



**Universidad Nacional Mayor de San Marcos**

**Universidad del Perú. Decana de América**

Dirección General de Estudios de Posgrado

Facultad de Ciencias Biológicas

Unidad de Posgrado

**Filogenia molecular y revisión taxonómica de las  
salamandras *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana*  
(Caudata: Plethodontidae) de Perú**

**TESIS**

Para optar el Grado Académico de Magíster en Zoología con  
mención en Sistemática y Evolución

**AUTOR**

Juan Carlos CUSI MARTINEZ

**ASESOR**

Mg. Teófilo Hernán ORTEGA TORRES

Lima, Perú

2021



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

## Referencia bibliográfica

---

Cusi, J. (2021). *Filogenia molecular y revisión taxonómica de las salamandras *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* (Caudata: Plethodontidae) de Perú*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

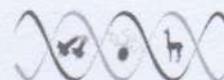
---

## Hoja de metadatos complementarios

Código ORCID del autor	<a href="https://orcid.org/0000-0002-1388-8024">https://orcid.org/0000-0002-1388-8024</a>
DNI o pasaporte del autor	43424498
Código ORCID del asesor	<a href="https://orcid.org/0000-0002-4396-2598">https://orcid.org/0000-0002-4396-2598</a>
DNI o pasaporte del asesor	10330989
Grupo de investigación	—
Agencia financiadora	USA Conservation International Foundation (CI) Project BioCuenas
Ubicación geográfica donde se desarrolló la investigación	Lugar: Bosque de Protección Alto Mayo, San Martín, Perú Coordenadas geográficas: 05°23'21"-06°10'56" S, 77°43'18"-77°12'17" W
Año o rango de años en que se realizó la investigación	2013-2016
Disciplinas OCDE	Zoología, Ornitología, Entomología, Ciencias biológicas del comportamiento <a href="https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11">https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.11</a>



**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**  
Universidad del Perú. Decana de América



**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**UNIDAD DE POSGRADO**

**Exped. N° 206-UPG-FCB-2021**

**ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE  
MAGÍSTER EN ZOOLOGÍA (SUSTENTACIÓN VIRTUAL)**

Siendo las 15:05 horas del día 24 de mayo de 2021, en Evento Virtual mediante la herramienta MEET de Google, con enlace [meet.google.com/krt-cuvp-cki](https://meet.google.com/krt-cuvp-cki), el Jurado de Tesis conformado por:

Dra. Diana Fernanda Silva Dávila	(Presidente)
Dra. Mónica Arakaki Makishi	(Miembro)
Mg. Irbin Baltazar Llanqui Argollo	(Miembro)
Mg. Teófilo Hernán Ortega Torres	(Asesor)

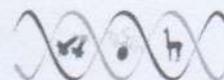
Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar al Grado Académico de Magíster en Zoología con mención en Sistemática y Evolución, que solicitara el señor Bachiller Don **JUAN CARLOS CUSI MARTINEZ**.

Después de darse lectura al **Expediente N° 206v-UPG-FCB-2021**, en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado presenciaron la exposición de la Tesis Titulada:

**“FILOGENIA MOLECULAR Y REVISIÓN TAXONÓMICA DE LAS SALAMANDRAS *Bolitoglossa altamazonica* Y *B. peruviana* (CAUDATA: PLETHODONTIDAE) DE PERÚ”**, y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por el graduando.



**UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS**  
Universidad del Perú. Decana de América



**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**UNIDAD DE POSGRADO**

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: Excelente con la nota de diecinueve (19)

A continuación, el Presidente del Jurado de Tesis recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Zoología con mención en Sistemática Evolutiva, al señor Bachiller **JUAN CARLOS CUSI MARTINEZ**.

Siendo las 16:45 horas se levantó la Sesión, recibiendo el graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, el día lunes 24 del mes de mayo del año 2021.

**Dra. Diana F. Silva Dávila**  
Profesora Principal a D.E.  
PRESIDENTE  
[diana.silva@unmsm.edu.pe](mailto:diana.silva@unmsm.edu.pe)  
RENACYT P0010373

**Mg. Teófilo H. Ortega Torres**  
Profesor Principal D.E.  
ASESOR  
[tortegat@unmsm.edu.pe](mailto:tortegat@unmsm.edu.pe)  
RENACYT P0015802

**Dra. Monica Arakaki Makishi**  
Profesora Principal a D.E.  
MIEMBRO  
[marakakim@unmsm.edu.pe](mailto:marakakim@unmsm.edu.pe)  
RENACYT P0003852

**Mg. Irbin B. Llanqui Argollo**  
Profesor Auxiliar a T.C.  
MIEMBRO  
[illanquia@unmsm.edu.pe](mailto:illanquia@unmsm.edu.pe)

## AGRADECIMIENTOS

A Rudolf von May del Museo de Zoología de la Universidad de Michigan por su incansable apoyo y orientación en el desarrollo de este estudio; a David Wake del Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California por sus significativos comentarios; a César Aguilar por sus valiosos comentarios y por ser un mentor en mis estudios sobre la herpetofauna; a Hernán Ortega de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por su constante asesoría y apoyo; y a Isabella Brcko de la Universidad Federal de Pará por su amable colaboración y provisión de datos morfométricos de las especies de Brasil. A Betty Millán y a Jesús Córdova del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, a Pablo Venegas del Centro de Ornitología y Biodiversidad, a Giuseppe Gagliardi del Museo de Zoología de la Universidad Nacional de la Amazonía Peruana y a Jiri Moravec del Museo Nacional de Praga por facilitarme los accesos a las colecciones herpetológicas. A Omar Rojas por proveerme de fotos en vida del neotipo de *Bolitoglossa altamazonica*. A Jeffrey W. Streicher del Museo de Historia Natural de Londres por proveer mediciones corporales y fotografías del holotipo de *Bolitoglossa peruviana*. A Santiago Castroviejo-Fisher y a Andres Jaramillo de la Pontificia Universidad Católica de Rio Grande del Sur, y a José Manuel Padial del Museo de Historia Natural Carnegie por el préstamo de valiosos especímenes de Perú. A Ysela Agüero y a Claudio Florez de la Facultad de Ciencias Matemáticas y Estadística de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos por orientarme en las pruebas y análisis estadísticos. A Douglas Cotrina e Ivonne Paico por las autorizaciones de colecta y las facilidades de acceso al Santuario Nacional Tabaconas Namballe y Bosque de Protección Alto Mayo. A mis amigos guardaparques y guías locales por el apoyo en las fases de campo. A las fundaciones Rufford, Conservation International-Proyecto BioCuencas y Percy Sladen por proveer los fondos para esta investigación. A mis apreciados amigos: Andy Barboza, Francis Vargas y Víctor Vargas por su apoyo durante los trabajos de campo. A mis compañeros del departamento de Herpetología (Claudia Torres, Daniel Rodríguez, Alfredo Guzmán, Andres Ticona, Diego Olivera, Frank Huari, Valia Herrera, Luis Castillo, Jordan Milla), a Javier Icochea y a Víctor Morales por proveer registros de colecta. Finalmente, a todos aquellos amigos, colegas y familiares que con sus palabras de aliento lograron involucrarme cada vez más en la investigación sobre la herpetofauna de Perú.

## **DEDICATORIA**

A mis padres, Angela Martinez y Flabio Cusi,

por su constante apoyo e inmenso amor.

## CONTENIDO

	Pag.
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABLAS	x
LISTA DE ANEXOS	xii
RESUMEN	xv
ABSTRACT	xvi
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	5
3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	8
3.1. OBJETIVO GENERAL Y ESPECÍFICOS	8
3.1.1. OBJETIVO GENERAL:	8
3.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	8
3.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO	9
4. MATERIALES Y METODOS	10
4.1. MATERIAL REVISADO	10
4.2. METODOLOGÍA DE CAMPO	10
4.3. MÉTODOS DE MUESTREO EN CAMPO	13
4.4. TOMA DE MUESTRAS, EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN, SECUENCIACIÓN Y EDICIÓN DE SECUENCIAS	13
4.5. ANÁLISIS FILOGÉNÉTICO	15
4.6. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	17
4.6.1 MEDIDAS MORFOMÉTRICAS	17
4.6.2. IMPUTACIÓN DE DATOS AUSENTES Y EXAMEN PRELIMINAR	20
4.6.3. ANALISIS ESTADÍSTICO MULTIVARIANTE	20

4.6.4. ANÁLISIS DE VARIANZA NO PARAMÉTRICO	22
4.7. CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES Y DESIGNACIÓN DE NEOTIPO	23
5. RESULTADOS	24
5.1. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	24
5.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO	30
5.2.1. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES	30
5.2.2. ANÁLISIS DISCRIMINANTE	34
5.3. SUMARIO DE ESPECIES	39
5.3.1. <i>Bolitoglossa awajun</i> Cusi, Gagliardi-Urrutia, Brcko, Wake y von May 2020	39
5.3.2. <i>Bolitoglossa altamazonica</i> Cope, 1874	55
5.3.3. <i>Bolitoglossa peruviana</i> Boulenger, 1883	73
5.4. DISTRIBUCIÓN DE <i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i> EN PERÚ	85
6. DISCUSIÓN	89
7. CONCLUSIONES	94
8. RECOMENDACIONES	95
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	96
10. ANEXOS	113

## LISTA DE FIGURAS

Pag.

**Figura 1.** Mapa de ubicación de las localidades de muestreo. Se señala en color verde el Santuario Nacional Tabaconas Namballe, el Bosque de Protección Alto Mayo, las Microcuencas Rumiyacu y Mishquiyacu, y la cuenca baja del río Urubamba. Localidades tipo de *B. altamazonica* [■], *B. peruviana* [▲], *B. digitigrada* [●] y *B. caldwella* [◆]. 12

**Figura 2.** Mediciones morfométricas de especímenes de *Bolitoglossa*. Abreviaciones en el texto. Tomado de Brcko *et al.* (2013). 19

**Figura 3.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en el gen mitocondrial Cytb (680 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap ( $BS \geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores ( $BPP \geq 0.95$ ) respectivamente. No se muestran los valores de soporte inferiores para las ramas. *Bolitoglossa mexicana*, *B. zapoteca* y *B. cerroensis* fueron usadas como grupos externos. Los complejos de especies *B. altamazonica* y *B. equatoriana* son indicados en barras. 26

**Figura 4.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en los datos combinados de los genes mitocondriales (Cytb, 16S) y nucleares (RAG-1, POMC). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML Bootstrap ( $BS \geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores ( $BPP \geq 0.95$ ), respectivamente. No se muestran los valores de soporte inferiores para las ramas. *B. mexicana*, *B. zapoteca* y *B. cerroensis* fueron usados como grupos externos. Los complejos de especies *B. altamazonica* y *B. equatoriana* son indicados en barras. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 29

**Figura 5.** Componentes principales clásicos 1 y 2 de las medidas morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [★], *B. caldwella* [▲], *B. palmata* [◆], *B. paraensis* [●], *B. peruviana* [✚] y *B. awajun* [●]). La letra A agrupa las especies de Brasil y la letra B agrupa las especies de Perú y Ecuador. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 32

**Figura 6.** Componentes principales robustas 1 y 2 de las medidas morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [■], *B. caldwella* [■], *B. palmata* [■], *B. peruviana* [■], *B. paraensis* [■] y *B. awajun* [■]). 34

**Figura 7.** Funciones discriminantes 1 y 2 de las medidas morfométricas de las cinco especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [★], *B. caldwella* [▲], *B. palmata* [◆], *B. paraensis* [●], *B. peruviana* [✚] y *B. awajun* [■]). Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 38

**Figura 8.** Holotipo de *Bolitoglossa awajun* CRBIIAP AR001123 en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista dorsal (C) y lateral (D), mano derecha (E) y pie derecho (F) en vista ventral, y cavidad bucal (G) en vista ventral. Fotos por Juan C. Cusi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 49

**Figura 9.** Adultos de *Bolitoglossa awajun* en vida. Vista dorsal (A) y ventral (B) del paratipo CRBIIAP AR001122. Vista dorsal (C) y dorsolateral (D) del paratipo CRBIIAP AR001125. Ambos especímenes preservados del ACR Cordillera Escalera. Fotos por Giussepe Gagliardi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 50

**Figura 10.** Patrón de coloración dorsal de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001122 ♀ 38.1 mm (A), CRBIIAP AR001124 ♀ 34.9 mm (B), CRBIIAP AR001126 Juvenil 30.8 mm (C), CRBIIAP AR001125 ♂ 32.0 mm (D), CORBIDI 8814 ♀ 41.9 mm (E), CORBIDI 8877 ♀ 48.2 mm (F), CORBIDI 9205 ♂ 40.3 mm (G), CORBIDI 8879 ♂ 37.4 mm (H), CORBIDI 8878 ♂ 36.7 mm (I), CORBIDI 9939 ♀ 42.8 mm (J). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 51

**Figura 11.** Patrón de coloración ventral de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001122 ♀ 38.1 mm (A), CRBIIAP AR001124 ♀ 34.9 mm (B), CRBIIAP AR001126 Juvenil 30.8 mm (C), CRBIIAP AR001125 ♂ 32.0 mm (D), CORBIDI 8814 ♀ 41.9 mm (E), CORBIDI 8877 ♀ 48.2 mm (F), CORBIDI 9205 ♂ 40.3 mm (G), CORBIDI 8879 ♂ 37.4 mm (H), CORBIDI 8878 ♂ 36.7 mm (I), CORBIDI 9939 ♀ 42.8 mm (J). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 52

**Figura 12.** Forma de las manos y pies de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001126 Juvenil (A), CRBIIAP AR001124 ♀ (B), CRBIIAP AR001122 ♀ (C), CRBIIAP AR001125 ♂ (D), CORBIDI 8814 ♀ (E), CORBIDI 8877 ♀ (F), CORBIDI 8878 ♂ (G), CORBIDI 8879 ♂ (H), CORBIDI 9205 ♂ (I), CORBIDI 9939 ♀ (J). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 53

**Figura 13.** Mapa de distribución de *Bolitoglossa awajun* y *B. peruviana* en la Cuenca Amazónica, frontera entre San Martín y Loreto, Perú. Se muestran las localidades tipo de *B. peruviana* (▲) y *B. awajun* (●). Las muestras incluidas en los análisis moleculares y morfológicos son indicadas con símbolos parcialmente coloreados, y las muestras incluidas solo en los análisis morfológicos son indicadas con símbolos abiertos. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 54

**Figura 14.** Neotipo de *B. altamazonica* CRBIIAP AR001117 en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista dorsal (C) y lateral (D), mano derecha (E) y pie derecho (F) en vista ventral, y cavidad bucal (G) en vista ventral. Fotos por Juan C. Cusi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 67

**Figura 15.** Adultos de *B. altamazonica* en vida. Vista dorsal (A) y ventral (B) del neotipo CRBIIAP AR001117 de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana. Fotos por Omar Rojas Padilla. Vista dorsal (C) y dorsolateral (D) de los especímenes preservados MUSM 21612 y MUSM 21581 de la estación biológica ACTS. Fotos por W. C. Funk. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 68

**Figura 16.** Patrón de coloración dorsal de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21581 ♂ 36.6 mm (A), MUSM 21589 Juvenil 34.9 mm (B), MUSM 21597 Juvenil 32.7 mm (C), MUSM 21612 ♂ 38.7 mm (D), MUSM 21645 ♀ 49.4 mm (E), MUSM 21665 ♀ 39.6 mm (F), MUSM 21666 Juvenil 31.7 mm (G) y MUSM 21667 ♀ 45.4 mm (H). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 69

**Figura 17.** Patrón de coloración ventral de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21581 ♂ 36.6 mm (A), MUSM 21589 Juvenil 34.9 mm (B), MUSM 21597 Juvenil 32.7 mm (C), MUSM 21612 ♂ 38.7 mm (D), MUSM 21645 ♀ 49.4 mm (E), MUSM 21665 ♀ 39.6 mm (F), MUSM 21666 Juvenil 31.7 mm (G), MUSM 21667 ♀ 45.4 mm (H). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 70

**Figura 18.** Forma de las manos y pies de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21589 Juvenil (A), MUSM 21581 ♂ (B), MUSM 21597 Juvenil (C), MUSM 21612 ♂ (D), MUSM 21645 ♀ (E), MUSM 21665 ♀ (F), MUSM 21666 Juvenil (G), MUSM 21667 ♀ (H). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 71

**Figura 19.** Mapa de distribución de *B. altamazonica* en la Cuenca Amazónica de Loreto, mostrando Nauta, localidad tipo (■), y la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, localidad del neotipo [□]. Las muestras incluidas en los análisis moleculares y morfológicos son indicadas con símbolos parcialmente coloreados, y las muestras incluidas solo en los análisis morfológicos son indicados con símbolos abiertos. Se muestran localidades adicionales de Brcko *et al.* (2013) y Acosta-Galvis y Gutiérrez-Lamus (2012). Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 72

**Figura 20.** Holotipo de *B. peruviana* (BMNH 1946.9.6.17) en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista lateral (C) y mano derecha en vista ventral (D). Fotos por Jeffrey W. Streicher. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 81

**Figura 21.** Adulto de *B. peruviana* en vida. Vista lateral (A) y dorsal (B) del espécimen preservado CRBIIAP AR001118 de Cordillera Escalera, Loreto. Fotos por Giussepe Gagliardi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 82

**Figura 22.** Patrón de coloración dorsal de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ 39.0 mm (A), CRBIIAP AR001120 ♀ 36.9 mm (B), GGU 2034/1684 ♂ 37.3 mm (C) y CRBIIAP AR001121 Juvenil 31.7 mm (D). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 83

**Figura 23.** Patrón de coloración ventral de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ 39.0 mm (A), CRBIIAP AR001120 ♀ 36.9 mm (B), GGU 2034/1684 ♂ 37.3 mm (C) y CRBIIAP AR001121 Juvenil 31.7 mm (D). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 83

**Figura 24.** Forma de las manos y pies de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ (A), CRBIIAP AR001120 ♀ (B), GGU 2034/1684 ♂ (C), CRBIIAP AR001121 Juvenil (D). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi. 84

**Figura 25.** Mapa de distribución de los especímenes asignados como *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* en la Amazonía y Andes de Perú. Se señalan las localidades tipo de *B. altamazonica*, *B. digitigrada*, *B. peruviana*, *B. awajun*, *B. palmata*, *B. equatoriana* y *B. caldwellae*. Además, se representan las localidades de los subclados definidos por Elmer *et al.* (2013) y muestras de *Bolitoglossa* sp. Ituxi, *Bolitoglossa* sp. Jurúa, *Bolitoglossa* sp. de Teniente López, Loreto (KU 222111) y *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* de Colombia-Brasil. En flechas negras, se señalan los registros de *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* de mayor elevación en Perú. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 87

**Figura 26.** Distribución elevacional de las cuatro especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. digitigrada*, *B. peruviana* y *B. awajun*) de la Amazonía de Perú. 88

## LISTA DE TABLAS

	Pag.
<b>Tabla 1.</b> Localidades de muestreo en los departamentos de San Martín, Cajamarca y Cusco, Perú.	11
<b>Tabla 2.</b> Condiciones de termociclado para la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) de los genes mitocondriales (Cytb, 16S) y nucleares (RAG-1, POMC).	15
<b>Tabla 3.</b> Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen mitocondrial Cytb dentro y entre las especies del complejo <i>Bolitoglossa altamazonica</i> . En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) $\pm$ Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.	27
<b>Tabla 4.</b> Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen mitocondrial 16S dentro y entre las especies del complejo <i>Bolitoglossa altamazonica</i> . En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) $\pm$ Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.	27
<b>Tabla 5.</b> Cargas factoriales, autovalores y porcentaje de varianza acumulada de las seis primeras componentes principales clásicas de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de <i>Bolitoglossa</i> ( <i>B. altamazonica</i> , <i>B. caldwella</i> , <i>B. palmata</i> , <i>B. paraensis</i> , <i>B. peruviana</i> y <i>B. awajun</i> ). Los números en negrita indican las cargas factoriales más altas. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.	31
<b>Tabla 6.</b> Cargas factoriales, autovalores y porcentaje de varianza acumulada de las tres primeras componentes principales robustas de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de <i>Bolitoglossa</i> ( <i>B. altamazonica</i> , <i>B. caldwella</i> , <i>B. palmata</i> , <i>B. paraensis</i> , <i>B. peruviana</i> y <i>B. awajun</i> ). Los números en negrita indican las cargas factoriales más altas. En * correlaciones con valores inferiores a 0.10.	33
<b>Tabla 7.</b> Funciones discriminantes de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de <i>Bolitoglossa</i> ( <i>B. altamazonica</i> , <i>B. caldwella</i> , <i>B. palmata</i> , <i>B. paraensis</i> , <i>B. peruviana</i> y <i>B. awajun</i> ). Las correlaciones absolutas más altas entre cada medida morfométrica y la función discriminante se indica con un asterisco (*).Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.	36
<b>Tabla 8.</b> Matriz de clasificación del análisis discriminante para las seis especies de <i>Bolitoglossa</i> ( <i>B. altamazonica</i> , <i>B. caldwella</i> , <i>B. palmata</i> , <i>B. paraensis</i> , <i>B. peruviana</i> y <i>B. awajun</i> ). El 98.7% de casos fueron correctamente clasificados. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.	37

<b>Tabla 9.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de los especímenes tipo de <i>Bolitoglossa awajun</i> . Abreviaciones en el texto.	45
<b>Tabla 10.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de seis hembras y cinco machos de <i>Bolitoglossa awajun</i> . Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.	47
<b>Tabla 11.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes del neotipo y de los especímenes de referencia de <i>Bolitoglossa altamazonica</i> . Abreviaciones en el texto.	61
<b>Tabla 12.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de cuatro hembras y cuatro machos de <i>Bolitoglossa altamazonica</i> . Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.	63
<b>Tabla 13.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes del holotipo y de los especímenes de referencia de <i>Bolitoglossa peruviana</i> . Abreviaciones en el texto.	77
<b>Tabla 14.</b> Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de tres hembras y un macho de <i>Bolitoglossa peruviana</i> . Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.	78

## LISTA DE ANEXOS

	Pag.
<b>Anexo 1.</b> Lista de especímenes de <i>Bolitoglossa</i> depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI), Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (CRBIIAP AR, código de campo: GGU), Museo de Historia Natural de Cusco (MHNCNP), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España (MNCN), Museo Nacional de Praga, República Checa (NMP6V), Museo de Historia Natural de Londres. UK (BMNH) y Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, Michigan, USA (UMMZ).	113
<b>Anexo 2.</b> Especie, subgénero, localidad, número de colección y número de acceso de GenBank de las secuencias de ADN usadas en los análisis filogenéticos de todas las muestras de <i>Bolitoglossa</i> de Sudamérica y nuevo material secuenciado del complejo de especies <i>Bolitoglossa altamazonica</i> . Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.	122
<b>Anexo 3.</b> Distancias Mahalanobis clásicas de las medidas morfométricas. La línea roja es el valor crítico $X^2(0.975, p)$ y valores superiores a la línea son considerados datos atípicos.	127
<b>Anexo 4.</b> Distancias Mahalanobis clásicas y distancias robustas MCD de las medidas morfométricas. Valores fuera de las líneas horizontal y vertical son considerados datos influyentes a nivel multivariante.	127
<b>Anexo 5.</b> Q-Q Plot de la prueba de normalidad multivariada Henze-Zirkler. Las desviaciones a la línea indican un rechazo a la distribución normal multivariada.	128
<b>Anexo 6.</b> Esquemas de partición y modelos de evolución molecular para cada posición y posiciones combinadas de los genes Cytb, 16S, RAG-1 y POMC usados en los análisis Bayesianos.	128
<b>Anexo 7.</b> Distancias genéticas no corregidas (p-distances) del gen mitocondrial Cytb de cinco especímenes de <i>Bolitoglossa awajun</i> (en negrita), incluyendo otras especies estrechamente relacionadas.	129
<b>Anexo 8.</b> Distancias genéticas no corregidas (p-distances) del gen mitocondrial 16S de cuatro especímenes de <i>Bolitoglossa awajun</i> (en negrita), incluyendo otras especies estrechamente relacionadas.	131
<b>Anexo 9.</b> Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras <i>Bolitoglossa (Eladinea)</i> basado en los genes mitocondriales Cytb y 16S (1194 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap ( $BS \geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores ( $BPP \geq 0.95$ ) respectivamente. Valores de soporte inferiores para las ramas no se muestran. <i>B. mexicana</i> , <i>B. zapoteca</i> y <i>B. cerroensis</i> fueron usados como grupos externos. Los complejos de especies <i>B. altamazonica</i> y <i>B. equatoriana</i> son indicados en barras.	132

- Anexo 10.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa (Eladinea)* basado en los genes nucleares RAG-1 y POMC (1297 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap ( $BS \geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores ( $BPP \geq 0.95$ ) respectivamente. Valores de soporte inferiores para las ramas no se muestran. *B. cerroensis* fue utilizado como grupo externo. 133
- Anexo 11.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen nuclear RAG-1 dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies. 134
- Anexo 12.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen nuclear POMC dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies. 134
- Anexo 13.** Prueba de KMO y prueba de esfericidad de Bartlett del análisis de componentes principales clásico. 134
- Anexo 14.** Porcentaje de varianza explicada de las seis primeras componentes principales clásicas. 135
- Anexo 15.** Porcentaje de varianza explicada de las tres primeras componentes principales robustas. 135
- Anexo 16.** Autovalores, porcentaje de varianza, correlación canónica, Lambda de Wilks de las funciones discriminantes. 135
- Anexo 17.** Análisis DISCO multivariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. awajun*). 136
- Anexo 18.** Análisis DISCO multivariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. awajun*). En negrita, la significancia estadística (p-value  $< 0.05$ ) entre las especies. Superior a la diagonal: Significancia estadística (p-value) entre las especies. Inferior a la diagonal: Estadístico F-ratio entre los especies 136
- Anexo 19.** Análisis DISCO univariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata*, *B. awajun*). En negrita, la significancia estadística (p-value  $< 0.01$ ) de las medidas morfométricas entre las especies (Estadístico F-ratio / p-value). 137

**Anexo 20.** Proporciones morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata*, *B. awajun*). Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis. Los números en negrita indican las proporciones usadas en las comparaciones entre las especies. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor. 138

**Anexo 21.** Patrones de coloración dorsal, ventral y forma de las manos y pies del neotipo de *B. altamazonica* (A-D), del holotipo de *B. peruviana* (E-H) y del holotipo de *B. awajun* (I-L). Fotos por Juan C. Cusi. 140

## RESUMEN

En este estudio, se examinan las relaciones filogenéticas entre las salamandras del género *Bolitoglossa* (*Eladinea*) distribuidas en la cuenca Amazónica del norte de Perú y sur de Ecuador, y se evalúa la diversidad de especies en base a los análisis morfológicos y filogenéticos. Se infiere una filogenia molecular usando secuencias de dos genes mitocondriales (Citocromo b, 16S) y dos genes nucleares (RAG-1, POMC). Los resultados revelaron dos subclados bien soportados, uno incluyendo [*B. altamazonica* + *B. peruviana*] + *B. awajun*, y el otro incluyendo *Bolitoglossa* sp. Ituxi + *Bolitoglossa* sp. Jurúa. Además, se encontró que los linajes ecuatorianos forman clados divergentes de los linajes peruanos. Como resultado, se propone que las poblaciones ecuatorianas previamente asignadas a *Bolitoglossa peruviana sensu lato* sean tratadas como miembros del complejo de especies *Bolitoglossa equatoriana*. Un complejo de especies es recientemente definido para *Bolitoglossa altamazonica* que contiene solo poblaciones de los bosques Amazónicos de Perú. Los análisis de máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana confirman la posición filogenética de *B. altamazonica* y *B. peruviana*, y apoyan el reconocimiento como una nueva especie a *Bolitoglossa awajun*. Dado que los sintipos de *B. altamazonica* están perdidos, designamos un neotipo para *B. altamazonica* de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, Loreto, Perú. Especímenes recién recolectados aproximadamente a 30 km NE de Moyobamba (localidad de tipo de *B. peruviana*) proveen un mejor entendimiento de *B. peruviana* y permite mostrar que es el taxón hermano de *B. altamazonica*. *Bolitoglossa awajun* es conocida para los bosques pre-montanos del Área de Conservación Regional Cordillera Escalera, Parque Nacional Cordillera Azul y Shucshuyacu, San Martín, Perú entre 485 y 1311 m de elevación, y aproximadamente a 75 km al SE de Moyobamba. *Bolitoglossa awajun* es la cuarta especie endémica de salamandra registrada para Perú.

**Palabras clave:** *Bolitoglossa awajun*, subgénero *Eladinea*, morfometría, secuencias de ADN, Amazonía.

## ABSTRACT

In this study, we examined the phylogenetic relationships among salamanders of the genus *Bolitoglossa* (*Eladinea*) distributed in the Amazonian basin of northern Peru and southern Ecuador, and assess species diversity based on morphological and phylogenetic analyses. We infer a molecular phylogeny using sequences from two mitochondrial (Cytb, 16S) and two nuclear genes (RAG-1, POMC). Our analysis revealed two well-supported subclades, one including [*B. altamazonica* + *B. peruviana*] + *B. awajun*, and the other including *Bolitoglossa* sp. Ituxi + *Bolitoglossa* sp. Jurúa. We also find that the Ecuadorian lineages form divergent clades from the Peruvian lineages. As a result, we propose that the Ecuadorian populations previously assigned to *Bolitoglossa peruviana* sensu lato are treated as members of a *Bolitoglossa equatoriana* species complex. A newly species complex is defined for *Bolitoglossa altamazonica* containing only populations from the Amazonian rainforest of Peru. Maximum likelihood and Bayesian inference analyses confirm the phylogenetic placement of *B. altamazonica* and *B. peruviana*, and support the recognition as a new species to *Bolitoglossa awajun*. Given that the syntypes of *B. altamazonica* are lost, we designate a neotype for *B. altamazonica* from Allpahuayo Mishana National Reserve, Loreto, Peru. Newly collected specimens from approximately 30 km NE from Moyobamba (type locality of *B. peruviana*) provide a better understanding of *B. peruviana* and its relationships to enable us to show that it is the sister taxon of *B. altamazonica*. *B. awajun* is known from pre-montane forests in Cordillera Escalera Regional Conservation Area, Cordillera Azul National Park and Shucshuyacu, San Martin, Peru between 485 and 1311 m elevation, and approximately 75 km SE from Moyobamba. *Bolitoglossa awajun* is the fourth endemic species of salamander recorded for Peru.

**Key words:** *Bolitoglossa awajun*, subgenus *Eladinea*, morphometrics, DNA sequences, Amazonia.

## 1. INTRODUCCIÓN

La combinación de múltiples líneas de evidencias, incluyendo morfología, morfometría, bioacústica, modelamiento de nichos ecológicos (*ecological niche modeling*, ENM) y análisis de secuencias mitocondriales y nucleares han permitido inferir los procesos evolutivos y la diversidad de linajes de muchos grupos taxonómicos siguiendo un marco taxonómico integrador (Padial y De la Riva 2009, Vieites *et al.* 2009, Padial *et al.* 2010, Aguilar *et al.* 2013). Mayden (1997) y de Queiroz (1998) definen a la especie como grupo de linajes de poblaciones o metapoblaciones que evolucionan por separado, dentro del *Concepto General de Linaje (General Lineage Concept – GLC)*. Adoptando este concepto, la taxonomía integradora tiene la tarea de delimitar especies basándose en la integración de nuevas evidencias y métodos de biología de poblaciones, filogenética y otras disciplinas evolutivas en la taxonomía. Padial *et al.* (2010) proponen dos enfoques de la taxonomía integradora: 1) la *integración por acumulación* que identifica los límites de especies con divergencias en uno o más caracteres taxonómicos no necesariamente superpuestos (por ejemplo, ADN mitocondrial o morfología), y 2) la *integración por congruencia* que identifica los límites de especies con la intersección de evidencia de dos o más caracteres taxonómicos independientes (por ejemplo, ADN mitocondrial + morfología). Estudios de ADN barcoding del gen 16S rRNA por Vieites *et al.* (2009) reconocen tres subcategorías de nuevas especies candidatas: 1) las *especies candidatas no confirmadas* (UCS, unconfirmed candidate species) que son grupos de individuos dentro de especies nominales que muestran grandes distancias genéticas, pero con datos insuficientes de la morfología, ecología y distribución, y que merecen más estudio; 2) los *linajes coespecíficos profundos* (DCL, deep conspecific lineages) cuando los datos adicionales indican que estas unidades genealógicas no se diferencian en el nivel de especie; y 3) las *especies candidatas confirmadas* (CCS, confirmed candidate species) que son aquellos linajes genealógicos profundos de divergencia pero que todavía no se han descrito formalmente. Estos métodos de identificación molecular se basan en umbrales de divergencia, los cuales son propensos a errores y su precisión depende del barcoding gap entre las divergencias intraespecíficas e interespecíficas (Vieites *et al.* 2009).

La aplicación de los métodos integradores de datos genéticos y morfológicos en muchos anfibios de la Amazonía y la zona de transición entre los Andes y las tierras bajas muestran una alta diversidad de especies y un vasto número de especies no descritas, como ocurre en los anfibios de los géneros *Adenomera* (Fouquet *et al.* 2014), *Amazophrynella* (Fouquet *et al.* 2012a, Fouquet *et al.* 2012b, Rojas *et al.* 2016), *Ameerega* (Roberts *et al.* 2006, Brown y Twomey 2009), *Chiasmocleis* (de Sa *et al.* 2012, Peloso *et al.* 2014),

*Dendropsophus* (Gehara *et al.* 2014, Caminer *et al.* 2017), *Engystomops* (Ron *et al.* 2006, Funk *et al.* 2007, Funk *et al.* 2008, Funk *et al.* 2009, Funk *et al.* 2012), *Epipedobates* (Tarvin *et al.* 2017), *Hypsiboas* (Kohler *et al.* 2010, Funk *et al.* 2012, Caminer y Ron. 2014), *Leptodactylus* (Angulo e Icochea 2010, de Sa *et al.* 2014), *Oreobates* (Padial *et al.* 2012), *Osteocephalus* (Ron *et al.* 2012, Jungfer *et al.* 2013), *Phyllomedusa* (Castroviejo-Fisher *et al.* 2017), *Pristimantis* (Elmer *et al.* 2007, Elmer y Cannatella. 2008, Ortega-Andrade *et al.* 2015, Ortega-Andrade *et al.* 2017, Lehr *et al.* 2017), *Rhinella* (Fouquet *et al.* 2007, Moravec *et al.* 2014, do Santos *et al.* 2015, Acevedo *et al.* 2016, Cusi *et al.* 2017), *Scinax* (Fouquet *et al.* 2007, Ferrao *et al.* 2016) y *Tepuihyla* (Ron *et al.* 2016). A pesar de estos recientes y grandes esfuerzos por incrementar el conocimiento del número de especies, la diversidad de anfibios Neotropicales se encuentra aún subestimada y se resalta la necesidad de mayores estudios taxonómicos integradores como base para priorizar esfuerzos de conservación dentro de los hotspots de biodiversidad (Vieites *et al.* 2009). Este enfoque integrador también puede ayudar a resolver los problemas taxonómicos y las relaciones evolutivas entre los anfibios caudados Neotropicales, comúnmente conocidos como salamandras, del género *Bolitoglossa* en la Amazonía de Perú.

La familia Plethodontidae Gray 1850 es una de las familias de salamandras más diversas en el mundo, representada por 453 especies y dividida en dos subfamilias: Plethodontinae (100 especies) y Hemidactyliinae (370 especies) (Wake 2012, AmphibiaWeb 2017). La tribu Bolitoglossini Hallowell 1856 de la subfamilia Hemidactyliinae contiene 12 géneros con distribución Neotropical (Wake 2012). El género *Bolitoglossa* Duméril, Bibron y Duméril 1854 comprende un grupo altamente diverso y complejo de salamandras Neotropicales, cuya distribución abarca el Suroeste de Norteamérica (San Luis Potosí, México, 22° N), Centroamérica y Sudamérica, alcanzando la Cuenca Amazónica de Brasil y Centro de Bolivia (20° S) (Brame y Wake 1963, Wake y Lynch 1976, Wake *et al.* 1982, Parra-Olea *et al.* 2004, Frost *et al.* 2017). Los miembros de este género están distribuidos en hábitats que cubren desde las praderas alpinas en las cumbres volcánicas (> 4000 m) hasta los bosques de tierras bajas, así como los bosques nublados (Parra-Olea *et al.* 2004).

El género *Bolitoglossa* está representado por más de 130 especies descritas (Acosta-Galvis y Gutiérrez-Lamus 2012, Brcko *et al.* 2013, AmphibiaWeb 2017, Frost *et al.* 2017). La menor riqueza específica del género se encuentra en Sudamérica, con 32 especies (aproximadamente 24% del total). Esta baja diversidad probablemente se debe a que el grupo es originario de Mesoamérica, donde se presenta la mayor diversidad de especies, y llegó a Sudamérica a través del istmo de Panamá (Wake y Lynch 1976). Cuatro especies de

*Bolitoglossa* son reconocidas en Perú, un país con una extensión geográfica de 1 285 216 km<sup>2</sup> y de diversas regiones ecológicas tales como los bosques de tierras bajas, bosques montanos nublados y pajonal Andino (Rodríguez *et al.* 1993, Cusi *et al.* 2020). *Bolitoglossa altamazonica* Cope 1874 fue descrita basado en tres sintipos (ahora, perdidos o destruidos) de Nauta, departamento de Loreto, Perú (Brame y Wake 1963). Esta especie tiene amplia distribución geográfica en las tierras bajas Amazónicas de Venezuela, Colombia, Ecuador, Brasil, Perú y Bolivia (Brame y Wake 1963, Wake *et al.* 1982, Reichle *et al.* “2000” 2001, Köhler *et al.* 2006, Schargel y Rivas 2003, Brcko *et al.* 2013, Acosta-Galvis y Gutierrez-Lamus 2012, Barrio-Amorós *et al.* 2015) y exhibe una elevada complejidad taxonómica que ha dado lugar a identificaciones inciertas de las poblaciones habitantes de los bosques amazónicos. Una segunda especie, *B. peruviana* Boulenger 1883, fue descrita en base a un único espécimen (holotipo) de Moyobamba, departamento de San Martín, Perú. Esta especie ha sido reportada en el Bosque de Protección Alto Mayo (departamento de San Martín) y la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (departamento de Loreto), con registros sugeridos en Ecuador (Coloma *et al.* 2004, Brame y Wake 1963, Crump 1977, Cisneros-Heredia 2006). Una tercera especie, *B. digitigrada* Wake, Brame y Thomas 1982, está registrada solamente en su localidad tipo entre Pataccocha y San José, departamento de Ayacucho, Perú, y es la menos conocida de todas las especies de *Bolitoglossa*. La cuarta especie, *B. awajun* Cusi, Gagliardi-Urrutia, Brcko, Wake y von May 2020, es una salamandra recientemente descrita y está presente en los bosques pre-montanos en el Área de Conservación Regional Cordillera Escalera, Parque Nacional Cordillera Azul y Shucshuyacu, departamento de San Martín, Perú (Cusi *et al.* 2020). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN 2017a) reconoce a las especies del género *Bolitoglossa* dentro de diversas categorías de conservación, que van desde *Datos Deficientes (DD)* hasta *En Peligro Crítico (CR)*. En su mayor parte, las salamandras de los Andes Tropicales de Sudamérica son consideradas dentro de las categorías de *Datos deficientes (DD)* y *Preocupación Menor (LC)*, debido a la falta de conocimiento de su sistemática, historia natural, distribución geográfica, estado poblacional, preferencias de hábitat y amenazas potenciales. Hasta la fecha, especímenes preservados de las localidades tipo no se encuentran disponibles y ningún análisis filogenético molecular ha incluido muestras de estas cuatro especies de *Bolitoglossa*.

Los primeros estudios morfológicos sobre las salamandras sudamericanas subestimaron la riqueza de especies de *Bolitoglossa* presentes en la Amazonía debido a la elevada similitud morfológica externa y reducida variación fenotípica entre las especies, como ocurre en *B. altamazonica* (Brasil) - *B. peruviana* (Ecuador) y *B. sima* (Ecuador) - *B. chica* (Ecuador) (Brame y Wake 1963, Wake y Brame 1966, Crump 1977, Wake *et al.*

1982). Estudios moleculares (Parra-Olea *et al.* 2004, Elmer *et al.* 2013, Acevedo *et al.* 2013) revelaron la inclusión de varias especies crípticas en las formas ampliamente distribuidas en la Amazonía, en lugar de sólo variantes geográficas. Es así que, por mucho tiempo, se ha asumido que las especies de *Bolitoglossa* de la Amazonía poseen una amplia distribución. Esto resulta improbable para las poblaciones de *B. peruviana* en Ecuador debido a que se identificó una alta divergencia genética y notable estructura geográfica (orientación Andino-Amazónica y altitud) de sus poblaciones, las cuales además exhibieron una morfología muy conservada (Elmer *et al.* 2013, Brcko *et al.* 2013, Acevedo *et al.* 2013). En Ecuador, el alto número de especímenes en colecciones de Museo considerados como *Bolitoglossa peruviana* son divididos en cuatro subclados altamente divergentes: *altamazonica*, Upper Napo, Upper Aguarico, Lower Napo/Lower Aguarico (9.5-11.9% en Cytb y 1.1-2.8% en RAG-1, Elmer *et al.* 2013). Así, el estatus taxonómico de *B. peruviana* es actualmente incierto y ha generado múltiples interrogantes sobre su delimitación específica. Este problema ha sido exacerbado por la ausencia de material topotípico o proveniente de las cercanías de la localidad tipo para *B. altamazonica* y *B. peruviana*. Estos argumentos motivan revisiones morfológicas y estudios sistemáticos moleculares de las *Bolitoglossa* de la Amazonía del norte de Perú y sur de Ecuador.

## 2. ANTECEDENTES

El trabajo taxonómico de Dunn (1926) de la familia Plethodontidae ubicó todas las especies de salamandras tropicales en un único género, *Oedipus* Tschudi 1838, con 30 especies. Taylor (1944) reconoció cuatro nuevos géneros de salamandras Neotropicales (*Chiropterotriton*, *Parvimolge*, *Magnadigita*, *Pseudoeurycea*), resucitó dos géneros (*Oedipina* Keferstein 1868, *Haptoglossa* Cope 1893) y continuó reconociendo los géneros *Bolitoglossa* Duméril, Bibron y Duméril 1854 y *Thorius* Cope 1869. El reconocimiento de los géneros *Magnadigita* Taylor 1944 y *Bolitoglossa* Duméril, Bibron y Duméril 1854 fue evaluado por Wake y Brame (1963), quienes reconocieron que la distinción original entre ambos estuvo basada en caracteres diagnósticos inconsistentes de la dentición maxilar y la forma de las falanges, metacarpos y metatarsos. Por tanto, la sinonimización genérica de *Bolitoglossa* y *Magnadigita* fue propuesta por Wake y Brame (1963) y posteriormente corroborada por Wake (1966). Basado en caracteres osteológicos, Wake (1966) propuso el supergénero *Bolitoglossa* integrado por siete géneros (*Bolitoglossa sensu lato*, *Chiropterotriton sensu lato*, *Pseudoeurycea*, *Oedipina*, *Thorius*, *Parvimolge* y *Lineatriton* Tanner 1950) de la Tribu Bolitoglossini, subfamilia Plethodontinae de la familia Plethodontidae. Wake y Lynch (1976) reconocieron dos grupos subgenéricos de *Bolitoglossa*: *Bolitoglossa*-alpha y *Bolitoglossa*-beta, soportados por la forma de la base de la cola (simple [ancestral] - compleja [derivado]) y espolones tibiales (ausentes [ancestral] - desarrollados [derivado]), además de proveer comentarios ecológicos, distribucionales y biogeográficos. Los grupos iniciales establecidos por Dunn (1926) actualmente comprenden distintos géneros y esa confusión fue ocasionada por la similitud morfológica y la falta de distinción entre especializaciones convergentes y caracteres ancestrales (Wake y Lynch 1976).

El género *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) forma un grupo monofilético bien soportado basado en evidencias morfológicas y moleculares (Wake y Elias 1983, Parra-Olea *et al.* 2004). Los caracteres de diagnóstico del género *Bolitoglossa* incluyen: 13-14 surcos costales entre las extremidades, un único aparato hiobranquial, ausencia de un pliegue sublingual, manos y pies amplios de moderado a completamente palmeados con dígitos relativamente cortos (Wake y Brame 1963, Wake 1966, Wake y Elias 1983, Wake 2012). Las especies del género *Bolitoglossa* fueron inicialmente agrupadas en cuatro clados: *phalarosoma*, *altamazonica*, *palmata* y *adspersa*; dentro del grupo *altamazonica* se incluyó a las especies *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. chica* y *B. sima* (Brame y Wake 1963, Wake y Lynch 1976). Parra-Olea *et al.* (2004) propusieron siete subgéneros (*Bolitoglossa*, *Eladinea*, *Magnadigita*, *Mayamandra*, *Nanotrion*, *Oaxakia* y *Pachymandra*),

correspondientes en algunos casos a grupos de especies previamente definidos. El subgénero *Eladinea* comprende actualmente un clado bien soportado formado por todas las especies de *Bolitoglossa* de Sudamérica y algunas de Centroamérica (Costa Rica y Panamá), las cuales se dividen en cuatro grandes grupos de especies: *subpalmata*, *epimela*, *schizodactyla* y *adpersa*. El grupo *adpersa* incluye momentáneamente a todas las especies de Sudamérica, que contiene entre otras especies a *B. altamazonica*, *B. digitigrada* y *B. peruviana*.

El análisis filogenético de dos genes mitocondriales (Cytochrome b, 16S RNA) del género *Bolitoglossa* mostró que los especímenes asignados al complejo *B. altamazonica* de Brasil y Perú son altamente divergentes y no forman grupos hermanos (Parra-Olea *et al.* 2004). De esta manera, el único espécimen de Perú fue considerado a representar *Bolitoglossa altamazonica* (KU 222111) por su relativa proximidad a la localidad tipo (Nauta, Loreto); mientras que tres muestras de Brasil (INPA 3098, MPEG 13307 [=LSUMZH-3086], MPEG 12881 [=LSUMZH-13735]) fueron asignadas como *Bolitoglossa paraensis*, con la sugerencia que las últimas sean consideradas como un complejo de especies (Parra-Olea *et al.* 2004). Hanken y Wake (1982) en un estudio bioquímico de 18 enzimas mostraron que las salamandras de Centroamérica y Sudamérica presentaron poca distinción entre sus especies. La dispersión de las salamandras *Bolitoglossa* en Sudamérica a partir de ancestros provenientes de Centroamérica fue abordado desde muy temprano (Brame y Wake 1963, Hansen y Wake 1982). Sin embargo, el tiempo de colonización y diversificación en Sudamérica ha generado controversias. Recientemente, Elmer *et al.* (2013) propusieron que la colonización de *Bolitoglossa* en Sudamérica debió haber ocurrido en el Mioceno Temprano (23.6 millones de años, Ma), compatible con una formación más temprana del Istmo de Panamá hace 23-25 Ma (Elmer *et al.* 2013, Parra-Olea *et al.* 2004). Esta cifra resulta ser mucho más antigua a la datación previamente aceptada de 3 Ma en el Plioceno Tardío. El descubrimiento de un fósil de salamandra en ámbar de *Palaeoplethodon hispaniolae* gen. n., sp. n. de la Cordillera Septentrional de República Dominicana entre Puerto Plata y Santiago, la cual habitó esa región entre los 15-40 Ma (Poinar y Wake 2015); se aproxima a la datación molecular de Elmer *et al.* (2013). Desde su llegada a Sudamérica, el género *Bolitoglossa* se ha diversificado más ampliamente que lo previamente asumido y actualmente incluye especies crípticas dentro de un área geográfica relativamente pequeña (Elmer *et al.* 2013).

El conocimiento del género *Bolitoglossa* en el Perú es limitado y ha sido documentado por Brame y Wake (1962, 1963), Crump (1977) y Wake *et al.* (1982). Dunn (1926) consideró *Bolitoglossa altamazonica* y *B. palmata* como especies sinónimas. La examinación del lectotipo NHMW 22862 de *B. palmata* de “Cordillera, Ecuador” por

Brame y Wake (1962) junto con especímenes de Cordillera de Guacamayo, entre Baeza y Archidona, Provincia de Napo-Pastaza, Ecuador, concluyeron en la redescipción de *B. palmata* como una especie diferente de *B. altamazonica*. Brame y Wake (1963) señalaron que la descripción de *Oedipus (Bolitoglossa) paraensis* por Unterstein (1930) no permite distinguirla de *B. altamazonica*, además indicaron que el material tipo de ambas especies se encuentran perdidos. La considerable variación de los patrones de coloración, proporciones corporales y amplia extensión geográfica en Sudamérica de *B. altamazonica* propusieron su designación como un complejo de especies, en lugar de ser tratada como a una sola especie (Brame y Wake 1963). Una de las principales limitaciones para el estudio de la morfología y sistemática de las *Bolitoglossa* en el territorio peruano es la escasez de especímenes, así como la reducida diferenciación morfológica entre las especies. Investigaciones recientes en otros países latinoamericanos han permitido caracterizar la diversidad y describir las relaciones evolutivas de las salamandras *Bolitoglossa* en Sudamérica (Elmer *et al.* 2013 en Ecuador, Acevedo *et al.* 2013 en Colombia, Brcko *et al.* 2013 en Brasil). Elmer *et al.* (2013) sugiere el reconocimiento de al menos ocho linajes o especies filogenéticas distintivas en la Amazonía Ecuatoriana (cuatro de ellas dentro de *B. peruviana sensu lato*), y argumentan que *Bolitoglossa* muestra fuerte estructura filogeográfica en escala geográfica reducida, profunda divergencia genética en el gen mitocondrial Citocromo b (Cytb) y alta diversidad en el gen activador de recombinación nuclear (RAG-1). Este estudio examina y discute las relaciones filogenéticas entre las especies *B. altamazonica* y *B. peruviana*, reconoce a *B. awajun* como una nueva especie de *Bolitoglossa* de San Martín, norte de Perú basado en datos morfológicos y moleculares, y propone una nueva combinación taxonómica para los linajes de *Bolitoglossa* de Perú.

