinos, vientres y gargantas homogéneamente crema inmaculado hasta café; los machos QCAZ 50082 y 50083 presentan mancha cefálica o banda interorbital crema (Fig. 6I y 6J).

La coloración en vida de la serie tipo varía desde dorso café rojizo hasta naranja claro amarillento sin diseño dorsal (QCAZ 65981) (Fig. 5B) con marcas en forma \wedge en el dorso (Fig. 5A, C–E), pliegues dorsolaterales naranja crema, superficie de las extremidades, superficies ocultas de los muslos y flancos con barras café oscuras separadas por barras cremas (Fig. 5 A–G); vientre y garganta cafés a crema amarillentos (Fig. 5 F–J); superficies ocultas de las axilas e ingles crema amarillentas a rojizas en hembras y machos; superficies anteriores de los muslos y piernas cafés; iris reticulado dorado verdoso con una línea media café cobrizo; banda interorbital,

cantal y timpánica café oscuro a negra; superficies posteriores de los muslos con barras café oscuro a claro amarillento (Fig. 5).

Distribución e historia natural

Pristimantis miltongallardoii se conoce solo para la provincia de Napo en tres localidades de las estribaciones orientales de los Andes en los drenajes de la subcuenca del río Cosanga (Fig. 10; 11). Ha sido registrada en bosque secundario, claros, bordes de bosques y áreas intervenidas, algunos individuos fueron encontrados en la vía a Baeza a los 1840 msnm; en Cosanga, Estación Científica Yanayacu es una especie abundante que se encuentra en bosque primario en vegetación baja (Guayasamin y Funk, 2009), en un intervalo altitudinal entre 1800–2137 msnm y al sur de la cordillera de los Guacamayos a 1927 msnm. Habita los bosques siempreverde mon-

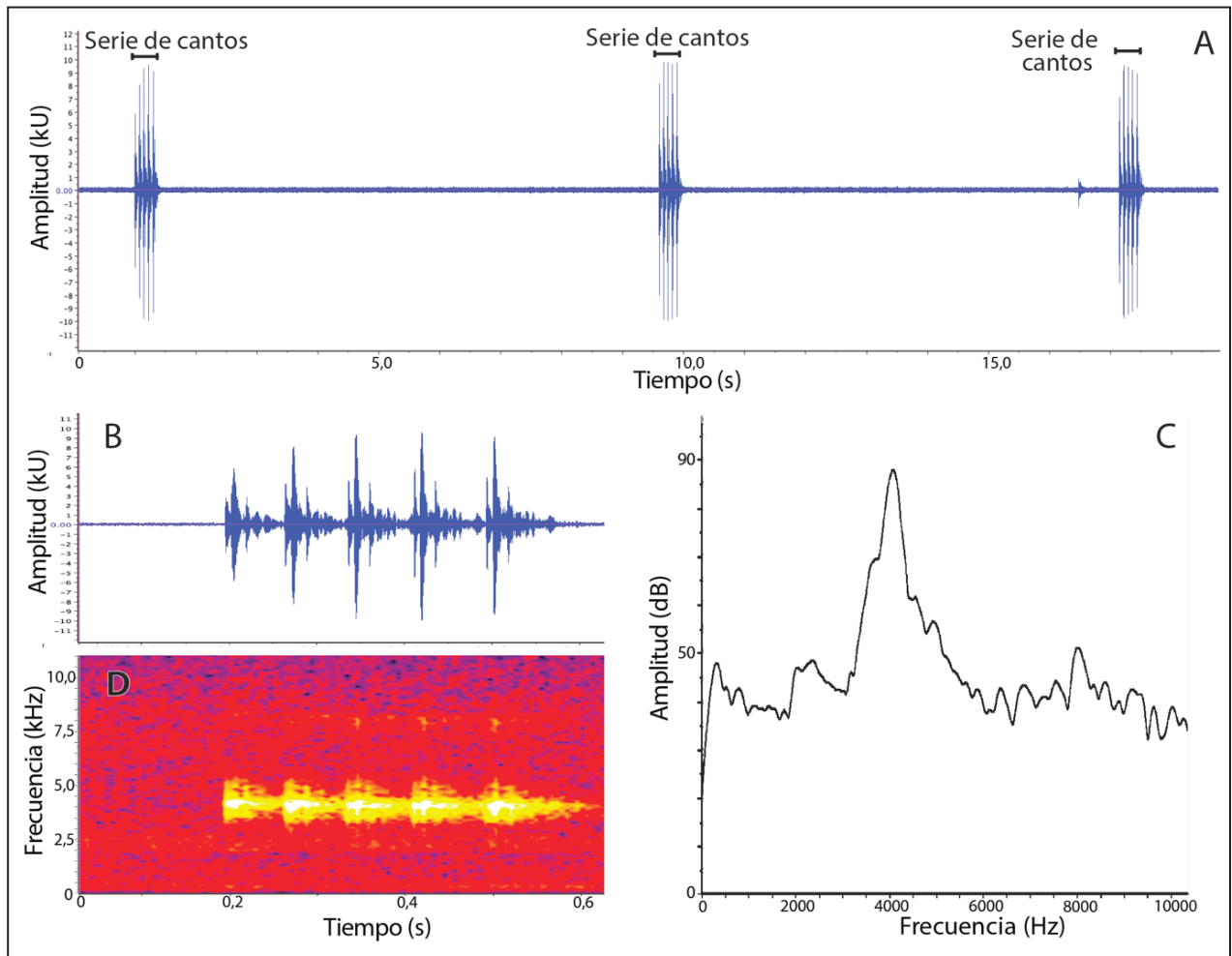


Figura 9. Canto de *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. A y B son oscilogramas, C es un espectro de poder y D es un espectrograma. (A) Tres series de cantos consecutivas; (B) y (D) serie de cinco cantos; (C) Espectro de poder de un canto. Macho DHMECN 11483, LRC = 17,6 mm, laderas del volcán Reventador, Provincia Sucumbíos, Ecuador.

tano de la cordillera oriental de los Andes norte de Ecuador (MAE, 2013) y Bosque Montano Oriental acorde con Ron *et al.*, 2022. Corresponde a los límites altitudinales de los pisos zoogeográficos Subtropical y Templado (Albuja *et al.*, 2012) (Fig. 10).

