

**PATRONES ECOLÓGICOS FUNCIONALES ASOCIADOS A  
MACROGLÁNDULAS DERMALES EN RANAS DE DESARROLLO DIRECTO  
DEL GÉNERO *PRISTIMANTIS* (ANURA: STRABOMANTIDAE) EN LOS  
PÁRAMOS DE LOS ANDES DEL NORTE DE SURAMÉRICA**

**Autor:** Juan Carlos Sánchez-Nivicela<sup>1,2,3,4</sup>

**Directora:** PhD Yaneth Muñoz-Saba<sup>2,5</sup>

**Codirector:** PhD Diego Francisco Cisneros Heredia<sup>3,4,6</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Ciencias - Biología, Programa Curricular de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C., Colombia; <sup>2</sup>Grupo de Investigación Evolución y Ecología de Fauna Neotropical (EEFN); <sup>3</sup>División de Herpetología, Instituto Nacional de Biodiversidad (INABIO), Quito, Ecuador; <sup>4</sup>Universidad San Francisco de Quito USFQ, Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales, Instituto de Zoología Terrestre y Museo de Zoología, Quito, Ecuador; <sup>5</sup>Profesora Asociada, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá DC, Colombia; <sup>6</sup>King's College London, Department of Geography, London, UK.

## RESUMEN

El género de ranas de desarrollo directo *Pristimantis* presenta la mayor riqueza entre todos los vertebrados terrestres. Con una alta variabilidad morfológica y ecológica, en respuesta a su fisiología reproductiva les ha permitido ocupar la mayoría de los nichos, principalmente en los ecosistemas de alta montaña, donde su riqueza y endemismo son mayores. La morfología externa de la piel solo ha sido estudiada en aspectos taxonómicos y se sabe poco o nada acerca de su función. Recientes descubrimientos han identificado la existencia de macroglándulas dermales en algunas especies que habitan en ecosistemas alto andinos. Por lo tanto, se eligieron especies que habitan en el ecosistema páramo y se reconoció la anatomía y morfología dermal mediante histología, características corporales generales y patrones ecológicos. Para identificar su diversidad funcional y asociaciones ecológicas se obtuvo información a partir de la medición de dimensiones estándar y el reconocimiento de la morfología general externa en ejemplares y de la literatura, además de su información geográfica y ecológica para referencias espaciales y de uso del hábitat, a fin de analizarlos en conjunto. Se identificó la existencia de glándulas acinares y sincitiales; las primeras son del tipo mucoso, las segundas se dividieron en pequeñas, ordinarias y grandes. Estas últimas corresponden a las macroglándulas que, a su vez, presentaron diferencias morfológicas en sus productos de secreción, siendo granulares, coloides y en red, con variaciones de intensidad en sus reacciones histoquímicas. Mediante un análisis de componentes principales, se identificaron cinco grupos funcionales asociados con las características dermales y morfológicas, determinados por el tamaño de las especies, el nivel de expansión digital y la textura dermal, esta última directamente asociada con las características de las glándulas sincitiales. Todos los grupos funcionales están presentes en las diferentes cordilleras, sin embargo, las especies que ocupan zonas con mayor cobertura de vegetación leñosa presentan áreas de distribución menor, probablemente como respuesta a la homogenización del ecosistema páramo a especies herbáceas.

**Palabras claves:** Anatomía, conservación, histología, morfología.

**FUNCTIONAL ECOLOGICAL PATTERNS ASSOCIATED WITH DERMAL  
MACRO-GLANDS IN DIRECT-DEVELOPING FROGS OF THE GENUS  
*PRISTIMANTIS* (ANURA: STRABOMANTIDAE) IN THE HIGH ANDEAN  
PÁRAMOS OF NORTHERN SOUTH AMERICA.**

**ABSTRACT**

The genus of direct-developing frogs, *Pristimantis*, presents the highest diversity among all terrestrial vertebrates. With high morphological and ecological variability, their reproductive physiology has allowed them to occupy most niches, mainly in high-mountain ecosystems where their richness and endemism are greatest. The external morphology of their skin has only been studied in taxonomic aspects, and little to nothing is known about its function. Recent discoveries have identified the existence of dermal macro-glands in some species inhabiting high Andean ecosystems. Therefore, species inhabiting the paramo ecosystem were chosen, and their dermal anatomy and morphology were recognized through histology, general body characteristics, and ecological patterns. To identify their functional diversity and ecological associations, information was gathered by measuring standard dimensions and recognizing external general morphology in specimens and from the literature. Additionally, their geographic and ecological information was used for spatial references and habitat use, in order to analyze them collectively. Acinar and syncytial glands were identified; the former being of the mucous type, and the latter were divided into small, ordinary, and large syncytial glands. The latter correspond to the macro-glands, which also showed morphological differences in their secretory products, being granular, colloid, and reticular, with variations in their histochemical reactions. Using a principal component analysis, five functional groups associated with dermal and morphological characteristics were identified, determined by species size, digital expansion level, and dermal texture, the latter being directly associated with the characteristics of syncytial glands. All functional groups are present in different mountain ranges. However, species occupying areas with greater woody vegetation coverage have smaller distribution areas, probably in response to paramo ecosystems being homogenized with herbaceous species.

**Keywords:** Anatomy, conservation, histology, morphology.

## 1. INTRODUCCIÓN

Los diferentes procesos de adaptación, interacciones ecológicas y eventos aleatorios de las especies hacia un determinado hábitat en el tiempo generan modificaciones en su morfología (Dullemeijer y Barel 1977, Bock 1990, Fortuny et al. 2011, Hernández-Cadena et al. 2020). La variación morfológica (forma y tamaño) de estructuras son clave para comprender la adaptación de una especie al medio (Hernández-Cadena et al. 2020). La ecomorfología, es el entendimiento de la relación entre la morfología de las especies con respecto al medio que ocupan (Karr 1975, Bock 1994), permite identificar la variedad de hábitos, además de aspectos de historia natural, cruciales para comprender y describir la estructura de las comunidades (Medellín 1991, Rodríguez-Flores y Stiles 2005).

Cada tipo de rasgo morfológico presenta una o varias respuestas funcionales (Bock y von Wahlert 1965, Dullemeijer 1980, Dussault 2019), se expresa en diversidad de hábitos, requerimientos de recursos y estrategias de forrajeo, conocidos como rol funcional (Solari et al. 2020). El rol funcional se traduce en el nicho de una especie (Hutchinson 1991, Kormondy 1985), definido en un espacio multidimensional donde una especie puede habitar y reproducirse exitosamente, fundamental para entender la coexistencia, competencia y repartición de recursos entre las especies que confluyen en espacio y tiempo (Khatibi y Sheikholeslami 2016, Polechová y Storch 2017, Hernández-Cadena et al. 2020). Las características relacionadas con la morfología, función y distribución se analizan en su conjunto desde la ecología funcional (Dullemeijer 1980, Scherer-Lorenzen 2005, Kohli y Rowe 2019).

En anfibios neotropicales las investigaciones desde un enfoque funcional son escasas y principalmente están orientadas con el ciclo de nutrientes, flujo de energía a través de cadenas tróficas (como depredador y presa), bioturbación y dispersión de semillas (Cortéz-Gómez et al. 2015). Otros estudios en anuros están relacionados con aspectos ecológicos y mencionan que tanto la distribución como el uso del hábitat y comportamiento están correlacionados con la morfología de las especies (Cortés-Gómez et al. 2015, Bredeweg et al. 2019, De Oliveira-Lagôa et al. 2019, Lourenço-de-Moraes et al. 2019, Mailho-Fontana et al. 2021).

Un grupo de anfibios que se destaca por su diversidad, variación morfológica y ecológica, así como, sus patrones de distribución son las ranas de desarrollo directo del género *Pristimantis* (Lynch 1979, 1981, Lynch y Duellman 1980, 1997, Hedges et al. 2008, Frost 2023, Ron et al. 2023). En las *Pristimantis* la variación morfológica principalmente ha sido abordada desde un contexto taxonómico (p.ej. Lynch 1979, 1981, Lynch y Duellman 1980, 1997, Duellman y Lehr 2009) y existen pocos estudios que describen asociaciones ecológicas con características morfológicas y/o morfo-funcionales (p.ej. Lynch y Duellman 1980, Arroyo et al. 2008, Batista et al. 2014, Avellaneda Moreno 2016, Lemus Mejía 2017).

Se han identificado en *Pristimantis*, la presencia de voluminosos parches glandulares, definidos como macroglándulas, en especies de alta montaña (Sánchez-Nivicela et al. 2021). Si bien, ya se ha registrado la presencia de piel glandular en *Pristimantis pycnodermis* (Lynch 1979) y un tipo de exudación lechosa en *Pristimantis piceus* (Lynch et al. 1996) o, secreciones amargas en tres especies guyanesas (Means y Savage 2007), la función de las glándulas dermales en el género no ha sido investigada.

Uno de los elementos especializados en la dermis de los anfibios son las glándulas, las cuales varían en tamaño, número y distribución (Duellman y Trueb 1994, Toledo y Jared 1995). Las glándulas dérmicas son órganos secretores con funciones particulares en la biología de las especies (Toledo y Jared 1995, Houck y Sever 1994), están asociadas con funciones relacionadas con la reproducción y protección contra la desecación, incluso como parte de un importante mecanismo anti-depredador basado en secreciones tóxicas (Houck y Sever 1994, Toledo y Jared 1995, Mailho-Fontana et al. 2013).

Se desconocen las relaciones entre las macroglándulas dermales de las *Pristimantis* y su ecología. Es por ello que, las *Pristimantis* fueron seleccionadas como modelo para comprender sus relaciones con los procesos ecosistémicos, específicamente relacionado con las especies que exhiben macroglándulas dermales, en los páramos de Los Andes, donde enfrentan diversas presiones que amenazan su conservación (Young et al. 2004, Ortega-Andrade et al. 2021). Por lo tanto, a partir de una caracterización macro y microscópica de las macroglándulas dermales y de la identificación de diferentes patrones morfológicos, ecológicos y de distribución de las especies de *Pristimantis* de los páramos de Los Andes, se definen grupos funcionales que infieran aspectos de su diversidad funcional.

## **OBJETIVO**

### **2.1. General**

Establecer la (s) asociación (es) de las macroglándulas dermales con patrones morfológicos y ecológicos que permitan identificar aspectos sobre la diversidad funcional de las especies de ranas terrestres del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos del norte de Los Andes.

### **1.2. Específicos**

1. Caracterizar macro y microscópicamente las macroglándulas dermales de las especies del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos del norte de Los Andes.
2. Identificar rasgos morfológicos funcionales con aspectos ecológicos en las especies que exhiben macroglándulas dermales del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos del norte de Los Andes.
3. Definir grupos funcionales asociados con macroglándulas dermales para las especies del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos del norte de Los Andes.

## **2. HIPÓTESIS**

### **3.1 General**

Las ranas de los páramos Andinos del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) que exhiben macroglándulas dermales, presentan características morfológicas asociadas a patrones ecológicos que identifican sus rasgos funcionales.

### **2.2. Específicas**

1. Las características ecomorfológicas asociadas a las macroglándulas dermales de las ranas del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos Andinos están relacionadas con aspectos funcionales.
2. Las características morfo-funcionales asociadas a las macroglándulas dermales de las ranas del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos Andinos están relacionadas con su ecología.

3. Los rasgos morfo-funcionales y de historia de vida de las ranas del género *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) de los páramos Andinos definen grupos funcionales.

## 4. MÉTODOS

### 4.1. Área de estudio

La Provincia Biogeográfica de Páramo, con un área aproximada de 3'004.386 hectáreas, se distribuye entre Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela y está conformada por los ecosistemas de Subpáramo (3.000-3.500 ms. n. m.), Páramo medio (3.500-4.100 ms. n. m.) y Súper páramo (> 4.100 ms. n. m.) (Giné y Sánchez 2015, Hofstede et al. 2014). En todo el gradiente latitudinal el páramo se clasifica en seis subprovincias (Morrone 2021): Páramos del Norte, Páramos de la Cordillera de Mérida, Páramos de la Cordillera Oriental, Páramos de la Cordillera Central-Occidental, Páramos del Norte de Ecuador, y Páramos del Centro-Sur de Ecuador (Figura 1).