### **3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

#### **3.1. OBJETIVO GENERAL Y ESPECÍFICOS**

##### **3.1.1. OBJETIVO GENERAL:**

- Inferir las relaciones evolutivas entre *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* usando datos moleculares y datos de la morfología externa para su delimitación específica.

##### **3.1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS:**

- Comparar morfológica y morfométricamente *B. altamazonica* y *B. peruviana* con especies cercanamente relacionadas.
- Designar un neotipo topotípico de *Bolitoglossa altamazonica*, cuyo material tipo fue perdido y ha causado errores en la designación taxonómica del nombre.
- Caracterizar taxonómica y filogenéticamente las especies de salamandras *B. altamazonica* y *B. peruviana*.

### 3.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO

**H1<sub>1</sub>:** Las especies *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* forman linajes evolutivos distintivos de *B. peruviana sensu lato* de la Amazonía de Ecuador.

**H1<sub>0</sub>:** Las especies *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* no forman linajes evolutivos distintivos de *B. peruviana sensu lato* de la Amazonía de Ecuador.

**H2<sub>1</sub>:** Las especies morfológicamente similares *Bolitoglossa altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwellae*, *B. paraensis* y *B. palmata* forman grupos taxonómicos diferenciados entre sí por morfometría y patrones de coloración.

**H2<sub>0</sub>:** Las especies morfológicamente similares *Bolitoglossa altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwellae*, *B. paraensis* y *B. palmata* no forman grupos taxonómicos diferenciados entre sí por morfometría y patrones de coloración.

## 4. MATERIALES Y METODOS

### 4.1. MATERIAL REVISADO

Se revisó un total de 338 especímenes de salamandras del género *Bolitoglossa* depositados en las colecciones del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (MUSM), Centro de Ornitología y Biodiversidad, Lima, Perú (CORBIDI), Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana, Iquitos, Perú (CRBIIAP AR, código de campo: GGU), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España (MNCN), Museo de Historia Natural de Cusco, Cusco, Perú (MHNCV), Museo Nacional de Praga, República Checa (NMP6V), Museo de Historia Natural de Londres, UK (BMNH) y Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, Michigan, USA (UMMZ) (Anexo 1). Se recopiló información de base de datos disponibles del Departamento de Zoología de Vertebrados, División de Anfibios y Reptiles, Museo Nacional de Historia Natural, Smithsonian Institution (USNM) (<http://collections.nmnh.si.edu/search/herps/>), Colección de Herpetología, Instituto de Biodiversidad, Museo de Historia Natural, Universidad de Kansas (KU) (<http://collections.biodiversity.ku.edu/KUHerps/>), Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN) (<http://ciencias.bogota.unal.edu.co/icn/colecciones-en-linea/>), Colección de Herpetología, Museo de Zoología de Vertebrados, Universidad de California en Berkeley, California (MVZ) (<http://arctos.database.museum>).

### 4.2. METODOLOGÍA DE CAMPO

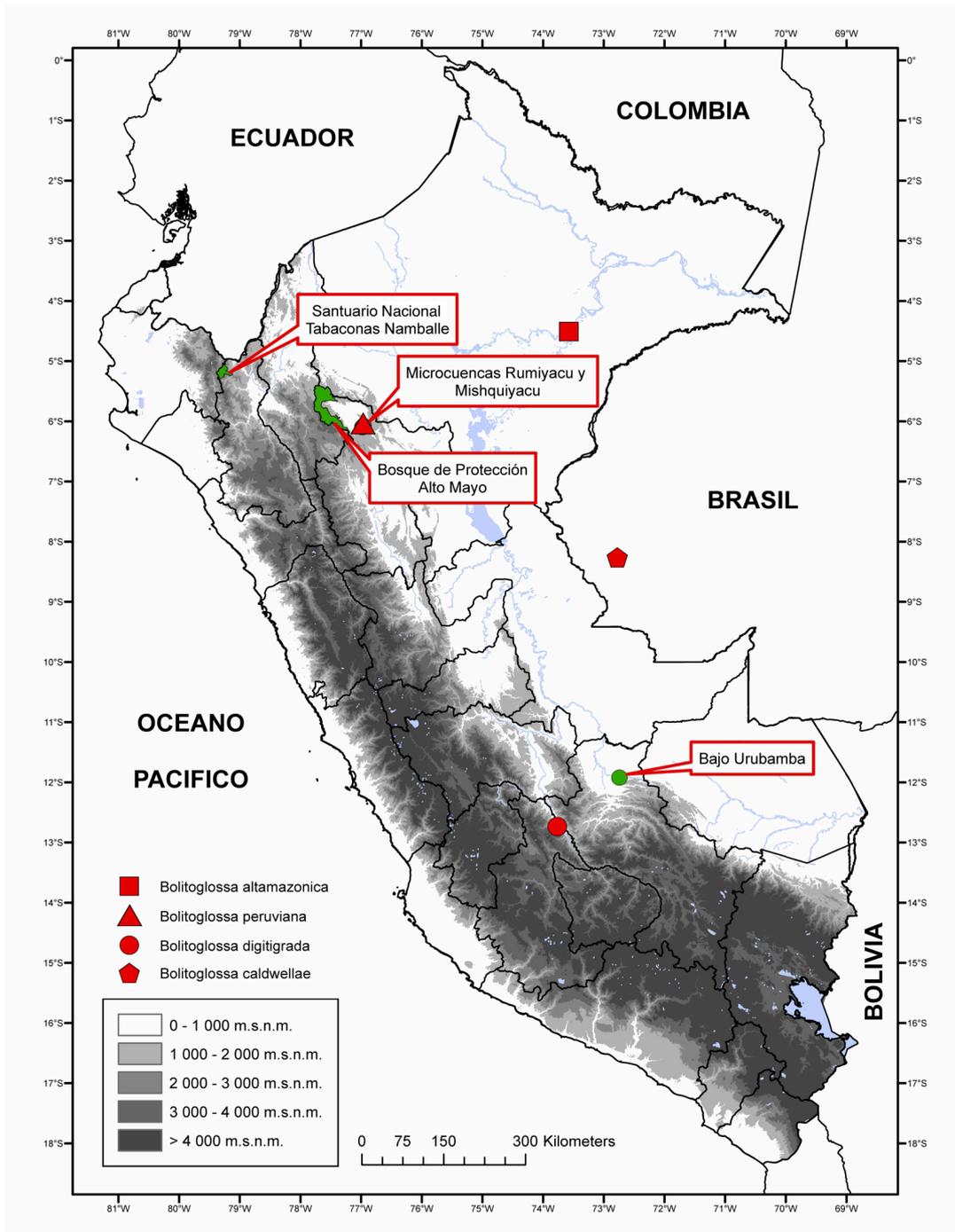
El trabajo de campo se ejecutó en los bosques montanos, bosques pre-montanos y tierras bajas en siete localidades de muestreo en los departamentos de San Martín, Cajamarca y Cusco entre los años 2014 y 2016 (Tabla 1, Figura 1). Entre las localidades muestreadas se encuentra el Bosque de Protección Alto Mayo (BPAM), un área natural protegida ubicada en el flanco oriental de la Cordillera Central de los Andes, cuya extensión abarca 1820 km<sup>2</sup> y alberga bosques premontanos (800-1600 m), bosques de neblina (1200-2500 m), bosques enanos (2500-3200 m) y pajonales altoandinos (2900-3950 m) (INRENA 2008). Las microcuencas Mishquiyacu y Rumiyaqu, y Morro Calzada ubicadas en las proximidades de Moyobamba (entre 5-8 km a la localidad tipo de *B. peruviana*), junto con la comunidad nativa Awajun El Dorado (48 km a la localidad tipo de *B. peruviana*) son las principales localidades de muestreo cercanas a la ciudad de Moyobamba. El Santuario Nacional Tabaconas Namballe (SNTN) es otra área natural protegida poco estudiada, ubicado en la región norte de los Andes Orientales, cubre una extensión de 295 km<sup>2</sup> entre

los 1800 a 3600 m de elevación, y protege bosques montanos y páramos altoandinos (INRENA 2007). Los muestreos en las mencionadas localidades tuvieron como objetivo: (1) obtener ejemplares y tejidos provenientes de localidades próximas a la localidad tipo de *B. peruviana*, y (2) reportar nuevos registros de *Bolitoglossa* en áreas poco exploradas. Las autorizaciones de colecta de especímenes fueron otorgadas por el Ministerio del Ambiente DGFFS-MINAG (R.J. N° 002-2012-SERNANP-SNTN, R.J. N° 001-2014-SERNANP-BPAM-JEF) y el Ministerio de Agricultura (R.D. N° 120-2012-AG-DGFFS-DGEFFS, R.D. N° 064-2013-AG-DGFFSDGEFFS).

**Tabla 1.** Localidades de muestreo en los departamentos de San Martín, Cajamarca y Cusco, Perú.

Localidad	Departamento	Latitud	Longitud	Elevación (m)
Bosque de Protección Alto Mayo	San Martín	05° 58' 37.0" S	77° 21' 48.2" W	1098
		05° 56' 8.17" S	77° 25' 57.0" W	1640
		05° 39' 40.9" S	77° 44' 36.8" W	1639
Comunidad nativa Awajun, El Dorado	San Martín	05° 43' 30.5" S	77° 17' 06.3" W	1053
Microcuencas Rumiyacu y Mishquiayacu	San Martín	06° 05' 17.9" S	76° 58' 30.0" W	1076
Morro Calzada	San Martín	06° 01' 32.2" S	77° 02' 38.5" W	973
Área de Conservación Regional Cordillera Escalera	San Martín	06° 27' 57.2" S	76° 17' 13.4" W	967
Santuario Nacional Tabaconas Namballe	Cajamarca	05°02'30" - 05°17'00" S	79°23'00" - 79°06'06" W	1391 - 3519
Cuenca baja del río Urubamba	Cusco	11°55'12" S	72°44'24" W	439 - 593

Los equipos y materiales usados en los trabajos de campo fueron adquiridos gracias al apoyo de las siguientes organizaciones: Rufford Small Grant for Nature Conservation Foundation (RSG), Ministerio de Asuntos Exteriores de Finlandia, Conservation International Foundation (CI) - Proyecto BioCuencas y Percy Sladen Foundation.



**Figura 1.** Mapa de ubicación de las localidades de muestreo. Se señala en color verde el Santuario Nacional Tabaconas Namballe, el Bosque de Protección Alto Mayo, las Microcuencas Rumiyacu y Mishquiyacu, y la cuenca baja del río Urubamba. Localidades tipo de *B. altamazonica* [■], *B. peruviana* [▲], *B. digitigrada* [●] y *B. caldwellae* [◆].

### 4.3. MÉTODOS DE MUESTREO EN CAMPO

Se empleó un método estandarizado de muestreo, Búsquedas por Encuentros Visuales [Visual Encounter Surveys-VES], en los diversos tipos de ecosistemas de las localidades de estudio. Este método permite recopilar datos sobre la riqueza, abundancia relativa y uso de microhábitats de las especies de anfibios y reptiles. Los VES fueron realizados a lo largo de transectos de 2 km en horarios diurnos (10:00-14:00) y nocturnos (18:00-00:00) dispuestos en senderos, como las rutas de patrullaje del personal guardaparque, o transectos diseñados con ayuda de guías locales.

Los especímenes recolectados se sacrificaron aplicando el anéstesico en crema Happy Dent (Benzocaína al 7,5%) sobre el vientre de los animales (McDiarmid 1994) o inyectándoles una solución anestésica Halatal (Pentobarbital sódico) directamente al corazón, siguiendo los protocolos para eutanasia recomendados en la literatura (Angulo *et al.* 2006). Las muestras de tejidos (hígado y músculo) de cada espécimen se almacenaron en alcohol al 96%. Se realizó la fijación y preservación de los especímenes empleando formol al 10% y alcohol etílico al 70% siguiendo la metodología propuesta por McDiarmid (1994) y Angulo *et al.* (2006). Los especímenes fueron depositados en la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM).

### 4.4. TOMA DE MUESTRAS, EXTRACCIÓN, AMPLIFICACIÓN, SECUENCIACIÓN Y EDICIÓN DE SECUENCIAS

Las secuencias moleculares se obtuvieron de muestras de tejidos de 10 especímenes procedentes de cinco poblaciones del norte de Perú: dos poblaciones de *B. altamazonica* en Loreto (Reserva Nacional Alpahuayo Mishana y río Sucusari, situadas aproximadamente a 60 y 160 km de Nauta - localidad tipo de *B. altamazonica*); dos poblaciones de *B. peruviana* en Loreto (dos localidades dentro de Cordillera Escalera, situadas aproximadamente a 30 y 45 km de Moyobamba - localidad tipo de *B. peruviana*) y una población de la nueva especie *B. awajun* en San Martín (Área de Conservación Regional Cordillera Escalera, ubicada aproximadamente a 75 km de Moyobamba). Se incluyeron 32 secuencias de *B. peruviana sensu lato* (subclados: *altamazonica*, Upper Napo, Upper Aguarico y Lower Napo/Lower Aguarico) y *B. equatoriana sensu lato* (subclados: Upper *equatoriana* y *equatoriana*), además se incorporó secuencias de otros taxa del género *Bolitoglossa* de Sudamérica depositadas en Genbank ([www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank)) y usadas en estudios previos (García-París *et al.* 2000, Parra-Olea *et al.* 2002, Parra-Olea *et al.* 2004, Elmer *et al.* 2013).

Tener en cuenta que la secuencia asignada a *Bolitoglossa paraensis* Unterstein, 1930 [Acre] por Parra-Olea *et al.* (2004) es re-asignada a la recientemente descrita *Bolitoglossa caldwella* Brcko, Hoogmoed y Neckel-Oliveira 2013, basado en los datos morfométricos. Por tanto, ninguna muestra genética de *B. paraensis* fue incluida en los análisis filogenéticos. El grupo externo en el análisis filogenético estuvo integrado por *Bolitoglossa mexicana* Duméril, Bibron y Duméril 1854 (subclado *Bolitoglossa*), *Bolitoglossa zapoteca* Parra-Olea, García-París y Wake 2002 (subclado *Oaxakia*) y *Bolitoglossa cerroensis* Taylor 1952 (subclado *Eladinea*) basado en los resultados obtenidos por Acevedo *et al.* (2013) y Elmer *et al.* (2013). Los números de acceso de GenBank, números de Museo, especie y localidades de todas las secuencias usadas en este estudio son mostradas en el Anexo 2.

Las muestras genéticas fueron obtenidas de la colección de tejidos del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú (MUSM) y del Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana, Iquitos, Perú (CRBIIAP AR). Los trabajos de laboratorio fueron desarrollados en el Museo de Zoología de Vertebrados, Universidad de California, Berkeley (MVZ), con la colaboración de Rudolf von May, e incluye los siguientes eventos: extracción de ADN de las muestras de tejido, amplificación de los fragmentos de ADN mitocondrial y nuclear (a través de la Reacción en Cadena de la Polimerasa, PCR), y secuenciación de los fragmentos amplificados. Los protocolos de extracción, amplificación y secuenciación siguen los propuestos por Elmer *et al.*, (2013), Acevedo *et al.* (2013) y Parra-Olea *et al.* (2004).

El ADN genómico fue extraído de tejidos de hígado y músculo preservados en etanol 96° usando un high-salt DNA extraction (Aljanabi y Martinez 1997). Las regiones amplificadas fueron dos genes mitocondriales, Citocromo b (Cytb, 680 bp) y 16S rRNA (16S, 514 bp), y dos genes nucleares, activador de recombinación 1 (RAG-1, 804 bp) y pro-opiomelanocortina (POMC, 493 bp). Estas regiones fueron seleccionadas debido a la existencia de secuencias previamente publicadas en especies relacionadas; por la información filogenética ofrecida (regiones conservadoras y variables); y por el uso efectivo de primers MVZ15L, MVZ16H para el gen Cytb (Moritz *et al.* 1992); 16SAR, 16SBR para el gen 16S (Palumbi *et al.* 1991); Rag1BolitoF, Rag1BolitoR para el gen RAG-1 (Elmer *et al.* 2013); y POMC\_DRV\_F1, POMC\_DRV\_R1 para el gen POMC (Vieites *et al.* 2007). Las condiciones de termociclado para amplificar el ADN de cada gen utilizando la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se muestran en la Tabla 2. Las reacciones de secuenciación fueron completadas usando los primers correspondientes y BigDye

Terminator 3.1 (Applied Biosystems), y los datos de secuencias fueron obtenidos usando los productos de PCR purificados en un secuenciador automatizado ABI 3730 Sequence Analyzer (Applied Biosystems). Todas las secuencias obtenidas fueron depositadas en GenBank (Anexo 2).

**Tabla 2.** Condiciones de termociclado para la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) de los genes mitocondriales (Cytb, 16S) y nucleares (RAG-1, POMC).

Gen	Condiciones del termociclador
Cytb	1 ciclo de 94°C/3 min; 38 ciclos de 92°C/1 min, 49°C/1 min, 72°C/1 min; y 1 ciclo de 72°C/5 min
16S	1 ciclo de 96°C/3 min; 35 ciclos de 95°C/30 s, 55°C/45 s, 72°C/1.5 min; y 1 ciclo de 72°C/7 min
RAG-1	1 ciclo de 95°C/3 min; 45 ciclos de 95°C/30 s, 57°C/30 s, 72°C/1.5 min; y 1 ciclo de 72°C/10 min
POMC	1 ciclo de 95°C/3 min; 38 ciclos de 95°C/30 s, 49°C/30 s, 72°C/1 min; y 1 ciclo de 72°C/7 min

Las secuencias de los fragmentos de ADN fueron editadas y el consenso de las hebras “forward” y “reverse” fueron obtenidas con el programa CodonCode Aligner 6.0.2 (Codoncode, Dedham, MA). El alineamiento múltiple de las secuencias de cada gen y de las secuencias homólogas de otros miembros del subgénero *Eladinea* fue realizado con el algoritmo CLUSTAL W incorporado en el programa MEGA v. 7 (Kumar et al. 2016). Las alineaciones resultantes fueron corregidas de manera visual para resolver la ubicación de los gaps y eliminar las zonas altamente variables. Las secuencias fueron traducidas en aminoácidos empleando el programa Geneious v 9.1.5 para verificar el correcto marco de lectura, inspección de ambigüedades y detección de codones de termino.

#### 4.5. ANÁLISIS FILOGÉNÉTICO

Un total de 34 secuencias de *Bolitoglossa* de Perú fueron obtenidas (18 secuencias de ADN mitocondrial y 16 secuencias de ADN nuclear) e incluidas en el análisis filogenético. Cinco secuencias son referidas como *B. altamazonica*, 12 secuencias como *B. peruviana* y 17 secuencias corresponden a la nueva especie de *B. awajun*. Ocho especímenes de *Bolitoglossa* fueron secuenciados para todos los genes (n=1 para *B. altamazonica*, n=3 para *B. peruviana*, n=4 para *B. awajun*) y dos especímenes para el gen Cytb (n=1 para *B. altamazonica*, n=1 para *B. awajun*). El programa PartitionFinder, version 1.1.0 (Lanfear et al. 2012) fue empleado para seleccionar los esquemas de partición y modelos de evolución molecular adecuados para cada posición codónica particionada. Los modelos de evolución son conjunto de supuestos sobre los procesos de sustitución

nucleotídica, que permiten describir las diferentes probabilidades de cambio de un nucleótido por otro a lo largo de un árbol filogenético (Darriba *et al.* 2012). Basado en el criterio de información bayesiana (BIC, *Bayesian Information Criterion*), los mejores esquemas de partición y modelos de sustitución nucleotídica para cada gen incluyeron sitios específicos y sitios combinados para los codones. Las filogenias moleculares fueron inferidas para los genes mitocondriales, los genes nucleares y los datos combinados. La examinación de la congruencia en la combinación de los datos combinados (16S, Cytb, RAG-1, POMC) fue evaluada usando la prueba *Incongruence Length Difference Test* (ILD), implementada en PAUP como Partition Homogeneity Test (Swofford 2002). Farris *et al.* (1994) elaboraron una prueba estadística de la hipótesis nula de congruencia de matrices de datos con evidencia filogenética, ampliamente usado en estudios con datos morfológicos, aloenzimáticos, enzimas de restricción y secuencias nucleotídicas. La prueba ILD fue aplicada con 100 réplicas de la prueba a través de una búsqueda heurística con 10 secuencias adicionales al azar. Las relaciones filogenéticas fueron inferidas usando dos metodologías: (1) el análisis de máxima verosimilitud (ML) conducido en RAxML (Stamatakis *et al.* 2008) implementado en CIPRES Science Gateway (Miller *et al.* 2010), y (2) la inferencia Bayesiana (BI) conducida en MrBayes version 3.2.0 (Ronquist y Huelsenbeck 2003).

Los análisis filogenéticos de máxima verosimilitud fueron desarrollados bajo el modelo de sustitución nucleotídica GTRGAMMA+I para todas las particiones con una tasa de heterogeneidad de distribución gamma y proporción de sitios invariantes basados en 1000 réplicas de bootstrap para evaluar el soporte nodal y búsquedas de ML de optimización completa. El soporte de las ramas de máxima verosimilitud fue evaluado con los valores de bootstrap (medidas conservadoras de la probabilidad que un grupo represente un clado verdadero). Los valores de bootstrap iguales o superiores al 70% representan clados bien soportados. Los análisis Bayesianos fueron basados en los mejores modelos de sustitución nucleotídica seleccionados para cada codón. Dos corridas simultáneas con 4 cadenas (1 fría y 3 calientes) fueron desarrolladas para  $20 \times 10^6$  generaciones con muestreos cada 1000 generaciones de la *Markov Chain Monte Carlo* (MCMC). La convergencia de la probabilidad Log de los resultados de muestreo fue examinada en Tracer 1.6 (Rambaut y Drummond 2003), determinando su estabilidad y descartando el 25% de los árboles más inestables (denominados “burn-in”) y reteniendo los árboles cuyas probabilidades Bayesianas posteriores (Bayesian Posterior Probabilities, BPP) son más estables. Los valores de BPP iguales o superiores a 0.95 representan ramas bien soportadas (Huelsenbeck y Ronquist 2001). La visualización de todos los árboles obtenidos fue hecha con el programa FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>). Las distancias genéticas no

corregidas (p-distances) entre los taxa fueron estimadas usando el programa MEGA v. 7 (Kumar *et al.* 2016) para las secuencias 16S, Cytb, RAG-1 y POMC. Se considera un valor para la divergencia a nivel de especie igual o superior a 0.02 para el gen 16S (Boza *et al.* 2012, Rovito *et al.* 2013, Kubicki y Arias 2016).

#### 4.6. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

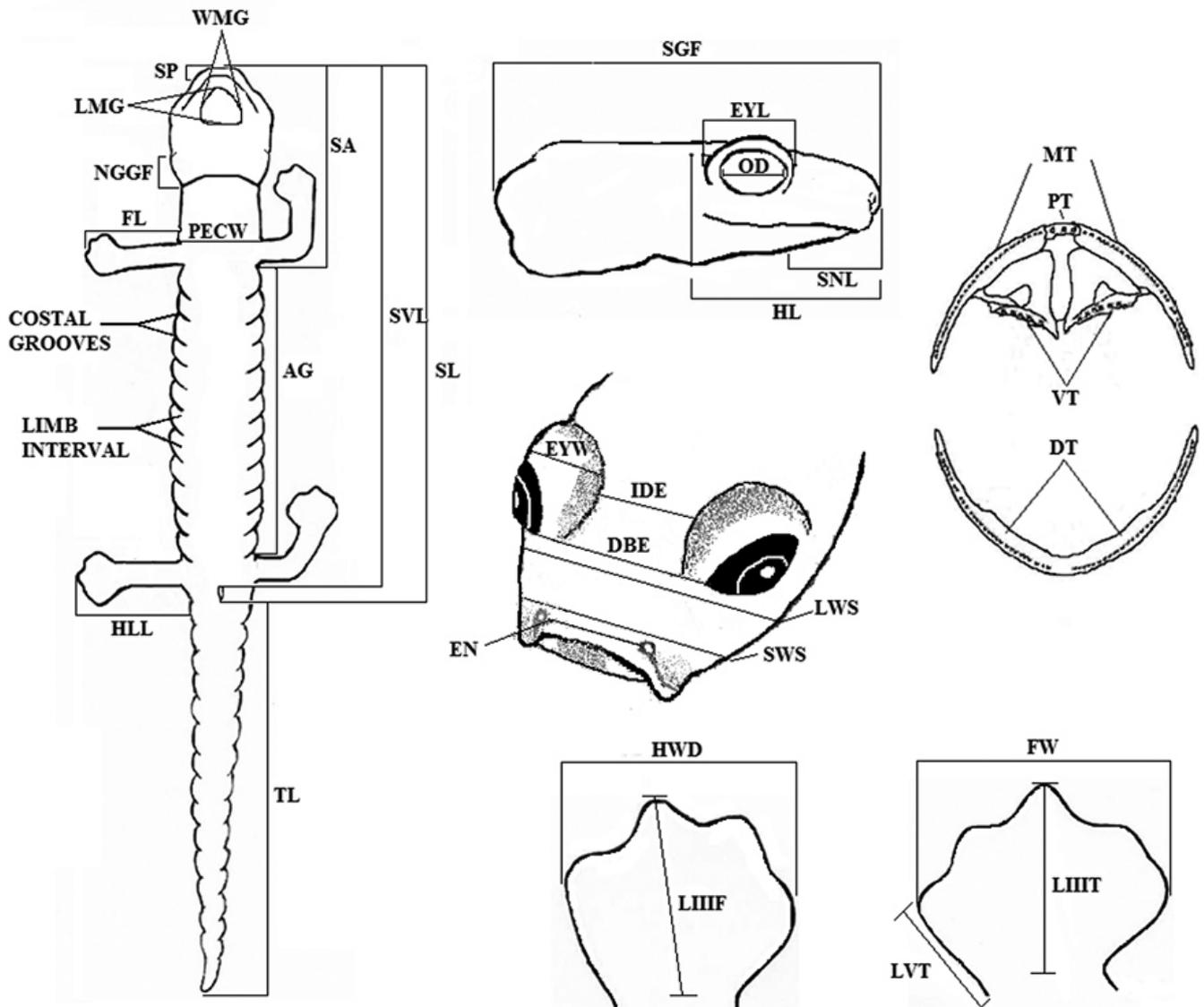
##### 4.6.1 MEDIDAS MORFOMÉTRICAS

Se evaluó un total de 178 especímenes de *Bolitoglossa*, incluyendo 11 especímenes de *B. altamazonica* (Loreto, Perú), 5 especímenes de *B. peruviana* (San Martín, Perú); 48 especímenes de *B. caldwella* (Acre, Brasil); 99 especímenes de *B. paraensis* (Pará, Brasil); 3 especímenes de *B. palmata* (Napo-Pastaza, Ecuador) y 12 especímenes de la nueva especie *B. awajun* (San Martín, Perú). Las medidas de *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun* fueron analizadas y comparadas con *B. caldwella*, *B. paraensis* y *B. palmata*; debido a que todas estas especies son geográfica y filogenéticamente cercanas, y exhiben una morfología similar. Se excluyeron especímenes previamente identificados como *B. altamazonica* de otras localidades como Huánuco (Schlüter *et al.* 2004), Madre de Dios (von May *et al.* 2009) y Cusco (Icochea y Mitchell 1997, Icochea *et al.* 1998, Córdova *et al.* 2006), debido a que estas poblaciones se encuentran muy distantes (> 550 km) de Nauta (localidad tipo de *B. altamazonica*) y podrían representar otras especies.

Las medidas morfométricas del holotipo BMNH 1946.9.6.17 de *Bolitoglossa peruviana* fueron proporcionadas por Jeffrey W. Streicher del Museo de Historia Natural de Londres. Los datos morfométricos de *B. caldwella* y *B. paraensis* fueron disponibles por colaboración de Isabela Brcko de la Universidad Federal de Pará, Brasil; y los de *B. palmata* fueron proporcionados por el Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, Michigan, USA. Los códigos de las instituciones mencionadas en el texto y las figuras son mostrados en el Anexo 1. Las mediciones corporales y conteos de estructuras (dientes premaxilares, maxilares, vomerianos y dentarios) siguen los trabajos de Brame y Wake (1963), Acosta-Galvis y Guitérrez-Lamus (2012) Acevedo *et al.* (2013) y Brcko *et al.* (2013).

Las mediciones morfométricas fueron tomadas del lado derecho de cada espécimen con ayuda de un calibrador digital MITUTOYO (precisión de 0.01 mm) y un estereoscopio binocular NIKON Eclipse. Las variables morfométricas (en milímetros) y merísticas (conteo de estructuras) consideradas fueron: Longitud estándar (SL, hocico al punto posterior de la cloaca), Longitud hocico-cloaca (SVL, hocico al punto anterior de la cloaca), Longitud de la

cabeza (**HL**, entre la punta del hocico y el margen posterior de la boca), Ancho de la cabeza (**HW**, en el punto más ancho), Profundidad de la cabeza (**HD**, en el ángulo posterior de la mandíbula), Hocico al pliegue gular (**SGF**), Ancho del párpado (**EYW**), Longitud del párpado (**EYL**), Longitud del hocico (**SNL**), Proyección del hocico más allá de la mandíbula (**SP**), Ancho del hocico en el punto más ancho (**LWS**), Ancho del hocico en el punto más estrecho (**SWS**), Distancia entre las narinas externas (**EN**), Diámetro del ojo (**OD**), Distancia entre las esquinas anteriores de los ojos (**DBE**), Distancia interorbital (**IDE**), Ancho de la glándula mental (**WMG**), Longitud de la glándula mental (**LMG**), Distancia entre el surco nugal y el pliegue gular (**NGGF**), Hocico-Axila (**SA**), Axila-Ingle (**AG**), Ancho pectoral (**PECW**), Longitud del miembro anterior (**FL**, de la axila a la punta del dedo más largo), Longitud del miembro posterior (**HLL**, de la ingle a la punta del dedo más largo), Ancho de la mano (**HDW**), Ancho del pie (**FW**), Longitud del tercer dedo de la mano (**LIIIF**), Longitud del tercer dedo del pie (**LIIT**), Longitud del quinto dedo del pie (**LVT**), Longitud de la cola (**TL**), Ancho de la cola en la base (**TW**), Profundidad de la cola en la base (**TD**), Longitud de la cloaca (**VL**), Número de dientes premaxilares (**PT**), Número de dientes maxilares (**MT**), Número de dientes vomerianos (**VT**) y Número de dientes del dentario (**DT**). Las siglas en paréntesis de todas las variables morfométricas y merísticas provienen de su traducción al inglés. La Figura 2 muestra las mediciones corporales consideradas en el estudio. La determinación del sexo fue realizada a través de la observación de caracteres sexuales secundarios (presencia de la glándula hedónica y papilas en las paredes de la cloaca de los machos, Brame y Wake 1962) o a través de la inspección de las gónadas en la cavidad abdominal. El número de especímenes adultos examinados se proporciona en la descripción de cada especie.



**Figura 2.** Mediciones morfométricas de especímenes de *Bolitoglossa*. Abreviaciones en el texto. Tomado de Brcko *et al.* (2013).

#### 4.6.2. IMPUTACIÓN DE DATOS AUSENTES Y EXAMEN PRELIMINAR

Las 37 medidas morfométricas de los 178 especímenes de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata* y la nueva especie de *Bolitoglossa*) fueron sometidas a un proceso de imputación de datos ausentes usando el paquete missMDA en R (Francois 2016). La presencia de datos ausentes es debido a la incapacidad de medir algunas proporciones corporales causada por la mala fijación o mutilación de los especímenes. El paquete missMDA predice las medidas corporales faltantes usando un análisis de componentes principales con algoritmo iterativo PCA regularizado (method="Regularized"), validación cruzada Kfold (method.cv="Kfold") y cinco componentes principales (ncp.max=5).

El examen preliminar de los datos con el paquete Rcmdr (Fox 2005) y rrcov (Todorov y Filzmoser 2009) mostró valores atípicos (outliers) a nivel uni y multivariante, además detectó aquellas medidas que distinguen a un grupo de individuos. La identificación de un dato atípico a nivel univariante, no implica que dicho dato sea atípico a nivel multivariante (Hualpa 2012). A través de la distancia Mahalanobis clásica y robusta MCD (Anexos 3 y 4), cuatro datos extremadamente atípicos fueron detectados y reemplazados por la mediana.

Se aplicó una transformación Box Cox multivariada a todas las medidas morfométricas con el fin de validar los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad multivariante, usando el comando powerTransform del paquete car en R (Fox y Weisberg 2011). La distribución normal univariante de las variables no es suficiente, ya que de manera conjunta no necesariamente cumplen con la normalidad multivariante (González *et al.* 2006). La normalidad multivariante Henze-Zirkler de los datos morfométricos fue rechazada ( $p < 0.01$ , Anexo 5) por el paquete MVN en R (Korkmaz *et al.* 2014). La transformación Box Cox permite aproximarse a la normalidad, centralizar la información alrededor de la media y corregir sesgos en la distribución del error, heterocedasticidad y no linealidad (Vilella 1993, Díaz *et al.* 2013).

#### 4.6.3. ANALISIS ESTADÍSTICO MULTIVARIANTE

Los datos analizados de las medidas morfométricas transformadas se tomaron solo de los especímenes adultos ( $n = 152$  individuos) de *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata* y la nueva especie de *Bolitoglossa*. La asignación taxonómica *a priori* de los especímenes para *B. peruviana* fue basada en la morfología y

patrón de coloración, y para *B. altamazonica* fue basada en la descripción del material tipo (ver más abajo, Sumario de especies). Los análisis multivariados tuvieron como objeto probar si estas asignaciones pueden ser diferenciadas con la combinación de caracteres morfométricos. Dos medidas morfométricas (Ancho de la glándula mental [WMG] y Longitud de la glándula mental [LMG]) fueron excluidas del análisis por presentarse exclusivamente en adultos machos. Los datos transformados fueron sometidos a dos tipos de análisis multivariados: 1) análisis de componentes principales y 2) análisis discriminante. Los procedimientos estadísticos fueron realizados usando el software SPSS versión 22 (IBM Corp. Released 2013) y R versión 3.3.0 (R Development Core Team 2016).

El análisis de componentes principales (PCA) es una técnica multivariante que busca reducir la dimensión de una matriz de datos de  $p$  variables correlacionadas entre sí, a través de la retención de un menor número de variables (*componentes principales*) resultado de la combinación lineal de las variables iniciales que resuman la mayor parte de la información contenida en los datos (Pérez 2004, Manly 2004). La primera componente acumula la mayor variabilidad del conjunto de datos y las componentes restantes se ordenan de acuerdo a la cantidad de varianza que cada una explica. Este análisis se encuentra basado en el cálculo de autovalores y autovectores obtenidos a partir de la matriz de varianzas-covarianzas o de la matriz de correlaciones. Este método de análisis es ampliamente usado en estudios morfométricos de especies morfológicamente similares (Benavides *et al.* 2002, Funk *et al.* 2008, Aguilar *et al.* 2013, Caminer y Ron 2014, do Santos *et al.* 2015, Rojas *et al.* 2016, Arias *et al.* 2016). De esta forma, el análisis de componentes principales fue usado para explorar la diferenciación morfométrica de las seis especies de *Bolitoglossa*, independiente de las asignaciones taxonómicas de los especímenes, permitiendo así un descubrimiento imparcial de los grupos morfométricamente similares y lograr determinar que variables aportan a la diferenciación entre grupos. Los autovalores, la pendiente del gráfico de sedimentación y la varianza explicada de las componentes fueron extraídos y examinados para determinar el número de componentes que contribuye a la variación de las proporciones corporales.

En el PCA clásico, la presencia de datos atípicos puede distorsionar la matriz de covarianzas muestrales; así la primera componente puede estar completamente dominada por los valores atípicos ocultando su real estructura (Croux y Ruiz-Gazen 1996, Croux *et al.* 2007). Se han propuesto diversas formas de tratar este problema a partir de los métodos robustos. El PCA robusto minimiza los efectos de los datos atípicos a través de una ponderación, permitiendo recuperar los componentes principales de una matriz de datos cuya fracción de información esté afectada de forma arbitraria (Croux y Ruiz-Gazen 1996).

Uno de estos métodos es el PCA robusto usando el algoritmo CR (Croux y Ruiz-Gazen) basado en el enfoque de búsqueda de proyecciones (Projection-Pursuit approach). Este algoritmo computacionalmente eficiente y de fácil implementación fue aplicado con el paquete PCAproj (Filzmoser *et al.* 2015) en R.

El análisis discriminante (AD) es un método de clasificación que permite agrupar a los elementos de una muestra en dos o más categorías predefinidas en función de un conjunto de variables independientes combinadas linealmente. De esta manera, el análisis discriminante permite maximizar las diferencias entre los grupos taxonómicos previamente asignados y determinar cuáles son las variables que más contribuyen a la diferenciación de los grupos (Pérez 2004, Manly 2004). En el análisis discriminante, muchas de las variables morfométricas pueden ser poco útiles para la discriminación de grupos o pueden ser altamente correlacionadas entre sí, lo que puede complicar el análisis e incrementar el número de clasificaciones erróneas (McGarigal *et al.* 2000). El empleo del método de inclusión por pasos (stepwise) permite la incorporación gradual de cada variable y selecciona aquellas variables más importantes para discriminar grupos; contribuyendo a clasificar correctamente los especímenes dentro de los taxa predefinidos. Los autovalores, la varianza explicada y los valores de Lambda de Wilks fueron extraídos y examinados para determinar el número de funciones discriminantes.

#### **4.6.4. ANÁLISIS DE VARIANZA NO PARAMÉTRICO**

La aplicación del análisis de varianza univariado (ANOVA) y multivariado (MANOVA) de las medidas morfométricas transformadas no resulta efectiva, pues los datos no cumplen con la normalidad multivariada para cada grupo de especies. Rizzo y Szekely (2010) desarrollaron una extensión no paramétrica de los análisis de varianza para variables que no asuman una distribución normal multivariada. El análisis de componentes de distancia (DISCO) mide la dispersión total basado en las distancias euclidianas entre todos los pares de elementos para probar la hipótesis de igualdad de las funciones de distribución de  $K$  muestras independientes (Rizzo y Szekely 2010). La ventaja de este análisis es la flexibilidad en el cumplimiento de la normalidad multivariada y la aceptación de variables con diversas formas de distribución; contrario a los métodos paramétricos clásicos que resultan estrictos en sus supuestos. Los análisis DISCO univariado y multivariado fueron ejecutados usando el paquete energy (Rizzo y Szekely 2010) en R para probar diferencias significativas en las mediciones morfométricas entre las especies.

#### 4.7. CARACTERIZACIÓN DE ESPECIES Y DESIGNACIÓN DE NEOTIPO

En Perú, se reconoce únicamente cuatro especies de *Bolitoglossa*: *B. altamazonica*, *B. awajun*, *B. digitigrada* y *B. peruviana*. *B. altamazonica* y *B. peruviana* han permanecido por más de 100 años en una condición enigmática ocasionando confusión a muchos taxónomos, quienes señalan su ocurrencia en Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia. Sin embargo, la distribución de estas dos especies es en realidad poco conocida debido al reducido número de especímenes en colecciones herpetológicas (principalmente de especímenes provenientes de las localidades tipo), la reducida variación morfológica externa (con alguna distinción en la morfología craneal y dentición) y la ausencia de estudios taxonómicos integradores. Por ello, resulta oportuno la redescipción de *B. peruviana* usando especímenes recolectados cerca de la localidad tipo de Moyobamba (San Martín); además de la designación de un neotipo topotípico de *B. altamazonica*, cuyo material tipo de la localidad de Nauta (Loreto) fue señalado como perdido por Brame y Wake (1963).

Las redescipciones de las especies siguen la terminología de Wake y Brame (1969), Brame y Wake (1962, 1963, 1972), Ehmcke *et al.* 2004, Acosta-Galvis y Gutiérrez-Lamus (2012) y Brcko *et al.* (2013). El tamaño de las especies de *Bolitoglossa* es determinado por su longitud estándar (SL): a) tamaño pequeño (aprox. 40 mm), b) tamaño moderado (aprox. 50-60 mm), c) tamaño grande (aprox. 70 mm) (Brame y Wake 1972). Los patrones de coloración se basan en fotografías de los especímenes vivos y preservados, y los tipos de membrana interdigital fueron examinados a partir de imágenes a escala de los dígitos de las manos y pies. El tipo de membrana interdigital para las especies del complejo *B. altamazonica* es completamente o ampliamente palmado (*sensu* Wake y Brame 1969 y Tipos C, D, E y F *sensu* Brame y Wake 1963). Las comparaciones morfológicas entre las especies fueron realizadas empleando las descripciones de *B. caldwella*, *B. palmata* y *B. paraensis* (Brame y Wake 1962, Brame y Wake 1963, Brcko *et al.* 2013).

## 5. RESULTADOS

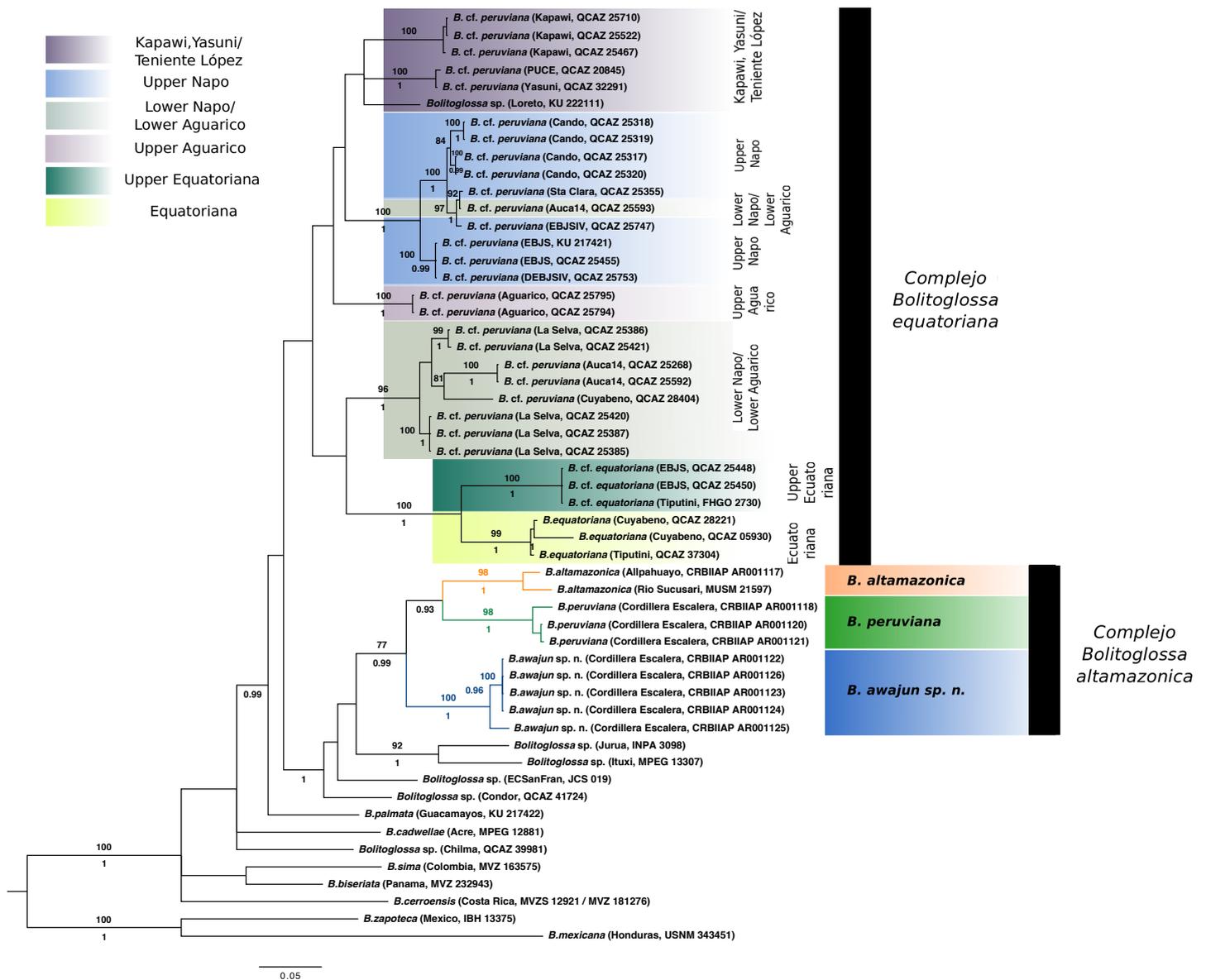
### 5.1. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El alineamiento múltiple de las secuencias para el gen Cytb mostró 392 sitios conservados, 288 sitios variables y 247 sitios informativos; para el gen 16S mostró 384 sitios conservados, 125 sitios variables y 78 sitios informativos; para el gen RAG-1 mostró 690 sitios conservados, 114 sitios variables y 44 sitios informativos; y para el gen POMC mostró 478 sitios conservados, 15 sitios variables y 3 sitios informativos. La matriz de datos de secuencias de ADN contiene 2491 pb para 55 secuencias de *Bolitoglossa*. Los tres conjuntos de datos analizados fueron: (1) gen Cytb, (2) genes 16S + Cytb, (3) genes RAG-1 + POMC y (4) datos combinados para los genes de ADNmt (16S + Cytb) y ADNnu (RAG-1 + POMC). Los esquemas de partición para cada conjunto de datos fueron (modelos de sustitución entre paréntesis): para Cytb, en la posición 1 del codón (SYM+I+G), en la posición 2 del codón (HKY+I) y en la posición 3 del codón (GTR+G); para 16S, en las posiciones 1, 2 y 3 del codón (GTR+G); para RAG-1 + POMC, en la posición 1 del codón (HKY+G) y en las posiciones 2 y 3 del codón (F81+I); para datos combinados, en las posiciones 1 y 3 del codón (GTR+I+G) y en la posición 2 del codón (SYM+I+G) (Anexo 6). El test de *Partition Homogeneity* señaló una congruencia significativa entre los genes mitocondriales y nucleares ( $P > 0.01$ ). Por tanto, resultó apropiado combinar la información de los genes Cytb, 16S, RAG-1 y POMC al no presentar evidencia de conflicto filogenético.

Los árboles filogenéticos de los análisis de máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (BI) del gen mitocondrial Cytb resultaron concordantes entre sí (Figura 3). El análisis filogenético mostró un grupo monofilético formado por siete especies de *Bolitoglossa*: *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *Bolitoglossa* sp. Ituxi, *Bolitoglossa* sp. Jurúa, *Bolitoglossa* sp. ECSanFran, *Bolitoglossa* sp. Condor y la nueva especie de *Bolitoglossa* de Perú (BS = 57, BBP = 1), *B. awajun*, recientemente descrita (Cusi *et al.* 2020). Así, la filogenia molecular obtenida mostró que los especímenes de la nueva especie de *Bolitoglossa* del Área de Conservación Regional Cordillera Escalera, forman parte de un clado compuesto por *B. altamazonica* y *B. peruviana* (BS = 77, BBP = 0.99). Además, la filogenia reveló que los clados de Ecuador reconocidos por Elmer *et al.* (2013) como *B. cf. peruviana sensu lato* (subclados: *altamazonica*, Upper Napo, Upper Aguarico y Lower Napo/Lower Aguarico) y *B. cf. equatoriana sensu lato* (subclados: Upper *equatoriana* y *equatoriana*) forman un grupo divergente del clado que contiene a las especies de *Bolitoglossa* de Perú (*B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*). De esta manera, los análisis identifican dos clados principales dentro de las *Bolitoglossa* (*Eladinea*) de

Sudamérica: 1) un clado formado por las muestras de la Amazonía de Ecuador (*B. cf. peruviana* + *B. cf. equatoriana*), y 2) otro clado formado por las muestras de la Amazonía norte de Perú (*B. altamazonica* + *B. peruviana* + *B. awajun*), de las tierras bajas Amazónicas del este de Brasil (*Bolitoglossa* sp. Ituxi + *Bolitoglossa* sp. Jurúa) y de las tierras altas del sureste de Ecuador (*Bolitoglossa* sp. ECSanFran + *Bolitoglossa* sp. Condor). La relación de estos dos clados posee un bajo soporte (BS = 19, BBP = 0.75), encontrando a *B. palmata* como grupo basal de ambos clados. Las relaciones entre *B. caldwella* y *Bolitoglossa* sp. Chilma no se encuentran resueltas. Así mismo, los análisis moleculares revelaron que las dos muestras de *Bolitoglossa* sp. Ituxi y *Bolitoglossa* sp. Jurua de Brasil [antes consideradas *B. paraensis* y, ahora, reconocidas como especies no descritas por Parra-Olea *et al.* (2004), Elmer *et al.* (2013), Acevedo *et al.* (2013) y Brcko *et al.* (2013) por su alta divergencia genética y lejanía a la localidad tipo de *B. paraensis*, > 2000 km] están cercanamente relacionadas a *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun* con bajo soporte (BPP = 0.66). Este conjunto de especies de *Bolitoglossa* de Perú y Brasil forman un grupo hermano con respecto a *Bolitoglossa* sp. ECSanFran y *Bolitoglossa* sp. Cónдор de Ecuador.