Discusión

Hasta el presente trabajo, el grupo de especies *Pristimantis boulengeri* era endémico de los Andes de Colombia (González-Durán *et al.*, 2017; Patiño-Ocampo *et al.*, 2022). *Pristimantis omarrhynchus* y *P. miltongallardoi* corresponden a las primeras especies del grupo para los Andes de Ecuador y para la cuenca amazónica. Las nuevas especies presentan las sinapomorfías del grupo propuestas por González-Durán *et al.*, (2017): (1) dedo III con un tubérculo subarticular distal doble; (2) tubérculo

subarticular distal doble del dedo IV; (3) peritoneo parietal cubierto con iridóforos (desconocido en *P. myops* y *P. quantus*); (4) saco vocal extendido; y (5) hocico con papila pequeña. Con la adición de las dos nuevas especies, el grupo *Pristimantis boulengeri* ahora incluye 11 especies: *P. angustilineatus* (Lynch, 1998); *P. baiotis* (Lynch, 1998); *P. boulengeri* (Lynch, 1981); *P. brevifrons* (Lynch, 1981); *P. cryptopictus* Patiño-Ocampo *et al.*, (2022); *P. dorsopictus* (Rivero y Serna, 1988); *P. miltongallardoi* (presente estudio); *P. myops* (Lynch, 1998); *P. omarrhynchus* (presente estudio); *P. quantus* (Lynch, 1998), *P. urani* Rivera-Correa y Daza 2016. *Pristimantis angustilineatus*, *P. baiotis*, *P. myops*, *P. quantus* y *P. urani* se encuentran distribuidas en la cordillera Occidental de Colombia, desde los 1500 m a 2500 m de elevación; *P. dorsopictus* y *P. cryptopictus* son de la cordillera Central entre los 1800 m a 3100 m. *Pristimantis boulengeri*

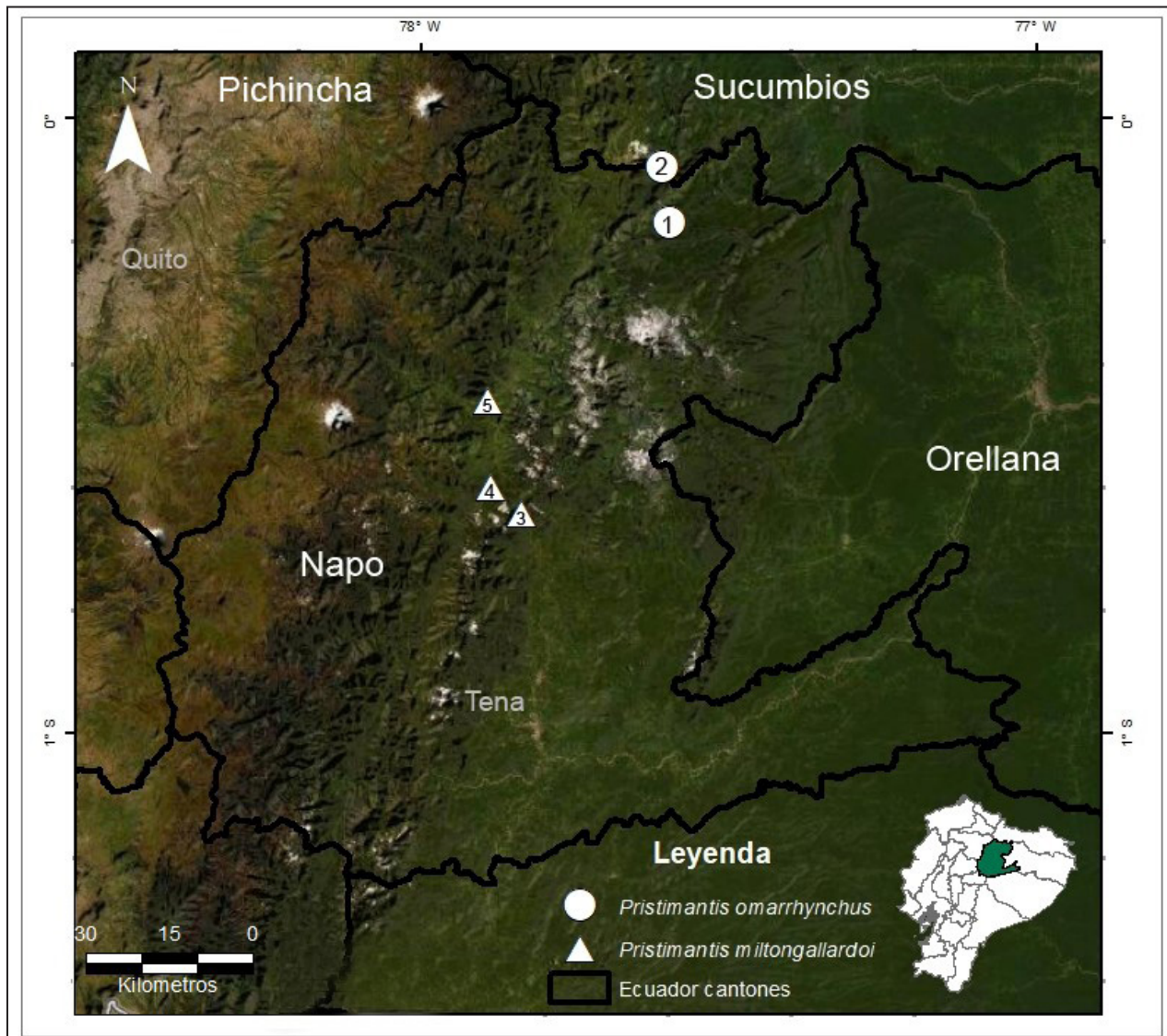


Figura 10. Mapa de distribución de *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. (1) Localidad tipo, laderas del volcán Reventador; Río Azuela, Reserva Ecológica Cayambe-Coca; (2) Sector embalse compensador, Hidroeléctrica Coca Codo Sinclair. *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov. (3) Localidad tipo, Cordillera de los Guacamayos; (4) Estación Científica Yanayacu; (5) Sector San Isidro antigua Vía Baeza-Cosanga.

y *P. brevifrons* se encuentran en ambas cordilleras entre los 1140 m a 3200 m (Lynch, 1981, 1998; Rivero y Serna, 1988; Rivera-Correa y Daza, 2016; Patiño-Ocampo *et al.*, 2022).