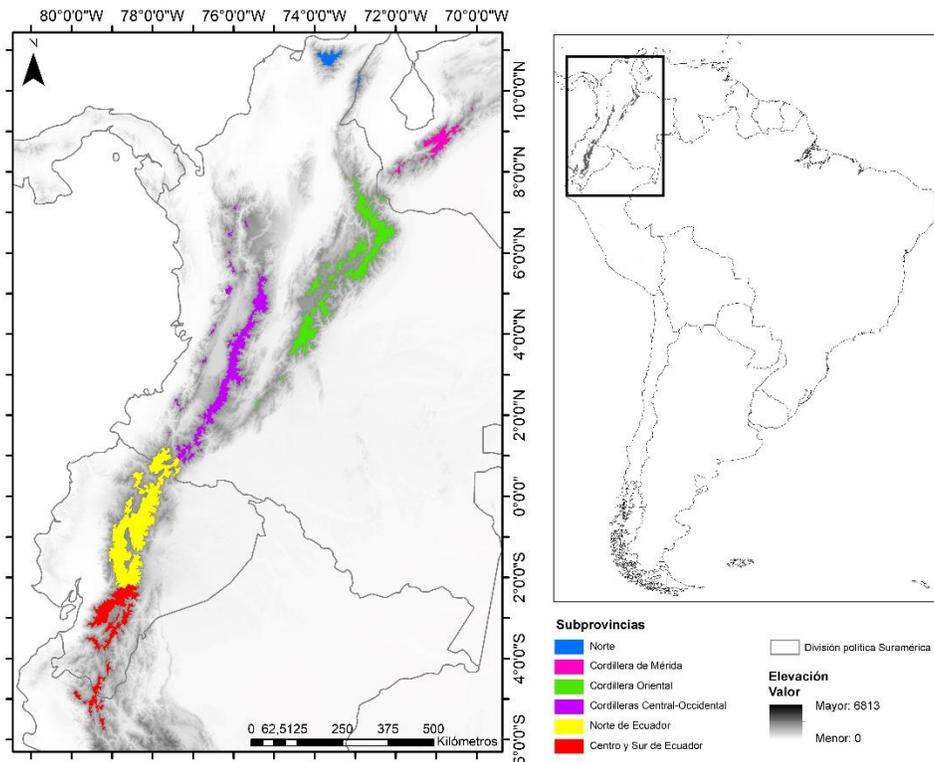


Figura 1. Mapa de la provincia biogeográfica del páramo, clasificación y distribución de subprovincias.

Fuente: Morrone (2021).

## **4.2. Diseño experimental**

### **4.2.1. Obtención de información**

Se utilizaron diversas fuentes de información para los datos geográficos y ecológicos de las especies, así como de los ejemplares analizados bajo las diferentes técnicas descritas a continuación. Se obtuvieron datos provenientes de artículos científicos, publicaciones académicas, informes técnicos, trabajos y tesis de grado; se adicionó información de bases de datos en línea: Bio Web Ecuador (Ron et al. 2022), Iniciativa de Evaluación Global de Anfibios (IUCN), instalaciones de información de biodiversidad global (GBIF.org), DarwinCore (Darwin Core Task Group 2014), SIBColombia (SIB Colombia 2020) y bases de datos institucionales: ECUADOR: Instituto Nacional de Biodiversidad del Ecuador (INABIO), Museo de Zoología de la Universidad del Azuay (MZUA), Museo de Zoología de la Universidad San Francisco de Quito (ZSFQ), Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ); COLOMBIA: Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Los especímenes analizados, de donde se obtuvieron datos morfológicos y/o se extrajeron muestras para realizar los procedimientos histológicos provinieron de las colecciones científicas: INABIO, MZUA, ZSFQ, QCAZ, ICN, IAvH.

### **4.2.1. Información taxonómica, geográfica y ecológica**

La lista de especies de *Pristimantis* tenidas en cuenta en esta investigación se obtuvo del portal de Amphibian Species of the World (Frost 2023) y sigue la clasificación de Heinicke et al. (2018), actualizada hasta el año 2023 (Anexo 1).

La información fue organizada en una matriz de datos. A las especies sin georreferencia se les asignó una coordenada basada en la información geográfica presente en las etiquetas o descripciones del área de estudio mencionada en la respectiva publicación. De la matriz se eliminaron coordenadas que representan: observaciones repetidas (duplicados), observaciones sin respaldo (ejemplar, fotografía), identificaciones no asociadas con el nombre de un especialista en el grupo, y observaciones incongruentes referidas a ubicaciones consideradas extremas (características ecológicas y de distribución de la especie). Los datos

geográficos fueron homogenizados en grados decimales mediante la transformación de coordenadas y exportadas para su uso en formato “shape” utilizando sistemas de análisis de información geográfica ([QGIS 3.4](#) y [RStudio](#)). A partir de lo cual se estimó la distribución, rango de altitud y asociaciones con áreas de páramo.

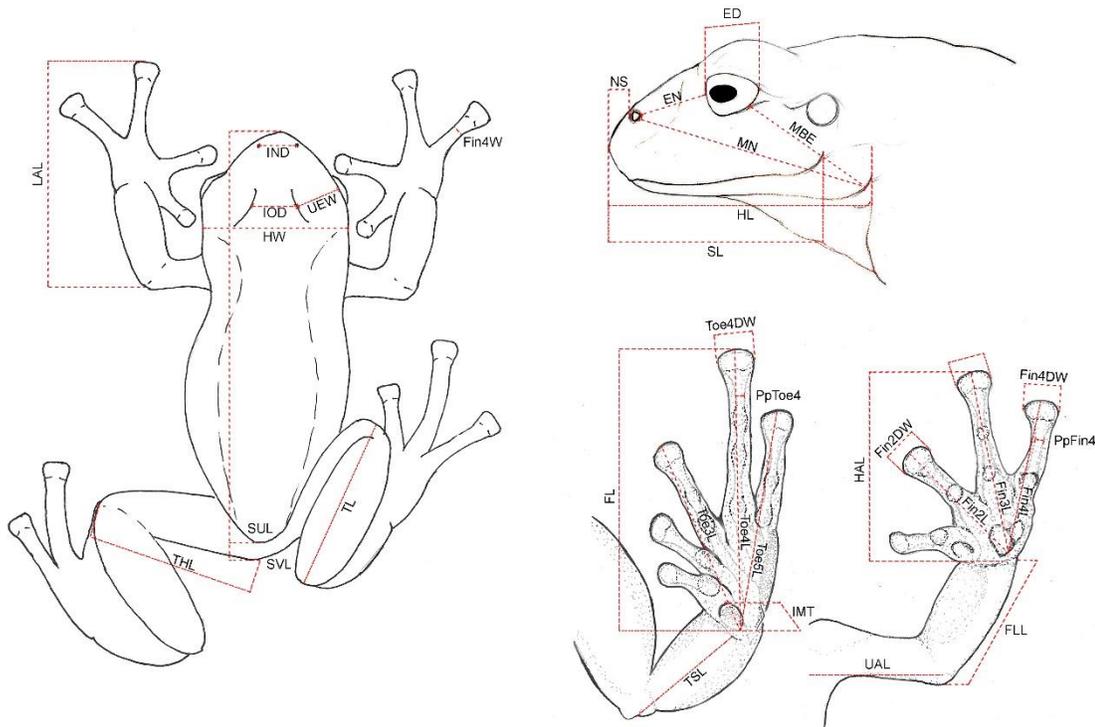
Se extrajo información asociada con la ecología de las especies, obtenidos de datos de campo e historia natural en publicaciones, bases de datos, además de cuadernos de campo personales. Los sitios de percha hacen referencia al sustrato en el que se registraron (p.e. arbustos, bromelias, hierbas, rocas, hojarasca, suelo) y la ubicación con respecto al sustrato (p.e. bajo rocas, entre hojarasca, sobre hojas de arbusto) y la altura sobre el nivel del suelo, para construir una matriz de afinidades ecológicas y preferencias de hábitat.

#### 4.2.3. Información morfológica

Se examinaron 273 individuos (116 machos, 157 hembras) de 32 especies de *Pristimantis* previamente preservados y mantenidos en colecciones científicas. La edad y sexo se determinó por la observación de órganos sexuales por medio de una incisión dorsolateral y/o caracteres secundarios externos. Los datos morfométricos se obtuvieron mediante el uso de un calibrador electrónico de precisión Powerfix (MN°: Z22855F). Las mediciones se tomaron en el plano derecho en vista dorsal, tres veces por la misma persona, promediados e igualados a 0,1 mm más cercano para reducir el error de medición ([Heyer et al. 2014](#)).

Las abreviaciones utilizadas en morfometría siguieron el formato propuesto por [Watters et al. \(2016\)](#): **ED**= diámetro del ojo, **EN**= distancia ojo-nostril, **Fin2DW**= ancho del disco manual II, **Fin2L**= longitud del dedo manual II, **Fin3L**= longitud del dedo manual III, **Fin4DW**= ancho del disco manual IV, **Fin4L**= longitud del dedo manual IV, **Fin4W**= ancho del dedo manual IV, **FL**= longitud del pie, **FLL**= longitud del antebrazo, **HAL**= longitud de la mano, **HL**= longitud de la cabeza, **HLL**= longitud de la extremidad posterior, **HW**= ancho de la cabeza, **IMT**= longitud del tubérculo metatarsal interno, **IND**= distancia internarial, **IOD**= distancia interorbital, **LAL**= longitud del brazo inferior, **MBE**= distancia de la mandíbula al ojo, **MN**= distancia mandíbula-nostril, **NS**= longitud hocico-nostril, **PpFin4**= ancho de la penúltima falange del dedo manual IV, **PpToe4**= ancho de la penúltima falange del dedo pedial IV, **SL**= longitud del hocico, **SUL**= longitud hocico-urostilo, **SVL**= longitud

hocico-cloaca, **THL**= longitud del muslo, **TL**= longitud de la tibia, **Toe3L**= longitud del dedo pedial III, **Toe4DW**= ancho del disco pedial IV, **Toe4L**= longitud del dedo pedial IV, **Toe5L**= longitud del dedo pedial V, **TSL**= longitud del tarso, **UAL**= longitud del brazo superior, **UEW**= ancho del párpado (**Figura 2**).



**Figura 2.** Ilustración demostrativa de mediciones morfométricas. Cada medida es representada con el acrónimo respectivo. **HLL=FL+TSL+THL+TL**. Para definición de los acrónimos ver Métodos: 4.2.3.

Información morfológica.

Las especies que no se midieron bajo los estándares propuestos, se obtuvo de la literatura la información de las dimensiones corporales, principalmente de SVL para definir los límites mínimos y máximos de las especies y ubicarlos en sus respectivas categorías de tamaño (**Anexo 2**).

El reconocimiento de la morfología externa se realizó mediante la observación en los planos dorsal, lateral y ventral, bajo un estereomicroscopio Euromex (NexiusZoom EVO, 1:8.4) y la asignación de los caracteres morfológicos siguieron el formato estándar de **Duellman y**

Lehr (2009) que describe la textura dermal, protuberancias dermales, pliegues y rebordes, formas y perfiles, características secundarias, tamaños relativos y patrones de coloración.

#### **4.2.4. Anatomía de macroglándulas dermales**

##### **4.2.4.1. Reconocimiento externo de macroglándulas**

Se constató la presencia de macroglándulas mediante la inspección minuciosa de la anatomía general externa, por medio de observaciones directas o el uso de un estereomicroscopio, en ejemplares y fotografías de sus descripciones o material fotografiado en páginas especializadas (Ron et al. 2022). El reconocimiento de macroglándulas sigue a Toledo y Jared (1995) y Sánchez-Nivicela et al. (2021), observándose como abultamientos engrosados con bordes diferenciables en áreas específicas del cuerpo, con numerosas glándulas agrupadas densamente que asemejan una estructura de panal al realizarse un corte longitudinal. Se realizó un levantamiento de la piel para identificar la distribución de las macroglándulas en diferentes áreas del cuerpo.

##### **4.2.4.2. Histología**

Se examinó la anatomía dermal interna por medio de microscopía óptica, con muestras procesadas para estudios de histología. Se removieron secciones completas de piel de las regiones corporales postocular-supratimpánica; radial; y tibial de un individuo adulto de cada especie de un total de 29 especies de *Pristimantis*, fijados previamente en formaldehído al 10% y preservados en etanol al 70% (Anexo 2).

