

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA  
FACULTAD DE CIENCIAS  
CARRERA DE BIOLOGIA**



**APORTES AL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO DE *Colostethus  
subpunctatus* (AMPHIBIA: ANURA: DENDROBATIDAE) EN COLOMBIA.**

**Isabel Cristina Cepeda López**

**Director**

**Andrés Rymel Acosta G.**

**Profesor, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana**

**Codirector**

**Julio Mario Hoyos H.,**

**Profesor, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana**

**TRABAJO DE GRADO  
Presentado como requisito parcial  
Para optar al título de**

**BIÓLOGA**

**Bogotá, D. C.  
Octubre 27 de 2003.**

#### **NOTA DE ADVERTENCIA**

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará por que no se publique nada contrario al dogma y a la moral católica y por que las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo de buscar la verdad y la justicia.”

**- Artículo 23 de la Resolución No 13 de Julio de 1946 -**

**APORTES AL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO DE *Colostethus*  
*subpunctatus* (AMPHIBIA: ANURA: DENDROBATIDAE) EN COLOMBIA.**

**Isabel Cristina Cepeda López**

**APROBADO**

---

Andrés Rymel Acosta G.  
Biólogo  
**Director**

---

Julio Mario Hoyos H.  
Biólogo (Ph.D)  
**Codirector**

---

Maria Cristina Ardila R.  
Bióloga  
**Jurado**

---

John D. Lynch  
Biólogo (Ph.D)  
**Jurado**

**APORTES AL CONOCIMIENTO TAXONÓMICO DE *Colostethus*  
*subpunctatus* (AMPHIBIA: ANURA: DENDROBATIDAE) EN COLOMBIA.**

**Isabel Cristina Cepeda López**

---

Angela Umaña Muñoz.  
Bióloga (Ph.D)  
**Decano Académico**

---

Luz Mercedes Santamaría R.  
Bióloga  
**Directora (e) de Carrera**

*En memoria de  
Cesar Hernando Cepeda B.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A los profesores Andrés Acosta y Julio Mario Hoyos por ser la guía en la realización de este trabajo.

A la profesora Maria Cristina Ardila por sus comentarios oportunos y en especial por su colaboración incondicional.

A Jaime García por las innumerables voces de aliento para seguir adelante, por su colaboración y apoyo, y por su disposición para escucharme en los momentos en que más lo necesitaba.

A mis compañeras y amigas Sandra Cáceres y Adriana Barrero por su inmensa colaboración, dedicación y apoyo.

A mis compañeros Nelson Cárdenas y Pablo Orozco por sus gratos ratos de compañía en el laboratorio.

A mi familia por tratar de entenderme en los momentos más difíciles durante la elaboración del trabajo, por su paciencia, apoyo y colaboración.

A mi Papá, que donde quiera que esté fue la luz para lograr terminar con éxito este trabajo, por sus consejos los cuales muy seguramente nunca olvidaré.

A los directores y curadores de los diferentes museos de colecciones. Al señor Javier Torres por la toma y edición de algunas de las fotografías y a Diego Campos por su dedicación y colaboración en la parte estadística.

## TABLA DE CONTENIDO

<b>1. Introducción</b>	<b>1</b>
<b>2. Marco teórico y revisión de la literatura</b>	<b>7</b>
<b>2.1 Familia Dendrobatidae (Cope, 1865“1850”)</b>	<b>7</b>
2.1.1 Características generales	7
2.1.2 Antecedentes taxonómicos	8
2.1.3 Distribución geográfica	9
<b>2.2 Género <i>Colostethus</i> (Cope, 1866)</b>	<b>9</b>
2.2.1 Características generales	9
2.2.2 Antecedentes taxonómicos	10
2.2.3 Distribución geográfica	11
<b>2.3 <i>Colostethus subpunctatus</i> (Cope, 1899)</b>	<b>12</b>
2.3.1 Características generales	12
2.3.2 Antecedentes taxonómicos	14
2.3.2.1 Morfometría	18
2.3.2.2 Morfología externa	19
2.3.3 Distribución geográfica	23
<b>3. Materiales y Métodos</b>	<b>25</b>
<b>3.1 Material biológico</b>	<b>26</b>
<b>3.2 Diseño de la investigación</b>	<b>26</b>
3.2.1 Revisión de la literatura	26
3.2.2 Determinación del sexo y estado de desarrollo gonadal	26
3.2.3 Análisis de caracteres morfológicos	27
3.2.3.1 Análisis morfométrico	27
3.2.3.2 Análisis morfológico externo	31
3.2.4 Distribución geográfica	33
3.2.4.1 Aspectos ecogeográficos	33
3.2.4.2 Elaboración del mapa	34
<b>3.3 Análisis estadístico</b>	<b>35</b>
3.3.1 Estadística descriptiva	36
3.3.2 Dimorfismo sexual	36
3.3.3 Análisis multivariado	36
<b>4. Resultados</b>	<b>39</b>
<b>4.1 Análisis morfométrico</b>	<b>40</b>
<b>4.2 Análisis morfológico externo</b>	<b>41</b>
4.2.1 Caracteres cromáticos	42
4.2.2 Análisis de variación cromática	42
<b>4.3 Aspectos taxonómicos propuestos para <i>Colostethus subpunctatus</i></b>	<b>50</b>
4.3.1 Sinonimia	50
4.3.2 Diagnósis	52
4.3.3 Descripción	54

<b>4.4 Distribución geográfica y Aspectos ecogeográficos</b>	<b>64</b>
<b>4.5 Análisis Estadístico</b>	<b>66</b>
4.5.1 Dimorfismo Sexual	66
4.5.2 Análisis Multivariados	68
<b>5. Discusión</b>	<b>79</b>
<b>6. Conclusiones</b>	<b>91</b>
<b>7. Recomendaciones</b>	<b>93</b>
<b>8. Referencias</b>	<b>94</b>
<b>ANEXOS</b>	<b>103</b>
<b>ANEXO 1</b>	<b>103</b>
<b>ANEXO 2</b>	<b>118</b>
<b>ANEXO 3</b>	<b>126</b>

## INDICE DE TABLAS

- Tabla 1** Características taxonómicas diagnósticas que diferencian a *Colostethus subpunctatus subpunctatus* y *C. ssubpunctatus walesi*. .....(Pag. 16)
- Tabla 2** Lista de variables morfométricas analizadas para los ejemplares adultos de *C. subpunctatus* (*sensu* Hoyos, 1991; Vélez, 1995; Nieto, 1996 y Acosta, 1997).....(Pag. 28)
- Tabla 3** Combinación de variables morfométricas utilizadas para establecer proporciones en los ejemplares adultos de *C. subpunctatus*. .....(Pag. 30)
- Tabla 4** Datos morfométricos para machos y hembras de *C. subpunctatus*, obtenidos a partir de la estadística descriptiva analizada para cada una de las variables cuantitativas estudiadas. ....(Pag. 55)
- Tabla 5** Zonas de vida o formaciones vegetales registradas para *C. subpunctatus*, según datos de localidad geográfica y teniendo en cuenta la metodología propuesta por Espinal y Montenegro (1977).....(Pag. 67)
- Tabla 6** Componentes principales generados para *C. subpunctatus*. .....(Pag. 69)

## INDICE DE FIGURAS

- Figura 1** Representación de algunas variables morfométricas analizadas para los ejemplares adultos de *Colostethus subpunctatus*.....(Pag. 29)
- Figura 2** Diagrama representativo de algunas variables morfométricas analizadas a nivel cefálico en los individuos adultos de *C. subpunctatus*.....(Pag. 29)
- Figura 3** Patrón cromático dorsal y ventral propio de *C. subpunctatus*. .....(Pag. 43)
- Figura 4** Patrón polimórfico del diseño cromático ventral presente en *C. subpunctatus*. .....(Pag. 43)
- Figura 5** Morfotipos cromáticos presentes en *C. subpunctatus*. .....(Pag. 45)
- Figura 6** Representación de los diferentes morfotipos establecidos para *C. subpunctatus*, relacionados con los patrones de distribución actual del grupo.....(Pag. 48)
- Figura 7** Patrón de coloración ventral sexualmente dimórfico para *C. subpunctatus*. .....(Pag. 49)
- Figura 8** Patrón de coloración ventral en ejemplares juveniles de *C. subpunctatus*. (Pag. 51)
- Figura 9** Caracteres morfológicos externos analizados para *C. subpunctatus* **a** – detalles de las regiones palmar y plantar, **b** – Pliegue metatarsiano interno, **c**- banda longitudinal sobre el antebrazo, **d** – patrón de coloración ventral, **e** - gránulos sobre la región sacra.....(Pag. 53)
- Figura 10** Caracteres morfológicos externos analizados para *C. subpunctatus* **a** – forma del rostro en vista dorsal, **b** – tímpano, **c** – región loreal y narinas, **d** *canthus rostralis*....(Pag. 57)
- Figura 11** Variación de la forma del cuerpo en *C. subpunctatus* según el sexo.....(Pag. 59)
- Figura 12** Mapa con la distribución geográfica actual de *C. subpunctatus*. .....(Pag. 65)
- Figura 13** Análisis de componentes principales (ACP) realizado para los individuos machos adultos de *C. subpunctatus*.....(Pag. 71)
- Figura 14** Análisis discriminante bidimensional para las subespecies asignadas de *C. subpunctatus*.....(Pag. 72)
- Figura 15** Análisis discriminante tridimensional para las subespecies asignadas de *C. subpunctatus*.....(Pag. 72)

- Figura 16** Análisis discriminante entre rangos altitudinales, realizado para *C. subpunctatus*. Se observa la función discriminante 1 y 2 y su respectivo grupo centroide.....(Pag. 74)
- Figura 17** Análisis discriminante bidimensional entre rangos altitudinales previamente establecidos para los individuos machos adultos analizados de *C. subpunctatus*.....(Pag. 74)
- Figura 18** Análisis discriminante tridimensional entre rangos altitudinales previamente establecidos, para los individuos machos adultos analizados de *C. subpunctatus*.....(Pag. 75)
- Figura 19** Análisis discriminante realizado teniendo en cuenta las diferentes zonas de vida asignadas a los individuos machos adultos de *C. subpunctatus*. Se observa la función discriminante 1 y 2 y su respectivo grupo centroide.....(Pag. 75)
- Figura 20** Análisis discriminante bidimensional entre las zonas de vida previamente establecidas para los individuos machos adultos de *C. subpunctatus*.....(Pag. 76)
- Figura 21** Análisis discriminante bidimensional entre vertientes geográficas, realizado para los individuos machos adultos de *C. subpunctatus*.....(Pag. 78)

## INDICE DE ANEXOS

- Anexo 1** Citación de ejemplares examinados.....(Pag. 103)
- Anexo 2** Listado de caracteres morfológicos externos revisados para *Colostethus subpunctatus*. .....(Pag. 118)
- Anexo 3** Análisis de varianza de una sola vía (ANOVAS) realizado para las 15 medidas morfométricas analizadas en *C. subpunctatus*. .....(Pag. 126)

## RESUMEN

*Colostethus subpunctatus* es una especie con distribución geográfica restringida a las dos vertientes y el centro de la Cordillera Oriental colombiana, en los departamentos de Cundinamarca y Boyacá principalmente. La ausencia de análisis morfológicos profundos y la falta de estudios taxonómicos recientes que permitan verificar, analizar y actualizar la información que se conoce hasta el momento de dicha especie ha generado serias discrepancias con la asignación de algunos de sus caracteres diagnósticos y adicionalmente su variación morfológica indica que posiblemente se trate de un complejo de dos subespecies.

Fueron revisados 1564 ejemplares adultos confirmados *a priori* como *C. subpunctatus* a partir de los cuales se realizan aportes al conocimientos taxonómico de dicho taxón, teniendo en cuenta un análisis detallado de los trabajos previos sobre la especie y a partir de la revisión y análisis de caracteres morfométricos y morfológicos externos (empleando caracteres usuales y nuevas propuestas, junto con esquemas ilustrativos); se suministran parámetros de variabilidad en el diseño cromático ventral; se propone una diagnosis y descripción taxonómica de la especie; se confirma la presencia de dimorfismo sexual por tamaño y patrón de coloración ventral; se discuten diferencias generadas por algunos autores en la asignación de ciertos caracteres diagnósticos; adicionalmente, se realiza un análisis donde se rechaza la validez de *C. subpunctatus walesi* a partir del análisis de los caracteres morfométricos y morfológicos que la diferencian y basándose en análisis estadísticos multivariados.

Finalmente, se establece la distribución geográfica actual y algunos patrones ecogeográficos propios de *C. subpunctatus* y se amplía el rango altitudinal según datos de localidad geográfica específicos reportados para la especie.

## ABSTRACT

*Colostethus subpunctatus* has a geographical distribution restricted to the central, eastern and western stripes of the colombian East Cordillera, towards Cundinamarca and Boyacá departments. Due to the absence of any deep morphological analysis and the no existence of recent taxonomic research which would allow to verify, analyse and update the information gathered up to this moment about this species, serious differences have been arising in the assignment of some of their diagnosis characteristics. Furthermore, its morphological variation indicates that it can possibly be a two species complex.

1564 adult samples were reviewed, *a priori* confirmed as *C. subpunctatus*, from which new knowledge for its taxonomical matter has arisen, considering the detailed analysis of previous works on this species and starting with the review and analysis of morphometrical and morphological characteristics (using usual characters and new proposals, along with illustrative squemes); a diagnosis and a taxonomical description of the species are proposed: variability parameters on the ventral chromatic design are also suggested; the presence of sexual dimorphism is presented, as for size and for ventral colouring design; differences generated through different authors are considered as far as the assignment of certain diagnosis characteristics; in addition, an analysis is presented where the validity of *C. subpunctatus walesi* is rejected through the analysis of the morphometrical and morphological characteristics which differentiate it, and based on multivariate statistical analysis.

Finally, the existent geographical distribution is established as well as some ecological patterns belonging to *C. subpunctatus* and the altitudinal range is broadened according to specific geographical localization data reported for the species.



## 1. Introducción

La clase Amphibia (**Linneaus, 1758**) se encuentra conformada por más de 5400 especies distribuidas en tres órdenes diferentes: Urodela (salamandras), Gymnophiona (apodas o cecilias) y Anura (ranas y sapos), que aunque presentan diferencias bien marcadas en la forma y tamaño del cuerpo, ecología y comportamiento, se identifican como un grupo evolutivamente monofilético por presentar diversos caracteres derivados que han encausado la evolución de los tres linajes en direcciones muy similares. De estos caracteres vale la pena resaltar: estructura y permeabilidad de la piel y su importancia en el intercambio gaseoso cutáneo (respiración pulmocutánea); *papilla amphibiorum*, área sensora ubicada en la pared del *sacculus* del oído interno, presente en todos los anfibios; complejo *operculum-plectrum* involucrados en la transmisión de sonidos hacia el oído interno, el cual se encuentra fusionado en anuros, cecilias y algunas salamandras; dientes pedicelares, en los cuales la corona y la base está compuesta por dentina y se encuentran separados por una zona de tejido conectivo fibroso, presente en casi todos los anfibios modernos; estructura del músculo *levator bulbi*, ubicado en la base de la órbita e innervado por cinco nervios craneales, presente en ranas y salamandras y en forma modificada en las cecilias (Pough, *et al.*, 1998; Pough, *et al.*, 2002).

- Urodela (salamandras): Comprende 10 familias con aproximadamente 425 especies, distribuidas principalmente en Norte, Centro y Sur América. Muchas salamandras se caracterizan por presentar una cola larga y cuatro miembros bien desarrollados y de igual tamaño, excepto en algunas especies acuáticas donde los brazos se encuentran reducidos. La forma del cuerpo en estos individuos refleja su historia de vida y hábitats, muchas salamandras son terrestres con una buena adaptación a la vida en cavernas, donde la humedad y la temperatura constante marcan un buen hábitat para estos individuos; existen así mismo un gran número de especies acuáticas, las cuales se caracterizan por retener durante la forma adulta ciertos caracteres larvales a través de paedomorfosis (Pough, *et al.*, 2002).

- Gymnophiona (cecilias): Anfibios excavadores o acuáticos, que suelen encontrarse en hábitats tropicales alrededor del mundo. Presentan como características únicas dentro de los anfibios escamas dérmicas y un par de tentáculos protusibles, algunas estructuras generalmente asociadas con los ojos de otros vertebrados se encuentran relacionadas con los tentáculos de las cecilias (músculo *retractor bulbi* y *levator bulbi*), son considerados órganos sensoriales adaptados a su forma de vida; muchas especies carecen de ojos o se encuentran muy reducidos, cubiertos por piel en la mayoría de los casos. Muchos de estos animales pasan su vida entera bajo tierra o en el agua, lo que dificulta el conocimiento sobre su historia de vida, sin embargo trabajos con animales en cautiverio revelan elaboradas especializaciones reproductivas (Pough, *et al.*, 1998; Pough, *et al.*, 2002).

- Anura (ranas y sapos): Los anuros incluyen 27 familias y 310 géneros con más de 4300 especies distribuidas alrededor del mundo excepto en la Antártica (Pough, *et al.*, 1998; Pough, *et al.*, 2002). Es el grupo más grande de anfibios y ocupan la mayor y más variada gama de hábitats en el trópico, evidenciando un alto grado de diversificación (Duellman, 1992). La principal característica que los diferencia es la ausencia de cola (griego *an* = sin y *uro* = cola); la mayoría tienen cuerpo pequeño, cabeza grande y cuatro miembros bien desarrollados, los cuales les permiten adoptar diferentes tipos de locomoción. Presentan una amplia gama de modos reproductivos y por lo general la fertilización es externa que se realiza por contacto entre macho y hembra a través de un mecanismo denominado *amplexus* (Pough, *et al.*, 1998).

Colombia, con una amplia variedad de ambientes producto de la interacción de procesos bióticos y abióticos, es uno de los países neotropicales con mayor número de vertebrados en el ámbito global, ocupando el primer lugar en cuanto al número de especies de aves y anfibios presentes en todo el territorio (Ruiz, *et al.*, 1996). Para el caso específico de los anuros se reportan nueve familias, 56 géneros y más de 700 especies agrupadas de la siguiente manera: Bufonidae (nueve géneros-69 especies), Centrolenidae (tres géneros-71 especies), Dendrobatidae (cinco géneros-88 especies), Hylidae (14 géneros-151 especies), Leptodactylidae (16 géneros-262

especies), Microhylidae (nueve géneros-14 especies), Pipidae (un género-cuatro especies), Pseudidae (un género- una especie) y Ranidae (un género-tres especies) (Acosta, *com pers*).

La familia Dendrobatidae (Cope, 1865 “1850”), actualmente conformada por nueve géneros y cerca de 200 especies en el mundo, se encuentra distribuida específicamente en Sur América y hacia la parte sur de Centro América (Lötters, *et al.* 2000; Pough, *et al.*, 2002). La mayoría de Dendrobatidos son diurnos y terrestres y se caracterizan por presentar secreciones tóxicas en la piel, que son utilizadas por algunos grupos indígenas Suramericanos; sin embargo no todos los miembros son altamente tóxicos y algunos grupos ancestrales generalmente carecen de toxinas (*Aromobates* y *Colostethus*). La posición filogenética de la familia Dendrobatidae dentro de los Neobatrachia ha sido durante mucho tiempo muy controversial, relacionada por diversos autores con Leptodactylidae o Ranidae (Pough, *et al.*, 1998). Vale la pena señalar que diversos estudios con datos de secuencias de ácido desoxirribonucleico (DNA) ribosomal ubican a los Dendrobátidos con la familia Bufonidae (Hillis, *et al.*, 1993).

En Colombia los géneros pertenecientes a la familia Dendrobatidae son: *Allobates* (15 especies), *Colostethus* (49 especies), *Dendrobates* (14 especies), *Epipedobates* (siete especies) y *Phyllobates* (tres especies) (Global Amphibian Assessment (G.A.A), 2003; Acosta, *com pers.*).

El género *Colostethus* (Cope, 1866) es un ensamblaje conformado por más de 100 especies a nivel mundial, distribuidas principalmente en la Región Andina Suramericana (Lima & Caldwell, 2001). Es uno de los géneros más importantes y diversificados existentes en Colombia, junto con *Centrolene* y *Eleutherodactylus* (Lynch y Ruiz-Carranza, 1985). Sus especies se caracterizan por presentar dedos de los pies con discos y almohadillas, dentición premaxilar y maxilar, coloración críptica la cual algunas veces involucra patrones cromáticos tales como bandas ventrolaterales, dorsolaterales y laterales oblicuas (Coloma, 1995) y ausencia de alcaloides en la piel; sin embargo, Daly, *et al.*, (1994) reportaron la presencia de un alcaloide reconocido como tetrodotoxin en *Colostethus inguinalis*. La mayoría de

las especies que lo conforman carecen de membranas interdigitales o se caracterizan por tener dichas membranas restringidas apenas a su porción basal, aunque se conocen varias especies de Panamá, Colombia, Ecuador y Perú con membranas parciales o extensas, tales como *C. chocoensis*, *C. palmatus* y *C. vergeli*, entre otras (Lynch y Ruiz-Carranza, 1985).

Muchos trabajos se han hecho sobre la sistemática del grupo, donde se propone que las especies del género *Colostethus* comprenden la porción basal en la familia Dendrobatidae. Los clados derivados de esta familia, como por ejemplo, *Phyllobates* y *Dendrobates* difieren de *Colostethus* por ser especies de colores brillantes, que poseen alcaloides tóxicos en la piel (Lima & Caldwell, 2001).

La especie *Colostethus subpunctatus* (Cope, 1899), objeto de este estudio, se caracteriza por presentar: longitud rostro-cloacal entre 16.7-21.7 mm. en machos y 18.7-26.5 mm. en hembras; primer dedo manual más largo que el segundo; tercer dedo manual en machos no dilatado; pliegue metatarsal generalmente presente; banda lateral oblicua presente; banda ventrolateral y dorsolateral ausente; vientre con manchas oscuras sobre un color de fondo claro; sin dimorfismo sexual en el color ventral (Edwards, 1974; Hoyos, 1991). Su distribución biogeográfica cubre el centro y las dos vertientes de la Cordillera Oriental colombiana, hacia los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, sobre gran parte de lo que se considera como Altiplano Cundiboyacense, con una elevación promedio de 2100-4020 m. (Acosta, 2000; Ardila y Acosta, 2000); Hernández-Camacho, *et al.* (1992), Kaplan, (*com pers.*) y Grant (*com pers.*), proponen a esta especie como endémica de Colombia. Adicionalmente, se caracteriza por presentar actividad diurna o nocturna durante la vocalización, transporte y deposición de las larvas, su periodo reproductivo se relaciona con la finalización del periodo de lluvias fuertes (Fandiño, *et al.*, 1997).

*Colostethus subpunctatus* actualmente presenta serios problemas a nivel taxonómico que se generan por la ausencia de análisis morfométricos y morfológicos externos recientes que permitan verificar, analizar y actualizar la información que se tiene hasta el momento de dicho taxón. La revisión bibliográfica demuestra serias discrepancias por parte de diversos autores en la asignación de algunos de sus

caracteres diagnósticos, como por ejemplo tratar de definir si existe o no coloración ventral sexualmente dicromática y la relación de los dedos I y II manuales; de igual forma, una ligera variación morfológica y geográfica indican que posiblemente se trate de un complejo de dos subespecies, sin embargo hasta el momento no se conocen estudios taxonómicos que intenten resolver la validez o no de la subespecie *walesi* (Cochran & Goin, 1970). La morfología externa de *C. subpunctatus* indica una amplia variabilidad en el patrón cromático ventral, la cual se debe tener en cuenta para la definición e identificación de dicha especie. Finalmente, los datos obtenidos a través de los diferentes catálogos de colección revisados para la elaboración del presente trabajo indican una variación ligera pero significativa en los patrones de distribución geográfica y altitudinal del grupo.

Teniendo en cuenta los planteamientos antes señalados, el objetivo del presente estudio es aportar, al conocimiento de *C. subpunctatus*, elementos de referencia que permitan corroborar y actualizar la información taxonómica que se tiene hasta el momento de dicho taxón, estableciendo como objetivos específicos el desarrollo de un análisis morfométrico y morfológico que permita revalidar las variables morfométricas y los caracteres morfológicos externos (anatómicos y cromáticos) útiles para una adecuada diagnosis y descripción de la especie; asimismo, revisar las diferencias o afinidades de las subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* a nivel taxonómico, generadas por Cochran & Goin (1970) y establecer la distribución geográfica actual y algunos aspectos ecológicos propios de *C. subpunctatus*.

Debido a que las colecciones del laboratorio de Herpetología de la Pontificia Universidad Javeriana, del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia-Bogotá y los museos de la Universidad de la Salle y del Instituto Alexander von Humboldt, poseen la mejor y más completa muestra representativa de la especie en el ámbito nacional, encontrando cerca de 2000 ejemplares colectados en diferentes localidades del país, permite la ejecución de un trabajo que sentará las bases para orientar en un futuro a una correcta asignación taxonómica de *C. subpunctatus* en Colombia, y de esta forma servirá también para destacar la

importancia que tienen las colecciones de referencia y su valiosa ayuda en este tipo de investigaciones, por ser una base sólida e importante para la realización de trabajos científicos.

## 2. Marco teórico y revisión de la literatura

### 2.1 Familia Dendrobatidae (Cope, 1865“1850”)

#### 2.1.1 Características generales

La familia Dendrobatidae es un grupo de anfibios anuros terrestres Neotropicales, que comprende cerca de 200 especies clasificadas en nueve géneros: *Allobates*, *Aromobates*, *Colostethus*, *Dendrobates*, *Epipedobates*, *Mannophryne*, *Minyobates*, *Nephelobates*, *Phobobates* y *Phyllobates* (Coloma, 1995; Glaw, *et al.* 1998; Lötters, *et al.* 2000), teniendo en cuenta que Clough & Summers (2000) y Vences, *et al.*, (2000) en la Global Amphibian Assessment (G.A.A) para Agosto del 2003 propusieron que el género *Minyobates* debería ser considerado nominalmente según la propuesta de Silverstone (1975) bajo el corte nomenclatural de *Dendrobates* y por lo tanto las especies que lo conforman quedaría asignadas a este último género.

La mayoría de las especies se caracterizan por presentar alcaloides en la piel, coloración aposemática o críptica, y amplexus cefálico, el cual ha servido para la presunción del género base entre los Dendrobátidos, y tal como se conoce es un carácter único entre los anuros (Duellman & Trueb, 1986). Suelen ser diurnas y terrestres; se caracterizan por presentar un desarrollado cuidado parental hacia los huevos y los renacuajos. Los huevos son depositados en ambientes arbóreos o terrestres, al hacer eclosión los renacuajos se adhieren a la espalda de uno de los padres y cargados por un periodo de tiempo variable hasta ser depositados en algún cuerpo de agua (Pough, *et al.*, 1998).

Un complejo de patrones de comportamiento se difunde entre los diferentes géneros de esta familia; estos rasgos han permitido realizar importantes estudios de comportamiento y evolución dentro del grupo (e.j., Weygoldt 1987; Summers 1992; Toft 1995; Caldwell 1996, 1997; Summers *et al.* 1997; Summers & Earn, 1999; Vences, *et al.*, 1998) (citado por Vences, *et al.*, 2000).

### 2.1.2 Antecedentes taxonómicos

Los Dendrobátidos son relativamente bien definidos como un grupo monofilético (Myers & Ford, 1986; Myers *et al.*, 1991; 1995). Muchos debates existen respecto a la posición filogenética de la familia en los más importantes linajes de los Neobatrachia. Dentro de los grupos hermanos propuestos están Hílidos, Leptodactílidos (Noble, 1931; Lynch, 1971, 1973; Laurent, 1986), Arthroléptidos (Ford, 1989, 1993), Microhílidos (Blommers-Schlösser, 1993), y Ránidos: Petropedetinae (Griffiths, 1959) y Mantellinae (Zimmermann, 1996). Recientes estudios moleculares ubican a los Dendrobátidos dentro del linaje de los Hílidos (conformado por familias tales como Bufonidae, Hylidae, Leptodactylidae y Myobatrachidae (Hedges & Masón, 1993; Hay, *et al.*, 1995; Ruvinsky & Masón, 1996)), o simplemente no logran resolver su posición filogenética (Hillis, *et al.*, 1993)(citado por Vences, *et al.*, 2000).

Según Lötters, *et al.* (2000), durante años, tres importantes nombres genéricos han sido aceptados dentro de la familia Dendrobatidae: *Colostethus*, *Dendrobates* y *Phyllobates* (Savage, 1968; Silverstone, 1975, 1976), teniendo en cuenta que la división de la familia ha estado sujeta a muchos cambios en los últimos 20 años. Nuevos géneros fueron encontrados por Lynch & Ruiz-Carranza (1982), Myers (1987), Zimmermann & Zimmermann (1988), Myers, *et al.* (1991) y La Marca (1992, 1994), sin embargo, la validez de muchos de estos no ha sido aceptada (Myers, *et al.*, 1991; Toft, 1995; Jungfer, *et al.*, 1996).

Por otro lado, diferentes autores afirman que el análisis de las relaciones filogenéticas entre géneros Dendrobátidos no ha sido comprendido hasta el momento, ya que se basan en unos pocos caracteres morfológicos, etológicos, inmunológicos y de toxinas de la piel, (Maxson & Myers, 1985; Myers, *et al.*, 1991; 1995; Toft, 1995; Caldwell, 1996). Summers, *et al.* (1997; 1999) discutió las relaciones entre *Dendrobates* basados en secuencias de DNA (Vences, *et al.*, 2000).

### 2.1.3 Distribución geográfica

Las ranas Dendrobátidas son un grupo predominantemente Suramericano, su rango de distribución cubre gran parte del norte del continente. La mayoría de especies se encuentra hacia el norte de los Andes, la parte sur, este y oeste de la Amazonía y las regiones bajas y húmedas del Pacífico, con una representación dispersa en Guyana. Unas pocas especies o poblaciones se encuentran en la parte sureste de Brasil y en las islas de Trinidad, Tobago y Gorgona. Existe adicionalmente, un centro pequeño pero interesante de diversidad en la parte sur de América Central (desde Nicaragua hasta Panamá) (Maxson & Myers, 1985).

## 2.2 Género *Colostethus* (Cope, 1866)

### 2.2.1 Características generales

Las ranas del género *Colostethus* son especies terrestres que por lo general se encuentran a orillas de las quebradas o en los peñones sobresalientes de sus cauces. Algunas especies, generalmente las más pequeñas, viven en barrancos y otros lugares húmedos, pero nunca lejos del agua; es de los pocos géneros de ranas en el que se ha observado cortejo por parte del macho (Rivero y Serna, 1985). A pesar de su coloración críptica (muchas son café), son animales bastante llamativos por su abundancia, actividad diurna y vocalización frecuente (Myers, 1991).

Según Coloma (1995), los caracteres usados, o que son potencialmente útiles en la diagnosis de las especies del género *Colostethus*, son: 1) tamaño; 2) discos sobre los dedos de las manos y de los pies; 3) longitud relativa del primer y segundo dedo manual; 4) rebordes dérmicos en dedos manuales y pediales; 5) tercer dedo manual en machos; 6) pliegues tarsianos; 7) membrana interdigital manual y pedial; 8) patrones de coloración dorsal; 9) banda dorsolateral; 10) banda lateral oblicua; 11) banda ventrolateral; 12) manchas sobre la región gular y el pecho; 13) coloración ventral; 14) gránulos y espículas; 15) gónadas en machos.

### 2.2.2 Antecedentes taxonómicos

Las ranas Dendrobátidas del género *Colostethus* son consideradas los miembros más primitivos de esta familia (Lynch, 1982).

Según Coloma (1995), muchos intentos se han hecho para aclarar la sistemática de dicho género. Savage en 1968 propuso un acuerdo genérico para las formas dendrobátidas aparentemente no tóxicas, él sinonimizó *Prostherapis* (Cope, 1868) e *Hyloxalus* (Jiménez de La Espada, 1871) con *Colostethus* (Cope, 1866). En 1920 y 1970 este género es reconocido como *Phyllobates* por Barbour & Noble y Cochran & Goin respectivamente. Edwards (1971) siguió la propuesta de Savage y nombró 43 especies nominales para el género *Colostethus* y asignó provisionalmente dentro éste especies ubicadas en otros géneros (e.j. *Phyllodromus*). La sistemática de los miembros incluidos en este género ha estado dirigida a niveles supraespecíficos usando principios fenéticos y filogenéticos.

Edwards (1974), reorganizó 62 especies distribuidas a través de bosques Neotropicales de subpáramo, desde Costa Rica y sur de Tobago hasta Bolivia y hacia el este y sureste de Brasil. Las ranas incluidas en el género por Edwards (1974) poseen discos y almohadillas en los pies, dentición maxilar y premaxilar, y usualmente bandas tenues dorsolaterales, lateral oblicua y/o ventrolateral. Estas características, muchas de las cuales son sinapomórficas para la familia, se combinan con la ausencia de pumiliotoxinas, batracotoxinas e histrionicotoxinas, alcaloides encontrados en la piel de muchos Dendrobatidos (Lynch, 1982; Myers & Daly, 1983), sin embargo Daly, *et al.*, (1994) reportaron la presencia de un alcaloide denominado tetrodotoxin en *Colostethus inguinalis*, colectados en el Valle de Antón, provincia de Panamá.

Algunos grupos naturales (monofiléticos) han sido propuestos por Rivero (1979), Lynch (1982), La Marca (1985; 1992) y Myers, *et al.* (1991). Rivero (“1988”) revisó agrupaciones del género *Colostethus* realizadas por Edwards (1974), ya que existían características que no se destacaban en ese trabajo, por lo tanto algunas relaciones no fueron tenidas en cuenta; él propuso ocho grupos monofiléticos

y discutió relaciones entre grupos. Rivero y Serna (1988) posteriormente adicionaron otro grupo a los ocho previamente reconocidos (Coloma, 1995).

La agrupación supraespecífica de *Colostethus* hecha por Rivero (1988; 1991), Rivero y Serna (1988) y Rivero y Almendariz (1991) facilitó el inicio de los estudios sistemáticos en el género. Sin embargo, algunas características sinapomórficas utilizadas para definir los grupos mostraron cierta inconsistencia en varias de las especies agrupadas. Por otra parte, existen grupos que tienen una o dos sinapomorfias que los hacen al parecer, monofiléticos. Este es el caso, por ejemplo, del grupo *vertebralis* (I) (*sensu* Rivero, 1988), caracterizado por manchas pectorales; del grupo *edwardsi* (V) (*sensu* Rivero, 1988), que tiene un embudo cloacal y del grupo *trinitatis* (VI) (*sensu* Rivero, 1988), que posee un collar pectoral (Morales y Schulte, 1993).

Según Lynch (1982), la presencia de un embudo cloacal, carácter que separa las ranas del grupo *edwardsi* (V) del resto de *Colostethus*, es suficiente para unir estas dos especies como un grupo distinto entre los dendrobátidos; futuros estudios en este grupo y en otros *Colostethus*, probablemente soportarán su separación genérica.

Muchos de los grupos de especies que se han propuesto (y que han dado rangos genéricos en algunos casos) carecen de sinapomorfias inambiguas y sólo son reflejo de similitudes fenéticas (Coloma, 1995; Grant & Castro, 1998).

### 2.2.3 Distribución geográfica

Mientras los Dendrobátidos que poseen coloración aposemática han recibido gran atención en años recientes, datos básicos sobre distribución, historia natural y sistemática no han sido estudiados en muchos *Colostethus*. Un gran número de especies son consideradas endémicas, pero para muchos esto es probablemente resultado de la carencia de registros de distribución geográfica en la literatura (Grant & Castro, 1998).

El género *Colostethus* se distribuye en las islas de Martinica y Tobago y desde el sur de Nicaragua hasta el norte de Bolivia y sureste de Brasil. La gran

diversidad de este género comprende la región Andina de Colombia, Ecuador y Perú (Duellman, 1999; Lima & Caldwell, 2001).

### 2.3 *Colostethus subpunctatus* (Cope, 1899)

- ▶ Reino: **Animalia**
- ▶ Phylum: **Chordata**
- ▶ Subphylum: **Vertebrata**
- ▶ Superclase: **Tetrápoda**
- ▶ Clase: **Amphibia (Linnaeus, 1758)**
- ▶ Orden: **Anura (Rafinesque, 1815)**
- ▶ Familia: **Dendrobatidae (Cope, 1865 “1850”)**
- ▶ Género: ***Colostethus* (Cope, 1866)**
- ▶ Especie: ***Colostethus subpunctatus* (Cope, 1899)**

#### 2.3.1 Características generales

Esta especie se caracteriza por presentar actividad diurna y nocturna durante la vocalización, el transporte y la liberación de las larvas. La actividad reproductiva se ajusta al patrón de lluvias, donde los machos vocalizan al inicio de la época lluviosa, y el transporte de larvas coincide con las primeras lluvias fuertes, cuando las charcas usadas para su liberación se mantienen llenas. El período reproductivo termina después del periodo de lluvias fuertes. El número de larvas transportadas en el dorso de los machos es muy variable, debido a que las larvas abandonan el dorso del macho sucesivamente y no todas en la misma charca (Fandiño, *et al.*, 1997).