Las distancias genéticas no corregidas (p-distances) entre *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun* poseen valores más bajos en el gen 16S que en el gen Cytb (Anexos 7-8). Estas tres especies de *Bolitoglossa* resultaron divergentes entre sí (Tabla 3-4): *B. altamazonica* difiere de las otras dos especies en 2.9-4.9% para el gen 16S y en 6.5-7.3% para el gen Cytb, *B. peruviana* difiere en 2.9-3.9% para el gen 16S y en 7.3-8.0% para el gen Cytb, y *B. awajun* difiere en 3.9-4.9% para el gen 16S y en 6.5-8.0% para el gen Cytb.



**Figura 3.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en el gen mitocondrial *Cytb* (680 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap ( $BS \geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores ( $BPP \geq 0.95$ ) respectivamente. No se muestran los valores de soporte inferiores para las ramas. *Bolitoglossa mexicana*, *B. zapoteca* y *B. cerroensis* fueron usadas como grupos externos. Los complejos de especies *B. altamazonica* y *B. equatoriana* son indicados en barras.

**Tabla 3.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen mitocondrial Cytb dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.

Clados	1	2	3
1 <i>Bolitoglossa altamazonica</i>	<b>0.026</b>	$\pm 0.005$	$\pm 0.006$
2 <i>Bolitoglossa peruviana</i>	0.073	<b>0.005 <math>\pm</math> 0.004</b>	$\pm 0.006$
3 <i>Bolitoglossa awajun</i>	0.065	0.080	<b>0.010 <math>\pm</math> 0.013</b>

**Tabla 4.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen mitocondrial 16S dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.

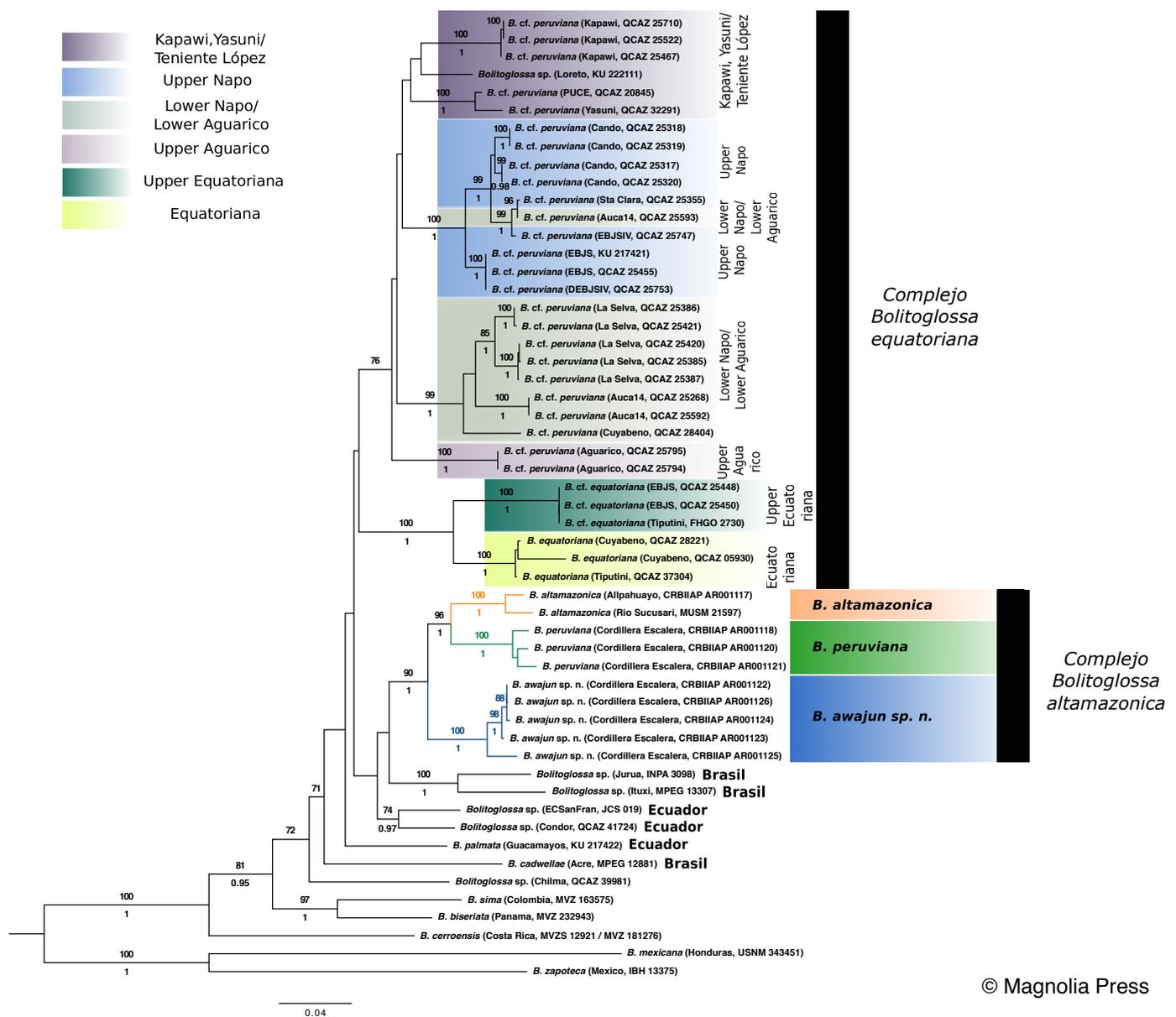
Clados	1	2	3
1 <i>Bolitoglossa altamazonica</i>	--	$\pm 0.001$	$\pm 0.005$
2 <i>Bolitoglossa peruviana</i>	0.029	<b>0.002 <math>\pm</math> 0.001</b>	$\pm 0.004$
3 <i>Bolitoglossa awajun</i>	0.049	0.039	<b>0.009 <math>\pm</math> 0.010</b>

Los análisis de ML y BI de los datos combinados (Figura 4) resultaron en topologías compatibles con el árbol filogenético del gen Cytb (Figura 3). De forma similar, las topologías de los árboles para los genes 16S + Cytb (Anexo 9) son congruentes con los árboles resultantes de los análisis por separado del gen 16S y del gen Cytb. El árbol filogenético de los datos combinados muestra que los especímenes asignados a *B. peruviana* de Cordillera Escalera, Loreto, Perú, forman un clado junto con *B. altamazonica* y *B. awajun*. Se reconoce que las tres especies de *Bolitoglossa* de Perú (*B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*) constituyen un grupo monofilético bien soportado y altamente divergente de otros miembros de *Eladinea* (BS = 90, BPP = 1, Figura 4). Así, *B. altamazonica* resulta ser un taxón hermano de *B. peruviana* (BS = 96, BPP = 1), y ambas especies resultan parientes hermanos de *B. awajun* (BS = 100, BPP = 1). Por último, la

filogenia de los datos combinados corrobora que las poblaciones ecuatorianas anteriormente asignadas a *B. cf. peruviana* por Elmer *et al.* (2013) no están relacionadas con las muestras topotípicas de *B. altamazonica* y *B. peruviana*. Además, las muestras de *B. cf. peruviana* forman un clado diferenciado junto con las muestras de *B. equatoriana* y *B. cf. equatoriana* (BS <70, BPP <0.95). Por otra parte, se puede apreciar que la muestra previamente identificada como *B. altamazonica* (KU 222111) de la localidad de Teniente López, Loreto, cerca de la frontera entre Perú y Ecuador (Parra-Olea *et al.* 2004, Elmer *et al.* 2013) pertenece a un linaje diferente de las especies de Perú con distancias genéticas de 4.7-5.6% para el gen 16S y 10.9-14.7% para el gen Cytb; y está estrechamente relacionada con las muestras de *B. cf. peruviana* de Yasuní y Kapawi, Ecuador.

El árbol filogenético de los datos combinados para RAG-1 y POMC mostró una pobre estructura filogenética con relaciones poco resueltas, indicando que las relaciones internas entre los clados de *Bolitoglossa* permanecen problemáticas para los genes nucleares en comparación con los datos combinados. Esto es debido al limitado número de secuencias nucleares en el muestreo de los taxa y la tasa de evolución lenta de los genes nucleares. Los análisis de ML y BI mostraron bajo soporte en la mayor parte de las ramas, con solo cinco nodos de valores BS superiores a 70 (Anexo 10). Las distancias genéticas no corregidas (p-distances) del gen nuclear RAG-1 fueron 0.2-0.04% para *B. altamazonica*, 0.3% para *B. peruviana* y 0.1-0.2% para *B. awajun*; y del gen nuclear POMC fueron 0.5% para *B. altamazonica*, 0.1-0.8% para *B. peruviana* y 0.1-0.3% para *B. awajun* (Anexos 11-12).

Basado en la posición filogenética, se propone la asignación de dos complejos de especies: (1) el complejo *Bolitoglossa altamazonica* (*sensu* Brame y Wake 1963) conteniendo a las especies *B. altamazonica*, *B. digitigrada*, *B. peruviana* y *B. awajun*; y (2) el complejo *Bolitoglossa equatoriana* conteniendo a las poblaciones ecuatorianas (subclados: Kapawi, Yasuni/Teniente López, Upper Napo, Upper Aguarico, Lower Napo/Lower Aguarico, Upper *equatoriana*, *equatoriana*). De esta manera, los subclados de Ecuador corresponden a un grupo de linajes crípticos no asignables a la nominación de *B. peruviana* o *B. altamazonica*.



**Figura 4.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en los datos combinados de los genes mitocondriales (Cytb, 16S) y nucleares (RAG-1, POMC). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML Bootstrap (BS  $\geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores (BPP  $\geq 0.95$ ), respectivamente. No se muestran los valores de soporte inferiores para las ramas. *B. mexicana*, *B. zapoteca* y *B. cerroensis* fueron usados como grupos externos. Los complejos de especies *B. altamazonica* y *B. equatoriana* son indicados por barras. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

## 5.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

### 5.2.1. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

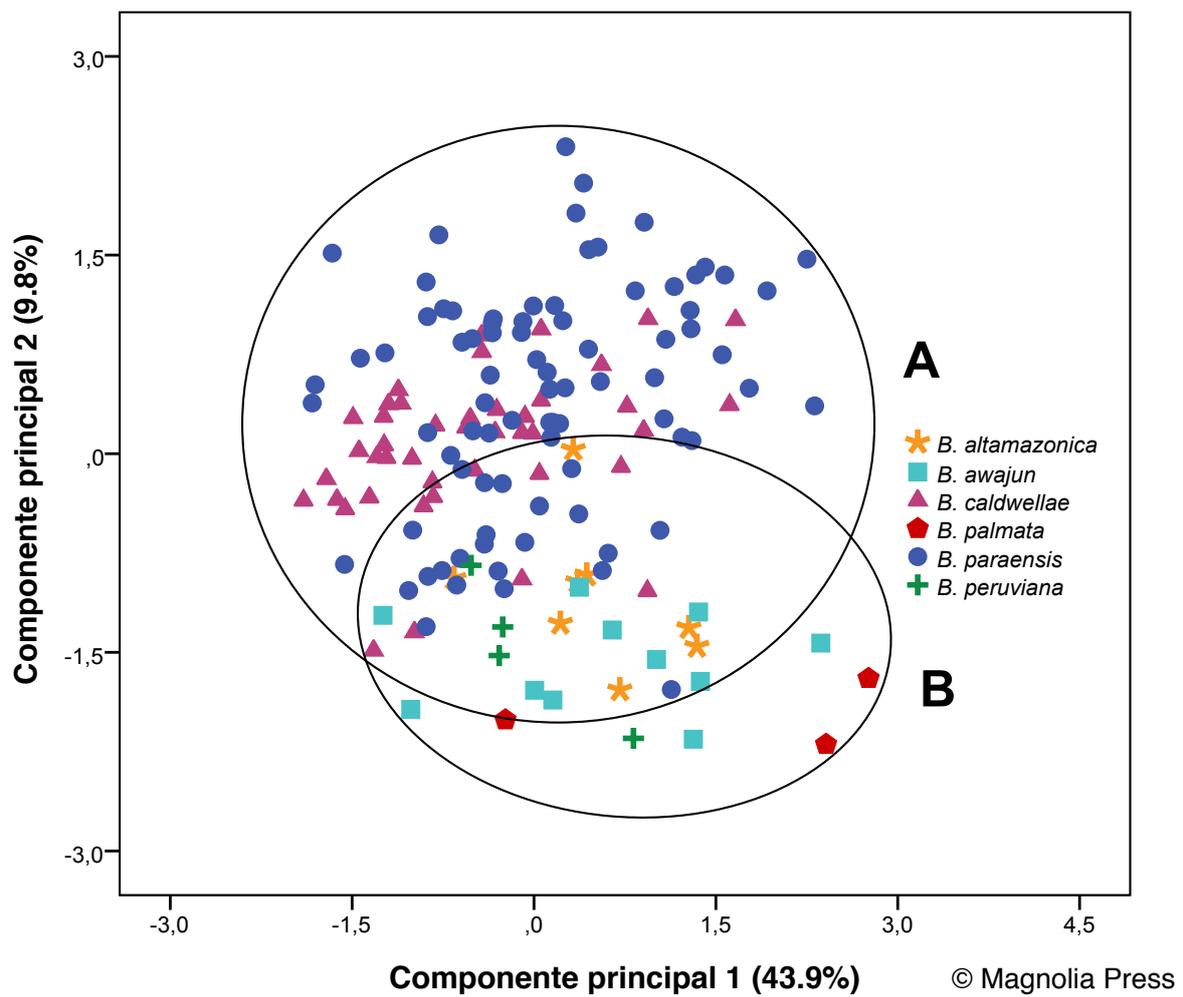
El análisis de componentes principales clásico de los datos morfométricos Box Cox multivariados (SVL excluido del análisis debido a la alta correlación con SL, coeficiente de correlación  $r$  de Pearson = 0.98) resultó significativo. La determinante de la matriz de correlaciones ( $|R| = 8.93 \times 10^{-15}$ ), la prueba de Esfericidad de Barlett ( $X^2 = 3617.14$ ,  $p < 0.01$ ) y el índice de Kaiser-Meyer-Oskin de adecuación muestral ( $KMO = 0.91$ ) se muestran en el Anexo 13.

Basado en el criterio de autovalores mayores que 1, se seleccionaron las seis primeras componentes principales; las cuales explicaron el 73.3% de la varianza total de los datos (Anexo 14). La primera componente (43.9% de la varianza) tiene cargas factoriales altas en SL, HL, HW, HD, SGF, EYW, EYL, SWS, EN, DBE, NGGF, SA, AG, PECW, FL, HLL, HDW, FW, LIIF, LIIT y VL; la segunda componente (9.8% de la varianza) tiene cargas factoriales altas en SNL, LWS, IDE y LVT; la tercera componente (7.0% de la varianza) tiene carga factorial alta en OD; la cuarta componente (4.7% de la varianza) tiene carga factorial alta en SP; la quinta componente (4.3% de la varianza) tiene carga factorial alta en MT; y la sexta componente (3.6% de la varianza) tiene carga factorial alta en VT (Tabla 5). El PCA no mostró diferencias en el morfoespacio entre las especies (Figura 5), indicando un amplio solapamiento entre las especies de Perú y Ecuador (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. palmata* y *B. awajun*; letra B en la Figura 5), y las especies de Brasil (*B. caldwellae* y *B. paraensis*; letra A en la Figura 5)

El análisis de componentes principales robusto con el algoritmo CR (Croux y Ruiz-Gazen) mostró que las tres primeras componentes explicaron el 95.3% de la varianza total de los datos (Anexo 15). La primera componente (83.6% de la varianza) tiene carga factorial alta en MT; la segunda componente (8.5% de la varianza) tiene cargas factoriales altas en LWS y VT; y la tercera componente (3.2% de la varianza) tiene cargas factoriales altas en EYL, SA y FL (Tabla 6). El PCA robusto (Figura 6) mostró un amplio solapamiento de los datos y no distinguió morfológicamente las seis especies de *Bolitoglossa* (similar a la Figura 5).

**Tabla 5.** Cargas factoriales, autovalores y porcentaje de varianza acumulada de las seis primeras componentes principales clásicas de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. caldwellae*, *B. palmata*, *B. paraensis*, *B. peruviana* y *B. awajun*). Los números en negrita indican las cargas factoriales más altas. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

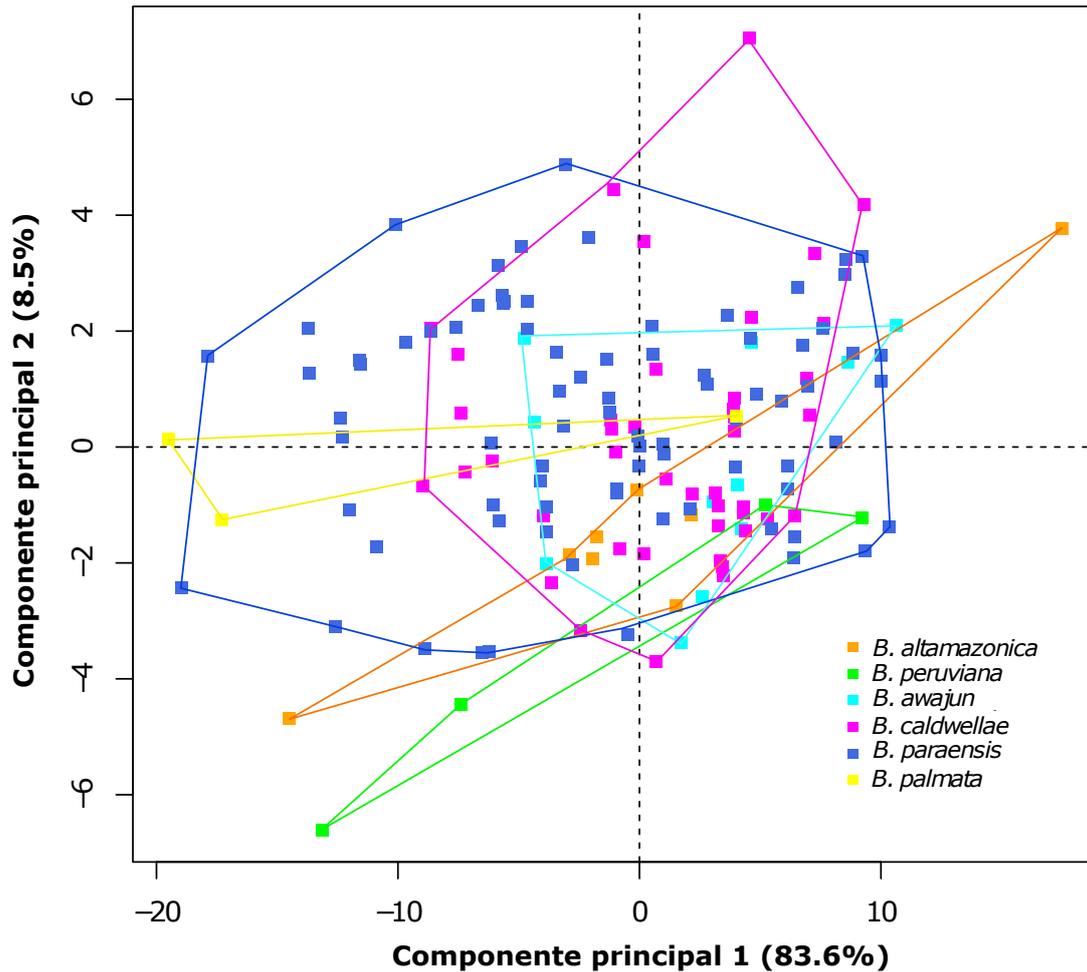
	Componentes					
	1	2	3	4	5	6
SL	<b>0.92</b>	-0.15	-0.17	-0.02	0.04	-0.01
HL	<b>0.78</b>	0.04	0.01	0.14	0.18	-0.04
HW	<b>0.79</b>	-0.25	0.23	0.05	0.06	-0.23
HD	<b>0.58</b>	-0.18	0.40	-0.22	0.04	-0.39
SGF	<b>0.82</b>	-0.13	0.12	0.06	0.03	0.20
EYW	<b>0.45</b>	-0.14	0.43	0.00	-0.08	0.18
EYL	<b>0.63</b>	-0.23	0.18	-0.08	-0.42	0.03
SNL	0.46	<b>0.53</b>	-0.36	0.34	0.12	-0.12
SP	0.30	0.26	-0.34	<b>0.63</b>	-0.29	-0.19
LWS	0.58	<b>0.59</b>	0.15	-0.02	-0.11	-0.17
SWS	<b>0.46</b>	0.45	0.38	0.23	-0.30	0.11
EN	<b>0.71</b>	0.19	0.33	0.25	-0.16	-0.05
OD	0.51	0.17	<b>0.57</b>	0.08	0.14	-0.18
DBE	<b>0.56</b>	-0.53	-0.11	0.34	-0.10	-0.01
IDE	0.53	<b>0.59</b>	0.22	-0.30	-0.03	0.11
NGGF	<b>0.66</b>	-0.29	-0.05	-0.11	-0.06	0.41
SA	<b>0.83</b>	-0.16	0.15	0.04	0.02	0.03
AG	<b>0.78</b>	-0.25	-0.26	0.10	0.08	-0.09
PECW	<b>0.68</b>	-0.44	0.11	-0.20	-0.03	-0.28
FL	<b>0.75</b>	-0.32	-0.24	-0.02	-0.03	0.18
HLL	<b>0.84</b>	-0.21	-0.21	-0.06	0.01	0.05
HDW	<b>0.84</b>	-0.06	-0.17	-0.09	-0.09	-0.02
FW	<b>0.85</b>	0.08	-0.29	-0.04	-0.05	-0.08
LIIF	<b>0.75</b>	0.22	-0.33	-0.16	0.06	0.04
LIIT	<b>0.74</b>	0.29	-0.34	-0.28	0.09	-0.01
LVT	0.48	<b>0.58</b>	-0.11	-0.24	-0.06	0.08
VL	<b>0.51</b>	0.22	-0.02	-0.20	-0.18	0.28
MT	0.50	0.12	0.01	-0.03	<b>0.69</b>	-0.14
VT	0.32	0.05	0.31	0.40	0.47	<b>0.48</b>
Autovalores	12.72	2.85	2.03	1.36	1.24	1.05
% de varianza acumulada	43.85	53.67	60.66	65.35	69.63	73.25



**Figura 5.** Componentes principales clásicos 1 y 2 de las medidas morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [★], *B. caldwellae* [▲], *B. palmata* [◆], *B. paraensis* [●], *B. peruviana* [+] y *B. awajun* [■]). La letra A agrupa las especies de Brasil y la letra B agrupa las especies de Perú y Ecuador. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

**Tabla 6.** Cargas factoriales, autovalores y porcentaje de varianza acumulada de las tres primeras componentes principales robustas de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. caldwella*, *B. palmata*, *B. paraensis*, *B. peruviana* y *B. awajun*). Los números en negrita indican las cargas factoriales más altas. En \* correlaciones con valores inferiores a 0.10.

	Componente		
	1	2	3
SL	*	*	*
HL	*	*	*
HW	*	*	*
HD	*	*	*
SGF	*	*	*
EYW	0.1	*	*
EYL	0.53	0.35	<b>0.57</b>
SNL	-0.12	-0.26	-0.24
SP	0.11	*	*
LWS	0.13	<b>0.81</b>	-0.34
SWS	0.1	0.23	0.46
EN	0.1	*	*
OD	*	*	*
DBE	-0.12	*	*
IDE	0.1	0.41	0.13
NGGF	0.23	-0.11	0.1
SA	0.22	0.52	<b>0.57</b>
AG	*	*	*
PECW	*	*	*
FL	0.46	-0.39	<b>-0.53</b>
HLL	*	*	*
HDW	*	*	*
FW	*	*	*
LIIF	*	*	*
LIIT	0.1	-0.16	-0.24
LVT	0.17	0.36	-0.45
VL	0.11	0.12	-0.32
MT	<b>0.98</b>	-0.2	*
VT	0.15	<b>0.7</b>	*
Autovalores	6.79	2.16	1.33
% de varianza acumulada	83.59	92.05	95.25



**Figura 6.** Componentes principales robustas 1 y 2 de las medidas morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [■], *B. caldwellae* [■], *B. palmata* [■], *B. peruviana* [■], *B. paraensis* [■] y *B. awajun* [■]).

### 5.2.2. ANÁLISIS DISCRIMINANTE

La prueba M de Box rechaza la homogeneidad de las matrices varianza-covarianza ( $M = 537.262$ ,  $X^2 737.2872$ ,  $P < 0.01$ ), por tanto el análisis discriminante empleó una matriz de covarianzas de grupos separados para la obtención de las funciones discriminantes. Los autovalores, el porcentaje de varianza explicada y los valores de Lambda de Wilks de los datos se muestran en el Anexo 16.

El análisis de las funciones discriminantes de los datos morfométricos seleccionó 18 variables con mayor poder discriminatorio para la diferenciación entre las seis especies de

*Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. caldwellae*, *B. palmata*, *B. paraensis*, *B. peruviana* y *B. awajun*). La primera función discriminante (DF1) explicó el 63.0% de la varianza total de los datos, y las medidas que más contribuyeron a la discriminación fueron DBE y NGGF. La segunda función discriminante (DF2) explicó el 25.9%, y las medidas HL, SNL, SP, AG y FW contribuyeron a la mayor discriminación. La tercera función discriminante explicó el 7.5%, y las medidas HW, HD, LWS, EN, IDE, SA y LIIT contribuyeron a la mayor discriminación. La cuarta función discriminante explicó el 2.3% y la medida FL contribuyó a la mayor discriminación. La quinta función discriminante explicó 1.3%, y las medidas SWS, OD y VT contribuyeron a la mayor discriminación (Tabla 7). Los individuos fueron correctamente clasificados en las cinco especies de *Bolitoglossa* en el 98.7% de los casos (Tabla 8). La clasificación errónea fue baja en *B. caldwellae* (2.3%) y *B. paraensis* (1.2%). Todos los individuos de *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. palmata* y *B. awajun* fueron clasificados correctamente.

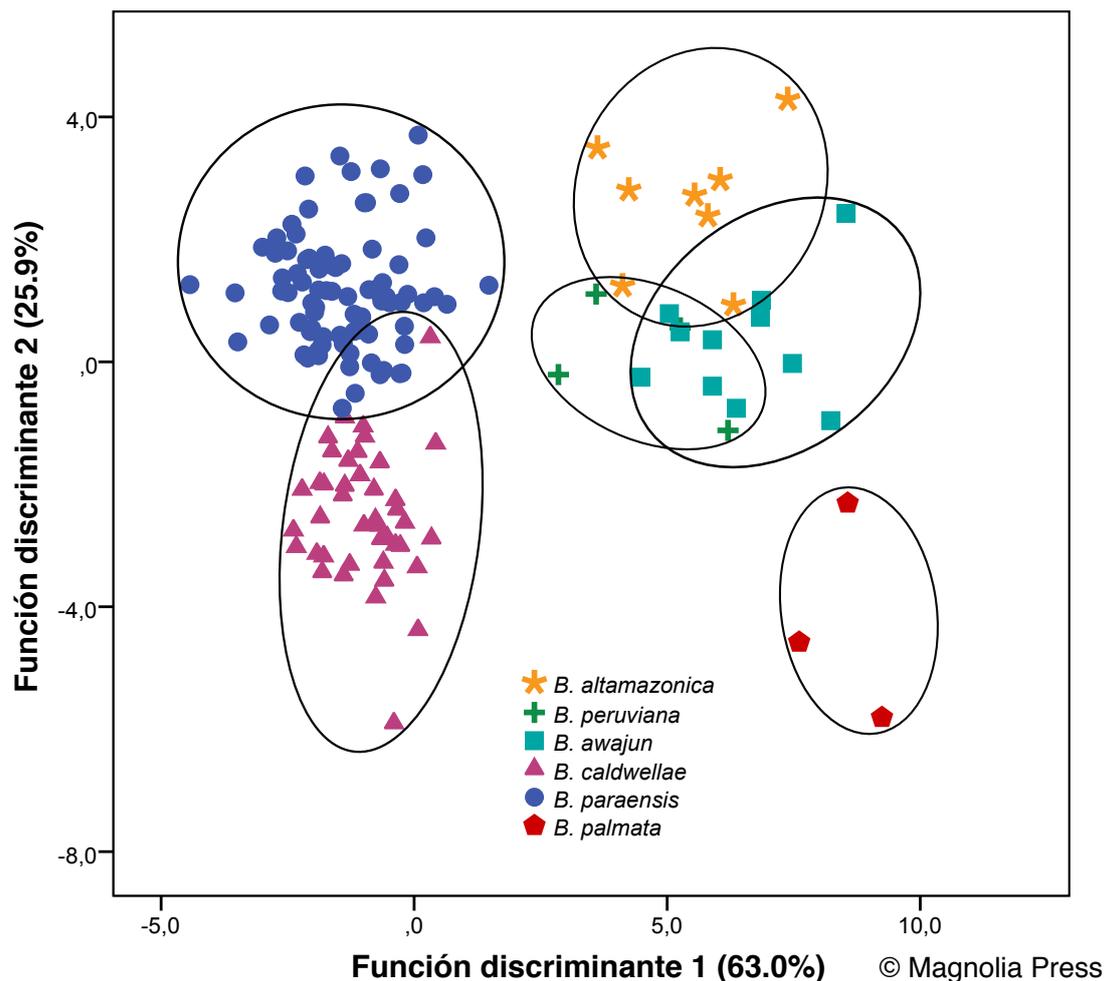
Las dos primeras funciones discriminantes explicaron el 89% de la discriminación, mostrando una clara separación entre las especies de Brasil (*B. caldwellae* y *B. paraensis*) y de Perú y Ecuador (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. palmata* y *B. awajun*) a lo largo de DF1 (Figura 7). Por otro lado, DF2 mostró una pequeña superposición entre *B. caldwellae* y *B. paraensis*, y una amplia superposición entre *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*, estas últimas claramente separadas de *B. palmata*. Dentro de las especies de Perú, hubo una muy pequeña superposición entre *B. altamazonica* y *B. peruviana*; en contraste, *B. awajun* exhibió una moderada superposición con *B. altamazonica* y *B. peruviana* (Figura 7). Aunque las funciones discriminantes revelaron algunas variables discriminatorias, se debe tener cuidado debido a la probabilidad de sobreclasificación.

**Tabla 7.** Funciones discriminantes de los datos transformados Box-Cox multivariados de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. caldwella*, *B. palmata*, *B. paraensis*, *B. peruviana* y *B. awajun*). Las correlaciones absolutas más altas entre cada medida morfométrica y la función discriminante se indica con un asterisco (\*).Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

	Funciones Discriminantes				
	1	2	3	4	5
HL	0.076	0.141*	0.122	0.115	0.124
HW	0.186	-0.082	0.265*	-0.112	0.059
HD	0.146	-0.173	0.458*	-0.031	-0.187
SNL	-0.049	0.332*	0.038	-0.106	-0.067
SP	0.062	0.280*	-0.079	-0.006	-0.068
LWS	-0.082	0.041	0.357*	0.06	-0.311
SWS	-0.002	-0.045	-0.079	-0.005	-0.422*
EN	0.095	-0.022	0.207*	0.045	-0.199
OD	0.027	-0.179	0.114	0.082	0.275*
DBE	0.464*	0.185	0.198	-0.098	0.03
IDE	-0.215	-0.039	0.252*	-0.152	-0.141
NGGF	0.096*	0.093	0.078	0.069	0.071
SA	0.146	-0.034	0.148*	-0.052	-0.088
AG	0.156	0.231*	0.185	-0.23	0.055
FL	0.129	0.158	0.025	0.298*	-0.027
FW	0.071	0.257*	0.244	-0.134	-0.192
LIIT	-0.052	0.251	0.471*	-0.043	0.072
VT	0.042	-0.058	-0.151	-0.273	0.296*
% de varianza	63.00	25.90	7.50	2.30	1.30

**Tabla 8.** Matriz de clasificación del análisis discriminante para las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. caldwellae*, *B. palmata*, *B. paraensis*, *B. peruviana* y *B. awajun*). El 98.7% de casos fueron correctamente clasificados. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

	Perteneencia a grupo pronosticado						Total
	<i>B. altamazonica</i>	<i>B. peruviana</i>	<i>B. awajun</i>	<i>B. caldwellae</i>	<i>B. paraensis</i>	<i>B. palmata</i>	
<i>B. altamazonica</i>	8	0	0	0	0	0	8
<i>B. peruviana</i>	0	4	0	0	0	0	4
<i>B. awajun</i>	0	0	11	0	0	0	11
<i>B. caldwellae</i>	0	0	0	42	1	0	43
<i>B. paraensis</i>	0	0	0	1	82	0	83
<i>B. palmata</i>	0	0	0	0	0	3	3
<i>B. altamazonica</i>	100%	0	0	0	0	0	100%
<i>B. peruviana</i>	0	100%	0	0	0	0	100%
<i>B. awajun</i>	0	0	100%	0	0	0	100%
<i>B. caldwellae</i>	0	0	0	97.7%	2.3%	0	100%
<i>B. paraensis</i>	0	0	0	1.2%	98.8%	0	100%
<i>B. palmata</i>	0	0	0	0	0	100%	100%



**Figura 7.** Funciones discriminantes 1 y 2 de las medidas morfométricas de las cinco especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica* [★], *B. caldwellae* [▲], *B. palmata* [◆], *B. paraensis* [●], *B. peruviana* [⊕] y *B. awajun* [■]). Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

Las dieciocho variables morfométricas de mayor importancia para la diferenciación entre las seis especies de *Bolitoglossa* mostraron diferencias significativas en la forma del cuerpo (DISCO multivariado, F-ratio = 4.532, p-value < 0.01, Anexo 17). Las comparaciones entre las especies señalaron diferencias significativas entre: *B. altamazonica* - *B. caldwellae* (DISCO multivariado, F-ratio = 4.714, p-value = 0.01), *B. altamazonica* - *B. paraensis* (DISCO multivariado, F-ratio = 5.266, p-value < 0.01), *B. peruviana* - *B. caldwellae* (DISCO multivariado, F-ratio = 4.042, p-value = 0.01), *B. peruviana* - *B. paraensis* (DISCO multivariado, F-ratio = 4.877, p-value = 0.01), *B. peruviana* - *B. palmata*

(DISCO multivariado, F-ratio = 3.946, p-value = 0.01), *B. awajun* - *B. caldwellae* (DISCO multivariado, F-ratio = 6.92, p-value < 0.01), *B. awajun* - *B. paraensis* (DISCO multivariado, F-ratio = 7.124, p-value < 0.01), *B. caldwellae* - *B. paraensis* (DISCO multivariado, F-ratio = 4.163, p-value = 0.01) y *B. paraensis* - *B. palmata* (DISCO multivariado, F-ratio = 2.594, p-value < 0.05) (Anexo 18). El análisis DISCO univariado de las medidas morfométricas por pares entre las especies se muestran en el Anexo 19.

### 5.3. SUMARIO DE ESPECIES

#### 5.3.1. *Bolitoglossa awajun* Cusi, Gagliardi-Urrutia, Brcko, Wake y von May 2020

(Figuras 8-12)

Nombre Inglés: Awajun salamander

Nombre Español: Salamandra Awajun

**Holotipo:** CRBIIAP AR001123 (Código de campo: GGU 1730). Una hembra adulta recolectada en el Área de Conservación Regional Cordillera Escalera, distrito San Antonio, provincia San Martín, Departamento San Martín, Perú, 06°23'26.7" S, 76°22'27.8" W, 1265 m, por Giuseppe Gagliardi y Marco Odicio en 2010.

**Paratipos (11 individuos):** Perú, Departamento San Martín: provincia San Martín, distrito San Antonio, Área de Conservación Regional Cordillera Escalera: CRBIIAP AR001124 (Código de campo: GGU 1736), 06°23'21.4" S, 76°22'25.2" W, 1311 m, hembra adulta, colectores Giuseppe Gagliardi y Marco Odicio; CRBIIAP AR001122 (Código de campo: GGU 1776), 06°23'57.2" S, 76°23'41.5"W, 868 m, hembra adulta, colectores Giuseppe Gagliardi y Marco Odicio; CRBIIAP AR001126 (Código de campo: GGU 1712), 06°23'27.23" S, 76°22'35.6"W, 1208 m, juvenil, colectores Giuseppe Gagliardi y Marco Odicio; CRBIIAP AR001125 (Código de campo: GGU 1850), 06°23'34.4" S, 76°24'31.2" W, 485 m, macho adulto, colector Giuseppe Gagliardi; provincia El Dorado, distrito Santa Rosa, Shucshuyacu, primer afluente de la quebrada principal en el margen izquierdo corriente arriba: MHNC 47346 (Código de campo: AJC 2609), 06°37'20.7" S, 76°36'53.9" W, 537 m, macho adulto, abril del 2010, colector Santiago Castroviejo-Fisher; provincia Picota, distrito Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 – Chambirillo, 07°04'08.9" S, 76°00'55.2" W, 1122 m: CORBIDI 8814 (Código de campo: VD-022), hembra adulta, 21 de enero del 2011, colectores Vilma Durán y Pablo Venegas; CORBIDI 8877 (Código de campo: PC16-34), CORBIDI 8878 (Código de

campo: PC16-33), CORBIDI 8879 (Código de campo: PC16-32), una hembra adulta, dos machos adultos, 31 de octubre del 2010, colectores Vilma Durán y Pablo Venegas; CORBIDI 9205 (Código de campo: PC 16-15), macho adulto, 6 de mayo del 2011, colectores Pablo Venegas y Vilma Durán; CORBIDI 9939 (Código de campo: PV282), hembra adulta, 21 de octubre del 2011, colectores Pablo Venegas y Vilma Durán.

## **Diagnosis**

*Bolitoglossa awajun* es morfométricamente más similar a *B. altamazonica* y *B. peruviana*, y es el taxón hermano al clado compuesto por estas dos especies según el análisis molecular. Se diferencia de estas dos especies por tener los extremos de los dígitos evidentemente visibles en las manos y pies, y diferencias en la coloración ventral (ver más abajo, Comparación con otras especies). Se diferencia de ambas especies en las secuencias de ADN mitocondrial de los genes Cytb y 16S. La especie superficialmente se parece a otras especies distribuidas en los bosques Amazónicos, pero es distinguida de todas por datos moleculares e individualmente por algunas características morfológicas y de coloración (ver más abajo, Comparación con otras especies).

## **Definición**

Una especie de *Bolitoglossa* perteneciente al complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: (1) SL promedio 37.7 mm en machos (rango 32.0-42.2, n = 5), 41.4 mm en hembras (rango 34.9-48.2, n = 6); (2) en vida, coloración dorsal uniformemente marrón con una marca triangular marrón oscura entre los ojos o algunos puntos o parches irregulares de color crema claro sobre la cabeza, tronco y flancos; (3) iris dorado; (4) en preservación, vientre marrón con motas o manchas cremas de moderado tamaño sobre la región gular, vientre, región cloacal y cola; (5) extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie protuberantes y puntiagudos con membrana interdigital casi completamente palmado; (7) 11-26 dientes maxilares y 8-24 dientes vomerianos.

## **Comparación con otras especies:**

*Bolitoglossa awajun* es diferenciada de todos los miembros del subgénero *Eladinea* de la cuenca Amazónica de Perú, Ecuador y Brasil por las secuencias de ADN Cytb y 16S, mediciones morfométricas y patrones de coloración. Las comparaciones morfológicas son presentadas respecto a sus congéneres del subgénero *Eladinea* del oeste y este de Brasil (*B.*

*paraensis* y *B. caldwella*), este de Ecuador (*B. palmata*) y norte de Perú (*B. altamazonica* y *B. peruviana*). *Bolitoglossa awajun* es distinguida de *B. caldwella* y *B. paraensis* por tener una mayor distancia entre las esquinas anteriores de los ojos DBE/HL  $0.56 \pm 0.08$ , menor distancia interorbital IDE/HL  $0.46 \pm 0.06$  y menor longitud del miembro anterior SL/FL  $4.18 \pm 0.36$  (DBE/HL  $0.37 \pm 0.05$ , IDE/HL  $0.64 \pm 0.05$ , SL/FL  $4.42 \pm 0.31$  en *B. caldwella*; DBE/HL  $0.38 \pm 0.06$ , IDE/HL  $0.61 \pm 0.05$ , SL/FL  $4.50 \pm 0.33$  in *B. paraensis*). *B. caldwella* tiene una menor distancia entre la axila y la ingle AG/SL  $0.50 \pm 0.03$  (AG/SL  $0.55 \pm 0.10$  en *B. awajun*) y *B. paraensis* tiene una mayor distancia del hocico a la axila SL/SA  $3.16 \pm 0.26$  (SL/SA  $3.01 \pm 0.18$  en *B. awajun*). Distinguida de todas las otras especies, excepto de *B. paraensis*, por tener los extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie protuberantes y puntiagudas (extremos de todos los dígitos visibles y redondeados en *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwella* y *B. palmata*). *Bolitoglossa awajun* es notablemente distintiva de las especies antes mencionadas por tener una coloración ventral marrón oscuro con motas o manchas crema de moderado tamaño (coloración marrón oscuro con diminutos puntos o pequeñas manchas crema claro en *B. altamazonica*, coloración marrón gris oscuro con diminutos puntos crema uniformemente distribuidos en *B. peruviana*, coloración marrón claro con motas crema de variados tamaños en *B. caldwella*, coloración marrón oscuro con algunas manchas y rayas bronce en *B. palmata*). *Bolitoglossa awajun* es diferenciada de *B. altamazonica* por el ADN mitocondrial con distancias genéticas de 0.065 (gen Cytb) y 0.049 (gen 16S); diferenciada de *B. peruviana* por distancias genéticas de 0.080 (gen Cytb) y 0.039 (gen 16S). La comparación de los datos morfométricos y patrones de coloración de *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwella*, *B. paraensis*, *B. palmata* y *B. awajun* se muestra en los Anexos 20-21.

### **Descripción del holotipo:**

Una hembra adulta de moderado tamaño SL 42.3 mm. Cabeza ancha SL/HW 6.52, no aplanada, aproximadamente 0.95 veces tanta largo como ancha, cabeza más ancha que el cuello. Hocico muy corto, SNL/HL 0.29, ligeramente ancho SWS/HL 0.46. Surco distintivo se extiende bajo el ojo, siguiendo su curvatura. Hocico redondeado en vista lateral, hocico truncado en vista dorsal y sobresaliente más allá de las mandíbulas en vista ventral. Canthus rostralis no prominente. Nostrilos pequeños, redondeados, localizados cerca del extremo del hocico. Ojos protuberantes, visibles en vista dorsal, ligeramente más allá de los márgenes laterales de la cabeza, diámetro horizontal del ojo 0.86 de la longitud del hocico. Protuberancias nasolabiales desarrolladas (Figura 8), separados por 2.54 mm. Cuerpo robusto cilíndrico, 13 surcos costales profundos y discernibles. Miembros relativamente cortos (FL/SL 0.23, HLL/SL 0.26), miembros adpresos separados por aproximadamente 4

pliegues costales. Lengua alargada y redondeada. Surco nugal presente desde la parte posterior del ojo, como una pequeña depresión de 1.02 mm, y se extiende paralelo a la región gular, 2.61 mm anterior al pliegue gular. Pliegue gular prominente, glándulas postiliacas ausentes. Manos y pies anchos (SL/HDW 18.37, SL/FW 14.09), membrana interdigital casi completamente palmado con los extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie protuberantes y puntiagudos (*sensu* Wake y Brame 1969; Tipos C, D, E y F *sensu* Brame y Wake 1963), almohadillas subterminales no evidentes. Longitud de los dedos de la mano en forma creciente I-IV-II-III y longitud de los dedos del pie en forma creciente I-V-II-IV-III. Cola redondeada en sección transversal, relativamente larga (TL/SL 73%) y delgada con una débil constricción basal y de forma cilíndrica en la base, llegando a ser redondeada en el extremo. Cloaca claramente pigmentada. Dientes maxilares 26 (izquierda 14, derecha 12) extendidos a nivel de la mitad de los ojos. Dientes premaxilares 2 anterior a la línea de dientes maxilares y no sobresalen del labio. Dientes vomerianos 20 (izquierda 10, derecha 10) en una sola fila dispuestos en dos arcos, extendiéndose más allá del margen interno de las coanas y por debajo de las coanas; dientes paraesfenoides dispuestos en series en forma de “V” invertida. Dientes dentarios 50 (izquierda 25, derecha 25).

**Mediciones (en mm) y conteo de dientes del neotipo** (CRBIIAP AR001123, Código de campo: GGU 1730): SL 42.3, SVL 40.3, HL 6.8, HW 6.5, HD 3.0, SGF 10.9, EYW 1.4, EYL 3.0, SNL 2.0, SP 0.7, LWS 4.3, SWS 3.1, EN 1.8, OD 1.7, DBE 3.1, IDE 2.8, NGGF 4.5, SA 16.3, AG 21.8, PECW 5.6, FL 9.5, HLL 11.1, HDW 2.3, FW 3.0, LIIIF 2.4, LIIIT 2.8, LVT 1.7, TL 30.7, TW 2.6, TD 3.5, VL 2.0, PT 2, MT 14-12, VT 10-10, DT 25-25.

#### **Coloración en preservación del holotipo:**

Superficie dorsal marrón amarillento pálido con algunas pequeñas manchas difusas de color marrón oscuro. Corona de la cabeza marrón amarillento pálido con los párpados superiores y región loreal marrón oscuro. Hocico de color marrón con manchas cremas debajo de las narinas y protuberancias nasolabiales. Pequeñas manchas en los labios superiores e inferiores. Región gular es gris marrón oscuro con diminutas manchas blanco cremosa. Pliegue gular de color crema. Coloración dorsal de la cola más clara que la del cuerpo. Extremo de la cola de color crema claro. Miembros marrón con pequeños puntos blanco claro ventralmente. Superficie ventral del tronco y la cola gris marrón oscuro con manchas o parches irregulares de color blanco cremoso claro ampliamente dispersas. Manos y pies gris claro ventralmente.

### **Coloración en vida de los paratipos:**

Una hembra adulta CRBIIAP AR001122 (Figura 9) tiene la superficie dorsal del cuerpo uniformemente marrón con una marca triangular marrón oscuro entre los ojos. Una mancha irregular blanco claro en el lado derecho del cuerpo. Superficie lateral de los labios, el cuello, los flancos y la cola marrón oscuro con diminutos puntos blanco brillante. Protuberancias nasolabiales de color marrón naranja claro. La coloración dorsal es ligeramente más oscura que la de la cola. Flancos ligeramente más oscuros que el dorso. Codos y miembros posteriores de color crema. Manos y pies marrón oscuro con pequeños puntos blancos dorsalmente. Cola marrón claro con algunas manchas marrón oscuro y extremo de la cola crema amarillento. Coloración ventral negro con motas o manchas blanco brillante de moderado tamaño dispuestas a ambos lados de la línea media ventral. Pequeños puntos blancos dispersos en la garganta. Región cloacal y cola ventral con manchas o parches blanco claro ampliamente dispersas. Iris dorado pálido. Un macho adulto CRBIIAP AR001125 (Figura 9) con dorso marrón oscuro y algunas manchas o parches irregulares de color crema claro sobre la cabeza, tronco y flancos. Hocico, protuberancias nasolabiales, miembros anteriores y miembros posteriores de color crema claro.

### **Coloración en preservación de los paratipos:**

Variación de la coloración dorsal y ventral en preservación se muestra en las Figuras 10-11. Patrón de la coloración dorsal altamente variable: algunos especímenes tienen dorso uniformemente marrón oscuro desde la cabeza a la cola (CORBIDI 8877, 8879) o algunos puntos difusos marrón rojizo (CORBIDI 8878); dorso marrón oscuro rojizo en los miembros y el tronco, un punto crema en el lado derecho del cuerpo, una marca triangular marrón oscuro en la cabeza y cola marrón oscuro con manchas crema blanquecina (CRBIIAP AR001122), miembros de color crema con puntos irregulares marrón oscuro (CRBIIAP AR001124). Un espécimen tiene el dorso marrón oscuro sobre la cabeza, miembros, tronco y cola con manchas crema en la parte anterior de la región dorsolateral (CRBIIAP AR001125); dos tienen líneas dorsales discontinuas de color crema amarillento sobre un fondo marrón oscuro desde la cabeza a la base de la cola, una marca triangular marrón oscuro sobre la corona de la cabeza conectada a los párpados (CRBIIAP AR001126, CORBIDI 8814); uno tiene el dorso marrón oscuro con la región media del cuerpo crema amarillenta claro, algunas manchas marrón oscuro sobre la línea mediodorsal y una marca triangular marrón oscuro entre los ojos (CORBIDI 9205); dorso crema amarillento con algunos puntos marrón oscuro dispersos y una marca triangular marrón oscuro entre los ojos

(CORBIDI 9939). Hocico y protuberancias nasolabiales crema blanquecino en todos los paratipos. Extremo de la cola de color amarillo cremoso.

La coloración del vientre, miembros, región gular y cola varía de marrón oscuro a marrón rojizo. Garganta de color marrón oscuro con motas o puntos crema pálido. Seis especímenes con manchas o parches blanco cremoso de pequeño a moderado tamaño dispuestos a ambos lados de la línea medioventral (Figura 11 A-D, F, J). Cuatro especímenes poseen motas crema en la parte media y posterior del vientre (Figura 11 E, G-I). Cola ventral con puntos, manchas o motas agrupadas como parches y punta de la cola de color crema. Superficies palmar y plantar varían de gris oscuro, crema y marrón. Machos con glándula mental de color gris a crema.

#### **Variación en morfometría:**

Las hembras son de mayor tamaño que los machos. El holotipo es más pequeño (42.3 mm) que el paratipo más grande (48.2 mm) (Tablas 9-10). Extremos de los dígitos en todos los paratipos son como las del holotipo, sin embargo el extremo del tercer dedo de la mano en CRBIIAP AR001126 está distorsionado. El lado izquierdo del pie está distorsionado como resultado de una posible mutilación en CRBIIAP AR001125 (Figura 12). Machos con glándula mental subtriangular (WMG 2.2-2.8 mm, LMG 1.9-2.6 mm). 1-4 dientes premaxilares en machos y 0-3 en hembras.