Cada sección de piel extraída fue dividida en dos partes, los segmentos fueron embebidos en parafina histológica en orientaciones de corte longitudinal y transversal (Meschel 2016). Subsecuentemente, se seccionaron cortes de 6µm con un micrótopo de rotación Leica (RM2125RTS) y procesados para tinciones histológicas.

Las técnicas de tinción fueron: Hematoxilina-Eosina (HE) (Suyarna et al. 2018) y Tricrómica de Masson's modificada (TM) (Megias et al. 2018), para el reconocimiento de la morfología general del tejido, diferenciar fibras y elementos con afinidades ácidas o básicas; Ácido

Schiff-Periódico (**PAS**) (Bisen 2014), para diferenciar glúcidos; y Azul de Coomassie (**AC**) (Mochizuki et al. 1987), para identificar proteínas.

El reconocimiento de las estructuras del integumento sigue a Fox (1994). La identificación de las glándulas dermales y su nomenclatura se describieron con base en Toledo & Jared (1995), Mailho-Fontana et al. (2017) y O'donohoe et al. (2019). La clasificación morfológica y propiedades histoquímicas de los productos de secreción siguen el formato de O'donohoe et al. (2019). Las medidas de los adenómeros están comprendidas por el largo (medido en orientación transversal al corte) y el ancho (medido en orientación paralela al corte) de seis glándulas seleccionadas al azar en el corte transversal, en milímetros (mm). Se calculó el área de las glándulas en milímetros cuadrados (mm<sup>2</sup>). Las distribuciones de las glándulas se categorizaron según la región corporal general.

### **4.3. Selección e identificación de rasgos funcionales**

A partir de la matriz de datos morfométricos, se realizó un análisis de ordenación mediante un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés). Los análisis de componentes principales permiten comprimir una gran cantidad de variables correlacionadas en menos componentes representativos que permiten agrupar a las especies en sus diferentes categorías, así como, resumir las variables correlacionadas en un nuevo conjunto de datos que explican la variabilidad de los datos.

Una vez identificadas las características que explican la variabilidad de los datos, se asignaron en las diferentes categorías a las demás especies no medidas durante este estudio y cuyos datos morfométricos se obtuvieron de literatura y se establecieron por sus límites mínimos y máximos de SVL, nivel de expansión de los discos digitales, textura dermal, coloración, además de datos de historia natural que permiten ubicarlos en el hábitat.

### **4.4 Definición de grupos funcionales**

Se determinaron grupos funcionales para las *Pristimantis* del páramo por medio de la clasificación de los rasgos funcionales definidos, además de la información ecológica recopilada sobre asociaciones generales al hábitat, características de la vegetación y posición (ubicación en la vegetación u otra superficie y altura desde el suelo).

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Información taxonómica

Se registran 101 especies de *Pristimantis* en la provincia biogeográfica del páramo (*sensu* Morrone 2021), que habitan en los ecosistemas de alta montaña en Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Se excluyeron a las especies *P. astralos*, *P. attenboroughi*, *P. bounides*, *P. chimú*, *P. cordovae*, *P. corrugatus*, *P. humboldti*, *P. mariaelenae*, *P. melanogaster*, *P. mendax*, *P. pataikos*, *P. pinguis*, *P. platydactylus*, *P. puipui*, *P. seorsus*, *P. simonsii*, *P. spectabilis*, *P. stictoboubonus* y *P. stipa*, por presentar distribuciones correspondientes a la provincia biogeográfica Puna (Anexo 1).

### 5.2. Información geográfica y ecológica

De las 93 especies de *Pristimantis* que se registran en el páramo, 38 especies se han observado exclusivamente en el ecosistema páramo y 55 especies cuentan con registros adicionales en subpáramos y/o bosques montanos altos. Estas especies, principalmente las exclusivas de páramo, presentan distribuciones asociadas con las diferentes subprovincias. Las subprovincias de páramos, además, presentaron diferencias en la riqueza de sus especies que muestran un aumento hacia la Cordillera Central-Occidental (n=28). La Cordillera Oriental y Cordillera de Mérida, con 10 y 12 especies, respectivamente y, Norte de Ecuador y Centro-Sur de Ecuador, con 21 y 22 especies, respectivamente. El Norte, no alberga ninguna especie de *Pristimantis*.

Los patrones de distribución muestran, a partir de ocurrencias, que las *Pristimantis* de páramo presentan distribuciones amplias (**DA**), presentes en casi toda la extensión de sus respectivas subprovincias (p.e. *P. anolirex*, *P. devillei*); otras especies tienen distribuciones localizadas (**DL**), agrupándose en pocos registros en un área puntual dentro de su respectiva subprovincia (p.e. *P. caeruleonotus*, *P. supernatis*); finalmente, otras especies presentan distribuciones restringidas (**DR**), donde, se conocen únicamente de su localidad tipo (p.e. *P. culatensis*, *P. matildae*). En la subprovincia de Cordillera de Mérida, todas las especies son de rango restringido; proporcionalmente, las especies DA-DL-DR se presentan: Cordillera Oriental: 80-10-10; Cordillera Central-Occidental: 42.9-28.6-28.6; Norte de Ecuador: 52.4-38.1-9.5; Centro-Sur de Ecuador: 22.7-27.3-50.

Con respecto a las características de los hábitats de las *Pristimantis* en el páramo, presentan asociaciones generales con la vegetación y estrato vertical en el cual se han observado, donde las especies se encuentran en diferentes tipos de vegetación dentro del ecosistema, con rangos mínimos y máximos de posición en sus respectivos nichos (Anexo 2).

### 5.3. Información morfológica

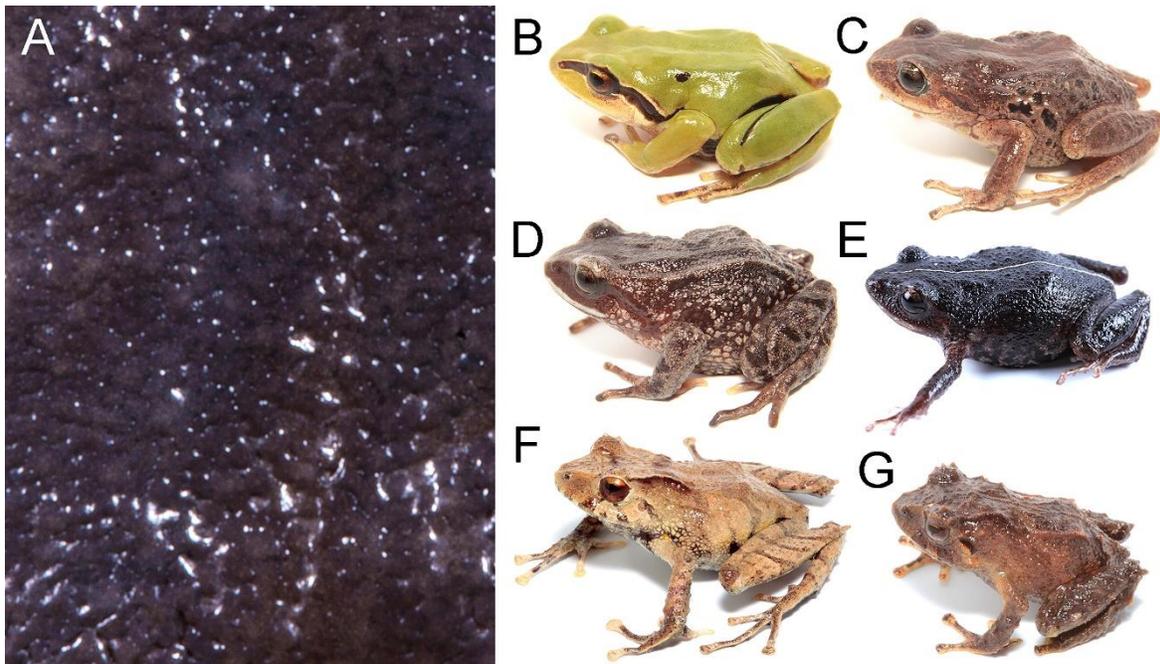
Las *Pristimantis* del páramo presentan una longitud mínima corporal (SVL) de 12,6 mm en machos y 17,6 mm en hembras de *P. xeniolum*, y una máxima de 38,6 mm en machos y 50,3 mm en hembras de *P. andinogigass*. Los valores se encuentran cercanos a los tamaños máximos y mínimos registrados para el género (*P. minimus* = 9,5-13,7 mm ♂, 15,3-18,9 mm ♀; *P. lymani* = 25,7-43,6 mm ♂, 52,9-69,3 mm ♀) (Anexo 2).

Las *Pristimantis* del páramo tienen una textura dermal áspera, la piel presenta un sutil arrugado, poco elevado que en algunas especies está un poco más acentuado. Se utilizó el término “áspera”, como la traducción más apropiada del nombre en inglés “shagreen”. No se observó una diferencia con la textura dermal ventral que, comúnmente se identifica como “areolada” y se identifica por mostrarse como hinchazones compactas, redondeadas de contorno (Figura 3).

Todas las especies comparten estas características generales de textura general de la piel, dorsal y ventral, sin embargo, varían con respecto a las protuberancias dermales. Las protuberancias dermales, son todos los elementos o modificaciones en la superficie de la piel que se distinguen sobre la textura general y comúnmente se localizan en áreas específicas del cuerpo (Figura 3):

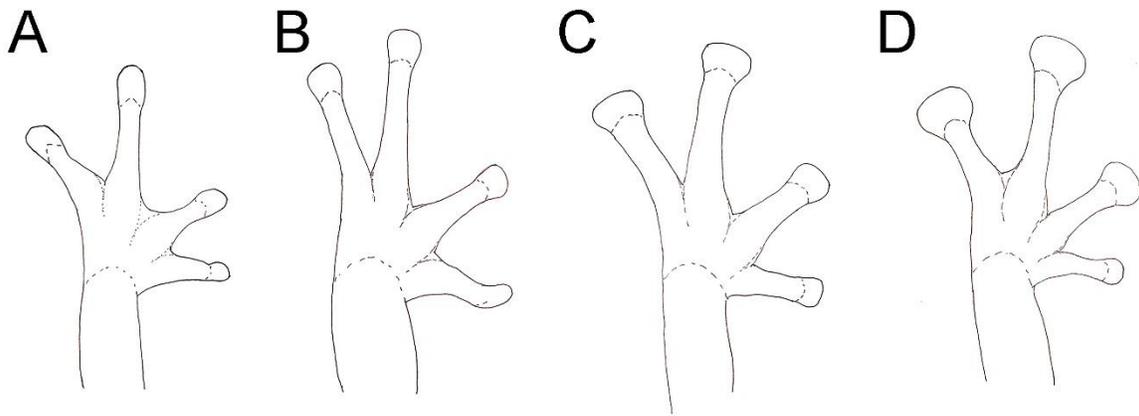
- Abultamientos: protuberancias grandes de contorno redondeado y claramente definidas en la superficie dorsal, más grandes y elevadas que las verrugas, con formas irregulares o circulares.
- Crestas: proyecciones de contorno irregular, formadas por hileras de tubérculos no definidos, distribuidas en la superficie dorsal del cuerpo y cabeza.
- Gránulos: visibles como diminutos tubérculos, con el extremo distal puntiagudo y generalmente, se distribuyen en toda la superficie dorsal.

- Pliegues: en ciertas regiones de la superficie dorsal y dorsolateral del cuerpo existen protuberancias o rebordes de aspecto lineal, difieren en grosor y continuidad.
- Tubérculos: proyecciones individuales más anchas en la base y se agudizan hacia el extremo distal. Los tubérculos pueden diferir en tamaño, forma y distribución.
- Verrugas: protuberancias casi tan anchas distalmente como basalmente, de contorno aplanado o redondeado. las verrugas suelen ser numerosas y se distribuyen principalmente en el dorso y flancos, presentan diferentes tamaños.



**Figura 3.** Morfología dermal de las *Pristimantis* del páramo. Detalle de textura: A) áspera (*P. pycnodermis*). Protuberancias dermales: B) abultamiento supratimpánico (*P. pycnodermis*); C) verrugas (*P. lutzae*); D) verrugas y pliegues dorsolaterales (*P. cryophilus*); E) gránulos (*P. orestes*); F) crestas y gránulos (*P. cryptomelas*); crestas, tubérculos y pliegues dorsolaterales (*P. caeruleonotus*).