El canto *Colostethus subpunctatus* está conformado por notas cortas (cerca de 20 ms. de duración), producidas dentro de un rango repetitivo de una nota cada 1.3 segundos, formando series con duración no definida (más de un minuto). La longitud del intervalo de silencio entre cantos es variable. Una nota está compuesta por rangos de 2800–3600 Hz, sin modulación de frecuencia (Fandiño, *et al.*, 1997). Según

Navas (1996a, 1996b) y Navas & Bevier (2001), el canto en esta especie puede estar muy relacionado con la temperatura corporal y del ambiente, con mayor actividad en ambientes fríos ( $\geq 2900$ -3500 m.).

Según Edwards (1974) los renacuajos poseen hileras de dentículos iguales en longitud; hacia el estadio 26 la segunda hilera superior está dividida medialmente; en los estadios 29–36, se dividen medialmente la segunda hilera superior y la primera hilera inferior; la boca está dirigida ventralmente y es bordeada por el lado y a lo largo del labio inferior por una hilera continua de papilas; el labio superior es descubierto; el labio inferior no está expandido; el ano es medial; los ojos se dirigen dorsolateralmente; el cuerpo es gris rosáceo, la cola es blanco crema con una reticulación café grisáceo.

♦ **Coloración en vida (*sensu* Hoyos, 1991)**

Dorado y/o amarillo iridiscente en los límites entre el dorso y las zonas laterodorsales, con visos verdosos; una franja midsagital amarillo-dorado que recorre la superficie desde el extremo del rostro hasta el urostilo; manchas pardo oscuras en la superficie dorsal, con puntos pequeños negros en el área supraocular; una fila de manchas negras que bordean la banda oblicua amarillo-dorado; una línea pardo oscura se prolonga desde el extremo del rostro a través del canto rostral hasta el borde anterior del ojo, pasando por el borde externo del párpado superior y siguiendo a través del tímpano hasta el nivel de la escápula.

Brazos amarillo intenso con puntos grises poco conspicuos; antebrazos amarillo rojizo con manchas negras irregulares dispersas; borde anterior del brazo recorrido por una línea pardo oscura la cual también, en algunos casos, bordea el área posterior del mismo y del antebrazo hasta la palma de la mano. La parte interna del miembro posterior es pardo-gris oscura, con manchas irregulares negras o pardo oscuras en el muslo; se presenta cierta iridiscencia y tonos verdosos; borde posterior de la pierna con franjas negras irregulares que no llegan ni a la mitad dorsal de esta; parte interna de los tarsos amarillo-rojiza con manchas negras irregulares, presentando la misma coloración en los tres dedos internos; borde posterior del muslo con una línea pardo oscura o negra, flancos grises.

Garganta amarillo claro o crema, con el borde de la mandíbula amarillo intenso, salpicada por puntos oscuros muy pequeños; vientre de fondo azul-verdoso en sus 2/3 partes, pasando a amarillo rojizo en la parte posterior; vientre manchado o reticulado en la parte posterior.

Zona ventral de los miembros anteriores roja en casi toda su extensión, pues el área de la axila es amarillo claro o amarillo verdoso; base de los miembros, pardo oscuro; en el centro de cada brazo se observa claramente una mancha negra; palmas pardo rojizas con bordes rojizos. Región ventral de los muslos varía de amarillo intenso a rojo-naranja, borde anterior amarillo pálido intenso; una línea pardo oscura en el límite entre el muslo y la zona inguinal; pierna amarillo intenso, con puntos negros, los cuales se hacen mas densos hacia el borde interno de los tarsianos, que a su vez son pardo oscuros; plantas pardo-gris con bordes rojos.

♦ **Coloración en alcohol al 70% (*sensu* Hoyos, 1971)**

El color general varía de pardo amarillo a pardo muy oscuro, pasando por gris claro, gris y pardo-gris. Las franjas se tornan pardas muy claras y las manchas pardo-gris. En algunos ejemplares, los miembros se tornan pardo muy pálido. Piso de la boca y garganta, así como zona ventral de los miembros anteriores y posteriores, blancos o amarillo muy pálido. Vientre de fondo gris-verdoso o amarillo pálido, con puntos negros o pardo oscuros. Palmas y plantas varían entre amarillo pálido, gris claro, pardo gris y pardo oscuro. Flancos varían entre gris claro y gris verdoso, y entre pardo-gris y pardo

### 2.3.2 Antecedentes taxonómicos

*Colostethus subpunctatus* fue descrita bajo el corte nomenclatural genérico de *Prostherapsis subpunctatus* por Cope (1899) teniendo en cuenta ocho ejemplares colectados en los alrededores de Bogotá-Cundinamarca, en este trabajo el autor realiza la descripción de la especie a partir de unos pocos caracteres morfológicos externos, variables morfométricas y patrones de coloración; posteriormente Werner en ese mismo año, describe a *Prostherapsis variabilis* que es considerado un sinónimo

de ésta entidad debido a su distribución en los municipios de Fusagasugá, Sibaté y Bogotá en rangos altitudinales semejantes (entre 2300-2800 m.). Peracca en 1914 realiza algunas colecciones de esta especie y amplía su rango altitudinal hasta 3600 m., adicionando algunas localidades más al norte; posteriormente Werner en 1916 considera el estado nomenclatural y cambia el epíteto específico a *Prostherapis tarsalis* en el cual se reconocen ejemplares colectados en la Sabana de Bogotá; sin embargo, Barbour & Noble en 1920 realizan una revisión del género ya denominado *Phyllobates* y proponen una clave para la identificación de algunas especies pertenecientes a este género, en las cuales se trata a la especie bajo el nombre de *Phyllobates subpunctatus*; Dunn en 1924 y Noble en 1926 reconocen esta especie también como *subpunctatus*. Hacia 1944, Dunn realiza un trabajo sobre la herpetofauna de la Sabana de Bogotá, donde adiciona algunas localidades y describe algunos caracteres taxonómicos y reproductivos de la especie. Así mismo Stebbins & Hendrickson en 1959 reseñan esta especie.

Cochran & Goin (1970), reconocen dos subespecies a lo que denominan *P. subpunctatus subpunctatus* y *P. subpunctatus walesi* al considerar que esta última posee rasgos taxonómicos distintivos y una distribución geográfica diferente (hacia el departamento de Boyacá); adicionalmente, para *P. subpunctatus subpunctatus* se amplía la distribución geográfica hacia el departamento del Meta–Villavicencio, siendo este un registro bastante dudoso para la especie; los autores consideran que la comparación de las poblaciones pertenecientes al departamento de Boyacá difieren notablemente de los estudiados en los departamentos de Meta y Cundinamarca. En este trabajo se realiza una descripción más completa de cada uno de los subgrupos utilizando un gran número de caracteres morfológicos externos, algunas variables morfométricas y la descripción general de los patrones de coloración en alcohol (Tabla 1).

**Tabla 1:** Cuadro comparativo de las características taxonómicas diagnósticas que diferencian a *P. subpunctatus subpunctatus* de *P. subpunctatus walesi* según Cochran & Goin (1970).

<i>P. subpunctatus subpunctatus</i>	<i>P. subpunctatus walesi</i> <sup>1</sup>
La distancia desde el extremo del rostro es casi igual a la distancia desde los ojos.	La distancia desde el extremo del rostro es 2/3 su distancia desde el ojo.
Región loreal plana.	Región loreal cóncava.
Diámetro de los ojos igual a la distancia desde el extremo del rostro.	Diámetro de los ojos 4/5 su distancia desde el extremo del rostro.
Diámetro interorbital 1½ veces mas que el párpado superior.	Diámetro interorbital es doble veces mas que el párpado superior.
Tímpano muy evidente, su mayor diámetro 2/3 que el ojo, separado del ojo por un intervalo igual a 1/3 su propio diámetro.	Tímpano pequeño pero notorio, su mayor diámetro es ½ que el de los ojos, separados del ojo por un intervalo igual a ½ su propio diámetro.
Dedos de los pies largos, libres, con puntas bulbosas y crestas laterales.	Dedos moderados en longitud, palmeados y con crestas laterales pequeñas.
Tubérculo metatarsal interno ovalado y otro externo pequeño y redondo.	Tubérculo metatarsal interno pequeño, pero notorio, y uno externo grande y prominente
Pliegue dérmico en el talón y la rodilla.	Pronunciado pliegue dérmico en el talón y la rodilla.
Cuerpo moderadamente esbelto.	Cuerpo más bien robusto.
Zona ventral con granulación severa.	Vientre suave, con algunos gránulos débiles.

<sup>1</sup> Adicionalmente, tibia mucho mas corta que *P. subpunctatus subpunctatus*, entre 37% y 46% la longitud total del cuerpo (Cochran & Goin, 1970).

Subsecuentemente Edwards (1971) registra estas observaciones, e incluye a las subespecies dentro de la sinonimia genérica de *Colostethus subpunctatus* y *Colostethus variabilis*. Posteriormente, en 1974 este mismo autor realiza un análisis fenético sobre el género *Colostethus*, en este trabajo el autor muestra una sinonimia bastante completa para *C. subpunctatus* y propone la diagnosis para la identificación de esta especie así como notas sobre distribución, patrones de coloración en vida, características generales de las larvas y datos sobre el canto de ésta especie.

Rivero y Serna (1985), en su trabajo sobre la identificación de los *Colostethus* de Colombia, proponen una clave para el reconocimiento de algunas especies pertenecientes a este género; en este trabajo los autores plantean algunos caracteres para la identificación de *C. subpunctatus*. Estos mismos autores en 1988 también hacen referencia a las subespecies propuestas inicialmente por Cochran & Goin (1970) y establecen que existen claras diferencias entre las poblaciones respectivas y el nombre de *C. subpunctatus walesi*, según ellos parece estar justificado.

Por otro lado, según Rivero y Serna (1988) para esa fecha los *Colostethus* de América del Sur no se habían agrupado supraespecíficamente (bajo el nivel del género) y la distribución de los varios grupos y su relación y posible origen no se habían sugerido, por tal razón Rivero (1988), decide organizar las especies del género en ocho grupos, cuatro de los cuales se encuentran representados en Colombia: el I-*vertebralis*, el II-*brunneus*, el IV-*edwardsi* y el VI-*fuliginosus*, asignando a *C. subpunctatus* dentro del grupo VI, caracterizándolo en esta agrupación por la ausencia de línea dorsolateral y ventrolateral, carencia de diseños pectorales, con línea lateral oblicua, sin coloración sexual dicromática, tercer dedo manual no dilatado en los machos y vientre manchado reticulado o inmaculado; el autor en este mismo trabajo comenta que la monofilia en este grupo es mucho menos segura que en los otros casos, ya que algunas de las especies que hacen parte de éste, se apartan geográficamente del resto.

Posteriormente Rivero y Serna (1988), realizaron una reclasificación de los grupos anteriormente propuestos, donde consideran la posibilidad que el grupo VI no fuera monofilético confirmando así lo dicho por Rivero (1988) y asignan esta especie

al grupo IX del género según la nueva organización, debido a que para ellos no existen consistencias claras en la utilización de caracteres taxonómicos para su identificación.

Hoyos (1991), caracteriza las poblaciones de *C. subpunctatus* en el Parque Nacional Natural Chingaza (P.N.N. Chingaza); en este trabajo se analizan algunos caracteres propuestos por Dunn (1944), Cochran & Goin (1970), Edwards (1974) y Rivero y Serna (1988) para la especie. Se proponen algunos nuevos caracteres y adicionalmente se incluyen notas relacionadas con su historia natural; además plantea un serio problema en cuanto al tamaño de los dedos de la mano I y II: según Hoyos (1991) y de acuerdo con Edwards (1974), el primer dedo es más largo que el segundo, mientras que para Rivero y Serna (1988) y Cochran & Goin (1970) es más corto, lo que representa serias discrepancias ya que Edwards (1974) incluye este carácter dentro de la diagnosis y Rivero y Serna (1988) dentro de la clave como un discriminante fundamental para la identificación de la especie.

#### 2.3.2.1 Morfometría

A través del tiempo se han realizado diferentes análisis morfométricos para *Colostethus subpunctatus*, ya sea para definir diversos caracteres utilizando proporciones de medidas morfométricas o teniendo en cuenta las medidas como complemento de las diferentes descripciones o diagnosis morfológicas realizadas hasta el momento. Cope (1899) incluye seis medidas dentro de la descripción original de la especie, tales como: 1) Longitud de cabeza y cuerpo (43 mm.); 2) longitud desde la cabeza hasta el borde posterior del tímpano (7 mm.); 3) longitud del brazo (13 mm.); 4) longitud de la mano (6 mm.); 5) longitud de la pierna (31 mm.); 6) longitud del pie (16 mm.). Werner en 1899 solo tuvo en cuenta morfométricamente la longitud total del macho (20 mm.) y de la hembra (22 mm.), y definió algunas proporciones para realizar su descripción. Dunn (1944) revisó especímenes entre 10–24 mm. de longitud total, y consideró que la medida propuesta por Cope (1899) para

la longitud de cabeza y cuerpo de 43 mm. pudo estar errada y su verdadero valor es 23 mm.

En el trabajo realizado por Cochran & Goin (1970), los autores tuvieron en cuenta siete medidas básicas para *Phyllobates subpunctatus subpunctatus*, que son: 1) Longitud cabeza y cuerpo (22 mm.); 2) longitud cefálica (7.5 mm.); 3) ancho cefálico (7.5 mm.); 4) fémur (8.5 mm.); 5) tibia (9.5 mm.); 6) pie (10.5 mm.); y 7) mano (6 mm.); para *P. subpunctatus walesi* tuvieron en cuenta las mismas variables pero los valores cambiaron ligeramente: 1) longitud cabeza y cuerpo (23 mm.); 2) longitud cefálica (7mm.); 3) ancho cefálico (7.5 mm.); 4) fémur (9 mm.); 5) tibia (9 mm.); 6) pie (10 mm.) y 7) mano (6 mm.); según este trabajo, las diferencias morfométricas y algunas proporciones fueron de gran importancia en la asignación de las dos subespecies, en especial la longitud de la tibia, la cual para los autores es generalmente más larga en los ejemplares de Cundinamarca y Meta que en los encontrados en Boyacá, promediando 43.7% de la longitud total en Cundinamarca y Meta y 41.2% en Boyacá.

Edwards (1974) tiene en cuenta tan sólo una medida dentro de la diagnosis de la especie: 1) longitud rostro-cloacal en machos adultos entre 16.7–21.7 mm. y en hembras adultas entre 18.7–26.5 mm. Hoyos (1991), tuvo en cuenta 12 variables morfométricas y calculó parámetros estadísticos que permitieron definir algunos caracteres externos, los cuales se incluyen dentro de la descripción de la especie, tales como: 1) el ancho cefálico es aproximadamente el 31.20% de la longitud rostro-cloaca (LRC) en hembras y 33.65% en machos; 2) el ancho del párpado es aproximadamente el 49.19% del diámetro interorbital (DIO) en hembras y el 51.75% en machos; 3) la longitud narina-rostro (LNR) es aproximadamente el 62% del diámetro de la orbita (DO) en hembras y el 60.48% en machos.

#### 2.3.2.2 Morfología externa

Hasta el momento, muchos aportes se han hecho en cuanto a la morfología externa de *Colostethus subpunctatus*. Cope (1899) quien describió por primera vez

la especie, tuvo en cuenta unos pocos caracteres externos dentro de su descripción, tales como: rostro redondeado, región loreal vertical, disco del tímpano diferenciado y  $\frac{2}{3}$  el diámetro del ojo, dos pequeños tubérculos metatarsianos, primer dedo igual al segundo, lengua ovalada, pequeñas dilataciones digitales y rostro 1.5 a 1.2 veces tan largo como el diámetro del ojo. Subsecuentemente, Werner (1899), realizó una descripción mas completa de la especie teniendo en cuenta ciertos caracteres morfológicos externos, muchos de los cuales se nombraron a partir de proporciones morfométricas, como por ejemplo: rostro vertical y redondeado, con el borde recto y no muy marcado; las narinas se encuentran mucho mas cerca al extremo del rostro que al ojo; el espacio interorbital es casi el doble de ancho que el párpado superior; el tímpano es mas o menos la mitad de ancho que el ojo, y es claramente marcado; primer y segundo dedo manual igual de largos; dedos de los pies unidos en la base por membranas; pequeños discos en los dedos de las manos y de los pies; pequeño tubérculo metatarsiano interno; lengua de borde liso o con muescas y piel lisa en toda su extensión.

Por otro lado, Cochran & Goin (1970) realizaron un análisis morfológico mucho más completo, el cual permitió definir las dos entidades taxonómicas propuestas por estos autores, muchos caracteres utilizados en este trabajo no habían sido nombrados en otras descripciones, lo que permitió un mejor conocimiento de la especie y como en trabajos anteriores, gran parte de los caracteres fueron definidos a partir de proporciones morfométricas. Los caracteres propuestos por Cochran & Goin (1970) para cada una de las subespecies son:

♦ *Phyllobates subpunctatus subpunctatus*: lengua tan ancha como la abertura de la boca, ovada, borde posterior libre y sin muescas; rostro redondeado; mandíbula superior se extiende mas allá de la inferior; narinas laterales ligeramente proyectadas; región loreal plana, con ligero surco entre ésta y el labio superior; ojos grandes, prominentes, diámetro igual a la distancia desde la punta del rostro; distancia interorbital  $1\frac{1}{2}$  veces mas que el párpado superior, e igual al intervalo entre narinas; tímpano muy evidente; dedos manuales largos, libres y con crestas laterales; primer dedo manual un poco mas corto que el segundo, el cual alcanza la base de la

penúltima falange del tercero; pequeña y débil almohadilla en el pulgar; *callus palmar* redondo; tubérculos metacarpianos bien desarrollados; dedos de los pies largos, palmeados en la base y con crestas; tercer dedo del pie mas largo que el quinto; se distingue un tubérculo metatarsiano interno, ovalado y otro pequeño y redondeado en el exterior; cresta tarsiana clara, terminando diagonalmente; pliegue dérmico en el talón y la rodilla; cuerpo moderadamente esbelto; zona ventral con granulación severa; aparentemente sin sacos vocales externos; entre otros.

♦ *P. subpunctatus walesi*: Rostro truncado e inclinado en perfil; *canthus rostralis* redondo y bien definido; región loreal cóncava, labios superior mas ensanchado o sobresaliente bajo la región loreal; ojos grandes y prominentes; diámetro interorbital es el doble al diámetro de los párpados superiores, e igual al intervalo entre narinas; tímpano pequeño, pero notorio; dedos manuales moderados en longitud, con crestas laterales pequeñas, palmeados; primer y segundo dedo casi iguales, el cuarto dedo alcanza la base de la penúltima falange del tercero, cuyos discos cubren mas o menos 1/8 el tímpano; *callus palmar* redondo y grande; dedos de los pies moderados en longitud, casi ¼ palmeados; tubérculo metatarsiano interno pero notorio; tubérculo metatarsiano externo grande y prominente; pronunciado pliegue dérmico en el talón y la rodilla; cuerpo mas bien robusto; vientre suave, con algunos gránulos débiles; machos sin saco vocal aparente; entre otros.

El siguiente aporte en la morfología de *C. subpunctatus* fue realizado por Edwards (1974), quién propuso la diagnosis de la especie, la cual ha servido como referencia en el conocimiento general del grupo; en ella se manejan nuevos caracteres y algunos se tratan de forma inversa o diferente, tales como: primer dedo de la mano mas largo que el segundo; fórmula de la membrana interdigital de los dedos del pie II 0-0 III 0-0 IV 0-0 V; reborde cutáneo presente en el segundo dedo de la mano; reborde presente en el cuarto dedo del pie; el dedo tercero de la mano en los machos no está ensanchado.

Posteriormente, Rivero y Serna (1985), Rivero y Serna (1988) y Rivero (1988), quienes trabajaron en la reorganización del género *Colostethus*, realizaron aportes al conocimiento de la morfología externa de *C. subpunctatus*, a partir de caracteres

morfológicos externos, como por ejemplo: membrana interdigital pedial ausente o insignificante; primer dedo manual mas largo o raras veces igual de largo que el segundo; segundo dedo manual con o sin rebordes cutáneos laterales bien definidos; disco del tercer dedo manual no mas ancho que el diámetro del dedo; disco del cuarto dedo pedial no mas ancho que el dedo; machos con el tercer dedo palmar no dilatado; cuarto dedo pedial con reborde cutáneo lateral bien definido; embudo cloacal ausente.

Finalmente, el trabajo mas reciente en morfología externa de *C. subpunctatus* fue realizado por Hoyos (1991), en este trabajo el autor realizó una descripción detallada de la especie utilizando un gran número de caracteres morfológicos externos importantes para el grupo y a la vez propuso nuevos caracteres para su identificación, tales como: coanas moderadas, tubérculos metacarpianos redondeados, siendo el externo mas grande y protuberante que el interno; tubérculos subarticulares de las manos redondeados, siendo el del dedo uno el de mayor tamaño; un corto reborde transversal en la parte posterior del dorso sobre la apertura cloacal; cabeza mas ancha que larga; *canthus rostralis* angular; tubérculos subarticulares de los pies pequeños; dedos de los pies libres, discos de los dedos pediales aproximadamente del mismo tamaño que los manuales; cuando se colocan perpendiculares al cuerpo, los tobillos no hacen contacto entre ellos; entre otros.

#### ♦ Caracteres morfológicos externos a nivel cromático

- **Patrón dorsal:** *Colostethus subpunctatus* se caracteriza por presentar un patrón de coloración dorsal bastante uniforme, conformado por bandas o líneas oscuras muy bien definidas y un patrón ventral muy variable (Dunn, 1944). Banda dorsolateral y ventrolateral ausente; banda lateral oblicua presente, que se extiende desde la ingle hasta el ojo (Cochran & Goin (1970), Edwards (1974), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988) y Hoyos (1991)); dorso con banda vertebral y/o manchas profusas (Rivero y Serna (1985), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988)). Según Werner (1899), Cochran & Goin (1970) y Hoyos (1991) el labio superior se encuentra salpicado por puntos oscuros muy pequeños, sobre un color de fondo claro.

- **Patrón ventral:** Barbour & Noble (1920), Dunn (1944), Edwards (1974), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988) y Hoyos (1991) coinciden en afirmar que la especie presenta garganta del color del abdomen, amarillo claro o crema; sin ningún tipo de manchas hacia la región pectoral y con vientre manchado, reticulado o immaculado (entendiéndose como manchas a cualquier tipo de diseño cromático, ya sean puntos, pecas, manchas irregulares o reticulaciones). Edwards (1974) y Rivero (1988) aseguraron que ésta especie no presenta ningún tipo de dimorfismo sexual en el color ventral, sin embargo Rivero y Serna (1988) dentro de la clave para la identificación de las especies pertenecientes al grupo IX, afirman que *C. subpunctatus* presenta un patrón de coloración sexualmente dicromático, confirmando tal vez a lo que hace referencia Werner (1899) como garganta en los machos de color café; extremidades anteriores y posteriores con o sin manchas o puntos marrón, café oscuro, sepia o negro, sobre un color de fondo crema, pardo oscuro, amarillo pálido o amarillo intenso (Cope, 1899; Werner (1899); Cochran & Goin, 1970; Edwards (1974); Hoyos (1991)).

### 2.3.3 Distribución geográfica

Existen serias consideraciones relacionadas con la distribución de *Colostethus subpunctatus*: inicialmente Edwards (1974), reportó esta especie hacia las vertientes interandinas de la Cordillera Oriental de Colombia (Boyacá y Cundinamarca) a elevaciones entre 2100–3300 m.; según Rivero y Serna (1988) la especie puede superar los 3500 m. en el corredor del Cocuy y no desciende de los 1000 m. Hernández-Camacho, *et al.*, (1992), consideraron esta especie como endémica del Altiplano Cundiboyacense colombiano, según los autores la especie predomina en hábitats de bosques y páramos, y no tolera ambientes de tendencia seca, presentando una distribución vertical de 2400-4000 m. Ruiz, *et al.*, (1996) amplían el rango de distribución a las dos vertientes de la cordillera oriental y adicionan el departamento del Meta. Fandiño, *et al.*, (1997) propusieron que *C. subpunctatus* se encuentra

dentro de un rango altitudinal de 2700–3700 m., en las montañas orientales y occidentales de la Cordillera Oriental de los Andes Colombianos.

Posteriormente, nuevas observaciones y colecciones realizadas en los últimos años permiten corroborar la información existente y adicionar nuevos registros altitudinales de la especie; según esto, *C. subpunctatus* se encuentra distribuida biogeográficamente en la Región Andina colombiana, en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá y Meta a elevaciones entre 2100-4020 m.(Acosta, 2000; Ardila y Acosta, 2000).

### 3. Materiales y Métodos

El presente estudio se realizó a partir del material batracológico catalogado y determinado como *Colostethus subpunctatus*, perteneciente a las siguientes instituciones colombianas:

**MUJ** – Museo Universidad Javeriana – Museo Javeriano de Historia Natural “Lorenzo Uribe Uribe S.J” - Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS) – Laboratorio de Herpetología – Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

**MLS** – Museo La Salle – Universidad de La Salle (Sede Centro), Bogotá.

**IAvH** – Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt – Museo de Colecciones - Claustro de San Agustín, Villa de Leyva. En esta colección se revisó también el material perteneciente al Instituto Nacional de los Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (INDERENA) (**IND-AN**), el cual fue depositado en el museo de colecciones del Instituto Humboldt hace algunos años.

**ICN-MHN** – Instituto de Ciencias Naturales – Museo de Historia Natural - Laboratorio de Anfibios – Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

La revisión del material se realizó en la sede de cada colección, siguiendo las normas establecidas para el manejo de material preservado y según las técnicas estándar aceptadas internacionalmente para estudios herpetofaunísticos.

Con el fin de aportar al conocimiento taxonómico de *C. subpunctatus*, fueron analizadas detalladamente diferentes variables morfométricas y proporciones, caracteres morfológicos externos (anatómicos y cromáticos), así como también patrones de distribución geográfica. Para obtener un mayor nivel de confiabilidad en los resultados, se realizó una identificación *a priori* para verificar la correcta determinación de los ejemplares en estudio; y asimismo se trabajó por separado de acuerdo al sexo, con el fin de eliminar los efectos que pudiera causar algún tipo de dimorfismo sexual en los diferentes análisis. Adicionalmente, se revisaron algunos

criterios ecogeográficos con el fin de realizar comparaciones que soporten y contribuyan al análisis de resultados.

### 3.1 Material biológico

Se encontraron en total 2006 ejemplares catalogados y determinados como *Colostethus subpunctatus*, los cuales corresponden a 198 localidades geográficas específicas. Del total inicial de ejemplares sólo se tuvieron en cuenta los ejemplares adultos que fueron confirmados *a priori* como *C. subpunctatus*, adicionalmente que se hallaran bien preparados, sin malformaciones severas y con datos de localidad geográfica suficientes para realizar el análisis, 1564 individuos en total, 901 individuos son hembras y 663 son machos, pertenecientes a 171 localidades geográficas ubicadas dentro del territorio colombiano, según datos registrados en los diferentes catálogos de colección (Anexo 1).

### 3.2 Diseño de la investigación

#### 3.2.1 Revisión de la literatura

Se realizó una revisión bibliográfica completa, incluyendo características generales de familia, género y especie, con el fin de conocer a fondo el grupo y especialmente relacionarse con trabajos previos a nivel taxonómico sobre *Colostethus subpunctatus*; teniendo en cuenta artículos científicos, libros técnicos y de referencia, trabajos de grado y tesis.

#### 3.2.2 Determinación del sexo y estado de desarrollo gonadal

Luego de corroborar la ausencia de caracteres externos que permitieran determinar el sexo de cada individuo, tales como machos con el tercer dedo manual dilatado, presencia de saco o hendiduras vocales y excrecencias nupciales, se

determinó el sexo y estado de desarrollo gonadal por disección con corte abdominal lateral, exclusivamente a los ejemplares que presentaron longitud rostro–cloacal (LRC) mayor a 15.5 mm. (medida límite aproximada entre juveniles y jóvenes adultos), teniendo en cuenta que los ejemplares juveniles (con medida menor a 15.5 mm.) no fueron incluidos en el análisis general del trabajo.

La disección y observación se realizó a través de estereoscopio (20x), utilizando estuche de disección básico para este tipo de estudios.

En las hembras se verificó el estado de desarrollo del oviducto y la presencia de huevos, estableciendo diferentes categorías: hembras juveniles con oviducto recto y delgado, huevos inmaduros en su totalidad (HI); hembras jóvenes con oviducto semiengrosado, inicio de plegamiento, con huevos pequeños casi a término y huevos inmaduros (HGI); hembras con oviducto engrosado, totalmente plegado (oviducto convoluto) y huevos grandes a término (grávidos) (HG). En los machos se verificó el desarrollo de los testículos, tamaño y coloración.

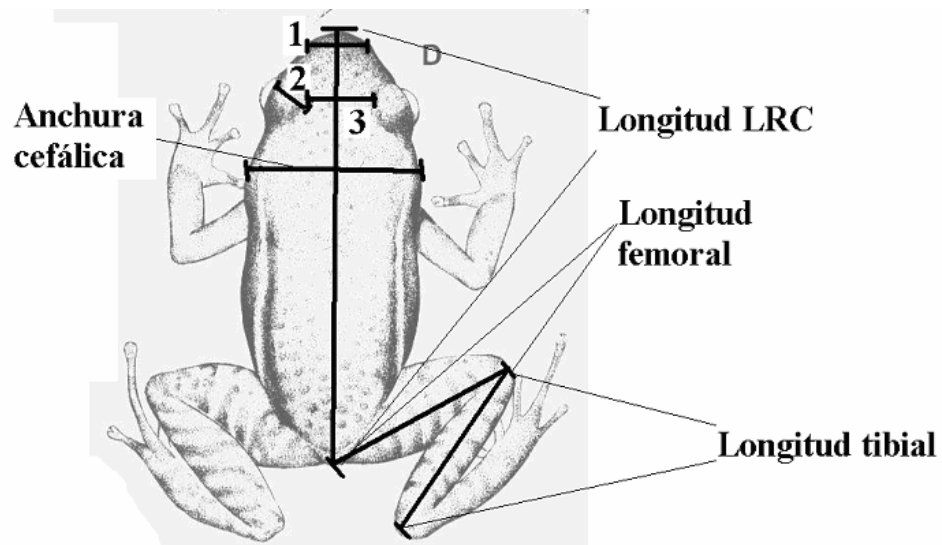
### 3.2.3 Análisis de caracteres morfológicos

#### 3.2.3.1 Análisis morfométrico

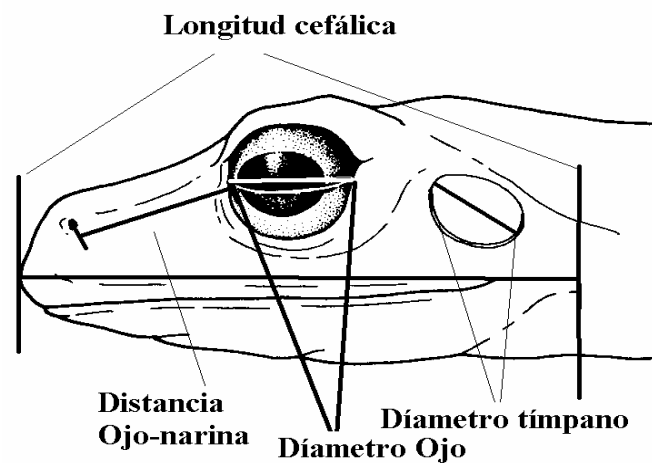
En todos los ejemplares adultos analizados fueron medidas quince variables morfométricas, expresadas en milímetros (**Tabla 2**) (**Figura 1 y 2**), utilizando un calibrador manual marca Mitutoyo bajo una precisión de registro de 0.05 mm. y 1/28 in., a través de estereoscopio (20x), y se calcularon dieciséis proporciones que incluyen las mismas variables, las cuales fueron registradas a partir de observaciones propias de este trabajo (**Tabla 3**). Las variables morfométricas empleadas son las utilizadas por Hoyos (1991), Vélez (1995), Nieto (1996) y Acosta (1997) para estudios en anfibios. En los individuos juveniles se determinó únicamente la longitud rostro-cloacal (LRC), como complemento a la determinación del estado de desarrollo gonadal de cada ejemplar.

**Tabla 2:** Variables morfométricas analizadas para ejemplares adultos de *Colostethus subpunctatus* (*sensu* Hoyos, 1991; Vélez, 1995; Nieto, 1996 y Acosta, 1997). Expresadas en milímetros.

Abreviatura	Variable	Definición
LRC	Longitud rostro - cloacal	Distancia en línea recta desde el extremo del rostro hasta el margen posterior de la cloaca
LF	Longitud femoral	Distancia desde la abertura cloacal hasta la rodilla.
LT	Longitud tibial	Distancia desde la rodilla hasta el talón, con la pierna doblada.
LP	Longitud pedial	Distancia desde el borde proximal del tubérculo metatarsal interno, hasta el extremo del dedo más largo.
LC	Longitud cefálica	Distancia desde el extremo del rostro, hasta el borde del arco mandibular.
AC	Anchura cefálica	Distancia entre arcos mandibulares, a la altura de los tímpanos.
APS	Anchura del párpado superior	Máxima anchura del párpado superior.
LNR	Longitud narina - rostro	Distancia desde el borde anterior de la narina, hasta el extremo del rostro.
DO	Diámetro orbital	Distancia en línea recta desde el ángulo anterior, hasta el ángulo posterior de la órbita ocular.
DIO	Distancia interorbital	Longitud entre los bordes interiores, de una órbita a otra.
DT	Diámetro del tímpano	Longitud entre los bordes internos del anillo timpánico, en sentido horizontal.
NN	Distancia internarinas	Longitud entre los márgenes internos de las narinas.
DTO	Distancia tímpano - órbita	Distancia entre el ángulo posterior de la órbita ocular, hasta el borde anterior del anillo timpánico.
ON	Distancia órbita - narina	Distancia desde el ángulo anterior de la órbita ocular, hasta el borde posterior de la narina.
OR	Distancia órbita - rostro	Distancia desde el ángulo anterior de la órbita ocular, hasta el extremo rostral.



**Figura 1:** Algunas variables morfológicas analizadas para los ejemplares adultos de *Colostethus subpunctatus* (*sensu* Hoyos, 1991); 1 – Distancia internarina, 2 – Anchura del párpado superior, 3 – Distancia interorbital.



**Figura 2:** Diagrama representativo de las variables morfológicas analizadas en la región cefálica para los ejemplares adultos de *C. subpunctatus*.

**Tabla 3:** Combinación de variables morfométricas utilizadas para establecer proporciones en los ejemplares adultos de *C. subpunctatus*. Expresadas en porcentaje.

<b>Abreviatura</b>	<b>Definición</b>
LF/LRC	Proporción de la longitud femoral en relación a la longitud rostro-cloacal.
LT/LRC	Proporción de la longitud tibial en relación a la longitud rostro-cloacal.
LP/LRC	Proporción de la longitud pedial en relación a la longitud rostro-cloacal.
LC/LRC	Proporción de la longitud cefálica en relación a la longitud rostro-cloacal.
AC/LRC	Proporción de la anchura cefálica en relación a la longitud rostro-cloacal.
AC/LC	Proporción de la anchura cefálica en relación a la longitud cefálica.
DIO/AC	Proporción de la distancia interorbital en relación a la anchura cefálica.
NN/AC	Proporción de la distancia internarinas en relación a la anchura cefálica.
APS/AC	Proporción de la anchura del párpado superior en relación a la anchura cefálica.
DT/DO	Proporción del diámetro timpánico en relación al diámetro orbital.
ON/DO	Proporción de la distancia órbita-narina en relación al diámetro orbital.
DTO/DO	Proporción de la distancia tímpano-órbita en relación al diámetro orbital.
ON/LC	Proporción de la distancia órbita-narina en relación a la longitud cefálica.
OR/LC	Proporción de la distancia órbita-rostro en relación a la longitud cefálica.
DO/LC	Proporción del diámetro orbital en relación a la longitud cefálica.
LNR/LC	Proporción de la longitud narina-rostro en relación a la longitud cefálica.

Los datos morfométricos obtenidos durante la revisión del material fueron organizados por separado de acuerdo al sexo y registrados en hojas de archivo electrónico dentro del programa Microsoft Excel (Office XP), donde las columnas corresponden a los diferentes caracteres y las filas al código de cada individuo, teniendo en cuenta la siguiente información: número de colección, número de individuo, número de campo, sexo, tipo de huevos, oviducto, ancho del oviducto ó longitud de testículos, dimorfismo sexual por coloración ventral en machos, localidad (departamento, municipio o localidad específica), altitud y las diferentes variables morfométricas a estudiar.

### 3.2.3.2 Análisis morfológico externo

Se revisaron cincuenta y dos caracteres anatómicos externos registrados en las diagnosis y descripciones realizadas por Cochran & Goin (1970), Edwards (1974), Rivero y Serna (1985), Rivero (1988), Rivero y Serna (1988), Hoyos (1991) y Coloma (1995) y once nuevos caracteres encontrados durante la revisión del material o que no se incluyen dentro de los trabajos anteriormente citados pero son nombrados superficialmente en trabajos anteriores al de Cochran & Goin (1970), los cuales servirán como complemento a trabajos previos, con un total de sesenta y tres caracteres anatómicos analizados para todos los individuos adultos de *Colostethus subpunctatus*. La condición y estado de algunos caracteres, tales como: forma de la lengua, rostro, región loreal y *canthus rostralis* fue registrada siguiendo la metodología propuesta por Rivero (1961).