Recientes estudios (Ospina-Sarria y Duellman, 2019; Ron *et al.*, 2020) han identificado que los tubérculos hiperdistales también están presentes en otros grupos de *Pristimantis* (e.g., *P. leptolophus* y *P. lacrimosus*). Ese carácter al igual que la papila en la punta del hocico y saco vocal extendido, ha sido registrado en especies de *Pristimantis* del subgénero *Huicundomantis* o de los grupos de especies *P. lacrimosus* y *P. unistrigatus* (Lynch, 1979; Lynch y Duellman, 1980, 1997; Páez y Ron *et al.*, 2022; Ron

et al., 2020). Por otro lado, el peritoneo con iridóforos ha sido observado por inspección directa en *P. eremitus* (grupo de especies de *P. lacrimosus*), *P. calcarulatus* (grupo de especies *P. unistrigatus*) y *P. galdi* (grupo de especies de *P. lacrimosus*) (Obs. Pers. MYM). Se requiere un análisis comprehensivo de la distribución de estos caracteres para determinar si son homólogos u homoplásicos entre los clados de *Pristimantis* que los presentan.

En *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. hay plasticidad fenotípica en rasgos taxonómicamente importantes y que se asumen fijos a nivel de especie (Lynch y Duellman, 1997; Duellman y Lehr, 2009), por ejemplo, los tubérculos cónicos sobre el párpado,

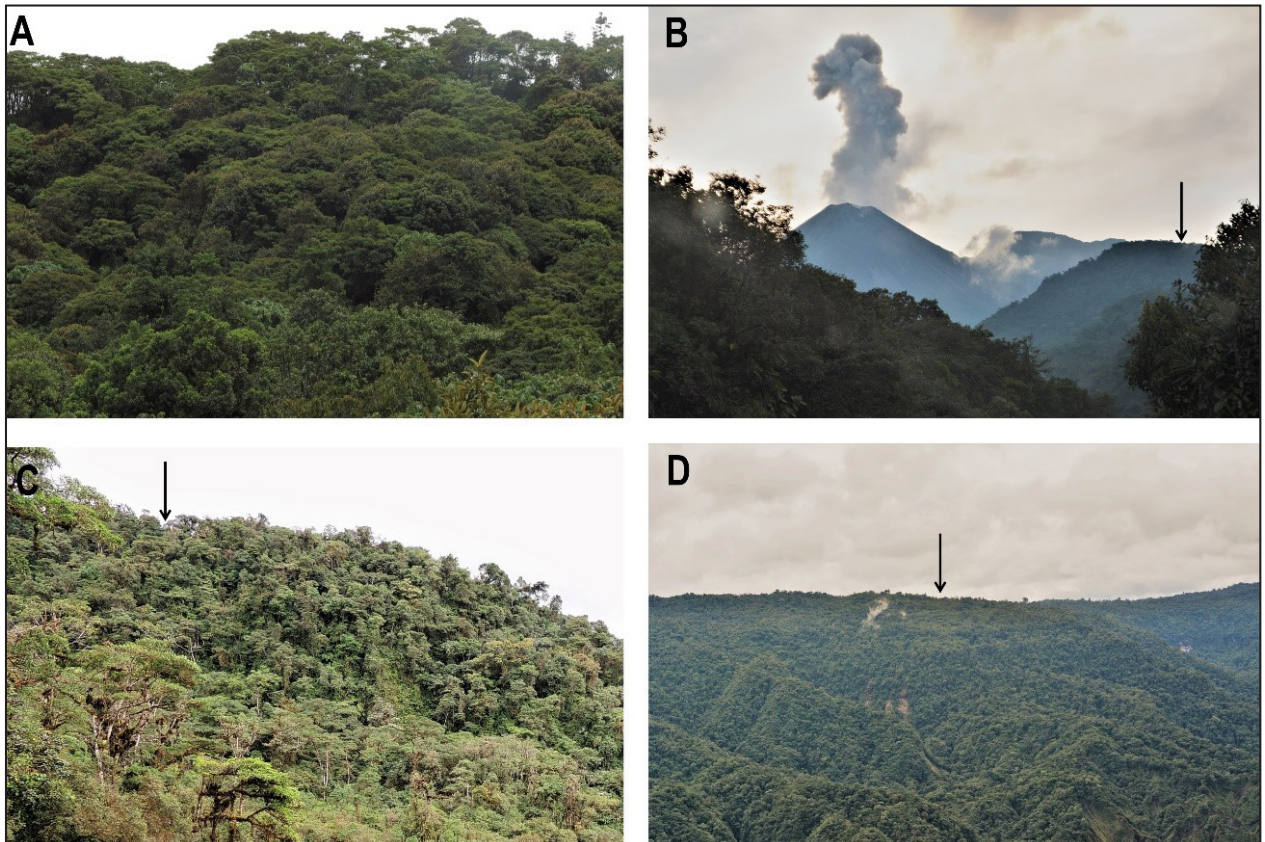


Figura 11. Paisaje general de las áreas de colección de *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. y *Pristimantis miltongallardoi* sp. nov. A) Estación Científica Yanayacu, B) Ladera del Volcán Reventador; C) Reserva Ecológica Cayambe Coca; D) Sector embalse compensador Hidroeléctrica Coca Codo Sinclair. Flechas indican áreas de colección. Fotografías: M.H. Yáñez-Muñoz.

talón o papila, variaron en pocas horas en el mismo individuo. La plasticidad fenotípica de la tuberculación de la piel ha sido poco documentada y solo se conoce en *P. mutabilis* y *P. sobetes* (Guayasamin *et al.*, 2015). Por lo tanto, es importante tenerla en cuenta para fotografiar y documentar los especímenes antes y después de la manipulación, con ello evaluar si la plasticidad es más frecuente de lo hasta ahora reportado en el género *Pristimantis*.