Las expansiones digitales, identificadas a partir de sus perfiles en el plano dorsal y clasificadas con base de dos características: i) la presencia/ausencia de almohadillas y discos digitales y, ii) el nivel de expansión de los discos digitales. En las *Pristimantis* del páramo se presentan desde la ausencia de expansiones digitales (p.e. *P. orestes*), hasta la presencia de discos ampliamente expandidos (p.e. *P. erythros*) (Figura 4, Anexo 2).

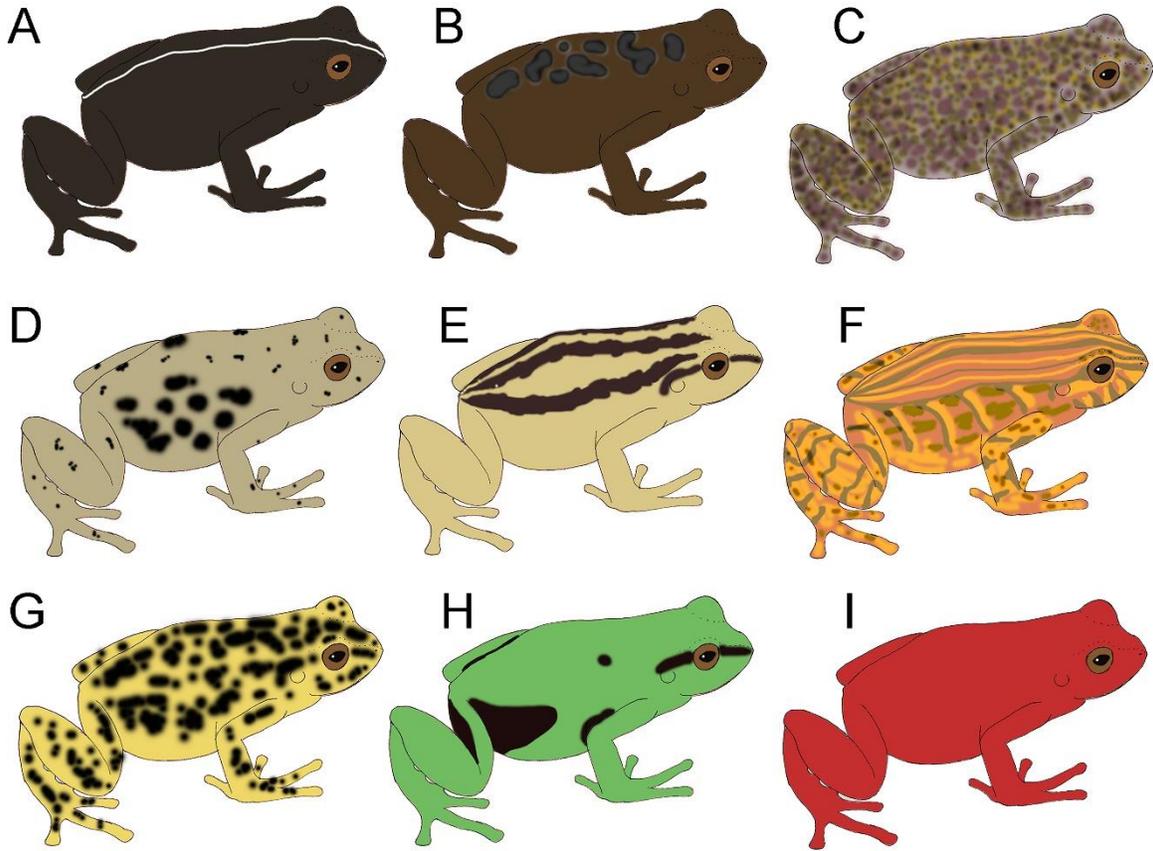


**Figura 4.** Ejemplificación del nivel de expansión en los extremos digitales de las *Pristimantis* del páramo. A) sin discos expandidos (*P. orestes*); B) discos apenas expandidos (*P. cryophilus*); C) discos expandidos (*P. gloria*); D) discos muy expandidos (*P. erythros*).

Los patrones de coloración se clasificaron en (Figura 5):

- Aposemáticos: colores con tonos o, en la combinación con más tonos y diseños, sean de aspecto contrastante con el medio, en gamas de color reconocidos por significar advertencia.
- Crípticos: pueden presentar tres tonos de base (oscuros, opacos, claros), en combinación con tonos (oscuros o claros) y diseños que pueden identificarse como: manchas, barras, líneas, motas, salpicaduras que, en su combinación, se mimetizan con los del medio. Generalmente, se representan por colores que permiten camuflarse con el suelo, troncos, ramas y hojas.

En las *Pristimantis* del páramo se definen como aposemáticos únicamente en las especies *P. erythros* y *P. pycnodermis*; las demás presentan patrones de coloración crípticos (Anexo 2).



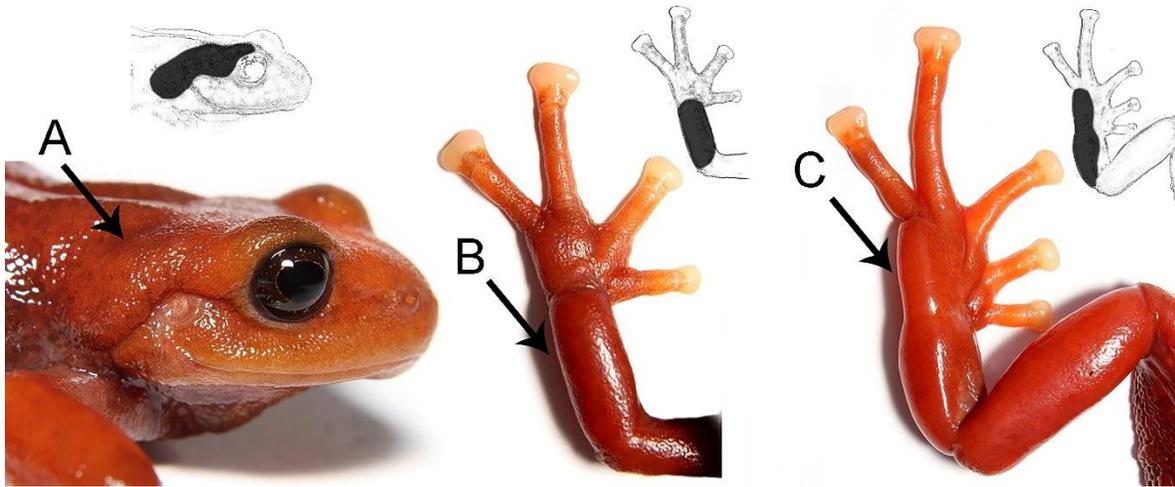
**Figura 5.** Patrones generales de coloración dorsal de las *Pristimantis* del páramo. Tonos de fondo oscuros: A) con una línea media (p.e. *P. orestes*); B) con motas (p.e. *P. philipi*); C) con salpicaduras (p.e. *P. macrummendozai*). Tonos de fondo opaco: D) con manchas esparcidas (p.e. *P. bogotensis*); E) con barras dorsolaterales (p.e. *P. gloria*); F) con líneas longitudinales y/o barras laterales, transversales (p.e. *P. leptolophus*). Tonos claros: G) con manchas fusionadas (p.e. *P. multicolor*); H) con manchas laterales (p.e. *P. pycnodermis*); I) uniforme, contrastante (p.e. *P. erythros*).

## 5.4. Anatomía de las glándulas dermales

### 5.4.1. Reconocimiento externo

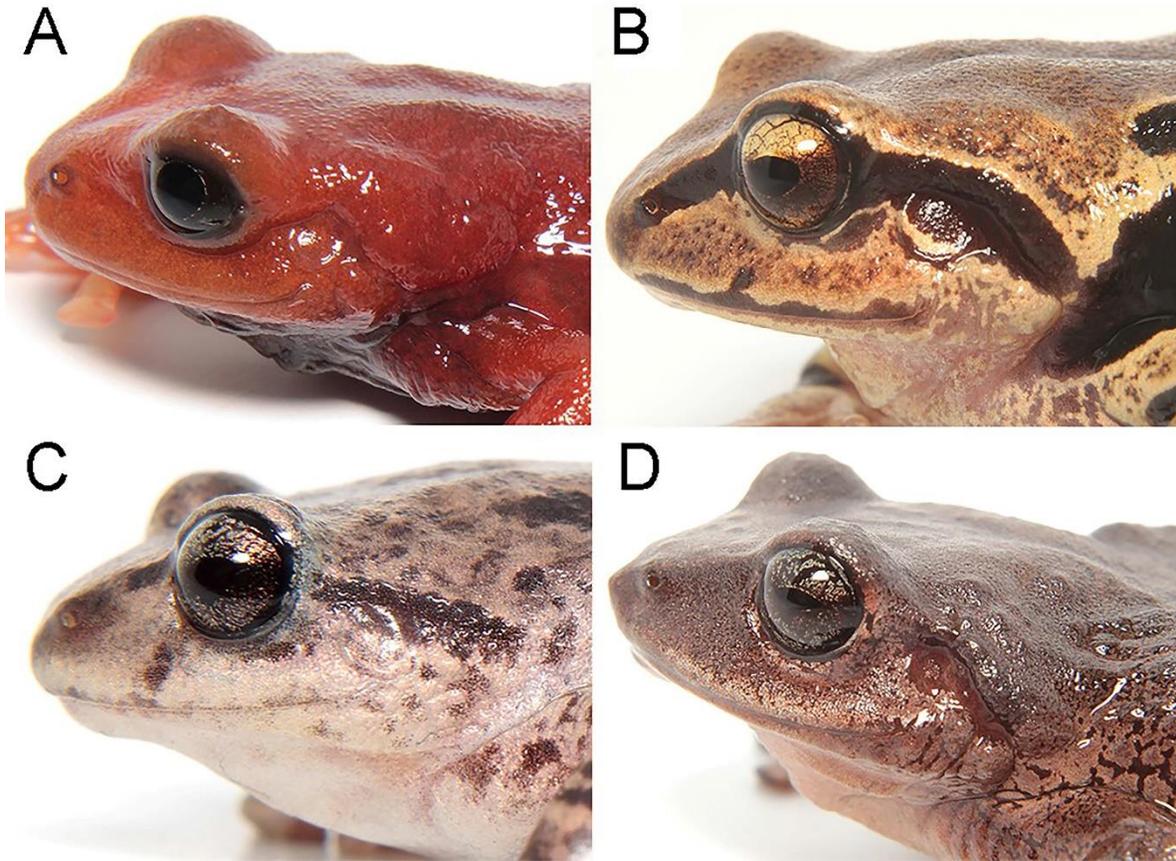
Las macroglándulas se observan como abultamientos engrosados en las regiones postocular-supratimpánica (Figura 6a), radial (Figura 6b), y tibial (Figura 6c). Pueden ser más notorias en la región postocular-supratimpánica donde se muestran como un abultamiento prominente con límites claramente definidos (Figura 7a); un ligero abultamiento, poco definido con márgenes difusos (Figura 7b); sin modificaciones externas evidentes (Figura 7c); y en

algunas especies, se observan abultamientos de aspecto no glandular, denominados pliegues supratimpánicos (Figura 7d).



**Figura 6.** Reconocimiento externo de las macroglándulas dermales en *Pristimantis* del páramo. A) postocular-supratimpánica; B) radial; C) tibial. Las flechas indican su ubicación en el cuerpo y los esquemas superiores, el área que ocupan las macroglándulas (sombreado). Ejemplar de *P. erythros*.