La mayoría de los caracteres se revisaron a través de estereoscopio a 20x ó 40x según fuera el caso y siempre se trabajó con la ayuda de material de disección (pinzas, agujas de disección, etc.), todo esto con el fin de facilitar la visualización y de esta forma obtener mejores resultados. Las fotografías de los caracteres que se registran dentro del texto como parte de la diagnosis y descripción de la especie, fueron tomadas a través de estereoscopio digital marca Motic Imágenes 2000 v. 1.2.

Los datos fueron registrados en hojas de archivo electrónico dentro del programa Microsoft Excel (Office XP), donde las columnas corresponden a los caracteres y las filas al código de cada individuo, teniendo en cuenta: número de colección, número de individuo, departamento, municipio o localidad geográfica específica, altitud y los diferentes caracteres para analizar que se registraron siguiendo un número consecutivo, el cual corresponde a una lista independiente que incluye no solo los diferentes caracteres utilizados, sino también el autor de cada uno de ellos y sus correspondientes estados de carácter (**Anexo 2**), organizando la información por separado según el sexo de cada individuo.

Teniendo los listados independientes tanto para machos como para hembras adultos y utilizando el sistema de filtro de datos, se determinó el número exacto de individuos por estado de carácter, con el fin de establecer rangos de prioridad y de esta forma determinar los que tuvieran mayor peso dentro del grupo, información que fue analizada posteriormente.

#### ◆ **Caracteres cromáticos**

A nivel cromático se analizaron diecisiete caracteres propuestos en las diagnosis y descripciones realizadas por Cochran & Goin (1970), Edwards (1974), Rivero y Serna (1985), Rivero (1988), Rivero y Serna (1988) y siete nuevos caracteres los cuales servirán para complementar a nivel general el análisis morfológico externo (**Anexo 2**). Los patrones de coloración se registraron siguiendo la metodología propuesta por Smithe (1975), con la finalidad de obtener mejor precisión en la determinación de los colores. En todos los casos se tuvieron en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70% pertenecientes a las diferentes colecciones de referencia revisadas. Vale la pena aclarar que no fue posible realizar la descripción de los patrones de coloración en vida debido a la falta de información en las libretas de campo que se encontraban a disposición en cada colección y los registros fotográficos no evidenciaban claramente estructuras importantes como para realizar una descripción taxonómica.

Teniendo en cuenta que los individuos pertenecientes a esta especie se caracterizan por presentar un tamaño pequeño, la mayoría de los caracteres cromáticos y los patrones de coloración fueron observados a través de estereoscopio (20X).

Los caracteres morfológicos tanto anatómicos como cromáticos fueron registrados en una misma matriz de datos y por tal razón fueron analizados en conjunto.

#### ♦ **Análisis de variación cromática**

Según los datos de variabilidad cromática registrados en la matriz general de morfología externa, se realizó una descripción del patrón de coloración ventral teniendo en cuenta tanto la coloración de fondo como el diseño cromático encontrado para cada uno de los ejemplares analizados. Posteriormente, se conformaron diferentes morfotipos que representan la variabilidad general del grupo, teniendo en cuenta el sexo y la localidad geográfica específica, los cuales son soportados por fotografías a color de ejemplares representativos, esquematizando el patrón de variabilidad en la región dorsal y ventral de cada uno de los individuos seleccionados y de esta forma demostrando la variabilidad presente dentro de esta especie.

### 3.2.4 Distribución geográfica

#### 3.2.4.1 Aspectos ecogeográficos

Los datos de localidad geográfica o procedencia específica se obtuvieron a partir de libretas de campo o catálogos de colección pertenecientes a cada colección de referencia revisada. Esta información fue registrada a manera de base de datos, en una hoja de cálculo para análisis de información dentro del programa Microsoft Excel (Office XP), teniendo en cuenta la siguiente información: número de colección, número de individuo, número de campo, departamento, municipio, vereda, localidad y sitio específico donde fue colectado cada ejemplar, microhábitat, altitud, fecha de

colección, colector, determinado por, determinado como (según catálogo), y datos de coloración en vida registrados en el momento de la captura (en ninguno de los casos se alteró la información encontrada en cada registro).

A partir del registro de 171 localidades geográficas que comprenden 52 municipios y 5 departamentos donde fueron colectados los individuos pertenecientes a la especie *Colostethus subpunctatus* en el país, utilizados para el análisis del presente trabajo, se precisaron aspectos relacionados con los patrones de distribución ecogeográfica que comprenden límites altitudinales, ecológicos y geográficos con el fin de establecer diferentes puntos de vista que permitan un mejor análisis de los resultados, estos son:

- **Altitud:** Estableciendo rangos cada 500 m., según datos de altitud registrados en los diferentes catálogos de colección, para cada una de las localidades geográficas establecidas, y corroborados posteriormente en el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC).
- **Vertiente:** Ubicando cada una de las localidades geográficas, en un mapa físico en relieve (edición: 1995 - escala: 1: 3'000.000), perteneciente al IGAC.
- **Zona de vida:** El cual se estableció para las diferentes localidades geográficas registradas de todos y cada uno de los ejemplares analizados, siguiendo el modelo propuesto por Espinal y Montenegro (1977).

#### 3.2.4.2 Elaboración del mapa

Teniendo en cuenta los datos de localidad geográfica o procedencia específica se definieron las coordenadas geográficas para cada una de las localidades, ubicando el punto exacto en cartas topográficas, las cuales fueron consultadas en el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Las coordenadas geográficas (grados, minutos, segundos), junto con los datos de localidad, fueron registradas en una hoja de cálculo para análisis de información dentro del programa Microsoft Excel (Office XP) a manera de base de datos, y utilizando la función DBF4 (dBASE IV) fue integrada a

un mapa predigitalizado de Colombia en el programa de información geográfica ArcView 3.1. (Applegate, 1991-1995), y mediante la operación Add Event Theme de dicho programa se demostró en el mapa la distribución actual de dicha especie.

Para el importe de la base de datos de las coordenadas al programa de información geográfica ArcView, se requería que los datos estuvieran en grados únicamente. Por lo tanto, se realizó la conversión utilizando la fórmula:

$$\text{grados} + \left( \frac{\text{minutos}}{60} \right) + \left( \frac{\text{segundos}}{3600} \right)$$

### 3.3 Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó dentro de un análisis descriptivo y multivariado, el cual busca expresar al máximo la variabilidad que existe entre las subespecies *Colostethus subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*, con el fin de tratar de resolver la validez de *C. subpunctatus walesi* y a la vez realizar aportes a la taxonomía general del grupo.

Los análisis se hicieron teniendo en cuenta las matrices generales, estructuradas previamente en hojas de archivo electrónico (Microsoft Excel). Los datos que corresponden a las diferentes medidas y proporciones analizadas, fueron transformados *a priori* a logaritmo (Log 10), con el fin de soportar la distribución normal de los datos; esta transformación se realizó utilizando herramientas de análisis dentro del programa Microsoft Excel (Office XP), generando nuevas matrices de datos transformados, las cuales fueron transferidas a los programas Past, Statgraphics Plus (versión 4.0) y Systat (versión 9.0), por medio de los cuales se elaboraron e interpretaron los diferentes análisis.

### 3.3.1 Estadística descriptiva

Teniendo en cuenta los datos morfométricos y proporciones calculadas para cada uno de los individuos adultos de *Colostethus subpunctatus* (hembras y machos independientemente), y utilizando herramientas de proceso para análisis estadísticos descriptivos, se establecieron promedios, desviación estándar, varianza, valores máximos y mínimos, de uso corriente en la taxonomía. Los resultados de estos análisis fueron incorporados en la diagnosis y descripción de la especie y sirvieron a la vez como complemento para la identificación del dimorfismo sexual por tamaño detectado dentro del grupo para cada una de las variables morfométricas analizadas.

### 3.3.2 Dimorfismo sexual

Con el fin de verificar la presencia de dimorfismo sexual por tamaño en *Colostethus subpunctatus*, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía, el cual sirvió para establecer el efecto del sexo sobre las 15 medidas morfométricas estudiadas. Este análisis se realizó teniendo en cuenta la matriz general para machos y hembras con datos transformados, la cual fue transferida al paquete estadístico Statgraphics Plus 4.0, desde donde se obtuvieron los resultados para esta parte del trabajo.

### 3.3.3 Análisis multivariado

#### ♦ Análisis de Componentes Principales (ACP)

Siguiendo la metodología propuesta por Carr (1996) y Estupiñán (2001), se realizó un análisis de componentes principales (ACP), con el propósito de establecer asociaciones de variables y de esta forma determinar las variables más importantes o que tienen más peso dentro del grupo, las cuales serán incluidas dentro de la descripción general de la especie.

Los resultados del ACP permitieron a la vez evidenciar la variabilidad que existe entre *Colostethus subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*, la cual fue identificada según la contribución de los caracteres morfométricos en la variabilidad total del grupo, a través de gráficos de agrupamiento de acuerdo a pares de componentes principales (Woodman & Timm, 1993); este análisis se realizó por ser un método muy potente y eficaz para obtener asociaciones de especímenes afines o conformar grupos a través de análisis de agrupamiento (Estupiñán, 2001).

El análisis de componentes principales (ACP) se obtuvo teniendo en cuenta únicamente la matriz general realizada para individuos machos adultos, eliminando de esta forma el efecto que pudiera causar el dimorfismo sexual en el análisis; los datos presentes en esta matriz fueron transformados e incorporados a los programas estadísticos Past y Systat 9.0, desde donde se generaron las diferentes gráficas y resultados para esta parte del trabajo.

#### ♦ Análisis de función discriminante

De forma similar al análisis de componentes principales, el análisis discriminante se basa en la identificación de relaciones lineales entre las diferentes variables analizadas, que expliquen la variabilidad presente, buscando maximizar la siguiente relación:

$$\frac{\textit{Variabilidad interespecífica}}{\textit{Variabilidad intraespecífica}}$$

Este análisis se realizó con el fin de establecer si los caracteres morfométricos estudiados permiten separar las dos subespecies asignadas, y a la vez validar la clasificación de los ejemplares analizados (Nieto, 1996; 1999; Ron & Pramuk, 1999).

Asimismo, se realizaron análisis discriminantes para reconocer el poder de los caracteres morfométricos en la definición de grupos (Carr, 1996), teniendo en cuenta los diferentes criterios ecogeográficos previamente establecidos, y de esta forma complementar y corroborar la información obtenida inicialmente. Este análisis se realizó considerando la matriz general con datos transformados, para individuos

machos adultos exclusivamente, evitando de esta forma el efecto del dimorfismo sexual, y utilizando el programa estadístico Statgraphics Plus 4.0, desde donde se obtuvieron las diferentes gráficas y resultados que corresponden a este análisis.

#### 4. Resultados

Durante la revisión de las diferentes colecciones de referencia, se encontraron 2006 individuos catalogados y determinados como *Colostethus subpunctatus*. Según la identificación *a priori* se reconocieron 1897 ejemplares confirmados como *C. subpunctatus*, 90 individuos mal catalogados o de dudosa identificación que por características morfológicas externas posiblemente corresponden a especies afines a *C. subpunctatus* y 19 ejemplares que corresponden tal vez a una posible nueva especie (*Colostethus* sp.), los cuales fueron encontrados a partir de material mal catalogado como *C. subpunctatus*; estos últimos ejemplares se trabajaron independientemente con el propósito de dar a conocer este nuevo grupo a través de la publicación de un artículo científico (Publicación en proceso).

De los ejemplares confirmados como *C. subpunctatus*, 216 son juveniles (inmaduros), por presentar longitud rostro–cloaca (LRC) menor a 15.5 mm., y características morfológicas externas que confirman esta decisión; 104 fueron mal preservados y 13 individuos se encontraron sin datos de distribución geográfica.

Con el fin de prevenir efectos negativos sobre los diferentes análisis, solo se tuvieron en cuenta los individuos adultos confirmados *a priori* como *C. subpunctatus* que se encontraran bien preparados, sin malformaciones severas y con datos de localidad geográfica suficientes para ser analizados, 1564 ejemplares en total, de los cuales 901 individuos son hembras y 663 son machos; estos fueron seleccionados por presentar LRC mayor a 15.5 mm., y adicionalmente por la evidencia de estructuras reproductivas bien desarrolladas. Con el propósito de eliminar los efectos que pudiera causar el dimorfismo sexual en los análisis multivariados, se tuvieron en cuenta únicamente los individuos machos adultos.

El aporte dado por este trabajo desde el punto de vista taxonómico, no sólo involucra diferentes caracteres morfológicos externos utilizados en trabajos previos para la especie *C. subpunctatus* (Cochran & Goin, 1970; Edwards, 1974; Rivero y Serna, 1985; Rivero, 1988; Rivero y Serna, 1988; Hoyos, 1991), sino que adiciona

caracteres tomados a partir de estudios realizados a nivel de género (Coloma, 1995), y otros observados durante este estudio, algunos de los cuales son nombrados superficialmente en descripciones anteriores a la de Cochran & Goin (1970), relacionados principalmente con aspectos morfológicos externos, tanto anatómicos como cromáticos.

A través del análisis realizado para las diferentes variables morfométricas y morfológicas externas se realizaron diversos aportes al conocimiento taxonómico de *C. subpunctatus*: se realiza un estudio a partir de la variabilidad cromática que existe dentro de la especie, el cual incluye esquemas ilustrativos de los diferentes morfotipos, este análisis confirma a la vez un dimorfismo sexual a nivel cromático en *C. subpunctatus*; se propone una diagnosis y descripción taxonómica de la especie; se adicionan fotografías de los caracteres más representativos; se sugiere que no existe ningún patrón morfométrico, morfológico externo o de distribución geográfica entre *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* (Cochran & Goin, 1970) que permita catalogar las dos entidades como subespecies, esto corroborado estadísticamente a partir de las diferentes variables cuantitativas analizadas.

Según los datos de localidad registrados en los diferentes catálogos de colección, los 1897 ejemplares confirmados como *C. subpunctatus* corresponden a 171 localidades geográficas específicas, de los cuales 18 pertenecen al departamento de Antioquia, dos ejemplares de Arauca, 1295 de Boyacá, 502 de Cundinamarca y 80 de Santander (**Anexo 1**). Teniendo en cuenta esta información, se establece la distribución geográfica actual y se amplía el rango altitudinal de la especie

#### 4.1 Análisis morfométrico

Teniendo en cuenta el análisis morfométrico general y a partir del análisis de componentes principales (ACP), se pudo establecer que las variables más importantes o que tienen más peso dentro del grupo son: 1) Longitud rostro-cloacal (LRC); 2) Longitud cefálica (LC); 3) Anchura cefálica (AC); 4) Longitud narina-rostro (LNR); 5) Distancia órbita-narina (ON); 6) Distancia órbita-rostro (OR); 7) Diámetro de la

órbita (DO); 8) Distancia interorbital (DIO); 9) Distancia internarinas (NN); 10) Longitud femoral (LF); 11) Longitud tibial (LT); 12) Proporción de la longitud tibial en relación a la longitud rostro-cloacal (LT / LRC); 13) Longitud pedial (LP), las cuales serán incluidas dentro de la descripción general de la especie.

#### 4.2 Análisis morfológico externo

Teniendo en cuenta el análisis de morfología externa realizado para cada uno de los individuos adultos estudiados (machos y hembras independientemente), los caracteres anatómicos que más se destacan dentro de la especie *Colostethus subpunctatus* son: 1) Forma del *canthus rostralis*; 2) Exposición del anillo timpánico; 3) Presencia o ausencia de rebordes dérmicos en dedos manuales; 4) Longitud del dedo I manual en relación al dedo II (adpresos); 5) Ausencia o presencia de dedo III manual dilatado en machos; 6) Forma del tubérculo metacarpal; 7) Forma de los tubérculos subarticulares palmares; 8) Forma y tamaño de tubérculos manuales subarticulares basales; 9) Presencia o ausencia de membrana interdigital pedial y de membrana basal entre los dedos II y III pediales; 10) Presencia o ausencia de rebordes cutáneos en los dedos pediales; 11) Longitud del dedo III pedial con relación al dedo V (adpresos); 12) Forma del tubérculo metatarsiano interno; 13) Forma y tamaño del tubérculo metatarsiano externo; 14) Presencia o ausencia de pliegue dérmico en la rodilla; 15) Presencia o ausencia de pliegue dérmico en el talón; 16) Presencia o ausencia de pliegue metatarsiano interno; 17) Forma y color de los testículos; 18) Presencia o ausencia de gránulos en la piel sobre la región sacra; 19) Presencia o ausencia de gránulos en la piel de extremidades anteriores y posteriores (dorsalmente); 20) Presencia o ausencia de gránulos sobre flancos troncales. (**Anexo 2**). (Sus estados de carácter son señalados dentro de la diagnosis y descripción taxonómica de la especie).

#### 4.2.1 Caracteres cromáticos

**(Teniendo en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70%)**

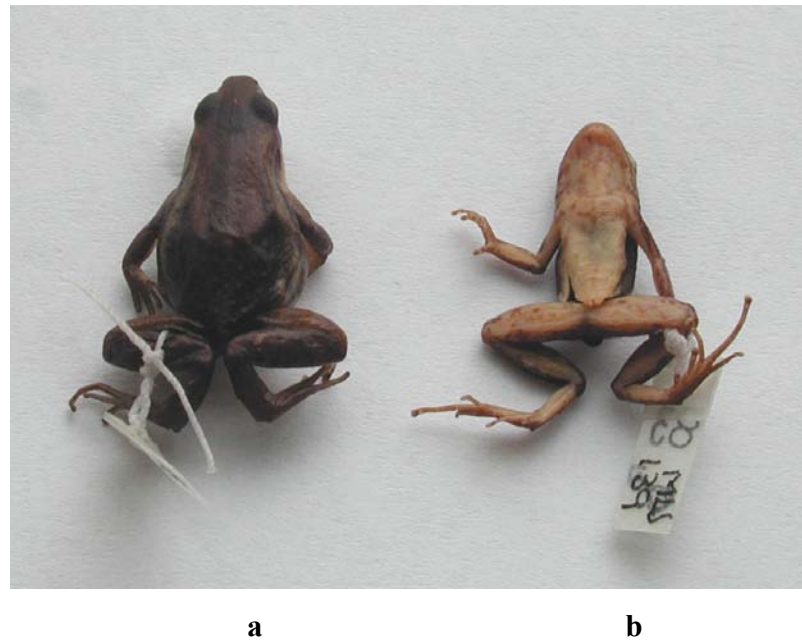
Según el análisis de morfología externa, los caracteres cromáticos que más se destacan para esta especie son: 1) Presencia o ausencia de banda longitudinal en el antebrazo; 2) Presencia o ausencia, forma y extensión de banda lateral oblicua; 3) Presencia o ausencia de banda ventrolateral; 4) Presencia o ausencia de banda dorsolateral; 5) Patrón de coloración ventral. (Sus estados de carácter son señalados dentro de la diagnosis y descripción taxonómica de la especie).

#### 4.2.2 Análisis de variación cromática

**(Teniendo en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70%)**

Al revisar diversos aspectos relacionados con el diseño cromático y el patrón de coloración en 1564 individuos adultos, pertenecientes a diferentes localidades geográficas, se pudo establecer que *Colostethus subpunctatus* presenta un patrón de coloración dorsal constante (Fig. 3 – a), las variaciones ligeras que se observaron son producto de mala preservación de algunos ejemplares.

Así mismo, se determinó que *C. subpunctatus* posee un patrón polimórfico en el diseño cromático ventral (Fig. 4), tal y como se presenta en muchas otras especies de anuros (Lynch, 1992; Hoffman & Blouin, 2000) y en muchos casos se combina con dimorfismo sexual en la coloración ventral (garganta y pecho), produciendo así una serie amplia de variaciones individuales.



**Figura 3:** *Colostethus subpunctatus*, **a** – patrón dorsal (MLS 126c-15 ♀) y **b** – patrón ventral (MLS 139-83 ♂). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)



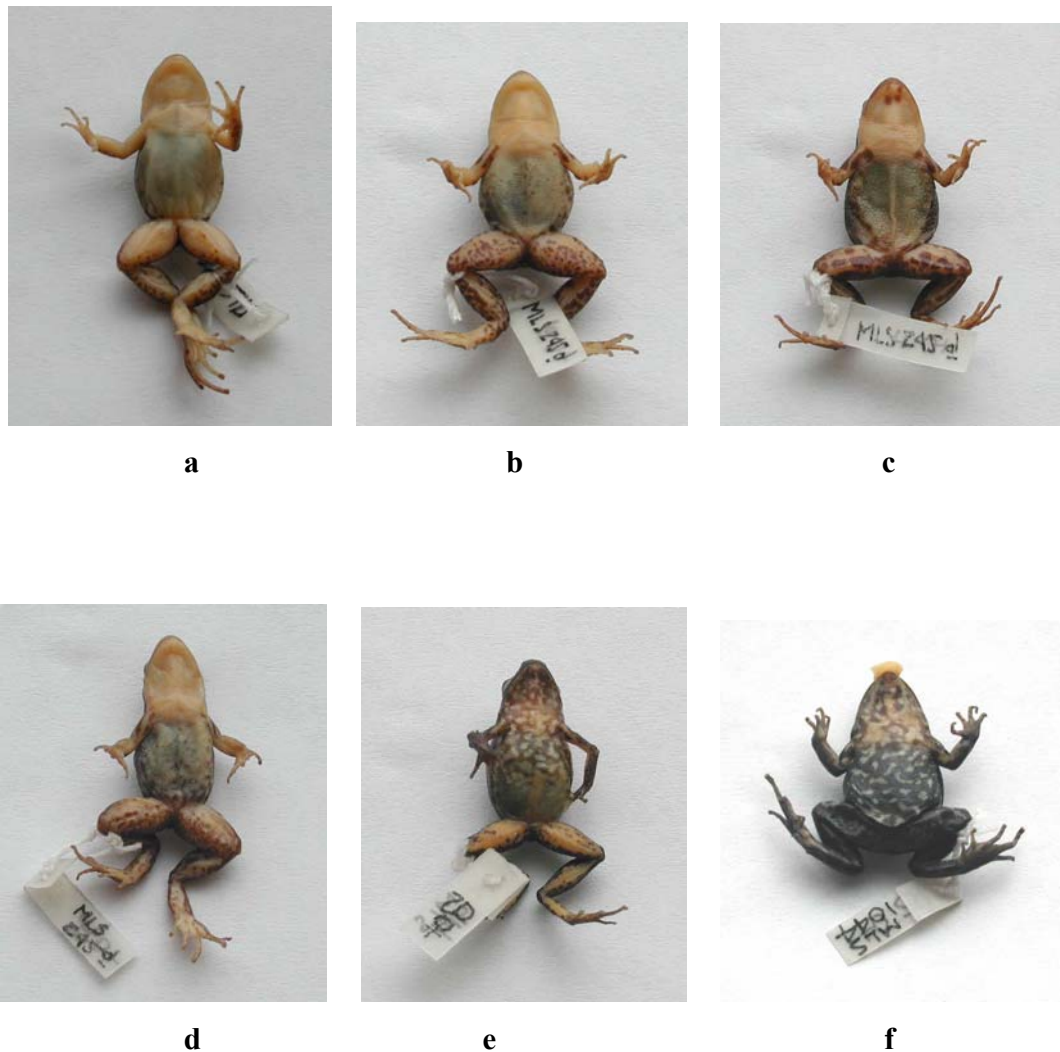
**Figura 4:** Patrón polimórfico en el diseño cromático ventral presente en *C. subpunctatus*, (primera fila – Machos MLS 18b-109, 63; MLS 768-31,18,32,12; MLS 898-11, 6; MLS 223-107; segunda fila – Hembras MLS 18b-73; MLS 768-4,1,8,10,9; MLS 898-5,18; MLS 223-4). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

Teniendo en cuenta lo anterior, se establecieron 6 morfotipos generales para el diseño cromático ventral de *C. subpunctatus*, los cuales se describen a continuación con la reseña de las localidades geográficas más representativas para cada subgrupo, a partir de la distribución geográfica actual de la especie:

♦ **Morfotipo A (vientre crema):** Individuos adultos machos o hembras con vientre totalmente crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) (**Fig. 5 - a**); representa el 16% de todos los individuos estudiados, y está presente en: ANTIOQUIA, Caldas; BOYACÁ, Monguí, Nacimiento del Río Cusiana, Peligro de Rondón, San Mateo; CUNDINAMARCA, Bogotá, Choachí, Soacha; SANTANDER, Páramo de La Rusia.

♦ **Morfotipo B (Levemente punteado):** Puntos muy leves alrededor de la mandíbula; garganta y pecho totalmente crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)); algunos puntos y/o manchas irregulares cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) muy leves, que se forman por acumulación de puntos, se desarrollan sobre la región del vientre, hacia el centro; color de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) (**Fig. 5 - b**); representa el 20% de todos los individuos estudiados, y se encuentra en: BOYACÁ, Duitama, Güican, Nacimiento del Río Cusiana, Peligro de Rondón, Tunja; CUNDINAMARCA, Bogotá, San Antonio del Tequendama, Soacha.

♦ **Morfotipo C (Manchas leves alrededor del vientre):** Sin diseño cromático alrededor de la mandíbula; garganta y pecho totalmente crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)), manchas irregulares cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) más visibles, que se desarrollan únicamente hacia los muslos o vienen desde los flancos laterales hacia el vientre; color de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) (**Fig. 5 - c**); representa el 8% de todos los individuos estudiados, se encuentra en: CUNDINAMARCA, Bogotá, P.N.N. Chingaza, Soacha.



**Figura 5:** Morfotipos cromáticos presentes en *Colostethus subpunctatus*, **a** – morfotipo A (vientre crema) (MLS 126c-4 ♀), **b** – morfotipo B (Levemente punteado) (MLS 245 d y e-31 ♀), **c** – morfotipo C (Manchas leves alrededor del vientre) (MLS 245 d y e-7 ♀), **d** – morfotipo D (coloración típica) (MLS 245 d y e-33 ♀), **e** – morfotipo E (diseño con retículos) (MLS 18b-20 ♀), **f** – morfotipo F (manchas irregulares anchas y grandes) (MLS 1044-10 ♀). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

♦ **Morfotipo D (Coloración típica):** Con o sin diseño cromático alrededor de la mandíbula, si este se encuentra presente puede consistir en puntos leves o manchas cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) relativamente visibles. Pecas y/o manchas irregulares cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) ó café oscuro (Vandyke brown (color 121) (Smithe, 1975)), mucho mas visibles en cuanto a pigmentación, las cuales pueden estar presentes desde la zona que rodea la mandíbula hasta la región del vientre o solo sobre la región del pecho y vientre; el diseño cromático se desarrolla sobre toda la superficie ventral; color de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) (**Fig. 5 - d**); representa el 32% de todos los individuos, y se encuentra prácticamente en todas las localidades geográficas, principalmente en: ANTIOQUIA, Yarumal, Caldas; ARAUCA, Yuma; BOYACÁ, Aquitania, Duitama, Garagoa, La Uvita, Mongua, Monguít, Nacimiento del Río Cusiana, Pajarito, Páramo de Toquilla, Páramo de Vijagual, Peligro de Rondón, Ramiriquí, San Mateo, Sutatenza, Tunja, Villa de Leyva; CUNDINAMARCA, Alto de San Miguel, Bogotá, Bojacá, Choachí, Cáqueza / P.N.N. Chingaza, Fómeque / P.N.N. Chingaza, Fusagasuga, Gachetá, Guasca / P.N.N. Chingaza, La Calera, La Mesa, La Vega, Machetá, Pasca, San Antonio del Tequendama, Soacha, Tausa, Tena; SANTANDER, Páramo de La Rusia.

♦ **Morfotipo E (Diseño con retículos):** Puntos leves o manchas cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) alrededor de la mandíbula; pecas y/o manchas irregulares cafés (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) combinadas con reticulaciones delgadas del mismo tono, el diseño cromático se puede extender desde la garganta hasta la zona del vientre, sobre un color de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) (**Fig. 5 - e**); representa el 13% de todos los individuos, y se encuentra especialmente en: BOYACÁ, Monguít, Pajarito; CUNDINAMARCA, Bogotá, Cabrera, Fusagasuga, La Calera, La Vega, Pasca.

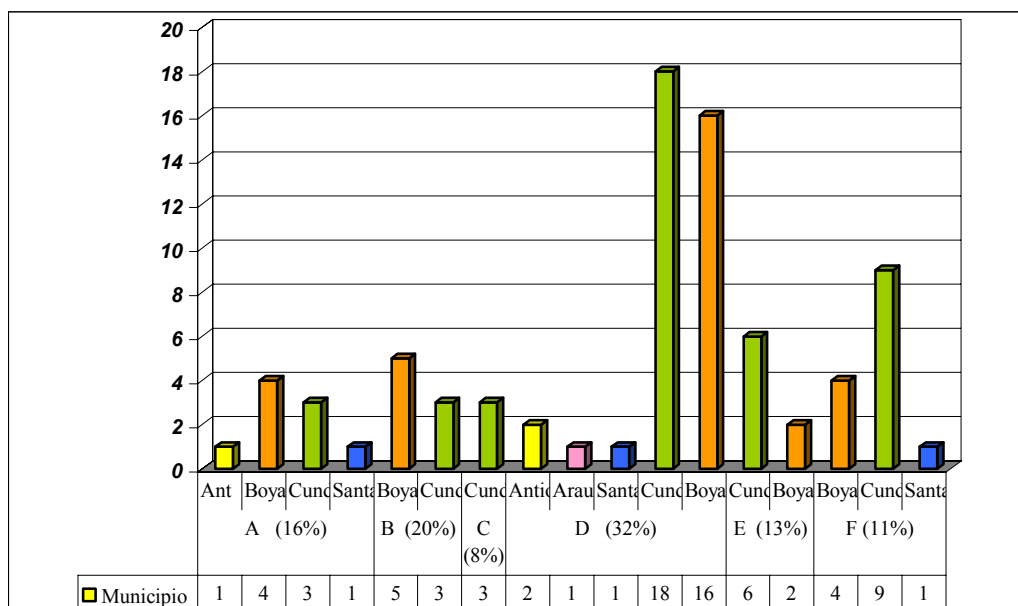
♦ **Morfotipo F (Manchas irregulares anchas y grandes):** Garganta totalmente crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)); pecho y vientre con manchas irregulares café oscuro (Vandyke brown (color 121) (Smithe, 1975)), las manchas son

tan grandes que en algunos casos alcanzan a unirse, se pueden encontrar también reticulaciones anchas del mismo tono; todo sobre un color de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)). El diseño cromático es tan evidente que se puede perder el patrón de coloración de fondo (**Fig. 5 - f**); representa el 11% de todos los individuos, y se encuentra principalmente en: BOYACÁ, Güican, Monguí, Páramo de Vijagual, Tunja; CUNDINAMARCA, Bogotá, Fómeque / P.N.N. Chingaza, Fusagasuga, Guasca / P.N.N. Chingaza, La Calera, Machetá, P.N.N. Chingaza, Pasca, San Antonio del Tequendama; SANTANDER, Páramo de La Rusia.

En la **figura 6** se observa gráficamente la relación de cada uno de los morfotipos con los patrones de distribución geográfica actual reportados para *C. subpunctatus* y adicionalmente se demuestra que a nivel cromático no se generan diferencias que demuestren la conformación de dos entidades taxonómicas independientes que corroboren al existencia de *C. subpunctatus walesi* como entidad taxonómica válida. El morfotipo C representado exclusivamente para el departamento de Cundinamarca no genera diferencias dentro del total de la muestra analizada ya que se relaciona con un patrón a nivel anatómico propio de *C. subpunctatus subpunctatus*.

#### ◆ Dimorfismo sexual

En los machos adultos, los diferentes morfotipos se pueden combinar con un patrón de coloración café (Prout's brown (color 121 A) (Smithe, 1975)) sobre la región gular y el pecho, el cual puede formarse por muchos puntos que agrupados muestran una coloración café oscura (Vandyke brown (color 121) (Smithe, 1975)) o donde se pierde totalmente el patrón de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) y se visualiza únicamente una tonalidad café muy evidente (**Fig. 7**). En las hembras adultas, hacia la región gular siempre se mantienen el patrón de coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) y los diferentes tipos de diseños cromáticos en cada uno de los morfotipos establecidos; es una variación muy constante dentro del grupo, y se encuentra presente especialmente



**Figura 6:** Representación de los diferentes morfotipos establecidos a nivel cromático para *Colostethus subpunctatus*, relacionados con la distribución geográfica actual del grupo, teniendo en cuenta el número de municipios por departamento donde se registra cada morfotipo. Morfotipo A: **Ant.** – Antioquia (un municipio), **Boy.** – Boyacá (cuatro municipios), **Cun.** – Cundinamarca (tres municipios), **Sant.** – Santander (un municipio); Morfotipo B: **Boy.** – cinco municipios, **Cun.** – tres municipios; Morfotipo C: **Cun.** – tres municipios; Morfotipo D: **Ant.** – dos municipios, **Arau** – Arauca (un municipio), **Sant.** – un municipio, **Cun.** – 18 municipios, **Boy.** – 16 municipios; Morfotipo E: **Cun.** – seis municipios, **Boy.** – dos municipios; Morfotipo F: **Boy.** – cuatro municipios, **Cun.** – nueve municipios, **Sant.** – un municipio.

**a****b**

**Figura 7:** Patrón de coloración ventral sexualmente dimórfico para *Colostethus subpunctatus*, **a** – ejemplar macho (MLS 768-14), **b** – ejemplar hembra (MLS 18b-10). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

en: ANTIOQUIA, Caldas; ARAUCA, Yuma; BOYACÁ, Monguí, Páramo de Toquilla, Páramo de Vijagual, Peligro de Rondón, San Mateo, Tunja, Villa de Leyva; CUNDINAMARCA, Alto de San Miguel, Bogotá, Fómeque / P.N.N. Chingaza, Gachetá, La Calera, P.N.N. Chingaza, San Antonio del Tequendama, Tena; SANTANDER, Páramo de La Rusia.

#### ◆ Juveniles

Generalmente, los ejemplares que son considerados juveniles y en algunos casos los jóvenes adultos, ya sean hembras o machos, presentan un patrón de coloración ventral totalmente crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)), sin ningún tipo de diseño cromático, por tal razón, si no se realiza un análisis detallado de las estructuras reproductivas y se tienen en cuenta los rangos de Longitud rostro-cloaca (LRC) previamente establecidos para la especie, se pueden llegar a confundir con la variación cromática correspondiente al Morfotipo A (vientre crema) (Fig. 8).