**Tabla 9.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de los especímenes tipo de *Bolitoglossa awajun*. Abreviaciones en el texto.

Mediciones	Holotipo	Paratipos										
	GGU 1730	CORBIDI 8877	CORBIDI 9939	CORBIDI 8814	GGU 1776	GGU 1736	MHNC 47346	CORBIDI 9205	CORBIDI 8879	CORBIDI 8878	GGU 1850	GGU 1712
Sexo	F	F	F	F	F	F	M	M	M	M	M	Juvenil
SL	42.3	48.2	42.8	41.9	38.1	34.9	42.2	40.3	37.4	36.7	32.0	30.8
SVL	40.3	43.7	39.8	38.3	34.6	32.7	39.2	36.1	34.3	34.2	30.4	29.0
HL	6.8	6.3	6.2	5.7	5.4	5.7	8.2	5.6	5.1	5.5	4.6	5.1
HW	6.5	6.2	6.3	6.3	5.2	5.3	5.8	5.3	5.9	6.4	5.3	5.1
HD	3.1	3.9	3.2	3.7	3.2	2.8	3.2	2.7	3.2	3.7	2.9	2.6
SGF	10.9	10.6	10.6	9.8	8.6	8.2	9.7	9.8	8.7	9.3	7.2	7.8
EYW	1.4	1.4	1.7	1.4	1.1	1.0	1.4	1.2	1.3	1.4	1.3	1.0
EYL	3.1	3.0	3.2	2.9	3.0	2.4	3.2	2.9	3.1	3.0	2.6	2.4
SNL	2.0	1.9	2.3	2.1	1.8	1.6	2.3	1.7	1.8	1.9	1.9	1.5
SP	0.7	0.7	1.0	0.9	0.8	0.7	1.2	0.8	0.8	1.0	0.9	0.9
LWS	4.3	4.4	3.9	3.8	3.7	3.5	4.4	4.1	3.9	3.7	3.7	3.3
SWS	3.1	3.1	2.7	2.6	2.8	2.0	3.3	3.1	2.9	3.0	2.6	2.0
EN	1.9	2.0	2.0	1.9	1.8	1.6	2.6	1.9	1.8	2.2	1.9	1.6
OD	1.7	1.9	2.1	1.9	2.0	1.8	2.4	1.7	1.7	2.1	1.9	1.5
DBE	3.1	4.0	3.4	3.1	3.0	2.8	3.6	3.4	3.4	3.4	2.8	2.5
IDE	2.8	3.4	2.9	2.6	2.4	2.2	2.8	3.0	2.4	2.8	2.2	2.1
NGGF	4.5	4.2	3.5	3.6	2.8	2.7	3.4	3.6	3.3	3.3	2.4	2.7
SA	16.3	15.3	14.4	12.9	12.3	11.2	13.7	13.2	12.6	12.9	10.6	11.3
AG	21.9	24.7	24.8	22.2	19.6	17.8	36.0	20.6	18.7	18.9	17.5	17.4
PECW	5.7	5.6	5.1	4.4	5.6	4.3	5.3	4.0	4.2	4.4	3.7	4.2
FL	9.5	11.5	9.5	10.2	9.9	7.6	9.1	9.2	10.1	9.6	8.6	7.1
HLL	11.1	12.6	9.8	10.1	10.2	8.4	10.1	9.0	10.2	10.5	8.9	8.7

<b>HDW</b>	2.3	3.5	2.7	2.7	2.1	2.0	2.4	2.5	2.4	2.5	1.9	1.9
<b>FW</b>	3.0	4.2	3.5	3.5	2.9	2.9	3.3	2.7	3.1	3.3	2.2	2.8
<b>LHIF</b>	2.4	2.8	2.3	2.5	2.2	1.8	1.9	2.2	2.2	2.3	1.9	1.8
<b>LHIT</b>	2.8	3.3	3.0	2.5	2.4	2.4	2.1	2.7	2.5	2.5	2.2	2.2
<b>LVT</b>	1.7	2.2	1.7	2.1	1.6	1.4	1.6	1.7	1.8	1.9	1.4	1.5
<b>TL</b>	30.7	40.7	35.6	30.7	26.0	26.1	38.6	34.6	35.1	32.6	27.3	21.8
<b>TW</b>	2.6	3.0	3.4	2.9	2.2	3.1	2.9	3.0	2.8	2.5	2.6	2.2
<b>TD</b>	3.5	3.4	4.4	3.9	3.0	3.2	3.2	3.4	3.3	3.2	2.8	2.6
<b>VL</b>	2.0	4.5	3.1	3.6	3.5	2.2	3.0	4.3	3.1	2.5	1.6	1.8
<b>MT</b>	26	26	13	26	18	21	17	11	18	19	20	9
<b>VT</b>	20	18	23	18	10	14	18	24	9	13	8	10
<b>DT</b>	50	49	49	42	43	44	43	46	38	46	25	36

**Tabla 10.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de seis hembras y cinco machos de *Bolitoglossa awajun*. Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.

<b>Mediciones</b>	<b>Hembras (n=6)</b>	<b>Machos (n=5)</b>
<b>SL</b>	34.9–48.2 (41.4 ± 4.5)	32.0–42.2 (37.7 ± 3.9)
<b>SVL</b>	32.7–43.7 (38.2 ± 4.0)	30.4–39.2 (34.8 ± 3.2)
<b>HL</b>	5.4–6.8 (6.0 ± 0.5)	4.6–8.2 (5.8 ± 1.4)
<b>HW</b>	5.2–6.5 (5.9 ± 0.6)	5.3–6.4 (5.7 ± 0.4)
<b>HD</b>	2.8–3.9 (3.3 ± 0.4)	2.7–3.7 (3.1 ± 0.4)
<b>SGF</b>	8.2–10.9 (9.8 ± 1.1)	7.2–9.8 (8.9 ± 1.1)
<b>EYW</b>	1.0–1.7 (1.3 ± 0.3)	1.2–1.4 (1.3 ± 0.1)
<b>EYL</b>	2.4–3.2 (2.9 ± 0.3)	2.6–3.2 (2.9 ± 0.2)
<b>SNL</b>	1.6–2.3 (2.0 ± 0.2)	1.7–2.3 (1.9 ± 0.2)
<b>SP</b>	0.7–1.0 (0.8 ± 0.1)	0.8–1.2 (0.9 ± 0.2)
<b>LWS</b>	3.5–4.4 (3.9 ± 0.4)	3.7–4.4 (3.9 ± 0.3)
<b>SWS</b>	2.0–3.1 (2.7 ± 0.4)	2.6–3.3 (3.0 ± 0.2)
<b>EN</b>	1.6–2.0 (1.8 ± 0.2)	1.8–2.6 (2.1 ± 0.3)
<b>OD</b>	1.7–2.1 (1.9 ± 0.1)	1.7–2.4 (1.9 ± 0.3)
<b>DBE</b>	2.8–4.0 (3.2 ± 0.4)	2.8–3.6 (3.3 ± 0.3)
<b>IDE</b>	2.2–3.4 (2.7 ± 0.4)	2.2–3.0 (2.6 ± 0.3)
<b>NGGF</b>	2.7–4.5 (3.5 ± 0.7)	2.4–3.6 (3.2 ± 0.5)
<b>SA</b>	11.2–16.3 (13.7 ± 1.9)	10.6–13.7 (12.6 ± 1.2)
<b>AG</b>	17.8–24.8 (21.8 ± 2.8)	17.5–36.0 (22.3 ± 7.7)
<b>PECW</b>	4.3–5.7 (5.1 ± 0.6)	3.7–5.3 (4.3 ± 0.6)
<b>FL</b>	7.6–11.5 (9.7 ± 1.3)	8.6–10.1 (9.3 ± 0.6)
<b>HLL</b>	8.4–12.6 (10.4 ± 1.4)	8.9–10.5 (9.7 ± 0.7)
<b>HDW</b>	2.0–3.5 (2.5 ± 0.5)	1.9–2.5 (2.3 ± 0.2)
<b>FW</b>	2.9–4.2 (3.3 ± 0.5)	2.2–3.3 (2.9 ± 0.4)
<b>LHIF</b>	1.8–2.8 (2.3 ± 0.3)	1.9–2.3 (2.1 ± 0.2)
<b>LIIT</b>	2.4–3.3 (2.7 ± 0.4)	2.1–2.7 (2.4 ± 0.2)
<b>LVT</b>	1.4–2.2 (1.8 ± 0.3)	1.4–1.9 (1.7 ± 0.2)
<b>TL</b>	26.0–40.7 (31.6 ± 5.7)	27.3–38.6 (33.6 ± 4.2)
<b>TW</b>	2.2–3.4 (2.9 ± 0.4)	2.5–3.0 (2.8 ± 0.2)
<b>TD</b>	3.0–4.4 (3.6 ± 0.5)	2.8–3.4 (3.2 ± 0.2)
<b>VL</b>	2.0–4.5 (3.1 ± 0.9)	1.6–4.3 (2.9 ± 1.0)
<b>MT</b>	13.0–26.0 (21.7 ± 5.4)	11.0–20.0 (17.1 ± 3.6)
<b>VT</b>	10.0–23.0 (17.2 ± 4.6)	8.0–24.0 (14.4 ± 6.7)
<b>DT</b>	42.0–50.0 (46.2 ± 3.5)	25.0–46.0 (39.6 ± 8.8)

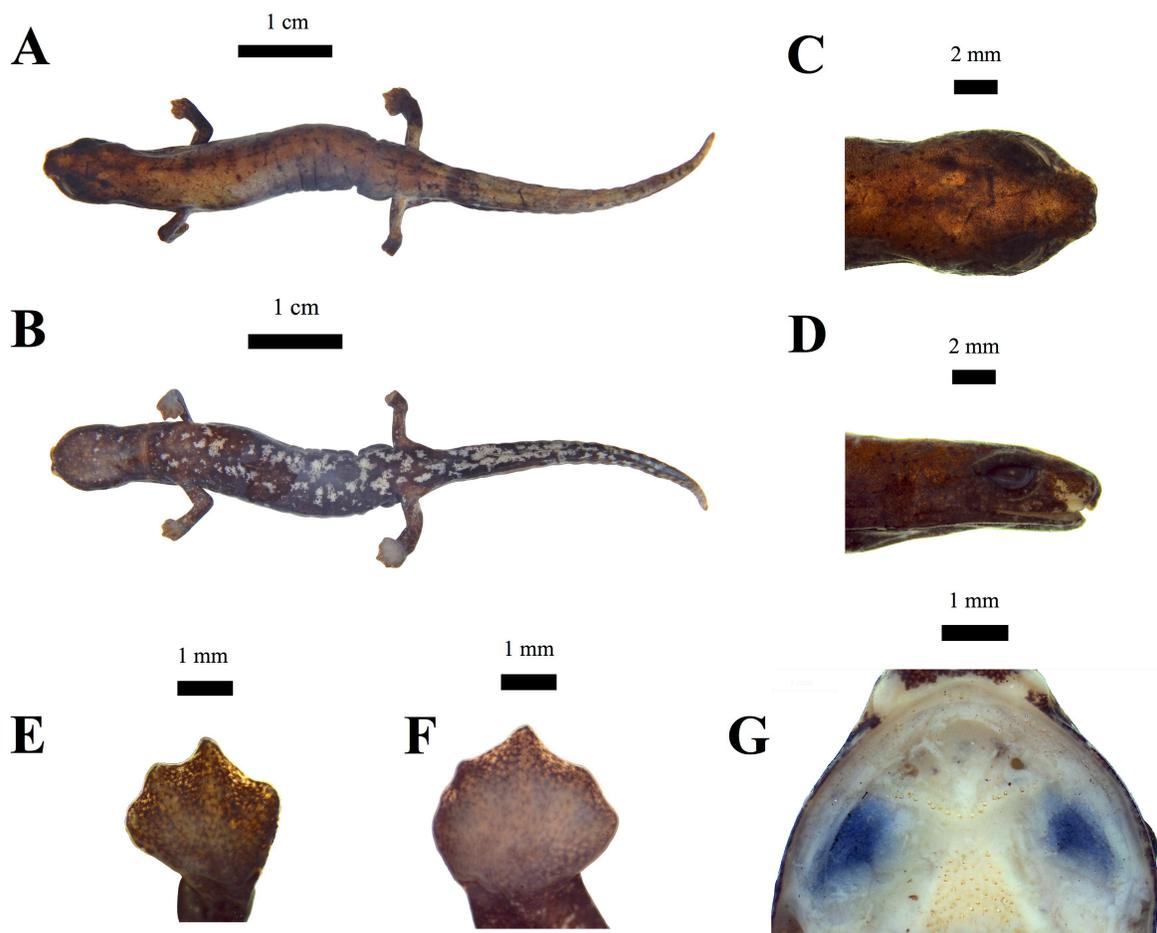
### **Distribución geográfica, hábitat y estado de conservación:**

*Bolitoglossa awajun* habita los bosques pre-montanos no perturbados entre 485 y 1311 m.s.n.m. Esta nueva especie es conocida de tres localidades en el noreste de la región de San Martín (Figura 13): (1) Área de Conservación Regional Cordillera Escalera (localidad tipo), (2) Shucshuyacu y (3) Chimbirillo en el Parque Nacional Cordillera Azul. La localidad tipo de *B. awajun* está aproximadamente a 77 km de Moyobamba (localidad tipo de *B. peruviana*), a su vez ubicado aproximadamente a 37 km de Shucshuyacu y 85 km de Chimbirillo. La distribución disyunta de la especie abarca la cuenca baja del río Mayo, cuenca del río Sisa y cuenca del río Chambira, a ambos lados del río Huallaga. La vegetación de la vertiente suroriental del ACR Cordillera Escalera está dominada por árboles de las familias Arecaceae (*Socratea*), Fabaceae (*Inga*), Urticaceae (*Cecropia*) y Lauraceae (*Aniba*, *Ocotea*) (INRENA 2007).

Basado en los criterios para la inclusión en la Lista Roja de especies amenazadas (UICN 2017b), se propone asignar a *Bolitoglossa awajun* en la categoría “Casi Amenazado” debido a su distribución geográfica relativamente grande y presencia dentro de extensas áreas naturales protegidas, como el Parque Nacional Cordillera Azul y el Área de Conservación Regional Cordillera Escalera.

### **Etimología**

El epíteto específico *awajun* se refiere al grupo étnico peruano conocido como “Awajún” o “Aguaruna” que habitan los bosques Amazónicos en los departamentos de Loreto, Amazonas, San Martín y Cajamarca.

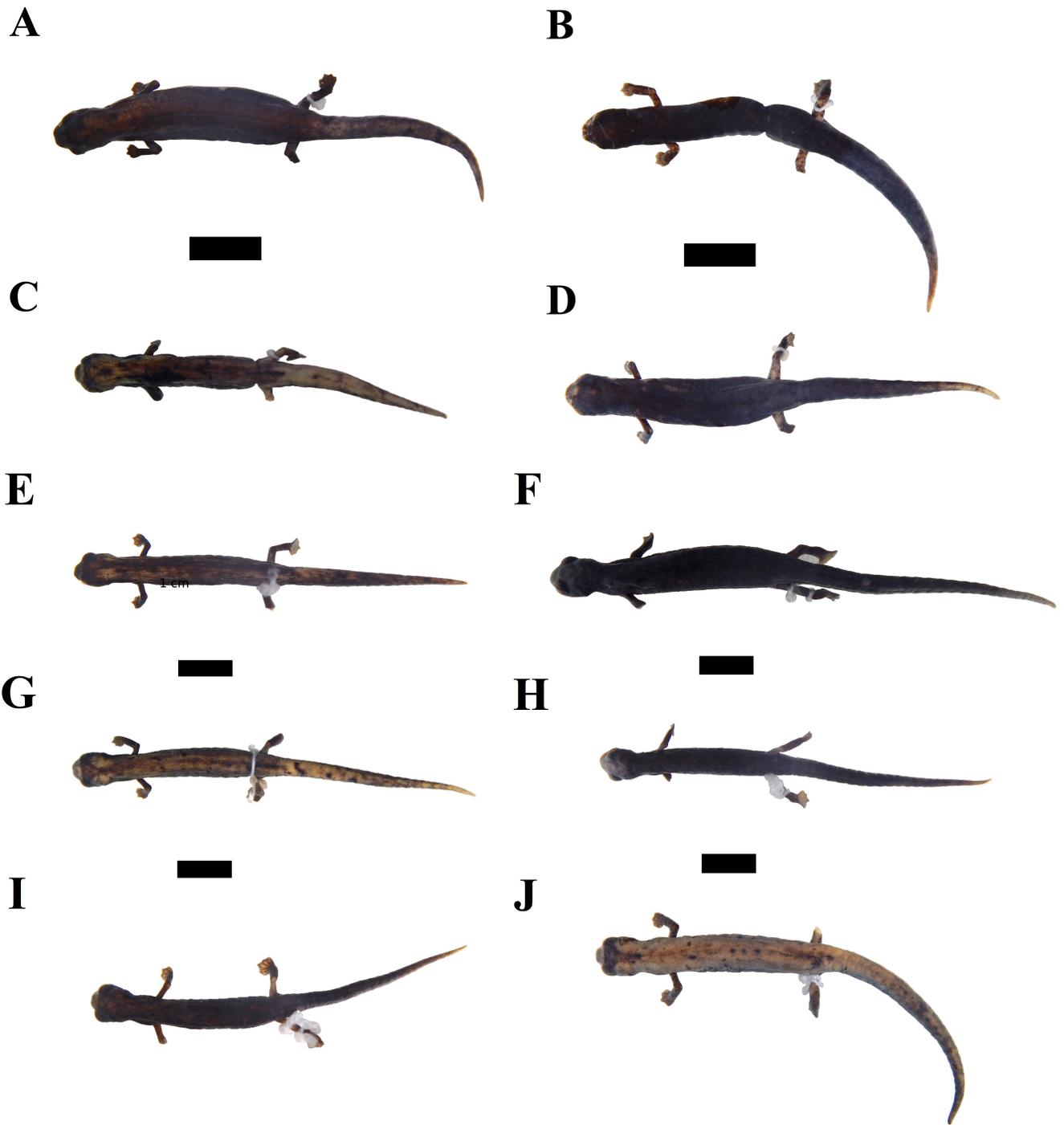


© Magnolia Press

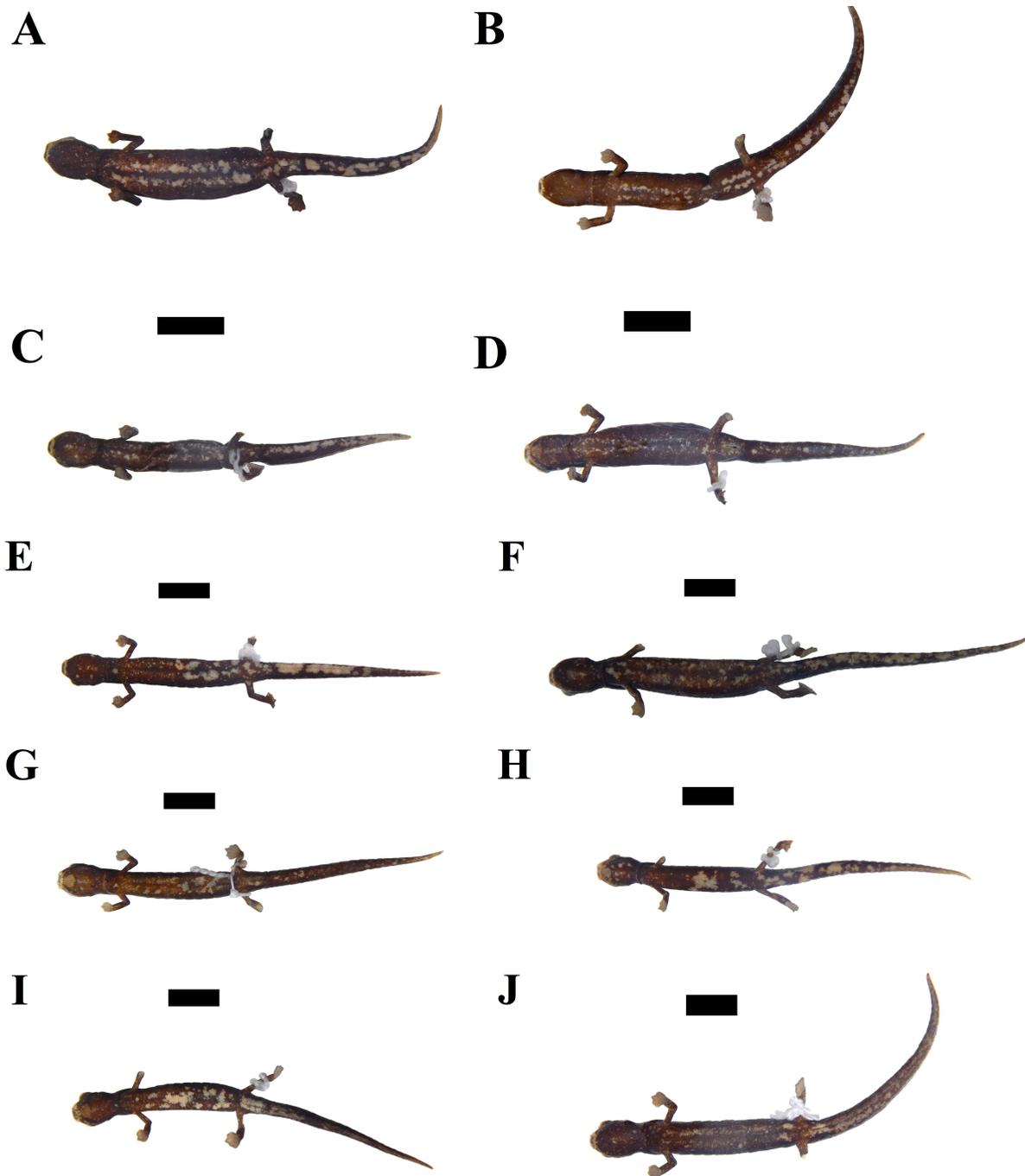
**Figura 8.** Holotipo de *Bolitoglossa awajun* CRBIIAP AR001123 en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista dorsal (C) y lateral (D), mano derecha (E) y pie derecho (F) en vista ventral, y cavidad bucal (G) en vista ventral. Fotos por Juan C. Cusi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



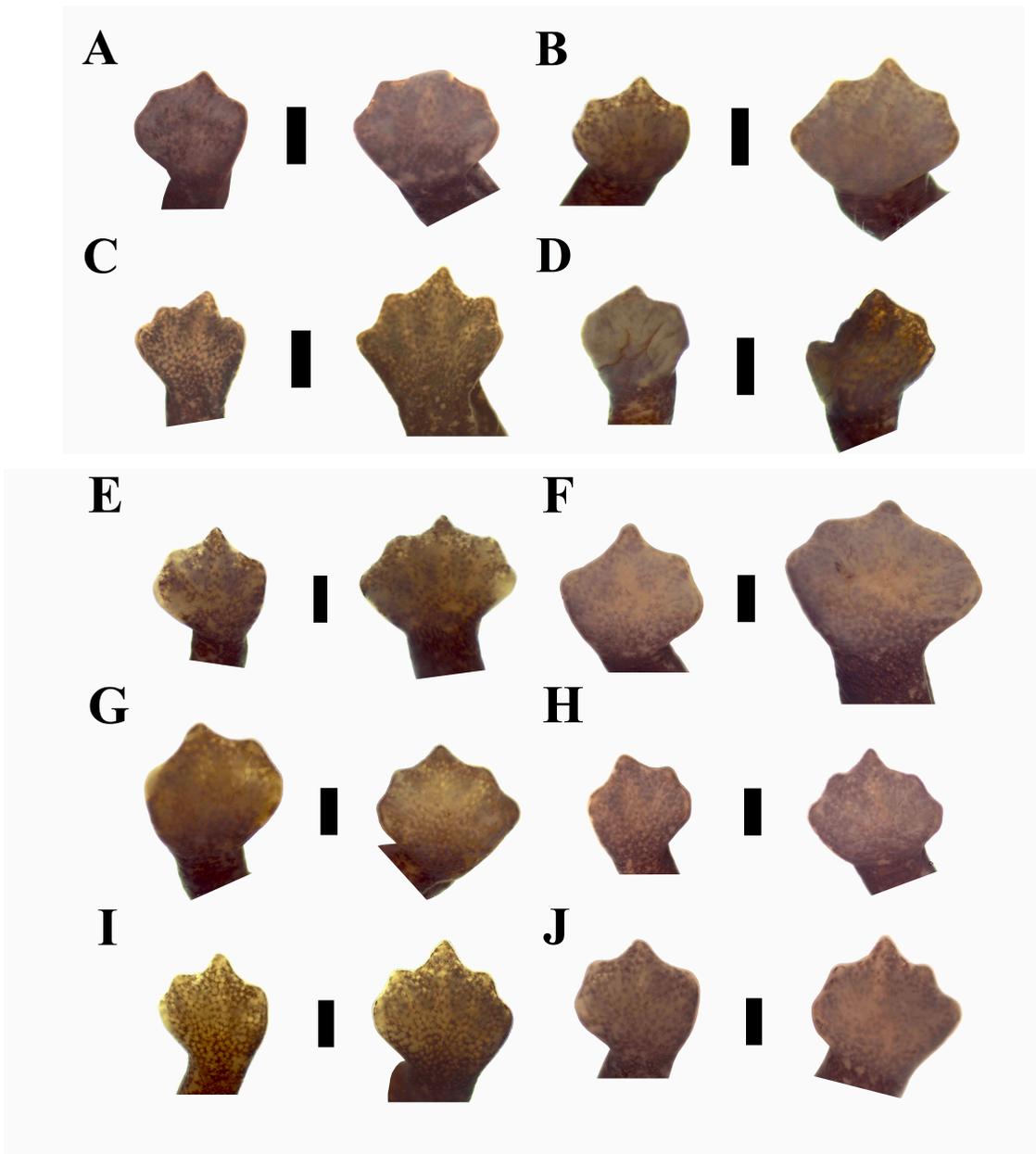
**Figura 9.** Adultos de *Bolitoglossa awajun* en vida. Vista dorsal (A) y ventral (B) del paratipo CRBIIAP AR001122. Vista dorsal (C) y dorsolateral (D) del paratipo CRBIIAP AR001125. Ambos especímenes preservados del ACR Cordillera Escalera. Fotos por Giuseppe Gagliardi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



**Figura 10.** Patrón de coloración dorsal de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001122 ♀ 38.1 mm (A), CRBIIAP AR001124 ♀ 34.9 mm (B), CRBIIAP AR001126 Juvenil 30.8 mm (C), CRBIIAP AR001125 ♂ 32.0 mm (D), CORBIDI 8814 ♀ 41.9 mm (E), CORBIDI 8877 ♀ 48.2 mm (F), CORBIDI 9205 ♂ 40.3 mm (G), CORBIDI 8879 ♂ 37.4 mm (H), CORBIDI 8878 ♂ 36.7 mm (I), CORBIDI 9939 ♀ 42.8 mm (J). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 11.** Patrón de coloración ventral de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001122 ♀ 38.1 mm (A), CRBIIAP AR001124 ♀ 34.9 mm (B), CRBIIAP AR001126 Juvenil 30.8 mm (C), CRBIIAP AR001125 ♂ 32.0 mm (D), CORBIDI 8814 ♀ 41.9 mm (E), CORBIDI 8877 ♀ 48.2 mm (F), CORBIDI 9205 ♂ 40.3 mm (G), CORBIDI 8879 ♂ 37.4 mm (H), CORBIDI 8878 ♂ 36.7 mm (I), CORBIDI 9939 ♀ 42.8 mm (J). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 12.** Forma de las manos y pies de *Bolitoglossa awajun* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001126 Juvenil (A), CRBIIAP AR001124 ♀ (B), CRBIIAP AR001122 ♀ (C), CRBIIAP AR001125 ♂ (D), CORBIDI 8814 ♀ (E), CORBIDI 8877 ♀ (F), CORBIDI 8878 ♂ (G), CORBIDI 8879 ♂ (H), CORBIDI 9205 ♂ (I), CORBIDI 9939 ♀ (J). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



### 5.3.2. *Bolitoglossa altamazonica* Cope, 1874

(Figuras 14–18)

Nombre Inglés: Nauta salamander

Nombre Español: Salamandra de Nauta

*Oedipus altamazonicus* Cope, 1874

*Spelerpes altamazonicus* Boulenger, 1882

*Oedipus altamazonicus* Dunn, 1924

*Bolitoglossa altamazonica* Taylor, 1944

*Bolitoglossa (Eladinea) altamazonica* Parra-Olea *et al.*, 2004

**Sintipos:** ANSP o USNM, n=3, perdidos o destruidos (Brame y Wake, 1963) de Nauta, Departamento Loreto, Perú. Recolectado por James Orton.

**Neotipo:** CRBIIAP AR001117 (Código de campo: ORP 200). Una hembra adulta de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, distrito San Juan Bautista, provincia Maynas, Departamento Loreto, Perú, 03°57'55.50" S, 73°25'16.80" W, 132 m, recolectado por Omar Rojas Padilla el 6 de octubre del 2013.

**Especímenes de referencia (10 individuos):** Perú, Departamento Loreto: provincia Requena: distrito Requena, Lago Avispa, camino entre Requena y Lago Avispa, 05°03.448' S, 73°51.237' W, 55 m: MNCN 26953 (Código de campo: JMP 1833), macho adulto, 17 de diciembre del 2009, colectores José Manuel Padial y J. Raysky; distrito Jenaro Herrera, Jenaro Herrera, 04°53'56.8" S, 73°39'00.1" W, 140 m: MUSM 17958 (USNM Field Herp 173188), macho adulto, febrero 1992, colector Lily Rodríguez; provincia Maynas, distrito Mazán, Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales [ACTS], 03°15'10.60" S, 72°55'3.60" W, 102 m, Trocha CWT: MUSM 21645 (Código de campo: TNHC-FS 2580), hembra adulta, 31 de mayo del 2014; Trocha QT: MUSM 21665, 21667 (Códigos de campo: TNHC-FS 2627, 2629), dos hembras adultas, 8 de junio del 2004, MUSM 21581 (Código de campo: TNHC-FS 2515), un macho adulto, 23 de mayo del 2004, MUSM 21597 (Código de campo: TNHC-FS 2544), un juvenil, 25 de mayo del 2004, MUSM 21666 (Código de campo: TNHC-FS 2628), un juvenil, 8 de junio del 2004; Tambos: MUSM 21612 (Código de campo: TNHC-FS 2560), un macho adulto, 27 de mayo del 2004; Trocha Colpa: MUSM 21589

(Código de campo: TNHC-FS 2494), un juvenil, 24 de junio del 2004. Recolectados por Chris Funk y Claudia Torres.

## **Diagnosis**

*Bolitoglossa altamazonica* es similar en tamaño a *B. peruviana*, de la cual difiere en tener una cola más larga, manos y pies más anchos, y diferencias en la coloración ventral; además es similar en tamaño a su otro pariente cercano, *B. awajun* de la cual difiere en tener membrana interdigital completamente extendida con los extremos de todos los dígitos visibles y redondeados, y diferencias en la coloración ventral (ver más abajo, Comparación con otras especies). Se diferencia de ambas especies en las secuencias de ADN mitocondrial de los genes Cytb y 16S. La especie superficialmente se parece a otras especies distribuidas en los bosques Amazónicos, pero es distinguida de todas por datos moleculares e individualmente por algunas características morfológicas y de coloración (ver más abajo, Comparación con otras especies).

## **Definición**

Una especie de *Bolitoglossa* perteneciente al complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: (1) SL promedio 38.0 mm en machos (rango 36.6-40.1, n = 4), 43.8 mm en hembras (rango 39.6-49.2, n = 4); (2) en vida, coloración dorsal marrón amarillento pálido o marrón oscuro con una marca triangular marrón entre los ojos con el vértice extendiéndose posteriormente sobre el tronco o con finas manchas marrón rojizas; (3) iris dorado pálido con un anillo marrón naranja; (4) en preservación, vientre marrón grisáceo con diminutos puntos blancos, pequeños puntos o manchas en la región gular, vientre, miembros y cola; (5) extremos de todos los dígitos visibles y redondeados con membrana interdigital casi completamente palmados en manos y pies; (6) 4-37 dientes maxilares y 12-24 dientes vomerianos.

## **Comparación con otras especies:**

*Bolitoglossa altamazonica* es diferenciada de todos los miembros del subgénero *Eladinea* de la cuenca Amazónica de Perú, Ecuador y Brasil por las secuencias de ADN Cytb y 16S, mediciones morfométricas y patrones de coloración. Las comparaciones morfológicas son presentadas respecto a sus congéneres del subgénero *Eladinea* del oeste y este de Brasil (*B.*

*paraensis* y *B. caldwella*), este de Ecuador (*B. palmata*) y norte de Perú (*B. peruviana* y *B. awajun*). *B. altamazonica* es distinguida de *B. caldwella* y *B. paraensis* por tener una mayor distancia entre las esquinas anteriores de los ojos DBE/HL  $0.57 \pm 0.05$ , menor distancia interorbital IDE/HL  $0.49 \pm 0.07$  y mayor distancia entre la axila y la ingle AG/SL  $0.59 \pm 0.11$  (DBE/HL  $0.37 \pm 0.05$ , IDE/HL  $0.64 \pm 0.05$ , AG/SL  $0.50 \pm 0.03$  en *B. caldwella*; DBE/HL  $0.38 \pm 0.06$ , IDE/HL  $0.61 \pm 0.05$ , AG/SL  $0.53 \pm 0.03$  en *B. paraensis*). En contraste, *B. caldwella* tiene una menor longitud del hocico SNL/HL  $0.35 \pm 0.05$ , mayor longitud del miembro anterior SL/FL  $4.42 \pm 0.31$  y menor ancho del pie SL/FW  $13.09 \pm 1.01$  (SNL/HL  $0.41 \pm 0.10$ , SL/FL  $4.57 \pm 0.37$ , SL/FW  $12.18 \pm 1.23$  en *B. altamazonica*). De manera similar, *B. paraensis* tiene  $LWS/HL > 70\%$  ( $LWS/HL \leq 70\%$  en *B. altamazonica*). *B. altamazonica* es diferenciada de *B. paraensis* y *B. awajun* por tener manos y pies con los extremos de todos los dígitos visibles y redondeados (extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie visibles en *B. paraensis*, extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie protuberantes y puntiagudos en *B. awajun*). La superficie ventral de *B. altamazonica* es marcadamente diferente de *B. peruviana*, *B. caldwella*, *B. palmata* y *B. awajun* por tener una coloración marrón oscuro con diminutos puntos o pequeñas manchas crema claro sobre la garganta, vientre y cola (coloración marrón gris con diminutos puntos crema uniformemente distribuidos en *B. peruviana*, coloración marrón claro con motas crema de variados tamaños en *B. caldwella*, coloración marrón oscuro con algunas manchas y rayas bronce en *B. palmata*, coloración ventral marrón oscuro con motas o manchas crema de moderado tamaño en *B. awajun*). *B. altamazonica* es diferenciada de *B. peruviana* por distancias genéticas de 0.073 (gen Cytb) y 0.029 (gen 16S); y diferenciada de *B. awajun* por distancias genéticas de 0.065 (gen Cytb) y 0.049 (gen 16S). La comparación de los datos morfométricos y patrones de coloración de *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwella*, *B. paraensis*, *B. palmata* y *B. awajun* se muestran en los Anexos 20-21.

### **Descripción del neotipo:**

Una hembra adulta de moderado tamaño SL 40.6 mm. Cabeza estrecha SL/HW 7.85, no aplanada, aproximadamente 0.83 veces tanto largo como ancha, cabeza más ancha que el cuello. Hocico corto, SNL/HL 0.42, ligeramente ancho SWS/HL 0.41. Surco distintivo se extiende bajo el ojo, siguiendo su curvatura. Hocico redondeado en vista lateral, hocico truncado en vista dorsal y sobresaliente más allá de las mandíbulas en vista ventral. Canthus rostralis no prominente. Nostrilos pequeños, redondeados, localizados cerca del extremo del hocico. Ojos débilmente protuberantes, visibles en vista dorsal, ligeramente más allá de los márgenes

laterales de la cabeza, diámetro horizontal del ojo 0.76 de la longitud del hocico. Protuberancias nasolabiales pobremente desarrolladas (Figura 9), separados por 2.25 mm. Cuerpo delgado cilíndrico, 13 surcos costales poco profundos. Miembros relativamente cortos (FL/SL 0.22, HLL/SL 0.25), miembros adpresos separados por aproximadamente 4.5 pliegues costales. Lengua alargada y redondeada. Surco nucal presente desde la parte posterior del ojo, como una pequeña depresión de 0.89 mm, y se extiende paralelo a la región gular, 3.37 mm anterior al pliegue gular. Pliegue gular prominente, glándulas post-iliacas ausentes. Manos y pies anchos (SL/HDW 18.53, SL/FW 13.40), membrana interdigital moderadamente palmados con todos los dígitos visibles y los extremos redondeados (*sensu* Wake y Brame 1969; Tipos C, D, E y F *sensu* Brame y Wake 1963), almohadillas subterminales no evidentes. Longitud de los dedos de la mano en forma creciente I-IV-II-III y longitud de los dedos del pie en forma creciente I-V-II-IV-III. Cola redondeada en sección transversal, relativamente larga (TL/SL 87%) y delgada con una débil constricción basal y de forma cilíndrica en la base, llegando a ser redondeada en el extremo. Dientes maxilares 37 (izquierda 19, derecha 18) extendidos a nivel de la mitad de los ojos. Un diente premaxilar anterior a la línea de dientes maxilares y no sobresale del labio. Dientes vomerianos 24 (izquierda 12, derecha 12) en filas apiñadas dispuestas en dos arcos, extendiéndose al margen interno de las coanas; dientes paraesfenoides dispuestos en series en forma de “V” invertida. Dientes dentarios 51 (izquierda 26, derecha 25).

**Mediciones (en mm) y conteo de dientes del neotipo (CRBIIAP AR001117, Código de campo: ORP 200):** SL 40.6, SVL 38.2, HL 6.3, HW 5.2, HD 2.5, SGF 9.5, EYW 1.1, EYL 2.8, SNL 2.6, SP 0.8, LWS 3.6, SWS 2.6, EN 1.7, OD 2.0, DBE 3.4, IDE 2.9, NGGF 3.1, SA 13.0, AG 23.1, PECW 4.2, FL 8.9, HLL 10.0, HDW 2.2, FW 3.0, LIIF 2.2, LIIT 2.9, LVT 1.8, TL 35.5, TW 2.7, TD 3.0, VL 2.4, PT 1, MT 19-18, VT 12-12, DT 26-25.

**Coloración en vida del neotipo:**

Coloración dorsal de la cabeza, cuerpo y cola marrón amarillento con una marca triangular de color marrón oscuro entre los párpados con el ápice extendiéndose posteriormente, siguiendo la línea mediodorsal sobre el tronco. Hocico y protuberancias nasolabiales de color amarillo cremoso. Parte inferior de los labios, cuello, flancos y cola lateral son de color marrón gris con pequeños puntos o manchas blanco cremoso brillante. Coloración ventral gris oscuro con finas puntuaciones blancas uniformemente distribuidas sobre el vientre, garganta y cola.

Miembros anteriores y posteriores de color marrón rojizo. Iris dorado pálido con un anillo marrón naranja alrededor de la pupila.

#### **Coloración en preservación del neotipo:**

Coloración en fijación es similar a la coloración en vida. Coloración dorsal crema gris pálido—con una marca triangular de color marrón oscuro entre los párpados con el ápice extendiéndose posteriormente, siguiendo la línea mediodorsal. Hocico y protuberancias nasolabiales de color blanco cremoso. Parte inferior de los labios, flancos y cola lateral de color gris oscuro con pequeños puntos blanco grisáceo. Superficie ventral marrón oscuro con pequeñas puntuaciones gris pálido sobre el vientre, garganta y cola. Manos y pies de color gris pálido.

#### **Coloración en vida y en preservación:**

En vida, el neotipo tiene una coloración más clara que los especímenes de referencia (Figura 15). La coloración dorsal varió a marrón oscuro rojizo con manchas oscuras sobre el cuerpo, miembros y cola, miembros posteriores crema (MUSM 21612), hocico y protuberancias nasolabiales crema amarillento (MUSM 21581). No existen fotos disponibles del patrón de coloración ventral en los especímenes de referencia. La variación en la coloración dorsal y ventral de los especímenes preservados se muestra en las Figuras 16–17. Superficie dorsal del cuerpo marrón oscuro o marrón rojizo con algunas manchas difusas crema claro sobre el tronco, cola y cabeza (MUSM 21589, 21645, 21666, 21597), o manchas crema pálido (MUSM 21581, 21665, 216679), o uniformemente marrón oscuro sin ninguna marca o mancha clara (MUSM 21612). Todos los especímenes tienen hocico y protuberancias nasolabiales de color blanco pálido a crema claro, excepto en MUSM 21612. Algunos individuos tienen una marca triangular marrón entre los ojos, con el ápice extendido posteriormente, siguiendo la línea mediodorsal (MUSM 21597, 21666, 21667). Coloración de la garganta, vientre y cola ventral marrón gris, marrón oscuro y marrón rojizo con marcas que van desde puntos, manchas a motas de color blanco claro, uniformemente distribuidas o unidas formando parches de mediano tamaño. Todos los especímenes tienen manos y pies con dígitos visibles y redondeados, sin embargo el lado izquierdo de la mano está distorsionado como resultado de un artefacto de preservación en MUSM 21581. La superficie dorsal y ventral de las palmas en las manos y pies son de color crema y gris claro, respectivamente (Figura 18). Machos con una glándula mental gris.

### **Variación en morfometría:**

La serie de especímenes consiste de 11 individuos (4 ♀, 4 ♂, 3 Juveniles) con longitud estándar (SL) que va desde 31.7 mm a 49.4 mm, las hembras son más grandes que los machos: SL promedio 43.7 mm en hembras, SL promedio 38.0 mm en machos (Tablas 11-12). Machos con glándula mental redondeada (WMG 1.8-2.7 mm, LMG 1.5-2.5 mm). Hembras (TL/SL promedio 94%) poseen una cola relativamente más larga que los machos (TL/SL promedio 84%). SL/HW promedio 2.11 en machos y 2.22 en hembras. SL/HDW promedio 4.16 en machos y 3.90 en hembras, SL/FW promedio 3.30 en machos y 2.89 en hembras. 2-3 dientes premaxilares en machos y 0-2 en hembras.

**Tabla 11.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes del neotipo y de los especímenes de referencia de *Bolitoglossa altamazonica*. Abreviaciones en el texto.

Mediciones	Neotipo	Especímenes de referencia									
	ORP 200	MUSM 21645	MUSM 21667	MUSM 21665	MUSM 17958	MUSM 21612	MNCN 26953	MUSM 21581	MUSM 21589	MUSM 21597	MUSM 21666
Sexo	F	F	F	F	M	M	M	M	Juvenil	Juvenil	Juvenil
SL	40.6	49.4	45.4	39.6	40.1	38.7	36.7	36.6	34.9	32.7	31.7
SVL	38.2	46.9	41.7	37.2	36.8	37.0	33.9	34.0	32.9	31.2	29.2
HL	6.3	5.2	6.6	5.4	4.7	5.7	6.7	4.8	4.2	4.8	4.3
HW	5.2	5.6	5.8	5.3	5.3	6.7	5.8	5.1	4.6	4.8	4.3
HD	2.5	2.9	3.3	2.8	2.8	2.7	3.1	2.8	2.6	2.3	2.3
SGF	9.5	10.3	9.7	8.9	9.1	10.6	8.9	8.5	8.0	8.5	7.3
EYW	1.1	1.5	1.3	1.3	1.5	1.7	1.1	1.2	1.0	1.1	1.0
EYL	2.8	2.8	3.0	2.6	2.8	2.5	2.8	2.2	2.5	2.3	2.5
SNL	2.6	2.5	2.1	2.3	2.8	2.1	1.9	1.9	2.0	1.4	1.8
SP	0.8	1.0	1.2	0.9	1.3	0.8	0.8	1.0	0.9	0.6	0.7
LWS	3.6	3.5	3.8	3.8	4.3	3.7	4.0	3.6	3.3	2.9	2.8
SWS	2.6	3.1	2.8	2.8	3.4	2.8	2.9	2.9	2.7	2.2	2.0
EN	1.7	1.9	1.7	1.8	1.8	1.9	2.1	1.7	1.9	1.6	1.5
OD	2.0	1.6	1.7	1.9	1.7	1.5	2.0	1.4	1.3	1.3	1.4
DBE	3.4	3.2	3.4	3.1	2.7	3.7	3.3	3.0	2.7	2.6	2.4
IDE	2.9	2.9	2.6	2.7	2.4	3.5	2.8	2.4	2.2	2.6	2.1
NGGF	3.1	3.6	3.1	3.3	3.0	4.2	3.0	2.9	2.2	2.3	2.6
SA	13.0	14.3	13.2	12.5	13.6	12.9	11.9	11.6	10.9	11.1	10.5
AG	23.1	27.7	25.4	21.9	22.0	21.2	32.0	19.2	19.0	17.5	15.5
PECW	4.2	4.4	4.1	4.2	4.4	4.6	4.1	3.9	3.5	3.9	3.7
FL	8.9	9.9	10.4	8.9	7.7	9.6	8.5	8.0	7.8	7.4	6.8

<b>HLL</b>	10.0	10.4	10.4	9.2	8.7	9.4	8.8	8.9	8.1	7.2	7.3
<b>HDW</b>	2.2	3.0	2.9	2.7	2.9	2.7	2.5	1.9	2.3	2.1	2.5
<b>FW</b>	3.0	4.1	4.3	3.7	2.8	3.3	2.9	3.1	2.7	2.9	2.6
<b>LIHF</b>	2.2	3.0	2.8	2.4	2.7	2.1	1.6	2.2	1.8	1.6	1.5
<b>LIHT</b>	2.9	2.4	2.7	2.9	2.6	2.6	2.2	2.2	2.0	1.9	2.1
<b>LVT</b>	1.8	1.9	2.0	1.7	2.0	1.9	1.5	1.9	1.4	1.3	1.4
<b>TL</b>	35.5	45.8	43.8	39.3	38.5	31.0	28.0	30.0	33.5	32.6	30.9
<b>TW</b>	2.7	3.5	3.4	2.9	3.8	2.8	2.8	2.5	2.5	2.8	2.2
<b>TD</b>	3.0	3.5	3.2	2.9	4.3	3.1	2.9	2.7	2.4	2.6	2.4
<b>VL</b>	2.4	2.5	3.7	2.4	3.0	1.7	2.8	2.7	2.1	1.4	2.5
<b>MT</b>	37	24	25	20	4	22	24	21	17	19	8
<b>VT</b>	24	18	18	18	14	17	24	12	17	11	10
<b>DT</b>	51	47	38	49	34	52	42	33	36	37	32

**Tabla 12.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de cuatro hembras y cuatro machos de *Bolitoglossa altamazonica*. Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.