En la filogenia identificamos secuencias con determinación taxonómica incorrecta para los especímenes KU 202519 y TNHC-GDC14370, siendo inicialmente identificadas como *P. thymelensis* (Hedges *et al.*, 2008), y posteriormente como *P. myersi* (Guayasamin *et al.*, 2018). No obstante, dichas secuencias son casi idénticas a *P. ocreatus* (KU 208508 y QCAZ 13664), ambos especímenes de la localidad tipo de esta última especie, lo que indica un error en la determinación.

En nuestro análisis y en filogenias previas (e.g., González-Durán *et al.*, 2017; Rivera-Correa *et al.*, 2017, Rivera-Correa y Daza, 2016; Jetz y Pyron, 2018), los grupos de especies *P. boulengeri*, *P. lepto-*

lophus, *P. myersi* y *P. devillei* forman un clado con alto soporte (Fig. 1A). Este clado podría tener una equivalencia taxonómica de subgénero para el cuál estaría disponible el nombre *Trachyphrynus* (Goin y Cochran, 1963).

Agradecimientos

Agradecemos a la Fundación EcoCiencia financiada por el EcoFondo que, a través de las becas de investigación, apoyaron la realización y el desarrollo del proyecto “Priorización de áreas de conservación en el corredor Tropi-Andino OCP, a través del enfoque macroecológico de ranas endémicas *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). Del cual obtuvimos los registros ecológicos de la especie además de la colección de especímenes *voucher* para la descripción de *Pristimantis omarrhynchus*. Gracias a Rosita Alulema de la Hostería el Reventador por su hospitalidad con todo el equipo durante toda la salida de campo. A Marco Rada, Mauricio Rivera-Correa, Felipe Duarte, John D. Lynch, John J. Ospina y The University of Michigan Museum of Zoology, Division of



Figura 12. *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. *in situ*. (A) Holotipo, hembra adulta (DHMECN 11480, LRC = 23,5 mm) registrada a 0.80 cm del suelo en hoja de helecho; (B) Paratipo, macho adulto (DHMECN11483, LRC = 17,6 mm) registrado a 1 m. del suelo en el ápice de una hoja cantando. Fotografías: Patricia Bejarano-Muñoz (A); M.H. Yáñez-Muñoz (B).

Reptiles and Amphibians por su contribución con el material fotográfico Colombiano. Al Ministerio del Ambiente por el permiso de investigación N° 010-14 IC-FAU_DNB/MA y permiso para acceso a recursos genéticos MAE-DNB-CM-2016-0045 and MAE-DNB-CM-2019-0120, provistos por el Ministerio del Ambiente del Ecuador. A María Beatriz Pérez, Glenda Pozo y Jorge Brito M. por su colaboración en la obtención de datos en el campo y sus valiosos aportes al manuscrito. El trabajo de laboratorio y parte del trabajo de campo fue financiado por la Secretaría Nacional de Educación Superior, Ciencia, Tecnología e Innovación del Ecuador SENESCYT (iniciativa Arca de Noé; investigadores principales de SRR y Omar Torres) y proyectos de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Dirección General Académica. John D. Lynch y Raúl Sedano brindaron las mejores condiciones durante la visita de MYM a las colecciones del Instituto de Ciencias Naturales (ICN) de la Universidad de Colombia y la Colección Herpetológica de la Universidad del valle

del Cauca (UVC). La visita a las colecciones en Colombia de MYM fue posible gracias a la Fundación EcoMinga y El Jardín Botánico de Basell, a través de Javier Robayo, Lou Jost, Juan P. Reyes-Puig y Heinz Schneider. El trabajo de MYM forma parte del proyecto “Diversidad de Pequeños Vertebrados del Ecuador”, auspiciados por Diego Inclán y Francisco Prieto de INABIO. Patricia Bejarano Muñoz quiere dar un especial agradecimiento a sus padres y a toda la familia Muñoz-Ortiz en Medellín Colombia, por todo el amor brindado e inculcado por los animales. A todas nuestras familias por su apoyo incondicional y paciencia a lo largo de la investigación.

Literatura citada

- Albuja, L.; Almendáriz, A.; Barriga, R.; Montalvo, L.D.; Cáceres, F. & Román, J.L. 2012. Fauna de Vertebrados del Ecuador. Instituto de Ciencias Biológicas. Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador.
- Arteaga-Navarro, A.F. & Guayasamin, J.M. 2011. A new frog of the genus *Pristimantis* (Amphibia: Strabomantidae) from the high Andes of Southeastern Ecuador, discovered using morphological and molecular data. *Zootaxa* 2876: 17-29.
- Arteaga-Navarro, A.F.; Bustamante L. & Guayasamin, J.M. 2013. The amphibians and reptiles of Mindo: life in the Cloud forest. Quito: Universidad Tecnológica Indoamérica.
- Arteaga-Navarro, A.; Pyron, R.A.; Peñafiel, N.; Romero-Barreto, P.; Culebras, J.; Bustamante, L. & Guayasamin, J.M. 2016. Comparative phylogeography reveals cryptic diversity and repeated patterns of cladogenesis for amphibians and reptiles in northwestern Ecuador. *Plos One* 11(4): e0151746.
- Barrio-Amorós, C.L.; Heinicke, M.P. & Hedges, S.B. 2013. A new tuberculated *Pristimantis* (Anura, Terrarana, Strabomantidae) from the Venezuelan Andes, redescription of *Pristimantis pleurostriatus*, and variation within *Pristimantis vanadisae*. *Zootaxa* 3647: 43-62. Bioacoustics Research Program. 2014. Raven Pro: interactive sound analysis software (version 1.5). Ithaca (NY): The Cornell Lab of Ornithology. Available from: <http://www.birds.cornell.edu/raven>.
- Chávez, G. & Catenazzi, A. 2016. A new species of frog of the genus *Pristimantis* from Tingo María National Park, Huánuco Department, central Perú (Anura, Craugastoridae). *ZooKeys* 610: 113-130.
- Crawford, A.J.; Cruz, C.; Griffith, E.; Ross, H.; Ibáñez, R.; Lips, K.R. & Crump, P. 2013. DNA barcoding applied to ex situ tropical amphibian conservation programme reveals cryptic diversity in captive populations. *Molecular Ecology Resources* 13: 1005-1018.
- Darst, C.R. & Cannatella, D.C. 2004. Novel relationships among hyloid frogs inferred from 12S and 16S mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 462-475. *Pristimantis* from eastern Brazilian Amazonia (Anura, Craugastoridae). *ZooKeys* 687: 101-129.
- Lehr, E. 2009. Terrestrial-breeding frog (Strabomantidae) in Perú. Naturund Tier-Verlag. Naturwissenschaft. Munster. Germany.
- Elmer, K.R.; Dávila, J.A. & Lougheed, S.C. 2007. Cryptic diversity and deep divergence in an upper Amazonian leaf-litter frog,