### 4.3 Aspectos taxonómicos propuestos para *Colostethus subpunctatus*

#### 4.3.1 Sinonimia

*Prostherapis subpunctatus* (Cope, 1899), Philadelphia Mus. Sci. Bull., 1: 5. Sintipos: ANSP 77 (8 especímenes). Localidad Típica: Cerca a Bogotá, [Cundinamarca, Colombia]. *Prostherapis variabilis* (Werner, 1899), Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 49: 474. Sintipos: ZFMK 28134 (Bogotá), 28135 – 38 (Fusagasugá), 28138 – 39 (Alto de Sibaté). Localidades Típicas: Colombia, Cundinamarca, Alto de Sibaté. 2800 m.; Tierra Negra, Fusagasugá, 2300 m., Boquerón de Bogotá; La Unión, Chingaza, 1000–2400 m.; Páramo de Bogotá, carretera hacia Choachí; Páramo de Fusagasugá. Sinonimia: (Boulenger, 1900, “1899”), Zool. Rec., 36: 27; (Barbour & Noble, 1920), Bull. Mus. Comp. Zool., 63: 401; (Dunn, 1944), Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fis. Nat., 6: 79. *Prostherapis tarsalis* (Werner, 1916), Zool. Anz., 47: 303. Holotipo: Brünn Landsmuseum. Localidad Típica: Colombia, Cundinamarca, “Bogotá”. Sinonimia: (Dunn, 1944), Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. Fis. Nat., 6: 79; (Cochran & Goin, 1970), Bull. U. S. Natl. Mus., 288: 62. *Phyllobates subpunctatus* (Barbour & Noble, 1920), Bull. Mus. Comp. Zool., 63: 402. *Phyllobates subpunctatus subpunctatus* (Cochran & Goin, 1970), Bull. U. S. Natl. Mus., 288: 62. *Phyllobates subpunctatus walesi* (Cochran & Goin, 1970), Bull. U. S. Natl. Mus., 288: 65. Holotipo: CAS-SU 20290. Localidad Típica: Colombia, Boyacá, “Laguna de Tota, colectado bajo rocas a lo largo de la orilla del lago, 4000 m. *Colostethus subpunctatus* (Edwards, 1971), Proc. Biol. Soc. Washington, 84: 148. *Colostethus variabilis* (Edwards, 1971), Proc. Biol. Soc. Washington, 84: 148. *Colostethus subpunctatus* (Edwards, 1974) Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas., pp. 302-305. *Colostethus subpunctatus* y



**Figura 8:** Patrón de coloración ventral en ejemplares juveniles de *Colostethus subpunctatus*, (MLS 245 d y e-60 juv). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

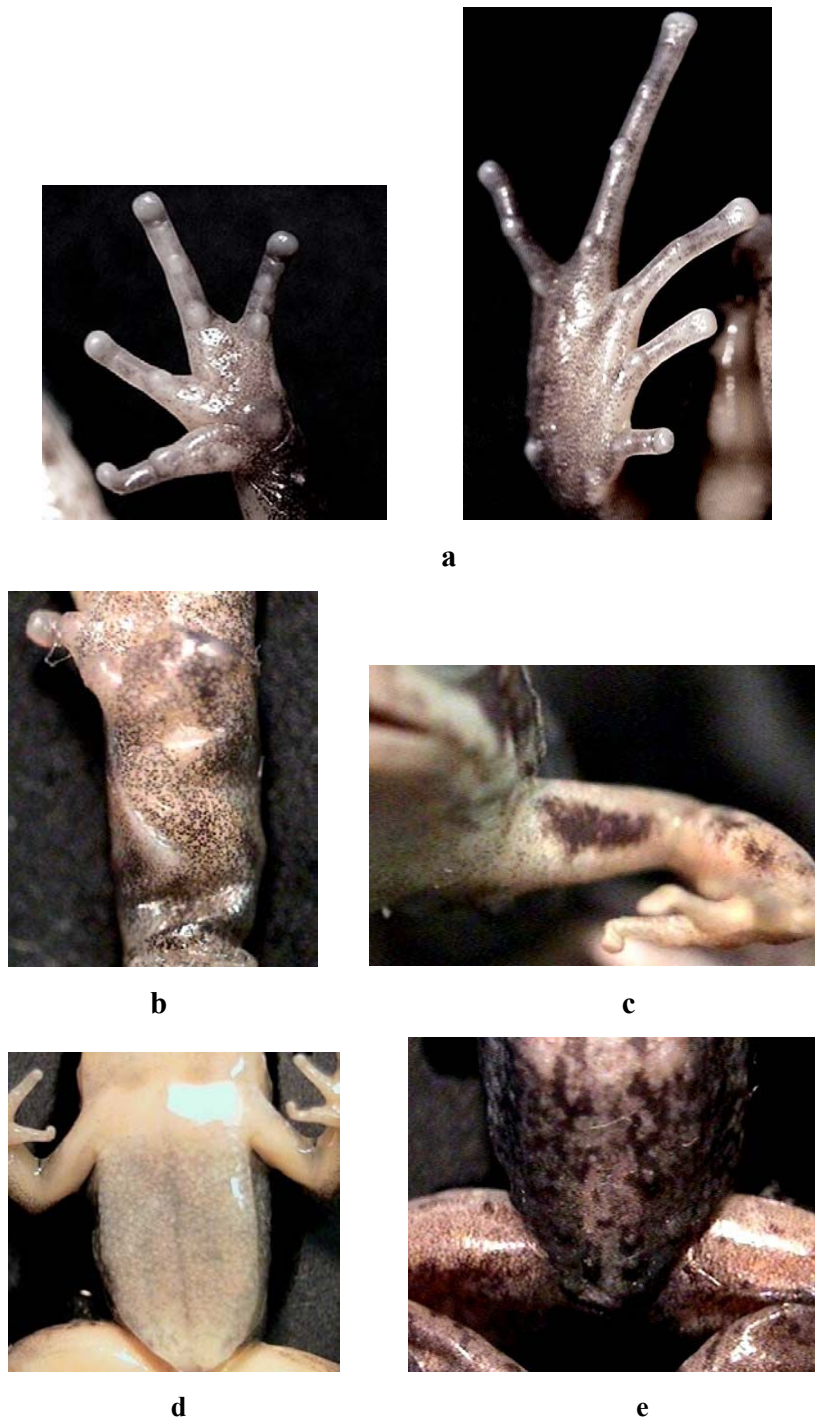
*C. subpunctatus walesi* (Rivero y Serna, 1985) Caribb. Jour. Sci. 21(3-4): 152. *Colostethus subpunctatus* (Rivero, 1988) Mem. Soc. Cien. Nat. Sall. 48(129): 17. *Colostethus subpunctatus subpunctatus* y *Colostethus subpunctatus walesi* (Rivero y Serna, 1988) Caribb. Jour. Sci. 24(3-4): 147. *Colostethus subpunctatus* (Hoyos, 1991) Cuad. Div. Pon. Univ. Jav. Bogotá. 20: 1. *Colostethus subpunctatus* y *Colostethus subpunctatus walesi* (Ardila y Acosta, 2000) Div. Biot. III. Univ. Nac. Col. Ins. Cin. Nat. Bogotá. pg. 618. *Colostethus subpunctatus* (Acosta, 2000) Rev. Biot. Colom. 1(3): 299.

#### 4.3.2 Diagnosis

(Ver Tabla 4 para valores morfométricos)

Una especie del género *Colostethus* reconocible por la siguiente combinación de caracteres: 1) Longitud rostro-cloaca (LRC) en hembras adultas entre 15.5-27.5mm. (X = 20.3 n = 901) y en machos entre 15.5– 23.1mm. (X = 18.1 n = 663); 2) Machos con el tercer dedo manual no dilatado (Fig. 9 - a); 3) Dedo I manual menor o igual al dedo II (adpresos) (Fig. 9 - a); 4) Presencia de rebordes dérmicos en dedos manuales y pediales (Fig. 9 - a); 5) Pliegue metatarsiano interno presente (Fig. 9 - b); 6) Pliegue metatarsiano externo ausente; 7) Membrana interdigital pedial ausente (Fig. 9 - a); 8) Banda dorsolateral ausente; 9) Banda lateral oblicua presente, completa de ingle a rostro, muy evidente; 10) Banda ventrolateral ausente; 11) Presencia de banda longitudinal oscura sobre el antebrazo (Fig. 9 - c); 12) Coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) sobre toda la región ventral (Fig. 9 - d); 13) Presencia de gránulos en la piel, sobre la región sacra (dorsalmente) (Fig. 9 - e); 14) Presencia de gránulos sobre la piel de miembros anteriores y posteriores (dorsalmente) y sobre flancos troncales; 15) Testículos redondeados color crema (Pale horn color (color 92)) ó amarillo ocre (Yellow ocher (color 123 c) (Smithe, 1975)).

*Colostethus subpunctatus* difiere de otras especies del género *Colostethus* con distribución geográfica en la Cordillera Oriental colombiana como por ejemplo *C. edwarsi* y *C. ruizi* (Lynch, 1982) por la ausencia de tubo o proyección cloacal y membrana interdigital basal, de *C. palmatus* (Werner, 1899) por la ausencia de membrana interdigital pedial extensa y por presentar un menor tamaño, de *C. cepedai*



**Figura 9:** *Colostethus subpunctatus*, **a** – detalles de las regiones palmar y plantar (MUJ 555 ♀ y MUJ 394 ♂), **b** – Pliegue metatarsiano interno (MUJ 436 ♂), **c**- banda longitudinal sobre el antebrazo (MUJ 1111 ♂), **d** – patrón de coloración de fondo sobre la región ventral (MUJ 437 ♂), **e** - gránulos sobre la región sacra (MUJ 551 ♀). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

(Morales, 2000) por la ausencia del dedo III manual dilatado en los machos adultos, de *C. juanii* (Morales, 1994) por la ausencia de banda ventrolateral, de *C. picachos* (Ardila, *et al.*, 1999) por la relación del dedo I manual menor o igual al dedo II (adpresos) y de *C. saltuarius* (Grant & Ardila, 2002) por la ausencia de tejido negro granular sobre la superficie ventral y medial del brazo en machos adultos.

#### 4.3.3 Descripción

(Ver Tabla 4 para valores morfométricos)

Una especie de pequeño a mediano tamaño, longitud rostro-cloaca (LRC) en machos adultos entre 15.5-23.1 mm. (n = 663) y en hembras adultas entre 15.5–27.5 mm. (n = 901); cabeza mas larga que ancha, la longitud cefálica en machos adultos es entre el 30-52% (X = 37% S = 0.02) la longitud rostro-cloacal y en hembras adultas es entre el 29-48% (X = 35% S = 0.02); rostro en vista dorsal semicircular o subovoide (**Fig. 10 - a**), proyectado por delante del labio superior, el cual presenta una muesca muy evidente; narinas prominentes (**Fig. 10 - c**), ubicadas en posición dorsolateral, la distancia internarinas en machos adultos es entre el 30-55% del ancho cefálico (X = 41% S = 0.04) y en hembras adultas es entre el 30-69% (X = 41% S = 0.04) y la distancia interorbital en machos adultos es entre el 29-51% del ancho cefálico (X = 38% S = 0.03) y en hembras adultas es entre el 24-48% (X = 37% S = 0.03); *canthus rostralis* semivertical u oblicuo (**Fig. 10 - d**); región loreal plana (**Fig. 10 - e**); la distancia órbita-rostro en machos adultos es entre el 34-56% la longitud cefálica (X = 46% S = 0.03) y en hembras adultas es entre el 34-60% (X = 47% S = 0.03) y la longitud narina-rostro en machos adultos es entre el 16-29% de la misma longitud (X = 23% S = 0.02) y en hembras adultas es entre el 14-32% (X = 23% S = 0.02); ancho del párpado superior en machos adultos es entre el 8-26% del ancho cefálico (X = 13% S = 0.03) y hembras adultas es entre el 6-30% (X = 12% S = 0.03); el diámetro de la órbita en machos adultos es entre el 24-44% de la longitud cefálica (X = 34% S = 0.03) y en hembras adultas es entre el 12-52% (X = 34% S = 0.03), la distancia órbita-narina en machos adultos es entre el 14-30% de la misma longitud

**Tabla 4:** Datos morfométricos para *Colostethus subpunctatus*. En cada variable la primera línea horizontal representa el promedio y el valor máximo. La segunda línea corresponde a la desviación estándar y el valor mínimo. La tercera línea representa la varianza. Todos los valores están expresados en milímetros. Ver tabla 2 para abreviación de caracteres.

	Hembras		Machos	
	n = 901		n = 663	
<b>LRC</b>	20,366	27,5	18,105	23,1
	2,025	15,5	1,430	15,5
	4,102		2,045	
<b>LF</b>	9,092	11,9	8,244	11,1
	0,998	5,9	0,840	6,1
	0,996		0,705	
<b>LT</b>	9,010	12,1	8,194	11,0
	1,080	5,9	0,974	5,8
	1,166		0,948	
<b>LP</b>	10,051	13,6	9,081	12,5
	1,193	7,0	0,982	6,6
	1,423		0,964	
<b>LC</b>	7,272	9,9	6,738	9,7
	0,713	5,4	0,651	5,2
	0,508		0,423	
<b>AC</b>	6,604	8,8	5,973	7,7
	0,633	4,8	0,464	4,9
	0,401		0,215	
<b>APS</b>	0,840	1,7	0,816	1,4
	0,195	0,4	0,180	0,5
	0,038		0,032	
<b>LNR</b>	1,679	2,3	1,554	2,1
	0,175	1,0	0,163	1,1
	0,031		0,027	
<b>DO</b>	2,458	3,7	2,299	3,0
	0,249	0,9	0,217	1,7
	0,062		0,047	
<b>DIO</b>	2,496	3,3	2,314	3,3
	0,288	1,7	0,232	1,8
	0,083		0,054	
<b>DT</b>	1,426	2,0	1,275	1,8
	0,154	1,0	0,135	0,8
	0,024		0,018	

	Hembras		Machos	
	n = 901		n = 663	
LF/LRC	0,447	0,53	0,455	0,54
	0,030	0,31	0,028	0,38
	0,001		0,001	
LT/LRC	0,443	0,55	0,452	0,56
	0,039	0,35	0,037	0,37
	0,001		0,001	
LP/LRC	0,494	0,60	0,501	0,63
	0,034	0,38	0,033	0,39
	0,001		0,001	
LC/LRC	0,358	0,48	0,373	0,52
	0,028	0,29	0,028	0,30
	0,001		0,001	
AC/LRC	0,325	0,41	0,330	0,41
	0,016	0,27	0,017	0,28
	0,000		0,0003	
AC/LC	0,911	1,12	0,891	1,10
	0,073	0,65	0,077	0,63
	0,005		0,006	
DIO/AC	0,379	0,48	0,388	0,51
	0,031	0,24	0,032	0,29
	0,001		0,001	
NN/AC	0,411	0,69	0,418	0,55
	0,042	0,30	0,041	0,30
	0,002		0,002	
APS/AC	0,128	0,30	0,137	0,26
	0,031	0,06	0,032	0,08
	0,001		0,001	
DT/DO	0,584	0,78	0,558	0,79
	0,076	0,38	0,066	0,38
	0,006		0,004	
ON/DO	0,678	0,78	0,666	0,89
	0,074	0,25	0,064	0,42
	0,005		0,004	

**Tabla 4:** Continuación.

<b>NN</b>	2,704 0,294 0,087	3,8 2,0	2,493 0,268 0,072	3,2 1,9
<b>DTO</b>	0,734 0,141 0,020	1,1 0,2	0,664 0,121 0,015	1,0 0,3
<b>ON</b>	1,659 0,167 0,028	2,3 0,6	1,525 0,144 0,021	2,0 1,0
<b>OR</b>	3,424 0,295 0,087	4,3 2,4	3,139 0,252 0,064	3,9 2,4

<b>DTO/DO</b>	0,301 0,066 0,004	0,52 0,08	0,292 0,061 0,004	0,50 0,14
<b>ON/LC</b>	0,229 0,023 0,001	0,31 0,08	0,228 0,023 0,001	0,30 0,14
<b>OR/LC</b>	0,473 0,035 0,001	0,60 0,34	0,468 0,037 0,001	0,56 0,34
<b>DO/LC</b>	0,340 0,033 0,001	0,52 0,12	0,343 0,034 0,001	0,44 0,24
<b>LNR/LC</b>	0,232 0,022 0,000	0,32 0,14	0,232 0,023 0,001	0,29 0,16

**a****b****c****d**

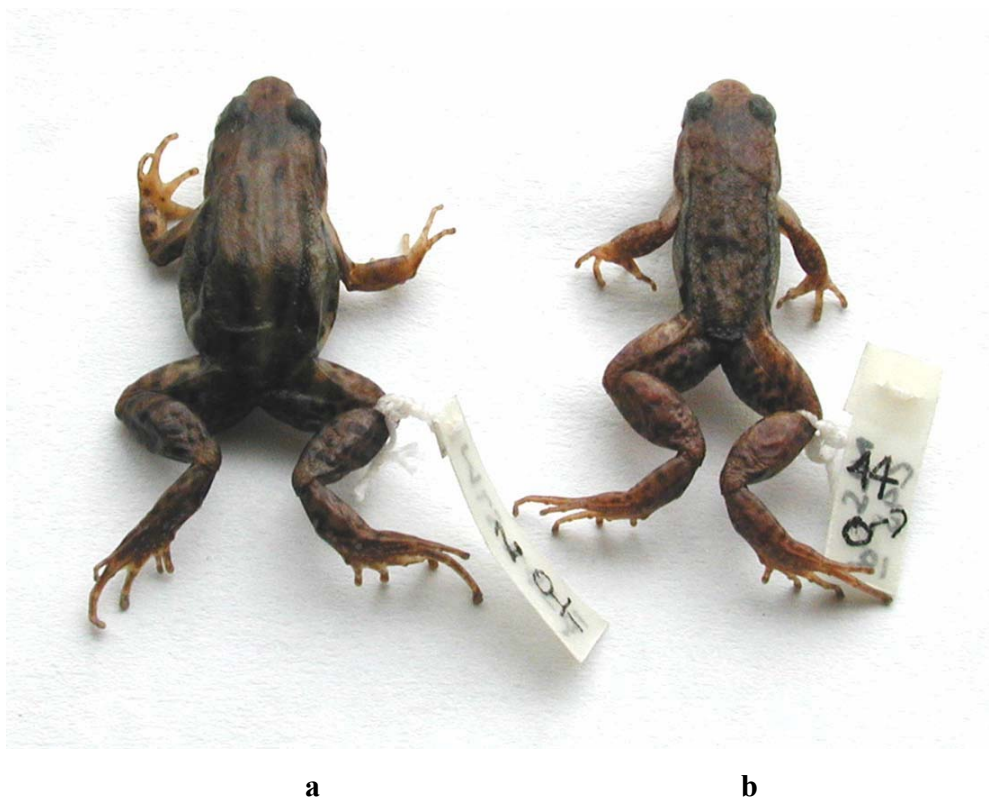
**Figura 10:** *Colostethus subpunctatus*, **a** – forma del rostro en vista dorsal (MUJ 1130 ♂), **b** – tímpano (MUJ 1104 ♂), **c** – región loreal y narinas (MUJ 1104 ♂), **d** – *canthus rostralis* (MUJ 1104 ♂). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

( $X = 22\%$   $S = 0.02$ ) y hembras adultas es entre el 8-31% ( $X = 22\%$   $S = 0.02$ ); tímpano visible (**Fig. 10 - b**), su diámetro en machos adultos es entre el 38-79% del diámetro de la órbita ( $X = 55\%$   $S = 0.06$ ) y en hembras es entre el 38-78% ( $X = 58\%$   $S = 0.07$ ) y la distancia tímpano-órbita en machos adultos es entre el 14-50% el diámetro de la órbita ( $X = 29\%$   $S = 0.06$ ) y hembras adultas es entre el 8-52% ( $X = 30\%$   $S = 0.06$ ); anillo timpánico parcialmente cubierto en su región posterior (**Fig. 10 - b**); lengua ovalada, borde posterior redondeado. Presencia de gránulos sobre la región cefálica, concentrándose alrededor de los párpados; en la mayoría de los casos un tubérculo o varios gránulos sobre el párpado.

Dedo manual I menor o igual al dedo II (adpresos) (**Fig. 9 - a**); membrana interdigital manual ausente (**Fig. 9 - a**); rebordes dérmicos en dedos manuales presentes, poco evidentes (**Fig. 9 - a**); machos con el tercer dedo manual no dilatado; el segundo dedo manual sobrepasa o iguala la penúltima fálange del tercero (adpresos); **callus palmar** prominente, redondeado u ovalado (**Fig. 9 - a**); tubérculos metacarpianos redondeados; tubérculos subarticulares manuales redondeados, prominentes, relativamente grandes, siendo el del dedo I manual ovalado y de mayor tamaño en relación a los demás; tubérculos de la base de los dedos manuales prominentes y redondeados; piel del brazo y antebrazo con o sin gránulos hacia la zona dorsal, ventral y lateral externa.

La forma del cuerpo varía según el sexo, siendo las hembras más robustas que los machos (**Fig. 11 - a, b**); presencia de gránulos dorsales sobre el cuerpo, grandes o pequeños y por lo general prominentes, en la mayoría de los casos se expresan más hacia la región posterior del cuerpo, sobre la región sacra (**Fig. 9 - e**); gránulos prominentes hacia el flanco troncal del cuerpo, ubicados en toda su extensión; presencia de pliegue transversal sobre la abertura cloacal; embudo o escudo anal ausente; superficie ventral granular, con gránulos planos y pequeños o prominentes y grandes, siendo este carácter más común en hembras que en machos.

La longitud femoral en machos adultos es entre el 38-54% de la longitud rostro-cloacal ( $X = 45\%$   $S = 0.02$ ) y en hembras adultas es entre el 31-53% ( $X = 44\%$   $S = 0.03$ ); la longitud tibial en machos adultos es entre el 37-56% de la longitud



**Figura 11:** Variación de la forma de cuerpo según el sexo en *Colostethus subpunctatus*, **a** – ejemplar hembra (MLS 245 d y e-2); **b** – ejemplar macho (MLS 245 d y e-44). (Ejemplares preservados en alcohol al 70%)

rostro-cloacal ( $X = 45\%$   $S = 0.03$ ) y en hembras adultas es entre el 35-55% ( $X = 44\%$   $S = 0.03$ ); presencia de pliegue dérmico en la rodilla y el talón; la longitud pedial en machos adultos es entre el 39-63% de la longitud rostro-cloacal ( $X = 50\%$   $S = 0.03$ ) y en hembras adultas es entre el 38-60% ( $X = 49\%$   $S = 0.03$ ); membrana interdigital pedial ausente (**Fig. 9 - a**); presencia de rebordes cutáneos en dedos pediales (**Fig. 9 - a**); dedo pedial III mayor o igual al V (adpresos); tubérculo metatarsiano interno ovalado y prominente; tubérculo metatarsiano externo redondeado y prominente; tubérculos subarticulares de los pies mas pequeños o iguales en relación a los de las manos; pliegue metatarsiano interno presente, plano o prominente, con extremo posterior en forma de coma en la mayoría de los casos (**Fig. 9 - b**); pliegue metatarsiano externo ausente; reborde dérmico del V dedo pedial prominente y se extiende en línea recta en dirección al tubérculo metatarsiano interno; cuando el miembro posterior se extiende a lo largo y adpreso al cuerpo, los tobillos alcanzan y sobrepasan el tímpano; cuando los muslos están en posición perpendicular al cuerpo, los tobillos hacen contacto entre ellos; piel de muslos y tibia con o sin gránulos hacia la zona dorsal y ventral, en algunos casos se expresan mas hacia la zona interna de los muslos o sobre la zona dorsal de la tibia.

#### ◆ Caracteres morfológicos externos a nivel cromático

(Los colores fueron nombrados siguiendo la metodología propuesta por Smithe (1975) y teniendo en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70%)

- **Zona dorsal:** Banda lateral oblicua presente, visible, completa de ingle a rostro; banda dorsolateral ausente; banda ventrolateral ausente; con banda paravertebral completa desde el rostro hasta el urostilo, la cual presenta un diseño continuo en la mayoría de los casos y puede ser única o doble; con o sin diseño a manera de rombo asociado a la línea paravertebral. Banda longitudinal sobre el muslo, hacia la zona lateral externa; tibia con bandas transversales oscuras que se diferencian del patrón cromático general. Banda longitudinal oscura sobre la zona lateral externa del antebrazo (**Fig. 9 - c**).

- **Zona ventral:** Con manchas o puntos cafés (Prout's brown (color 121 A)) alrededor de la mandíbula; garganta con puntos o manchas irregulares café (Prout's brown (color 121 A)) ó café oscuro (Vandyke brown (color 121)), con color de fondo crema (Pale horn color (color 92)), diseño cromático del pecho a manera de puntos o manchas irregulares de color café (Prout's brown (color 121 A)), con coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92)); por lo general vientre con manchas irregulares café oscura (Vandyke brown (color 1219)), con color de fondo crema (Pale horn color (color 92)). Este patrón puede variar según los diferentes morfotipos que se señalan en el análisis de variación cromática.

♦ **Dimensiones** (Expresadas en mm.) (Tabla 4)

**Hembras:** Longitud rostro-cloaca 27.5–15.5, longitud femoral 11.9–5.9, longitud tibial 12.1-5.9, longitud pedial 13.6-7.0, longitud cefálica 9.9-5.4, anchura cefálica 8.8-4.8, anchura del párpado superior 1.7-0.4, longitud narina-rostro 2.3-1.0, diámetro orbital 3.7-0.9, distancia interorbital 3.3-1.7, diámetro del tímpano 2.0-1.0, distancia internarinas 3.8-2.0, distancia tímpano-órbita 1.1-0.2, distancia órbita-narina 2.3-0.6, distancia órbita-rostro 4.3-2.4.

**Machos:** Longitud rostro-cloaca 23.1-15.5, longitud femoral 11.1-6.1, longitud tibial 11.0-5.8, longitud pedial 12.5-6.6, longitud cefálica 9.7-5.2, anchura cefálica 7.7-4.9, anchura del párpado superior 1.4-0.5, longitud narina-rostro 2.1-1.1, diámetro orbital 3.0-1.7, distancia interorbital 3.3-1.8, diámetro del tímpano 1.8-0.8, distancia internarinas 3.2-1.9, distancia tímpano-órbita 1.0-0.3, distancia órbita-narina 2.0-1.0, distancia órbita-rostro 3.9-2.4.

♦ **Dimorfismo sexual**

(Los colores fueron nombrados siguiendo la metodología propuesta por Smithe (1975) y teniendo en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70%)

Aunque no se encontraron estructuras morfológicas externas que demuestren dimorfismo sexual en *Colostethus subpunctatus*, es muy evidente que existe un

dimorfismo sexual por tamaño, donde las hembras adultas son más grandes que los machos; por otro lado, a simple vista el cuerpo es mucho más robusto en las hembras adultas y más esbelto en los machos. Adicionalmente en algunos machos adultos se pudo observar que la región gular presenta un patrón de coloración café oscuro (Vandyke brown (color 121)), mientras que en las hembras se mantienen las manchas sobre un color de fondo claro (crema) (Pale horn color (color 92)).

#### ◆ Variación

**(Los colores fueron nombrados siguiendo la metodología propuesta por Smithe (1975) y teniendo en cuenta ejemplares preservados en alcohol al 70%)**

Algunos de los ejemplares adultos estudiados presentan rostro circular en vista dorsal y narinas laterales; en muy pocos ejemplares la región loreal es cóncava y el tímpano no es muy evidente por pigmentación de la piel. En muy pocos individuos se observó lengua redondeada, sin granulación sobre la región cefálica, *callus palmar* ovalado, tubérculos subarticulares ovalados, tubérculo subarticular del dedo I manual redondeado y tubérculo metatarsal interno redondeado; en algunos casos el reborde dérmico del V dedo pedial se extiende en línea recta hasta unirse al tubérculo metatarsal interno; se pueden observar bandas oscuras transversas sobre el muslo; en muchos casos la organización de los gránulos dorsales sobre el cuerpo puede estar generalizada; la banda paravertebral puede ser ausente o poco evidente y la superficie ventral lisa (sin granulación).

#### ◆ Coloración en Alcohol al 70%

**(Los colores fueron nombrados siguiendo la metodología propuesta por Smithe, 1975)**

- **Patrón dorsal y flancos troncales:** El patrón general puede variar de marrón (Light drab (color 119 C)) a café (Prout's brown (color 121 A)) o café oscuro (Vandyke brown (color 121)); bordes de la banda lateral oblicua café oscuro (Vandyke brown (color 121)), centro con diseños cromáticos café (Prout's brown

(color 121 A)), coloración de fondo marrón (Light drab (color 119 C)); banda paravertebral café oscura (Vandyke brown (color 121)) o gris (Light neutral gray (color 85)); miembros anteriores crema (Pale horn color (color 92)); párpado superior gris (Light neutral gray (color 85)); región alrededor de la mandíbula gris oliva (olive gray (color 42)).

Brazo y antebrazo con coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92)) y diseños cromáticos café (Prout's brown (color 121 A)) o café oscuro (Vandyke brown (color 121)); tímpano café (Prout's brown (color 121 A)); pupila gris intermedio (glaucous (color 79)).

Región interna de los muslos hacia la abertura cloacal con coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92)), región externa y rodilla gris oliva (Olive gray (color 42)), diseños cromáticos café oscuros (Vandyke brown (color 121)); banda longitudinal de los muslos café oscuro (Vandyke brown (color 121)); tibia con patrón de coloración de fondo gris oliva (Olive gray (color 42)), diseños cromáticos café oscuros (Vandyke brown (color 121)); pliegue metatarsiano interno gris perla (Pearl gray (color 81)); pie gris oliva (Olive gray (color 81)). Patrón de coloración hacia la región sacra sobre la abertura cloacal gris oscuro (Blackish neutral gray (color 82)).

- **Patrón ventral:** Región gular y pecho con patrón de coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92)), diseños cromáticos cafés (Prout's brown (color 121 A)) o café oscuro (Vandyke brown (color 121)).

Brazos crema (Pale horn color (color 92)); antebrazo, manos y dedos gris oliva (Olive gray (color 42)); diseños cromáticos de miembros anteriores café (Prout's brown (color 121 A)) o café oscuro (Vandyke brown (color 121)); región ventral crema (Pale horn color (color 92)), en muy pocos casos este patrón puede variar a gris perla (Pearl gray (color 81)), algunos individuos presentan sobre el vientre manchas blanquecinas gris perla (Pearl gray (color 81)). *Callus palmar* y tubérculos gris perla (Pearl gray (color 81))

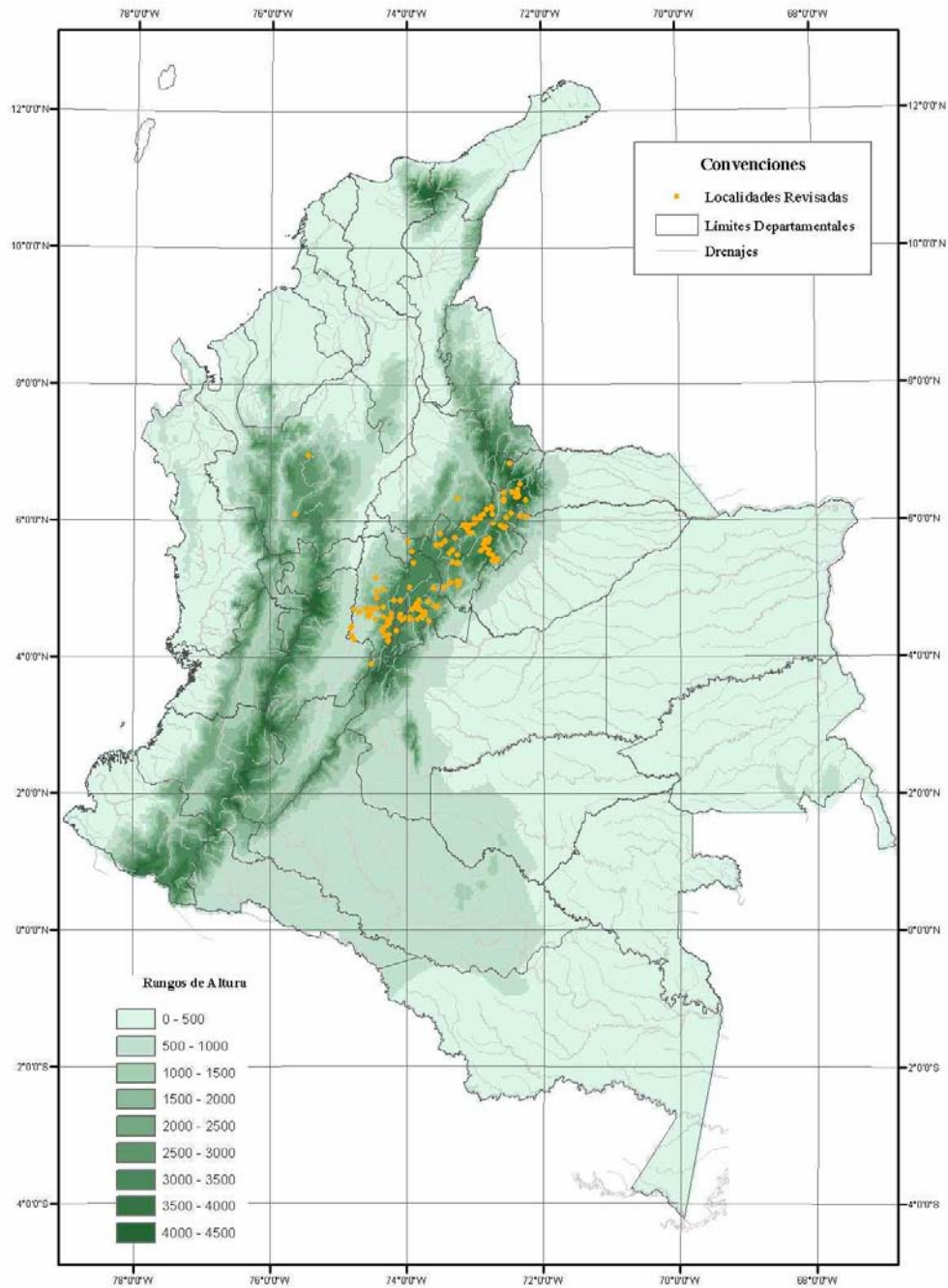
Coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92)) sobre los muslos y tibia; dedos I, II y III del pie crema (Pale horn color (color 92)), dedos IV y V gris oliva (Olive gray (color 42)), diseños cromáticos de los miembros anteriores

(Vandyke brown (color 121)). Tubérculos y pliegues gris perla (Pearl gray (color 81)).

#### 4.4 Distribución geográfica y Aspectos ecogeográficos

Al revisar los datos de localidad geográfica encontrados en las diferentes colecciones de referencia revisadas, se estableció que la especie *Colostethus subpunctatus* se distribuye principalmente entre los departamentos de Boyacá y Cundinamarca, hacia el centro y las dos vertientes de la Cordillera Oriental colombiana, abarcando en su mayoría la zona que comprende el Altiplano Cundiboyacense, con un rango altitudinal mínimo de 1700 m. y un máximo de 4020 m. Se encontraron algunos ejemplares que pertenecen a los departamentos de Antioquia, Arauca y Santander, extendiendo así la distribución geográfica de la especie (Fig. 12).

Teniendo en cuenta lo anterior, se determinó que de los ejemplares adultos analizados, 18 pertenecen a dos localidades del departamento de Antioquia, en los municipios de Caldas y Yarumal; dos ejemplares provienen de una sola localidad de Arauca en el municipio de Yuma; 1114 corresponden a 38 localidades de Boyacá, en los municipios de Aquitania, Arcabuco, Belén, Buena Vista, Chita, Duitama, Garagoa, Güican, La Uvita, Miraflores, Mongua, Monguí, Paipa, Pajarito, Ramiriquí, Sácama, San Mateo, Sativa Norte, Socha, Socotá, Sotaquirá, Susacón, Sutatenza, Tunja, Vadohondo, Villa de Leyva y Viracachá, para este departamento se registraron individuos sin municipio que pertenecen a las siguientes localidades: Peligro de Rondón, Santuario de Fauna y Flora de Iguaque, P.N.N. El Cocuy, Nacimiento del Río Cusiana, Intendencia Casanare (carretera Socha-Sácama) y los páramos Vijagual, Guantiva, La Rusia, Pisba, Toquilla y La Sarna; 350 individuos pertenecen a 23 localidades de Cundinamarca, en los municipios de Albán, Bogotá, Bojacá, Cabrera, Cáqueza, Choachí, Fómeque, Fusagasuga, Gachetá, Guasca, La Calera, La Mesa, La Vega, Machetá, Pasca, San Antonio del Tequendama, Soacha, Tausa, Tena y Ubalá, con registros en otras localidades, tales como: P.N.N. Chingaza y Alto de San



**Figura 12:** Distribución geográfica actual de *Colostethus subpunctatus*. Mapa elaborado en el Centro de Información Geografenreciada (CIIG), Facultad de Estudios Ambientales y rurales, Pontificia Universidad Javeriana, a partir de curvas de nivel cada 500 metros (IGAC).

Miguel; se encontraron 80 ejemplares que provienen del Páramo de La Rusia, en la porción que pertenece al departamento de Santander.

La gran mayoría de las localidades que conforman la distribución geográfica de *C. subpunctatus* se caracterizan por encontrarse en los pisos térmicos templado, frío y bioclimático páramo, a temperaturas promedio entre 4 y 24°C. aproximadamente, donde se registra un promedio anual de lluvias entre 634-3470 mm. (IGAC, 1996) y según Espinal y Montenegro (1977) se encuentran asignados a 13 zonas de vida o formaciones vegetales en total (Tabla 5).

Teniendo en cuenta lo propuesto por Hernández-Camacho, *et al.*, (1992) y las apreciaciones hechas por Kaplan (*com pers.*) y Grant (*com pers.*), *C. subpunctatus* se puede considerar como especie endémica de Colombia por presentar una distribución geográfica restringida a la Cordillera Oriental colombiana, hacia los departamentos de Boyacá y Cundinamarca sobre gran parte de lo que se conoce actualmente como Altiplano Cundiboyacense. Esto es corroborado al revisar los datos de localidad geográfica reportados en este trabajo para *C. subpunctatus* y al confirmar que hasta el momento no se conocen reportes de esta especie en otros países como Venezuela y Ecuador.

#### 4.5 Análisis Estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron a nivel morfométrico para los 1564 individuos adultos determinados como *Colostethus subpunctatus*.

##### 4.5.1 Dimorfismo Sexual

Con el fin de evidenciar dimorfismo sexual por tamaño, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía, para cada una de las 15 medidas morfométricas analizadas, teniendo en cuenta el sexo de cada individuo, y los datos transformados previamente, a logaritmo en base 10. Estos análisis fueron utilizados para soportar las observaciones a nivel cromático.

**Tabla 5:** Zonas de vida o formaciones vegetales reportadas para *Colostethus subpunctatus*, siguiendo la metodología propuesta por Espinal y Montenegro (1977).

	<b>Zona de vida o Formación Vegetal</b>
<b>bs - T</b>	Bosque seco tropical.
<b>bh - T</b>	Bosque húmedo tropical.
<b>bs - PM</b>	Bosque seco premontano.
<b>bh - PM</b>	Bosque húmedo premontano.
<b>bmh - PM</b>	Bosque muy húmedo premontano.
<b>bs - MB</b>	Bosque seco montano bajo.
<b>bh - MB</b>	Bosque húmedo montano bajo.
<b>bmh - MB</b>	Bosque muy húmedo montano bajo.
<b>bh - M</b>	Bosque húmedo montano.
<b>bmh - M</b>	Bosque muy húmedo montano.
<b>bp - M</b>	Bosque pluvial montano.
<b>p - SA</b>	Páramo subandino.
<b>pp - SA / tp - A</b>	Páramo pluvial subandino / Tundra pluvial andina.