<b>Mediciones</b>	<b>Hembras (n=4)</b>	<b>Machos (n=4)</b>
<b>SL</b>	39.6–49.2 (43.8 ± 4.5)	36.6–40.1 (38.0 ± 1.7)
<b>SVL</b>	37.2–46.9 (41.0 ± 4.4)	33.9–37.0 (35.4 ± 1.7)
<b>HL</b>	5.2–6.6 (5.8 ± 0.7)	4.7–6.7 (5.5 ± 0.9)
<b>HW</b>	5.2–5.8 (5.5 ± 0.3)	5.1–6.7 (5.7 ± 0.7)
<b>HD</b>	2.5–3.3 (2.9 ± 0.3)	2.7–3.1 (2.8 ± 0.2)
<b>SGF</b>	8.9–10.3 (9.6 ± 0.6)	8.5–10.6 (9.3 ± 0.9)
<b>EYW</b>	1.1–1.5 (1.3 ± 0.2)	1.1–1.7 (1.4 ± 0.3)
<b>EYL</b>	2.6–3.0 (2.8 ± 0.2)	2.2–2.8 (2.6 ± 0.3)
<b>SNL</b>	2.1–2.6 (2.4 ± 0.2)	1.9–2.8 (2.2 ± 0.4)
<b>SP</b>	0.8–1.2 (1.0 ± 0.9)	0.8–1.3 (1.0 ± 0.2)
<b>LWS</b>	3.5–3.8 (3.7 ± 0.1)	3.6–4.3 (3.9 ± 0.3)
<b>SWS</b>	2.6–3.1 (2.8 ± 0.2)	2.8–3.4 (3.0 ± 0.3)
<b>EN</b>	1.7–1.9 (1.8 ± 0.1)	1.7–2.1 (1.9 ± 0.2)
<b>OD</b>	1.6–2.0 (1.8 ± 0.2)	1.4–2.0 (1.6 ± 0.3)
<b>DBE</b>	3.1–3.4 (3.3 ± 0.2)	2.7–3.7 (3.1 ± 0.4)
<b>IDE</b>	2.6–2.9 (2.8 ± 0.2)	2.4–3.5 (2.8 ± 0.5)
<b>NGGF</b>	3.1–3.6 (3.3 ± 0.2)	2.9–4.2 (3.3 ± 0.6)
<b>SA</b>	12.5–14.3 (13.3 ± 0.8)	11.6–13.6 (12.6 ± 0.9)
<b>AG</b>	21.9–27.7 (24.6 ± 2.6)	19.2–32.0 (23.6 ± 5.7)
<b>PECW</b>	4.1–4.4 (4.2 ± 0.1)	3.9–4.6 (4.3 ± 0.3)
<b>FL</b>	8.9–10.4 (9.5 ± 0.8)	7.7–9.6 (8.4 ± 0.8)
<b>HLL</b>	9.2–10.4 (10.0 ± 0.6)	8.7–9.4 (9.0 ± 0.3)
<b>HDW</b>	2.2–3.0 (2.7 ± 0.4)	1.9–2.9 (2.5 ± 0.4)
<b>FW</b>	3.0–4.3 (3.8 ± 0.6)	2.8–3.3 (3.0 ± 0.2)
<b>LIIF</b>	2.2–3.0 (2.6 ± 0.3)	1.6–2.7 (2.2 ± 0.4)
<b>LIIT</b>	2.4–2.9 (2.7 ± 0.2)	2.2–2.6 (2.4 ± 0.2)
<b>LVT</b>	1.7–2.0 (1.9 ± 0.1)	1.5–2.0 (1.8 ± 0.2)
<b>TL</b>	35.5–45.8 (41.1 ± 4.6)	28.0–38.5 (31.9 ± 4.6)
<b>TW</b>	2.7–3.5 (3.1 ± 0.4)	2.5–3.8 (3.0 ± 0.6)
<b>TD</b>	2.9–3.5 (3.2 ± 0.3)	2.7–4.3 (3.2 ± 0.7)
<b>VL</b>	2.4–3.7 (2.8 ± 0.6)	1.7–3.0 (2.5 ± 0.6)
<b>MT</b>	20.0–37.0 (26.5 ± 7.3)	4.0–24.0 (17.8 ± 9.3)
<b>VT</b>	18.0–24.0 (19.5 ± 3.0)	12.0–24.0 (16.8 ± 5.3)
<b>DT</b>	38.0–51.0 (46.3 ± 5.7)	33.0–52.0 (40.3 ± 8.8)

## Distribución geográfica y hábitat:

*Bolitoglossa altamazonica* habita los bosques de tierra firme y bosque de arena blanca (“varillal”) entre 102 y 132 m.s.n.m. Esta especie es conocida de cinco localidades en las tierras bajas de la región de Loreto, Perú: (1) Nauta (localidad tipo), (2) río Sucusari (afluente del río Napo), (3) Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, (4) Lago Avispas (tributario del río Tapiche) y (5) Jenaro Herrera (Figura 14). El neotipo CRBIIAP AR001117 (ORP 200) fue recolectado de noche a las 21:17 horas, estaba perchando sobre una hoja de palmera de *Astrocaryum tenue* “Irapay” en un bosque de arena de blanca (“varillal”) de suelo arcilloso con agrupaciones de Irabay y árboles de mediano-gran tamaño, dentro de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana en la cuenca del río Nanay (tributario del río Amazonas), ubicada a 28 km SO de Iquitos y ~62 km NNE de la localidad tipo sobre la carretera Iquitos-Nauta. Otras especies de anuros simpátricos fueron *Ameerega hahneli*, *Osteocephalus planiceps*, *Hypsiboas fasciatus*, *Hypsiboas calcaratus*, *Rhinella margaritifera* y *Leptodactylus pentadactylus*. Ocho especímenes (MUSM 21581, 21589, 21597, 21612, 21645, 21665-21667) fueron recolectados en bosque de tierra firme en la Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales [ACTS] en la cuenca del río Sucusari (afluente del río Napo), ubicada a 65 km NNE de Iquitos y ~160 km NNE de Nauta. Dos especímenes de Lago Avispa (MNCN 26953) y de Jenaro Herrera (MUSM 17958) fueron recolectados en las proximidades de la Reserva Nacional Pacaya Samiria, ubicada ~70 km SSO de Nauta. Los bosques alrededor del río Sucusari se encuentran dominados por Myristicaceae (*Virola*, *Otoba*), Malvaceae (*Ceiba pentandra*, *Sterculia*, *Theobroma*, *Quararibea*, *Matisia*), Arecaceae (*Astrocaryum murumuru*, *Iriarteia deltoidea*) y Moraceae (*Naucleopsis*, *Pseudolmedia laevis*) (Gilmore *et al.* 2010).

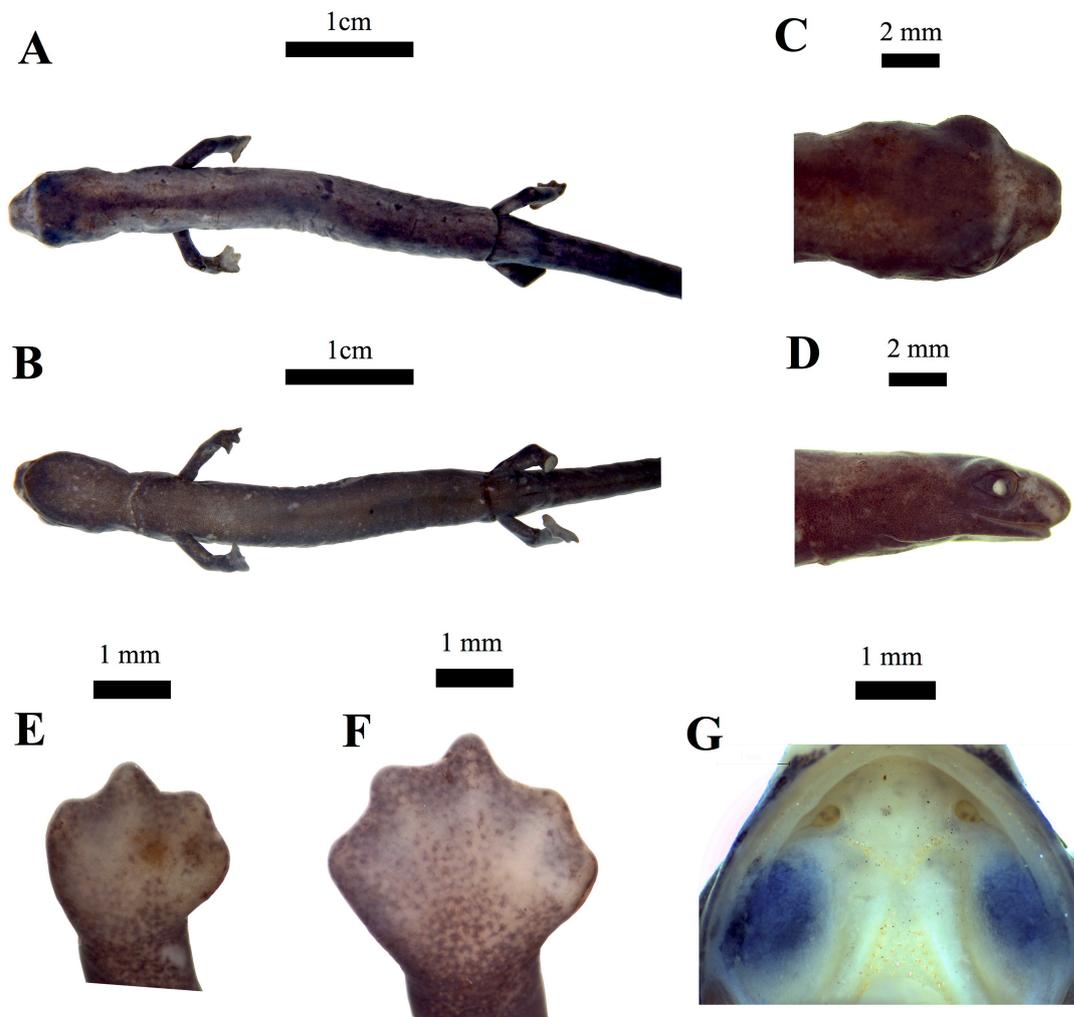
Según la Lista Roja global de la IUCN, *B. altamazonica* es considerada de “Preocupación Menor” debido a su asumida amplia distribución geográfica en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brazil y Bolivia, presumida gran población y poco probable declive (Azevedo-Ramos *et al.* 2010). Basado en la nueva información y los criterios de la Lista Roja de especies amenazadas (IUCN 2017), se recomienda asignar la categoría de “Casi Amenazado” a *B. altamazonica*. Las principales amenazas en la localidad de Reserva Nacional Allpahuayo Mishana son la deforestación, pérdida de hábitat, extracción de madera e intervención humana. Por último, se presenta una actualización del mapa de distribución geográfica de esta especie (Figura 19).

## **Comentarios:**

Los sintipos de *Bolitoglossa altamazonica* Cope 1874 se encuentran perdidos (Brame y Wake 1963). Por tanto, la designación del neotipo es importante, ya que será material comparativo en futuros estudios. Como no se logró examinar los especímenes tipo de *B. altamazonica*, la asignación específica es basada en la descripción original de Cope (1874). Las características del neotipo y los especímenes de referencia son consistentes con los sintipos, indicando que los especímenes recientemente recolectados son coespecíficos con *B. altamazonica*. Esta decisión es apoyada por: (1) morfología externa de los dígitos sobre las manos y pies, (2) descripción de la coloración dorsal, (3) disposición de los dientes vomerianos y (4) proximidad a la localidad tipo de Nauta, Loreto. Los especímenes adultos, juveniles y huevos (AMNH 103535–103548) reportados por Wake *et al.* (1982) a 3 km SSW de Mishana sobre el río Nanay, Loreto, a 150 m.s.n.m., junto con un espécimen de Iquitos, Loreto, a 117 m.s.n.m. (USNM 85119) reportados por Brame y Wake (1963) probablemente deben ser asignados a *B. altamazonica*. Sin embargo, estos especímenes no fueron revisados y su asignación tentativa queda pendiente hasta una adecuada examinación de los especímenes. Acosta-Galvis y Gutierréz-Lamus (2012) señalaron que el espécimen MCZ 24921 de 1200 m cerca de Muzo, Municipalidad de Yacopí, departamento Boyacá, Colombia, asignados por Brame y Wake (1963) fue erróneamente designado como *B. altamazonica*, ya que probablemente corresponde a *Bolitoglossa lozanoi* Acosta-Galvis y Restrepo, 2001 por su cercanía a los registros del departamento de Cundinamarca. Cuatro individuos juveniles (MPEG 5376, MPEG 5455, MPEG 5547, MPEG 5603) del Estado de Amazonas, oeste de la Municipalidad Benjamin Constant, frontera Brasil-Perú, cerca de Colombia (~390 km de Nauta) reportado por Brcko *et al.* (2013); y especímenes del flanco Este de la Cordillera Oriental de Colombia e imágenes fotográficas de especímenes del Departamento de Amazonas, Municipio de Leticia, frontera Colombia-Brasil (~400 km de Nauta) por Acosta-Galvis y Gutiérrez-Lamus (2012) fueron asignados como “*Bolitoglossa altamazonica*” (Figura 19). En este momento, estos especímenes recolectados de las localidades antes mencionadas no pueden ser ambiguamente asignados a uno de los taxa aquí estudiados.

Durante las últimas dos décadas, nuevos especímenes asignados a *B. altamazonica* provenientes de Amazonas (Catenazzi y Venegas 2012), Loreto (Guerrero *et al.* 2011, Medina *et al.* 2012, Gagliardi *et al.* 2016), Huánuco (Schlüter *et al.* 2004, Whitworth *et al.* 2016), Cusco (Icochea y Mitchell 1997, Icochea *et al.* 1998, Córdova *et al.* 2006) y Madre de Dios (von May *et al.* 2009, Catenazzi *et al.* 2013, Chaparro *et al.* 2016) han sido

depositados en diversas colecciones científicas. Todos estos especímenes incrementan los registros de *B. altamazonica* desde los reportes iniciales de Brame y Wake (1963), Wake y Brame (1966) y Wake *et al.* (1982) para Loreto, Huánuco y Cusco. Análisis morfológicos y moleculares preliminares de muestras de diversas localidades en Perú muestran diferencias significativas con respecto al material topotípico de *B. altamazonica* (von May *et al.*, datos no publicados). La redescipción de *B. paraensis* y el descubrimiento de *B. caldwella*, *B. madeira* y *B. tapajonica* de las tierras bajas Amazónicas del Centro y Este de Brasil (Brcko *et al.* 2013), basados en análisis detallados de datos morfológicos y patrones de coloración, proporcionaron nuevas evidencias sobre la probable existencia de especies crípticas bajo el nombre de “*Bolitoglossa altamazonica*”.

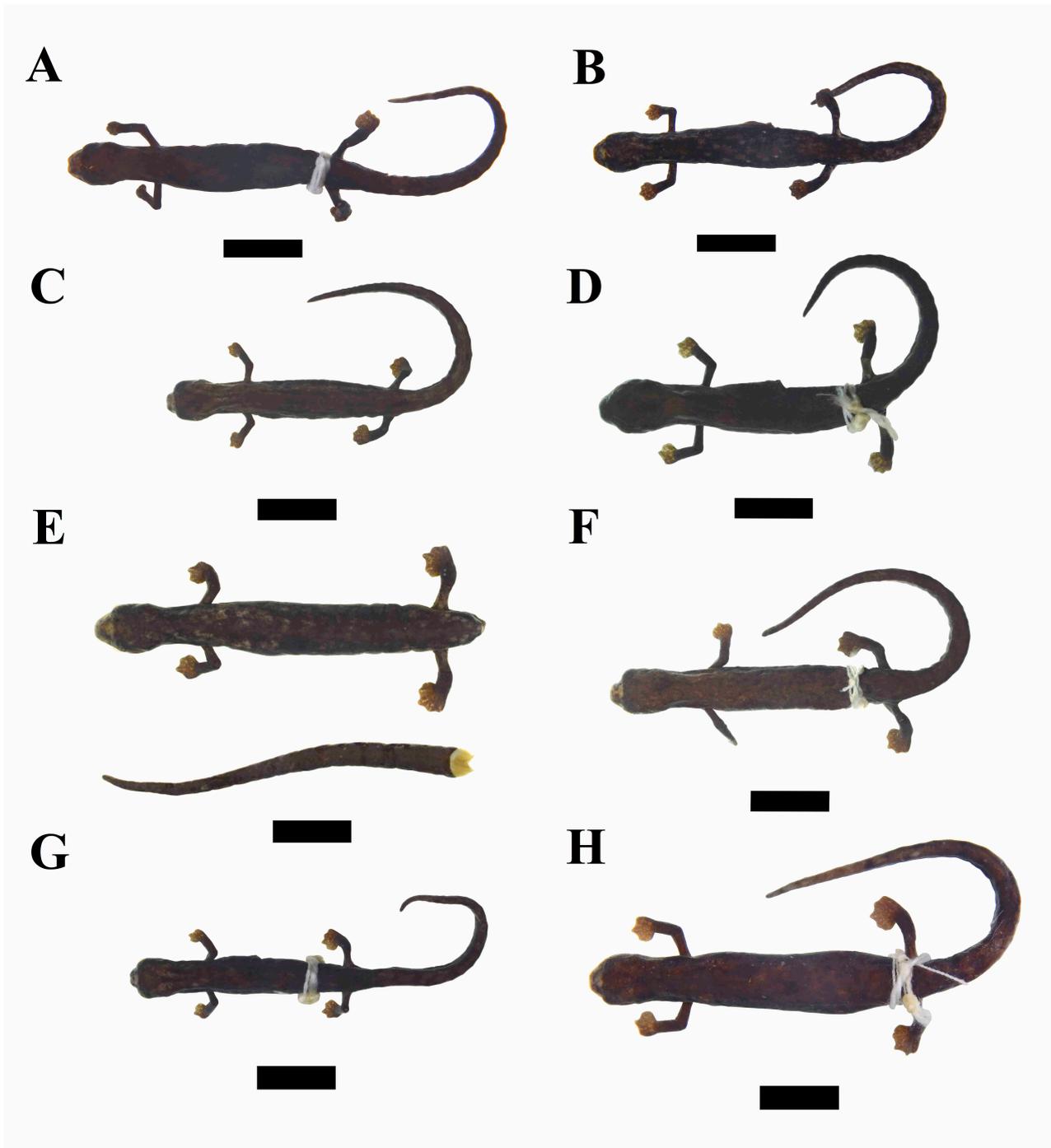


© Magnolia Press

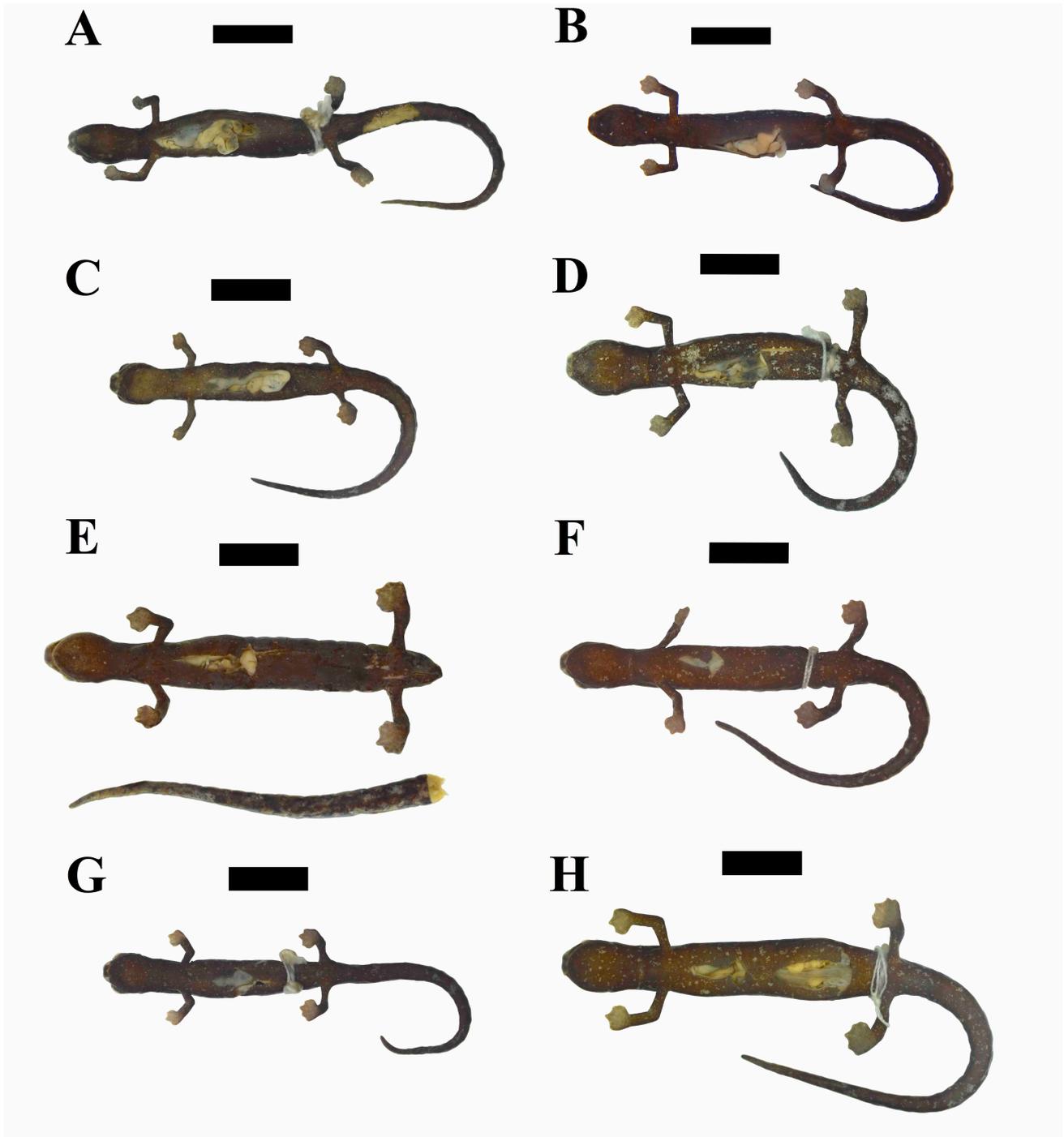
**Figura 14.** Neotipo de *B. altamazonica* CRBIIAP AR001117 en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista dorsal (C) y lateral (D), mano derecha (E) y pie derecho (F) en vista ventral, y cavidad bucal (G) en vista ventral. Fotos por Juan C. Cusi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



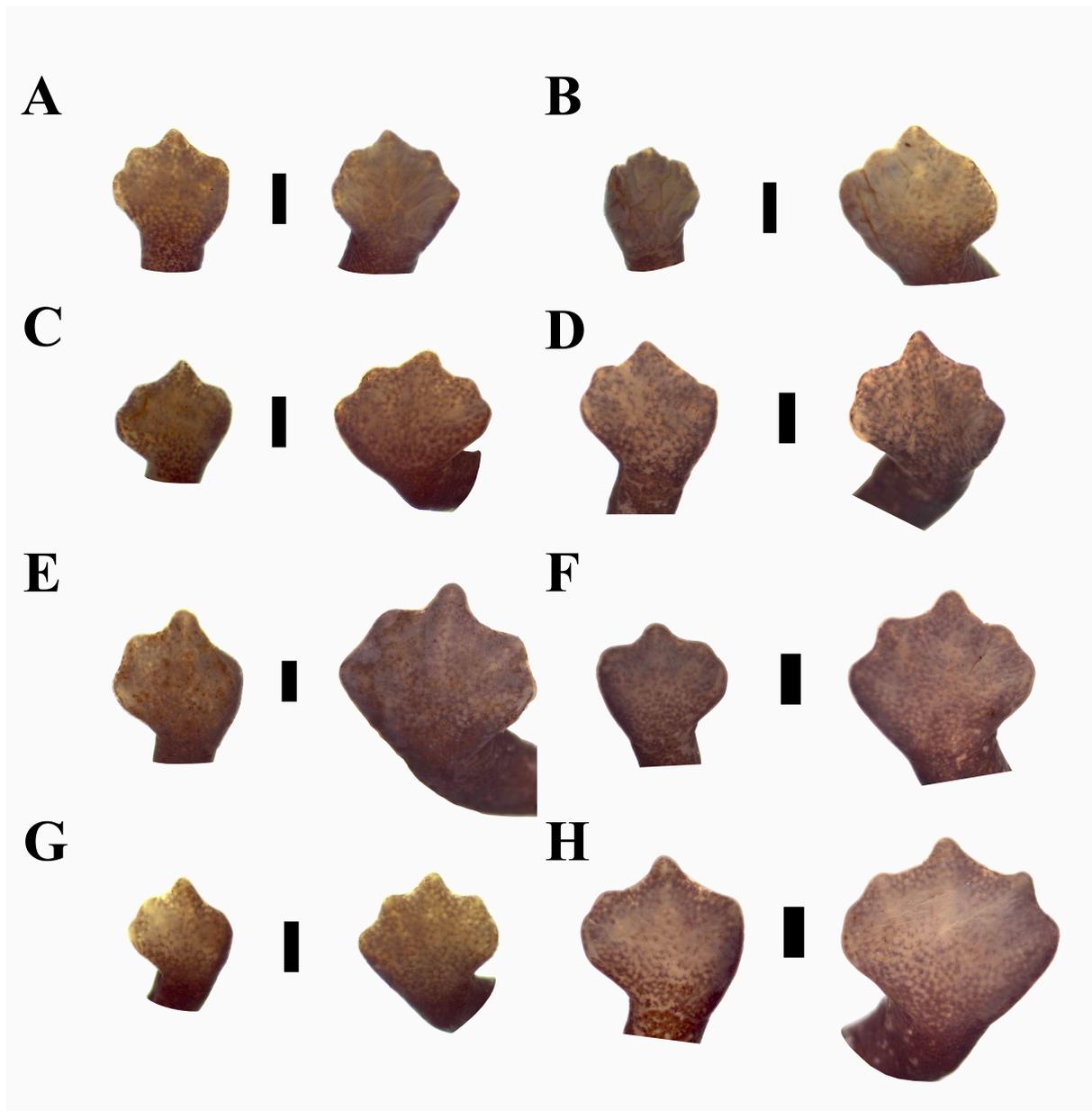
**Figura 15.** Adultos de *B. altamazonica* en vida. Vista dorsal (A) y ventral (B) del neotipo CRBIIAP AR001117 de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana. Fotos por Omar Rojas Padilla. Vista dorsal (C) y dorsolateral (D) de los especímenes preservados MUSM 21612 y MUSM 21581 de la estación biológica ACTS. Fotos por W. C. Funk. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



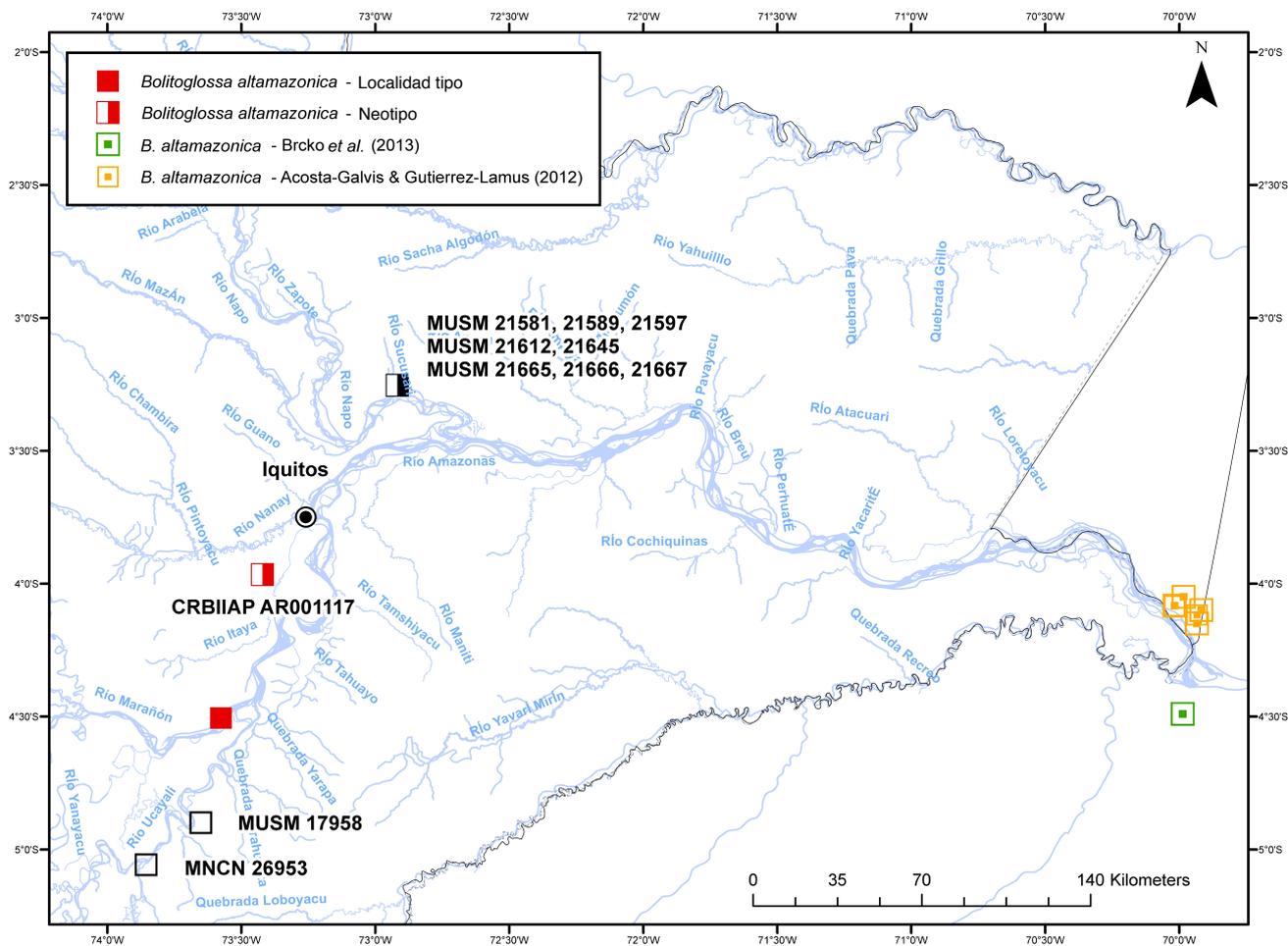
**Figura 16.** Patrón de coloración dorsal de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21581 ♂ 36.6 mm (A), MUSM 21589 Juvenil 34.9 mm (B), MUSM 21597 Juvenil 32.7 mm (C), MUSM 21612 ♂ 38.7 mm (D), MUSM 21645 ♀ 49.4 mm (E), MUSM 21665 ♀ 39.6 mm (F), MUSM 21666 Juvenil 31.7 mm (G) y MUSM 21667 ♀ 45.4 mm (H). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 17.** Patrón de coloración ventral de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21581 ♂ 36.6 mm (A), MUSM 21589 Juvenil 34.9 mm (B), MUSM 21597 Juvenil 32.7 mm (C), MUSM 21612 ♂ 38.7 mm (D), MUSM 21645 ♀ 49.4 mm (E), MUSM 21665 ♀ 39.6 mm (F), MUSM 21666 Juvenil 31.7 mm (G), MUSM 21667 ♀ 45.4 mm (H). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 18.** Forma de las manos y pies de *B. altamazonica* en preservación. De arriba a abajo: MUSM 21589 Juvenil (A), MUSM 21581 ♂ (B), MUSM 21597 Juvenil (C), MUSM 21612 ♂ (D), MUSM 21645 ♀ (E), MUSM 21665 ♀ (F), MUSM 21666 Juvenil (G), MUSM 21667 ♀ (H). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



© Magnolia Press

**Figura 19.** Mapa de distribución de *B. altamazonica* en la Cuenca Amazónica de Loreto, mostrando Nauta, localidad tipo (■), y la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana, localidad del neotipo [□]. Las muestras incluidas en los análisis moleculares y morfológicos son indicadas con símbolos parcialmente coloreados, y las muestras incluidas solo en los análisis morfológicos son indicados con símbolos abiertos. Se muestran localidades adicionales de Brcko *et al.* (2013) y Acosta-Galvis y Gutiérrez-Lamus (2012). Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

### 5.3.3. *Bolitoglossa peruviana* Boulenger, 1883

(Figuras 20–24)

Nombre Inglés: Moyobamba salamander

Nombre Español: Salamandra de Moyobamba

*Spelerpes peruvianus* Boulenger, 1883

*Oedipus alamazonica* (part) Dunn, 1926

*Oedipus peruvianus* Parker, 1939

*Bolitoglossa peruviana* Taylor, 1944

*Bolitoglossa peruviana* Brame y Wake, 1963

*Bolitoglossa (Eladinea) peruviana* Parra-Olea *et al.*, 2004

**Holotipo:** BMNH 1946.9.6.17 (antes 1874.8.4.103, Brame 1972). Hembra adulta de Moyobamba, Departamento San Martín, Perú, 854 m. Recolectado por A. H. Roff.

**Especímenes de referencia (4 especímenes):** Perú, Departamento Loreto, provincia Alto Amazonas, distrito Balsapuerto, Cordillera Escalera, Shawi, 05°51'22.0'' S, 76°45'37.9'' W, 1216 m: CRBIIAP AR001118 (Código de campo: GGU 2085/1735), hembra adulta, 21 de septiembre del 2013; 05°53'2.2" S, 76°36'15.7" W, 276 m: GGU 2034/1684, macho adulto; CRBIIAP AR001120 (Código de campo: GGU 2038/1688), hembra adulto, 16 de septiembre del 2013; CRBIIAP AR001121 (Código de campo: GGU 2058/1708), juvenil, 17 de septiembre del 2013. Recolectados por Giuseppe Gagliardi-Urrutia, Marco Odicio y Pablo Venegas.

#### Diagnosis

*Bolitoglossa peruviana* es similar en tamaño a *B. altamazonica*, de la cual difiere en tener una cola más corta, manos y pies más estrechos, y diferencias en la coloración ventral; además es morfométricamente más similar a su otro pariente cercano, *B. awajun* de la cual difiere en tener una membrana interdigital completamente extendida con los extremos de todos los dígitos visibles y redondeados, y diferencias en la coloración ventral (ver más abajo, Comparación con otras especies). Se diferencia de ambas especies en las secuencias de ADN mitocondrial de los genes Cytb y 16S. La especie superficialmente se parece a otras especies distribuidas en los bosques Amazónicos, pero es distinguida de todas por datos

moleculares e individualmente por algunas características morfológicas y de coloración (ver más abajo, Comparación con otras especies).

### **Definición**

Una especie de *Bolitoglossa* perteneciente al complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: (1) SL promedio 37.3 mm en un macho, 38.7 mm en hembras (rango 36.9-40.3, n = 3); (2) en vida, coloración dorsal marrón ocre con algunas salpicaduras crema y marrón oscuro sobre la cabeza, cuerpo y cola; (3) iris dorado pálido con un anillo naranja; (4) en preservación, vientre marrón gris oscuro con diminutos puntos crema uniformemente distribuidos en la región gular, vientre, miembros y cola; (5) extremos de todos los dígitos visibles y redondeados con membrana interdigital casi completamente palmados en manos y pies; (6) 13-36 dientes maxilares y 17-31 dientes vomerianos.

### **Comparación con otras especies:**

*Bolitoglossa peruviana* es diferenciada de todos los miembros del subgénero *Eladinea* de la cuenca Amazónica de Perú, Ecuador y Brasil por las secuencias de ADN Cytb y 16S, mediciones morfométricas y patrones de coloración. Las comparaciones morfológicas son presentadas respecto a sus congéneres del subgénero *Eladinea* del oeste y este de Brasil (*B. paraensis* y *B. caldwellae*), este de Ecuador (*B. palmata*) y norte de Perú (*B. altamazonica* y *B. awajun*). *B. peruviana* es distinguida de *B. caldwellae* y *B. paraensis* por tener un  $LWS/HL \leq 70\%$ , mayor distancia entre las esquinas anteriores de los ojos  $DBE/HL 0.51 \pm 0.07$  y menor distancia interorbital  $IDE/HL 0.48 \pm 0.08$  ( $LWS/HL > 70\%$ ,  $DBE/HL 0.37 \pm 0.05$ ,  $IDE/HL 0.64 \pm 0.05$  en *B. caldwellae*;  $LWS/HL > 70\%$ ,  $DBE/HL 0.38 \pm 0.06$ ,  $IDE/HL 0.61 \pm 0.05$  en *B. paraensis*). *B. peruviana* es diferenciada de *B. palmata* por poseer un ancho de la cabeza más estrecho  $SL/HW 6.84 \pm 0.20$ , profundidad de cabeza más corta  $HD/HL 0.50 \pm 0.06$ , proyección del hocico más corta  $SP/SGF 0.10 \pm 0.01$ ,  $LWS/HL \leq 70\%$  y menor distancia entre las esquinas anteriores de los ojos  $DBE/HL 0.51 \pm 0.07$  ( $SL/HW 6.30 \pm 0.56$ ,  $HD/HL 0.91 \pm 0.11$ ,  $SP/SGF 0.07 \pm 0.01$ ,  $LWS/HL > 70\%$ ,  $DBE/HL 0.69 \pm 0.07$  en *B. palmata*). Distinguida de *B. paraensis* y *B. awajun* por tener los extremos de todos los dígitos visibles y redondeados (extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie visibles en *B. paraensis*, extremos del tercer dedo de la mano y tercer dedo del pie protuberantes y puntiagudos en *B. awajun*). *B. peruviana* es distinguida de todas las otras especies, excepto de *B. paraensis*, por tener coloración ventral marrón gris oscuro con diminutos puntos crema uniformemente distribuidos (coloración marrón oscuro

con diminutos puntos o pequeñas manchas crema claro en *B. altamazonica*, coloración marrón claro con motas crema de variados tamaños en *B. caldwellae*, coloración marrón oscuro con algunas manchas y rayas bronce en *B. palmata*, coloración ventral marrón oscuro con motas o manchas crema de moderado tamaño en *B. awajun*). *B. peruviana* es diferenciada de *B. altamazonica* por distancias genéticas de 0.073 (gen Cytb) y 0.029 (gen 16S); y diferenciada de *B. awajun* por distancias genéticas de 0.080 (gen Cytb) y 0.039 (gen 16S). La comparación de los datos morfométricos y patrones de coloración de *B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata* y *B. awajun* se muestra en los Anexos 20-21.

### **Redescripción del holotipo:**

Una hembra adulta de moderado tamaño SL 40.30 mm. Cabeza ancha SL/HW 6.63, no aplanada, aproximadamente 0.91 veces tanta largo como ancha, cabeza más ancha que el cuello. Hocico corto SNL/HL 0.25, ligeramente ancho SWS/HL 0.40. Surco distintivo se extiende bajo el ojo, siguiendo su curvatura. Hocico redondeado en vista lateral, hocico truncado en vista dorsal y sobresaliente más allá de las mandíbulas en vista ventral. Canthus rostralis no prominente. Nostrilos pequeños, redondeados, localizados cerca del extremo del hocico. Ojos débilmente protuberantes, visibles en vista dorsal, ligeramente más allá de los márgenes laterales de la cabeza, diámetro horizontal del ojo 1.37 de la longitud del hocico. Protuberancias nasolabiales pobremente desarrolladas (Figura 20). Cuerpo robusto cilíndrico, 13 surcos costales poco profundos. Miembros relativamente cortos (FL/SL 0.22, HLL/SL 0.23). Lengua alargada y redondeada. Surco nugal presente desde la parte posterior del ojo, y se extiende paralelo a la región gular, 3.47 mm anterior al pliegue gular. Pliegue gular prominente, glándulas post-iliacas ausentes. Manos y pies anchos (SL/HDW 15.27, SL/FW 13.08), membrana interdigital casi completamente palmados con todos los dígitos visibles y los extremos redondeados (*sensu* Wake y Brame 1969; Tipos C, D, E y F *sensu* Brame y Wake 1963), almohadillas subterminales no evidentes. Longitud de los dedos de la mano en forma creciente I-IV-II-III. Cola redondeada en sección transversal, relativamente larga (TL/SL 79%) y delgada con una débil constricción basal y de forma rectangular en la base, llegando a ser redondeada en el extremo. Dientes maxilares 36 (izquierda 17, derecha 19). Dientes vomerianos 31 (izquierda 16, derecha 15). Dientes paraesfenoides dispuestos en series en forma de “V” invertida. Dientes dentarios 59.

**Mediciones (en mm) y conteo de dientes del holotipo (BMNH 1946.9.6.17):** SL 40.3, SVL 37.7, HL 6.7, HW 6.1, HD 3.5, SGF 9.6, EYW 1.3, EYL 2.9, SNL 1.7, SP 0.8, LWS 2.9, SWS 2.7, EN 1.7, OD 2.3, DBE 2.8, IDE 2.6, NGGF 3.5, SA 13.6, AG 24.0, PECW

5.3, FL 8.7, HLL 9.3, HDW 2.6, FW 3.1, LIIF 2.7, LIIT 2.6, LVT 1.6, TL 31.8, TW 2.1, TD 3.1, VL 2.6, MT 17-19, VT 16-15, DT 59.

#### **Coloración en preservación del holotipo:**

El dorso de la cabeza, cuerpo y cola son marrón descolorido. Una marca marrón oscura entre los ojos y extendiéndose posteriormente en una línea recta. Hocico y protuberancias nasolabiales marrón pálido. La región ventral del tronco, miembros y cola son uniformemente marrón descolorido.

#### **Coloración en vida:**

Una hembra adulta CRBIIAP AR001118 (Figura 21) tiene una coloración dorsal marrón ocre con algunas salpicaduras crema y marrón oscuro en la cabeza, cuerpo y cola. Hocico y protuberancias nasolabiales son de color amarillo cremoso. Una línea cantal negra se extiende desde el borde anterior del ojo hasta la parte anterior del hocico. Labio superior marrón con puntos crema. Los flancos tienen la misma coloración que el cuerpo. Miembros son de color marrón rojizo y más pálidos que el cuerpo. Punta de la cola de color amarillo cremoso. Iris dorado pálido con un anillo naranja.

#### **Coloración en preservación:**

La coloración dorsal de la cabeza, cuerpo, cola y miembros en la mayoría de los individuos es marrón oscuro y superficie ventral del tronco, miembros y región gular marrón gris oscuro con diminutos puntos crema uniformemente distribuidos (Figuras 22-23). Cola ventral con manchas de color crema pálido (CRBIIAP AR001118, CRBIIAP AR001120). Un espécimen juvenil (CRBIIAP AR001121) tiene un dorso marrón con manchas de color marrón oscuro y vientre marrón pálido claro. Glándula mental oval y crema.

#### **Variación en morfometría:**

Los dos especímenes más grandes son hembras, 39.0 y 36.9 mm en SL, el holotipo es ligeramente más grande, 40.3 mm en SL. El único macho es de 37.3 mm SL (Tablas 13-14). Manos y pies casi completamente palmeados en la mayoría de los paratipos, sin embargo es ligeramente menos palmeado en CRBIIAP AR001118 y CRBIIAP AR001121 (Figura 24 A, D). La glándula mental del macho adulto mide 2.5 mm de ancho por 2.1 mm de largo. Dientes premaxilares 2 en un macho y 1 a 2 en hembras.

**Tabla 13.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes del holotipo y de los especímenes de referencia de *Bolitoglossa peruviana*. Abreviaciones en el texto.

Mediciones	Holotipo	Especímenes de referencia			
	BMNH 1946.9.6.17	CRBIIAP AR001118	CRBIIAP AR001120	GGU 2034/1684	CRBIIAP AR001121
Sexo	F	F	F	M	Juvenil
SL	40.3	39.0	36.9	37.3	31.7
SVL	37.7	35.9	34.4	33.4	29.2
HL	6.7	4.9	5.7	5.3	4.7
HW	6.1	5.5	5.4	5.5	4.9
HD	3.5	2.8	2.4	2.6	2.2
SGF	9.6	8.6	9.2	8.1	7.7
EYW	1.3	1.2	1.4	1.3	1.2
EYL	2.9	2.6	2.7	2.6	2.6
SNL	1.7	1.8	2.2	2.2	1.7
SP	0.8	0.8	0.8	1.0	0.9
LWS	2.9	3.3	3.4	3.8	3.0
SWS	2.7	2.7	2.5	2.5	2.3
EN	1.7	1.6	1.7	1.8	1.5
OD	2.3	1.9	1.9	1.8	1.7
DBE	2.8	2.6	2.8	3.2	2.7
IDE	2.6	2.8	2.6	2.7	2.6
NGGF	3.5	3.4	3.3	2.8	2.8
SA	13.6	11.9	12.7	11.6	10.5
AG	24.0	20.7	21.3	18.4	16.8
PECW	5.3	3.8	3.7	3.7	3.2
FL	8.7	9.2	8.3	8.5	7.8
HLL	9.3	9.5	8.7	8.1	8.4
HDW	2.6	2.0	2.1	2.1	1.8
FW	3.1	2.8	2.7	2.6	2.3
LHIF	2.7	2.1	1.9	2.0	1.8
LHIT	2.6	2.5	2.4	2.1	1.8
LVT	1.6	1.5	1.5	1.3	1.2
TL	31.8	28.5	26.5	27.7	22.9
TW	2.1	2.7	2.5	2.2	1.9
TD	3.1	3.1	2.7	3.0	2.4
VL	2.6	3.1	2.5	4.0	2.5
MT	36	13	30	17	14
VT	31	17	23	17	11
DT	59	54	52	46	29

**Tabla 14.** Mediciones morfométricas en mm y conteos de dientes de tres hembras y un macho de *Bolitoglossa peruviana*. Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis.

<b>Mediciones</b>	<b>Hembras (n=3)</b>	<b>Machos (n=1)</b>
<b>SL</b>	36.9–40.3 (38.7 ± 1.7)	37.3
<b>SVL</b>	34.4–37.7 (36.0 ± 1.7)	33.4
<b>HL</b>	4.9–6.7 (5.8 ± 0.9)	5.3
<b>HW</b>	5.4–6.1 (5.7 ± 0.4)	5.5
<b>HD</b>	2.4–3.5 (2.9 ± 0.6)	2.6
<b>SGF</b>	8.6–9.6 (9.1 ± 0.5)	8.1
<b>EYW</b>	1.2–1.4 (1.3 ± 0.1)	1.3
<b>EYL</b>	2.6–2.9 (2.7 ± 0.1)	2.6
<b>SNL</b>	1.7–2.2 (1.9 ± 0.3)	2.2
<b>SP</b>	0.8	1.0
<b>LWS</b>	2.9–3.4 (3.2 ± 0.3)	3.8
<b>SWS</b>	2.5–2.7 (2.6 ± 0.1)	2.5
<b>EN</b>	1.6–1.7 (1.7 ± 0.1)	1.8
<b>OD</b>	1.9–2.3 (2.0 ± 0.2)	1.8
<b>DBE</b>	2.6–2.8 (2.7 ± 0.1)	3.2
<b>IDE</b>	2.6–2.8 (2.7 ± 0.1)	2.7
<b>NGGF</b>	3.3–3.5 (3.4 ± 0.1)	2.8
<b>SA</b>	11.9–13.6 (12.7 ± 0.8)	11.6
<b>AG</b>	20.7–24.0 (22.0 ± 1.7)	18.4
<b>PECW</b>	3.7–5.3 (4.3 ± 0.9)	3.7
<b>FL</b>	8.3–9.2 (8.7 ± 0.4)	8.5
<b>HLL</b>	8.7–9.5 (9.2 ± 0.4)	8.1
<b>HDW</b>	2.0–2.6 (2.3 ± 0.3)	2.1
<b>FW</b>	2.7–3.1 (2.9 ± 0.2)	2.6
<b>LIIF</b>	1.9–2.7 (2.2 ± 0.4)	2.0
<b>LIIT</b>	2.4–2.6 (2.5 ± 0.1)	2.1
<b>LVT</b>	1.5–1.6 (1.5 ± 0.03)	1.3
<b>TL</b>	26.5–31.8 (29.0 ± 2.7)	27.7
<b>TW</b>	2.1–2.7 (2.5 ± 0.3)	2.2
<b>TD</b>	2.7–3.1 (3.0 ± 0.2)	3
<b>VL</b>	2.5–3.1 (2.7 ± 0.3)	4.0
<b>MT</b>	13.0–36.0 (26.3 ± 11.9)	17
<b>VT</b>	17.0–31.0 (23.7 ± 7.0)	17
<b>DT</b>	52.0–59.2 (55.1 ± 3.7)	46

### **Distribución geográfica, hábitat y estado de conservación:**

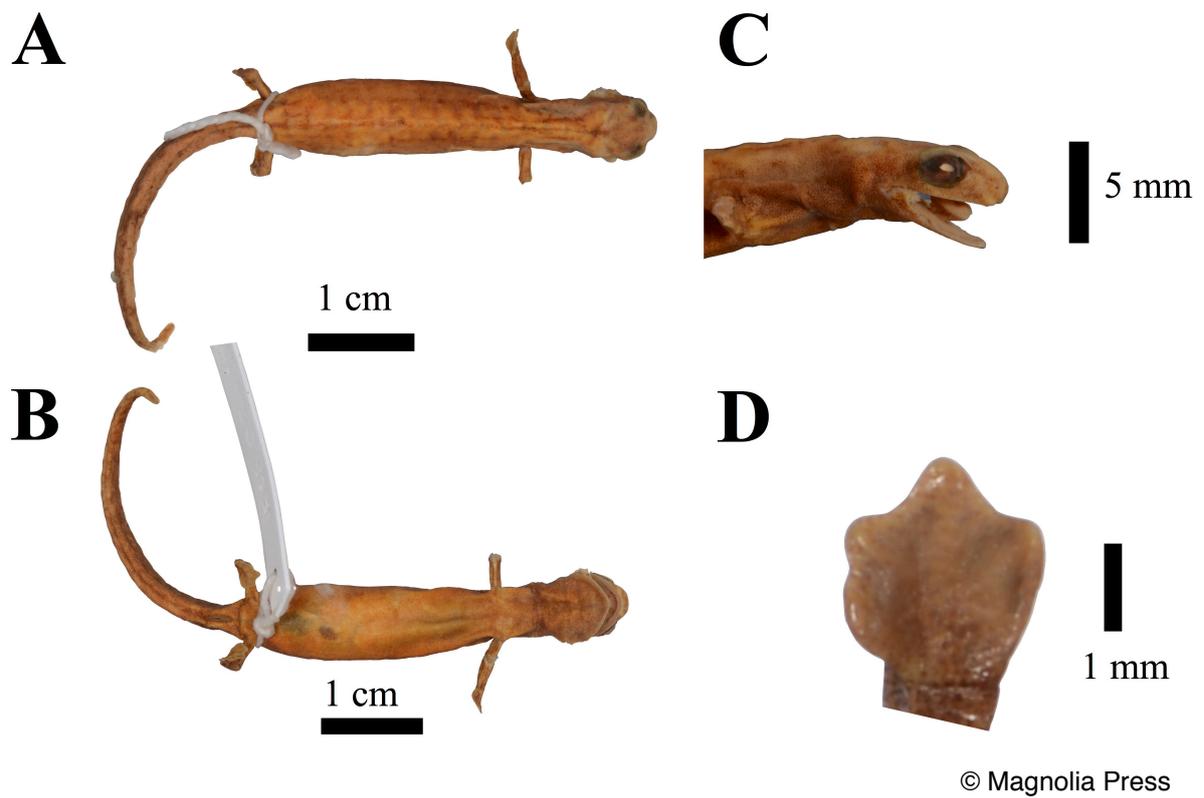
*Bolitoglossa peruviana* fue descrita por Boulenger (1883) basado en un espécimen recolectado en “Moyobamba”. Información precisa de la localidad tipo es completamente desconocida, especialmente con respecto a la elevación, hábitat o ubicación departamental. Brame & Wake (1963) estimaron la elevación de Moyobamba a 854 m.s.n.m en la región de San Martín, Perú, una aproximación a la ciudad del mismo nombre. Sin embargo, cualquier discusión sobre su elevación o hábitat es una conjetura. Este estudio reporta dos nuevas localidades de la especie dentro del territorio nativo Awajún “Shawi” en la Cordillera Escalera, Loreto, aproximadamente a 30-45 km de la localidad tipo (Moyobamba). El material recién asignado a esta especie proviene de los bosques de terraza alta de los Andes Orientales y la llanura Amazónica entre 276 y 1216 m.s.n.m en las cuencas del río Mayo (tributario del río Huallaga) y río Cachiyacu (afluente del río Paranapura) en la frontera entre las regiones de San Martín y Loreto, Perú (Figura 13). Los cuatro especímenes de referencia (CRBIIAP AR001118, GGU 2034/1684, CRBIIAP AR001120, CRBIIAP AR001121) fueron encontrados sobre la hojarasca y perchando sobre hoja entre 0.2-1.5 m del suelo. La vegetación de los bosques de terraza alta en Alto Cachiyacu está compuesta por numerosos árboles de las familias Moraceae (*Ficus*), Cunoniaceae (*Weinmannia*), Meliaceae (*Ruagea*), Urticaceae (*Pourouma*), Fabaceae (*Inga*), Araliaceae (*Oreopanax*), Euphorbiaceae (*Alchornea*), Phyllanthaceae (*Hieronyma*), Melastomataceae (*Miconia*), Myrtaceae (*Eugenia*, *Myrcia*), Lauraceae (*Nectandra*, *Ocotea*, *Endlicheria*); pequeños árboles y arbustos de las familias Rubiaceae (*Psychotria*, *Palicourea*, *Coussarea*, *Faramea*), Piperaceae (*Piper*), Chloranthaceae (*Hedyosmum*), Melastomataceae (*Miconia*, *Clidemia*); abundantes epífitas vasculares incluyendo herbáceas de las familias Orchidaceae, Bromeliaceae y Araceae; arbustos epífitos de las familias Ericaceae, Melastomataceae; y árboles hemiepífitos de las familias Moraceae (*Ficus*), Clusiaceae (*Clusia*), Araliaceae (*Schefflera*) y Urticaceae (*Coussapoa*) (Pitman *et al.* 2014).