- Eleutherodactylus ockendeni*. *BMC Evolutionary Biology* 7: 247.
- Esselstyn, J.A.; García, H.J.D.; Saulog, M.G. & Heaney, L.R. 2008. A new species of *Dermalopex* (Pteropodidae) from the Philippines, with a phylogenetic analysis of the *Pteropodini*. *Journal of Mammalogy* 89: 815-825.
- Faivovich, J.; Haddad, C.F.B.; Garcia, P.C.A.; Frost, D.R.; Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. 2005. Systematic Review of the Frog Family Hylidae, With Special Reference to Hylinae: Phylogenetic Analysis and Taxonomic Revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 240.
- Flores, G. & Vigle, G.O. 1994 A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the lowland rainforests of Amazonian Ecuador, with notes on the *Eleutherodactylus frater* assembly. *Journal of Herpetology* 28: 416-424.
- Fouquet, A.; Noonan, B.P.; Rodrigues, M. T.; Pech, N.; Gilles, A. & Gemmell, N.J. 2012. Multiple Quaternary refugia in the Eastern Guiana Shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. *Systematic Biology* 61: 461-489.
- Funk, W.C.; Almeida-Reinoso, D.; Nogales-Sornosa, F. & Bustamante, M.R. 2003. Monitoring population trends of *Eleutherodactylus* frogs. *Journal of Herpetology* 37: 245-256.
- García-R, J.C.; Crawford, A.J.; Mendoza, Á.M.; Ospina, O.; Cárdenas, H. & Castro, F. 2012. Comparative Phylogeography of Direct-Developing Frogs (Anura: Craugastoridae: *Pristimantis*) in the Southern Andes of Colombia. *PLoS ONE* 7: 1-9.
- Goin, C.J. & Cochran, D.M. 1963. Two new genera of leptodactylid frogs from Colombia. *Proceedings of the California Academy of Sciences Series 4*, 31: 499-505.
- González-Durán, 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: 42-74. Ecuador, with a comparison of vertical microhabitat use among *Pristimantis* species and the description of a new species of the *Pristimantis myersi* group. *Zootaxa* 2220: 41-66.
- Guayasamin, J.M.; Krynak, T.; Krynak, K.; Culebras, J. & Hutter, C.R. 2015. Phenotypic plasticity raises questions for taxonomically important traits: A remarkable new Andean rainfrog (*Pristimantis*) with the ability to change skin texture. *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 913-928.
- Guayasamin, J.M.; Hutter, C.R.; Tapia, E.E.; Culebras, J.; Peñafiel, N.; Pyron, R.A. & Arteaga-Navarro, A. 2017. Diversification of the rainfrog *Pristimantis ornatissimus* in the lowlands and Andean foothills of Ecuador. *PLoS ONE* 12: 1-21. A new (singleton) rainfrog of the *Pristimantis myersi* Group (Amphibia: Craugastoridae) from the northern Andes of Ecuador. *Zootaxa* 4527: 323-334.
- Guindon, S.; Dufayard, J.F.; Lefort, V.; Anisimova, M.; Hordijk, W. & Gascuel, O. 2010. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Systematic Biology* 59: 307-321.
- 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: 1-182.
- Heinicke, M.P.; Duellman, W.E. & Hedges, S.B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 10092-10097.
- Heinicke, M.P.; Duellman, W.E.; Trueb, L.; Means, B.D.; Macculloch, R.D. & Hedges, S.B. 2009. A new frog family (Anura: Terrarana) from South America and an expanded direct-developing clade revealed by molecular phylogeny. *Zootaxa* 2211: 1-35.
- Heinicke, M.P.; Barrio-Amorós, 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: 151-172.
- Heinicke, M.P.; Lemmon, A.R.; Lemmon, E.M.; McGrath, K. & Hedges, S.B. 2017. Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118: 145-155.
- Hutter, C.R. & Guayasamin, J.M. 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.
- Jablonski, D.; Grula, D.; Barrio-Amorós, C.L. & Kok, P.J.R. 2017. Correspondence Molecular phylogenetic relationships among *Pristimantis* summit populations in the eastern Tepui chain: insights from *P. aureoventris* (Anura: Craugastoridae). *Salamandra* 53: 473-478.
- Jetz, W. & Pyron, R.A. 2018 The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology & Evolution* 2: 850-858.
- Köhler, J.; Jansen, M.; Rodríguez, A.; Kok, P.J.R.; Toledo, L.F.; Emmrich, M.; Glaw, F.; Haddad, C.F.B.; Rödel, M. & Vences, M. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa* 4251: 1-124.
- Kok, P.J.R.; MacCulloch, R.D.; Means, D.B.; Roelants, K.; Van Bocxlaer, I. & Bossuyt, F. 2012. Low genetic diversity in Tepui summit vertebrates. *Current Biology* 22: R589-R590.
- Kok, P.J.R.; Dezfoulian, R.; Means, D.B.; Fouquet, A. & Barrio-Amorós, C.L. 2018. Amended diagnosis and redescription of *Pristimantis marmoratus* (Boulenger, 1900) (Amphibia: Craugastoridae), with a description of its advertisement call and notes on its breeding ecology and phylogenetic relationships. *European Journal of Taxonomy* 397: 1-30. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1695-1701.
- Lehr, E.; Moravec, J. & Cusi, J.C. 2012. Two new species of *Phrynopus* (Anura, Strabomantidae) from high elevations in the Yanachaga-Chemillén National Park in Perú (Departamento de Pasco). *ZooKeys* 235: 51-71.
- Lehr, E. & Von May, R. 2017. A new species of terrestrial-breeding frog (Amphibia, Craugastoridae, *Pristimantis*) from high elevations of the Pui Pui protected forest in Central Perú. *ZooKeys* 660: 17-42.
- Lehr, E.; Moravec, J.; Cusi, J.C. & Gvoždík, V. 2017. A new minute species of *Pristimantis* (Amphibia: Anura: Craugastoridae) with a large head from the Yanachaga-Chemillén National Park in central Perú, with comments on the phylogenetic diversity of *Pristimantis* occurring in the Cordillera Yanachaga. *European Journal of Taxonomy* 325: 1-22.
- Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1973. A review of the