Los análisis de varianza para las 15 medidas, arrojaron valores de P menores a 0.05, lo que demuestra diferencias estadísticamente significativas, bajo un nivel de confianza del 95%, donde los valores que corresponden a las hembras siempre fueron mayores a los valores representados para los machos. Estos resultados demuestran y corroboran la existencia de dimorfismo sexual por tamaño, para la especie *Colostethus subpunctatus*, en todas las medidas analizadas (Anexo 3).

#### 4.5.2 Análisis Multivariados

Luego de corroborar y determinar la presencia de dimorfismo sexual por tamaño en *C. subpunctatus*, los análisis multivariados se realizaron teniendo en cuenta únicamente los valores morfométricos de los individuos machos adultos estudiados, con el fin de eliminar los efectos que pudiera causar el dimorfismo sexual en estos análisis.

##### ◆ Análisis de componentes principales (ACP)

Según el ACP, la totalidad de la variabilidad morfométrica fue expresada en nueve componentes principales o asociaciones de variables, el componente uno expresó el 29.59% de la variabilidad, el componente dos expresó el 17.20%, el componente tres expresó el 11.95%, el componente cuatro expresó el 8.38%, el componente cinco expresó el 6.19%, el componente seis expresó el 6.06%, el componente siete expresó el 3.98, el componente ocho expresó el 3.55 y el componente nueve expresó el 3.40% (Tabla 6).

A partir del componente uno se seleccionaron las variables más importantes o que tienen mayor peso dentro del grupo: LT (0.924), LF (0.908), NN ( 0.882), OR (0.843), LRC (0.804), LP ( 0.800), LC (0.799), LNR (0.709), DO (0.706), ON (0.689), AC (0.649), DIO (0.646), LT / LRC (0.576) (Tabla 6). Estas variables son las que se incluyen dentro de la diagnosis y descripción de la especie.

**Tabla 6:** Componentes principales obtenidos para *Colostethus subpunctatus*

Component loadings

	1	2	3	4	5
ACLRC	-0.265	0.154	0.257	0.009	-0.302
DT	0.412	0.216	0.335	-0.346	0.217
DIOAC	0.167	0.043	-0.488	-0.018	0.383
DIO	0.646	0.279	-0.106	-0.296	0.054
ON	0.689	0.383	0.302	0.023	0.218
APSAC	-0.473	0.452	-0.318	-0.298	0.334
APS	-0.270	0.582	-0.198	-0.437	0.231
DTDO	-0.197	-0.065	0.635	-0.188	0.432
ONDO	-0.013	0.062	0.708	0.174	0.506
ACLC	-0.322	0.826	0.252	-0.008	-0.208
NNAC	0.458	-0.280	-0.473	0.463	0.204
LFLRC	0.473	-0.016	-0.355	0.312	0.299
OR	0.843	0.220	0.208	0.109	-0.102
ONLC	-0.115	0.810	0.199	0.282	0.282
DTODO	-0.025	-0.361	0.658	0.407	-0.022
NN	0.882	-0.028	-0.147	0.159	-0.063
LC	0.799	-0.487	0.084	-0.278	-0.087
DTO	0.316	-0.245	0.531	0.378	-0.168
LRC	0.804	0.207	0.217	-0.358	-0.143
LTLRC	0.574	-0.070	-0.420	0.331	0.289
LPLRC	0.349	0.082	0.133	0.154	0.414
LNRLC	-0.022	0.528	0.004	0.657	-0.202
DO	0.706	0.322	-0.414	-0.153	-0.294
LCLRC	0.195	-0.855	-0.119	0.016	0.037
DOLC	-0.106	0.775	-0.473	0.124	-0.194
AC	0.649	0.312	0.390	-0.360	-0.343
LNR	0.709	0.057	0.080	0.371	-0.272
LF	0.908	0.150	-0.048	-0.088	0.071
LP	0.800	0.201	0.240	-0.167	0.151
LT	0.924	0.089	-0.144	-0.010	0.104
ORLC	-0.115	0.807	0.108	0.443	0.002
	6	7	8	9	
ACLRC	-0.704	-0.166	-0.301	0.210	
DT	0.133	-0.559	0.203	0.191	
DIOAC	0.456	0.168	-0.189	0.518	
DIO	0.214	0.156	-0.251	0.473	
ON	0.029	0.080	-0.292	-0.260	
APSAC	0.018	0.008	0.191	-0.243	
APS	-0.057	0.016	0.158	-0.237	
DTDO	0.116	-0.482	0.104	0.220	
ONDO	0.025	0.103	-0.385	-0.199	
ACLC	-0.197	0.052	-0.036	0.173	
NNAC	0.279	-0.180	-0.005	-0.169	
LFLRC	-0.507	0.058	0.021	0.159	
OR	0.107	-0.047	-0.093	-0.135	
ONLC	0.024	0.102	-0.210	-0.132	
DTODO	0.125	0.308	0.247	0.127	
NN	0.097	-0.149	-0.091	-0.117	
LC	0.004	-0.030	-0.063	-0.115	
DTO	0.142	0.331	0.322	0.112	
LRC	0.238	0.126	0.076	-0.086	
LTLRC	-0.392	-0.022	-0.042	0.073	
LPLRC	-0.498	0.033	0.393	0.071	
LNRLC	0.147	-0.335	0.075	0.068	
DO	0.004	-0.025	0.097	-0.060	

Por otro lado, la relación obtenida entre el componente uno y el componente dos, permitió establecer que ninguna de las variables morfométricas estudiadas, contribuye a obtener algún tipo de variabilidad entre las subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* (Fig. 13), teniendo en cuenta que estos dos componentes demuestran los niveles más altos en la variabilidad total que se puede representar dentro del grupo.

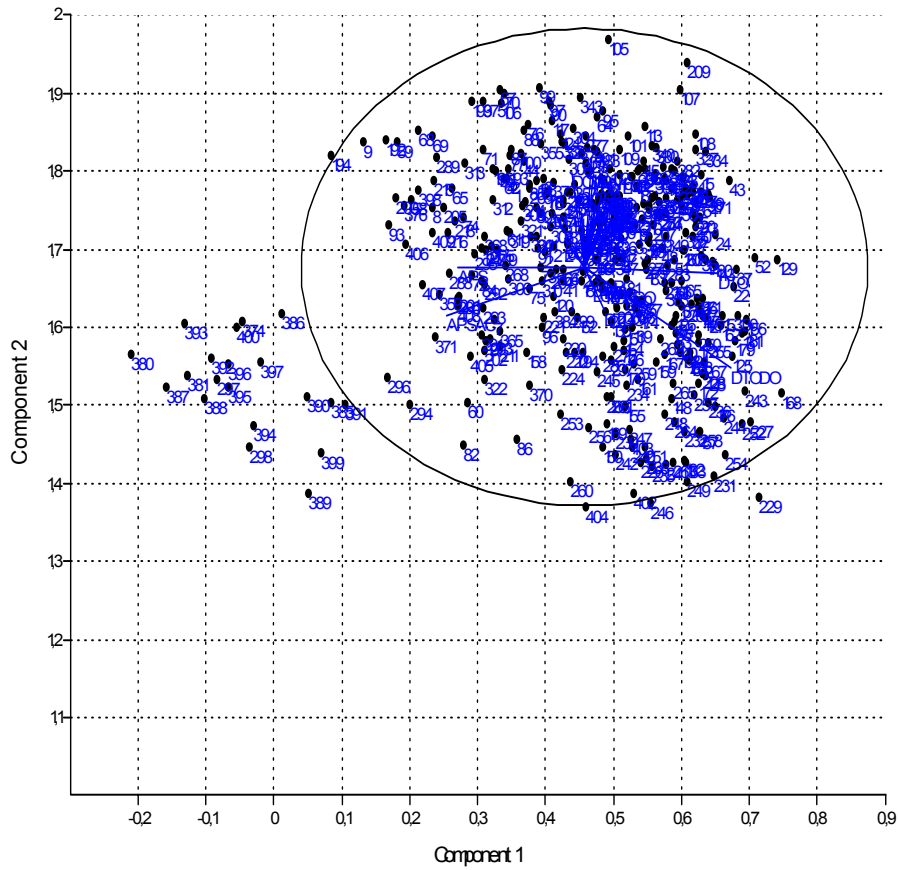
#### ♦ **Análisis discriminante**

Este análisis se realizó con el fin de establecer si las variables morfométricas analizadas generan variabilidad entre las subespecies *Colostethus subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*, basándose en las relaciones lineales entre las variables (medidas y proporciones) de los individuos machos adultos estudiados.

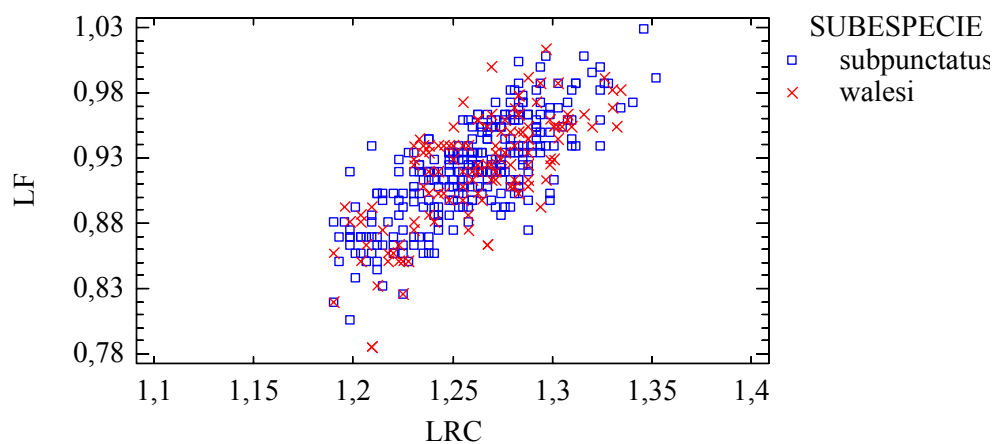
El análisis discriminante generó los siguientes resultados:

- Combinaciones lineales de variables, cuyo número es siempre igual a  $n-1$ , donde  $n$  es el número de clases asignadas (subespecies, rangos altitudinales, zonas de vida o vertientes), de las cuales se seleccionaron las dos más importantes (función discriminante uno y dos) que representan el mayor porcentaje de variación.
- Gráficas de distribución de acuerdo a las dos funciones discriminantes.

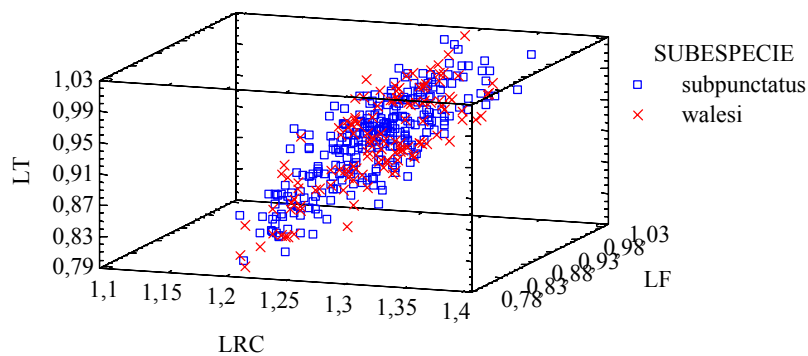
- **Análisis discriminante entre subespecies:** En las figuras 14 y 15 se muestran los resultados de un primer análisis discriminante, utilizando el total de especímenes adultos machos analizados de cada subespecie, donde se tuvieron en cuenta las 31 variables morfométricas estudiadas. Las dos funciones lineales entre variables mostraron un alto nivel de significancia (valores de  $P$  menores a 0.001), con un 95% del nivel de confiabilidad, representando la función uno el 100% de la variabilidad del grupo, con una correlación canónica de 0.87% (un valor cercano a uno expresa una mayor homogeneidad de las variables dentro de las clases asignadas). El análisis discriminante con todas las variables morfométricas, demostró que no existe variabilidad entre las subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y



**Figura 13:** Análisis de componentes principales realizado para *Colostethus subpunctatus*. El componente uno y el componente dos permiten observar que no existe ningún tipo de variabilidad entre los individuos machos analizados.



**Figura 14:** Análisis discriminante bidimensional para los individuos asignados a las subespecies *Coloesthus subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*, en el cual se observa que no existe variabilidad entre las clases asignadas.



**Figura 15:** Análisis discriminante tridimensional para los individuos asignados a las subespecies *Coloesthus subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*.

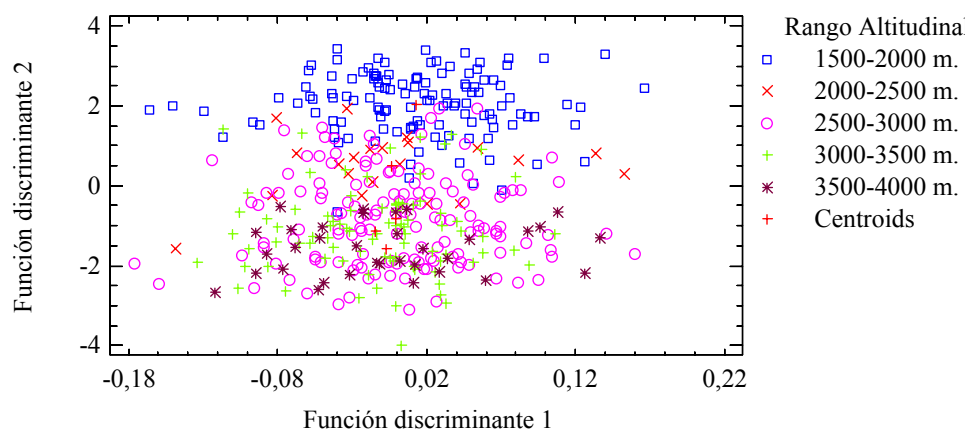
*C. subpunctatus walesi*, así mismo un 100% de clasificación correcta para los individuos analizados, determinados como *Colostethus subpunctatus*. Con la finalidad de complementar y corroborar los resultados obtenidos en el primer análisis de función discriminante, se realizaron análisis discriminantes teniendo en cuenta los tres aspectos ecogeográficos establecidos para *Colostethus subpunctatus* (rango altitudinal, zona de vida y vertiente geográfica). Para estos tres análisis se tuvieron en cuenta también las 31 variables morfométricas, utilizando el total de individuos machos adultos estudiados.

- **Análisis discriminante entre Rangos Altitudinales:** Las figuras 16, 17 y 18 presentan los resultados de un segundo análisis discriminante, teniendo en cuenta los individuos machos adultos asignados a cinco rangos altitudinales previamente establecidos, basándose en los valores de las 31 variables cuantitativas. Las dos funciones lineales entre variables mostraron un alto nivel de significancia (valores de P menores a 0.001), con un 95% de confiabilidad, representando la función uno el 91.8% de la variabilidad del grupo, con una correlación canónica de 0.99.

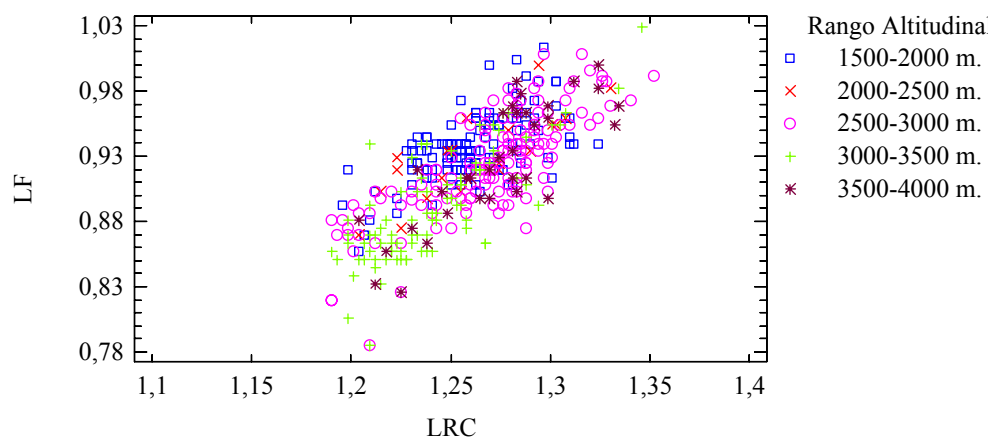
El análisis de grupo centroide permite observar que no existe discriminación entre las clases asignadas (Fig. 16).

- **Análisis discriminante entre Zonas de Vida:** Las figuras 19 y 20 muestra los resultados de un tercer análisis discriminante, donde se tuvieron en cuenta los individuos machos adultos asignados a 10 zonas de vida previamente establecidas, a partir de los valores de las 31 variables cuantitativas. Las dos funciones lineales entre variables mostraron un alto nivel de significancia (valores de P menores a 0.001), con un 95% del nivel de confiabilidad, representando la función uno el 70.18% de la variabilidad del grupo, con una correlación canónica de 0.98.

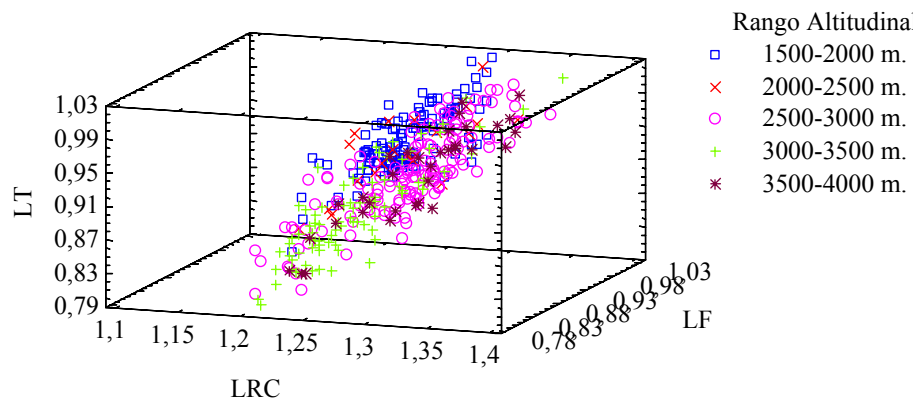
El análisis de grupo centroides demuestra que no existe discriminación entre las clases asignadas (Fig. 19).



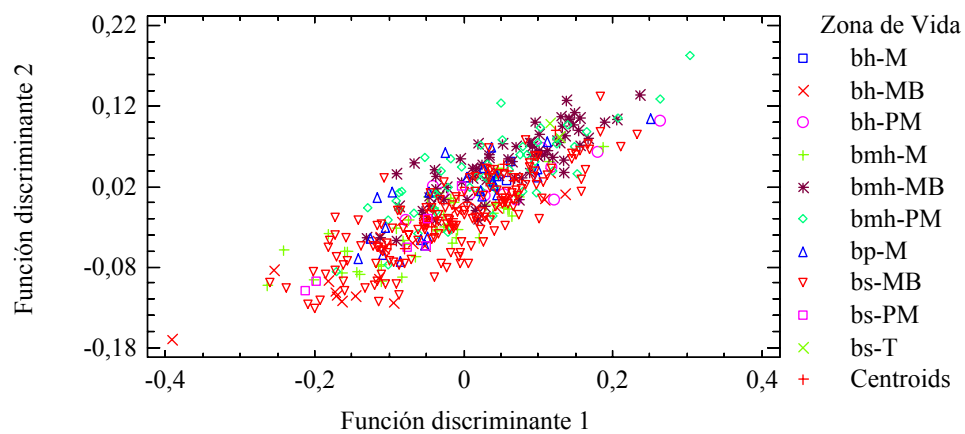
**Figura 16:** Análisis discriminante realizado para *Colostethus subpunctatus*, teniendo en cuenta los diferentes rangos altitudinales previamente establecidos. Se observa la función discriminante 1 y 2 y su respectivo grupo centroeide.



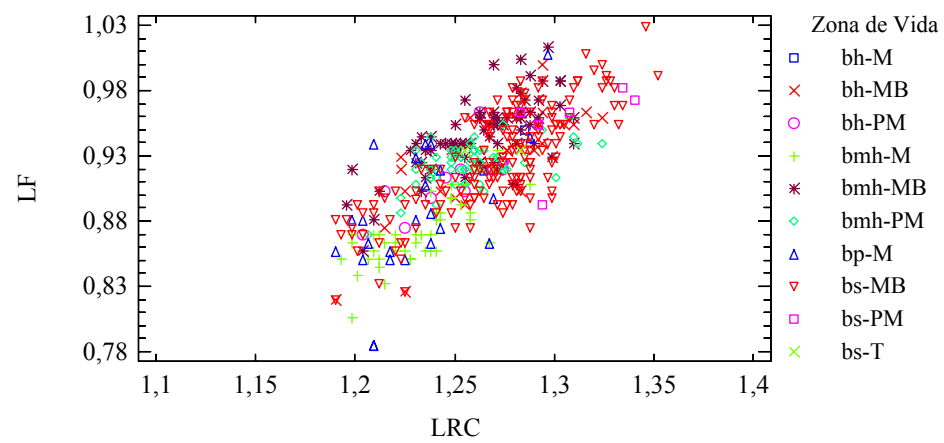
**Figura 17:** Análisis dicriminante bidimensional teniendo en cuenta los diferentes rangos altitudinales previamente establecidos, realizado para los individuos machos adultos de *Colostethus subpunctatus*.



**Figura 18:** Análisis discriminante tridimensional de acuerdo a los diferentes rangos altitudinales preestablecidos para los individuos machos adultos de *Colostethus subpunctatus*.



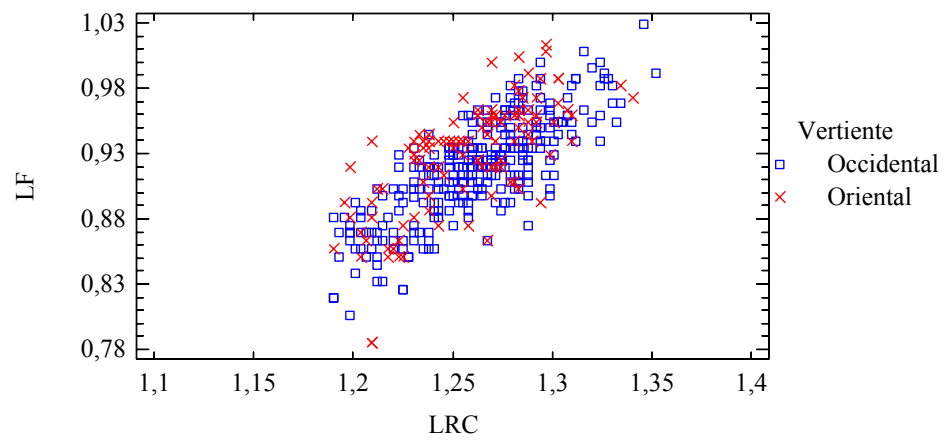
**Figura 19:** Análisis discriminante realizado a partir de las diferentes zonas de vida asignadas a los individuos machos adultos de *Colostethus subpunctatus*. En esta gráfica se observa la función discriminante 1 y 2 y su respectivo grupo centroe.



**Figura 20:** Análisis discriminante bidimensional teniendo en cuenta las diferentes zonas de vida previamente establecidas para los individuos machos adultos de *Colostethus subpunctatus*.

- **Análisis discriminante entre Vertientes Geográficas:** La fig. 21 presenta los resultados de un cuarto análisis discriminante, donde se tuvieron en cuenta los individuos machos adultos asignados previamente a la vertiente oriental u occidental de la Cordillera Oriental de Colombia, basándose en los valores de las 31 variables cuantitativas. Las dos funciones lineales entre variables mostraron un alto nivel de significancia (valores de P menores a 0.001), con un 95% del nivel de confiabilidad, representando la función uno el 100% de la variabilidad del grupo, con una correlación canónica de 0.98. El análisis discriminante demostró que no existe variabilidad entre las clases asignadas.

A partir de los resultados arrojados en los análisis estadísticos multivariados, realizados para *Colostethus subpunctatus*, donde se tuvieron en cuenta las 31 variables morfométricas estudiadas, se descarta la idea de que exista variabilidad entre las subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*, y por lo tanto desde el punto de vista morfométrico, la existencia de *C. subpunctatus walesi* no es válida; adicionalmente no se genera ningún tipo de variabilidad de acuerdo a los diferentes criterios ecogeográficos seleccionados para la especie.



**Figura 21:** Análisis discriminante bidimensional entre vertientes geográficas, realizado para los individuos machos adultos de *Colostethus subpunctatus*.

## 5. Discusión

A partir de los diferentes análisis realizados durante la elaboración del presente trabajo, en el siguiente segmento se discuten los aspectos más significativos a nivel taxonómico para la especie *Colostethus subpunctatus*, orientado a la búsqueda de herramientas que permitan corroborar y actualizar la información que se conoce hasta el momento de dicha especie y a la vez tratar de resolver los problemas que se presentan dentro del grupo.

*C. subpunctatus*, fue descrita por Cope en 1899 teniendo en cuenta ocho especímenes coleccionados muy cerca de Bogotá. Dicho trabajo no describe muchos caracteres propios de esta especie, sin embargo muestra una descripción básica de los patrones de coloración presentes dentro del grupo. En este estudio se analizan de manera detallada los trabajos previos sobre la especie, a partir de los cuales se pudo establecer que a través del tiempo se han generado serias confusiones por parte de los autores al momento de nombrar y establecer los caracteres que permiten definir el grupo; se establece una propuesta taxonómica que intente redefinir la entidad a partir de 1564 ejemplares machos y hembras; se establece que *C. subpunctatus* presenta una alta variabilidad en el diseño cromático ventral que puede generar confusiones al momento de definir su posición taxonómica; se confirma la presencia de dimorfismo sexual por tamaño y patrón de coloración ventral; se discuten las razones por las cuales *C. subpunctatus walesi* no debe ser considerada como subespecie de *C. subpunctatus* y por lo tanto no tiene validez a nivel taxonómico, ratificando de esta forma la existencia de *C. subpunctatus* como entidad natural (claramente diferenciada por análisis multivariados utilizando las variables morfométricas más representativas) y finalmente se amplía su distribución geográfica y altitudinal ubicándola desde los 1700 m. (altura max. 4020).

#### ♦ Análisis morfométrico

El análisis morfométrico y los análisis multivariados determinaron que las variables más significativas o con mayor peso dentro la especie son: LRC, LC, AC, LNR, ON, OR, DO, DIO, NN, LF, LT, (LT / LRC) y LP (ver **Tabla 2 para abreviación de caracteres**). Teniendo en cuenta los valores arrojados por el análisis de componentes principales (ACP), de las variables más significativas la LT presenta el nivel de significancia más alto para esta entidad con un valor de 0.924 para el componente uno, el cual expresó el 29.59% de la variabilidad total (**Tabla 6**).

A partir de los valores máximos y mínimos analizados en este trabajo se pudo establecer que la longitud total dentro de la especie, representada por la longitud rostro-cloacal (LRC) es relativamente variable, con valores entre 15.5–23.1 mm. ( $X = 18.1$   $n = 663$ ) para los machos adultos y 15.5–27.5 mm. ( $X = 20.3$   $n = 901$ ) para las hembras adultas (**Tabla 4**), estableciendo así un rango diferente al propuesto por Edwards (1974), el cual determinó que *C. subpunctatus* presenta una longitud rostro-cloacal (LRC) entre 16.7–21.7 mm. para los machos adultos y entre 18.7–26.5 mm. para las hembras adultas, esta definición llega a ser muy importante ya que Edwards (1974) incluye este carácter dentro de la diagnosis taxonómica de la especie.

Por otro lado, el valor mínimo propuesto por Edwards (1974) para las hembras es muy alto teniendo en cuenta que en el presente trabajo se encontraron ejemplares hembras adultos de 15.5 mm. de longitud con oviducto convoluto y huevos grávidos (ICN – MHN 42601, 42602, 42604 – 606, 42611, Boyacá – municipio de Monguí – 3800 m. (**Anexo 1**), y en los machos los individuos con longitud total de 15.5 mm. presentaron un desarrollo total de las estructuras reproductivas, evidenciando así su grado de madurez sexual.

#### ♦ Análisis morfológico externo

La diagnosis taxonómica en *C. subpunctatus* está dada por la combinación de caracteres morfométricos y morfológicos externos, tanto anatómicos como cromáticos; los caracteres diagnósticos que la definen son: longitud rostro-cloaca

(LRC) en hembras adultas entre 15.5–27.5mm. ( $X = 20.3$   $n = 901$ ) y en machos entre 15.5–23.1mm. ( $X = 18.1$   $n = 663$ ), machos con el tercer dedo manual no dilatado, dedo I manual menor o igual al dedo II (adpresos), presencia de rebordes dérmicos en dedos manuales y pediales, pliegue metatarsiano interno presente, pliegue metatarsiano externo ausente, membrana interdigital pedial ausente, banda dorsolateral ausente, banda lateral oblicua presente, banda ventrolateral ausente, presencia de banda longitudinal sobre el antebrazo, coloración de fondo crema (Pale horn color (color 92) (Smithe, 1975)) sobre toda la región ventral, presencia de gránulos en la piel sobre la región sacra, así como también sobre la piel de miembros anteriores y posteriores (dorsalmente) y sobre flancos troncales, testículos redondeados color crema (Pale horn color (color 92)) ó amarillo ocre (Yellow ocher (color 123 c) (Smithe, 1975)).

El análisis morfológico externo realizado para cada uno de los individuos adultos analizados permitió establecer 26 caracteres muy importantes para esta especie, muchos de los cuales no pudieron ser incluidos dentro de la diagnosis taxonómica del grupo por su tendencia a ser variables, debido a que pueden presentar artificios de preparación manifestados en la pérdida o alteración de estructuras anatómicas; algunos de estos caracteres son: *canthus rostralis* semivertical u oblicuo, anillo timpánico parcialmente cubierto, tubérculo metatarsiano interno prominente y tubérculo metatarsiano externo prominente y redondeado, región loreal plana, sin embargo se encuentran presentes en un número bastante alto de individuos estudiados.

Werner (1899) en su descripción, propone que la especie presenta piel lisa en toda su extensión y dedos de los pies unidos en la base por membranas, contrario a lo que afirman muchos autores y a lo observado durante la revisión morfológica en este trabajo, lo que hace pensar que las apreciaciones hechas por este autor para la especie no son muy claras, o quizá algunos de los ejemplares analizados posiblemente no correspondían a lo que se conoce actualmente como *C. subpunctatus*, lo que llega a ser bastante importante ya que este trabajo hace parte de la sinonimia de la especie.

Después de revisar detalladamente un gran número de caracteres morfológicos anatómicos y cromáticos y siguiendo la metodología propuesta por Rivero (1988), la especie *C. subpunctatus* pertenecería al grupo VI (denominado grupo *fuliginosus*) por su distribución geográfica y adicionalmente por presentar banda lateral oblicua completa de inglete a rostro, sin manchas o collares pectorales, ausencia de banda dorsolateral y ventrolateral, coloración sexualmente dicromática, dedo III manual en los machos no dilatado, vientre manchado, reticulado o inmaculado, sin embargo es muy probable que los criterios que se tuvieron en cuenta para la conformación de estas agrupaciones no sean del todo confiables y sólo contribuyan a crear serias confusiones en el momento de la identificación de las diferentes especies.

Rivero y Serna (1988) trataron de reagrupar las especies del género *Colostethus*, y *C. subpunctatus* quedó asignada al grupo IX, ya que para ellos no existen consistencias claras en la utilización de caracteres taxonómicos para su identificación; sin embargo, aseguran al inicio de su trabajo, que la especie se caracteriza por presentar el dedo I manual mayor o igual al dedo II y posteriormente dentro del mismo trabajo, en la clave que proponen para el reconocimiento de las especies de este género, nombran el carácter como primer dedo más corto que el segundo como un discriminante para la identificación de la especie, lo que ratifica que los criterios establecidos para conformar estas agrupaciones y el manejo de los caracteres por parte de estos autores no es del todo confiable y puede llegar a generar graves confusiones.

En cuanto a la longitud del dedo I manual en relación al dedo II, donde hasta el momento muchos autores no habían logrado estar de acuerdo en la asignación de este carácter, se puede argumentar lo siguiente: Cope (1899) y Werner (1899) coincidieron en afirmar que *C. subpunctatus* presenta el primer dedo igual en longitud al segundo; Cochran & Goin (1970) lo nombraron como primer dedo manual más corto que el segundo, contrario a lo dicho por Edwards (1974), Rivero y Serna (1985), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988) y Hoyos (1991), para los cuales el primer dedo es mayor o igual en relación al segundo, lo que significaba un problema serio para la identificación taxonómica de la especie, ya que Edwards (1974) incluye

este carácter dentro de la diagnosis taxonómica del grupo y Rivero y Serna (1988) lo tienen en cuenta dentro de la clave como un discriminante fundamental para la identificación de la especie. En este estudio, después de revisar un gran número de ejemplares determinados como *C. subpunctatus*, se pudo establecer con claridad que la longitud del dedo I manual es menor o igual al dedo II (adpresos) (Fig. 9 – a), tratando así de solucionar el problema taxonómico que se venía presentando con la asignación de este carácter.

En lo relacionado con la membrana interdigital pedial y de acuerdo con lo establecido por Edwards (1974), Rivero y Serna (1985), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988) y Hoyos (1991), en este trabajo se pudo establecer que para *C. subpunctatus* es un carácter que se encuentra ausente, contrario a lo propuesto por Cochran & Goin (1970) como dedos de los pies palmeados en la base.

Teniendo en cuenta el material analizado morfológicamente, fue posible determinar que en todos los ejemplares analizados se encontraron rebordes dérmicos en los dedos manuales, carácter diagnóstico para esta entidad, a lo que hace referencia Cochran & Goin como dedos manuales con crestas laterales; vale la pena aclarar que este carácter se encuentra siempre presente en todos los dedos manuales, contrario a lo propuesto Edwards (1974), Rivero y Serna (1985), Rivero y Serna (1988), Rivero (1988) cuando definen que *C. subpunctatus* puede encontrarse con o sin rebordes cutáneos laterales y únicamente en el segundo dedo manual.

#### **- Caracteres morfológicos externos a nivel cromático**

A nivel cromático, *C. subpunctatus* se caracteriza por presentar banda lateral oblicua completa de ingle a rostro y ausencia de banda ventrolateral y dorsolateral caracteres diagnósticos para la especie.

La mala preparación y preservación de los ejemplares generó que la banda lateral oblicua en muchos de los individuos analizados se encontrara presente pero no del todo visible. Para *C. subpunctatus*, la ausencia de banda dorsolateral y ventrolateral representa la diferenciación entre algunas de las especies pertenecientes al mismo género, distribuidas geográficamente hacia la Cordillera Oriental

colombiana, como por ejemplo *C. juanii*, especie que se caracteriza por la presencia de banda ventrolateral.

La descripción de la coloración en alcohol al 70% de los ejemplares pertenecientes a esta especie, comúnmente se basa en tres colores: café (Prout's brown (color 121 A)), café más oscuro (Vandyke brown (color 121)) y crema (Pale horn color (color 92)), los cuales se registran teniendo en cuenta la metodología propuesta por Smithe (1975).

#### **- Análisis de variación cromática**

El patrón de coloración dorsal en *C. subpunctatus* es constante (Fig. 3 – a); de los caracteres cromáticos analizados a nivel dorsal, el único carácter que puede presentar variaciones de consideración es el relacionado con la línea paravertebral, la cual se expresó como única o doble en proporciones iguales dentro de la muestra analizada, con una extensión completa (desde el rostro hasta el urostilo) o incompleta (desde el rostro hasta la región media del dorso). Adicionalmente se puede presentar un diseño cromático continuo o discontinuo, conformado por manchas irregulares que distribuidas uniformemente expresan la línea en muchos individuos; de igual manera, esta línea se puede relacionar con un diseño a manera de rombo entre la región cefálica y el cuerpo.

El análisis de variación cromática permitió establecer que *C. subpunctatus* es una especie que se caracteriza por presentar un patrón polimórfico en el diseño cromático ventral, tal y como lo plantean Lynch (1992) y Hoffman & Blouin (2000) para muchas otras especies de anuros. Al realizar este análisis se pudieron establecer seis morfotipos (A, B, C, D, E y F) propios de *C. subpunctatus* (Fig. 5 – a, b), los cuales comúnmente se encuentran, en mayor o menor proporción en las diferentes localidades geográficas reportadas para esta especie (Fig 6). En esta figura se observa el número exacto de municipio presentes en cada departamento y se demuestra que el patrón polimórfico presente en la especie no se encuentra relacionado con algún patrón de distribución geográfica para dicha entidad, ya que la mayoría de los morfotipos se encuentran en los departamentos que representan la distribución de la

especie (Boyacá y Cundinamarca). Es evidente que el morfotipo C (manchas leves alrededor del vientre) es el menos común dentro de la muestra analizada y solo se encuentra presente en el departamento de Cundinamarca, sin embargo no representa diferencias que pueda generar variabilidad dentro de la especie y los ejemplares estudiados que representan este morfotipo poseen caracteres anatómicos propios de lo que se pudiera considerar como *C. subpunctatus subpunctatus*; de esta forma se ve claramente que a nivel cromático no existen patrones de variabilidad que generen la conformación de subespecies.