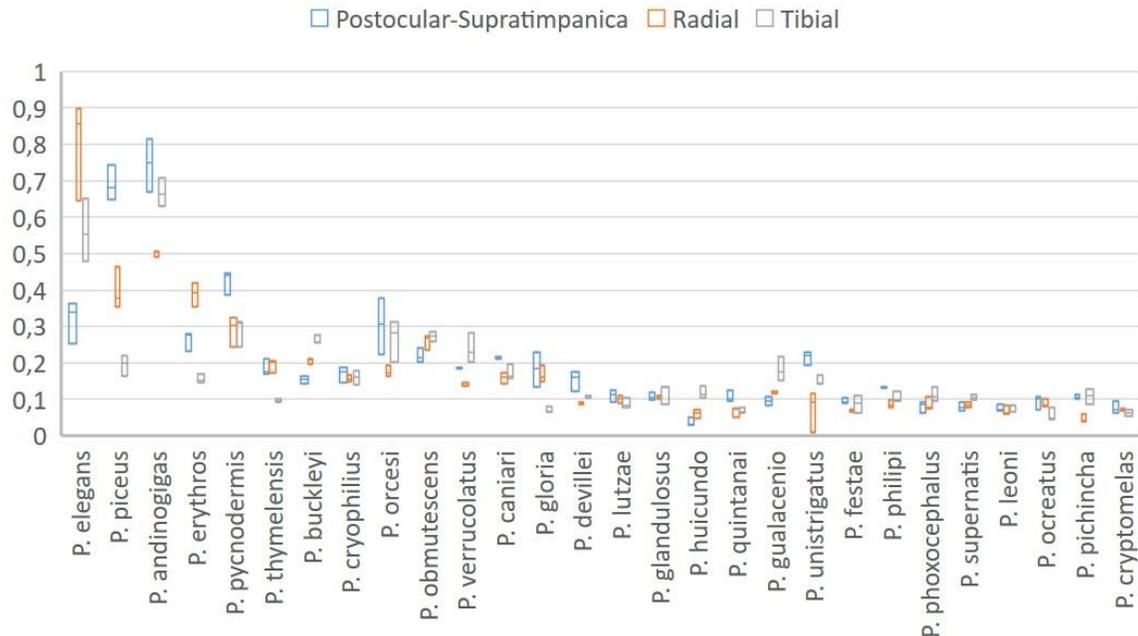
En los cortes transversales de los segmentos de piel con presencia de macroglándulas se observa la piel engrosada con estructuras ovales. En estos mismos segmentos en vista interna y externa, luego de los cortes longitudinales, se evidencia una estructura en forma de panal, conformada por la aglomeración de muchas glándulas. Los otros tipos de glándulas no son diferenciables en la superficie de la piel y sólo se observan bajo microscopio.



**Figura 7.** Reconocimiento de la macroglándula postocular-supratimpánica en las *Pristimantis* del páramo. A) evidente (*P. erythros*); B) difusa (*P. pycnodermis*); C) ausente (*P. unistrigatus*); D) pliegue o reborde supratimpánico (*P. lutzae*).

#### 5.4.2. Histología

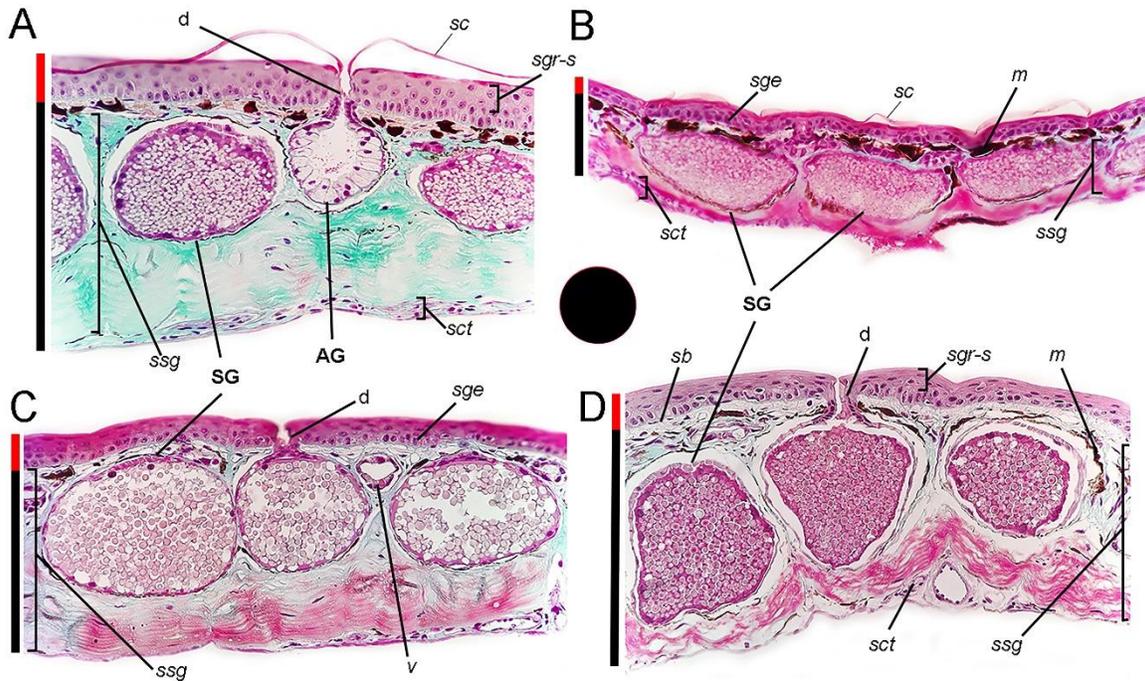
La piel (epidermis y dermis) presenta un espesor total general que va desde 0,07mm (*P. huicundo*) hasta 0,65mm (*P. andinogigas*). Además, la piel muestra diferencias en su espesor con relación a la ubicación corporal (postocular-supratimánica, radial o tibial), evidente en las especies que presentan pieles más gruesas (Figura 8, Tabla 1).



**Figura 8.** Variación del espesor de la piel de las regiones: postocular-supratimpánica, Radial y Tibial en las *Pristimantis* del páramo.

La epidermis está conformada por cinco estratos: i) células escamosas parcialmente cornificadas ubicadas en contacto con la superficie (*stratum corneum*); ii) células cúbicas o poliédricas dispuestas en capas (*stratum granulosum*, *stratum spinosum*); iii) una capa basal de células cúbicas o columnares (*stratum germinativum*); iv) una capa basal, compuesta de una capa celular (*stratum basale*). En su conjunto, la epidermis presenta variación de espesor desde 0,05mm (*P. cryptomelas*, *P. huicundo*, *P. ocreatus*) hasta 0,62mm (*P. andinogigas*) (Figura 9, Tabla 1).

La dermis está compuesta por un *stratum spongiosum* y *stratum compactum*, tejido subcutáneo, fibras musculares intercaladas entre la epidermis y el tejido subcutáneo. El *stratum spongiosum* se encuentra próximo a la superficie externa y es de tejido conectivo laxo. El *stratum compactum* ubicado más profundo en la dermis y compuesto por tejido conectivo denso. Se observa una delgada capa de melanocitos en la frontera con la epidermis o distribuidos como manchas. En su conjunto, la dermis presenta variación de espesor desde 0,01mm (*P. glandulosus*, *P. quintanai*) hasta 0,04mm (*P. andinogigas*, *P. buckleyi*, *P. caniari*, *P. verrucolatus*, *P. thymelensis*) (Figura 9, Tabla 1).



**Figura 9.** Sección transversal de la piel de *Pristimantis* del páramo. A) *Pristimantis* sp, B) *P. huicundo*, C) *P. verrucolatus*, D) *P. obmutescens*. Epidermis (barra roja): *stratum corneum* (*sc*); *s. granulosum-spinosum* (*sgr-s*); *s. germinativum* (*sge*); *s. basale* (*sb*). Dermis (barra negra): *s. spongiosum* (*ssg*); *s. compactum* (*sct*); melanocitos (*m*); vaso (*v*). Glándulas dermales: glándulas acinares (*AG*); glándulas sincitiales (*SG*); ducto (*d*). Tinción histológica: Tricrómica de Masson. Aumento óptico= 40x. Escala: 0,07mm (círculo).

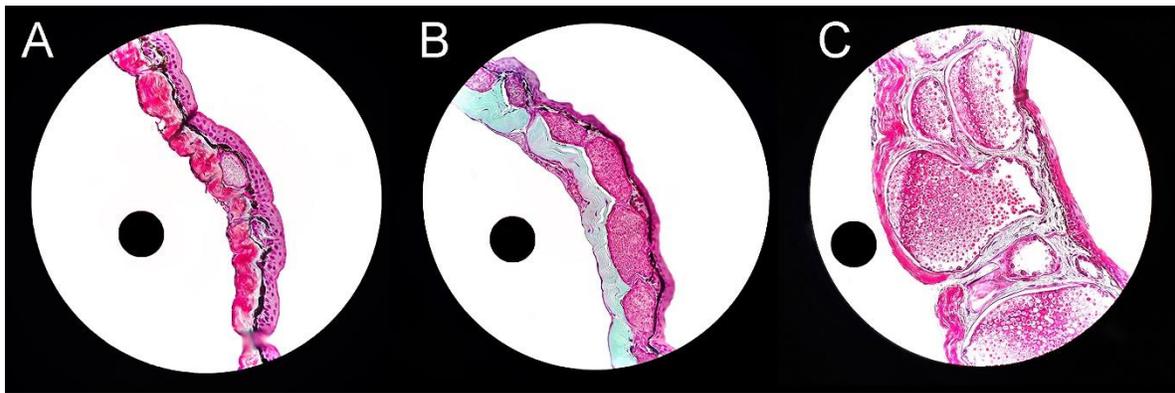
En todas las muestras se observó la existencia de glándulas exocrinas, situadas en el *stratum spongiosum* y cuando son macroglándulas, entre los *stratum spongiosum* y *stratum compactum*. Los adenómeros se disponen inmediatamente debajo de la epidermis, poseen un conducto intraepidérmico, un cuello y una porción secretora rodeada por una vaina contráctil de células mioepiteliales llamado ducto (Figura 9).

Se identificaron dos tipos de glándulas dermales, las glándulas sincitiales (**SG**) y las glándulas acinares (**AG**). Las **SG**, presentan una unidad secretora sincitial, cubierta externamente por una capa de células mioepiteliales. Las **AG**, son apocrinas, el adenómero está compuesto por un epitelio secretor cuboidal, cilíndrico o columnar, con un núcleo basal y una capa mioepitelial externa, usualmente más pequeñas que las **SG** (Figura 9).

**Tabla 1.** Variación del espesor (promedio y desviación estándar en paréntesis) de la piel de *Pristimantis* del páramo.