Según la Lista Roja de la IUCN, *B. peruviana* es considerado de “Preocupación Menor” en vista de su amplia distribución en Perú y Ecuador, presumida gran población, tolerancia a hábitats modificados y poco probable disminución frente a las amenazas (Coloma *et al.* 2004). Sin embargo, basado en el estrecho rango geográfico de la especie y los criterios de la Lista Roja (IUCN 2017), se recomienda asignar a *B. peruviana* en la categoría de “Casi Amenazado”. Las principales amenazas en la localidad tipo de Moyobamba (e.g. Microcuencas Mishquiyacu y Rumiyacu, y Morro Calzada) son la colonización, pérdida de hábitat y deforestación por la agricultura (cultivos de café) y ganadería. Por otro lado, Cordillera Escalera ubicada dentro del territorio indígena Shawi

conserva los hábitats de bosques montanos no perturbados de bajo impacto causado por la agricultura, quema, caza y pesca de subsistencia.

**Comentarios:**

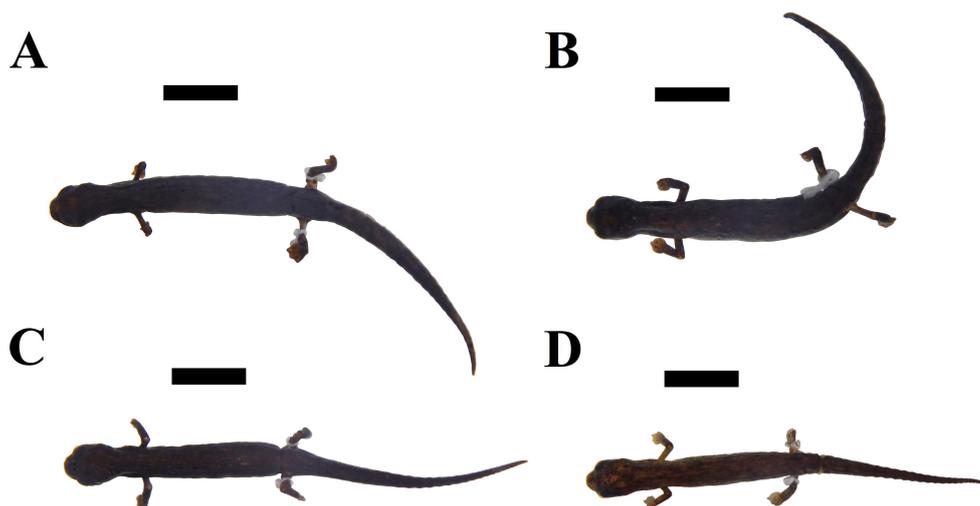
El holotipo de *B. peruviana* BMNH 1946.9.6.17 fue medido y los dientes contados por Brame y registrados en Brame y Wake (1963). En 1975, David Wake examinó el holotipo e hizo sus propias medidas y observaciones (Wake *com. pers.*). Este estudio revisó las notas personales de Wake y reexaminó el holotipo. La asignación de la población de Cordillera Escalera, Loreto como *Bolitoglossa peruviana* es justificada por: (1) la similaridad a la descripción del holotipo designado por Boulenger 1883, (2) proximidad a Moyobamba, San Martín (~30-45 km de la localidad tipo), (3) morfología de manos y pies, y (4) coloración de la superficie ventral del cuerpo.



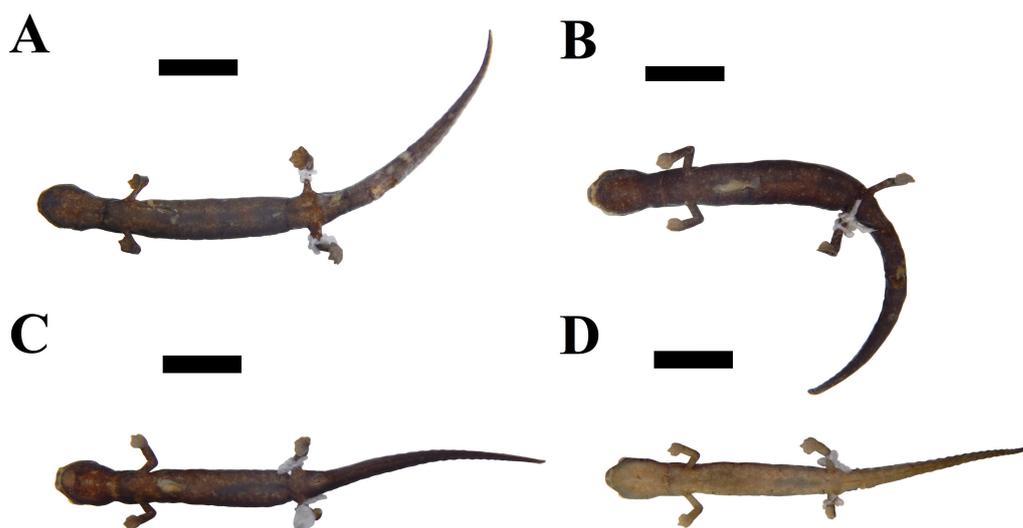
**Figura 20.** Holotipo de *B. peruviana* (BMNH 1946.9.6.17) en preservación. Cuerpo en vista dorsal (A) y ventral (B), cabeza en vista lateral (C) y mano derecha en vista ventral (D). Fotos por Jeffrey W. Streicher. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



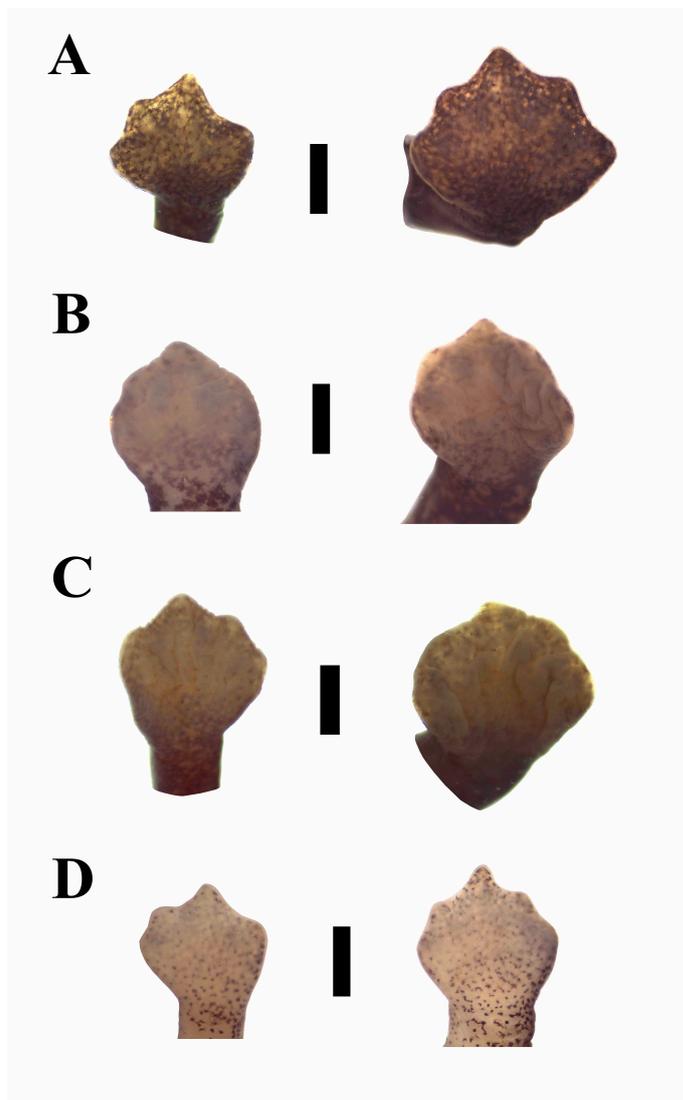
**Figura 21.** Adulto de *B. peruviana* en vida. Vista lateral (A) y dorsal (B) del espécimen preservado CRBIIAP AR001118 de Cordillera Escalera, Loreto. Fotos por Giuseppe Gagliardi. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



**Figura 22.** Patrón de coloración dorsal de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ 39.0 mm (A), CRBIIAP AR001120 ♀ 36.9 mm (B), GGU 2034/1684 ♂ 37.3 mm (C) y CRBIIAP AR001121 Juvenil 31.7 mm (D). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 23.** Patrón de coloración ventral de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ 39.0 mm (A), CRBIIAP AR001120 ♀ 36.9 mm (B), GGU 2034/1684 ♂ 37.3 mm (C) y CRBIIAP AR001121 Juvenil 31.7 mm (D). Barra = 10 mm. Fotos por Juan C. Cusi.



**Figura 24.** Forma de las manos y pies de *B. peruviana* en preservación. De arriba a abajo: CRBIIAP AR001118 ♀ (A), CRBIIAP AR001120 ♀ (B), GGU 2034/1684 ♂ (C), CRBIIAP AR001121 Juvenil (D). Barra = 5 mm. Fotos por Juan C. Cusi.

#### 5.4. DISTRIBUCIÓN DE *Bolitoglossa cf. altamazonica* EN PERÚ

Los especímenes de salamandras del género *Bolitoglossa* depositados en colecciones científicas abarcan amplias extensiones de la Amazonía y los Andes de Perú como se muestra en la Figura 25. El número de ejemplares reconocidos como *Bolitoglossa cf. altamazonica* alcanza los 306 especímenes, con la mayoría de los registros de las tierras bajas del norte y sur de Perú (Anexo 1). Los reportes más significativos fueron especímenes recolectados a elevaciones superiores a los 1300 m.s.n.m. y especímenes registrados en cadenas montañosas aisladas de los Andes de Perú. Los registros de *Bolitoglossa* de mayor elevación provienen del Santuario Nacional Tabaconas Namballe, departamento de Cajamarca, a 1800 m.s.n.m., en la Cordillera Oriental, cerca de la frontera entre Perú y Ecuador. El otro registro de mayor elevación fue encontrado por Alverson *et al.* (2001) en la cuenca alta del río Pauya, Parque Nacional Cordillera Azul, departamento de Ucayali, aproximadamente a 1700 m.s.n.m., en la Cordillera Oriental, norte de Perú (Figura 25). Los cuatro especímenes (MUSM 31878, 31889–31891) del Santuario Nacional Tabaconas Namballe fueron examinados por el autor y estudios moleculares realizados por von May *et al.* (datos no publicados) usando el marcador molecular Cytb mostraron que representa un linaje evolutivo distintivo y su descripción se hará en un futuro trabajo (Cusi *et al.* datos no publicados).

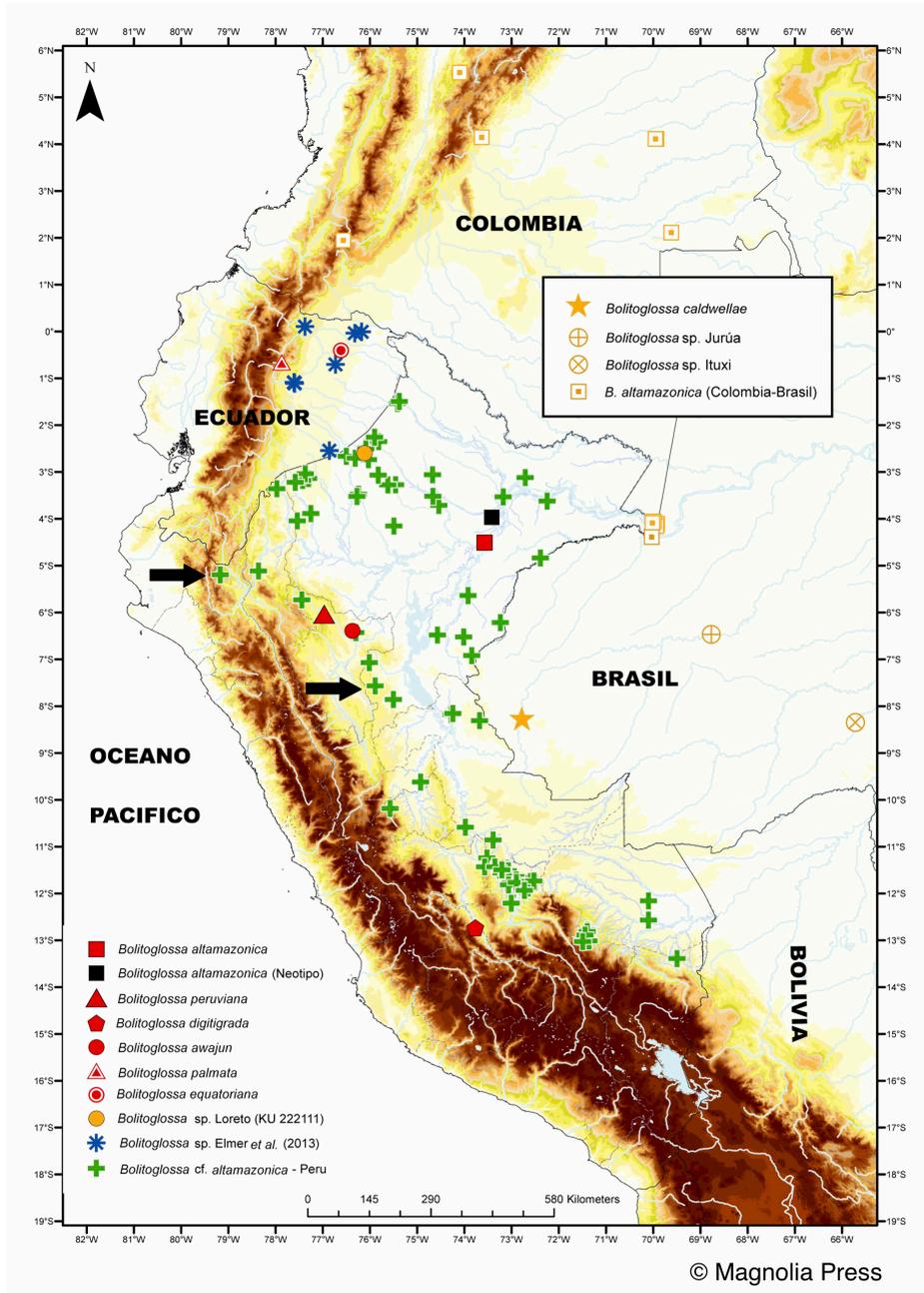
Desde hace más de 50 años, David Wake y otros autores reportaron especímenes del complejo de especies *B. altamazonica* de Perú (Brame y Wake 1963, Wake y Brame 1966, Wake *et al.* 1982). Estos autores señalaron especímenes adultos procedentes del departamento de Loreto, río Pacaya o río Ucayali (MCZ 5124); río Pacaya (BMNH 1913.7.28.29–1913.7.28.30); entre Iquitos y Leticia (ZSZMH 3090); Royaboya, a 150 m.s.n.m. (AMNH 43569); Entrion, Ampiyacu, cerca de la frontera Perú-Colombia-Brasil (CAS 93329); cataratas del río Loretoyacu, pueblo indígena Yagua (AMNH 88471–88484); y Pucallpa, Loreto (LACM 85903). En el departamento de Cusco, un único espécimen (CNHM 78394) fue reportado de Cosñipata, a 830 m.s.n.m. En el departamento de Huánuco, un espécimen (KU 154970) fue reportado de Casa de Campa, parte sur de la Serranía de El Sira, este del río Pachitea, a 690 m.s.n.m. (Wake *et al.* 1982). En las siguientes décadas, estudios herpetológicos desarrollados en Cocha cashu, Madre de Dios (Rodríguez y Cadle 1990), Teniente López, Loreto (Duellman y Mendelson III 1995), Pakitza, Madre de Dios (Morales y McDiarmid 1996), Camisea, Cusco (Icochea y Mitchell 1997, Icochea *et al.* 1998, Icochea *et al.* 1999, Icochea *et al.* 2001, Córdova *et al.* 2006), río Pisqui, Parque Nacional Cordillera Azul, Loreto (RAP 1999), Yavari, Loreto (Pitman *et al.* 2003), Ampiyacu, Loreto (Pitman *et al.* 2004), Panguana, Huánuco (Schlüter *et al.* 2004,

Koepcke *et al.* comunicación personal), Cuzco Amazónico, Madre de Dios (Duellman 2005), Estación Biológica Río Los Amigos, Madre de Dios (von May *et al.* 2009, Catenazzi *et al.* 2013, von May *et al.* comunicación personal), Cerros de Kampankis, Amazonas (Catenazzi y Venegas 2012), Serranía de Sira, Huánuco (Whitworth *et al.* 2016), Reserva Comunal Amarakaeri, Madre de Dios (Chaparro *et al.* 2016), Estación Biológica Madre Selva y Reserva Forestal Santa Cruz, Loreto (Larson *et al.* comunicación personal), Estación Biológica Villa Carmen, Cusco (Larson *et al.* comunicación personal), Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, San Martín (Hornes *et al.* comunicación personal) incrementaron el número de ejemplares y el material genético disponible de *Bolitoglossa cf. altamazonica* de diversas regiones de Perú.

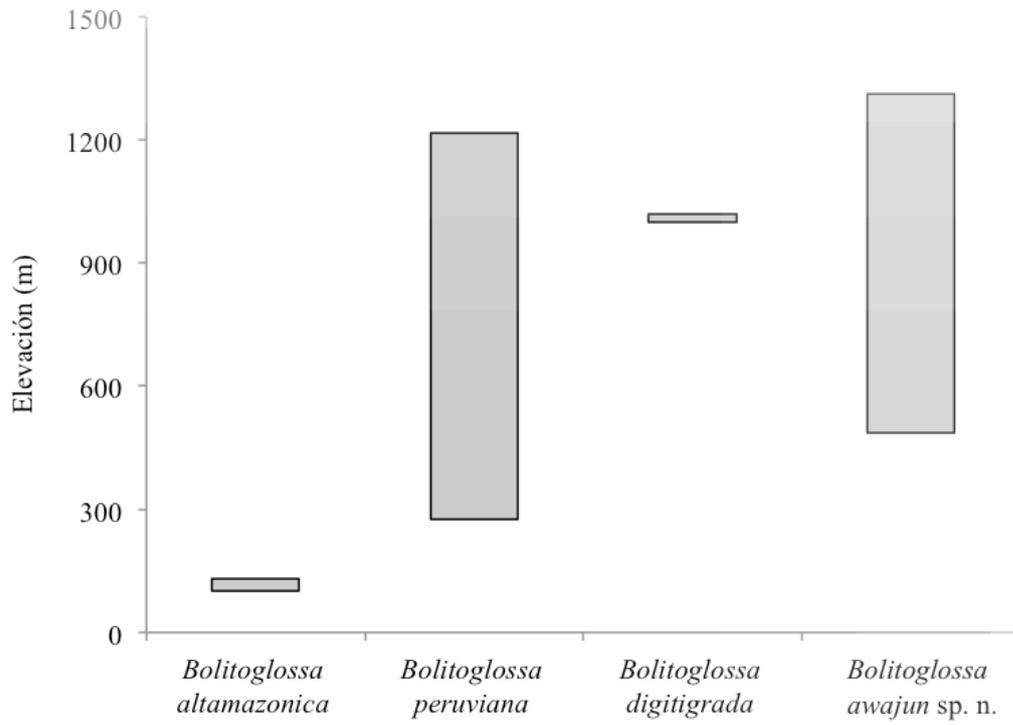
Los registros de la Serranía de Sira (MUSM 26860, 34605, CORBIDI 13955, 14387, 14436, 14456, 14459, 14463) entre los ríos Pachitea y Ucayali, departamento de Huánuco, se encuentran geográficamente ubicados en una cordillera montañosa aislada. Este aislamiento geográfico, junto con evidencias moleculares, justifica su reconocimiento como una especie críptica no descrita (von May *et al.* datos no publicados). De igual forma, las poblaciones de Chiriaco (departamento de Amazonas), Kosñipata + Fundo Mascoitania (departamentos de Cusco-Madre de Dios), Río Los Amigos + Camisea (departamento de Madre de Dios-Cusco), río Utuquinia (departamento de Ucayali) y Buncuya (departamento de Loreto) forman linajes evolutivos independientes basado en datos moleculares, a su vez apoyados por datos morfológicas (Cusi observación personal). Todas estas observaciones preliminares de las poblaciones de *Bolitoglossa cf. altamazonica* recalcan la alta diversidad de especies crípticas enmascaradas y remarcan la búsqueda de caracteres morfológicos externos e internos que justifiquen su estado taxonómico como especies válidas, además de ayudar a una mejor interpretación de los patrones biogeográficos implicados.

Finalmente, este estudio reconoce que las numerosas poblaciones asignadas como *Bolitoglossa cf. altamazonica* sean referidas al complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica*. Este complejo tiene una amplia distribución geográfica en la Amazonía y los Andes de Perú, y está formalmente integrado por 3 especies: *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*, además, probablemente incluya a *B. digitigrada* y a otros linajes evolutivos reconocidos por von May *et al.* (datos no publicados), como ocurre con las poblaciones de Tabaconas Namballe. Las especies del complejo *B. altamazonica* con más amplio rango altitudinal fueron *B. peruviana* (entre 276-1216 m.s.n.m.) y *B. awajun* (entre 485-1311 m.s.n.m.), mientras que las especies con estrecho rango altitudinal fueron *B. altamazonica* (entre 102–132 m.s.n.m.) y *B. digitigrada* (a 1000 m.s.n.m.) (Figura 26). Tres especies del

complejo *B. altamazonica* ocurren en la Amazonía del norte de Perú y poseen distribuciones geográficas restringidas.



**Figura 25.** Mapa de distribución de los especímenes asignados como *Bolitoglossa cf. altamazonica* en la Amazonía y Andes de Perú. Se señalan las localidades tipo de *B. altamazonica*, *B. digitigrada*, *B. peruviana*, *B. awajun*, *B. palmata*, *B. equatoriana* y *B. caldwellae*. Además, se representan las localidades de los subclados definidos por Elmer et al. (2013) y muestras de *Bolitoglossa* sp. Ituxi, *Bolitoglossa* sp. Jurúa, *Bolitoglossa* sp. de Teniente López, Loreto (KU 222111) y *Bolitoglossa cf. altamazonica* de Colombia-Brasil. En flechas negras, se señalan los registros de *Bolitoglossa cf. altamazonica* de mayor elevación en Perú. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.



**Figura 26.** Distribución elevacional de las cuatro especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. digitigrada*, *B. peruviana* y *B. awajun*) de la Amazonía de Perú.

## 6. DISCUSIÓN

En el siglo XIX, las especies de salamandras *B. altamazonica* y *B. peruviana* fueron descritas basadas en tres especímenes y un espécimen, respectivamente, pero no se realizaron comparaciones entre ellos lo que ha resultado en ambigüedades taxonómicas a lo largo de los años. En tal sentido, diferencias morfológicas obvias no fueron establecidas para separar estos dos taxa. Esto condujo a Dunn (1926) a tratar ambas especies como sinónimos, bajo el nombre de *Oedipus altamazonica*. Posteriormente, la revisión taxonómica de Brame y Wake (1963) describió nuevas especies de salamandras y reconoció como especies válidas a *B. altamazonica* y *B. peruviana* (principalmente por el conteo y tamaño de los dientes, de acuerdo con Parker [1939]). Sin embargo, algunos especímenes de Ecuador fueron asignados tentativamente a *B. peruviana*, debido a que presentan algunas diferencias morfológicas (como número y distribución de dientes vomerianos, proporción del hocico y coloración) con respecto al holotipo. Posteriormente, varios autores continuaron asignando poblaciones ecuatorianas a *B. peruviana* (Crump 1977, Duellman 1978, Fugler 1979, Alberch 1983, Pearman 1997, Coloma *et al.* 2004, Parra-Olea *et al.* 2004, Cisneros 2006, Vigle 2008, Brcko *et al.* 2013). Esto culminó con el estudio genético de Elmer *et al.* (2013), quienes encontraron una diversidad de salamandras no reconocida bajo el nombre de *B. peruviana* en Ecuador. El presente estudio fue planteado con el objetivo de revisar la actual taxonomía de las salamandras del género *Bolitoglossa* en el norte de Perú, examinar las relaciones filogenéticas con otras especies de *Bolitoglossa* de Sudamérica, brindar nuevas luces en la sistemática de este grupo taxonómico y aportar nueva información sobre la diversidad de las salamandras en Perú. Con el fin de obtener resultados concluyentes, la información genética de los datos moleculares (Cytb, 16S, RAG-1, POMC) fue respaldada por datos de la morfología externa que apoyen los hallazgos filogenéticos aquí obtenidos.

El análisis morfométrico de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. caldwella*, *B. paraensis*, *B. palmata* y *B. awajun*) mostró resultados diferenciados utilizando estadísticas multivariadas. El análisis de componentes principales no reveló diferencias en la forma del cuerpo entre todas las poblaciones de *Bolitoglossa* (Figuras 5-6). En cambio, el análisis discriminante seleccionó 18 variables morfométricas para la diferenciación entre individuos pertenecientes a diferentes grupos geográficos de salamandras (Tabla 8, Figura 7). Por lo tanto, diferencias significativas en la forma del cuerpo entre las seis especies de *Bolitoglossa* resultaron en diferencias en el tamaño de la cabeza, el hocico, las extremidades anteriores y el pie (análisis DISCO, Anexo 19). La revisión morfológica y genética de las poblaciones de *Bolitoglossa* (subclado *Eladinea*) de

Ecuador, Brasil y Perú reveló que las especies peruanas (*B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*) forman un complejo de especies diferenciado por secuencias de ADN de otros linajes ya descritos. El análisis filogenético obtenido cubrió los linajes previamente definidos para la Amazonía alta de Ecuador (anteriormente nominados: *altamazonica*, Upper Napo, Upper Aguarico, Lower Napo/Lower Aguarico, Upper *equatoriana* y *equatoriana*) y fue consistente con los análisis previos de Elmer *et al.* (2013). Los análisis combinados de los genes Cytb, 16S, RAG-1 y POMC revelaron con altos valores de soporte la existencia de *Bolitoglossa awajun*, un taxón hermano al clado conteniendo *B. altamazonica* y *B. peruviana* (Figura 4). Estos resultados indican que hay divergencias genéticas sustanciales entre las especies de *Bolitoglossa* de Perú y las otras especies de la Amazonía Ecuatoriana. Los resultados también muestran que los especímenes de *Bolitoglossa altamazonica* de las yungas Bolivianas representarían muy probablemente linajes evolutivos distintos a la especie *B. altamazonica* de Perú, como fue sugerido por Wake *et al.* (1982), Reichle *et al.* (“2000” 2001) y Köhler *et al.* (2006). De igual forma, las poblaciones de la cuenca Amazónica de Venezuela, Colombia y Brasil requieren profundos estudios taxonómicos y moleculares. Además, como fue mostrado por Elmer *et al.* (2013), la filogenia mostró que el espécimen de Teniente López, cerca del río Corrientes en el departamento de Loreto, Perú, a ~350 km de Nauta (KU 222111) está más estrechamente relacionada con los especímenes de Yasuni y Kapawi, Ecuador; la cual representa una especie aún no descrita, genéticamente diferenciada de las otras poblaciones peruanas.

La limitada estructura filogenética y la baja divergencia genética de los genes nucleares (< 0.003 en RAG-1 y < 0.008 en POMC, Anexo 10), junto con los bajos valores de soporte en las ramas más basales de la filogenia mitocondrial (Figura 3, Anexo 9) explican que las salamandras *Bolitoglossa* han experimentado una reciente y rápida radiación en la Amazonía de Sudamérica, con una estimación aproximada de 23 millones de años (95% HPD 15.9-30.3 m.a., Elmer *et al.* 2013), como fue evidenciado en otros anfibios Neotropicales (Roberts *et al.* 2006). Los factores de “incomplete lineage sorting” e introgresión de los genes a menudo son asociados a la baja divergencia genética, lo que dificulta su delimitación específica y la estimación filogenética (Tarvin *et al.* 2017). Basado en la inferencia filogenética aquí obtenida de los genes combinados, se propone la resurrección del clado nominado *Bolitoglossa altamazonica* (*sensu* Brame y Wake 1963) como un complejo de especies conteniendo las siguientes especies: *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*, estos taxa están distribuidos en los bosques Amazónicos del Perú. Como resultado, todos los subclados de la Amazonía alta de Ecuador no son parientes cercanos de este clado y se propone que estos linajes sean transferidos a un complejo de especies nominado *Bolitoglossa equatoriana*. Así, futuras investigaciones son requeridas

para resolver completamente la filogenia de las poblaciones ecuatorianas anteriormente asociadas con *B. peruviana*. Por el momento, se sugiere que es mejor referir el gran número de poblaciones de *Bolitoglossa* de la cuenca Amazónica y los Andes de Perú como *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* (Figura 25), reconociendo que se requiere estudios adicionales para lograr la estabilidad taxonómica de este grupo poco conocido.

A fin de asignar explícitamente las poblaciones de *Bolitoglossa* a *B. altamazonica* y *B. peruviana*, se examinó el material tipo disponible, descripciones originales de las especies y publicaciones referenciales al material tipo. Los resultados indican que *B. altamazonica* y *B. peruviana* son dos especies válidas y claramente distintivas en caracteres morfológicos y de distribución geográfica; además, ambas resultan ser grupos hermanos en la filogenia molecular (Figura 4). El análisis morfológico reveló que ambas especies pueden ser diferenciadas de otras especies estrechamente relacionadas de salamandras sudamericanas por sus medidas morfométricas, coloración ventral y membrana interdigital en manos y pies. Por tanto, *B. altamazonica* está distribuida en una pequeña área geográfica alrededor de Nauta, Loreto (localidad tipo) en un diámetro <100 km de distancia y un rango elevacional por debajo de los 135 m.s.n.m. *B. peruviana* es ahora reconocida como una especie de distribución geográfica restringida a los bosques pre-montanos del norte de Perú, ocupando elevaciones mayores a las registradas por *B. altamazonica* (Figura 26). Las especies *B. peruviana* y *B. awajun* distribuidas en los bosques pre-montanos de la Amazonía alta de Perú (por encima de los 280 m.s.n.m.) revelan un relativo distanciamiento geográfico (~77 km) y elevacional (separándose 500 m en promedio). La nueva especie *B. awajun* es diferenciada de los otros miembros del complejo de especies por la combinación de sus características morfológicas y su notable divergencia genética de las secuencias de ADN mitocondrial (>0.059 en Cytb y >0.035 en 16S, Anexos 7-8). La presencia de esta nueva especie críptica refleja la morfología convergente de las salamandras *Bolitoglossa*, lo que ha complicado una identificación precisa de las poblaciones de la Amazonía. De esta manera, la nominación binomial *Bolitoglossa peruviana* Boulenger, 1883 debe ser aplicada exclusivamente a las poblaciones peruanas restringidas a las proximidades de Moyobamba, departamento de San Martín, norte de Perú. Con el descubrimiento de *B. awajun* se reconocen tres especies válidas del género *Bolitoglossa* en el norte de Perú, y se aumenta a cuatro el número de especies de salamandras endémicas de Perú.

Estudios exhaustivos enfocados en la sistemática (que incluyan datos morfológicos y osteológicos), evolución y filogenia molecular de muestras adicionales que cubran la distribución geográfica de las poblaciones del complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* ayudarán a esclarecer mejor sus relaciones evolutivas, límites de especies y

estado taxonómico de los linajes evolutivos. Además, futuros estudios deberán incluir mayor número de poblaciones de Bolivia, Brasil, Colombia y Venezuela para ayudar a esclarecer sus relaciones evolutivas. No obstante, las decisiones taxonómicas que resulten de la combinación de datos morfológicos y moleculares, o de la exclusiva interpretación de datos moleculares debe ser tomada con precaución, en especial porque cada gen puede explicar una historia filogenética diferente (Rokas *et al.* 2003). Las filogenias basadas en sólo fragmentos de códigos de barras de ADN a menudo no son suficientes y, por tanto, no se recomienda delimitaciones explícitas de especies candidatas, aunque estos métodos son sin duda una gran mejora para la eventual descripción taxonómica de las especies (Vieites *et al.* 2009). A pesar del limitado muestreo geográfico de este estudio, un muestreo molecular a mayor escala de las poblaciones de *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* basado en ADN mitocondrial Cytb reconoce una alta diversidad de linajes en el complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* con al menos ocho linajes evolutivos (von May *et al.* datos no publicados). Evidencias fenotípicas exploradas mediante análisis morfométricos de estas poblaciones de *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* corroboran su distinción genética y contribuyen a su reconocimiento como especies candidatas confirmadas, enmascaradas bajo la nominación de un único taxón (Cusi *et al.* datos no publicados). Esto sugiere que las divergencias genéticas de las poblaciones de *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* han ocurrido en una tasa mucho más rápida que las divergencias fenotípicas. Además, se espera que el complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* sea expandido para incluir a *B. digitigrada* y a otros linajes peruanos a lo largo de los Andes y Amazonía. Los resultados aquí presentados constituyen un punto de partida hacia la comprensión de la historia biogeográfica, diversificación y problemática taxonómica de las salamandras *Bolitoglossa* distribuidas en la Amazonía peruana. Como se observó en estudios recientes (Elmer *et al.* 2013), se reafirma el hecho que las poblaciones de salamandras *Bolitoglossa* de los Andes y Amazonía de Perú se encuentran geográficamente restringidas a áreas relativamente pequeñas con una morfología bastante conservadora y albergarían especies crípticas – especies genéticamente divergentes, estrechamente relacionadas que son casi indistinguibles morfológicamente – dentro del complejo de especies *B. altamazonica*.

Este trabajo concuerda con los numerosos estudios sobre anfibios Neotropicales que demuestran la diversidad críptica de la Amazonía, con la existencia de muchos linajes restringidos a estrechos rangos de distribución. Así, estos trabajos revelan que la mayoría de las poblaciones de una sola especie previamente pensadas a estar ampliamente distribuidas en la Amazonía, en realidad representan complejos poliespecíficos y se asume un endemismo regional a través de la Cuenca Amazónica (Funk *et al.* 2012, Fouquet *et al.* 2014, Gehara *et al.* 2014, Caminer y Ron 2014, Fouquet *et al.* 2015, Caminer *et al.* 2017).

En el caso de las salamandras Neotropicales, futuras investigaciones son necesarias para examinar las relaciones entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica* en Sudamérica, y evaluar la hipótesis que sugiere una conexión entre los bosques Amazónicos y los Andes. Además, dado que las dos especies de bosques montanos, *Bolitoglossa* sp. ECSanFran y *Bolitoglossa* sp. Condor, pertenecen a un grupo hermano de todas las especies amazónicas resulta plausible que las especies de tierras altas derivaron de los ancestros de las especies de tierras bajas, las cuales se dispersaron en los Andes de una manera compleja e incluyeron reinvasiones en las tierras bajas, como fue sugerido para otros grupos de anfibios (Roberts *et al.* 2006, Motta *et al.* 2016).

## 7. CONCLUSIONES

- Las salamandras *Bolitoglossa altamazonica* y *B. peruviana* se encuentran estrechamente relacionadas entre sí, formando linajes independientes y divergentes.
- La revisión de la descripción original de *B. altamazonica* y las comparaciones morfológicas con nuevos especímenes recientemente recolectados permite la designación del material neotipo topotípico para *B. altamazonica*.
- La información molecular y los datos de morfología externa apoyan el reconocimiento de *B. awajun* como una especie distintiva de los bosques premontanos de la Amazonía alta en el departamento de San Martín, norte de Perú.
- Se reconoce al complejo de especies denominado *Bolitoglossa altamazonica* como un clado ampliamente distribuido en la Amazonía y los Andes de Perú, integrado por *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*.

## 8. RECOMENDACIONES

- La utilización de la nominación binomial de complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica* como un clado formalmente integrado por tres especies: *B. altamazonica*, *B. peruviana* y *B. awajun*.
- En vista que el muestreo molecular de las poblaciones de *Bolitoglossa* puede dar luces de sus relaciones filogenéticas, se pone de manifiesto la necesidad de mayores estudios en la sistemática de este grupo de salamandras y, a su vez, confirmen la existencia de numerosos linajes independientes, lo que contribuya a apoyar su delimitación como especies válidas.
- Con los resultados del presente estudio, se recomienda la utilización de múltiples fuentes de datos que apoyen delimitación efectiva de nuevas especies de *Bolitoglossa*, como los modelos de distribución de especies, morfometría espacial y tomografía computarizada.
- Se recomienda exhaustivos trabajos de campo cercanos a la localidad tipo de *B. digitigrada* para esclarecer su posición filogenética no determinada, y que corrobore la esperada relación filogenética con los miembros del complejo de especies *B. altamazonica*.
- Se recomienda el desarrollo de estudios enfocados en los eventos de dispersión-vicarianza que expliquen la radiación y la distribución histórica de las poblaciones de *Bolitoglossa* cf. *altamazonica* desde las tierras bajas hacia las regiones andinas.

## 9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acevedo A.; D. Wake; R. Márquez; K. Silva; R. Franco; A. Amézquita. 2013. Two new species of salamanders, genus *Bolitoglossa* (Amphibia: Plethodontidae), from the Eastern Colombian Andes. *Zootaxa*, 3609(1): 069–084.

Acevedo A.; M. Lampo; R. Cipriani. 2016. The cane or marine toad, *Rhinella marina* (Anura, Bufonidae): two genetically and morphologically distinct species. *Zootaxa*, 4103(6): 574–586.

Acosta-Galvis A.; D. Gutiérrez-Lamus. 2012. A new species of salamander (*Bolitoglossa*: Plethodontidae) from the Cordillera Oriental of the Colombian Andes. *Papéis Avulsos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo*, 52(18): 201–218.

Aguilar C.; C. Ramírez; D. Rivera; K. Siu-Ting, J. Suarez; C. Torres. 2010. Anfibios andinos del Perú fuera de Áreas Naturales Protegidas: amenazas y estado de conservación. *Revista Peruana de Biología*, 17(1): 005–028.

Aguilar C.; P. Wood; J. Cusi; A. Guzmán; F. Huari; M. Lundberg; E. Mortensen; C. Ramírez; D. Robles; J. Suárez; A. Ticona; V. Vargas; P. Venegas; J. Sites. 2013. Integrative taxonomy and preliminary assessment of species limits in the *Liolaemus walkeri* complex (Squamata, Liolaemidae) with descriptions of three new species from Peru. *ZooKeys*, 364: 47–91.

Alberch P. 1983. Morphological variation in the Neotropical salamander genus *Bolitoglossa*. *Evolution*, 37: 906–919.

Aljanabi S.; I. Martinez. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques. *Nucleic Acids Research*, 25: 4692–4693.

Alverson W.; L. Rodríguez; D. Moskovits. 2001. Perú: Biabo Cordillera Azul. Rapid Biological Inventories Report 2. Chicago, IL: The Field Museum. 228 pp.

AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. 2017. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Available: <http://amphibiaweb.org/>.

Angulo A.; J. Rueda-Almonacid; J. Rodríguez-Mahecha; E. La Marca. 2006. Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina. Bogotá, D. C., 300 pp.

Angulo A.; J. Icochea. 2010. Cryptic species complexes, widespread species and conservation: lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura: Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity*, 8 (3): 357–370.

Arias E.; G. Chaves; A. Crawford; G. Parra-Olea. 2016. A new species of the *Craugastor podiciferus* species group (Anura: Craugastoridae) from the premontane forest of southwestern Costa Rica. *Zootaxa*, 4132 (3): 347–363.

Barrio-Amorós C.; A. Chacón-Ortiz; F. Rojas-Runjaic. 2015. First report of the salamanders *Bolitoglossa leandrae* and *B. tamaense* (Urodela, Plethodontidae) for Venezuela. *Amphibian & Reptile Conservation*, 9(2): 95–99.

Benavides E.; J. Ortiz; J. Sites. 2002. Species boundaries among the *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) of the lake Titicaca basin: Allozyme and morphological evidence. *Herpetologica*, 58 (1): 31–55.

Bickford D.; D. Lohman; N. Sodhi; P. Ng; R. Meier; K. Winker; K. Ingram; I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Ecology and Evolution*, 22 (3): 148–155.

Boulenger G. 1883. Description of new species of reptiles and batrachians in the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History*, 5(12): 161–167.

Boza-Oviedo E.; S. Rovito; G. Chaves; A. García-Rodríguez; L. Artavia; F. Bolaños; D. Wake. 2012. Salamanders from the eastern Cordillera de Talamanca, Costa Rica, with descriptions of five new species (Plethodontidae: *Bolitoglossa*, *Nototriton*, and *Oedipina*) and natural history notes from recent expeditions. *Zootaxa*, 3309: 36–61.

Brame A.; D. Wake. 1962. A new Plethodontid salamander (Genus *Bolitoglossa*) from Venezuela with description of the Ecuadorian *B. palmata* Werner. *Copeia*, 1: 170–177.

Brame A.; D. Wake. 1963. The salamanders of South America. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 69: 1–72.

Brame A.; D. Wake. 1972. New species of salamanders (Genus *Bolitoglossa*) from the Colombia, Ecuador and Panamá. *Los Angeles County Museum, Contributions in Science*, 219: 1–34.

Brcko I., M. Hoogmoed; S. Neckel-Oliveira. 2013. Taxonomy and distribution of the salamander genus *Bolitoglossa* Duméril, Bibron; Duméril, 1854 (Amphibia, Caudata, Plethodontidae) in Brazilian Amazonia. *Zootaxa*, 3686 (4): 401–431.

Brown J.; E. Twomey. 2009. Complicated histories: three new species of poison frogs of the genus *Ameerega* (Anura: Dendrobatidae) from north-central Peru. *Zootaxa*, 2049: 1–38.

Caminer M.; S. Ron. 2014. Systematics of treefrogs of the *Hypsiboas calcaratus* and *Hypsiboas fasciatus* species complex (Anura, Hylidae) with the description of four new species. *ZooKeys*, 370: 1–68.

Caminer M.; B. Mila; M. Jansen; A. Fouquet; P. Venegas; G. Chávez; S. Loughheed; S. Ron. 2017. Systematics of the *Dendropsophus leucophyllatus* species complex (Anura: Hylidae): Cryptic diversity and the description of two new species. *PLoS ONE*, 12(3): 1–42.

Castroviejo-Fisher S.; J. Köhler; I. De La Riva; J. Padial. 2017. A new morphologically cryptic species of *Phyllomedusa* (Anura: Phyllomedusidae) from Amazonian forests of northern Peru revealed by DNA sequences. *Zootaxa*, 4269 (2): 245–264.

Catenazzi A.; P. Venegas. 2012. Anfíbios y Reptiles. Pp. 106–117. En: N. Pitman; E. Ruelas; D. Alvira; C. Vriesendorp; D. Moskovits; A. del Campo; T. Wachter; D. Stotz; S. Noningo; E. Tuesta; R. Smith (Eds). Perú: Cerros de Kampankis. Rapid Biological and Social Inventories Report 24. Chicago: The Field Museum.

Catenazzi A.; E. Lehr; R. von May. 2013. The amphibians and reptiles of Manu National Park and its buffer zone, Amazon basin and eastern slopes of the Andes, Peru. *Biota Neotropica*, 13(4): 269–283.

Chaparro J.; C. Alarcón; F. Condori; J. Deichmann. 2016. Madre de Dios, Peru. Amphibians and Reptiles of the Amarakaeri Communal Reserve. Smithsonian Conservation Biology Institute, USA. 1–4 pp.

Cisneros-Heredia D. 2006. Amphibia, Caudata, Plethodontidae: *Bolitoglossa equatoriana* and *Bolitoglossa biseriata*: range extensions, new provincial records from Ecuador, and natural history. *Check List*, 2: 64–67.

Coloma L.; S. Ron; D. Cisneros-Heredia; J. Icochea; A. Angulo; J. Karl-Heinz. 2004. *Bolitoglossa peruviana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2004: e.T59193A11885380.

<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2004.RLTS.T59193A11885380.en>.

Córdova J.; C. Torres; J. Suárez; J. Williams; R. Ríos; R. Caya; V. Rivas; E. Bitaliano; S. Kapeshii. 2006. Herpetofauna. Pp. 86-103. En: Soave G.; Ferretti V.; G. Mange (Eds). Reporte Anual del Programa de Monitoreo de la Biodiversidad en Camisea, Perú.

Croux C.; A. Ruiz-Gazen. 1996. A Fast Algorithm for Robust Principal Components Based on Projection Pursuit. Pp: 211–216. En: Prat A. (Ed). *Compstat: Proceedings in Computational Statistics*, Physica-Verlag, Heidelberg.

Croux C.; P. Filzmoser; M. Oliveira. 2007. Algorithms for Projection-Pursuit Robust Principal Component Analysis. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*, 87: 218–225.

Crump M. 1977. Intrapopulation and interspecific variation of standard morphological characters of four closely related South American salamanders (*Bolitoglossa*), with description of habitat preferences. *Herpetologica*, 33 (4): 415–426.

Cusi J.; J. Moravec; E. Lehr; V. Gvoždík. 2017. A new species of semiarboreal toad of the *Rhinella festae* group (Anura, Bufonidae) from the Cordillera Azul National Park, Peru. *ZooKeys*, 673: 21–47.

Cusi J.; G. Gagliardi-Urrutia; I. Breko; D. Wake; R. von May. 2020. Taxonomic status of the Neotropical salamanders *Bolitoglossa altamazonica* and *Bolitoglossa peruviana* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae), with the description of a new species from northern Peru. *Zootaxa*, 4834: 365–406.

Darriba D.; G. Taboada; R. Doallo; D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8): 772.

de Queiroz K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard D.; S. Berlocher (Eds). *Endless forms: Species and speciation*. Oxford University Press, New York. Pp. 57–75.

de Sá R.; J. Streicher; R. Sekonyela; M. Forlani; S. Loader; E. Greenbaum; S. Richards; C. Haddad. 2012. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis on relationships among New World genera. *BMC Evolutionary Biology*, 12: 241.

de Sá R.; T. Grant; A. Camargo; R. Heyer; M. Ponssa; E. Stanley. 2014. Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9(1): S1–S128.

Díaz M.; A. León; A. Henao; M. Díaz. 2013. *Introducción al Análisis Estadístico Multivariado Aplicado Experiencia y casos en el Caribe Colombiano*. Editorial Universidad del Norte. Barranquilla, Colombia. 266 pp.

dos Santos S.; R. Ibáñez; S. Ron. 2015. Systematics of the *Rhinella margaritifera* complex (Anura, Bufonidae) from western Ecuador and Panama with insights in the biogeography of *Rhinella alata*. *ZooKeys*, 501: 109–145.

Duellman W. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas* 65. University of Kansas, Lawrence, Kansas, 352 pp.

Duellman W.; J. Mendelson III. 1995. Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: Taxonomy and biogeography. *The University of Kansas Science Bulletin*, 55: 329–376.

Duellman W. 2005. *Cusco Amazónico: The lives of amphibians and reptiles in an Amazonian rainforest*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York. 433 pp.

Dunn E. 1926. The salamanders of the family Plethodontidae. *Smith College 50th Anniversary Publications*, Northampton, MA. Volume no. 7. 456 pp.

Ehmcke J., J. Wistuba; G. Clemen. 2004. Separated dental laminae are present in the upper jaw mesoamerican lungless salamanders (Amphibia: Plethodontidae). *Annals of Anatomy*, 186:45–53.

Elmer K.; J. Dávila; S. Loughheed. 2007. Cryptic diversity and deep divergence in an upper Amazonian leaf litter frog, *Eleutherodactylus ockendeni*. *BMC Evolutionary Biology*, 7: 247.

Elmer K.; D. Cannatella. 2008. Three new species of leaf litter frogs from the upper Amazon forests: cryptic diversity within *Pristimantis “ockendeni”* (Anura: Strabomantidae) in Ecuador. *Zootaxa*, 1784: 11–38.

Elmer K.; R. Bonett; D. Wake; S. Loughheed. 2013. Early Miocene origin and cryptic diversification of South American salamanders. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 59.

Farris J.; M. Källersjö; A. Kluge; C. Bult. 1994. Testing significance of congruence. *Cladistics*, 10: 315–320.

Ferrão M.; O. Colatreli; R. de Fraga; I. Kaefer; J. Moravec; A. Lima. 2016. High species richness of *Scinax* treefrogs (Hylidae) in a threatened Amazonian landscape revealed by an integrative approach. *PLoS ONE*, 11(11): e0165679.