P. Bejarano-Muñoz *et al.* — Dos nuevas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* para Ecuador.

- Centrolenidae frogs of Ecuador, with descriptions of new species. *Occasional papers of the Museum of Natural History Lawrence, University of Kansas* 66: 64-66.
- Lynch, J.D. 1979. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Andes of Southern Ecuador. *The University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications* 66: 1-62.
- Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1980. The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the Ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae). *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History Lawrence, University of Kansas* 69: 1-86.
- Lynch, J.D. 1981. Two new species of *Eleutherodactylus* from western Colombia (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 697: 1-12.
- Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in Western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. *The University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication* 23: 1-236.
- Lynch, J.D. 1998. New species of *Eleutherodactylus* from the cordillera occidental of western Colombia with a synopsis of the distribution of species in western Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 22: 118-148.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10. Available from: <http://mesquiteproject.org>
- MAE (Ministerio del Ambiente del Ecuador). 2013. Sistema de clasificación de los ecosistemas del Ecuador continental. Quito: Subsecretaría de Patrimonio Natural.
- Morales-Mite, M. & Yáñez-Muñoz, M.H. 2013. Anfibios y Reptiles. En: COCASINCLAIR. 2013. Flora y Fauna representativa de los bosques piemontanos y montanos bajo del proyecto hidroeléctrico coca codo Sinclair. Publicación Técnico-Divulgativa de la Empresa Pública Estratégica Hidroeléctrica Coca Codo Sinclair. Imprenta Murgraphic. Quito-Ecuador.
- Morales-Mite, M.; Yáñez-Muñoz, M.H.; Meza-Ramos, P. & Reyes-Puig, M. 2013. Herpetofauna en las reservas de la Fundación Jocotoco: Reserva Biológica Canandé. En: MECN (Eds.) Herpetofauna en Áreas Prioritarias para la Conservación: el sistema de reservas Jocotoco y Ecominga. Monografía 6 (pp. 1-408). Serie de Publicaciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN). Quito: Fundación para la Conservación Jocotoco, Fundación Ecominga.
- Nguyen, L.T.; Schmidt, H.A.; von Haeseler, A. & Minh, B.Q. 2015. IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32: 268-274.
- Ortega-Andrade, H. M. & Venegas, P.J. 2014. A new synonym for *Pristimantis luscombei* (Duellman and Mendelson 1995) and the description of a new species of *Pristimantis* from the upper Amazon basin (Amphibia: Craugastoridae). *Zootaxa* 3895: 31-57.
- Ospina-Sarría J.J. & Duellman W.E. 2019. Two new species of *Pristimantis* (Amphibia: Anura: Strabomantidae) from southwestern Colombia. *Herpetologica* 75: 85-95.
- Padial, J.M.; Grant, T. & Frost, D.R. 2014. Molecular systematic of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa* 3825: 1-132.
- Páez, N.B. & Ron, S.R. 2019. Systematics of Huicundomantis, a new subgenus of *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with extraordinary cryptic diversity and eleven new species. *Zookeys* 868: 1-112.
- Patiño-Ocampo, E.; Duarte-Marín, S. & Rivera-Correa, M. 2022. Genética, bioacústica y morfología revelan una nueva especie oculta en *Pristimantis dorsopictus* (Anura: Strabomantidae). *Revista Latinoamericana de Herpetología* 5: 60-90.
- Pinto-Sánchez, N.R.; Ibáñez, R.; Madriñán, S.; Sanjurjo, O.I.; Bermingham, E. & 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: 954-972.
- Ríos-Soto, J.A. & Ospina-L, A.M. 2018. The advertisement call of *Pristimantis boulengeri* (Lynch, 1981) from a population in the Central Andes of Colombia (Anura: Craugastoridae). *Herpetology Notes* 11: 719-723.
- 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* 10: 129-134.
- Rivera-Correa, M.; Jimenez, C. & Daza, J.M. 2017. Phylogenetic analysis of the Neotropical *Pristimantis leptolophus* species group (Anura: Craugastoridae): molecular approach and description of a new polymorphic species. *Zootaxa* 4242: 313-343.
- Rivera-Prieto, D.A.; Rivera-Correa, M. & Daza, J.M. 2014. A new colorful species of *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae) from the eastern flank of the Cordillera Central in Colombia. *Zootaxa* 3900: 223-242.
- Robert, E.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32: 1792-97.
- Ron, S.R.; Carrión, J.; Caminer, M.A.; Sagredo, Y.; Navarrete, M.J.; Ortega, J.A.; Varela, A.; Maldonado, G.A. & Terán, C. 2020. Three new species of frogs of the genus *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with a redefinition of the *P. lacrimosus* species group. *ZooKeys* 993: 121-155.
- Ron, S.R.; Merino-Viteri, A. & Ortiz, D.A. 2022. Anfibios del Ecuador. Versión 2022.0. Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>, fecha de acceso 14 de septiembre, 2022.
- Shepack, A.; Von May, R.; Ttito, A. & Catenazzi, A. 2016. A new species of *Pristimantis* (Amphibia, Anura, Craugastoridae) from the foothills of the Andes in Manu National Park, Southeastern Perú. *ZooKeys* 594: 143-164.
- Székely, P.; Cogălniceanu, D.; Székely, D.; Páez, N. & Ron, S.R. 2016. A new species of *Pristimantis* from southern Ecuador (Anura, Craugastoridae). *ZooKeys* 606: 77-97.
- Vasconcelos, T.S.; da Silva, F.R.; dos Santos, T.G.; Prado, V.H.M. & Provete, D.B. 2019. Biogeographic Patterns of South American Anurans. *Springer Nature Switzerland, Cham*, 149 pp.
- Von May, R.; Catenazzi, A.; Corl, A.; Santa-Cruz, R.; Carnaval, A.C. & Moritz, C. 2017. Divergence of thermal physiological traits in terrestrial breeding frogs along a tropical elevational gradient. *Ecology and Evolution* 7: 3257-3267.
- Zhang, P.; Liang, D.; Mao, R.L.; Hillis, D.M.; Wake, D.B. & Cannatella, D.C. 2013. Efficient sequencing of anuran

mtDNAs and a mitogenomic exploration of the phylogeny and evolution of frogs. *Molecular Biology and Evolution* 30: 1899-1915.