Especies	Espesor dermal total			Espesor dermal segmentado	
	Postocular-supratimpánica (mm)	Radial (mm)	Tibial (mm)	Epidermis	Dermis
<i>P. andinogigas</i>	0,67–0,82 ( <b>0,74</b> ± 0,07)	0,49–0,51 ( <b>0,50</b> ± 0,01)	0,63–0,71 ( <b>0,67</b> ± 0,04)	0,03–0,04 ( <b>0,04</b> ± 0,00)	0,50–0,69 ( <b>0,62</b> ± 0,10)
<i>P. buckleyi</i>	0,14–0,16 ( <b>0,15</b> ± 0,01)	0,20–0,21 ( <b>0,21</b> ± 0,01)	0,25–0,28 ( <b>0,26</b> ± 0,01)	0,03–0,05 ( <b>0,04</b> ± 0,01)	0,12–0,21 ( <b>0,16</b> ± 0,05)
<i>P. caniari</i>	0,21–0,22 ( <b>0,21</b> ± 0,00)	0,14–0,17 ( <b>0,16</b> ± 0,01)	0,16–0,20 ( <b>0,17</b> ± 0,02)	0,03–0,04 ( <b>0,04</b> ± 0,01)	0,13–0,18 ( <b>0,15</b> ± 0,03)
<i>P. cryophilus</i>	0,15–0,19 ( <b>0,17</b> ± 0,02)	0,15–0,17 ( <b>0,16</b> ± 0,01)	0,14–0,18 ( <b>0,16</b> ± 0,02)	0,02–0,04 ( <b>0,03</b> ± 0,01)	0,12–0,14 ( <b>0,13</b> ± 0,01)
<i>P. cryptomelas</i>	0,06–0,10 ( <b>0,08</b> ± 0,02)	0,07–0,08 ( <b>0,07</b> ± 0,00)	0,05–0,07 ( <b>0,06</b> ± 0,01)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,03–0,08 ( <b>0,05</b> ± 0,02)
<i>P. devillei</i>	0,12–0,18 ( <b>0,15</b> ± 0,03)	0,09–0,09 ( <b>0,09</b> ± 0,00)	0,10–0,11 ( <b>0,11</b> ± 0,00)	0,02–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,06–0,15 ( <b>0,10</b> ± 0,04)
<i>P. elegans</i>	0,25–0,36 ( <b>0,32</b> ± 0,06)	0,65–0,90 ( <b>0,80</b> ± 0,13)	0,48–0,65 ( <b>0,56</b> ± 0,09)	0,02–0,03 ( <b>0,03</b> ± 0,01)	0,34–0,80 ( <b>0,58</b> ± 0,23)
<i>P. erythros</i>	0,23–0,28 ( <b>0,26</b> ± 0,03)	0,35–0,42 ( <b>0,39</b> ± 0,03)	0,14–0,17 ( <b>0,16</b> ± 0,01)	0,01–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,14–0,36 ( <b>0,25</b> ± 0,11)
<i>P. festae</i>	0,09–0,10 ( <b>0,09</b> ± 0,01)	0,06–0,07 ( <b>0,07</b> ± 0,00)	0,06–0,11 ( <b>0,09</b> ± 0,02)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,04–0,09 ( <b>0,07</b> ± 0,03)
<i>P. glandulosus</i>	0,10–0,12 ( <b>0,11</b> ± 0,01)	0,10–0,11 ( <b>0,11</b> ± 0,00)	0,09–0,14 ( <b>0,12</b> ± 0,03)	0,01–0,02 ( <b>0,01</b> ± 0,00)	0,09–0,11 ( <b>0,10</b> ± 0,01)
<i>P. gloria</i>	0,13–0,23 ( <b>0,18</b> ± 0,05)	0,15–0,19 ( <b>0,17</b> ± 0,02)	0,06–0,08 ( <b>0,07</b> ± 0,01)	0,02–0,03 ( <b>0,03</b> ± 0,01)	0,05–0,17 ( <b>0,11</b> ± 0,06)
<i>P. gualacenio</i>	0,08–0,11 ( <b>0,10</b> ± 0,01)	0,12–0,12 ( <b>0,12</b> ± 0,00)	0,15–0,22 ( <b>0,18</b> ± 0,03)	0,02–0,03 ( <b>0,03</b> ± 0,01)	0,07–0,15 ( <b>0,10</b> ± 0,05)
<i>P. huicundo</i>	0,03–0,05 ( <b>0,04</b> ± 0,01)	0,05–0,07 ( <b>0,06</b> ± 0,01)	0,10–0,14 ( <b>0,12</b> ± 0,02)	0,01–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,03–0,09 ( <b>0,05</b> ± 0,03)
<i>P. leoni</i>	0,07–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,01)	0,06–0,08 ( <b>0,07</b> ± 0,01)	0,07–0,08 ( <b>0,08</b> ± 0,01)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,06–0,07 ( <b>0,06</b> ± 0,00)
<i>P. lutzae</i>	0,09–0,12 ( <b>0,11</b> ± 0,02)	0,09–0,11 ( <b>0,10</b> ± 0,01)	0,08–0,10 ( <b>0,09</b> ± 0,01)	0,01–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,06–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,02)
<i>P. obmutescens</i>	0,20–0,24 ( <b>0,22</b> ± 0,02)	0,24–0,27 ( <b>0,26</b> ± 0,02)	0,26–0,29 ( <b>0,27</b> ± 0,01)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,21–0,25 ( <b>0,24</b> ± 0,02)
<i>P. ocreatus</i>	0,07–0,11 ( <b>0,09</b> ± 0,02)	0,08–0,10 ( <b>0,09</b> ± 0,01)	0,04–0,08 ( <b>0,06</b> ± 0,02)	0,02–0,03 ( <b>0,03</b> ± 0,01)	0,04–0,06 ( <b>0,05</b> ± 0,02)
<i>P. orcesi</i>	0,22–0,38 ( <b>0,30</b> ± 0,08)	0,16–0,19 ( <b>0,18</b> ± 0,02)	0,20–0,31 ( <b>0,27</b> ± 0,06)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,15–0,31 ( <b>0,24</b> ± 0,08)
<i>P. philipi</i>	0,13–0,13 ( <b>0,13</b> ± 0,00)	0,08–0,10 ( <b>0,09</b> ± 0,01)	0,10–0,12 ( <b>0,11</b> ± 0,01)	0,02–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,06–0,12 ( <b>0,09</b> ± 0,03)
<i>P. phoxocephalus</i>	0,06–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,01)	0,07–0,11 ( <b>0,09</b> ± 0,02)	0,11–0,16 ( <b>0,13</b> ± 0,02)	0,01–0,04 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,06–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,01)
<i>P. piceus</i>	0,65–0,74 ( <b>0,69</b> ± 0,05)	0,35–0,46 ( <b>0,40</b> ± 0,06)	0,16–0,22 ( <b>0,20</b> ± 0,03)	0,02–0,03 ( <b>0,02</b> ± 0,01)	0,16–0,66 ( <b>0,42</b> ± 0,25)
<i>P. pichincha</i>	0,10–0,11 ( <b>0,11</b> ± 0,01)	0,04–0,06 ( <b>0,05</b> ± 0,01)	0,09–0,13 ( <b>0,11</b> ± 0,02)	0,01–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,04–0,10 ( <b>0,08</b> ± 0,03)
<i>P. pycnodermis</i>	0,39–0,44 ( <b>0,42</b> ± 0,03)	0,24–0,33 ( <b>0,29</b> ± 0,04)	0,24–0,31 ( <b>0,29</b> ± 0,04)	0,02–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,26–0,43 ( <b>0,32</b> ± 0,09)
<i>P. quintanai</i>	0,09–0,13 ( <b>0,11</b> ± 0,02)	0,05–0,07 ( <b>0,07</b> ± 0,01)	0,06–0,08 ( <b>0,07</b> ± 0,01)	0,01–0,01 ( <b>0,01</b> ± 0,00)	0,05–0,10 ( <b>0,07</b> ± 0,03)
<i>P. supernatis</i>	0,07–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,01)	0,08–0,09 ( <b>0,08</b> ± 0,01)	0,10–0,11 ( <b>0,11</b> ± 0,01)	0,01–0,02 ( <b>0,02</b> ± 0,00)	0,06–0,08 ( <b>0,07</b> ± 0,01)
<i>P. thymelensis</i>	0,17–0,21 ( <b>0,19</b> ± 0,02)	0,17–0,21 ( <b>0,19</b> ± 0,02)	0,09–0,10 ( <b>0,10</b> ± 0,00)	0,04–0,04 ( <b>0,04</b> ± 0,00)	0,05–0,17 ( <b>0,13</b> ± 0,07)
<i>P. unistrigatus</i>	0,19–0,23 ( <b>0,21</b> ± 0,02)	0,01–0,12 ( <b>0,07</b> ± 0,06)	0,14–0,17 ( <b>0,15</b> ± 0,01)	0,02–0,03 ( <b>0,03</b> ± 0,00)	0,07–0,20 ( <b>0,13</b> ± 0,06)
<i>P. verrucolatus</i>	0,18–0,19 ( <b>0,19</b> ± 0,00)	0,14–0,15 ( <b>0,14</b> ± 0,01)	0,20–0,28 ( <b>0,24</b> ± 0,04)	0,03–0,05 ( <b>0,04</b> ± 0,01)	0,08–0,16 ( <b>0,14</b> ± 0,05)

Las **SG** presentan variaciones en las dimensiones de sus adenómeros. Las más pequeñas se observaron en *P. cryptomelas* que, tienen en promedio 0,02mm de largo y 0,04mm de ancho (área promedio=0,01mm<sup>2</sup>), las más grandes se observaron en *P. elegans* que, en promedio tienen 0,44mm de largo y 0,22mm de ancho (área promedio=0,97mm<sup>2</sup>). Las **AG** presentan, en promedio variaciones menos extremas y están de 0,02–0,06mm de largo y 0,03–0,08mm de ancho (área promedio=0,01–0,05mm<sup>2</sup>). Las más pequeñas se observaron en *P. cryptomelas*, *P. leoni*, *P. ocreatus*, *P. philipi*, *P. pichincha* y *P. quintanai*, entre 0,02–0,03mm de largo y 0,03–0,06mm de ancho. Las más grandes se observaron en *P. andinogigas* que, en promedio tienen 0,06mm de largo y 0,08mm de ancho (Figura 10, Tabla 2).

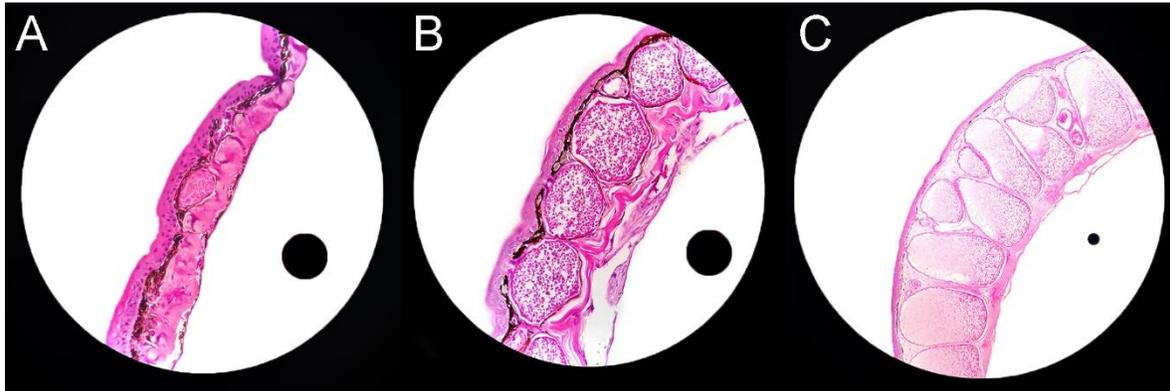


**Figura 10.** Sección transversal de la piel de *Pristimantis* del páramo. Variaciones del tamaño de glándulas sincitiales en: A) *P. ocreatus*, B) *P. lutzae*, C) *P. erythros*. Tinción histológica: Tricrómica de Masson. Aumento óptico= 40x. Escala: 0,07mm (círculo).

Las **SG** varían en forma, pueden ser poligonales, redondeadas y ovaladas; y se distribuyen de forma continua o discontinua (con respecto al contorno de la piel), o aglomerarse (acumuladas en diferentes dimensiones ocupando toda el área). Las **AG** no presentan variaciones en su forma, pero su distribución es continua si no se encuentra alternada con las **SG** (Figura 11).

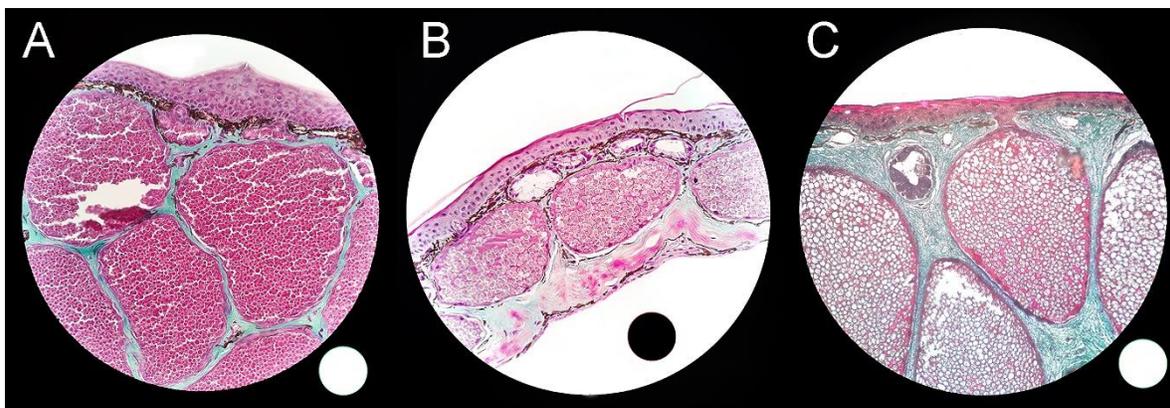
En todas las especies se reconocieron tres tipos morfológicos en las **SG**, y se clasificaron teniendo en cuenta el tamaño (dimensiones de los adenómeros), la forma (ovalada, poligonal, redondeada), y la distribución (aglomeradas, continuas, discontinuas) en: **SSG** glándulas sincitiales pequeñas (área promedio=0,01–0,07mm<sup>2</sup>) de forma ovalada y distribución

discontinua; **OSG** glándulas sincitiales ordinarias (área promedio=0,08–0,25mm<sup>2</sup>) de forma redondeada y distribución continua y; **LSG** glándulas sincitiales grandes (área promedio=0,37–0,97mm<sup>2</sup>) de forma poligonal y distribución aglomerada (Figura 11, Tabla 2).