En muchos casos, este patrón se puede combinar con dimorfismo sexual en la coloración ventral (garganta y pecho), lo cual produce una serie amplia de variaciones individuales, y posiblemente puede ser la razón para que se generen confusiones al momento de definir su posición taxonómica.

#### ♦ Dimorfismo sexual

Se presenta un dimorfismo sexual por tamaño, muy evidente, expresado por un tamaño menor en los machos adultos ( $X = 18.1$ ) comparado con las hembras adultas ( $X = 20.3$ ). Teniendo en cuenta los resultados obtenidos a partir de la estadística descriptiva y por medio del análisis de varianza (ANOVA) de una sola vía, fue posible establecer que el dimorfismo sexual por tamaño que se presenta en esta especie se denota con claridad en las 15 variables morfométricas analizadas (Tabla 4) (Anexo 3), con valores de P siempre menores a 0.05 demostrando que existen diferencias estadísticamente significativas entre los dos sexos.

Edwards (1974) y Rivero (1988), en las descripciones taxonómicas que realizaron, aseguraron que esta especie no presenta ningún tipo de dimorfismo sexual en el color ventral, sin embargo Rivero y Serna (1988), dentro de la clave para la identificación de las especies pertenecientes al grupo IX, afirman que *C. subpunctatus* presenta un patrón de coloración sexualmente dicromático, confirmando tal vez a lo que hace referencia Werner (1899) como garganta en los machos de color café.

Con el análisis de variación cromática realizado para *C. subpunctatus* se puede establecer que existe una variación muy importante dentro de la especie, la cual se expresa como un dimorfismo sexual en el patrón de coloración ventral, donde los machos adultos exhiben una coloración café (Prout's brown (color 121 A), Smithe (1975)) que cubre la región gular y el pecho (Fig. 5) y en muchos casos se pierde por completo el patrón cromático de fondo crema (Pale horn color (color 92), Smithe (1975)), en las hembras siempre se mantiene un diseño cromático sobre una coloración de fondo clara (crema) (Pale horn color (color 92), Smithe (1975)). La observación del total de la muestra analizada permitió establecer que no es un patrón que predomine dentro de la especie, sin embargo esta variación fue muy constante dentro del grupo y se observó principalmente en los individuos pertenecientes a las localidades geográficas más representativas para la especie, tales como: BOYACÁ, Monguí, Páramo de Toquilla, Páramo de Vijagual, Peligro de Rondón, San Mateo, Tunja, Villa de Leyva; CUNDINAMARCA, Alto de San Miguel, Bogotá, Fómeque / P.N.N. Chingaza, Gachetá, La Calera, P.N.N. Chingaza, San Antonio del Tequendama, Tena; SANTANDER, Páramo de La Rusia.

Por tal razón, se puede establecer que en *C. subpunctatus* pondría ser muy común observar este tipo de variación cromática sexualmente dimórfica en el patrón de coloración ventral y conociendo la especie se puede tomar como una característica que permita identificar a simple vista el sexo de cada individuo. De esta forma se puede decir que la muestra utilizada por Edwards (1974) y Rivero (1988) para definir este carácter no fue suficiente y se confirma lo dicho por Rivero y Serna (1988) y Werner (1899).

#### ♦ *C. subpunctatus* vs. *C. subpunctatus walesi*

Cochran & Goin (1970) se basaron en una serie limitada de características taxonómicas para diferenciar *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* (Tabla 1); posteriormente, Rivero y Serna (1985) reafirmaron la existencia de *C. subpunctatus walesi* en Colombia y Rivero y Serna (1988) plantean que existen claras diferencias entre las dos subespecies y para ellos *C. subpunctatus walesi*

parece estar justificado. En los últimos años, Ardila & Acosta (2000) tuvieron en cuenta la asignación de estos dos grupos dentro de el estudio de los anfibios presentes en la región de vida paramuna colombiana.

Para Cochran & Goin (1970), la LT en *C. subpunctatus walesi* es mucho más corta, entre el 37 y 46% de la longitud total. Con el análisis morfométrico y estadístico realizado en este trabajo, fue posible establecer que aunque este carácter llega a ser el más significativo para la especie no genera diferencias que permita la conformación de entidades taxonómicas infraespecíficas (Tabla 6); adicionalmente, los valores máximos y mínimos calculados para esta variable demuestran que se encontraron ejemplares con LT mayor o menor independientemente (Tabla 4), los cuales no presentaron rasgos morfométricos o morfológicos diferentes.

En la Tabla 1 se nombran las diferencias morfológicas a partir de las cuales Cochran & Goin (1970) separaron las dos entidades. A continuación se analizan las diferencias más relevantes, como por ejemplo la región loreal cóncava presente en *C. subpunctatus walesi*, el análisis morfológico externo demostró que muy pocos ejemplares evidenciaron este estado de carácter y sólo se expresa como una variación que puede ser producto de mala preservación y preparación de los individuos; de igual forma, Cochran & Goin (1970) aseguraron que la subespecie *walesi* posee dedos de los pies palmeados, contrario a lo observado en este trabajo donde de los 1564 ejemplares estudiados, no se encontró ninguno que presentara esta característica y por lo tanto se podría pensar que algunos de los ejemplares analizados por estos autores no correspondían a lo que se conoce como *C. subpunctatus*; en cuanto a la forma del cuerpo, en este análisis fue posible establecer que depende principalmente del sexo, donde las hembras adultas, en especial con huevos a término, se caracterizan por presentar cuerpo robusto y los machos una forma del cuerpo mucho más esbelta, lo que significa que no es una característica que marque diferencias importantes entre subespecies; la zona ventral con granulación severa propia de *C. subpunctatus subpunctatus* o vientre suave con gránulos débiles característica de *C. subpunctatus walesi* son dos estados de carácter que se presentaron comúnmente dentro de la muestra analizada y sus estados de carácter o variaciones no están

relacionados con cualquier otra característica que permita una diferenciación marcada dentro de la especie y más bien pueden ser producto de la preparación de cada individuo.

Geográficamente, para Cochran & Goin (1970) las poblaciones pertenecientes al departamento de Boyacá difieren notablemente de los estudiados en los departamentos de Meta y Cundinamarca, lo que significa que para ellos las diferencias morfométricas y morfológicas externas se combinan con un patrón de distribución geográfica variable para *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*. Sin embargo, el análisis de distribución geográfica realizado en este manuscrito demuestra claramente que no existen diferencias en los ejemplares de Boyacá y Cundinamarca y tal vez los ejemplares pertenecientes al departamento del Meta demuestren ser registros bastante dudosos para la especie, teniendo en cuenta que para el presente trabajo no se encontraron ejemplares localizados en esta zona del país.

Con el fin de corroborar esta información, se tomó la determinación de realizar un análisis estadístico teniendo en cuenta diferentes criterios básicos. En primer lugar, en el análisis de componentes principales (ACP), la relación que se observa entre el componente uno y el componente (**Fig. 13**), demuestra que no existe variabilidad entre los individuos analizados que represente diferencias que conlleven a la formación de subespecies.

El análisis discriminante entre subespecies, utilizando individuos machos adultos catalogados como *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* según lo propuesto por Cochran & Goin (1970), demostró al igual que el ACP que no existe variabilidad entre los grupos asignados con un 95% de confiabilidad (**Fig. 14 y 15**). Con la finalidad de descartar algún tipo de variabilidad se realizaron análisis discriminantes teniendo en cuenta criterios ecogeográficos tales como altitud, zona de vida y vertiente (**Fig. 14 – 21**), demostrándose así que no existen diferencias que permitan establecer variabilidad dentro las clases asignadas; en todos los casos se obtuvo un nivel de confiabilidad del 95%. En la **Fig. 16**, que corresponde al análisis discriminante entre rangos altitudinales, y en la **Fig. 19** para el análisis discriminante

por zonas de vida, la posición de los grupos centroides asimismo demostró que no existe discriminación entre las clases asignadas.

Con los planteamientos antes señalados y teniendo en cuenta el análisis morfométrico y morfológico externo (anatómico y cromático) se demuestra que los parámetros propuestos por Cochran & Goin (1970) para la diferenciación de las subespecies no coinciden con lo observado durante la elaboración del presente trabajo, y por lo tanto se sugiere que *C. subpunctatus walesi* no tiene ninguna validez taxonómica.

#### ◆ Distribución geográfica

Con el análisis de 171 localidades geográficas reportadas para *C. subpunctatus*, fue posible determinar que la especie se encuentra distribuida en Colombia principalmente hacia los departamentos de Cundinamarca y Boyacá, abarcando el centro y las dos vertientes de la Cordillera Oriental colombiana, sobre gran parte de lo que se conoce como Altiplano Cundiboyacense (Fig. 12). Este mismo análisis demostró que los registros relacionados con la distribución de la especie se han extendido ligera pero significativamente hacia los departamentos de Santander y Arauca, demostrando así un aumento en su distribución geográfica de acuerdo con los reportes encontrados en la bibliografía.

Se encontraron 22 ejemplares reportados para el departamento de Antioquia, (municipios de Yarumal y Caldas) los cuales fueron confirmados como *C. subpunctatus*, lo que hace pensar que posiblemente una falta de muestreo ha generado vacíos grandes de información para esta especie.

De la misma forma se registra en este trabajo un aumento importante en el rango altitudinal, ubicando a la especie desde una distribución mínima de 1700 m. (Boyacá – Garagoa) y un máximo de 4020 (Boyacá – P.N.N. El Cocuy); el valor máximo se mantuvo según información suministrada por Acosta (2000) y Ardila y Acosta (2000). Así mismo, teniendo en cuenta las diferentes localidades geográficas específicas reportadas para los ejemplares adultos analizados de *C. subpunctatus* fue

posible establecer que la especie se encuentra relacionada con 13 zonas de vida diferentes (**Tabla 5**).

Por otro lado, es importante tener en cuenta las consideraciones hechas por Hernández – Camacho, *et al.*, (1992), Kaplan (*com pers.*) y Grant (*com pers.*) los cuales consideran la especie como endémica para Colombia, pues durante la elaboración de este trabajo se realizaron investigaciones básicas y no se encontraron reportes de esta especie para localidades diferentes a las registradas en este manuscrito y mucho menos en otros países donde predomina este género, tales como Venezuela y Ecuador.

## 6. Conclusiones

El análisis morfométrico realizado y los análisis multivariados determinaron que las variables más significativas para *C. subpunctatus* son: LRC, LC, AC, LNR, ON, OR, DO, DIO, NN, LF, LT, LT/LRC y LP (ver **Tabla 2 para abreviación de caracteres**). Asimismo, el análisis de componentes principales (ACP) demostró que la longitud tibial (LT) presenta el nivel de significancia más alto para la especie.

A partir de los valores máximos y mínimos de longitud rostro-cloaca (LRC) calculados en ejemplares adultos fue posible establecer un rango de longitud total para *C. subpunctatus* diferente al propuesto por Edwards (1974).

Se propone un carácter morfométrico, nueve caracteres anatómicos externos y cinco caracteres cromáticos para conformar la diagnosis de *C. subpunctatus*. De igual forma, la combinación de diversos caracteres morfométricos, anatómicos y cromáticos permitieron establecer una completa descripción taxonómica de dicho taxón.

El análisis morfológico externo demostró que *C. subpunctatus* presenta gránulos en la piel sobre la región sacra, así como también sobre la piel de miembros anteriores y posteriores y sobre flancos troncales; longitud del dedo I manual menor o igual al dedo II (adpresos); membrana interdigital pedial ausente y rebordes dérmicos en dedos manuales, de esta forma se intenta resolver el problema que se venía presentando con la asignación de estos caracteres.

*C. subpunctatus* se caracteriza por presentar un patrón polimórfico en el diseño cromático ventral; este patrón permitió establecer seis morfotipos propios para la especie, los cuales no se encuentran ligados a un patrón geográfico específico.

Existe dimorfismo sexual por tamaño en cada una de las medidas morfométricas analizadas para *C. subpunctatus*, siendo los machos menores en longitud total que las hembras. Este dimorfismo se puede combinar con dimorfismo sexual en la forma del cuerpo y el patrón de coloración ventral, la cual se desarrolla específicamente en los individuos machos adultos.

La amplia variación en el diseño cromático ventral y la presencia de dimorfismo sexual en el patrón de coloración ventral en los machos, el cual no había sido registrado en esta especie, generan una serie amplia de variaciones individuales que pueden ser la causa para que se generen confusiones al momento de establecer su posición taxonómica.

*C. subpunctatus* es una especie con distribución geográfica restringida a la Cordillera Oriental colombiana. Los registros de localidad geográfica demuestran una extensión en los patrones de distribución de la especie. Adicionalmente, los reportes de ejemplares coleccionados en el departamento de Antioquia indican la presencia de la especie en esta zona del país.

Se registra un aumento en el rango altitudinal establecido para *C. subpunctatus* y se plantea la hipótesis de que *C. subpunctatus* pueda ser registrada como especie endémica para Colombia.

El análisis morfométrico, morfológico externo (tanto anatómico como cromático) y de distribución geográfica, así como también los análisis multivariados realizados en el presente manuscrito demuestran que no existen diferencias o afinidades a nivel taxonómico que permitan considerar a *C. subpunctatus walesi* como entidad taxonómicamente válida y por lo tanto se propone que *C. subpunctatus* debe ser considerada como entidad única y se rechaza la idea de la existencia de dos subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi*.

## 7. Recomendaciones

Sería importante realizar un estudio miológico, y en especial osteológico de *Colostethus subpunctatus*, a partir del cual se analice detalladamente el cráneo y cuerpo axial de ejemplares adultos de dicha especie; este estudio puede ser realizado teniendo en cuenta ejemplares depositados en colecciones de referencia y siguiendo la metodología propuesta por Dingerkus & Uhler (1997) para la transparentación y preparación de pequeños vertebrados y a partir de la descripción de la osteología craneal de los anuros propuesta por Trueb (1973). Este análisis permitirá conocer por primera vez aspectos relacionados con la morfología interna del grupo y así mismo obtener mas argumentos que demuestren la no validez de *C. subpunctatus walesi*.

De igual forma, sería importante llevar a cabo una descripción detallada de las larvas de *C. subpunctatus*, según la propuesta metodológica establecida por Gosner (1960) y de esta forma actualizar la poca información que se conoce, a este nivel, de dicha especie.

Teniendo en cuenta diferentes poblaciones de *C. subpunctatus*, realizar un estudio comparativo basado en registros de vocalizaciones con el fin de evaluar la variabilidad intraespecífica que se pueda generar desde este punto de vista para la especie.

Podría ser conveniente efectuar un análisis a nivel de ADN mitocondrial entre ejemplares adultos de diferentes poblaciones que representen de alguna forma las subespecies *C. subpunctatus subpunctatus* y *C. subpunctatus walesi* con el fin corroborar los resultados obtenidos en el presente trabajo.

Por otro lado, sería importante realizar una revisión detallada de las poblaciones de *C. subpunctatus* presentes en el departamento de Antioquia, y de esta forma corroborar la información suministrada en el presente trabajo.

Estas recomendaciones se proponen con el fin de plantear ideas que permitan complementar el presente trabajo y de esta forma continuar con los aportes al conocimiento de *C. subpunctatus*.

## 8. Referencias

- **Acosta, A. R. 1997.** Estudio anatómico y taxonómico del complejo *Rana palmipes* en Colombia. *Trabajo de grado (Biólogo)*. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 215 p.
- -----, **2000.** Ranas, salamandras y cecilias (Tetrapoda: Amphibia) de Colombia. *Revista Biota Colombiana*. 1(3): 289 – 319.
- -----, **2003.** Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. *Comunicación personal*. [andres.acosta@javeriana.edu.co](mailto:andres.acosta@javeriana.edu.co)
- **Applegate, A. 1991-1995.** ArcView 3.1. GIS. The Geographic Information System for Everyone. *Environmental Systems Research Institute. Inc.* (ESRI).
- **Ardila, M. C. y A. R. Acosta. 2000.** Anfibios. En: Diversidad Biótica III, la región de vida paramuna. Primera edición. Rangel, O. J. (Ed.). Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia. pg. 617 – 628.
- -----, **A. Acosta & L. Coloma. “1999” 2000.** Una nueva especie de *Colostethus* (Cope, 1867)) (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) de la Cordillera Oriental colombiana. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* (Sup. Es) 23: 239-244.
- **Barbour, T., & G. K. Noble. 1920.** Some amphibians from Northwestern Perú, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy*. 63(8): 401.
- **Blommers-Schlösser, R. M. A. 1993.** Systematic relationships of the Mantellinae Laurent, 1946 (Anura, Ranoidea). *Ethology, Ecology and Evolution*. 5: 199 – 218.
- **Caldwell, J. P. 1996.** The evolution of myrmecophagy and its correlates in poison frogs (family Dendrobatidae). *Journal of Zoological London*. 240: 75 – 101.
- -----, **1997.** Pair bonding in spotted poison frogs. *Nature* 385: 211.
- **Carr, D. E. 1996.** Morphological variation among species and populations of salamanders in the *Plethodon glutinosus* complex. *Herpetologica* 52 (1): 56 – 65.
- **Clough, M. & K. Summers. 2000.** Phylogenetic and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 515 – 540.

- **Cochran, D. M. & C. J. Goin. 1970.** Frogs of Colombia. United States National Museum Bulletin 288. Smithsonian Institution Press. Washington. pp. 62 – 68.
- **Coloma, L. A. 1995.** Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae). Miscellaneous publication N° 87. The University of Kansas Natural History Museum Publications. Lawrence, Kansas. U. S. A. 72 p.
- **Cope, E. D. 1866.** Fourth contribution to the herpetology of Tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 18: 123 – 132.
- -----, **1868.** An examination of the Reptilia and Batrachia obtained by the Orton Expedition to Ecuador and the upper Amazon, with notes on other species. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 20: 96 – 140.
- -----, **1899.** Contributions to the herpetology of New Granada and Argentina. *The Philadelphia Museums Scientific Bulletin* 1: 5.
- **Daly, J. W., F. Gusovsky, C. W. Myers, M. Y. Yamashita & T. Yasumoto. 1994.** First occurrence of tetrodotoxin in a Dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*), with further reports for the bufonid genus *Atelopus*. *Toxicon* 32(3): 279 – 285.
- **Dingerkus, G. & D. Ulher. 1977.** Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52(4): 229 – 232.
- **Duellman, W. E. 1992.** The Hylid frogs of Middle America. *University of Kansas Natural History*. 1(1): 1 – 23
- -----, **1999.** Distribution patterns of amphibians in South America. In: Patterns of distribution of amphibians: a global perspective. Duellman W. E. (Ed.). Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland. U.S.A. pp. 255 – 328
- ----- & **L. Trueb. 1986.** Biology of Amphibians. McGraw – Hill, Inc. New York, USA. 670 p.
- **Dunn, E. R. 1924.** Some Panamanian frogs. *Occasional Papers of The Museum of Zoology, University of Michigan*. 151: 7.
- -----, **1944.** Herpetology of the Bogotá area. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 21: 68 – 81.
- **Edwards, S. R. 1971.** Taxonomic notes on South American *Colostethus* with descriptions of two new species. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 84: 147 – 162.

- -----, **1974**. A revision of the genus *Colostethus* of the family Dendrobatidae. *Occasional Papers of the museum of Natural History of the University of Kansas*. Lawrence, Kansas U. S. A. pp. 302 – 305.
- **Espinal, S. y E. Montenegro. 1977**. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Instituto Geográfico Agustín Codazzi – IGAC. Bogotá, D. C. Colombia. 230 p.
- **Estupiñán, R. A. 2001**. Variação geográfica de *Osteocephalus taurinus* Steindachner, 1862 (Amphibia: Anura: Hylidae). Dissertação apresentada ao Programa de Pós – graduação em Zoologia como requisito parcial para a obtenção do grau de mestre em Zoologia. Universidade Federal do Pará e do Museu Paraense Emilio Goeldi. Belem, Brasil. 75 p.
- **Fandiño, M. C., Lüddecke, H. & A. Amézquita. 1997**. Vocalization and larval transportation of male *Colostethus subpunctatus* (Anura: Dendrobatidae). *Amphibia – Reptilia*. 18: 39 – 48.
- **Ford, L. S. 1989**. The phylogenetic position of poison–dart frogs (Dendrobatidae): Reassessment of the Neobatrachian phylogeny with commentary on complex character systems, Dissertation, University of Kansas, Lawrence.
- -----, **1993**. The phylogenetic position of the dart–poison frogs (Dendrobatidae) among anurans: an examination of the competing hypotheses and their characters. *Ethology, Ecology and Evolution*. 5: 219 – 231.
- **Glaw, F., J. Köhler, R. Hofrichter. & A. Dubois. 1998**. Systematik der Amphibian: Liste der rezenten Familien, Gattungen und Arten. In: Amphibien. Naturbuch – Verlag, Augsburg. Hofrichter, R. (Ed.). pp. 252 – 258.
- **Global Amphibian Assessment (GAA). 2003**. Andes Review Workshop. Quito, Ecuador. 1163 p.
- **Gosner, K. L. 1960**. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183 – 190.
- **Grant, T. 2003**. Division of Vertebrate Zoology, Herpetology, American Museum of Natural History. *Comunicación personal* [grant@amnh.org](mailto:grant@amnh.org)
- ----- & **F. Castro. 1998**. The cloud forest *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) of region of the Cordillera Occidental of Colombia. *Journal of Herpetology*. 32 (3): 378 – 392.

- -----, & M. C. Ardila. 2002. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the eastern slopes of the Cordillera Oriental of Colombia. *Herpetologica* 58(2): 252 – 260.
- Griffiths, 1959. The phylogeny of *Sminthillus limbatus* and the status of the Brachycephalidae (Amphibia, Salientia). *Proceedings of the Zoological Society of London* 132. 457 – 487.
- Hay, J. M., I. Ruvinsky, S. B. Hedges, & L. R. Maxson. 1995. Phylogenetic relationships of amphibian families inferred from DNA sequences of mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA genes. *Molecular Biology and Evolution*. 12: 928 – 937.
- Hedges, S. B. & L. R. Maxson. 1993. A molecular perspective on lissamphibian phylogeny. *Herpetology Monograph*. 7: 27 – 42.
- Hernández-Camacho, J., A. Hurtado, R. Ortiz y T. Walschburger. 1992. Centros de endemismo en Colombia. En: La diversidad biológica de Iberoamerica I. Halffter, G. (Ed.). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver., México. pg. 175 – 190
- Hillis, D. M., L. K. Ammerman, M. T. Dixon & R. O. de Sá. 1993. Ribosomal DNA and the phylogeny of frogs. *Herpetology Monograph*. 7: 118 – 131.
- Hoffman, E. A. & M. S. Blouin. 2000. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 633 – 665.
- Hoyos, J. M. 1991. *Colostethus subpunctatus* del Parque Nacional Natural Chingaza. *Cuadernos divulgativos, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana*. 20: 1 – 9.
- Jiménez de La Espada, M. 1871. Faunae neotropicalis species quaedam nondum cognitae. *Jornal de Sciencias, Mathematicas, Physicas e Naturaes. Academia Real das Sciencias de Lisboa* 3: 57 – 65.
- Jungfer, K. H., H. Birkhahn, V. Kulpmann & K. Wassmann. 1996. Haltung und Fortpflanzung von *Dendrobates fulguritus* Silverstone, 1975, mit Anmerkungen zur Gattung *Minyobates* Myers, 1987. *Herpetofauna*. 194: 19 – 27.
- Kaplan, M. 2003. Universidad de Michigan. Museo de Zoología. División de Herpetología. *Comunicación personal*. [moiseska@umich.edu](mailto:moiseska@umich.edu)
- La Marca, E. 1985. A new species of *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) from the Cordillera de Mérida, Northern Andes, South America. *Occasional Papers of the museum of Zoology of the University of Michigan*. 710: 1 – 10.

- -----, **1992**. Catálogo taxonómico, biogeográfico y bibliográfico de las ranas de Venezuela. *Cuadernos Geográficos Universitarios. Los Andes, Mérida*. 9: 1 – 197.
- -----, **1994**. Descripción de un género nuevo de ranas (Amphibia: Dendrobatidae) de la cordillera de Mérida, Venezuela. *Anuario Investigación 1991 I.G.C.R.N. Univ. Los Andes, Mérida*. 1991: 39 – 41.
- **Laurent, R. F. 1986**. Sous – classe des Lissamphibiens (Lissamphibia): Systematique. In: *Traite de Zoologie 14, Batraciens, Fasc. 1-B*. Grasse P.P. & M. Delsol (Eds.). Masson, Paris. pp. 594 – 797.
- **Lima A. P. & J. P. Caldwell. 2001**. A new amazonian species of *Colostethus* with sky blue digits. *Herpetologica*. 57(2): 180 – 189.
- **Lötters, S., K. H. Jungfer & A. W. Widmer. 2000**. A new genus of aposematic poison frog (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) from the upper Amazon Basin, with notes on its reproductive behavior and tadpole morphology. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg*. 156: 233 – 243.
- **Lynch, J. D. 1971**. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscelania of Publication Museum of Natural History University of Kansas*. 53: 1 – 238.
- -----, **1973**. The transition from archaic to advanced frogs. In: *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. Vial, J. D. (Ed). University of Missouri Press, Columbia. pp. 133 – 182.
- -----, **1982**. Two new species of poison–dart frogs (*Colostethus*) from Colombia. *Herpetologica*. 38 (3): 366 – 374.
- -----, **1992**. Distribution and variation in a Colombian frog, *Eleutherodactylus erythropleura* (Amphibia: Leptodactylidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 27 (4): 211 – 226.
- -----, & **P. M. Ruiz–Carranza. 1982**. A new genus and species of poison–dart frog (Amphibia: Dendrobatidae) from the Andes of northern Colombia. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 95: 557 – 562.
- -----, y **P. M. Ruiz–Carranza. 1985**. Una nueva especie de *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de la cordillera occidental de Colombia. *Lozanía (Acta Zoológica Colombiana)*. 54: 1 – 6.
- **Maxson, L. R. & Ch. W. Myers. 1985**. Albumin evolution in tropical poison frogs (Dendrobatidae): A preliminary report. *Biotropica*. 17 (1): 50 – 56.

- **Morales, V. R. 1994.** Taxonomía sobre algunos *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) de Sudamérica, con descripción de dos especies nuevas. *Revista Española de Herpetología* 8: 95 – 103.
- -----, **2000.** Sistemática y biogeografía del grupo *trilineatus* (Amphibia: Anura: Dendrobatidae) con descripción de once nuevas especies. *Publicaciones de la Asociación de Amigos de doña Ana Panamá* 6(13): 1-59.
- ----- y **R. Schulte. 1993.** Dos especies nuevas de *Colostethus* (Anura: Dendrobatidae) en las vertientes de la Cordillera Oriental del Perú y del Ecuador. *Alytes*. 11(3): 97 – 106.
- **Myers, Ch. W. 1987.** New generic names for some Neotropical poison frogs (Dendrobatidae). *Papéis Avulsos de Zoología*. 36 (25): 301 – 106.
- -----, **1991.** Distribution of the Dendrobatid frog *Colostethus chocoensis* and description of a related species occurring macrosympatrically. *American Museum Novitates* 3010: 1 – 15.
- ----- & **J. W. Daly. 1983.** Dart-Poison frogs. *Scientific American*. 248(2): 3-10.
- ----- & **L. S. Ford. 1986.** On *Atopophrynus*, a recently described frog wrongly assigned to the Dendrobatidae. *American Museum Novitates*. 2843: 1 – 15.
- -----, **A. Paolillo & J. W. Daly. 1991.** Discovery of a defensively malodorous and nocturnal frog in de family Dendrobatidae: Phylogenetic significance of a new genus and species from the Venezuela Andes. *American Museum Novitates*. 3002: 1 – 33.
- -----, **J. W. Daly, H. M. Garraffo, A. Wisnieski & J. F., Jr. Cover. 1995.** Discovery of the Costa Rican poison frog *Dendrobates granuliferus* in sympatry with *Dendrobates pumilio*, and comments on taxonomic use of skin alkaloids. *American Museum Novitates*. 3144: 1 – 21.
- **Navas, C. A. 1996 a.** Thermal dependency of field locomotor and vocal performance of high – elevation anurans in the tropical Andes. *Journal of Herpetology*. 30: 478 – 487.
- -----, **1996 b.** The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low – elevation species. *Journal of Herpetology*. 30: 448 – 497.
- ----- & **C. R. Bevier. 2001.** Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica*. 57 (3): 384 – 395.

- **Nieto, M. J. 1996.** Estudio anatómico y taxonómico del género *Scinax* (Amphibia: Anura: Hylidae) en Colombia. *Trabajo de grado (Bióloga)*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 239 p.
- -----, **1999.** Estudio preliminar de las especies del género *Scinax* (Amphibia: Anura: Hylidae) en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, (Sup. Esp.) 23: 339 – 346.
- **Noble, G. K. 1926.** The pectoral girdle of the brachycephalid frogs. *American Museum Novitates*. 230: 14.
- -----, **1931.** The Biology of the Amphibia. McGraw – Hill. New York. pp. 56.
- **Peracca, M. G. 1914.** Reptiles et batraciens de Colombie. *Mem. Soc. Sci. nat. Neuchâtel*. 5: 96 – 111.
- **Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky & K. D. Wells. 1998.** Herpetology. Prentice – Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey. 553 p.
- -----, **C. M. Janis & J. B. Heiser. 2002.** Vertebrate life. Prentice - Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey. 699 p.
- **Rivero, J. A. 1961.** Salientia of Venezuela. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*. 126 (1): 11 – 16.
- -----, **1979.** Sobre el origen de la fauna paramera de anfibios venezolanos. En: El medio ambiente páramo. Salgado–Labouriau, M. L. (Ed.). Ediciones Centro de Estudios Avanzados. Caracas, Venezuela. pg. 165 – 175.
- -----, **1988.** Sobre las relaciones de las especies del género *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae). *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*. 48(129): 3 – 32.
- -----, **y M. A. Serna. 1985.** Sobre la identificación de los *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de Colombia. *Caribbean Journal of Science*. 21 (3-4): 143 – 153.
- ----- **y M. A. Serna. 1988.** La identificación de los *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de Colombia. *Caribbean Journal of Science*. 24 (3-4): 137 – 154.
- ----- **y A. Almendariz. 1991.** La identificación de los *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) de Ecuador. *Revista Politécnica de Quito*. 16(2): 99 – 152.

- -----, 1991. New *Colostethus* (Amphibia: Dendrobatidae) from South America. *Breviora*. 493: 1 – 28.
- **Ron, S. & Pramuk J. B. 1999.** A new species of *Osteocephalus* (Anura: Hylidae) from amazonian Ecuador y Perú. *Herpetologica* 55 (4): 433 – 446.
- **Ruiz, P. M., M. C. Ardila y J. D. Lynch. 1996.** Lista actualizada de la fauna Amphibia de Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 20(77): 365 – 415.
- **Ruvinsky, I. & L. R. Maxson. 1996.** Phylogenetic relationships among bufonid frogs (Anura: Neobatrachia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetic and Evolution*. 5: 533 – 547.
- **Savage, J. M. 1968.** The Dendrobatid frogs of Central America. *Copeia*. 1968: 745 – 776.
- **Silverstone, P. A. 1975.** A revision of the poison–arrow frogs of the genus *Dendrobates*. *Natural History. Los Angeles Co. Sci. Bull.* 21: 1 – 55.
- -----, 1976. A revision of the poison–arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). *Natural History. Los Angeles Co. Sci. Bull.* 27: 1 – 53.
- **Smithe, F. B. 1975.** Naturalist’s color guide. *The American Museum of Natural History*. New York, U.S.A. 211 p.
- **Stebbins, R. C. & J. R. Hendrickson. 1959.** Field studies of amphibians in Colombia, South America. *Publications in Zoology of the University of California*. 56(5): 497 – 540.
- **Summers, K. 1992.** Dart–poison frogs and the control of sexual selection. *Ethology*. 91: 89 – 107.
- ----- & **D. J. D. Earn. 1999.** The cost of polygyny and the evolution of female care in poison frogs. *Biological Journal of Linnean Society*. 66: 515 – 538.
- -----, **E. Bermingham, L. Weigt, S. McCafferty & L. Dahlstrom. 1997.** Phenotypic and genetic divergence in three species of dart–poison frogs with contrasting parental behavior. *Journal of Heredity*. 88: 8 – 13.
- **Toft, C. A. 1995.** Evolution of diet specialization in poison – dart frogs (Dendrobatidae). *Herpetologica*. 51: 202 – 216.

- **Trueb, L. 1973.** Bones, frogs, and evolution. In: Evolutionary biology of the anurans, Contemporary research major problems. James, V. (Ed.). University of Missouri Press. pp. 65 – 132.
- **Vélez, C. M. 1995.** Estudio taxonómico del grupo *Bufo typhonius* (Amphibia: Anura: Bufonidae) en Colombia. *Trabajo de grado (Bióloga)*. Universidad nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. Bogotá, Colombia. 171 p.
- **Vences, M., F. Glaw & W. Böhme. 1998.** Evolutionary correlates of microphagy in alkaloid – containing frogs (Amphibia: Anura). *Zoologischer Anzeiger* 236: 217 – 230.
- -----, **J. Kosuch, S. Lötters, A. Widmer, K. H. Jungfer, J. Köhler & M. Veith. 2000.** Phylogeny and classification of poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae), based on mitochondrial 16S and 12S ribosomal RNA gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 15(1): 34 – 40.
- **Weygoldt, P. 1987.** Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 25: 51 – 67.
- **Werner, F. 1899.** Ueber reptilien und Batrachier aus Columbien und Trinidad. *Verh. Zool. – Bot. Gesel., Wien*. 49: 470 – 484.
- -----, **1916.** Bemerkungen über einige niedere Wirbeltiere der Anden von Kolumbien mit Beschreibung neuer Arten. *Zoologischer Anzeiger* 52: 179 – 181.
- **Woodman, N. & R. M. Timm. 1993.** Intraspecific and interspecific variation in the *Cryptotis nigrescens* species complex of small-eared shrews (Insectivora: Soricidae), with the description of a new species from Colombia. *Fieldiana Zoology* 74: 1 – 30.
- **Zimmermann, H. 1996.** On the origins of the Malagasy *Mantella*. In: Actes du Colloque international biogéographie de Madagascar. Lourenco, W. R. (Ed.). Société de Biogéographie – Muséum. ORSTOM, Paris. pp. 385 – 396.
- ----- & **E. Zimmermann. 1988.** Etho – Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). *Salamandra*. 24: 125 – 160.
- **Recursos electrónicos**
- **Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). 1996.** Diccionario geográfico de Colombia. CD-ROM.