Zimmerman, B.L. & Simberloff, D. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of Biogeography* 23: 27-46.

Apéndice I. Números de acceso para las secuencias de ADN generadas para el análisis filogenético. Todas las localidades están en Ecuador. Las secuencias corresponden al gen 16S a no ser que se especifique algo distinto.

Taxon	Voucher	Localidad	Coordenadas	Altitud (m)	No. accesión GenBank
<i>Pristimantis omarrhynchus</i> sp. nov.	DHMECN 11480 / QCAZ77345	El Reventador, Provincia Sucumbíos	0.086141 S 77.599214 O	1890	OM339541
<i>Pristimantis miltongallardoi</i> sp. nov.	QCAZ 58607	San Isidro, ~12 km SE Cuyuja, Provincia Napo	0.449579 S 77.95183 O	1994	MW504199
<i>Pristimantis miltongallardoi</i> sp. nov.	QCAZ 58608	San Isidro, ~12 km SE Cuyuja, Provincia Napo	0.449579 S 77.95183 O	1994	MW504201
<i>Pristimantis miltongallardoi</i> sp. nov.	QCAZ 58609	Reserva Yanayacu, Provincia Napo	0.5899 S 77.8755 O	2058	MW504200
<i>Pristimantis miltongallardoi</i> sp. nov.	QCAZ 63481	Baeza antigua sendero al Río Papallacta, Provincia Napo	0.459500 S 77.89239 O	1843	MW504202
<i>Pristimantis miltongallardoi</i> sp. nov.	QCAZ 63482	Baeza antigua sendero al Río Papallacta, Provincia Napo	0.459500 S 77.89239 O	1843	MW504203

Apéndice II. Material examinado y referido.

Pristimantis omarrhynchus sp. nov. (Ecuador): Provincia Sucumbíos: El Reventador, Río Azuela: QCAZ 77382–391: 1727–2000 msnm.

Pristimantis miltongallardoi sp. nov. (Ecuador): Provincia Napo: Reserva Ecológica Antisana, Cordillera de los Guacamayos, Sector la Virgen (sendero Jumandi): QCAZ 65982, 65984–987, 65990–992, 65995: 1927 msnm. Provincia Napo: Cosanga, Estación Científica Yanayacu: QCAZ 18936–977, 18992, 19506–508, 19009–016, 19058–062, 19498–505, 19509, 22372–376, 39822–825: 2100 msnm. Provincia Napo: Cuyuja, antigua vía Napo Baeza, sendero que baja de la carretera Baeza-Papallacta al río Papallacta: QCAZ 63481–487: 1843 msnm. Provincia Napo; sector San Isidro aproximadamente a 12 km SE de Cuyuja: QCAZ 58607–609: *Pristimantis omarrhynchus* sp. nov. (Ecuador): Provincia Sucumbíos: El Reventador, Río Azuela: QCAZ 77382–391: 1727–2000 msnm.

Pristimantis miltongallardoi sp. nov. (Ecuador): Provincia Napo: Reserva Ecológica Antisana, Cordillera de los Guacamayos, Sector la Virgen (sendero Jumandi): QCAZ 65982, 65984–987, 65990–992, 65995: 1927 msnm. Provincia Napo: Cosanga, Estación Científica Yanayacu: QCAZ 18936–977, 18992, 19506–508, 19009–016, 19058–062, 19498–505, 19509, 22372–376, 39822–825: 2100 msnm. Provincia

Napo: Cuyuja, antigua vía Napo Baeza, sendero que baja de la carretera Baeza-Papallacta al río Papallacta: QCAZ 63481–487: 1843 msnm. Provincia Napo; sector San Isidro aproximadamente a 12 km SE de Cuyuja: QCAZ 58607–609: 1994 msnm.

Pristimantis angustilineatus (Colombia): Departamento Valle del Cauca, municipio El Cairo, vereda Las Amarillas, sitio El Boquerón, 19.85 km del cementerio de El Cairo: ICN 39598, Holotipo: 2140–2150 msnm.

Pristimantis boulengeri (Colombia): Departamento de Quindío: ICN 34035.

Pristimantis myops (Colombia): Departamento Valle del Cauca, municipio El Cairo, vereda Las Amarillas, El Boquerón (límite con Depto. Choco), 19.6 km del cementerio de El Cairo: ICN 39684, Holotipo: a 2130 msnm.

Pristimantis quantus (Colombia): Departamento de Valle del Cauca, Municipio El Cairo, vereda Las Amarillas, El Boquerón (límite con Depto. Choco): ICN 29340, Holotipo: 2100–2250 msnm.

Pristimantis baiotis (Colombia): Departamento de Antioquia, municipio de Urrao, Parque Natural Nacional Las Orquídeas, vereda río Calles, Quebrada Las Canoas: ICN 19170, Holotipo: 1780-1870 msnm.

P. Bejarano-Muñoz *et al.* — Dos nuevas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* para Ecuador.

Apéndice III. Comparación de caracteres utilizados entre especies del grupo de especies de *Pristimantis boulengeri*.