Filzmoser P.; H. Fritz; K. Kalcher. 2015. Robust PCA by Projection Pursuit. Disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/pcaPP/pcaPP.pdf>.

Fouquet A.; M. Vences; M. Salducci; A. Meyer; C. Marty; M. Blanc; A. Gilles. 2007. Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Molecular phylogenetics and evolution*, 43(2): 567–582.

Fouquet A.; R. Recoder; M. Teixeira; J. Cassimiro; R. Amaro; A. Camacho; R. Damasceno; A. Carnaval; C. Moritz; M. Rodrigues. 2012a. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62: 826–838.

Fouquet A.; R. Recoder; M. Teixeira; J. Cassimiro; R. Amaro; A. Camacho; R. Damasceno; A. Carnaval; C. Moritz; M. Trefaut. 2012b. *Amazonella* Fouquet *et al.*, 2012 (Anura:

Bufo nidae) junior homonym of *Amazonella* Lundblad, 1931 (Acari: Unionicolidae): proposed replacement by *Amazophrynella* nom. nov. *Zootaxa*, 3244: 68.

Fouquet A.; C. Cassini; C. Haddad; N. Pech; M. Trefaut. 2014. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Biogeography*, 41: 855–870.

Fouquet A.; V. Dill; R. Ernst; M. Blanc; Q. Martinez; J. Vacher; M. Trefaut; P. Ouboter; R. Jairam; S. Ron. 2015. A new *Dendropsophus* Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the *parviceps* group from the lowlands of the Guiana Shield. *Zootaxa*, 4052 (1): 039–064.

Fox J. 2005. The R Commander: A Basic Statistics Graphical User Interface to R. *Journal of Statistical Software*, 14(9): 1–42.

Fox J.; S. Weisberg. 2011. An R Companion to Applied Regression. Second Edition, Sage.

Francois J. 2016. missMDA: A Package for Handling Missing Values in Multivariate Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, 70(1): 1–31.

Frost D. 2017. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.

Fugler C.; B. Walls. 1979. Individual variation in the Neotropical salamander *Bolitoglossa peruviana* (Boulenger, 1883) (Amphibia: Plethodontidae) in eastern tropical Ecuador. *Revista Biología Tropical*, 27: 1–5.

Funk W.; J. Caldwell; C. Peden; J. Padial; I. De la Riva; D. Cannatella. 2007. Tests of biogeographic hypotheses for diversification in the Amazonian forest frog, *Physalaemus petersi*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 825–837.

Funk W.; A. Angulo; J. Caldwell; M. Ryan; D. Cannatella. 2008. Comparison of morphology and calls of two cryptic species of *Physalaemus* (Anura: Leiuperidae). *Herpetologica*, 64(3): 290–304.

Funk W.; D. Cannatella; M. Ryan. 2009. Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the Amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi*. *J. Evol. Biol.*, 22: 1839–1853.

Funk W.; M. Caminer; S. Ron. 2012. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proceedings of the Royal Society B*, 279: 1806–1814.

Gagliardi G.; M. Odicio; P. Venegas. 2016. Interfluvio de los ríos Tapiche y Blanco, Loreto, Perú. Anfibios y Reptiles. Rapid Color Guide # 484 versión 1. The Field Museum, Chicago, USA. 1–12 pp.

García-París M.; D. Wake. 2000. Molecular phylogenetic analysis of relationships of the tropical salamander genera *Oedipina* and *Nototriton*, with descriptions of a new genus and three new species. *Copeia*, 2000: 42–70.

García-París M.; D. Good; G. Parra-Olea; D. Wake. 2000. Biodiversity of Costa Rican salamanders: Implications of high levels of genetic differentiation and phylogeographic structure for species formation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(4):1640–1647.

Gehara M.; A. Crawford; V. Orrico; A. Rodríguez; S. Lotters; A. Fouquet; L. Barrientos; F. Brusquetti; I. De la Riva; R. Ernst; G. Gagliardi; F. Glaw; J. Guayasamin; M. Holting; M. Jansen; P. Kok; A. Kwet; R. Lingnau; M. Lyra; J. Moravec; J. Pombal; F. Rojas-Runjaic; A. Schulze; J. Señaris; M. Solé; M. Trefaut; E. Twomey; C. Haddad; M. Vences; J. Kohler. 2014. High Levels of diversity uncovered in a widespread nominal taxon: Continental phylogeography of the Neotropical tree frog *Dendropsophus minutus*. *PLoS ONE*, 9(9): e103958.

González N.; J. Abad; J. Lévy. 2006. Normalidad y otros supuestos en análisis de covarianzas. Pp: 31–57. En: Lévy. J. (Ed.). Modelización con estructuras de covarianzas. Netbiblo. La Coruña.

Guerrero M.; P. Venegas; G. Gagliardi; A. Suarez; R. Toyama; V. Contreras; J. Ruiz. 2011. Centro de Investigaciones Jenaro Herrera – Loreto, Peru. Anfibios y Reptiles. Rapid Color Guide # 286 versión 1. Environmental; Conservation Programs, The Field Museum, Chicago, USA. 1–10 pp.

Hanken J.; D. Wake. 1982. Genetic differentiation among Plethodontid Salamanders (Genus *Bolitoglossa*) in Central and South America: Implications for the South American invasion. *Herpetologica*, 38(2), 272–287.

Hualpa. 2012. Componentes principales mediante el método robusto MCD: Matriz de covarianzas de determinante mínimo. Tesis de Grado. Universidad Nacional Mayor De San Marcos, Lima Perú.

Huelsenbeck J.; F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 17: 754–755

IBM Corp. Released 2013. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 22.0. Armonk, NY: IBM Corp.

Icochea J.; J. Mitchell. 1997. Amphibians and Reptiles II. Biodiversity Assessment in the Lower Urubamba Region. En: Dallmeier F.; A. Alonso (Eds). Biodiversity Assessment and Long-term Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: San Martin-3 and Cashiriari-2 Well Sites, SI/MAB Series #1. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, DC.

Icochea J.; E. Quispitupac; A. Portilla. 1998. Amphibians and Reptiles: Biodiversity Assessment in the Lower Urubamba Region. En: Alonso A.; F. Dallmeier (Eds). Biodiversity Assessment and Long-Term Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: Cashiriari-3 Well Site and the Camisea and Urubamba Rivers, SI/MAB Series #2. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, DC.

Icochea J.; A. Portilla; E. Quispitupac; C. Aguilar; E. Ponce; R. Fernandez. 1999. Amphibians and Reptiles: Biodiversity Assessment at the Pagoreni Well Site. Pp. 99–115. En: Alonso A.; F. Dallmeier (Eds). Biodiversity Assessment and Monitoring of the Lower Urubamba Region, Peru: Pagoreni Well Site. Assessment and Training Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, DC.

Icochea J.; E. Quispitupac; A. Portilla; E. Ponce. 2001. Assessment of Amphibians and Reptiles of the Lower Urubamba Region, Peru. Pp. 129–142. En: Alonso A.; Dallmeier F.; P. Campbell (Eds). Urubamba: The Biodiversity of a Peruvian Rainforest. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity, Washington, DC.

INRENA. 2006. Plan Maestro de la Reserva Nacional Allpahuayo Mishana (2006-2010). Iquitos. 158 pp.

INRENA. 2007. Plan Maestro del Santuario Nacional Tabaconas Namballe 2007-2011. Lima, 265 pp.

INRENA. 2008. Plan Maestro del Bosque de Protección Alto Mayo 2008-2013. Lima. 272 pp.

IUCN. 2017a. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <<http://www.iucnredlist.org>>.

IUCN. 2017b. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 12. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee of the International Union for the Conservation of Nature. <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf>.

Jungfer K.; J. Faivovich; J. Padial; S. Castroviejo-Fisher; M. Lyra; B. Berneck; P. Iglesias; P. Kok; R. Macculloch; M. Rodrigues; V. Verdade; C. Torres; J. Chaparro; P. Valdujo; S. Reichle; J. Moravec; V. Gvozdik; G. Gagliardi-Urrutia; R. Ernst; I. De La Riva; D. Bruce; A. Lima; J. Señaris; W. Wheeler; C. Haddad. 2013. Systematics of spiny-backed treefrogs (Hylidae: *Osteocephalus*): an Amazonian puzzle. *Zoologica Scripta*, 42(4), 351–380.

Korkmaz S.; D. Goksuluk; G. Zararsiz. 2014. MVN: An R Package for Assessing Multivariate Normality. *The R Journal*, 6(2): 151–162.

Köhler J.; A. John; W. Böhme. 2006. Notes on amphibians recently collected in the Yungas de La Paz region, Bolivia. *Salamandra*, 42 (1): 21–27.

Kohler J.; D. Koscinski; J. Padial; J. Chaparro; P. Handford; S. Loughheed; I. De La Riva. 2010. Systematics of Andean gladiator frogs of the *Hypsiboas pulchellus* species group (Anura, Hylidae). *Zoologica Scripta*, 39(6): 572–590.

Kubicki B.; E. Arias. 2016. A beautiful new salamander, genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae), from the northeastern slopes of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *Zootaxa*, 4184 (2): 329–346.

- Kumar S.; G. Stecher; K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33(7): 1870–1874.
- Lanfear R.; B. Calcott; S. Ho; S. Guindon. 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29 (6): 1695–1701.
- Lehr E.; R. Von May; J. Moravec; J. Cusi. 2017. Three new species of *Pristimantis* (Amphibia, Anura, Craugastoridae) from upper montane forests and high Andean grasslands of the Pui Pui Protected Forest in central Peru. *Zootaxa*, 4299 (3): 301–336.
- McDiarmid R. 1994. Preparing amphibians as scientific specimens. Pp: 289-296. En: Heyer W.; M. Donnelly; R. McDiarmid; L. Hayek; M. Foster (Eds). *Measuring and Monitoring Biological Diversity. Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, 364 pp.
- McGarigal K, S. Cushman y S. Stafford. 2000. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag, 283 pp.
- Mayden R. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: Claridge M., Dawah H.; M. Wilson (Eds). *Species: the Units of Biodiversity*. Chapman; Hall Ltd., London. Pp. 381–424.
- Maddison W.; D. Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.02. <http://mesquiteproject.org>.
- Manly B. 2004. *Multivariate Statistical Methods: A primer*. 3rd ed. Chapman; Hall/CRC Press Company, Washington, D.C, 155 pp.
- Medina I.; J. Pinheiro; R. Del Aguila; R. Rengifo; R. Curto. 2012. Anfibios y Reptiles de La Estación Biológica Quebrada Blanco – Río Tahuayo, Loreto – Perú. Universidad Nacional de la Amazonia Peruana, Facultad de Ciencias Biológicas, Iquitos, Loreto, Perú. 1-10 pp.
- Miller M.; W. Pfeiffer; T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. En: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, New Orleans, Louisiana, 2010, 1–8.

Morales V.; R. McDiarmid. 1996. Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Pakitza, Manu National Park Reserve Zone, with comments on the herpetofauna of Madre de Dios, Peru. Pp. 503–522. En: Wilson D.; A. Sandoval (Eds). Manu: The biodiversity of Southeastern Peru. Smithsonian Institution, Washington DC.

Moravec J.; E. Lehr; J. Cusi; J. Córdova; V. Gvoždík. 2014. A new species of the *Rhinella margaritifera* species group (Anura, Bufonidae) from the montane forest of the Selva Central, Peru. *ZooKeys*, 371: 35–56.

Moritz C.; C. Schneider; D. Wake. 1992. Evolutionary relationships within the *Ensatina eschscholtzii* complex confirm the ring species interpretation. *Systematic Biology*, 41: 273–291.

Ortega-Andrade H.; O. Rojas-Soto; J. Valencia; A. Espinosa; J. Morrone; S. Ron; D. Cannatella. 2015. Insights from integrative systematics reveal cryptic diversity in *Pristimantis* frogs (Anura: Craugastoridae) from the Upper Amazon Basin. *PLoS ONE*, 10(11): e0143392.

Ortega-Andrade H.; O. Rojas-Soto; A. Espinosa; J. Valencia; M. Read; S. Ron. 2017. Revalidation of *Pristimantis brevicrus* (Anura, Craugastoridae) with taxonomic comments on a widespread Amazonian direct-developing frog. *Herpetological Journal*, 26: 87–103.

Padial J.; I. De la Riva. 2009. Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155: 97–122.

Padial J.; A. Miralles; I. Riva; M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7:16.

Padial J.; J. Chaparro; S. Castroviejo-Fisher; J. Guayasamin; E. Lehr; A. Delgado; M. Vaira; M. Teixeira; R. Aguayo; I. De la Riva. 2012. A revision of species diversity in the Neotropical genus *Oreobates* (Anura: Strabomantidae), with the description of three new species from the Amazonian slopes of the Andes. *American Museum Novitates*, 3752: 1–55.

Palumbi S.; A. Martin; S. Romano; W. McMillan; L. Stice; G. Grabawski. 1991. The Simple Fool's Guide to PCR, Version 2.0. Privately published, compiled by S. Palumbi, University of Hawaii, Honolulu.

Parra-Olea G.; M. García-París; D. Wake. 2002. Phylogenetic relationships among the salamanders of the *Bolitoglossa macrinii* species group (Amphibia: Plethodontidae), with descriptions of two new species from Oaxaca (México). *Journal of Herpetology*, 36(3): 356–366.

Parra-Olea G.; M. García-París; D. Wake. 2004. Molecular diversification of salamanders of the tropical American genus *Bolitoglossa* (Caudata: Plethodontidae) and its evolutionary and biogeographical implications. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81: 325–346.

Pearman P. 1997. Correlates of amphibian diversity in an altered landscape of Amazonian Ecuador. *Conservation Biology*, 11: 1211–1225.

Peloso P.; M. Sturaro; M. Forlani; P. Gaucher; A. Motta; W. Wheeler. 2014. Phylogeny, taxonomic revision, and character evolution of the genera *Chiasmocleis* and *Syncope* (Anura, Microhylidae) in Amazonia, with descriptions of three new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 386: 1–96.

Pérez C. 2004. Técnicas de Análisis Multivariante de datos: Aplicaciones con SPSS. Pearson Educación S.A., Madrid, 646 pp.

Pitman N.; C. Vriesendorp; D. Moskovits. 2003. Perú: Yavarí. Rapid Biological Inventories Report 11. Chicago, IL: The Field Museum. 204 pp.

Pitman N.; R. Smith; C. Vriesendorp; D. Moskovits; R. Piana; G. Knell; T. Wachter. 2004. Perú: Ampiyacu, Apayacu, Yaguas, Medio Putumayo. Rapid Biological Inventories Report 12. Chicago, Illinois. The Field Museum. 191 pp.

Pitman N.; C. Vriesendorp; D. Alvira; J. Markel; M. Johnston; E. Ruelas; A. Lancha; G. Sarmiento; P. Álvarez-Loayza; J. Homan; T. Wachter; A. del Campo; D. Stotz; S. Heilpern. 2014. Peru: Cordillera Escalera-Loreto. Rapid Biological and Social Inventories. Report 26. The Field Museum, Chicago, 550 p.

Poinar G.; D. Wake. 2015. *Palaeoplethodon hispaniolae* gen. n., sp. n. (Amphibia: Caudata), a fossil salamander from the Caribbean. *Palaeodiversity*, 8: 21–29.

Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.

R Development Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.

Rambaut A.; A. Drummond. 2003. Tracer: a program for analysing results from Bayesian MCMC programs such as BEAST; MrBayes. University of Edinburgh, UK. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.

Red Ambiental Peruana (RAP). 1999. Criteria for Biabo Protected Area Management. Biodiversity and Fragile Ecosystems Conservation And Management (BIOFOR). United States Agency for International Development, Peru. 132 pp.

Reichle S.; S. Lötters; M. Maldonado. “2000” 2001. A southern range extension for salamanders: two records of *Bolitoglossa* (Plethodontidae) from Bolivia. *Herpetological Natural History*, 7: 169–170.

Rizzo M.; G. Szekely. 2010. DISCO Analysis: A Nonparametric Extension of Analysis of Variance. *Annals of Applied Statistics*, 4(2): 1034–1055.

Roberts J.; J. Brown; R. von May; W. Arizabal; R. Schulte; K. Summers. 2006. Genetic divergence and speciation in lowland and montane peruvian poison frogs. *Mol Phylogenet Evol*, 41: 149–164.

Rodríguez L.; J. Cadle. 1990. A preliminary overview of the herpetofauna of Cocha Cashu, Manu National Park, Peru. Pp.410-425. En: Gentry A. (Ed.). Four Neotropical Rainforests. Yale University Press, New Haven, 627 pp.

Rodríguez L.; J. Córdova; J. Icochea. 1993. Lista preliminar de los anfibios del Perú. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos*, (A) 45:1–22.

Rohlf J. 2015. tpsUtil, tpsDIG. Department of Ecology and Evolution State, University of New York Stony Brook; 2006. Disponible en: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

Rojas E.; J. Chaparro; V. De Carvalho; R. Ávila; I. Pires; T. Hrbek; M. Gordo. 2016. Uncovering the diversity in the *Amazophrynella minuta* complex: integrative taxonomy reveals a new species of *Amazophrynella* (Anura, Bufonidae) from southern Peru. *ZooKeys*, 563: 43–71.

Rokas A.; B. Williams; N. King; S. Carroll. 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature*, 425: 798–804.

Ron S.; J. Santos; D. Cannatella. 2006. Phylogeny of the túngara frog genus *Engystomops* (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura: Leptodactylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 392–403.

Ron S.; P. Venegas; E. Toral; M. Read; D. Ortiz; A. Manzano. 2012. Systematics of the *Osteocephalus buckleyi* species complex (Anura, Hylidae) from Ecuador and Peru. *ZooKeys*, 229: 1–52.

Ron S.; P. Venegas; M. Ortega-Andrade; G. Gagliardi-Urrutia; P. Salerno. 2016. Systematics of *Ecnomiohyla tuberculosa* with the description of a new species and comments on the taxonomy of *Trachycephalus typhonius* (Anura, Hylidae). *ZooKeys*, 630: 115–154.

Ronquist F.; J. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.

Rovito S.; G. Parra-Olea; J. Hanken; R. Bonett; D. Wake. 2013. Adaptive radiation in miniature: the minute salamanders of the Mexican highlands (Amphibia: Plethodontidae: *Thorius*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109: 622–643.

Schargel W.; G. Rivas. 2003. Two new country records of salamanders of the genus *Bolitoglossa* from Colombia and Venezuela. *Herpetozoa*, 16: 94–95.

Schlüter A.; J. Icochea; J. Pérez. 2004. Amphibians and reptiles of the lower Río Llullapichis, Amazonian Peru: updated species list with ecological and biogeographical notes. *Salamandra*, 40(2): 141–160.

Stamatakis A.; P. Hoover; J. Rougemont. 2008. A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web-Servers. *Systematic Biology*, 75(5): 758–771.

Strauss R. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American Catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Systematic Zoology*, 34 (4) 381–396.

Swofford D. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Tamura K.; J. Dudley; M. Nei; S. Kumar. 2007. MEGA 4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24:1569–1599.

Tarvin R.; E. Powell; J. Santos; S. Ron; D. Cannatella. 2017. The birth of aposematism: High phenotypic divergence and low genetic diversity in a young clade of poison frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 109: 283–295.

Taylor E. 1944. The genera of plethodont salamanders in Mexico, Part I. *University of Kansas Science Bulletin*, 30: 189–232.

Todorov V.; P. Filzmoser. 2009. An Object-Oriented Framework for Robust Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 32(3): 1–47.

Vieites D.; M. Min; D. Wake. 2007. Rapid diversification and dispersal during periods of global warming by plethodontid salamanders. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 104: 19903–19907.

Vieites D.; K. Wollenberg; F. Andreone; J. Kohler; F. Glaw; M. Vences. 2009. Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106(20): 8267–8272.

Vigle G. 2008. The Amphibians and Reptiles of the Estación Biológica Jatun Sacha in the Lowland Rainforest of Amazonian Ecuador: A 20-Year Record. *Breviora*, 514: 1–30.

Vilella. 1993. A note on the multivariate Box-Cox transformation to normality. *Statistics; Probability Letters*, 17: 259–263.

von May R.; K. Siu-Ting; J. Jacobs; M. Medina-Müller; G. Gagliardi; L. Rodríguez; M. Donnelly. 2009. Species diversity and conservation status of amphibians in Madre de Dios, Perú. *Herpetological Conservation and Biology*, 4(1): 14–29.

von May R.; A. Catenazzi; A. Angulo; P. Venegas; C. Aguilar. 2012. Investigación y conservación de la biodiversidad en Perú: importancia del uso de técnicas modernas y procedimientos administrativos eficientes. *Revista Peruana de Biología*, 19(3): 347–354.

Wake D.; A. Brame. 1963. The status of the plethodontid salamander genera *Bolitoglossa* and *Magnadigita*. *Copeia*, 2: 382–387.

Wake D. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, family Plethodontidae. *Memoir of the Southern California Academy of Sciences*, 4: 1–111.

Wake D.; A. Brame. 1966. Notes on South American salamanders of the genus *Bolitoglossa*. *Copeia*, 2: 360–363.

Wake D.; A. Brame. 1969. Systematics and evolution of Neotropical Salamanders of the *Bolitoglossa helmrichi* group. *Contributions in Science Los Angeles County Museum of Natural History*, 175: 1–40.

Wake D.; J. Lynch. 1976. The distribution, Ecology, and evolutionary history of plethodontid salamanders in tropical America. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin*, 25: 1–63.

Wake D.; A. Brame; R. Thomas. 1982. A remarkable new species of salamander allied to *Bolitoglossa altamazonica* (Plethodontidae) from southern Peru. *Occasional Papers of the Museum of Zoology*, 58: 1–21.

Wake D.; P. Elias. 1983. New genera and a new species of Central American salamanders, with a review of the tropical genera (Amphibia, Caudata, Plethodontidae). *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 345: 1–19.

Wake D. 2012. Taxonomy of salamanders of the Family Plethodontidae (Amphibia: Caudata). *Zootaxa*, 3484: 75–82.

Whitworth A.; C. Beirne; R. Pillco; S. Jennifer; G. Chávez. 2016. Amphibians of the Sira Communal Reserve, Cerros del Sira 250-1920 m asl, Ucayali-Huánuco-Pasco, Central Peru. Rapid Color Guide # 809 versión 1. The Field Museum, Chicago, USA. 1–7 pp.

## 10. ANEXOS

**Anexo 1.** Lista de especímenes de *Bolitoglossa* depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Centro de Ornitología y Biodiversidad (CORBIDI), Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (CRBIIAP AR, código de campo: GGU), Museo de Historia Natural de Cusco (MHNC), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España (MNCN), Museo Nacional de Praga, República Checa (NMP6V), Museo de Historia Natural de Londres. UK (BMNH) y Museo de Zoología de la Universidad de Michigan, Michigan, USA (UMMZ).

Nº	Especies	Código de Museo	Código de campo	Localidad (Departamento, Provincia, Distrito: referencia)
1	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21645	TNHC-FS 2580	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha CWT
2	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21667	TNHC-FS 2629	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT
3	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	CRBIIAP AR001117	ORP 200	Loreto, Maynas, San Juan Bautista, Reserva Nacional Allpahuayo Mishana
4	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21665	TNHC-FS 2627	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT
5	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21612	TNHC-FS 2560	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Tambos
6	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21581	TNHC-FS 2515	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT
7	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MNCN 26953	JMP 1833	Peru, Loreto, Requena, Requena, Lago Avispa y camino entre Requena y el lago
8	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 17958	USNM Field Herp 173188	Peru, Loreto, Requena, Jenaro Herrera, Jenaro Herrera
9	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21589	TNHC-FS 2494	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha Colpa
10	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21597	TNHC-FS 2544	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT
11	<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	MUSM 21666	TNHC-FS 2628	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT
12	<i>Bolitoglossa digitigrada</i> (PARATIPO)	MUSM 13976	LSUMZ 25511	Ayacucho, La Mar, Santa Rosa: Río Santa Rosa
13	<i>Bolitoglossa peruviana</i> (HOLOTIPO)	BMNH 1946.9.6.17	--	San Martín, Moyobamba
14	<i>Bolitoglossa peruviana</i>	CRBIIAP AR001118	GGU 2085/1735	Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi
15	<i>Bolitoglossa peruviana</i>	--	GGU 2034/1684	Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi
16	<i>Bolitoglossa peruviana</i>	CRBIIAP AR001120	GGU 2038/1688	Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi
17	<i>Bolitoglossa peruviana</i>	CRBIIAP AR001121	GGU 2058/1708	Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi
18	<i>Bolitoglossa awajun</i> (HOLOTIPO)	CRBIIAP AR001123	GGU 1730	San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera
19	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CRBIIAP AR001122	GGU 1776	San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera
20	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CRBIIAP AR001124	GGU 1736	San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera
21	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CRBIIAP AR001125	GGU 1850	San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera
22	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CRBIIAP AR001126	GGU 1712	San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera
23	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	MHNC 47346	AJC 2609	Perú, San Martín, El Dorado, Santa Rosa, Shuchshuyacu: primer afluente de la quebrada principal en el margen izquierdo corriente arriba

24	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 8877	PC16-34	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
25	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 9939	PV282	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
26	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 8814	VD-022	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
27	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 9205	PC 16-15	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
28	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 8879	PC16-32	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
29	<i>Bolitoglossa awajun</i> (PARATIPO)	CORBIDI 8878	PC16-33	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
30	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 99.1	Loreto, Requena, Emilio San Martín: Buncuya
31	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 539	Loreto, Maynas, Napo: Paiche-H2, Curaray-Arabela
32	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 516	Loreto, Maynas, Napo, Paiche H1, Curaray-Arabela
33	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 540	Loreto, Maynas, Napo, Paiche-H2, Curaray-Arabela
34	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21588	TNHC-FS 2493	Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha Colpa
35	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28097	DRM 0411	Loreto, Loreto, Trompeteros: Comunidad Dos de Mayo
36	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28091	DRM 0405	Loreto, Loreto, Trompeteros: Comunidad San José
37	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28088	DRM 0402	Loreto, Loreto, Trompeteros: Comunidad San José
38	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28090	DRM 0404	Loreto, Loreto, Trompeteros: Comunidad San José
39	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28089	DRM 0403	Loreto, Loreto, Trompeteros: Comunidad San José
40	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 27469	JR 956	Loreto, Loreto, Uruarinas, Cuenca del Shambira (Tributario del río Corrientes)
41	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26701	CRP 346	Loreto, Datem del Marañón, Andoas: Sabaloyacu
42	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26703	CRP 348	Loreto, Datem del Marañón, Andoas: Sabaloyacu
43	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26700	CRP 345	Loreto, Datem del Marañón, Andoas: Sabaloyacu
44	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26726	CRP 371	Loreto, Datem del Marañón, Andoas: Sabaloyacu
45	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26702	CRP 347	Loreto, Datem del Marañón, Andoas: Sabaloyacu
46	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 22226	CPTG 376	Loreto, Loreto, Trompeteros: Río Pastaza
47	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32300	LOR 10260	Loreto, Mariscal Ramón Castilla, Yavari: Quebrada Buena Vista
48	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32301	LOR 10259	Loreto, Mariscal Ramón Castilla, Yavari: Quebrada Buena Vista
49	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32263	LOR 10364	Loreto, Maynas, Las Amazonas: Ampiyacu, Río Apayacu
50	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 17948	AMNH 11945	Loreto, Ucayali, Contamana, Parque Nacional Cordillera Azul, río Pisqui, río Shaypaya, detrás del campamento
51	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 17906	LOR 10152	Loreto, Ucayali, Pampa Hermosa, Parque Nacional Cordillera Azul, río Pauya, quebrada lejos del campamento 3
52	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	NMP6V 73199	28	Loreto, 50 km W de Iquitos, alrededores de Anguilla
53	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 29961	JJM 2582	Loreto, Maynas
54	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31018	DRM 0643	Amazonas, Condorcanqui, Río Santiago: Comunidad Cucuasa-Pachis, Qda. Cucuasa, Parque Nacional Ichigkat Muja Cordillera del Cóndor
55	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	Rioja 02	San Martín, Rioja, Awajun: Naranjos
56	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 22434	CPTG 453	San Martín, San Martín, La Banda de Shilcayo, Valle del Cainarachi, Km 34 de la carretera Tarapoto-Yurimaguas
57	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 22409	CPTG 455	San Martín, San Martín, La Banda de Shilcayo, Valle del Cainarachi, Km 34 de la carretera Tarapoto-Yurimaguas
58	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32885	DH 0147	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera azul, Puesto de control 16- Chambirillo
59	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32886	DH 0149	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera azul, Puesto de control 16- Chambirillo
60	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32887	DH	San Martín, Picota, Shamboyacu, Parque Nacional Cordillera Azul
61	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31878	JCM 273	Cajamarca, San Ignacio, Namballe: S.N. Tabaconas Namballe, El Sauce
62	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31889	JCM 274	Cajamarca, San Ignacio, Namballe: S.N. Tabaconas Namballe, El Sauce

63	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31890	JCM 276	Cajamarca, San Ignacio, Namballe: S.N. Tabaconas Namballe, El Sauce
64	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31891	JCM 275	Cajamarca, San Ignacio, Namballe: S.N. Tabaconas Namballe, El Sauce
65	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 1039	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Río Utuquinia
66	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 1040	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Río Utuquinia
67	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CRBIIAP AR	GGU 1043	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Río Utuquinia
68	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32616	VVG 404	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
69	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32641	VVG379	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
70	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32642	VVG 380	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
71	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32643	VVG 381	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
72	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32645	VVG 395	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
73	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32646	VVG 394	Ucayali, Coronel Portillo, Calleria: Sector de Yahuish, cerca a Sierra Divisor y a la frontera con Brazil
74	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 25099	CPTG 841	Ucayali, Atalaya, Raymondi: Río Unine
75	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 25116	CPTG 860	Ucayali, Atalaya, Raymondi: Sipan1
76	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26860	KST 277	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis: Río Yuyapichis, Panguana
77	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 34605	--	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis: ACP Panguana, orillas del río Yuyapichis
78	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24037	CPTG 665	Junín, Satipo, Río Tambo: Sabetari
79	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24038	CPTG 684	Junín, Satipo, Río Tambo: Sabetari
80	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33359	--	Junín, Satipo, Río Tambo: Lote 57
81	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33357	--	Junín, Satipo, Río Tambo: Lote 57
82	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33358	--	Junín, Satipo, Río Tambo: Lote 57
83	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 17951	LR/AC 541.99	Cusco, Paucartambo, Kosnipata, Río Entoro
84	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 17952	LR/AC 618.99	Cusco, Paucartambo, Kosnipata, Huacaria
85	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 17980	LR/AC 283.99	Cusco, Paucartambo, Kosnipata, Chontachaca
86	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21671	CPTG 224	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
87	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21672	CPTG 242	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
88	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21673	CTG 243	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
89	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21674	CPTG 244	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
90	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21675	CPTG 245	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
91	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 28192	DRM 0496	Cusco, La Convención, Echarate: Comunidad Ticumpinia, cercano al río Kapanashari
92	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 25684	DRM 0154	Cusco, La Convención, Echarate: Malvinas
93	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 25676	DRM 0146	Cusco, La Convención, Echarate: Malvinas
94	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26076	CPTG 894	Cusco, La Convención, Echarate: Pozo Cashiriari
95	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26077	CPTG 908	Cusco, La Convención, Echarate: Pozo Cashiriari
96	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26089	CPTG 921	Cusco, La Convención, Echarate: Pozo Cashiriari
97	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26102	CPTG 911	Cusco, La Convención, Echarate: Pozo Cashiriari
98	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21840	CPTG 279	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Pagoreni T3
99	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21841	CPTG 312	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
100	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 21842	CPTG 313	Cusco, La Convención, Echarate: Camisea, Camp. Kirigueti/ Río Pagoreni
101	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 23189	CPTG 519	Cusco, La Convención, Echarate
102	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24030	CPTG 643	Cusco, La Convención, Echarate: Yamihua
103	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24031	CPTG 631	Cusco, La Convención, Echarate: Yamihua

104	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24672	CPTG 737	Cusco, La Convención, Echarate: Lote 88, San Martín 1
105	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 29271	CPTG 1319	Cusco, La Convención, Echarate: Mipaya
106	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26433	GCI 0229	Cusco, La Convención, Echarate: Chokoriari
107	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26441	GCI 0239	Cusco, La Convención, Echarate: Chokoriari
108	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 29264	CTG 1374	Cusco, La Convención, Echarate: Pagoreni Norte
109	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 26515	CPTG 964	Cusco, La Convención, Echarate
110	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32139	ATA 044	Cusco, La Convención, Echarate: Maniti (Armihuari Sur)
111	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32140	ATA 056	Cusco, La Convención, Echarate: Maniti (Armihuari Sur)
112	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32181	ATA 192	Cusco, La Convención, Echarate: Porokari
113	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32189	ATA 215	Cusco, La Convención, Echarate: Totiroki
114	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 34045	ATA 251	Cusco, La Convención, Echarate: Pagoreni A
115	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32115	ATA 013	Cusco, La Convención, Echarate: Lote 88: Kimaru Centro
116	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32114	ATA 011	Cusco, La Convención, Echarate: Lote 88: Kimaru Centro
117	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 32116	ATA 033	Cusco, La Convención, Echarate: Lote 88: Kimaru Centro
118	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33859	AGC 048	Cusco, La Convención, Echarate: Campamento Potogoshiari
119	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33860	AGC 047	Cusco, La Convención, Echarate: Campamento Tsonkiriari
120	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33914	AGC 037	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaru Oeste
121	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33915	AGC 039	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaru Oeste
122	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33718	FH 0078	Cusco, La Convención, Echarate: Pozo de Perforación Kinteroni I X
123	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 33746	FH 0005	Cusco, La Convención, Echarate: Plataforma de Exploración Campamento Sagari BX
124	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14420	Cusco, La Convención, Echarate: Plataforma de perforación San Martín C de la compañía Shell Prospecting and Development. Cuenca del Río Camisea. Bosques colinosos con predominancia de Bambú ("Pacales").
125	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JIM 14274	Cusco, La Convención, Echarate: Plataforma de perforación San Martín C de la compañía Shell Prospecting and Development. Cuenca del Río Camisea. Bosques colinosos con predominancia de Bambú ("Pacales").
126	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14765	Cusco, La Convención, Echarate: Campamento Konkariari. Cuenca del Río Camisea.
127	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JIM 14444	Cusco, La Convención, Echarate, Plataforma de perforación San Martín C de la compañía Shell Prospecting and Development. Cuenca del Río Camisea. Bosques colinosos con predominancia de Bambú ("Pacales").
128	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14764	Cusco, La Convención, Echarate: Campamento Konkariari. Cuenca del Río Camisea.
129	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JIM 14884	Cusco, La Convención, Echarate: Plataforma de perforación Cashiriari-3. Cuenca del río Camisea, subcuenca del río Cashiriari.
130	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14735	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Konkariari. Cuenca del Río Camisea.
131	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14787	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Konkariari. Cuenca del Río Camisea.
132	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	USNM Field Herp	JIM 14747	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Konkariari. Cuenca del Río Camisea.
133	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	USNM Field Herp 211067	Cusco, La Convención, Echarate, Plataforma de perforación San Martín C de la compañía Shell Prospecting and Development. Cuenca del Río Camisea. Bosques colinosos con predominancia de Bambú ("Pacales").
134	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31263	PYL 57.15	Cusco, La Convención, Echarate
135	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31284	--	Cusco, La Convención, Echarate
136	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31911	JCM 054	Cusco, La Convención, Echarate: Armihuari-Sur
137	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31912	JCM 058	Cusco, La Convención, Echarate: Armihuari-Sur
138	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31913	JCM 064	Cusco, La Convención, Echarate: Armihuari-Sur
139	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31914	JCM 074	Cusco, La Convención, Echarate: Armihuari-Sur
140	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31915	JCM 075	Cusco, La Convención, Echarate: Armihuari-Sur
141	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31916	JCM 059	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaru-Norte

142	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31917	JCM 061	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Norte
143	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31918	JCM 090	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Norte
144	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31919	JCM 093	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Oeste
145	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31920	JCM 094	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Oeste
146	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31921	JCM 109	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Oeste
147	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31922	JCM 119	Cusco, La Convención, Echarate: Kimaro-Oeste
148	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JCM 509	Cusco, Nuevo Mundo
149	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JCM 503	Cusco, Nuevo Mundo
150	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM	JCM 510	Cusco, Nuevo Mundo, Kinteroni
151	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35465	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Cashiriari
152	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24211	RVM 320	Madre de Dios, Río Los Amigos, Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)
153	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24186	RVM 155	Madre de Dios, Río Los Amigos, Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)
154	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24165	RVM 188	Madre de Dios, Río Los Amigos, Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)
155	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24226	RVM 189	Madre de Dios, Río Los Amigos, Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)
156	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 24244	RVM 121	Madre de Dios, Río Los Amigos, Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos (CICRA)
157	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31605	MSP 6	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
158	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31635	MSP 41	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
159	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31668	MSP 75	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
160	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31678	MSP 87	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
161	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31680	MSP 90	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
162	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31688	MSP 100	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
163	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 31727	MSP 147	Madre de Dios, Manu, Manu, Manu Learning Centre, Fundo Mascoitania
164	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35708	RAB00169	Madre de Dios, Tambopata, Tambopata, Estación Biológica Los Amigos, trail 10
165	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	RAB00086	--	Madre de Dios, Manu, Madre de Dios, Estación Biológica Los Amigos, trail 1
166	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	RAB00085	--	trail 10, Los Amigos Biological Station
167	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35709	RAB00342	trail 15, Los Amigos Biological Station
168	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35710	UMMZ 22858	North side of river, Villa Carmen
169	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35711	UMMZ 22879	North side of river, Villa Carmen
170	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35712	UMMZ 22881	North side of river, Villa Carmen
171	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35713	UMMZ 22882	North side of river, Villa Carmen
172	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35714	UMMZ 22883	North side of river, Villa Carmen
173	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35715	UMMZ 23063	North side of river, Villa Carmen
174	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 22856	--	North side of river, Villa Carmen
175	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 22857	--	North side of river, Villa Carmen
176	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 22878	--	North side of river, Villa Carmen
177	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 22880	--	North side of river, Villa Carmen
178	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35716	UMMZ 23097	campsite, Villa Carmen
179	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 35717	UMMZ 23107	campsite, Villa Carmen
180	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 23074	--	campsite, Villa Carmen
181	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 23106	--	campsite, Villa Carmen
182	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ 22854	--	Villa Carmen
183	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36906	RAB1580	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva

184	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36907	RAB1871	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
185	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36908	RAB1874	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
186	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36909	RAB1599	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
187	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36910	RAB1837	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
188	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36911	RAB1840	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
189	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36914	RAB1506	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
190	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36915	RAB1507	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
191	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36916	RAB1600	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
192	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1976	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
193	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1977	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
194	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1995	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
195	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1872	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
196	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1926	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
197	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1486	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
198	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1598	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
199	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB1923	Loreto, Maynas, Las Amazonas, Estación Biológica Madre Selva
200	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36917	RAB2309	Loreto, Maynas, Mazán, Reserva Forestal Santa Cruz
201	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB2339	Loreto, Maynas, Mazán, Reserva Forestal Santa Cruz
202	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36912	RAB1331	Los Amigos Biological Station
203	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36913	RAB1332	Los Amigos Biological Station
204	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB857	Los Amigos Biological Station
205	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	MUSM 36918	RAB662	Villa Carmen Biological Station
206	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB578	Villa Carmen Biological Station
207	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	UMMZ	RAB585	Villa Carmen Biological Station
208	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 13765	PV 152.13	Loreto, Datem del Marañón, Cordillera Escalera
209	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 1205	445 JA	Loreto, Loreto, Tigre, San Jacinto
210	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 1477	EMM 353	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
211	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 1478	EMM 354	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
212	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2187	--	Loreto, Requena, Soplín, Sierra del Divisor
213	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2232	--	Loreto, Requena, Soplín, Sierra del Divisor
214	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2237	Sp.19	Loreto, Requena, Soplín, Sierra del Divisor
215	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2410	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
216	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2504	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
217	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2553	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
218	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2554	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
219	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2571	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
220	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2587	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
221	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2601	--	Loreto, Requena, Yaquerana, Sierra del Divisor
222	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2701	V8-35	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
223	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2715	V8-9	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
224	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2723	V8-62	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
225	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2730	V8-57	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
226	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2732	V8-60	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
227	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2947	SAA365	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Tamshiyacu(Fernando Lores)
228	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2948	SAA378	Loreto, Maynas, Punchana, Río Momon-San Luis de Vista Alegre (Punchana)
229	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 2949	SAA379	Loreto, Maynas, Punchana, Río Momon-San Luis de Vista Alegre (Punchana)

230	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2950	SAA381	Loreto, Maynas, Punchana, Rio Momon-San Luis de Vista Alegre (Punchana)
231	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2951	SAA360	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Tamshiyacu(Fernando Lores)
232	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2952	SAA343	Loreto, Maynas, Alto Nanay, Quebrada Huapal-Nueva Esperanza (Santa Maria de Nanay)
233	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2953	SAA375	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Tamshiyacu(Fernando Lores)
234	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2954	SAA329	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Serafin Filomeno (Fernando Lores)
235	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2955	SAA380	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Tamshiyacu(Fernando Lores)
236	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2956	SAA362	Loreto, Maynas, Punchana, Rio Momon-San Luis de Vista Alegre (Punchana)
237	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2957	SAA368	Loreto, Maynas, Punchana, Rio Momon-San Luis de Vista Alegre (Punchana)
238	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 2958	SAA328	Loreto, Maynas, Fernando Lores, Quebrada Tamshiyacu-Serafin Filomeno (Fernando Lores)
239	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4113	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
240	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4114	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
241	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4116	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
242	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4119	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
243	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4121	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
244	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4125	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
245	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4141	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
246	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4146	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
247	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4147	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
248	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4148	--	Loreto, Requena, Alto Tapiche, Sierra del Divisor (Zona de Amortiguamiento)
249	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4644	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
250	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4666	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
251	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4685	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
252	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4745	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
253	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4785	--	Loreto, Loreto, Trompeteros, Río Corrientes
254	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4891	MHCN 7639	Loreto, Datem del Marañon, Andoas, Capahuari Norte
255	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4892	MHNC 7674	Loreto, Datem del Marañon, Andoas, Capahuari Norte
256	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4893	--	Loreto, Datem del Marañon, Andoas, Capahuari Norte
257	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4948	--	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
258	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4977	522 JA	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
259	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4980	523 JA	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
260	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 4993	--	Loreto, Loreto, Trompeteros, Andoas
261	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 5053	GCI 96	Loreto, Loreto, Trompeteros, Campamento Shivyacu
262	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 5311	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
263	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 5312	--	Loreto, Loreto, Tigre, Andoas
264	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 5942	PV 214	Loreto, Maynas, Napo, Curupa (Rio Yanayacu-Cuenca del Napo)
265	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 6305	--	Loreto, Requena, Jenaro Herrera, Jenaro Herrera
266	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 6306	--	Loreto, Requena, Jenaro Herrera, Jenaro Herrera
267	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 6410	875 JA	Loreto, Loreto, Tigre, Shivyacu
268	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 6459	774 JA	Loreto, Loreto, Trompeteros, Jibarito
269	<i>Bolitoglossa</i> cf. <i>altamazonica</i>	CORBIDI 7453	CLS 009	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sargento Puño

270	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7454	CLS 010	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sector 3
271	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7497	CLS 053	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sector 3
272	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7501	CLS 057	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sargento Puño
273	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7525	CS 021	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sector 17
274	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7550	CS 014	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sector 21
275	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7588	CTA 015	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sector 2
276	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 8726	CLS 188	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Situche norte
277	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 8733	CLS 154	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Situche norte
278	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 8750	CLS 185	Loreto, Datem del Marañon, Morona, Sargento Puño
279	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10150	CLS 409	Loreto, Maynas, Alto Nanay, Jacamar-1
280	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10160	CLS 419	Loreto, Loreto, Tigre, Belén-1
281	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10332	CLS 491	Loreto, Maynas, Alto Nanay, Jacamar-1
282	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10337	CLS 494	Loreto, Loreto, Tigre, Belén-1
283	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10351	CLS 507	Loreto, Loreto, Tigre, Belén-1
284	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 12079	USNM 154038	Loreto, Requena, Tapiche, Río Tapiche
285	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 12094	USNM 154053	Loreto, Requena, Tapiche, Río Tapiche
286	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 12101	USNM 154060	Loreto, Requena, Tapiche, Río Tapiche
287	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 6838	ET10-008	Amazonas, Bagua, Imaza, Cerca Chiriaco a lo largo del camino a Sta María de Nieva
288	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 6842	--	Amazonas, Bagua, Imaza, Cerca Chiriaco a lo largo del camino a Sta María de Nieva
289	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 9495	PV 160	Amazonas, Condorcanqui, Río Santiago, Quebrada Kampankis
290	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 9505	PV 172	Amazonas, Condorcanqui, Río Santiago, Quebrada Kampankis
291	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 11407	AC 139.11	Amazonas, Condorcanqui, Río Santiago, Quebrada Kampankis
292	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 664	PV(chil)73	San Martín, Mariscal Cáceres, Huicungo, Laguna Negra
293	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 665	PV(chil)74	San Martín, Mariscal Cáceres, Huicungo, Laguna Negra
294	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 666	PV(chil)75	San Martín, Mariscal Cáceres, Huicungo, Laguna Negra
295	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 6332	PV 565	San Martín, Lamas, Pinto Recodo, Río Mayo (Distrito Pinto Recodo-Cerro Escalera)
296	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 9206	PC 16-27	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
297	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 9207	PC 16-28	San Martín, Picota, Shamboyacu, Chambirillo, Parque Nacional Cordillera azul, Puesto de control 16 - Chambirillo
298	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 13955	sira070	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento peligroso de Cordillera del Sira
299	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 14387	Sira 112	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento hospital de Cordillera del Sira
300	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 14436	Sira 161	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento peligroso de Cordillera del Sira
301	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 14456	Sira 181	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento caoba de Cordillera del Sira
302	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 14459	Sira 184	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento caoba de Cordillera del Sira
303	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 14463	Sira 188	Huánuco, Puerto Inca, Yuyapichis, Campamento caoba de Cordillera del Sira
304	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 15461	PNTM 032	Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraun, Parque Nacional Tingo María - Comunidad Campesina 3 de Mayo
305	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 15478	PNTM 049	Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraun, Parque Nacional Tingo María - Comunidad Campesina 3 de Mayo
306	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 15488	PNTM 059	Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraun, Parque Nacional Tingo María - Comunidad Campesina 3 de Mayo
307	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 15489	PNTM 060	Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraun, Parque Nacional Tingo María - Comunidad Campesina 3 de Mayo

308	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 15492	PNTM 063	Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraun, Parque Nacional Tingo María - La Quinceañera Alania
309	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7439	YC-148	Pasco, Oxapampa, Huancabamba, Trocha Robin foster-Huampal
310	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7440	YC-147	Pasco, Oxapampa, Huancabamba, Pan de azucar-Huampal
311	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7441	YC-146	Pasco, Oxapampa, Huancabamba, Pan de azucar-Huampal
312	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7442	YC-79	Pasco, Oxapampa, Huancabamba, Huampal
313	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 303	GCI 0213	Cusco, La Convención, CC NN Tangoshiari
314	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 310	GCI 0220	Cusco, La Convención, CC NN Tangoshiari
315	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 5488	--	Cusco, La Convención, Echarate, KP 59, Pongo de Mainique
316	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 5506	--	Cusco, La Convención, Echarate, KP 59, Pongo de Mainique
317	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 5507	--	Cusco, La Convención, Echarate, KP 59, Pongo de Mainique
318	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 5508	--	Cusco, La Convención, Echarate, KP 59, Pongo de Mainique
319	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 358	GCI 0268	Cusco, La Convención, Echarate, Río Urubamba
320	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 359	GCI 0269	Cusco, La Convención, Echarate, Río Urubamba
321	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7001	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Kinteroni
322	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7002	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Kinteroni
323	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7003	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Kinteroni
324	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7123	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
325	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7124	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
326	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7125	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
327	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7126	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
328	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7127	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
329	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7128	--	Cusco, La Convención, Echarate, Río Camisea
330	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7170	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Kinteroni
331	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 7176	--	Cusco, La Convención, Echarate, Campamento Kinteroni
332	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10037	VD 265	Cusco, La Convención, Echarate, Saniri (Malvinas)
333	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10709	COGA 125	Cusco, La Convención, Echarate, KP 55, Bajo Puyantimari
334	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 10715	COGA 131	Cusco, La Convención, Echarate, KP 55, Bajo Puyantimari
335	<i>Bolitoglossa cf. altamazonica</i>	CORBIDI 13197	PV 078	Puno, Carabaya, Ayapata, Parque Nacional Bahuaja Sonene-Campamento Base
336	<i>Bolitoglossa palmata</i>	UMMZ 84735_A	--	ECUADOR: Napo-Pastaza: Cordillera de Guacamayo, entre Baeza y Archidona
337	<i>Bolitoglossa palmata</i>	UMMZ 84735_B	--	ECUADOR: Napo-Pastaza: Cordillera de Guacamayo, entre Baeza y Archidona
338	<i>Bolitoglossa palmata</i>	UMMZ 84735_C	--	ECUADOR: Napo-Pastaza: Cordillera de Guacamayo, entre Baeza y Archidona

**Anexo 2.** Especie, subgénero, localidad, número de colección y número de acceso de GenBank de las secuencias de ADN usadas en los análisis filogenéticos de todas las muestras de *Bolitoglossa* de Sudamérica y nuevo material secuenciado del complejo de especies *Bolitoglossa altamazonica*. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