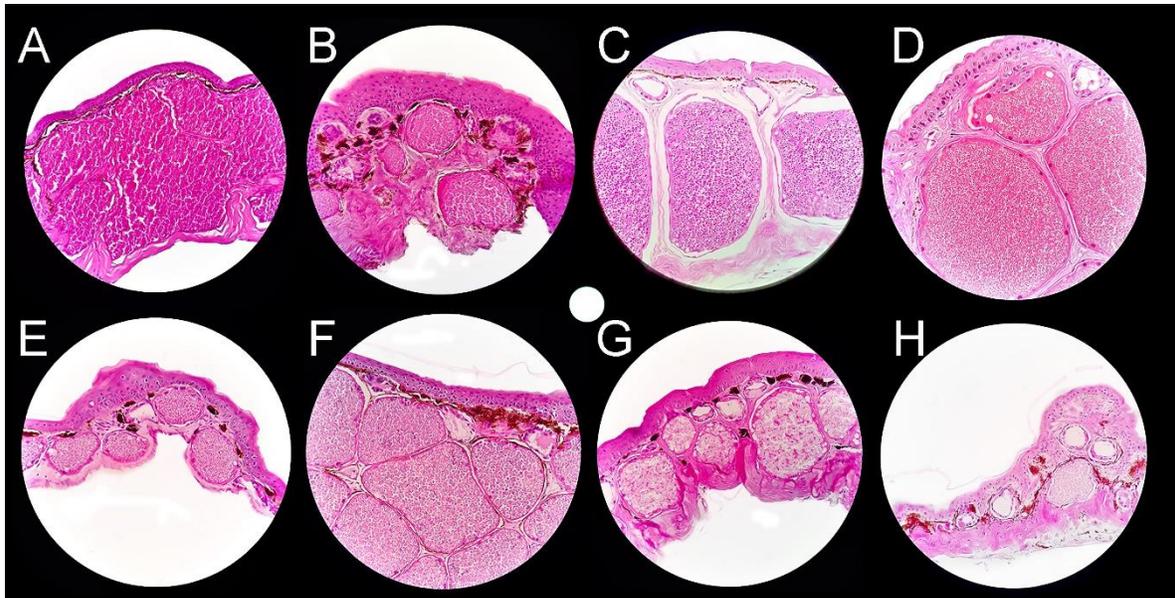
**Figura 11.** Sección transversal de la piel de *Pristimantis* del páramo. Variaciones de forma y distribución de glándulas sincitiales en: A) *P. ocreatus* (ovaladas y discontinuas); B) *P. gloria* (redondeadas y continuas); C) *P. andinogigas* (poligonales, aglomeradas). Tinción histológica: Hematoxilina y Eosina. Aumento óptico= 40x (A, B); 10x (C). Escala: 0,07mm (círculo).

El contenido de las **SG** presenta tres morfologías: **i)** granular, con contenidos esféricos agrupados, de aspecto compacto y de diferentes tamaños; **ii)** coloidal, con contenidos globulares, agrupados con tamaños uniformes; y **iii)** en forma de red, los contenidos no se pueden diferenciar individualmente y su agrupación simula una configuración semejante a una red (Figura 12).

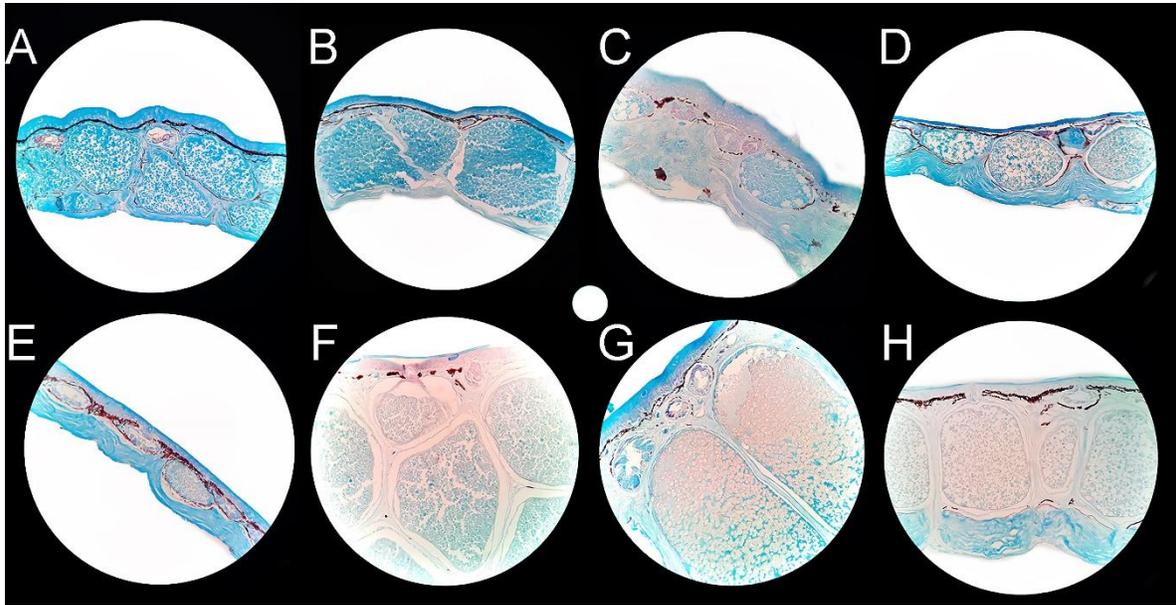


**Figura 12.** Morfología de los productos de secreción de las glándulas sincitiales en las *Pristimantis* del páramo: A) granular (*P. pycnodermis*); B) coloidal (*P. thymelensis*); C) en red (*P. andinogigas*). Tinción histológica: Tricrómica de Masson. Aumento óptico= 40x. Escala: 0,07mm (círculo).

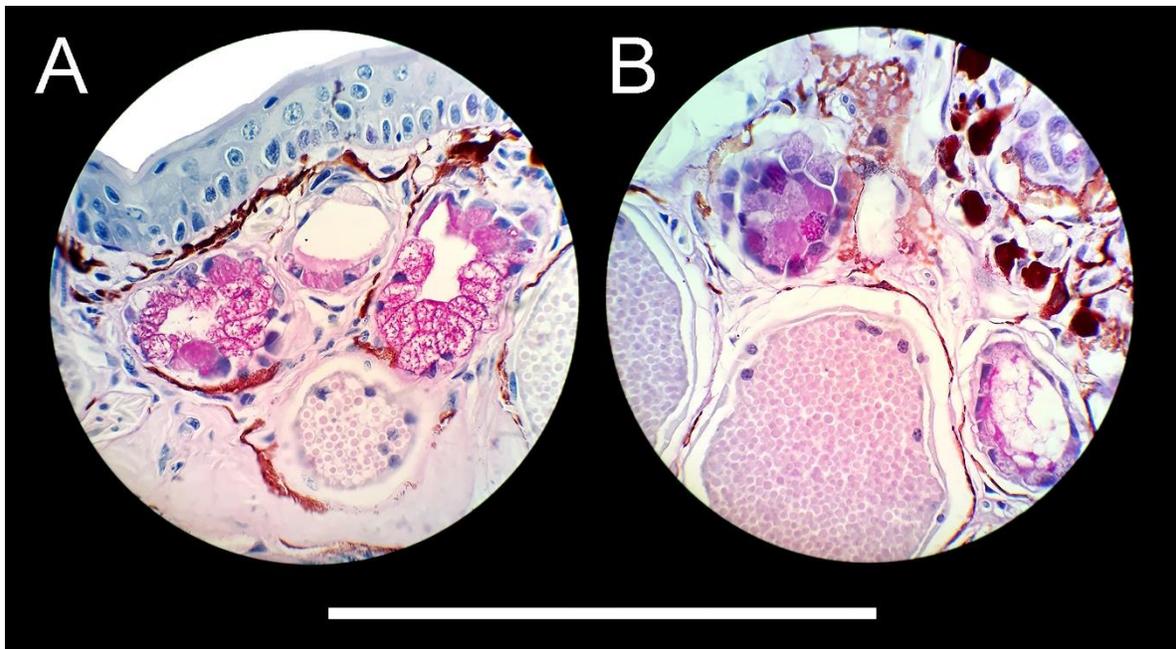
Las glándulas muestran diferencias en la intensidad de las reacciones histoquímicas de sus productos de secreción. Las **SG** ante la tinción de **HE**, pueden ser de naturaleza acidófilas o basófilas (**Figura 13**), en reacción a la tinción **AC**, mostraron intensidades que definieron a los productos de secreción desde negativos a altamente positivos (**Figura 14**). El contenido de las **AG**, es de apariencia espumosa y reaccionan positivamente ante la tinción de PAS (**Figura 15**).



**Figura 13.** Intensidad de reacciones histoquímicas en los productos de secreción de las glándulas sincitiales de las *Pristimantis* del páramo, para identificación de naturaleza ácida o básica: A-C) altamente positivas (*P. pycnodermis*, *P. ocreatus*, *P. elegans*); D-F) positivas (*P. supernatis*, *P. huicundo*, *P. buckleyi*); G, H) negativas (*P. verrucolatus*, *P. leoni*). Tinción histológica: Hematoxilina-Eosina. Aumento óptico= 40x. Escala: 0,07mm (círculo).



**Figura 14.** Intensidad de reacciones histoquímicas en los productos de secreción de las glándulas sincitiales de las *Pristimantis* de páramo para identificación de proteínas: A-C) altamente positivas (*P. orcesi*, *P. pycnodermis*, *P. supernatis*); D-F) positivas (*P. glandulosus*, *P. festae*, *P. elegans*); G-H) negativas (*P. andinogigas*, *P. piceus*). Tinción histológica: Azul de Comassie. Aumento óptico= 40x. Escala: 0,07mm (círculo).



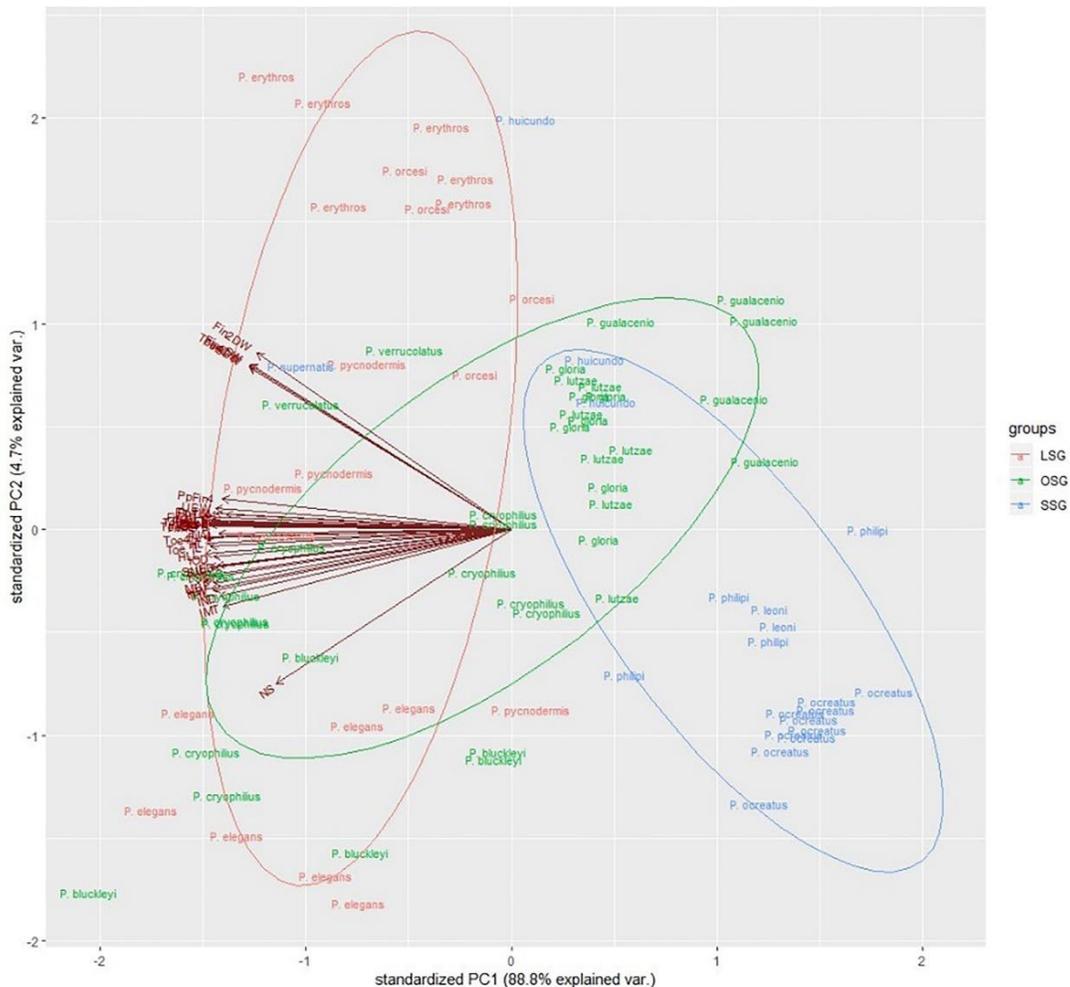
**Figura 15.** Morfología de las glándulas acinares de *Pristimantis caniari*: A) estructura del adenómero en corte transversal; B) secreción espumosa en la luz de la glándula en corte longitudinal. Tinción histológica: Periodic Acid-Schiff (PAS). Aumento óptico=100x. Escala: 0,07mm (barra inferior).