Especie	LRC	Pliegue dorsolateral	Tímpano	Hocico en vista Dorsal	Hocico en vista lateral
<i>P. miltongallardoii</i>	♂ 17,7(17,0–18,7; n = 5) ♀ 25,2(22,3–28,2; n = 10)	Presente	Presente	Redondeado	Redondeado
<i>P. omarrhynchus</i> sp nov.	♂ 16,7(12,1–20,0; n = 15) ♀ 25,2(23,5–27,3; n = 3)	Presente	Presente	Subacuminado con papila en la punta	Redondeado
<i>P. angustilineatus</i>	♂ 18,1(15,8–20,4; n = 61) ♀ 22,6(20,8–24,8; n = 18)	Ausente	Presente	Subacuminado con papila en la punta	Agudamente redondeado
<i>P. baiotis</i>	♂ 18,1–18,5 ♀ 21,5	Presente	Presente	Acuminado	Protuberante
<i>P. boulengeri</i>	♂ 22,1(18,6–25,6; n = 87) ♀ 30,0(27,3–33,8; n = 17)	Ausente	Presente	Subacuminado con papila en la punta	Agudamente redondeado
<i>P. brevifrons</i>	♂ 17,4(15,1–19,7; n = 3) ♀ 22,8(21,2–25; n = 5)	Ausente	Presente	Subacuminado con papila en la punta	Protuberante
<i>P. crytopictus</i>	♂ 24,08(20,6–27,2; n = 30)	Ausente	Presente	Acuminado con papila en la punta	
<i>P. dorsopictus</i>	♂ (21,31,6; n = 7) ♀ (19,0–22,0; n = 8)	Ausente	Presente	Redondeado con protuberancia en la punta	Redondeado, corto
<i>P. myops</i>	♂ 11,9(10,9–13,6; n = 34) ♀ 15,5(14,6–17,2; n = 38)	Ausente	Presente	Ovoide	Redondeado, corto
<i>P. quantus</i>	♂ 11,9(11,6–14,5; n = 4) ♀ 25,3(14,4–16,7; n = 9)	Presente poco definidos	Presente	Subacuminado con papila en la punta	Agudamente redondeado
<i>P. urani</i>	♂ 18,9(18,7–19,1; n = 2) ♀ 22,5(21–23,4; n = 4)	Ausente	Presente	Redondeado	Truncado

Apéndice III. Continuación

Especie	Tubérculos en el párpado	Vomerinos	Hendiduras	Almohadillas nupciales	Reborde cutáneos mano
<i>P. miltongallardoii</i> sp nov.	Un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos pequeños	Oblicuos, bajos 2 a 4	Presente	Presentes	Ausentes
<i>P. omarrhynchus</i> sp nov.	Un tubérculo cónico prominente rodeado por algunos tubérculos bajos	Oblicuos, bajos 2 a 4	Presente	Presentes	Ausentes

<i>P. angustilineatus</i>	Sin tubérculos	Medianos, bajos de 2 a 4	Presentes	Presente	Ausente
<i>P. baiotis</i>	Tubérculos cónicos	Oblicuos, bajos	Presentes	Presente	Presente
<i>P. bounlengeri</i>	Bajos, no cónicos	Oblicuos de 2 a 5	Presentes	Presentes	Ausente
<i>P. brevifrons</i>	Bajos	Ausentes o pequeños	Presentes	Ausentes	Presente
<i>P. crypopticus</i>	Un tubérculo redondeado rodeado por algunos pequeños	Pequeños, oblicuos de 3 a 5	Presentes	Presente	Ausente
<i>P. dorsopictus</i>	Granular	Pequeños	Presentes	Ausentes	Ausente
<i>P. myops</i>	Ausente, pliegue interorbital y sacral	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presente
<i>P. quantus</i>	Tubérculo cónico	Ausentes	Presentes	Ausentes	Presentes
<i>P. urani</i>	Sin tubérculos	Ausentes	Presentes	Presente	Presentes

Apéndice III. Continuación

Especie	Tubérculo metatarsal externo	Tubérculos supernumerarios	Reborde cutáneos del pie	Coloración
<i>P. miltongallardoi</i> sp. nov.	Pequeño subcónico	Presentes, bajos	Ausente	Dorso café claro verdoso hasta café oscuro naranja o rojo, marcas en forma “^” café oscuro, flancos y superficies ocultas de muslos y extremidades con barras café separado por barras cremas, vientre y garganta café a crema amarillenta.
<i>P. omarrhynchus</i> sp. nov.	Pequeño subcónico	Presentes, bajos	Ausente	Dorso café claro verdoso hasta café oscuro rojizo, marcas en forma “)” (“ café oscuro, flancos y superficies ocultas de muslos y extremidades con barras café separado por barras cremas, vientre y garganta café a crema amarillento.
<i>P. angustilineatus</i>	Redondeado	Indistintos	Estrechos	Dorso amarillo bronceado con rayas finas dorsolaterales blancas delimitadas de negro por debajo.
<i>P. baiotis</i>	Oval	Presentes	Presentes	Dorso café, pliegues dorsolaterales crema, ingles incoloras, vientre crema con puntos negros.

P. Bejarano-Muñoz *et al.* — Dos nuevas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* para Ecuador.

<i>P. boulengeri</i>	Oval	Numerosos	Estrechos	Dorso café pálido con marcas café, barra interorbital oscura, vientre crema, superficies posteriores de los muslos café pálido
<i>P. brevifrons</i>	Subcónico	Presentes	Presentes	Dorso café pálido amarillento con marcas marrón oscuro, superficies ocultas de las ingles café, vientre immaculado.
<i>P. cryptopictus</i>	Cónico	Presentes, bajos	Ausente	Dorso amarillo claro, naranja o café oscuro, con o sin puntos o manchas irregulares en el cuerpo, sin franjas o líneas longitudinales, vientre crema.
<i>P. dorsopictus</i>	Alargado	Presentes, bajos	Ausente	Dorso amarillo verdoso con pintas grises, flancos rojizos, región inguinal a veces con puntos blancos, vientre immaculado.
<i>P. myops</i>	Redondeado	Presente, indistintos	Presente	Dorso café con marcas dispersas oscuras, ingles crema pigmentadas de amarillo, muslos salmón o naranjas, vientre fuertemente moteado de café o negro.
<i>P. quantus</i>	Cónico	Pequeños y bajos	Ausente	Dorso café con marcas oscuras verdosas, garganta amarilla, puntos en los flancos amarillentos o rojizos, vientre crema reticulado café.
<i>P. urani</i>	Redondeado	Pequeños y bajos	Ausente	Dorso verde amarillento con marcas marrón oscuro, vientre crema.

© 2022 por los autores, licencia otorgada a la Asociación Herpetológica Argentina. Este artículo es de acceso abierto y distribuido bajo los términos y condiciones de una licencia Atribución-No Comercial 4.0 Internacional de Creative Commons. Para ver una copia de esta licencia, visite <http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>