## ANEXOS

## ANEXO 1

*Colostethus subpunctatus* - Citación de ejemplares examinados

**COLOMBIA: Departamento de Antioquia, Municipio de Yarumal**, 2400m., 6°48'00'' Lat. N.-75°26' Long.Oest. Enero de 1963, Hembra adulta MLS 12-1. **Municipio de Caldas**, 1800m., 6°06'00'' Lat.N-75°38' Long.Oest. Diciembre de 1967, Once hembras MLS 134<sup>a</sup>: 1-3, 7-10, 12-14, 21 / Siete machos MLS 134<sup>a</sup>: 4-6, 11, 16, 19, 20 / Tres Ejemplares juveniles MLS 134<sup>a</sup>: 15, 17, 18. **Departamento de Arauca, Municipio de Yuma**, Costado oriental del Río Playón, 24 Km. al sureste del municipio del Cocuy, 3600m., 6°18'00'' Lat. N-72°15'Long.Oest.,18 de diciembre de 1985, Hembra adulta IND-AN 1392 / Macho adulto IND-AN 1391 / Ejemplar juvenil IND-AN 1393. **Departamento de Boyacá**, P.N.N. El Cocuy Parque Nacional Natural Sierra Nevada del Cocuy (P.N.N. El Cocuy), Valle de los Frailejones, flanco sur de la Sierra Nevada del Cocuy, 3900m., 6°43'Lat.N.-72°45'Long.Oest., 9 de Enero de 1997, Cuatro hembras adultas ICN-MHN 42590, 42592-94 / Cuatro machos adultos ICN-MHN 42591, 42595-7 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 42598. Páramo de Guantiva, 3000m., 6°18'00''Lat.N.-72°82'Long.Oest., Mayo de 1968, Veintiún hembras adultas ICN-MHN 1718-21, 1723-25, 1728-30, 1733, 1736, 1738-40, 1744, 1754, 1761, 1763-64, 1767 / Diecisiete machos adultos ICN-MHN 1717, 1722, 1731, 1734-35, 1742, 1748-49, 1751-52, 1755-58, 1760, 1765, 1769 / Dos machos adultos jóvenes ICN-MHN 1741, 1753 / Dieciséis ejemplares juveniles ICN-MHN 1716, 1727, 1732, 1737, 1743, 1745, 1747, 1759, 1762, 1766, 1768, 1771-72, 1774-77. Vereda La Sarna, Páramo La Sarna, 3250m., 5°36'30''Lat.N.-72°51'Long.Oest., 2 de Marzo de 1980, Hembra adulta ICN-MHN 5636. Páramo La Sarna, Km. 52, carretera Sogamoso–Aguazul, 3250m., 5°36'30''Lat.N.-72°51'Long.Oest., 3 de Marzo de 1980, Ejemplar juvenil ICN-MHN

5587. Páramo de La Rusia, camino a Onzaga, 2400m., 5°96'00''Lat.N.-73°01'Long.Oest., 13 de Mayo de 1968, Cinco hembras adultas ICN-MHN 977, 979-80, 982-83 / Un macho adulto ICN-MHN 978 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 981 / Veinticuatro ejemplares mal preparados ICN-MHN 984-07. Páramo de Pisba, 3800m., 5°56'00''Lat.N.-72°37'Long.Oest., 22 de Noviembre de 1978, Once hembras adultas ICN-MHN 31699-01, 31703-04, 31710, 31712, 31720, 31725, 35342 / Doce machos adultos ICN-MHN 31709, 31715-17, 31719, 31722, 31724, 31726-30 / Dos ejemplares juveniles ICN-MHN 31718, 31723 / Siete ejemplares mal preparados ICN-MHN 31702, 31705, 31707-08, 31713-14, 31731. Páramo de Pisba, Km. 110 - 112, carretera Sogamoso-Sácama, 3470m., 6°84'00''Lat.N.-72°48'Long.Oest., 15 de Febrero de 1989, Cinco hembras adultas ICN-MHN 22387-89, 22394, 22397 / Cuatro machos adultos ICN-MHN 22390-92, 22399 / Siete ejemplares juveniles ICN-MHN 22393, 22395-96, 22398, 22400-02 / Cuatro ejemplares mal preparados ICN-MHN 22386, 22404-06. Páramo de Pisba, Novagota, 3400m., 6°03'00''Lat.N.-72°32'Long.Oest., 12 de Agosto de 1976, Dos hembras adultas ICN-MHN 42534, 42536 / Un macho adulto ICN-MHN 42537 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 42535 / Un ejemplar mal preparado ICN-MHN 42533. Páramo de Vijagual, 3500m, 5°23'00''Lat.N.-73°16'00''Long.Oest., Mayo de 1955, Cinco hembras adultas MLS 19 a: 1-2 ~ MLS 801: 1-4, 8 / Seis machos adultos MLS 19 a: 3-4, 6, 8 ~ MLS 801: 6-7 / Cuatro ejemplares juveniles MLS 19 a: 5, 7, 9 ~ MLS 801: 5. Peligro de Rondón, 2000m., 5°23'00''Lat.N.-73°14'00''Long.Oest., 12 de Noviembre de 1963, Noventa y cuatro hembras adultas MLS 18a: 1, 3-4, 6, 8, 10-13, 15, 22-24, 29-32, 34-35, 37-38, 41, 43, 46-48, 50-51~ MLS 18b: 1, 3-4, 6, 8, 10-12, 14-18, 21-22, 24-25, 27-32, 34-35, 37-40, 42-43, 45, 47, 52-53, 55, 58-64, 68-69, 71-76, 79-80, 83-86, 92, 95-98, 100-01, 106-07 / Sesenta y nueve machos adultos MLS 18a: 2, 5, 7, 9, 14, 16-21, 25-28, 33, 36, 39-40, 42, 44-45, 49, 52-55 ~ MLS 18b: 2, 5, 7, 9, 13, 19-20, 23, 26, 33, 36, 41, 44, 46, 48-51, 54, 56-57, 65-67, 70, 77-78, 81-82, 87-91, 94, 99, 102-05, 108-09. Vereda de Vado Hondo, Páramo de Toquilla, 2900m., 5°30'30''Lat.N.-72°45'30''Long.Oest., 14 de Junio de 1984, Una hembra adulta IND-AN 2327 / Dos machos adultos IND-AN 2326, 2328 / Un ejemplar juvenil IND-

AN 2325. Páramo de Toquilla, borde de carretera Sogamoso–Pajarito, 2800m., 5°32'00''Lat.N.-72°48'Long.Oest., 7 de Mayo de 1981, Cinco hembras adultas ICN-MHN 35443-44, 35446-48 / Un macho adulto ICN-MHN 35445 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 35449. Páramo Toquilla, Km. 75 - 76, carretera Sogamoso–Pajarito, 2800m., 5°25'00''Lat.N.-72°43'00''Long.Oest., 11 de Septiembre de 1981, Hembra adulta ICN 9482 / Macho adulto ICN-MHN 9483 / Ejemplar juvenil ICN-MHN 9484. Nacimiento del Río Cusiana, 3100m., 5°35'00''Lat.N.-72°49'30''Long.Oest., 24 de Junio de 1973, Siete hembras adultas IND-AN 3616-18, 3621, 3623, 3627-28 / Un ejemplar juvenil IND-AN 3620. Intendencia Casanare, carretera Socha–Sácama, 2800m., 6°05'00''Lat.N.-72°20'00''Long.Oest., 18 de Agosto de 1982, Dos machos adultos ICN-MHN 11283-84. **Municipio de Aquitania**, Alto Río Cusiana, Páramo de Toquilla, vía Sogamoso-Pajarito, Km. 70, 2800m., 5°30'00''Lat.N.-72°44'Long.Oest., 16 de Agosto de 1992, Once hembras adultas ICN-MHN 33391-96, 33402-03, 33322-23, 33389 / Seis machos adultos ICN-MHN 33390, 33397-01; Alto Río Cusiana, Páramo de Toquilla, Km. 53 - 57 de Sogamoso, 3110m., 5°32'00''Lat.N.-72°47'Long.Oest., 16 de Agosto de 1992, Hembra adulta ICN-MHN 33295; Alto Río Cusiana, Páramo de Toquilla, Km. 53 de Sogamoso, 3110m., 5°32'00'' Lat.N.-72°48'Long.Oest., 16 de Agosto de 1992, Cuatro hembras adultas ICN-MHN 33265-68; Península de Susacá (Pozo azul), 3000m., 5°34'00''Lat.N.-72°54'Long.Oest., 28 de Febrero de 1980, Nueve hembras adultas ICN-MHN 5628-29, 5654-55, 5731-34, 5637 / Siete machos adultos ICN-MHN 5626-27, 5735-36, 5738-40 / Un ejemplar mal preparado ICN-MHN 5737. **Municipio de Arcabuco**, Km. 15 N. W. Carretera Arcabuco–Moniquirá, 2600m., 5°49'00''Lat.N.-73°30'Long.Oest., Septiembre de 1992, Hembra adulta ICN-MHN 33435 / Cinco machos adultos ICN-MHN 33431-34, 33436. **Municipio de Belén**, Carretera Belén-El Encino, Flanco occidental Páramo La Rusia, 3700m., 6°00'00''Lat.N.-72°98'Long.Oest., 4 de Junio de 1980, Cuatro hembras adultas ICN-MHN 6313-14, 6316-17 / Dos machos adultos ICN-MHN 6315, 6318; Km. 35 carretera Duitama-Susacón (Km. 8 Belén-Susacón), 3000m., 6°03'00''Lat.N.-72°55'Long.Oest., 2 de Diciembre de 1983, Nueve hembras adultas ICN-MHN

26916-17, 26919-20, 26922-24, 26929, 26932 / Ocho machos adultos ICN-MHN 26915, 26918, 26921, 26925, 26927-28, 26930-31 / Un macho joven ICN-MHN 26926; Km. 35 y 50, carretera Duitama–Susacón, 3100m., 6°02'00''Lat.N.-72°55'Long.Oest., 2 de Diciembre de 1983, Tres hembras adultas ICN-MHN 20883, 20910, 20914 / Un macho adulto ICN-MHN 20877; Vereda El Bosque-El Paso, Km. 41 Carretera Duitama (Km. 14 Belén-Susacón), 3300m., 6°05'00''Lat.N.-72°54'Long.Oest., Hembra adulta ICN-MHN 26933 / Macho adulto ICN-MHN 26934. **Municipio de Buena Vista**, Vereda Sabaneta, 2600m., 5°33'30''Lat.N.-73°55'Long.Oest., 7 de Enero de 1972, Cinco hembras adultas ICN-MHN 1898, 1904-07. **Municipio de Chita**, Carretera Chita-La Salina "El Arbolito", Páramo de Pisba, 3400m., 6°12'00''Lat.N.-72°46'Long.Oest., 4 de Agosto de 1977, Siete hembras adultas ICN-MHN 3975-78, 3982-83, 3985 / Trece machos adultos ICN-MHN 3973-74, 3979-81, 3984, 3986-87, 3989-93 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 3988. **Municipio de Duitama**, 2550m., 5°50'00''Lat.N.-73°02'Long.Oest., 26 de Julio de 1973, Siete hembras MLS 122 a: 1-3, 5-8 / Un macho adulto MLS 122 a: 4 / Un ejemplar juvenil MLS 122 a: 9; Páramo de La Rusia, 3500m., 5°55'00''Lat.N.-73°05'Long.Oest., 30 de Noviembre de 1978, Catorce hembras adultas ICN-MHN 4316, 4318, 4323-25, 4327-29, 4333, 4337, 4339-40, 35517, 35519 / Once machos adultos ICN-MHN 4315, 4317, 4321-22, 4330-32, 4335, 4341-42, 35518 / Cinco ejemplares juveniles ICN-MHN 4319-20, 4326, 4336, 4343; Páramo de La Rusia, Km. 19 - 21 carretera Duitama–Charalá, 3650m., 5°57'00''Lat.N.-73°08'Long.Oest., 26 de abril de 1983, Quince hembras adultas ICN-MHN 12647-48, 12650, 12652-55, 12657, 12660, 12662, 12672, 12678-79, 12683, 12689 / Veintisiete machos adultos ICN-MHN 26963, 26995, 12646, 12649, 12651, 12656, 12658-59, 12661, 12663-65, 12667-68, 12671, 12674-75, 12677, 12680, 12682, 12684-85, 12688, 12691-93 / Siete ejemplares juveniles ICN-MHN 12666, 12670, 12676, 12681, 12686-87, 12690 / Un ejemplar mal preparado ICN-MHN 12673; Parte superior Vertiente Occidental del Páramo de La Rusia, 3700m., 5°84'00''Lat.N.-73°08'Long.Oest., 26 de Abril de 1986, Diez hembras adultas ICN-MHN 12727-29, 12731-34, 12736, 12738-39 / Cinco machos adultos ICN-MHN 12730, 12735, 2737, 12741, 12743 / Dos

ejemplares juveniles ICN-MHN 12740, 12742; Quebrada El Cedral, afluente Río La Rusia, Hacienda La Sierra, 2500m., 5°56'00''Lat.N.-73°10'Long.Oest., 25 de Junio de 1972, Ejemplar mal preparado ICN-MHN 1437; Vía Charalá, carretera hacia Peñas Negras, 3850m., 5° 56' 026'' Lat.N.- 073° 05' 008'' Long.Oest., 20 de Marzo de 1999, Cinco hembras adultas ICN-MHN 42705-06, 42709-10, 42721 / Trece machos adultos ICN-MHN 42707-08, 42711-19, 42722-23 / Dos ejemplares juveniles ICN-MHN 42720, 42724. **Municipio de Garagoa**, Vereda Ciénaga-Valvanera, Reserva natural privada El Secreto, 2100m., 5°07'30''Lat.N.-73°15'Long.Oest., Hembra adulta MUJ 1582; Vereda Ciénaga-Guaymaral, Km. 18 carretera Garagoa-Miraflores, 2490m., 5°07'00''Lat.N.-73°13'Long.Oest., 24 de Septiembre de 1983, Seis hembras adultas ICN-MHN 12902-04, 12906-08 / Dos machos adultos ICN-MHN 12905, 12909. Vía Garagoa-Miraflores, 1700m., 5°05'00''Lat.N.-73°22'Long.Oest., Enero de 1994, Dos hembras adultas IAvH 6601-02 / Siete ejemplares juveniles IAvH 6600, 6603-08; Carretera Garagoa-Miraflores, Km. 3, 1900m., 5°06'00''Lat.N.-73°21'Long.Oest., 12 de Enero de 1994, Tres hembras adultas ICN-MHN 35017-18, 35020 / Un macho adulto ICN-MHN 35019; Garagoa-Miraflores, Catorce hembras adultas ICN-MHN 35600-07, 35609-12, 35616, 35619 / Cuatro machos adultos ICN-MHN 35608, 35613, 35615, 35617 / Un macho joven ICN-MHN 35614 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 35618. **Municipio de Güicán**, Vereda San Roque, P.N.N. El Cocuy, 3325m., 8 de Diciembre de 1985, Tres hembras adultas IND-AN 1338-40; Vereda Cañaverál, P.N.N. El Cocuy, alto de la Cueva, 3800m., 6°25'00''Lat.N.-72°23'Long.Oest., 9 de diciembre de 1985, Dos hembras adultas IND-AN 1344, 1351; Finca La Esperanza, Caño Rancho Quemado, Páramo Lagunillas, 4000m., 6°22'00''Lat.N.-72°21'Long.Oest., 18 de Agosto de 1975, Hembra adulta ICN-MHN 35369 / Macho adulto ICN-MHN 35361 / Cuarenta y seis ejemplares mal preparados ICN-MHN 35343-60, 35362-66, 35368, 35370-91 / Dos ejemplares juveniles ICN-MHN 35367, 35392; Vereda San Antonio de la Cueva, Hacienda La Esperanza, margen derecho del Río Cóncavo, 3500m., 6°25'00''Lat.N.-72°22'Long.Oest., Agosto de 1975, Tres hembras adultas ICN-MHN 2065, 2067-68 / Un macho adulto ICN-MHN 2066; Vereda Tabur, Hacienda Ritacuba, 4020m.,

6°27'30''Lat.N.-72°22'Long.Oest., 9-21 de Agosto de 1979, Hembra adulta ICN-MHN 5200 / Ejemplar juvenil ICN-MHN 5198 / Ejemplar mal preparado ICN-MHN 5199; Hacienda Ritacuba, vía Laguna Grande de las Verdes, 3200m., 6°27'30''Lat.N.-72°22'Long.Oest., 27-28 de Abril de 1982, Cinco hembras adultas ICN-MHN 10282, 10285-87, 10289 / Seis machos adultos ICN-MHN 10280-81, 10283-84, 10288, 10293 / Tres ejemplares juveniles ICN-MHN 10290-92; Sierra Nevada del Cocuy, Hacienda Ritacuba, 3500m., 6°27'30''Lat.N.-72°22'Long.Oest., 9-21 de Agosto de 1979, Tres hembras adultas ICN-MHN 5104-06 / Un macho adulto ICN-MHN 5103; Vereda El Talón, Km. 19 Carretera Güican-Los Coraños, Finca El Verde, 3820m., 6°21'00''Lat.N.-72°23'Long.Oest., Dos hembras adultas ICN-MHN 26936-37 / Dos machos adultos ICN-MHN 26938-39 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 26935; Vereda El Talón, Páramo El Verde, Finca Las Rayitas, 4000m., 6°21'00''Lat.N.-72°22'Long.Oest., 4 de Diciembre de 1983, Hembra adulta ICN-MHN 26941 / Macho adulto ICN-MHN 26940. **Municipio de La Uvita**, 2500m., 6°19'00''Lat.N.-72°34'Long.Oest., 9 de Agosto de 1974, Dos hembras adultas MLS 247a: 1-2 / Tres Machos adultos MLS 247a: 3-5; Carretera al Hatico, 3100m., 6° 19' 58'' Lat.N.-72° 32' 43.4'' Long.Oest., 27 de Julio de 1996, Siete hembras adultas ICN-MHN 43784-86, 43788, 43790-91, 43794 / Cinco machos adultos ICN-MHN 43787, 43789, 43792-93, 43795. **Municipio de Miraflores**, Vereda Estancia, El Tablón y Tunjita, Km. 17 - 18 carretera Miraflores-Garagoa, 2540m., 5°07'30''Lat.N.-73°15'Long.Oest., 25 de Septiembre de 1983, Once hembras adultas ICN-MHN 12974-78, 12980-81, 12983-86 / Cuatro machos adultos ICN-MHN 12979, 12982, 12984 A (E. C), 12987; Vereda El Tunjito, Km. 38 carretera Garagoa, 2100m., 5°03'00''Lat.N.-73°14'Long.Oest., 14 de Octubre de 1995, Tres hembras adultas ICN-MHN 22484-86. **Municipio de Mongua**, Río Dulce, 3000m., 5°45'00''Lat.N.-72°47'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Dos hembras adultas MLS 1081: 1-2 / Un macho adulto MLS 1081: 3. **Municipio de Monguí**, Vereda la Cascada, Santuario, 5°43'00''Lat.N.-72°51'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Doce hembras adultas MLS 1044: 1-8, 10-12, 14 / Dos machos adultos MLS 1044: 9, 13; Vereda Calicanto, 3600m., 5°40'00''Lat.N.-

72°52'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Tres hembras adultas 1048: 3-5 / Tres machos adultos MLS 1048: 1-2, 6; Quebrada de Calicanto, 3600m., 5°40'00''Lat.N.-72°52'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Tres Hembras adultas MLS 1049: 1, 4-5 / Dos machos adultos MLS 1049: 2-3; Quebrada de Los Pericos, 3600m., 5°43'00''Lat.N.-72°50'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Cuarenta y ocho hembras adultas MLS 1046: 1-3, 5-7, 9-10, 12, 15, 20-26 ~ MLS 1047: 1-4, 6, 8, 9, 11-15, 17-32, 34-35, 37 / Quince machos adultos MLS 1046: 4, 8, 11, 13-14, 16-19 ~ MLS 1047: 5, 7, 10, 16, 33, 36; 3000m., 13 de Enero de 1996, Siete hembras adultas MLS 1074:1-2, 4-9 / Dos machos adultos MLS 1074: 3, 10; Ladera de la Vereda La Cascada, 3100m., 5°43'00''Lat.N.-72°51'Long.Oest., 30 de Septiembre de 1995, Veinte hembras adultas MLS 1045: 1-3, 5-9, 11-13, 16-17, 19, 21-24, 26-27 / Siete machos adultos MLS 1045: 4, 10, 14-15, 18, 20, 25, Páramo de Ocetá, 3800m., 5°42'00''Lat.N.-72°48'Long.Oest., 3 de Noviembre de 1996, Seis hembras adultas ICN-MHN 42601-02, 42604-06, 42611 / Un macho adulto ICN-MHN 42599 / Un macho joven ICN-MHN 42603 / Seis ejemplares juveniles ICN-MHN 42600, 42607-10, 42612. **Municipio de Paipa**, Páramo de La Rusia, Km. 19-20, arriba y abajo de la carretera, 3400m., 5°54'00''Lat.N.-73°07'Long.Oest., 28 de Noviembre de 1978, Diecinueve hembras adultas ICN-MHN 4437, 4443, 4445, 4450-52, 4458, 4460, 4463, 4467-68, 4473-74, 4478-80, 4482-83, 4485 / Veintiún machos adultos ICN-MHN 4435, 4439-40, 4446-49, 4453-57, 4465-66, 4470-71, 4476, 4481, 4487-88, 4490 / Doce ejemplares juveniles ICN-MHN 4436, 4438, 4441-42, 4444, 4461, 4464, 4469, 4475, 4484, 4486, 4489 / Tres ejemplares mal preparados ICN-MHN 4459, 4462, 4477. **Municipio de Pajarito**, Río Cusiana, Hacienda Comijoque – Km. 86, 2400m., 5°25'00''Lat.N.-72°40'Long.Oest., 26-28 de Enero de 1979, Dos hembras adultas IND-AN 0667-68; Hacienda Comijoque, 2015m., 5°27'00''Lat.N.-72°40'Long.Oest., 6 de Enero de 1981, Diecisiete hembras adultas ICN-MHN 7176, 7178-80, 7182-85, 7191, 7196, 7198, 7234-37, 7272, 7275 / Diecinueve machos adultos ICN-MHN 5653, 5656, 7174-75, 7177, 7181, 7186-90, 7192-95, 7197, 7199, 7273-74 / Un macho joven ICN-MHN 5696; Inspección de policía Corinto, Hacienda El Descanso, Quebrada La Limona, 1620m., 5°25'00''Lat.N.-72°44'Long.Oest., 6 de

Septiembre de 1981, Ejemplar juvenil ICN-MHN 9469. **Municipio de Ramiriquí**, Vereda Guayabal, 2300m., 5°24'00''Lat.N-73°19'Long.Oest., Enero de 1994, Tres hembras adultas IAvH 6613, 6615, 6617 / Dos hembras jóvenes IAvH 6612, 6614 / Tres machos adultos IAvH 6618, 6621-22 / Dos machos jóvenes IAvH 6620, 6623 / Dos ejemplares juveniles IAvH 6616, 6619. **Municipio de San Mateo**, 2700m., 6°25'00''Lat.N.-72°34'Long.Oest., Enero de 1942, Treinta y tres hembras adultas MLS 139: 7, 9, 11-13, 18, 29, 32, 34, 37-38, 41, 43-44, 49, 52, 55, 58, 60, 63, 67, 69-71, 73-75, 77, 82, 84-87 / Treinta y tres machos adultos MLS 139: 5-6, 8, 14, 19-20, 22-26, 30, 35, 40, 42, 45-48, 50-51, 57, 59, 61-62, 64-65, 68, 72, 80-81, 83, 88 / Veintitrés ejemplares juveniles MLS 139: 1-4, 10, 15-17, 21, 27-28, 31, 33, 36, 39, 53-54, 56, 66, 76, 78-79, 89. **Municipio de Sácama**, Páramo de Pisba, 3500m., 6°07'00''Lat.N.-72°25'Long.Oest., 9 de Octubre de 1971, Dos hembras adultas ICN-MHN 1933, 1938 / Un macho adulto joven ICN-MHN 1939 / Un ejemplar juvenil ICN-MHN 1936. **Municipio de Sativa Norte**, Vereda Téquita "Guina", Km. 62 carretera Belén–Susacón, 3000m., 6°06'30''Lat.N.-72°44'Long.Oest., 6 de Junio de 1980, Tres hembras adultas ICN-MHN 5858, 5860-61 / Dos machos adultos ICN-MHN 5857, 5859. **Municipio de Socha**, 2700m., 5°97'00''Lat.N.-72°73'Long.Oest., 27 de Marzo de 1977, Dos hembras adultas ICN 3285-86. **Municipio de Socotá**, Vereda La Lajita / Porpa, Km. 60, carretera Socha-La Punta, flanco occidental del Páramo de Pisba, 3400m., 5°55'00''Lat.N.-72°35'00''Long.Oest., 7 de Junio de 1980, Siete hembras adultas ICN-MHN 5863-69; Km. 79 - 80, flanco oriental del Páramo de Pisba, carretera Socha-La Punta, 3420m., 5°55'00''Lat.N.-72°33'00''Long.Oest., 7 de Junio de 1980, Tres machos adultos ICN-MHN 5975-77. **Municipio de Sotaquirá**, Vereda Callizal, Vía Paipa–Tunja, 2880m., 5°76'00''Lat.N.-73°29'00''Long.Oest., Cinco hembras adultas ICN-MHN 43967-68, 43972-74 / Seis machos adultos ICN-MHN 43965-66, 43969-70, 43976-77 / Dos ejemplares juveniles ICN-MHN 43971, 43975. **Municipio de Susacón**, Vereda Guantiva, Carretera Sta. Rosita-Onzaga"El Desaguadero", Páramo Guantiva, 3240m., 6°11'00''Lat.N.-72°45'Long.Oest., 6 de Junio de 1980, Hembra adulta ICN-MHN 5877; Páramo de Guantiva, sitio Sanjuanero, carretera Susacón-

Onzaga, Km. 28 – 39, 3300m., 6°12'30''Lat.N.-72°45'Long.Oest., 2 de Agosto de 1977, Dos hembras adultas ICN-MHN 31690, 31696 / Diez machos adultos ICN-MHN 31686-89, 31691-95, 31697. **Municipio de Sutatenza**, 1850m., 5°02'00''Lat.N.-73°27'30''Long.Oest., Diciembre de 1957, Dos hembras adultas MLS 13 a: 1 ~ MLS 3 c: 1. **Municipio de Tunja**, 2700m., 5°32'00''Lat.N.-73°22'00''Long.Oest., 20 de Noviembre de 1965, Sesenta y siete hembras adultas MLS 126c: 1-8, 12, 14-19, 22, 24 ~ MLS 145 d-e: 1-2, 4-8, 12-16, 20-23, 26, 31, 33, 40-41, 43, 46, 49-50, 54, 56, 58, 61, 65, 67 ~ MLS 567: 1, 4-6, 8-9, 11, 13, 15-17, 20, 22-24, 26, 32-33, 49 / Machos adultos MLS 126c: 9-11, 13, 20-21, 23, 25, 27 ~ MLS 145 d-e: 3, 9-10, 17, 19, 28-30, 32, 34-39, 42, 44-45, 47-48, 51-53, 55, 57, 63, 66 ~ MLS 567: 2-3, 7, 10, 12, 14, 18-19, 21, 25, 27, 29-31, 34-35 / Treinta y un ejemplares juveniles MLS 126c: 26, 28 ~ MLS 145 d-e: 11, 18, 24-25, 27, 59-60, 62, 64, 68, 70-73 ~ MLS 567: 28, 36-48; 20 de Noviembre de 1963, Treinta y siete hembras adultas MLS 768: 1, 3-11 13, 16, 19-22, 24-25, 27-28, 30, 36 ~ MLS 768a:1-5, 9-11, 14-20 / Diecisiete machos adultos MLS 768: 2, 12, 14-15, 18, 23, 26, 29, 31-33, 35 ~ MLS 768a: 6-8, 12-13 / Dos ejemplares juveniles MLS 768: 17, 34; 20 de Noviembre de 1975, Dos hembras adultas ICN-MHN 35572-73 / Un macho adulto joven ICN-MHN 35571. **Municipio de Vadohondo**, Km. 71 - 77 carretera Sogamoso-Pajarito, 2200m., 5°27'00''Lat.N.-72°43'00''Long.Oest., 27-28 de Octubre de 1979, Hembra adulta ICN-MHN 5379; Páramo de Toquilla, Alto de San Antonio, 3500m., 5°35'00''Lat.N.-72°47'00''Long.Oest., 22 de Mayo de 1973, Sexo indet. ICN-MHN 1302. **Municipio de Villa de Leyva**, 2400m., 5°39'00''Lat.N.-73°34'00''Long.Oest., Junio de 1963, Dos machos adultos MLS 102c: 1-2; La Capilla, 2660m., 5°42'00''Lat.N.-73°29'30''Long.Oest., 12 de Enero de 1994, Dos hembras adultas MLS 990: 2-3 / Un macho adulto MLS 990: 1 / Un ejemplar juvenil MLS 990: 4; Santuario de Fauna y Flora de Iguaque, 2850m., 5°40'00''Lat.N.-73°29'00''Long.Oest., 4 de Marzo de 1986, Macho adulto IND-AN 1156, Octubre de 1985, Hembra adulta IND-AN 4576 / Macho adulto IND-AN 4577. Santuario de Fauna y Flora, Laguna de Iguaque, 3500m., 5°42'30''Lat.N.-73°26'00''Long.Oest., 3 de Julio de 1988, Hembra adulta ICN-MHN 18220 / Macho adulto ICN-MHN 18221

/ Ejemplar juvenil ICN-MHN 18222. **Municipio de Viracachá**, Laguna La Calderana, 3150m., 5°23'30''Lat.N.-73°14'40''Long.Oest., 19 de marzo de 1999, Dos hembras adultas ICN-MHN 43978-79 / Tres machos adultos ICN-MHN 43980-82. **Departamento de Cundinamarca**, Boquerón de Pasca, 2000m., 4°19'30''Lat.N.-74°19'Long.Oest., 7 de Enero de 1974, Dos hembras adultas MLS 131b: 1-2 / Dos machos adultos MLS 131b: 1, 3; Alto de San Miguel, 2800m., 4°27'30''Lat.N.-74°18'30''Long.Oest., 12 de Mayo de 1995, Tres hembras adultas MLS 1020: 1, 3-4 / Un macho adulto MLS 1020: 2; **P.N.N. Chingaza**, Macho adulto MUJ 1098 / Ejemplar juvenil MUJ 1091 / Ejemplar mal preparado MUJ 1097; 9 de Marzo de 1990, Una hembra adulta MUJ 600 / Dos machos adultos MUJ 598-99; 7 de Agosto de 1986, Macho adulto IND-AN 2378; Cercanías de la Quebrada La Siberia, que desemboca en el Río La Playa, 2600m., 4°35'00''Lat.N.-73°36'30''Long.Oest., 17 de Marzo de 1991, Macho adulto MUJ 447, Ejemplar juvenil MUJ 448; Localidad de La Playa, 3140m., 4°34'00''Lat.N.-73°46'30''Long.Oest., 1 de Septiembre de 1991, Una hembra adulta MUJ 551 / Dos machos adultos MUJ 545, 549 / Dos Ejemplares juveniles MUJ 548, 550; Sector de la Playa, 3000m., 11 de Julio de 1989, Macho adulto MUJ 1120; Lagunas de Buitrago, 3360m., 4°45'00''Lat.N.-73°50'Long.Oest., 11 de Mayo de 1988, Dos hembras adultas MUJ 1103-04 / Un macho adulto MUJ 1099 / Cuatro ejemplares juveniles MUJ 1100-01, 1107-08; Alrededores de la laguna de Buitrago, 3200m., 4°45'00''Lat.N.-73°50'Long.Oest., 30 de Abril de 1989, Dos hembras adultas MUJ 1116-17 / Un macho adulto MUJ 1118 / Un ejemplar juvenil MUJ 1115; Sector de Piedras Gordas, 3210m., 4°45'00''Lat.N.-73°51'Long.Oest., 25 de Septiembre de 1988, Ejemplar juvenil MUJ 1094; Sector de Piedras Gordas, 3250m., 10 de marzo de 1988, Macho adulto MUJ 1095 / Ejemplar mal preparado MUJ 1096; Sector de Piedras Gordas, 3210m., 11 de mayo de 1988, Macho adulto MUJ 1102; 10 de Febrero de 1988, Macho adulto MUJ 1109; Sector de Piedras Gordas, 3200m., 2 de Diciembre de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 1113; Sector de Piedras Gordas, 3240 m., 3 de Septiembre de 1989, Dos ejemplares juveniles MUJ 1122-23; Quebrada Piedras Gordas, 3210m., 4°45'00''Lat.N.-73°51'Long.Oest., 11 de mayo de 1988, Ejemplar

juvenil MUJ 1106; Camino a la Laguna de "El Medio", 3210m., 4°32'00''Lat.N.-73°45'30''Long.Oest., 14 de Junio de 1989, Ejemplar mal preparado MUJ 1114; Valle del Frailejón, 3150m., 4°36'00''Lat.N.-73°47'Long.Oest., 13 de Junio de 1989, Macho adulto MUJ 1119; 6 de Agosto de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 1124; Valle del Frailejón, zona de puya, 3125m., 4°36'00''Lat.N.-73°46'00''Long.Oest., 28 de Octubre de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 1125; Valle del frailejón, zona de puya, 3.000m., 12 de Diciembre de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 1129; Zona de puya, 3500m., 4°36'00''Lat.N.-73°46'00''Long.Oest., 28 de Octubre de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 1126; Km. 5 vía "La Paila" final del parque, por la carretera a Fόμεque, 3300m., 4°32'00''Lat.N.-73°46'30''Long.Oest., 29 de Junio de 1989, Hembra adulta MUJ 1121; Represa de Chuza, cercanía al Casino, 2967m., 4°38'30''Lat.N.-73°44'Long.Oest., 26 de Noviembre de 1989, Dos ejemplares juveniles MUJ 1127-28; Sector de Chuza, bosque cerca de la carretera a Chuza, 2850m., 4°39'00''Lat.N.-73°43'30''Long.Oest., 16 de Marzo de 1991, Hembra adulta MUJ 1131; Sector de Chuza, 3300m., 4°38'00''Lat.N.-73°44'Long.Oest., 20 de Mayo de 1992, Hembra adulta IND-AN 5418 / Macho adulto IND-AN 5417. A 9 Km. al norte del campamento de Monteredondo, 3140m., 4°40'00''Lat.N.-73°44'Long.Oest., 16 de Septiembre de 1990, Macho adulto MUJ 1130; Laguna de Siecha, 3300m., 4°46'00''Lat.N.-73°51'00''Long.Oest., 31 de Octubre de 1984, Dos hembras adultas IND-AN 3941-42, 3600m., 20 de Marzo de 1986, Cuatro hembras adultas IND-AN 1002-04, 1006 / Un macho adulto IND-AN 1005 / Dos ejemplares juveniles IND-AN 1007-08, 4 de Septiembre de 1985, Un ejemplar juvenil IND-AN 1337; Límites con la Reserva Carpanta, 3000m., 4°32'00''Lat.N.-73°40'Long.Oest., Hembra adulta IND-AN 5347; **P.N.N. Chingaza – Cáqueza**, Sector de la Playa, 3140m., 4°34'00''Lat.N.-73°57'30''Long.Oest., 3 de Noviembre de 1989, Macho adulto MUJ 1111. **P.N.N. Chingaza – Fόμεque**, Camino al retén La Paila, 3150m., 4°28'00''Lat.N.-73°47'30''Long.Oest., 17 de marzo de 1991, Hembra adulta MUJ 445; Valle del Frailejón, 3500m., 4°36'00''Lat.N.-73°46'00''Long.Oest., 17 de marzo de 1991, Hembra adulta MUJ 446; Valle del Frailejón, 4 de febrero de 1989, Hembra adulta MUJ 671; Vereda California, Sector de Piedras Gordas, 3250m.,

4°44'30''Lat.N.-73°51'00''Long.Oest., 17 de marzo de 1991, Hembra adulta MUJ 555; Vereda California, Cerca de Quebrada "Piedras Gordas", 2850m., 4°44'30''Lat.N.-73°52'00''Long.Oest., 25 de Agosto de 1991, Dos ejemplares mal preparados MUJ 567-68; 2 Km. antes de "Río Frío", 3400m., 4°30'00''Lat.N.-73°45'30''Long.Oest., 10 de marzo de 1989, Macho adulto MUJ 574; Sector de la Playa, 3000m., 4°33'30''Lat.N.-73°50'00''Long.Oest., 2 de Noviembre de 1989, Macho adulto MUJ 1112. **P.N.N. Chingaza – Fόμεque / El Arnical**, Vereda California, Sector de Piedras Gordas, 3300m., 4°30'00''Lat.N.-73°46'30''Long.Oest., 17 de marzo de 1991, Macho adulto MUJ 556. **P.N.N. Chingaza – Guasca**, Sector de Siecha, 3600m., 4°47'00''Lat.N.-73°51'Long.Oest., 6 de Diciembre de 1993, Hembra adulta MUJ 693 / Ejemplar mal preparado MUJ 694; Alrededores de la Laguna de Buitrago, 3600m., 4°46'00''Lat.N.-73°50'Long.Oest., 6 de Septiembre de 1992, Dos machos adultos MUJ 436-37 / Un ejemplar juvenil MUJ 435. **P.N.N. Chingaza – La Calera**, Sector de Piedras Gordas, 3250m., 4°30'00''Lat.N.-73°46'30''Long.Oest., 3 de Septiembre de 1989, Hembra adulta MUJ 001; Sector de Piedras Gordas, 3250m., 25 de Septiembre de 1989, Ejemplar juvenil MUJ 403. **Municipio de Albán**, Granja Infantil, 2200m., 4°52'30''Lat.N.-74°26'00''Long.Oest., Diciembre de 1963, Hembra adulta MLS 386: 1. **Bogotá D. C.**, Humedal Salitre, 2600m., 4°43'00''Lat.N.-74°06'30''Long.Oest., 6 de Octubre del 2001, Cinco hembras adultas MUJ 132, 147, 170, 277-78 / Cuatro machos adultos MUJ 274-76, 279 / Un ejemplar mal preparado MUJ 131; Predios Universidad Javeriana, 2590m., 4°38'00''lat.N.-74°03'30''Long.Oest., 17 de Octubre de 1990, Macho adulto MUJ 394; Cerros Orientales, Cerro San Rafael, 3000m., 4°43'00''Lat.N.-74°00'30''Long.Oest., 4 de Julio de 1993, Dos ejemplares mal preparados MUJ 699, 700; Guadalupe, Oriente de Bogotá, 3100m., 4°36'00''Lat.N.-74°03'30''Long.Oest., Tres hembras adultas MLS 402: 1-2, 4 / Un macho adulto MLS 402: 3; Cordillera de Bogotá, 2000m., 4°39'00''Lat.N.-74°02'30''Long.Oest., Abril de 1947, Nueve hembras adultas MLS 130<sup>a</sup>: 2, 4, 6, 8-10, 12, 15-16 / Siete machos adultos MLS 130<sup>a</sup>: 1, 3, 5, 7, 11, 13-14; Carretera Bogotá-Choachí / aprox. Km. 25, 2500m., 4°33'30''Lat.N.-