Especie	Subgénero	Localidad	Número de Museo	Número de acceso de GenBank				Autores
				Cytb	RAG-1	16 S	POMC	
<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, Loreto, Maynas, San Juan Bautista, Reserva Nacional Allpahuayo Mishana	CRBIIAP AR001117 (ORP 200)	MG944413	MG944433	MG944405	MG944425	Este estudio
<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, Loreto, Maynas, Mazán: Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS), Trocha QT	MUSM 21597 (TNHC-FS 2544)	MG944414	--	--	--	Este estudio
<i>Bolitoglossa biseriata</i>	<i>Eladinea</i>	Panama, Kuna Yala, Nusagandi	MVZ 232943 (S13236)	AY526161	KC614436	AY526118	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004, Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cadwellae</i> (antes <i>B. paraensis</i> [Acre] en Parra <i>et al.</i> 2004 y Elmer <i>et al.</i> 2013)	<i>Eladinea</i>	Brazil: Acre, 5 km N Porto Walter	MPEG 12881 (=LSUMZH-13735)	AY526168	--	AY526129	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa cerroensis</i>	<i>Eladinea</i>	Costa Rica, San José, Cuericí 5 km E Villa Mills	MVZS 12921 (DBW 5123)	AF199195	--	AF199233	--	García-París & Wake. 2000
<i>Bolitoglossa cerroensis</i>	<i>Eladinea</i>	Costa Rica, Cartago, Prov. Cartago	MVZ 181276 / MVZ 233516	--	KC614459	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Pastaza, Kapawi Lodge	QCAZ 25522	DQ353809	KC614442	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013

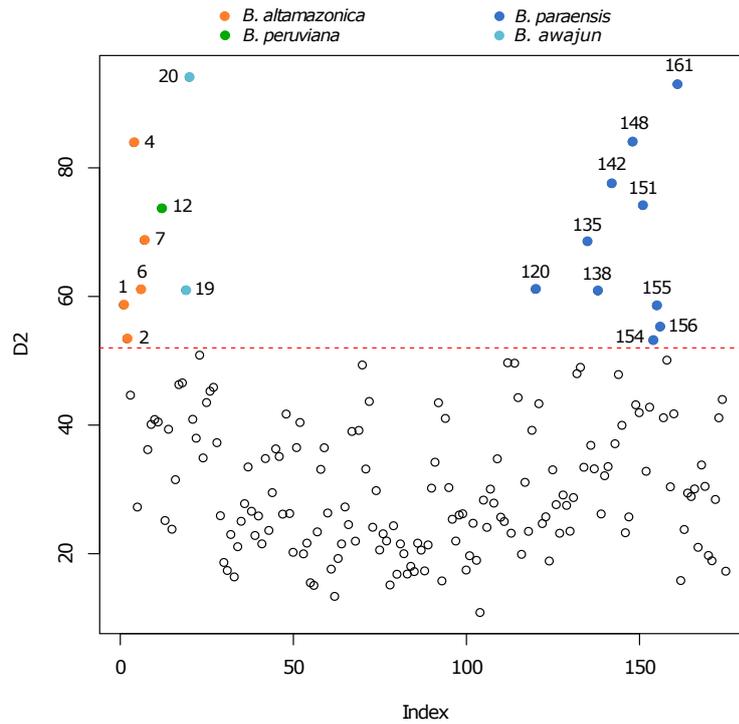
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Pastaza, Kapawi Lodge	QCAZ 25710	DQ353810	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Pastaza, Kapawi Lodge	QCAZ 25467	DQ353811	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Estación Científica Yasuni (PUCE)	QCAZ 20845	KC614427	KC614453	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Estación Científica Yasuni (PUCE)	QCAZ 32291	KC614430	KC614455	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa</i> sp. (antes <i>B. altamazonica</i> en Parra-Olea <i>et al.</i> 2004)	<i>Eladinea</i>	Perú, Loreto, 1.5 km N Teniente López	KU 222111	AY526160	--	AY526117	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Sucumbios, Aguarico	QCAZ 25795	DQ353812	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Sucumbios, Aguarico	QCAZ 25794	DQ353815	KC614443	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBSJ)	QCAZ 25455	DQ353829	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBSJ)	KU 217421	AY526170	--	AY526131	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBSJ- Inner Vision Lodge)	QCAZ 25753	DQ353827	KC614446	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Cando	QCAZ 25318	DQ353824	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Cando	QCAZ 25319	DQ353823	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Cando	QCAZ 25320	DQ353821	KC614445	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Cando	QCAZ 25317	DQ353822	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Pastaza, Sta Clara (finca de Tapia)	QCAZ 25355	DQ353818	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Auca 14 Rd near Coca	QCAZ 25593	DQ353819	KC614444	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013

<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBJS- Inner Vision Lodge)	QCAZ 25747	DQ353817	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, La Selva Lodge	QCAZ 25421	DQ353832	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, La Selva Lodge	QCAZ 25386	DQ353833	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, La Selva Lodge	QCAZ 25387	DQ353836	KC614450	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, La Selva Lodge	QCAZ 25385	DQ353835	KC614449	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, La Selva Lodge	QCAZ 25420	DQ353838	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Sucumbios, Monte Tour, Cuyabeno	QCAZ 28404	KC614429	KC614454	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Auca 14 Rd near Coca	QCAZ 25268	DQ353830	KC614447	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Auca 14 Rd near Coca	QCAZ 25592	DQ353831	KC614448	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa equatoriana</i> (antes <i>B. peruviana</i> en Parra-Olea <i>et al.</i> 2004)	<i>Eladinea</i>	Ecuador: Sucumbios: Estación Científica University Católica, Cuyabeno	QCAZ 05930 (=LSUMZH-12838)	AY526169	--	AY526130	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa equatoriana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Sucumbios, Pto Bolívar (Cuyabeno)	QCAZ 28221	KC614428	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa equatoriana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Orellana, Tiputini Reserve	QCAZ 37304 (DFCH-USFQ 0230)	DQ353845	KC614452	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. equatoriana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBJS)	QCAZ 25450	DQ353844	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013

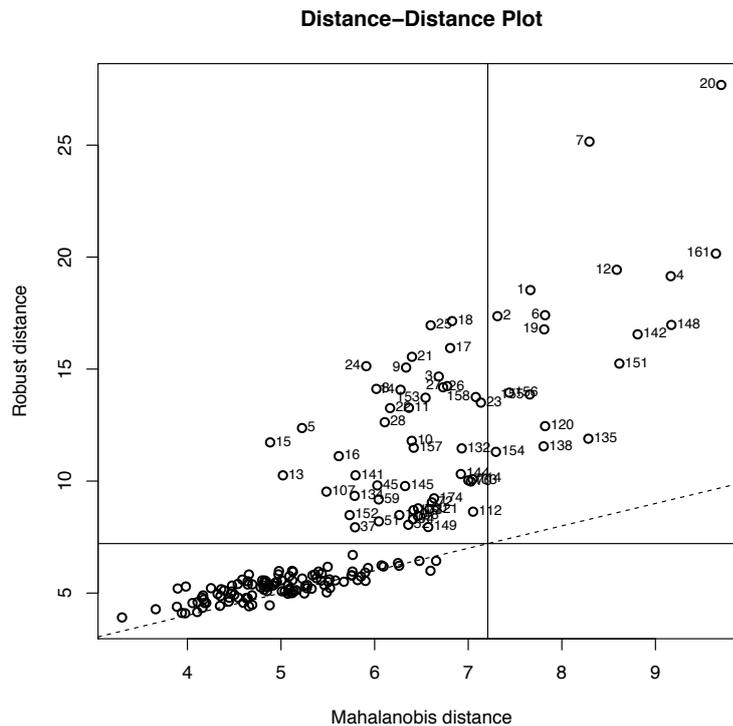
<i>Bolitoglossa cf. equatoriana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBS)	DFCH-BU2730 (FHGO 2730)	DQ353846	--	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa cf. equatoriana</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Napo, Estación Biológica Jatun Sacha (EBS)	QCAZ 25448	DQ353842	KC614451	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa mexicana</i>	<i>Bolitoglossa</i>	Honduras: Atlántida, Quebrada de Oro	USNM 343451	AF212975	--	AF218468	--	García-París <i>et al.</i> 2000
<i>Bolitoglossa palmata</i>	<i>Eladinea</i>	Ecuador: Napo: Cordillera de Guacamayos a 31 km de Baeza	KU 217422	AY526164	--	AY526125	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi	CRBIIAP AR001120 (GGU 2038/1688)	x	x	x	x	Este estudio
<i>Bolitoglossa peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi	CRBIIAP AR001121 (GGU 2058/1708)	x	x	x	x	Este estudio
<i>Bolitoglossa peruviana</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, Loreto, Alto Amazonas, Balsapuerto: Cordillera Escalera - Shawi	CRBIIAP AR001118 (GGU 2085/1735)	x	x	x	x	Este estudio
<i>Bolitoglossa sima</i>	<i>Eladinea</i>	Colombia, Valle de Cauca	MVZ 163575 (MVZs 2057)	AY526172	--	AY526134	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa</i> sp. (Jurúa)	<i>Eladinea</i>	Brazil, Amazonas, Itamarati, Jainú, Río Jurúa	INPA 3098	AY526166	--	AY526127	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa</i> sp. (Ituxi)	<i>Eladinea</i>	Brazil, Amazonas, Lábrea, Madeireira Scheffer, Rio Ituxi	MPEG 13307 (=LSUMZH-3086)	AY526167	--	AY526128	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2004
<i>Bolitoglossa</i> sp. (Chilma)	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Carchi, Chilma Bajo	QCAZ39981	KC614431	KC614456	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013

<i>Bolitoglossa</i> sp. (Condor)	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Zamora- Chinchipe, Cordillera del Cóndor, near San Miguel de Las Orquídeas	QCAZ 41724	KC614432	KC614457	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa</i> sp. (ECSanFran)	<i>Eladinea</i>	Ecuador, Zamora- Chinchipe, Estación Científica San Francisco	JCS 019	KC699921	KC699927	--	--	Elmer <i>et al.</i> 2013
<i>Bolitoglossa awajun</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera	(CRBIIAP AR001122) GGU 1776	MG944421	--	--	--	Este estudio
<i>Bolitoglossa awajun</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera - Shawi	(CRBIIAP AR001125) GGU 1850	MG944422	MG944442	MG944412	MG944432	Este estudio
<i>Bolitoglossa awajun</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera	(CRBIIAP AR001124) GGU 1736	MG944420	MG944441	MG944411	MG944431	Este estudio
<i>Bolitoglossa awajun</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera	CRBIIAP AR001123 (GGU 1730)	MG944419	MG944440	MG944410	MG944430	Este estudio
<i>Bolitoglossa awajun</i>	<i>Eladinea</i>	Peru, San Martín, San Martín, San Antonio: Área de Conservación Regional Cordillera Escalera	CRBIIAP AR001126 (GGU 1712)	MG944418	MG944439	MG944409	MG944429	Este estudio
<i>Bolitoglossa zapoteca</i>	<i>Oaxakia</i>	México: Oaxaca: Santa María Ecatepec	IBH 13375 (GP 522)	AF416683	--	AF416698	--	Parra-Olea <i>et al.</i> 2002

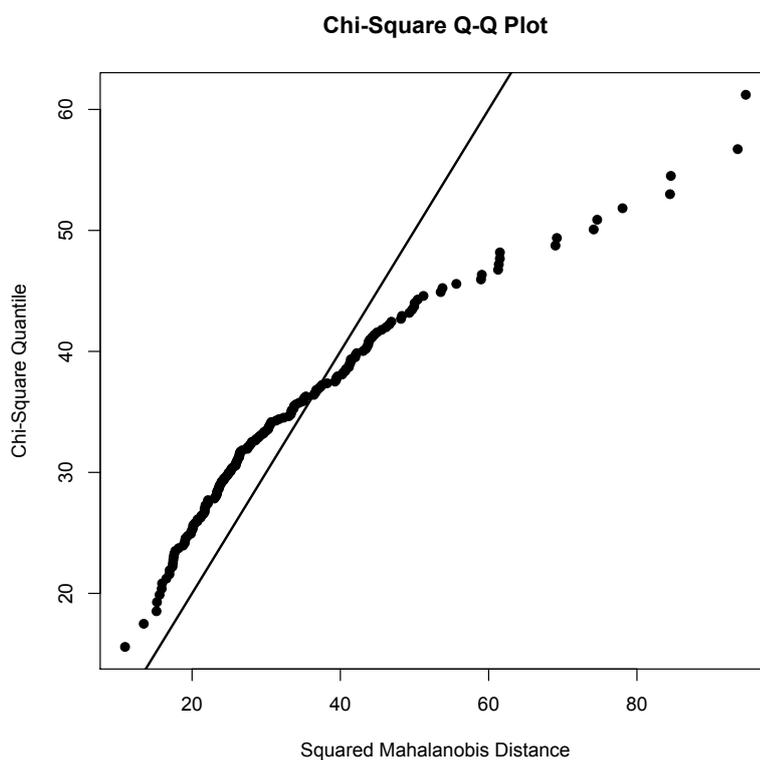
**Anexo 3.** Distancias Mahalanobis clásicas de las medidas morfométricas. La línea roja es el valor crítico  $\chi^2(0.975, p)$  y valores superiores a la línea son considerados datos atípicos.



**Anexo 4.** Distancias Mahalanobis clásicas y distancias robustas MCD de las medidas morfométricas. Valores fuera de las líneas horizontal y vertical son considerados datos influyentes a nivel multivariante.



**Anexo 5.** Q-Q Plot de la prueba de normalidad multivariada Henze-Zirkler. Las desviaciones a la línea indican un rechazo a la distribución normal multivariada.



**Anexo 6.** Esquemas de partición y modelos de evolución molecular para cada posición y posiciones combinadas de los genes Cytb, 16S, RAG-1 y POMC usados en los análisis Bayesianos.

<b>Genes</b>	<b>Posición 1</b>	<b>Posición 2</b>	<b>Posición 3</b>	<b>Posición 1+3 combinados</b>	<b>Posición 2+3 combinados</b>	<b>Posición 1+2+3 combinados</b>
Cytb	SYM+I+G	HKY+I	GTR+G	--	--	--
16S	--	--	--	--	--	GTR+G
RAG-1 + POMC	HKY+G	--	--	--	F81+I	--
Datos combinados	--	SYM+I+G	--	GTR+I+G	--	--

**Anexo 7.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) del gen mitocondrial Cytb de cinco especímenes de *Bolitoglossa awajun* (en negrita), incluyendo otras especies estrechamente relacionadas.

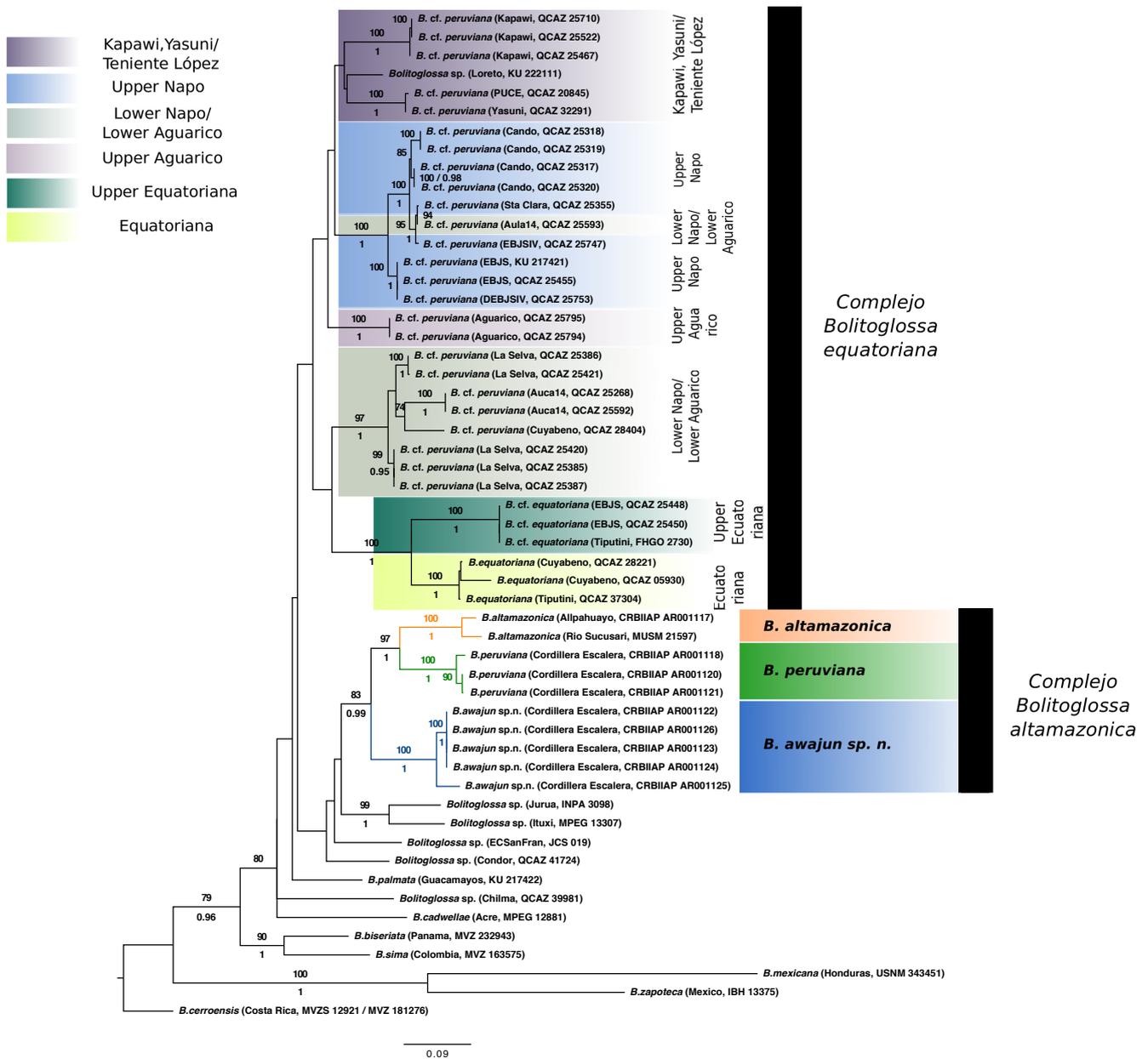
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Bolitoglossa altamazonica</i> Allpahuayo CRBIIAP AR001117														
2	<i>Bolitoglossa altamazonica</i> Rio Sucusari MUSM 21597	0.026													
3	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001118	0.074	0.077												
4	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001120	0.066	0.077	0.007											
5	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001121	0.066	0.077	0.007	0.000										
6	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001122	<b>0.059</b>	<b>0.070</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>									
7	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001126	<b>0.059</b>	<b>0.070</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	0.000								
8	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001123	<b>0.059</b>	<b>0.070</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	0.000	0.000							
9	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001124	<b>0.059</b>	<b>0.070</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	<b>0.077</b>	0.000	0.000	0.000						
10	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001125	<b>0.063</b>	<b>0.074</b>	<b>0.096</b>	<b>0.088</b>	<b>0.088</b>	0.026	0.026	0.026	0.026					

11	<i>Bolitoglossa</i> sp. Jurua INPA3098	0.099	0.099	0.114	0.114	0.114	<b>0.103</b>	<b>0.103</b>	<b>0.103</b>	<b>0.103</b>	<b>0.114</b>				
12	<i>Bolitoglossa</i> sp. Ituxi MPEG13307	0.114	0.107	0.129	0.129	0.129	<b>0.114</b>	<b>0.114</b>	<b>0.114</b>	<b>0.114</b>	<b>0.110</b>	0.081			
13	<i>Bolitoglossa</i> sp. ECSanFran JCS019	0.088	0.088	0.110	0.103	0.103	<b>0.099</b>	<b>0.099</b>	<b>0.099</b>	<b>0.099</b>	<b>0.096</b>	0.099	0.096		
14	<i>Bolitoglossa</i> sp. Condor QCAZ41724	0.081	0.092	0.092	0.092	0.092	<b>0.092</b>	<b>0.092</b>	<b>0.092</b>	<b>0.092</b>	<b>0.088</b>	0.110	0.103	0.059	

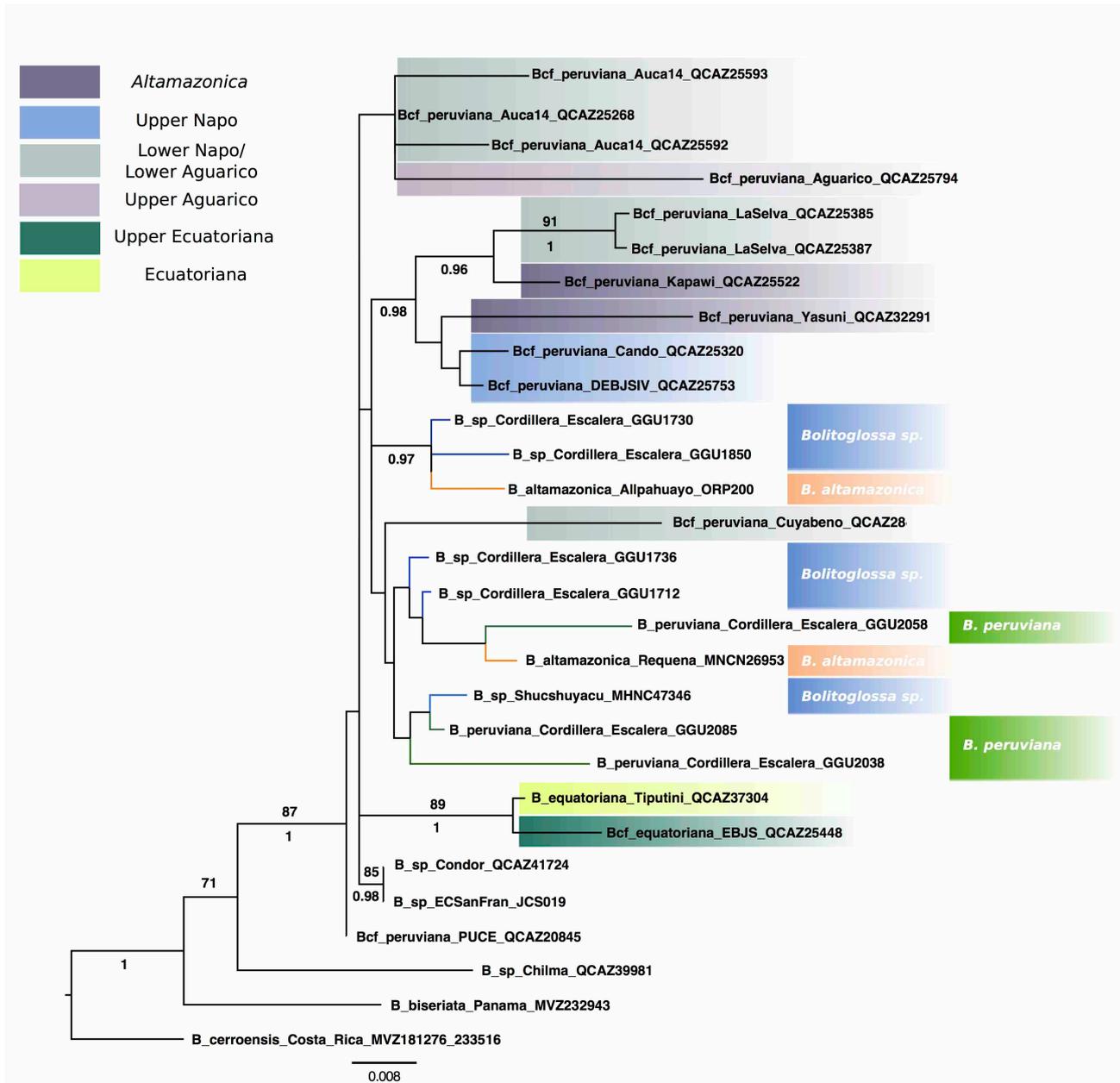
**Anexo 8.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) del gen mitocondrial 16S de cuatro especímenes de *Bolitoglossa awajun* (en negrita), incluyendo otras especies estrechamente relacionadas.

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	<i>Bolitoglossa altamazonica</i> Allpahuayo CRBIIAP AR001117										
2	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001118	0.028									
3	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001120	0.030	0.002								
4	<i>Bolitoglossa peruviana</i> Cordillera Escalera CRBIIAP AR001121	0.030	0.002	0.000							
5	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera <b>CRBIIAP AR001126</b>	<b>0.046</b>	<b>0.035</b>	<b>0.037</b>	<b>0.037</b>						
6	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera <b>CRBIIAP AR001123</b>	<b>0.046</b>	<b>0.035</b>	<b>0.037</b>	<b>0.037</b>	0.000					
7	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera <b>CRBIIAP AR001124</b>	<b>0.046</b>	<b>0.035</b>	<b>0.037</b>	<b>0.037</b>	0.000	0.000				
8	<b><i>Bolitoglossa awajun</i></b> Cordillera Escalera <b>CRBIIAP AR001125</b>	<b>0.056</b>	<b>0.044</b>	<b>0.046</b>	<b>0.046</b>	0.019	0.019	0.019			
9	<i>Bolitoglossa</i> sp. Jurua INPA3098	0.044	0.037	0.039	0.039	<b>0.035</b>	<b>0.035</b>	<b>0.035</b>	<b>0.037</b>		
10	<i>Bolitoglossa</i> sp. Ituxi MPEG13307	0.042	0.035	0.037	0.037	<b>0.035</b>	<b>0.035</b>	<b>0.035</b>	<b>0.039</b>	0.021	

**Anexo 9.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en los genes mitocondriales Cytb y 16S (1194 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap (BS  $\geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores (BPP  $\geq 0.95$ ) respectivamente. Valores de soporte inferiores para las ramas no se muestran. *B. mexicana*, *B. zapoteca* y *B. cerroensis* fueron usados como grupos externos. Los complejos de especies *B. altamazonica* y *B. equatoriana* son indicados en barras.



**Anexo 10.** Árbol de máxima verosimilitud de las especies de salamandras *Bolitoglossa* (*Eladinea*) basado en los genes nucleares RAG-1 y POMC (1297 bp). Valores de soporte sobre y debajo de las ramas representan ML bootstrap (BS  $\geq 70$ ) y probabilidades Bayesianas posteriores (BPP  $\geq 0.95$ ) respectivamente. Valores de soporte inferiores para las ramas no se muestran. *B. cerroensis* fue utilizado como grupo externo.



**Anexo 11.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen nuclear RAG-1 dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.

Clados	1	2	3
1 <i>Bolitoglossa altamazonica</i>	--	$\pm 0.003$	$\pm 0.001$
2 <i>Bolitoglossa peruviana</i>	0.002	<b><math>0.005 \pm 0.003</math></b>	$\pm 0.002$
3 <i>Bolitoglossa awajun</i>	0.0004	0.003	<b><math>0.001 \pm 0.001</math></b>

**Anexo 12.** Distancias genéticas no corregidas (p-distances) promedio del gen nuclear POMC dentro y entre las especies del complejo *Bolitoglossa altamazonica*. En diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances)  $\pm$  Desv. Estándar dentro de las especies. Inferior a la diagonal: Distancias genéticas promedio (p-distances) entre las especies. Superior a la diagonal: Desviaciones estándar de las distancias genéticas (p-distances) entre las especies.

Clados	1	2	3
1 <i>Bolitoglossa altamazonica</i>	--	$\pm 0.001$	$\pm 0.001$
2 <i>Bolitoglossa peruviana</i>	0.005	<b><math>0.010 \pm 0.001</math></b>	$\pm 0.003$
3 <i>Bolitoglossa awajun</i>	0.005	0.008	<b><math>0.005 \pm 0.002</math></b>

**Anexo 13.** Prueba de KMO y prueba de esfericidad de Bartlett del análisis de componentes principales clásico.

Prueba de KMO (Kaiser-Meyer-Olkin) de adecuación muestral		0.91
Prueba de esfericidad de Bartlett	Aprox. Chi-cuadrado	3617.14
	gl	406
	Sig.	0.000

**Anexo 14.** Porcentaje de varianza explicada de las seis primeras componentes principales clásicas.

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de varianza	% acumulado
1	12.72	43.85	43.85
2	2.85	9.82	53.67
3	2.03	6.98	60.66
4	1.36	4.69	65.35
5	1.24	4.28	69.63
6	1.05	3.62	73.25

**Anexo 15.** Porcentaje de varianza explicada de las tres primeras componentes principales robustas.

Componente	Autovalores iniciales		
	Total	% de varianza	% acumulado
1	6.794	83.592	83.592
2	2.161	8.459	92.051
3	1.330	3.201	95.252

**Anexo 16.** Autovalores, porcentaje de varianza, correlación canónica, Lambda de Wilks de las funciones discriminantes.

Función	Autovalor	% de varianza	% acumulado	Correlación canónica
1	8.12	63.00	63.00	0.94
2	3.34	25.90	88.90	0.88
3	0.97	7.50	96.40	0.70
4	0.30	2.30	98.70	0.48
5	0.16	1.30	100.00	0.37

**Anexo 17.** Análisis DISCO multivariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. awajun*).

Source	Df	Sum Dist	Mean Dist	F-ratio	p-value
factors	5	38.19484	7.63897	4.532	0.01
Within	146	246.08087	1.68549		
Total	151	284.27571			

**Anexo 18.** Análisis DISCO multivariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. awajun*). En negrita, la significancia estadística (p-value < 0.05) entre las especies. Superior a la diagonal: Significancia estadística (p-value) entre las especies. Inferior a la diagonal: Estadístico F-ratio entre los especies

	<i>B. altamazonica</i>	<i>B. peruviana</i>	<i>B. awajun</i>	<i>B. caldwellae</i>	<i>B. paraensis</i>	<i>B. palmata</i>
<i>B. altamazonica</i>	-	0.09	0.33	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>	0.03
<i>B. peruviana</i>	1.524	-	0.04	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>
<i>B. awajun</i>	1.002	2.215	-	<b>0.01</b>	<b>0.01</b>	0.04
<i>B. caldwellae</i>	4.714	4.042	6.92	-	<b>0.01</b>	0.03
<i>B. paraensis</i>	5.266	4.877	7.124	4.163	-	<b>0.01</b>
<i>B. palmata</i>	2.992	3.946	2.142	3.207	2.594	-

**Anexo 19.** Análisis DISCO univariado de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata*, *B. awajun*). En negrita, la significancia estadística (p-value < 0.01) de las medidas morfométricas entre las especies (Estadístico F-ratio / p-value).

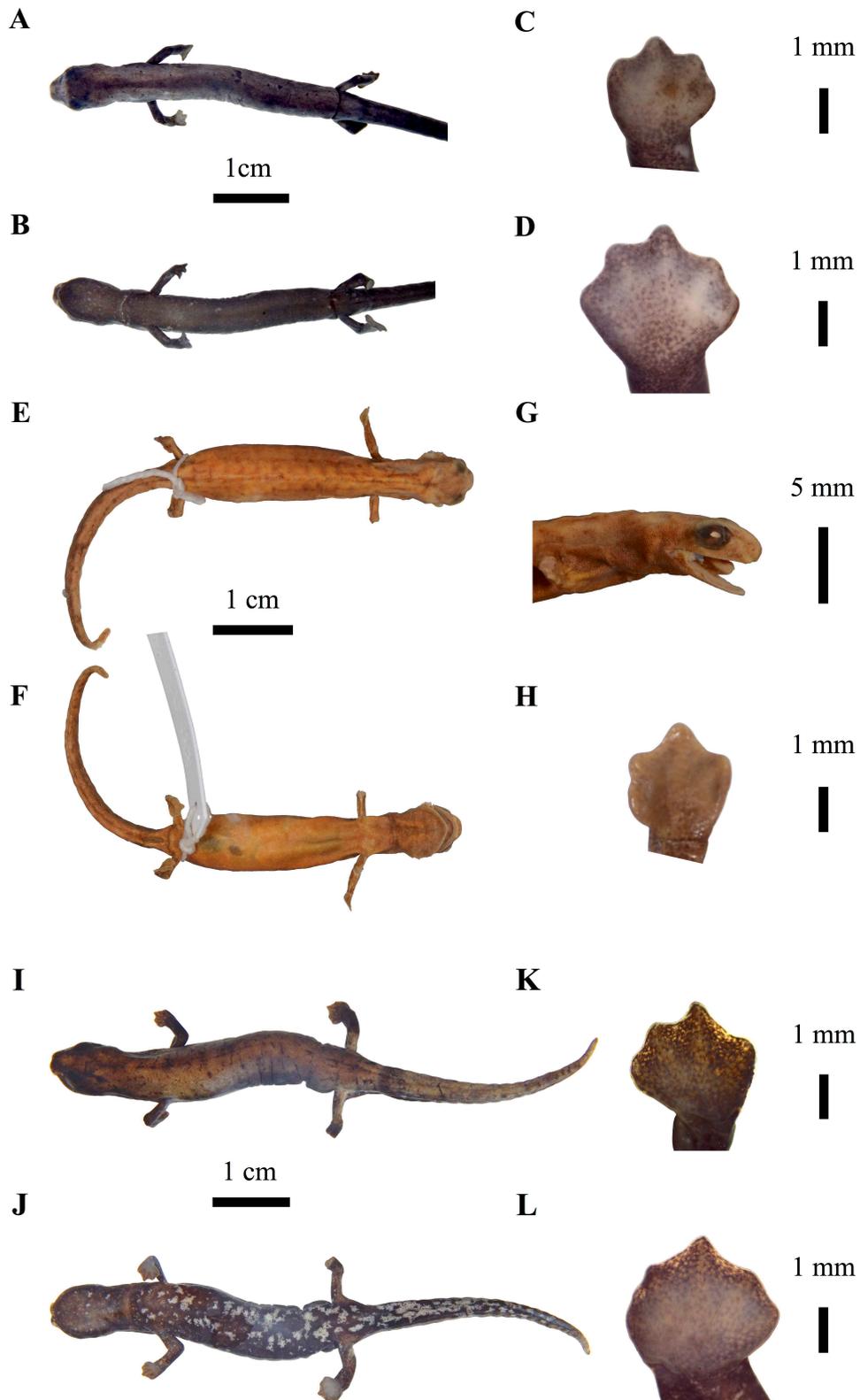
	<i>B. altamazonica</i> - <i>B. cadwellae</i>	<i>B. altamazonica</i> - <i>B. paraensis</i>	<i>B. peruviana</i> - <i>B. cadwellae</i>	<i>B. peruviana</i> - <i>B. paraensis</i>	<i>B. peruviana</i> - <i>B. palmata</i>	<i>B. awajun</i> - <i>B. cadwellae</i>	<i>B. awajun</i> - <i>B. paraensis</i>	<i>B. cadwellae</i> - <i>B. paraensis</i>	<i>B. paraensis</i> - <i>B. palmata</i>
HL	2.773 / 0.09	0.9 / 0.43	1.603 / 0.15	0.326 / 0.93	0.512 / 0.6	5.936 / <b>0.01</b>	1.545 / 0.16	8.568 / <b>0.01</b>	1.657 / 0.12
HW	1.498 / 0.27	1.805 / 0.1	2 / 0.09	2.103 / 0.09	5.409 / <b>0.01</b>	5.9 / <b>0.01</b>	7.48 / <b>0.01</b>	0.486 / 0.78	12.326 / 0.02
HD	0.685 / 0.52	0.301 / 0.95	1.294 / 0.23	1.066 / 0.29	9.56 / <b>0.01</b>	2.832 / 0.04	5.439 / <b>0.01</b>	1.248 / 0.24	20.73 / <b>0.01</b>
SNL	8.028 / <b>0.01</b>	0.483 / 0.77	0.767 / 0.5	1.391 / 0.23	1.345 / 0.31	1.468 / 0.28	3.897 / 0.05	20.622 / <b>0.01</b>	4.362 / <b>0.01</b>
SP	11.765 / <b>0.01</b>	3.274 / 0.02	3.286 / 0.03	0.543 / 0.67	9.921 / <b>0.01</b>	6.011 / <b>0.01</b>	0.612 / 0.55	12.075 / <b>0.01</b>	4.196 / 0.02
LWS	2.012 / 0.09	5.905 / <b>0.01</b>	4.645 / <b>0.01</b>	7.125 / <b>0.01</b>	9.415 / <b>0.01</b>	0.64 / 0.62	3.517 / <b>0.01</b>	4.575 / 0.02	1.112 / 0.32
DBE	45.147 / <b>0.01</b>	25.5 / <b>0.01</b>	17.934 / <b>0.01</b>	8.391 / <b>0.01</b>	7.721 / <b>0.01</b>	59.421 / <b>0.01</b>	35.282 / <b>0.01</b>	8.798 / <b>0.01</b>	17.123 / <b>0.01</b>
IDE	8.46 / <b>0.01</b>	11.066 / <b>0.01</b>	7.505 / <b>0.01</b>	8.96 / <b>0.01</b>	2.389 / 0.19	13.362 / <b>0.01</b>	17.509 / <b>0.01</b>	0.567 / 0.74	0.735 / 0.56
SA	3.189 / 0.03	2.851 / 0.05	0.798 / 0.44	0.553 / 0.62	2.454 / 0.12	4.332 / <b>0.01</b>	4.683 / <b>0.01</b>	0.773 / 0.45	6.533 / <b>0.01</b>
AG	16.603 / <b>0.01</b>	5.565 / <b>0.01</b>	5.156 / <b>0.01</b>	0.699 / 0.57	1.37 / 0.29	9.238 / <b>0.01</b>	1.344 / 0.2	16.421 / <b>0.01</b>	3.584 / 0.05
FL	6.08 / <b>0.01</b>	1.516 / 0.19	3.441 / 0.03	0.794 / 0.43	0.683 / 0.4	16.465 / <b>0.01</b>	7.446 / <b>0.01</b>	7.013 / <b>0.01</b>	0.31 / 0.95
FW	8.971 / <b>0.01</b>	1.557 / 0.17	0.943 / 0.41	1.732 / 0.16	2.459 / 0.16	6.173 / 0.02	0.25 / 0.99	18.875 / <b>0.01</b>	2.368 / 0.08
LIIT	1.085 / 0.33	3.4 / 0.03	0.329 / 0.92	4.231 / 0.02	2.574 / 0.16	1.2 / 0.31	4.355 / <b>0.01</b>	27.132 / <b>0.01</b>	2.003 / 0.14

**Anexo 20.** Proporciones morfométricas de las seis especies de *Bolitoglossa* (*B. altamazonica*, *B. peruviana*, *B. cadwellae*, *B. paraensis*, *B. palmata*, *B. awajun*). Abreviaciones en el texto. Rango seguido por la media y la desviación estándar entre paréntesis. Los números en negrita indican las proporciones usadas en las comparaciones entre las especies. Reproducido con permiso del propietario de los derechos de autor.

	<i>B. altamazonica</i> (n = 8)	<i>B. peruviana</i> (n = 4)	<i>B. cadwellae</i> (n = 43)	<i>B. paraensis</i> (n = 83)	<i>B. palmata</i> (n = 3)	<i>B. awajun</i> (n = 11)
SL/HW	5.79 - 8.76 (7.37 ± 0.92)	<b>6.63 - 7.11 (6.84 ± 0.20)</b>	6.09 - 6.98 (6.56 ± 0.25)	6.09 - 8.91 (7.16 ± 0.47)	<b>5.69 - 6.78 (6.30 ± 0.56)</b>	5.78 - 7.84 (6.80 ± 0.64)
SL/HL	5.47 - 9.56 (7.34 ± 1.26)	6.01 - 7.95 (6.86 ± 0.83)	5.83 - 7.75 (6.77 ± 0.44)	5.68 - 8.99 (6.86 ± 0.54)	7.63 - 8.44 (7.90 ± 0.46)	5.18 - 7.65 (6.80 ± 0.71)
HW/HL	0.83 - 1.17 (1.00 ± 0.13)	0.91 - 1.12 (1.00 ± 0.09)	0.92 - 1.17 (1.03 ± 0.07)	0.80 - 1.14 (0.96 ± 0.07)	1.13 - 1.34 (1.26 ± 0.12)	0.71 - 1.16 (1.01 ± 0.13)
HD/HL	0.41 - 0.60 (0.51 ± 0.07)	<b>0.42 - 0.57 (0.50 ± 0.06)</b>	0.46 - 0.73 (0.58 ± 0.05)	0.37 - 0.67 (0.53 ± 0.05)	<b>0.82 - 1.03 (0.91 ± 0.11)</b>	0.39 - 0.67 (0.56 ± 0.09)
SNL/HL	<b>0.28 - 0.60 (0.41 ± 0.10)</b>	0.25 - 0.40 (0.35 ± 0.07)	<b>0.26 - 0.45 (0.35 ± 0.05)</b>	0.28 - 0.50 (0.40 ± 0.05)	0.26 - 0.30 (0.28 ± 0.02)	0.28 - 0.42 (0.34 ± 0.04)
SNL/HW	0.32 - 0.53 (0.41 ± 0.08)	0.27 - 0.41 (0.35 ± 0.06)	0.26 - 0.42 (0.34 ± 0.04)	0.31 - 0.54 (0.42 ± 0.06)	0.20 - 0.27 (0.22 ± 0.04)	0.30 - 0.40 (0.34 ± 0.03)
OD/HL	0.25 - 0.36 (0.31 ± 0.04)	0.34 - 0.38 (0.35 ± 0.02)	0.30 - 0.44 (0.38 ± 0.03)	0.26 - 0.40 (0.34 ± 0.03)	0.34 - 0.41 (0.38 ± 0.04)	0.25 - 0.41 (0.33 ± 0.04)
DBE/HL	<b>0.49 - 0.64 (0.57 ± 0.05)</b>	<b>0.42 - 0.59 (0.51 ± 0.07)</b>	<b>0.31 - 0.58 (0.37 ± 0.05)</b>	<b>0.19 - 0.54 (0.38 ± 0.06)</b>	<b>0.62 - 0.76 (0.69 ± 0.07)</b>	<b>0.44 - 0.68 (0.56 ± 0.08)</b>
IDE/HL	<b>0.39 - 0.60 (0.49 ± 0.07)</b>	<b>0.38 - 0.57 (0.48 ± 0.08)</b>	<b>0.55 - 0.73 (0.64 ± 0.05)</b>	<b>0.47 - 0.74 (0.61 ± 0.05)</b>	0.50 - 0.59 (0.55 ± 0.04)	<b>0.34 - 0.54 (0.46 ± 0.06)</b>
EN/SNL	0.63 - 1.08 (0.82 ± 0.15)	0.76 - 1.04 (0.89 ± 0.11)	0.81 - 1.26 (0.98 ± 0.11)	0.64 - 1.29 (0.82 ± 0.13)	1.16 - 1.50 (1.39 ± 0.20)	0.86 - 1.16 (0.99 ± 0.10)
SP/SGF	0.08 - 0.14 (0.10 ± 0.02)	<b>0.09 - 0.12 (0.10 ± 0.01)</b>	0.05 - 0.10 (0.08 ± 0.01)	0.05 - 0.14 (0.09 ± 0.02)	<b>0.06 - 0.08 (0.07 ± 0.01)</b>	0.06 - 0.13 (0.09 ± 0.02)
LWS/HL	<b>0.57 - 0.91 (0.68 ± 0.11)</b>	<b>0.43 - 0.70 (0.60 ± 0.12)</b>	<b>0.63 - 0.91 (0.78 ± 0.07)</b>	<b>0.50 - 0.97 (0.77 ± 0.07)</b>	<b>0.67 - 0.93 (0.78 ± 0.13)</b>	0.53 - 0.81 (0.68 ± 0.08)
SWS/HL	0.41 - 0.72 (0.53 ± 0.11)	0.40 - 0.54 (0.46 ± 0.06)	0.48 - 0.73 (0.56 ± 0.05)	0.35 - 0.68 (0.51 ± 0.06)	0.40 - 0.62 (0.49 ± 0.12)	0.35 - 0.57 (0.49 ± 0.08)

<b>NGGF/SGF</b>	0.32 - 0.40 (0.35 ± 0.03)	0.35 - 0.39 (0.37 ± 0.02)	0.23 - 0.42 (0.33 ± 0.04)	0.27 - 0.45 (0.35 ± 0.04)	0.31 - 0.37 (0.34 ± 0.03)	0.32 - 0.41 (0.36 ± 0.03)
<b>SL/SA</b>	2.95 - 3.45 (3.17 ± 0.19)	2.90 - 3.27 (3.09 ± 0.18)	2.58 - 3.14 (2.90 ± 0.12)	<b>2.67 - 4.31 (3.16 ± 0.26)</b>	2.92 - 3.39 (3.09 ± 0.26)	<b>2.59 - 3.25 (3.01 ± 0.18)</b>
<b>AG/SL</b>	<b>0.53 - 0.87 (0.59 ± 0.11)</b>	0.49 - 0.60 (0.55 ± 0.05)	<b>0.44 - 0.55 (0.50 ± 0.03)</b>	<b>0.35 - 0.57 (0.53 ± 0.03)</b>	0.51 - 0.59 (0.55 ± 0.04)	<b>0.50 - 0.85 (0.55 ± 0.10)</b>
<b>SL/HDW</b>	13.83 - 19.07 (15.94 ± 1.97)	15.27 - 19.13 (17.52 ± 1.64)	13.51 - 19.28 (16.59 ± 1.18)	11.05 - 19.08 (16.16 ± 1.26)	14.31 - 15.23 (14.77 ± 0.46)	13.89 - 18.58 (16.41 ± 1.44)
<b>SL/FW</b>	<b>10.64 - 14.32 (12.18 ± 1.23)</b>	13.08 - 14.25 (13.71 ± 0.48)	<b>10.72 - 15.21 (13.09 ± 1.01)</b>	10.15 - 16.52 (12.20 ± 1.00)	12.71 - 14.31 (13.58 ± 0.81)	11.30 - 14.82 (12.76 ± 1.18)
<b>SL/FL</b>	<b>4.04 - 5.21 (4.57 ± 0.37)</b>	4.25 - 4.63 (4.43 ± 0.16)	<b>3.78 - 5.13 (4.42 ± 0.31)</b>	<b>3.87 - 5.33 (4.50 ± 0.33)</b>	4.53 - 6.45 (5.41 ± 0.97)	<b>3.69 - 4.63 (4.18 ± 0.36)</b>
<b>SL/HLL</b>	4.06 - 4.74 (4.30 ± 0.25)	4.13 - 4.59 (4.32 ± 0.20)	3.54 - 4.86 (4.27 ± 0.27)	3.62 - 5.40 (4.20 ± 0.35)	4.35 - 4.69 (4.56 ± 0.19)	3.49 - 4.48 (3.95 ± 0.33)
<b>FW/HLL</b>	0.30 - 0.41 (0.36 ± 0.04)	0.30 - 0.33 (0.32 ± 0.01)	0.28 - 0.41 (0.33 ± 0.03)	0.23 - 0.48 (0.35 ± 0.04)	0.30 - 0.37 (0.34 ± 0.03)	0.25 - 0.35 (0.31 ± 0.03)
<b>LIIT/HLL</b>	0.23 - 0.31 (0.27 ± 0.03)	0.26 - 0.28 (0.27 ± 0.01)	0.21 - 0.37 (0.29 ± 0.03)	0.23 - 0.43 (0.32 ± 0.03)	0.26 - 0.32 (0.30 ± 0.03)	0.21 - 0.30 (0.26 ± 0.03)
<b>MT/SL</b>	0.10 - 0.91 (0.54 ± 0.22)	0.33 - 0.89 (0.62 ± 0.27)	0.33 - 0.91 (0.60 ± 0.13)	0.29 - 0.99 (0.62 ± 0.16)	0.50 - 0.79 (0.69 ± 0.16)	0.27 - 0.62 (0.50 ± 0.12)
<b>VT/SL</b>	0.33 - 0.65 (0.45 ± 0.12)	0.44 - 0.77 (0.57 ± 0.16)	0.30 - 0.76 (0.48 ± 0.12)	0.21 - 0.84 (0.41 ± 0.10)	0.34 - 0.42 (0.37 ± 0.04)	0.24 - 0.60 (0.39 ± 0.12)

**Anexo 21.** Patrones de coloración dorsal, ventral y forma de las manos y pies del neotipo de *B. altamazonica* (A-D), del holotipo de *B. peruviana* (E-H) y del holotipo de *B. awajun* (I-L). Fotos por Juan C. Cusi.



## **Apéndice. Especímenes examinados**

*Bolitoglossa altamazonica* (11 especímenes). **PERU:** LORETO: provincia Maynas: distrito San Juan Bautista, Reserva Nacional Allpahuayo Mishana: ORP 200; distrito Mazán, Río Sucusari, Estación de Campo del Centro Amazónico de Estudios Tropicales (ACTS): MUSM 21581, 21589, 21597, 21612, 21645, 21665-21667; provincia Requena: distrito Requena, Lago Avispa, camino entre Requena y Lago Avispa: MNCN 26953; distrito Jenaro Herrera, Jenaro Herrera: MUSM 17958.

*Bolitoglossa peruviana* (5 especímenes). **PERU:** SAN MARTIN, Moyobamba: BMNH 1946.9.6.17 (holotipo); LORETO, provincia Alto Amazonas, distrito Balsapuerto, Cordillera Escalera, Shawi: CRBIIAP AR001118, GGU 2034/1684, CRBIIAP AR001120, CRBIIAP AR001121.

*Bolitoglossa awajun* (12 especímenes). **PERU:** SAN MARTIN: provincia San Martin, distrito San Antonio, Área de Conservación Regional Cordillera Escalera: CRBIIAP AR001123 (holotipo), CRBIIAP AR001122, CRBIIAP AR001124–AR001126; provincia El Dorado, distrito Santa Rosa, Shuchshuyacu: MHNC 47346; provincia Picota, distrito Shamboyacu, Parque Nacional Cordillera Azul, Puesto de control 16 “Chambirillo”: CORBIDI 8814, CORBIDI 8877–8879, CORBIDI 9205, CORBIDI 9939.

*Bolitoglossa palmata* (3 especímenes). **ECUADOR:** Napo-Pastaza: Cordillera de Guacamayo, entre Baeza y Archidona: UMMZ 84735.