73°56'00''Long.Oest., 7 de Noviembre de 1980, Dos hembras adultas IND-AN 0692-93 / Un macho adulto IND-AN 0694; Instalaciones UNIFEM, 2600m., 4°36'30''Lat.N.-74°04'30''Long.Oest., 18 de Noviembre de 1988, Un macho adulto IND-AN 4572 / Un ejemplar mal preparado IND-AN 4571; Los Tanques de Vitelma-Finca la Marranera / Km. 6, Carretera que conduce a finca El Delirio, 2950m., 4°33'00''Lat.N.-74°04'Long.Oest., 14 de Mayo de 1971, Tres hembras adultas IND-AN 3575, 3577, 3579 / Once ejemplares mal preparados IND-AN 3566-74, 3576, 3578; Páramo cerca de Bogotá, 3300m., 4°35'00''Lat.N.-74°00'00''Long.Oest., 8 de Junio de 1972, Dos hembras adultas IAvH 6580, 6582 / Cuatro machos adultos IAvH 6578-79, 6583-84 / Un macho adulto joven IAvH 6581; Sabana de Bogotá, 2560m., 4°50'00''Lat.N.-74°05'00''Long.Oest., 6 de Agosto de 1972, Hembra adulta IND-AN 0551, 0551 A; Unidad de investigación Federico Medem-INDERENA, 2600m., 4°36'30''Lat.N.-74°04'30''Long.Oest., Enero de 1977, Nueve hembras adultas IND-AN 2607-12, 2614-16, 12 de Septiembre de 1986, Cinco hembras adultas IND-AN 2168-72. **Municipio de Bojacá**, Laguna de La Herrera, 2650m., 4°42'00''Lat.N.-74°16'30''Long.Oest., 19 de Noviembre de 1988, Dos hembras adultas IND-AN 4582-83 / Un macho adulto IND-AN 4585 / Un ejemplar juvenil IND-AN 4584. **Municipio de Cabrera**, Vereda Núñez, 2500m., 3°54'30''Lat.N.-74°31'00''Long.Oest., 18 de Septiembre de 1986, Hembra adulta IND-AN 2162. **Municipio de Choachí**, Vereda. Aguadulce, 3100m., 4°35'00''Lat.N.-73°57'00''Long.Oest., 2 de Junio de 1990, Dos hembras adultas MLS 913: 2, 4 / Tres machos adultos MLS 913: 1, 3, 5; Carretera que conduce de Choachí a Bogotá, pie de la carretera, 3000m., 4°34'00''Lat.N.-73°58'Long.Oest., 30 de Noviembre de 1991, Ocho hembras adultas MLS 955: 1-4, 7, 9-11 / Tres machos adultos MLS 955: 5-6, 8. **Municipio de Fusagasuga**, Vereda. Barroblanco, La Aguadita, Finca Corcega, margen izquierda de la quebrada de Los Miaos, 1900m., 4°24'00''Lat.N.-74°21'Long.Oest., 20 de Julio de 1990, Setenta y cinco hembras adultas MLS 924: 1-11, 13, 15-18, 23-28, 30-33, 35-37, 39, 42-44, 47-50, 53-54, 56-57, 59, 61, 63-66, 71-73, 78, 81, 83, 86, 91, 93-94, 96-98, 100-04, 109, 111, 114, 117-23 / Cuarenta y ocho machos adultos MLS 924: 12, 14, 19-22, 29, 34, 38, 40-41, 45-46, 51-52, 55, 58, 60,

62, 67-70, 74-77, 79-80, 82, 84-85, 87-90, 92, 95, 99, 105-08, 110, 112-13, 115-16. **Municipio de Gachetá**, Vereda. El Saque, Yonama, Finca El Retiro, 2200m., 4°50'00''Lat.N.-73°41'30''Long.Oest., Enero de 1969, Cinco hembras adultas MLS 898: 5, 7, 9, 14, 16 / Diez machos adultos MLS 898: 1, 3-4, 6, 10-11, 15, 17-19 / Cuatro ejemplares juveniles MLS 898: 2, 8, 12-13. **Municipio de La Calera**, Sector de Laguna Verde, Carretera al sendero de Laguna Seca, 3100m., 4°41'30''Lat.N.-73°47'Long.Oest., 23 de Marzo de 1992, Hembra adulta MUJ 451; Carretera a la Laguna de Buitrago, 3210m., 4°44'30''Lat.N.-73°50'30''Long.Oest., 29 de Septiembre de 1991, Dos ejemplares mal preparados MUJ 517-18; Siberia, 2800m., 4°43'00''Lat.N.-73°56'30''Long.Oest., 29 de Octubre de 1972, Dos hembras adultas MLS 668: 1, 3 / Un macho adulto MLS 668: 2; Km. 12 vía a La Calera, Mundo Nuevo, 2750m., 4°42'30''Lat.N.-73°55'Long.Oest., 17 de Agosto de 1986, Cinco hembras adultas IND-AN 3840-42, 3844, 3848 / Cuatro machos adultos IND-AN 3839, 3845-47 / Un macho adulto joven IND-AN 3843; Páramo de Palacio, 3600m., 4°43'00''Lat.N.-73°49'Long.Oest., 6 de Diciembre de 1976, Dos hembras adultas IND-AN 3106, 3109 / Siete machos adultos IND-AN 3107-08, 3110-14. **Municipio de La Mesa**, Laguna de Pedro Palo, 2100m., 4°65'Lat.N.-74°55'Long.Oest., Dos hembras adultas MUJ 1240, 1242 / Un macho adulto MUJ 1241. **Municipio de La Vega**, Finca El Paraíso, 1250m., 5°00'00''Lat.N.-74°20'Long.Oest., 15 de Junio de 1990, Treinta y tres hembras adultas MLS 919: 1-2, 5, 7-8, 11-15, 17-26, 29-32, 35, 37, 39-41, 43-45, 47 / Diecisiete machos adultos MLS 919: 3-4, 6, 9-10, 16, 27-28, 33-34, 36, 38, 42, 46, 48-50 / Un ejemplar juvenil MLS 919: 51. **Municipio de Machetá**, Vereda. San Isidro, 2100m., 5°01'00''Lat.N.-73°36'Long.Oest., 11 de Junio de 1994, Hembra adulta MLS 995: 1. **Municipio de Pasca**, Vereda. El Recreo, Margen derecho del Río el Bosque, 3200m., 4°20'00''Lat.N.-74°15'Long.Oest., 25 de Junio de 1990, Cinco hembras adultas MLS 920: 1-2, 6-7, 10 / Seis machos adultos MLS 920: 3-5, 8-9, 11 / Tres ejemplares juveniles MLS 920: 12-14. **Municipio de San Antonio del Tequendama**, Santandercito, 1800m., 4°36'00''Lat.N.-74°20'Long.Oest., 30 de Agosto de 1991, Tres hembras adultas MLS 954: 3-5 / Dos machos adultos MLS 954: 1-2; Santandercito, 14 de Abril de

1992, Cinco hembras adultas MLS 958: 1-5. **Municipio de Sasaima**, 1300m., 4°58'00''Lat.N.-74°26'00''Long.Oest., 20 de Noviembre de 1973, Un ejemplar mal preparado MLS 878: 1. **Municipio de Soacha**, 2600m., 4°35'00''Lat.N.-74°13'00''Long.Oest., 21 de Noviembre de 1971, Cuatro hembras adultas IAvH 3633, 3635, 3637, 3645 / Seis machos adultos IAvH 3634, 3640-44 / Dos ejemplares juveniles IAvH 3632, 3646 / Tres ejemplares mal preparados IAvH 3636, 3638-39. **Municipio de Tausa**, Embalse del Neusa, 2800m., 5°10'00''Lat.N.-73°57'30''Long.Oest., 15 de Febrero de 1993, Hembra adulta MUJ 698. **Municipio de Tena**, Vereda. Laguneta, Fuente de Chucho, 2000m., 4°40'00''Lat.N.-74°21'20''Long.Oest., 24 de Junio de 1994, Dos machos adultos MLS 996: 1-2. **Municipio de Ubalá**, 2300m., 4°45'00''Lat.N.-73°32'00''Long.Oest., 3 de Febrero de 1976, Ejemplar mal preparado IND-AN 0501. **Departamento de Santander**, Vereda Bachalema, La Don Juana, hacienda La Selva, Páramo de La Rusia, 3400m., 6°03'00''Lat.N.-73°00'00''Long.Oest., 1 de Diciembre de 1963, Cuarenta hembras adultas MLS 223: 2-6, 9, 12, 14, 16, 18, 23-25, 27, 29, 34, 36, 38, 40, 45-46, 54, 57, 60, 62, 64-66, 73, 78, 80, 85, 90, 92, 94-95, 100, 102, 104, 114 / Cincuenta y tres machos adultos MLS 223: 1, 7-8, 10-11, 13, 15, 17, 19-22, 26, 28, 31-33, 35, 39, 42-43, 47-53, 56, 58-59, 61, 69-71, 76-77, 79, 87, 96, 99, 105, 107, 109, 111, 113, 115-20, 122 / Treinta ejemplares juveniles MLS 223: 30, 37, 41, 44, 55, 63, 67, 68, 72, 74-75, 81-84, 86, 88-89, 91, 93, 97-98, 101, 103, 106, 108, 110, 112, 121, 123.

## ANEXO 2

Listado de caracteres morfológicos externos analizados para *Colostethus subpunctatus*.

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
	<b>REGION CEFALICA</b>		
1	Forma del rostro en vista dorsal	0= Circular 1= Semicircular (redondeado) 2= Subovoide	<i>Hoyos, 1991</i>
2	Posición de las narinas	0=Lateral 1=Dorsolateral 2=Dorsal	
3	Forma de la región loreal	0=Plana 1=Cóncava	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
4	Muesca hacia el borde del labio superior	0=Ausente 1= Prominete 2= Normal	
5	Forma del <i>Canthus rostralis</i>	0= Vertical 1=Semivertical	<i>Hoyos, 1991</i>
6	Tímpano	0=Visible 1= No visible	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
7	Anillo timpánico	0=Completo 1=Parcialmente cubierto 2=Totalmente cubierto	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
8	Forma de la lengua	0=Ovalada 1=Redondeada 2=Escotada	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
9	Gránulos sobre la cabeza	0= Ausente 1= Presente	<i>Coloma, 1995</i>
10	Granulos alrededor de los párpados	0= Ausente 1=Presnte	<i>Coloma, 1995</i>
11	Un Tubérculo o varios gránulos sobre el párpado	0= Ausente 1= Presente	
	<b>EXTREMIDADES ANTERIORES</b>		
12	Relación dedo I Manual con dedo II (adpresos)	0= Igual	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Edwards, 1974; Hoyos,</i>

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
			<i>1991; Coloma, 1995</i>
		1=Menor 2=Mayor	
13	Rebordes dérmicos en dedos manuales	0=Ausente 1=Presente	<i>Cochran &amp; Goin, 1970; Coloma, 1995</i>
14	Machos con el tercer dedo palmar no dilatado	0=Ausente 1=Presente	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
15	Posición del segundo dedo manual en relación a la penúltima falange del tercero	0=Alcanza 1=Iguala 2=Sobrepasa	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
16	Forma del <i>callus palmar</i>	0=Redondo 1=Ovalado 2=Subovoide 3=Escotado	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
17	Tubérculos metacarpales	0= Ausente 1= Presente	<i>Hoyos, 1991</i>
18	Forma de los tubérculos metacarpales	0=Ovalados 1=Redondeados	<i>Hoyos, 1991</i>
19	Forma de los tubérculos subarticulares de las manos (II-IV)	0=Redondeados 1=Ovalados	<i>Hoyos, 1991</i>
20	Forma del tubérculo subarticular del dedo I manual	0= Ovalado 1= Redondeado	<i>Hoyos, 1991</i>
21	Tubérculos de la base de los dedos manuales	0=Aplanado 1=Prominente	<i>Hoyos, 1991</i>
22	Forma de los tubérculos de la base de los dedos manuales	0=Ovalados 1=Redondos	<i>Hoyos, 1991</i>
23	Gránulos en el antebrazo (Zona dorsal)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
24	Gránulos en el antebrazo (Zona ventral)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
25	Gránulos en el antebrazo (Zona lateral externa)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
26	Gránulos sobre el brazo (dosal y ventralmente)	0=Ausente	<i>Coloma, 1995</i>

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
		1=Presente	
27	Gránulos sobre el brazo (Zona latera externa)	0=Ausente	<i>Coloma, 1995</i>
		1=Presente	
	<b>EXTREMIDADES POSTERIORES</b>		
28	Membrana interdigital pedial	0= Ausente o insignificante 1= Basal	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988, Coloma, 1995</i>
29	Membrana interdigital basal entre dedos II y III pedial	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
30	Rebordes cutáneos laterales en dedos pediales	0=Ausente 1=Presente	<i>Cochran &amp; Goin, 1970; Coloma, 1995</i>
31	Longitud del tercer dedo pedial en relación al quinto (Adpresos)	0= Mas corto 1= Mas largo 2= Iguales	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
32	Tubérculo metatarsal interno	0=Aplanado 1=Prominente	<i>Hoyos, 1991</i>
33	Forma del tubérculo metatarsal interno	0=Ovalado 1=Redondeado	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
34	Tubérculo metatarsal externo	0=Liso 1=Prominete	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
35	Forma del tubérculo metatarsal externo	0=Ovalado 1=Redondeado	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
36	Pliegue dérmico en el talón	0=Ausente 1=Presente	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
37	Pliegue dérmico en la rodilla	0=Ausente 1=Presente	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
38	Tamaño de Tubérculos subarticulares de los pies en relación con los de las manos	0=Mas grandes 1=Mas pequeños 2=Iguales	<i>Hoyos, 1991</i>
39	Cuando el miembro posterior se extiende a lo largo y adpreso al cuerpo,	0=Los tobillos no alcanzan el tímpano 1= Los tobillos alcanzan y sobrepasan el tímpano	<i>Hoyos, 1991</i>
40	Cuando los muslos están en posición perpendicular al cuerpo,	0=Los tobillos no hacen contacto entre ellos 1=Los tobillos hacen contacto entre ellos	<i>Hoyos, 1991</i>

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
41	Gránulos en los muslos (Zona dorsal)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
42	Gránulos en los muslos (Zona ventral)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
43	Gránulos en los muslos (Zona lateral interna)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
44	Gránulos en la tibia (Zona dorsal)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
45	Gránulos en la tibia (Zona ventral)	0=Ausente 1=Presente	<i>Coloma, 1995</i>
46	Pliegue metatarsal interno	0=Ausente 1=Presente	<i>Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
47	Expresión del pliegue metatarsal interno	0=Plano 1=Prominente	<i>Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
48	Forma del extremo posterior del pliegue metatarsal interno	0=Plano 1=Prominente 2=En forma de coma	<i>Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
49	Extensión del reborde dérmico del V dedo pedial	0= Se extiende en línea recta sin alcanzar el tubérculo metatarsal interno.  1= Se extiende en línea recta hasta unirse con el tubérculo metatarsal interno	
50	Reborde dérmico del V dedo pedial	0=Plano 1=Prominente	
	<b>REGION DORSAL</b>		
51	Gránulos dorsales sobre el cuerpo	0=Ausencia 1=Presencia	<i>Coloma, 1995</i>
52	Organización de los gránulos sobre el cuerpo	0=Generalizados 1=Región anterior 2=Región posterior	<i>Coloma, 1995</i>
53	Tamaño de los gránulos dorsales sobre el cuerpo	0=Grandes 1=Grandes y pequeños 2=Pequeños	
54	Expresión de los gránulos dorsales sobre el cuerpo	0=Planos 1=Prominentes	

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
55	Pliegue transversal sobre la abertura cloacal	0=Ausente 1=Presente	<i>Hoyos, 1991</i>
<b>REGION VENTRAL</b>			
56	Superficie ventral	0=Lisa 1=Granular	<i>Coloma, 1995</i>
57	Expresión de los gránulos ventrales	0=Planos 1=Prominentes	
58	Tamaño de los gránulos ventrales	0=Pequeños 1=Grandes	
<b>FLANCO TRONCAL</b>			
59	Gránulos del flanco troncal	0=Ausentes 1=Presentes	<i>Coloma, 1995</i>
60	Organización de los gránulos del flanco troncal	0=En toda su extensión 1=Desde el brazo hasta la porción media del flanco troncal	
61	Expresión de los gránulos del flanco troncal	0=Planos 1=Prominentes	
<b>CUERPO</b>			
62	Forma del cuerpo	0=Esbelto 1=Robusto	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
63	Embudo cloacal	0=Ausente 1=Presente	<i>Lynch, 1982</i>
<b>CARACTERES CROMATICOS</b>			
<b>EXTREMIDADES ANTERIORES</b>			
64	Banda longitudinal en el antebrazo	0=Ausente 1= Presente	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
<b>EXTREMIDADES POSTERIORES</b>			
65	Bandas oscuras transversales sobre el muslo (Zona dorsal)	0=Ausente 1=Presente	
66	Banda longitudinal oscura sobre el muslo (Zona lateral externa)	0=Ausente 1=Presente	
67	Bandas oscuras transversales sobre la tibia (Zona dorsal)	0=Ausente	

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
		1=Presente	
	<b>PATRON DORSAL</b>		
68	Banda lateral oblicua	0=Ausente 1=Presente	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
69	Longitud de la banda lateral oblicua	0= Completa de ingle a rostro  1= Incompleta: Desde la ingle hasta la región medial del flanco troncal	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
70	Color de la banda lateral oblicua	0=Difuso  1=Visible	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
71	Banda ventrolateral	0=Ausente  1=Presente	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
72	Banda dorsolateral	0=Ausente  1=Presente	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
73	Banda paravertebral	0=Ausente 1=Presente	<i>Rivero &amp; Serna, 1985</i>
74	Longitud de la banda paravertebral	0=Completa:Desde el rostro hasta el urostilo  1=Incompleta:Desde el rostro hasta la región medial del dorso	
75	Diseño de la banda paravertebral	0=Continuo 1=Discontinuo	
76	Forma de la banda paravertebral	0=Unica 1=Doble	
77	Diseño a manera de rombo asociado a la línea paravertebral	0=Ausente  1=Presente	

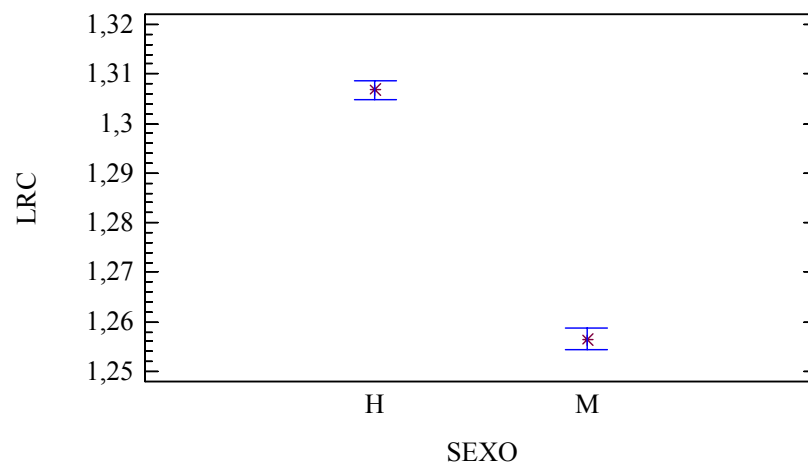
No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
	<b>PATRON VENTRAL</b>		
78	Diseño cromático alrededor de la mandíbula (Zona ventral)	0=Sin diseño	<i>Cochran &amp; Goin, 1970</i>
		1=Puntos 2=Manchas	
79	Diseño cromático de la garganta	0=Ausente 1= Puntos 2=Manchas irregulares 3=Reticulacioes	<i>Coloma, 1995</i>
80	Color del diseño cromático de la garganta	0= Blanco 1= Café 2= Sepia 3= Negro 4= Gris	<i>Coloma, 1995</i>
81	Color de la garganta	0=Crema 1=Mas amarillo 2=gris 3=negro 4= Café	<i>Rivero &amp; Serna, 1985; Coloma, 1995</i>
82	Diseño cromático del pecho	0= Ausente 1=Puntos 2=Manchas irregulares 3= Reticulos	<i>Coloma, 1995</i>
83	Color del diseño cromático del pecho	0= Blanco 1= Café 2= Sepia 3= Negro 4= Gris	<i>Coloma, 1995</i>
84	Color del pecho	0=Crema 1=Gris 2=Negro 3=Amarillo 4= Café	<i>Coloma, 1995</i>
85	Diseño cromático del vientre	0=Sin diseño 1=Puntos 2=Manchas irregulares 3=Retículos	<i>Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>

No	CARACTER	ESTADO DE CARACTER	AUTOR
86	Color del diseño cromático del vientre	0= Blanco 1= Café	<i>Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995</i>
		2= Sepia 3= Negro 4= Gris	
87	Color del vientre	0=Crema 1=Negro 2=Gris 3=Amarillo	<i>Rivero &amp; Serna, 1988; Edwards, 1974; Hoyos, 1991; Coloma, 1995)</i>

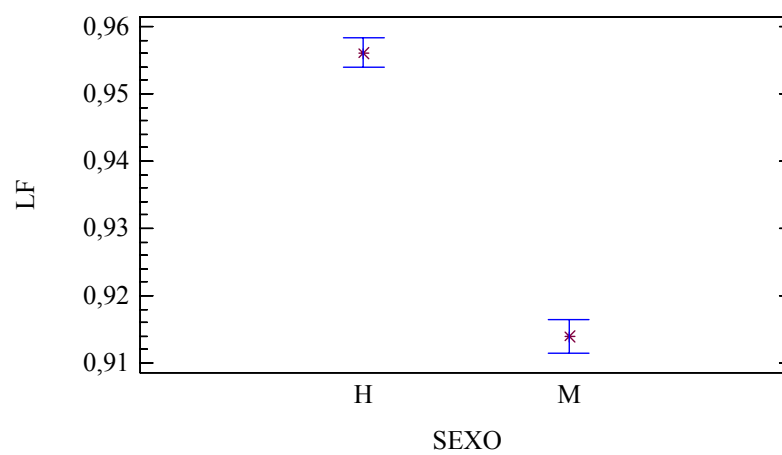
## ANEXO 3

Análisis de varianza (ANOVAS) de una sola vía para las 15 medidas morfométricas analizadas en *Colostethus subpunctatus*. (Ver tabla 2 para abreviación de caracteres).

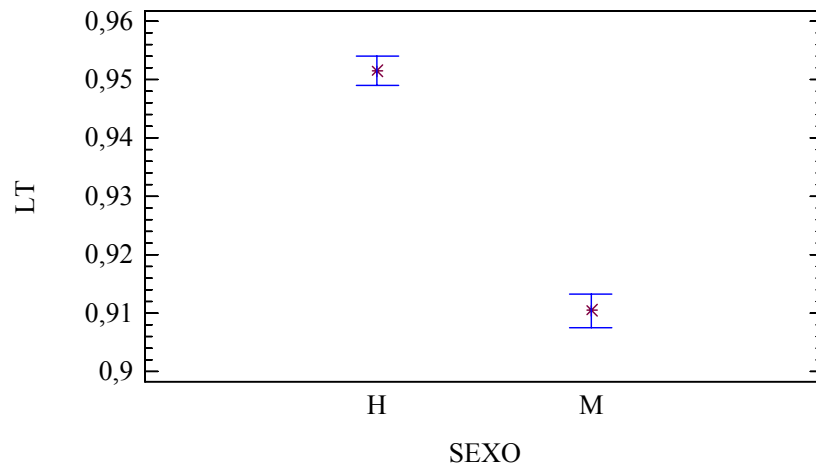
## Análisis de Varianza por Sexo para LRC



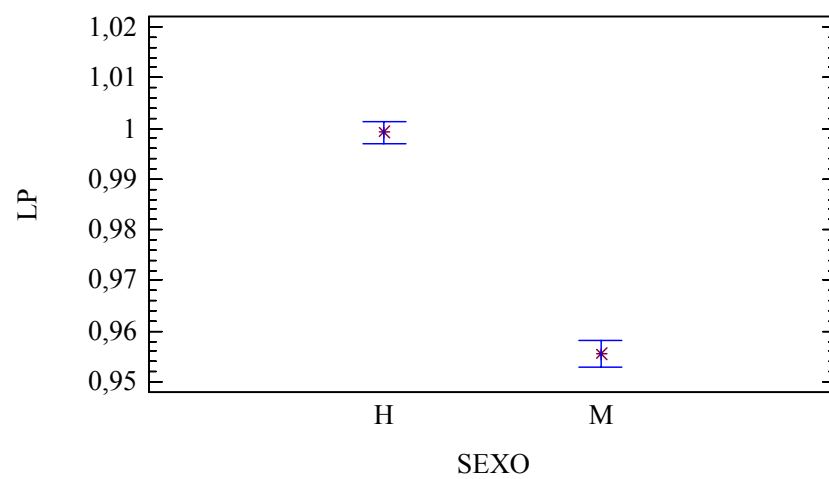
## Análisis de varianza por sexo para LF



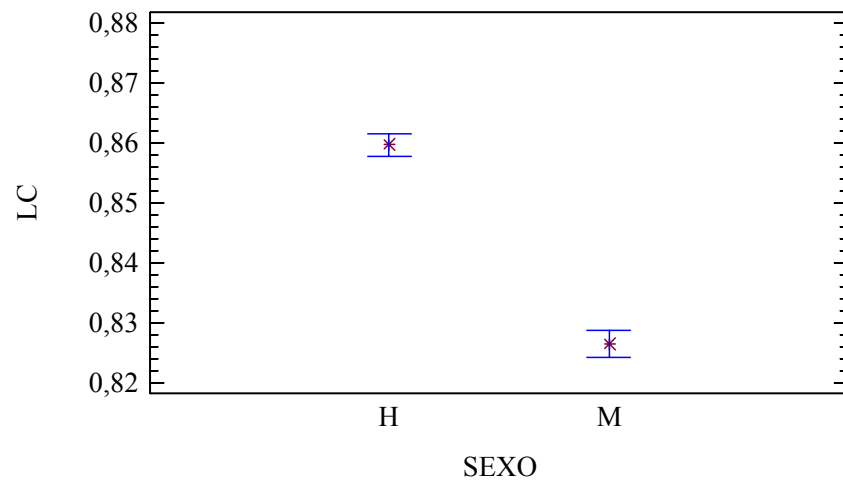
Análisis de Varianza por sexo para LT



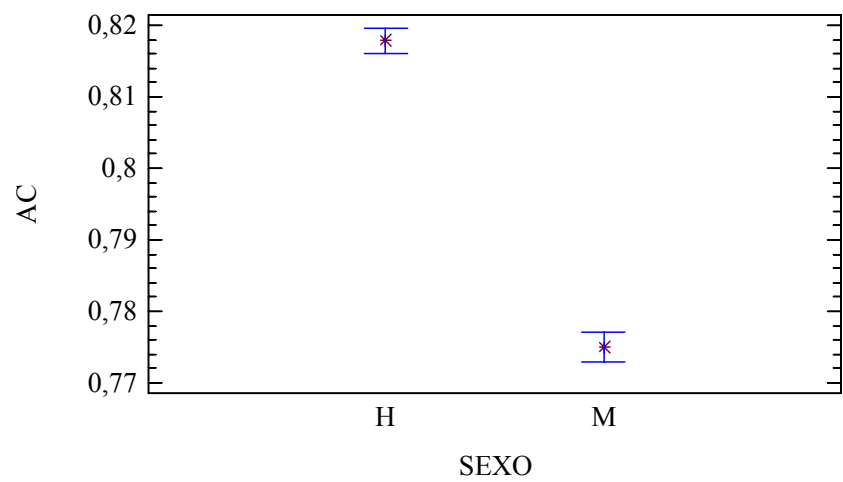
Análisis de Varianza por sexo para LP



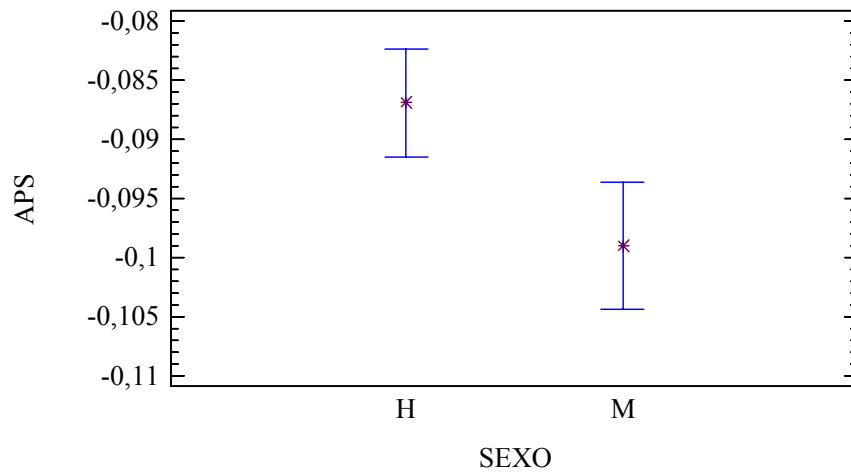
## Análisis de Varianza por sexo para LC



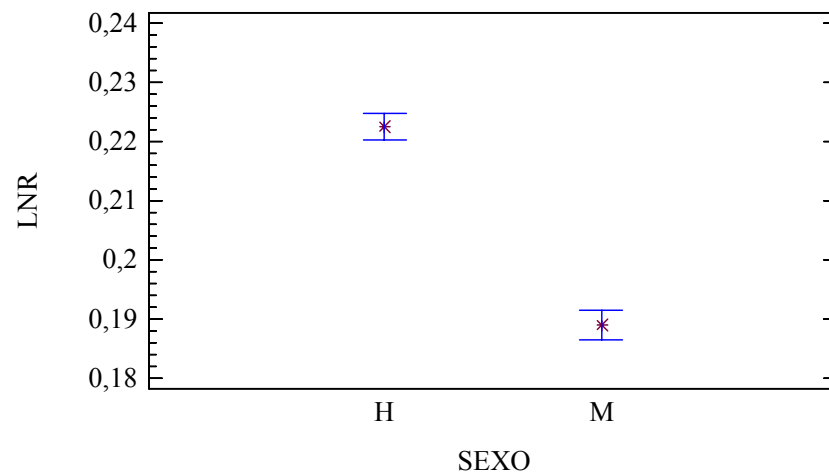
## Análisis de Varianza por sexo para AC



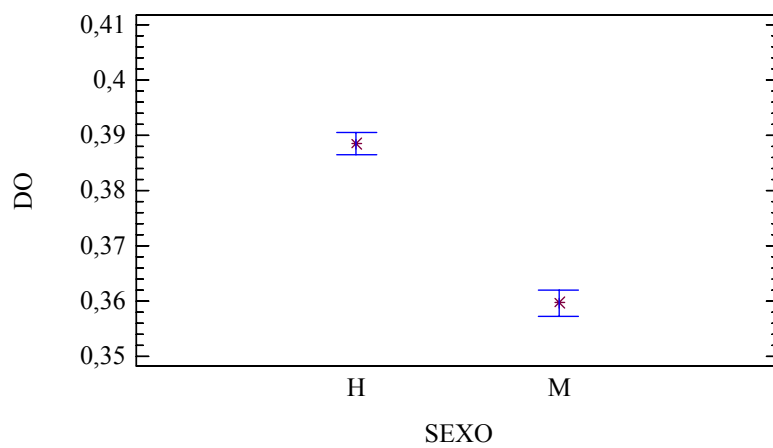
Análisis de Varianza por sexo para APS



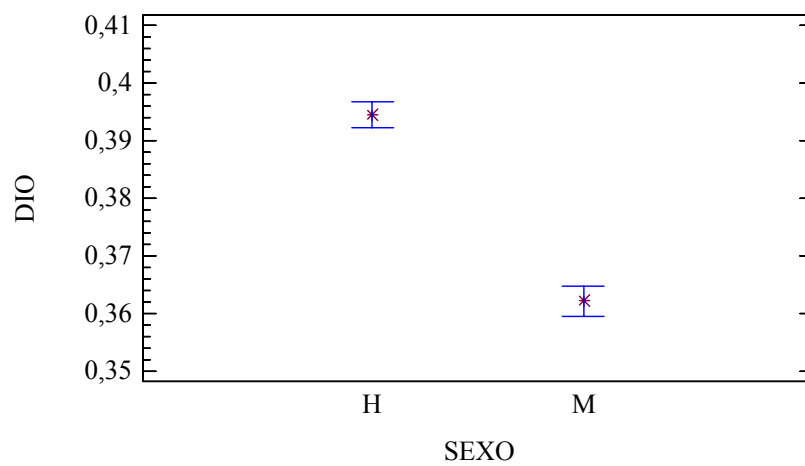
Análisis de Varianza por sexo para LNR



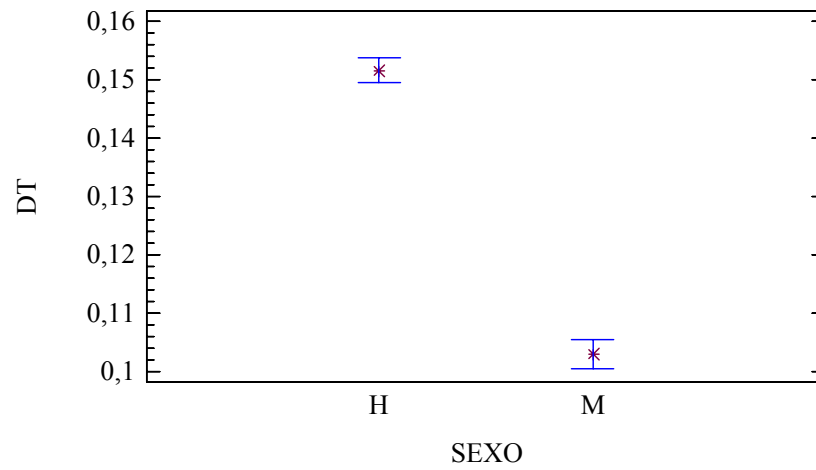
Análisis de varianza por sexo para DO



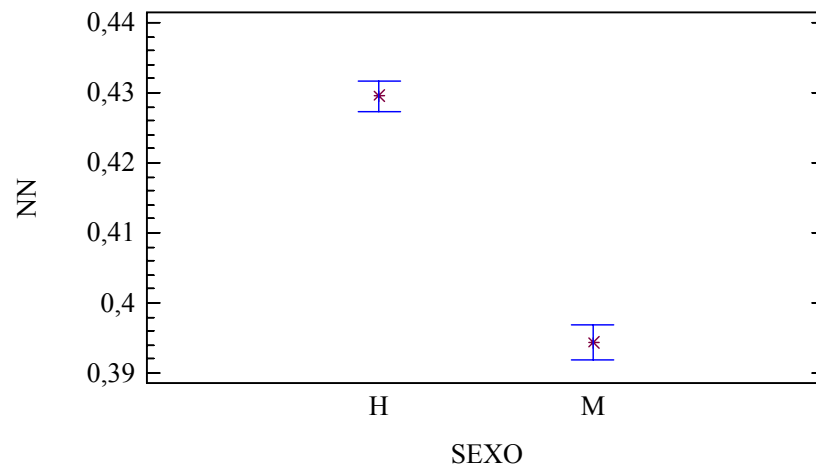
Análisis de varianza por sexo para DIO



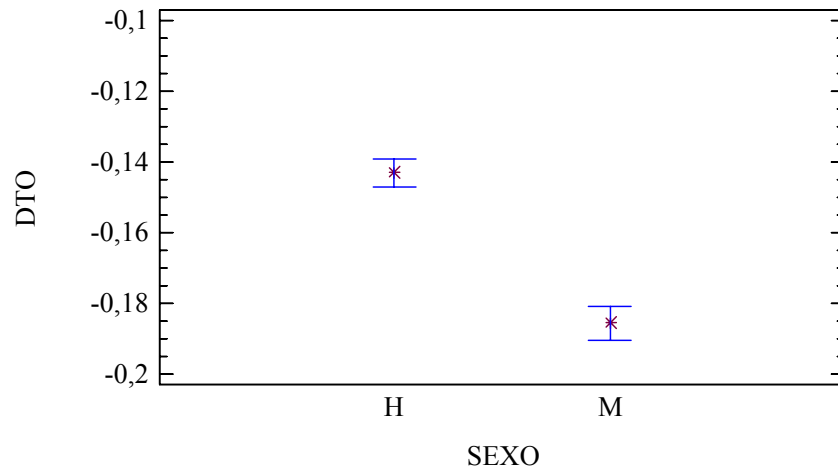
Análisis de Varianza por sexo para DT



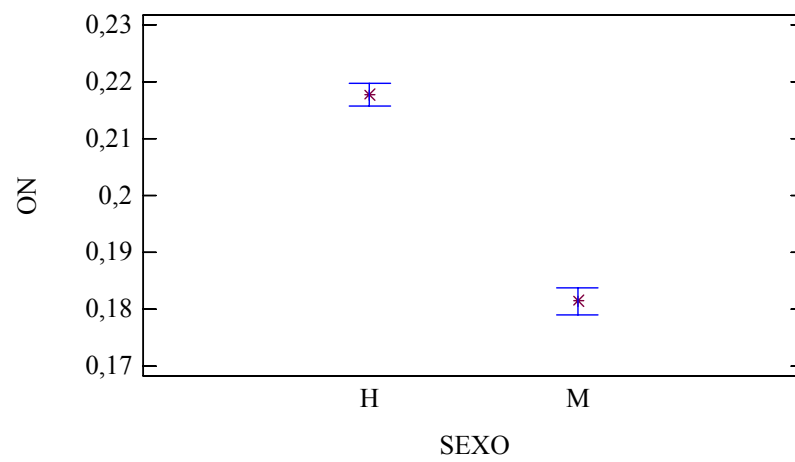
Análisis de Varianza por sexo para NN



Análisis de varianza por sexo para DTO



Análisis de Varianza por sexo para ON



Análisis de varianza por sexo para OR