**Tabla 2.** Variación morfométrica (promedio y desviación estándar en paréntesis) de las glándulas sincitiales (SG) y acinares (AG) de la piel de *Pristimantis* del páramo.

Especies	Glándulas sincitiales			Glándulas acinares		
	SG-Largo (mm)	SG-Ancho (mm)	SG-Área (mm <sup>2</sup> )	AG-Largo (mm)	AG-Ancho (mm)	AG-Área (mm <sup>2</sup> )
<i>P. andinogigas</i>	0,26–0,38 <b>(0,33 ± 0,05)</b>	0,14–0,25 <b>(0,20 ± 0,04)</b>	0,367–0,858 <b>(0,657 ± 0,17)</b>	0,04–0,09 <b>(0,06 ± 0,02)</b>	0,05–0,12 <b>(0,08 ± 0,03)</b>	0,021–0,080 <b>(0,048 ± 0,02)</b>
<i>P. buckleyi</i>	0,16–0,22 <b>(0,18 ± 0,03)</b>	0,08–0,14 <b>(0,13 ± 0,02)</b>	0,129–0,293 <b>(0,232 ± 0,06)</b>	0,03–0,04 <b>(0,04 ± 0,00)</b>	0,05–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,017–0,026 <b>(0,021 ± 0,00)</b>
<i>P. caniari</i>	0,07–0,11 <b>(0,10 ± 0,01)</b>	0,11–0,16 <b>(0,14 ± 0,02)</b>	0,089–0,174 <b>(0,140 ± 0,04)</b>	0,02–0,08 <b>(0,04 ± 0,02)</b>	0,05–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,012–0,066 <b>(0,030 ± 0,02)</b>
<i>P. cryophilus</i>	0,08–0,17 <b>(0,13 ± 0,04)</b>	0,07–0,14 <b>(0,13 ± 0,03)</b>	0,058–0,237 <b>(0,167 ± 0,07)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,04–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,009–0,030 <b>(0,017 ± 0,01)</b>
<i>P. cryptomelas</i>	0,01–0,03 <b>(0,02 ± 0,00)</b>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,004–0,012 <b>(0,009 ± 0,0)</b>	0,02–0,03 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,04–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,009–0,019 <b>(0,013 ± 0,00)</b>
<i>P. devillei</i>	0,05–0,13 <b>(0,07 ± 0,03)</b>	0,08–0,15 <b>(0,11 ± 0,03)</b>	0,042–0,110 <b>(0,081 ± 0,03)</b>	0,03–0,05 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,03–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,011–0,022 <b>(0,016 ± 0,00)</b>
<i>P. elegans</i>	0,38–0,51 <b>(0,44 ± 0,05)</b>	0,19–0,26 <b>(0,22 ± 0,02)</b>	0,777–1,184 <b>(0,971 ± 0,17)</b>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,05–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,016–0,046 <b>(0,027 ± 0,01)</b>
<i>P. erythros</i>	0,22–0,27 <b>(0,25 ± 0,02)</b>	0,17–0,23 <b>(0,18 ± 0,02)</b>	0,390–0,513 <b>(0,451 ± 0,05)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,04–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,009–0,023 <b>(0,016 ± 0,00)</b>
<i>P. festae</i>	0,03–0,07 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,08–0,13 <b>(0,10 ± 0,02)</b>	0,027–0,093 <b>(0,055 ± 0,02)</b>	0,03–0,04 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,05–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,012–0,024 <b>(0,020 ± 0,00)</b>
<i>P. glandulosus</i>	0,05–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,08–0,14 <b>(0,12 ± 0,03)</b>	0,037–0,105 <b>(0,076 ± 0,03)</b>	0,02–0,03 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,05–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,013–0,021 <b>(0,017 ± 0,00)</b>
<i>P. gloria</i>	0,09–0,14 <b>(0,10 ± 0,02)</b>	0,09–0,14 <b>(0,12 ± 0,02)</b>	0,081–0,159 <b>(0,120 ± 0,03)</b>	0,02–0,03 <b>(0,02 ± 0,01)</b>	0,04–0,12 <b>(0,07 ± 0,03)</b>	0,010–0,039 <b>(0,017 ± 0,01)</b>
<i>P. gualacenio</i>	0,05–0,09 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,06–0,13 <b>(0,09 ± 0,02)</b>	0,033–0,112 <b>(0,057 ± 0,03)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,03–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,008–0,026 <b>(0,016 ± 0,01)</b>
<i>P. huicundo</i>	0,06–0,09 <b>(0,08 ± 0,01)</b>	0,08–0,11 <b>(0,10 ± 0,01)</b>	0,056–0,095 <b>(0,074 ± 0,02)</b>	0,01–0,04 <b>(0,02 ± 0,01)</b>	0,04–0,09 <b>(0,06 ± 0,02)</b>	0,006–0,039 <b>(0,015 ± 0,01)</b>
<i>P. leoni</i>	0,03–0,07 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,05–0,10 <b>(0,07 ± 0,02)</b>	0,016–0,055 <b>(0,037 ± 0,01)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,007–0,011 <b>(0,009 ± 0,00)</b>
<i>P. lutzae</i>	0,05–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,07–0,16 <b>(0,13 ± 0,03)</b>	0,039–0,117 <b>(0,077 ± 0,03)</b>	0,02–0,03 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,04–0,08 <b>(0,06 ± 0,02)</b>	0,008–0,025 <b>(0,016 ± 0,01)</b>
<i>P. obmutescens</i>	0,09–0,14 <b>(0,12 ± 0,02)</b>	0,11–0,16 <b>(0,13 ± 0,02)</b>	0,135–0,184 <b>(0,158 ± 0,02)</b>	0,02–0,06 <b>(0,04 ± 0,02)</b>	0,04–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,013–0,051 <b>(0,023 ± 0,01)</b>
<i>P. ocreatus</i>	0,04–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,06–0,10 <b>(0,08 ± 0,02)</b>	0,023–0,059 <b>(0,036 ± 0,01)</b>	0,02–0,03 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,03–0,05 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,007–0,016 <b>(0,011 ± 0,00)</b>
<i>P. orcesi</i>	0,10–0,14 <b>(0,12 ± 0,02)</b>	0,12–0,17 <b>(0,14 ± 0,02)</b>	0,125–0,212 <b>(0,166 ± 0,04)</b>	0,04–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,04–0,10 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,017–0,037 <b>(0,026 ± 0,01)</b>
<i>P. philipi</i>	0,04–0,05 <b>(0,05 ± 0,00)</b>	0,08–0,14 <b>(0,11 ± 0,02)</b>	0,036–0,060 <b>(0,047 ± 0,01)</b>	0,02–0,03 <b>(0,02 ± 0,01)</b>	0,02–0,07 <b>(0,05 ± 0,02)</b>	0,004–0,019 <b>(0,013 ± 0,01)</b>
<i>P. phoxocephalus</i>	0,04–0,05 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,04–0,12 <b>(0,09 ± 0,03)</b>	0,017–0,061 <b>(0,042 ± 0,02)</b>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,03–0,07 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,009–0,039 <b>(0,020 ± 0,01)</b>
<i>P. piceus</i>	0,35–0,58 <b>(0,49 ± 0,08)</b>	0,15–0,24 <b>(0,19 ± 0,03)</b>	0,540–1,430 <b>(0,942 ± 0,31)</b>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,07–0,12 <b>(0,08 ± 0,02)</b>	0,023–0,066 <b>(0,037 ± 0,02)</b>
<i>P. pichincha</i>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,06–0,12 <b>(0,09 ± 0,02)</b>	0,023–0,068 <b>(0,036 ± 0,02)</b>	0,01–0,03 <b>(0,02 ± 0,01)</b>	0,05–0,08 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,007–0,021 <b>(0,014 ± 0,01)</b>
<i>P. pycnodermis</i>	0,15–0,22 <b>(0,19 ± 0,03)</b>	0,18–0,21 <b>(0,20 ± 0,01)</b>	0,298–0,448 <b>(0,370 ± 0,07)</b>	0,03–0,06 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,06–0,10 <b>(0,08 ± 0,02)</b>	0,021–0,064 <b>(0,033 ± 0,02)</b>
<i>P. quintana</i>	0,04–0,08 <b>(0,07 ± 0,01)</b>	0,06–0,13 <b>(0,10 ± 0,03)</b>	0,038–0,106 <b>(0,073 ± 0,03)</b>	0,02–0,03 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,03–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,004–0,018 <b>(0,013 ± 0,00)</b>
<i>P. supernatis</i>	0,03–0,05 <b>(0,04 ± 0,01)</b>	0,08–0,11 <b>(0,09 ± 0,01)</b>	0,021–0,057 <b>(0,040 ± 0,01)</b>	0,02–0,04 <b>(0,03 ± 0,01)</b>	0,03–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,008–0,025 <b>(0,016 ± 0,01)</b>
<i>P. thymelensis</i>	0,10–0,13 <b>(0,12 ± 0,01)</b>	0,17–0,23 <b>(0,21 ± 0,02)</b>	0,177–0,291 <b>(0,244 ± 0,04)</b>	0,04–0,06 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,07–0,09 <b>(0,08 ± 0,01)</b>	0,033–0,044 <b>(0,036 ± 0,00)</b>
<i>P. unistrigatus</i>	0,04–0,09 <b>(0,06 ± 0,02)</b>	0,07–0,12 <b>(0,10 ± 0,03)</b>	0,029–0,106 <b>(0,056 ± 0,03)</b>	0,05–0,07 <b>(0,05 ± 0,01)</b>	0,06–0,07 <b>(0,06 ± 0,01)</b>	0,026–0,042 <b>(0,034 ± 0,01)</b>
<i>P. verrucolatus</i>	0,08–0,13 <b>(0,11 ± 0,02)</b>	0,12–0,16 <b>(0,14 ± 0,02)</b>	0,092–0,204 <b>(0,147 ± 0,04)</b>	0,03–0,04 <b>(0,03 ± 0,00)</b>	0,05–0,06 <b>(0,06 ± 0,00)</b>	0,014–0,022 <b>(0,018 ± 0,00)</b>

## 5.5. Selección e identificación de rasgos funcionales

A partir del análisis PCA, se identificó que existe una diferenciación entre las *Pristimantis* del páramo. El componente I está afectado por las variables de largo y ancho del cuerpo, extremidades y dígitos: **SVL, SUL, HW, HL, EN, SL, NS, IND, IOD, MBE, MN, UEW, ED, UAL, LAL, FLL, HAL, Fin2L, Fin 3L, Fin4L, Fin4W, PpFin4, HLL, THL, TL, TSL, FL, Toe1L, Toe3L, Toe4L, IMT, PpToe4, Toe5L** (tamaño corporal); el componente II está afectado por las variables de ancho de discos digitales: **Fin2DW, Fin3DW, Fin4DW, Toe4DW** (expansión de discos digitales). La varianza acumulada de ambos componentes es del 94% (PCI = 59%; PCII = 35%) respectivamente (Figura 16).



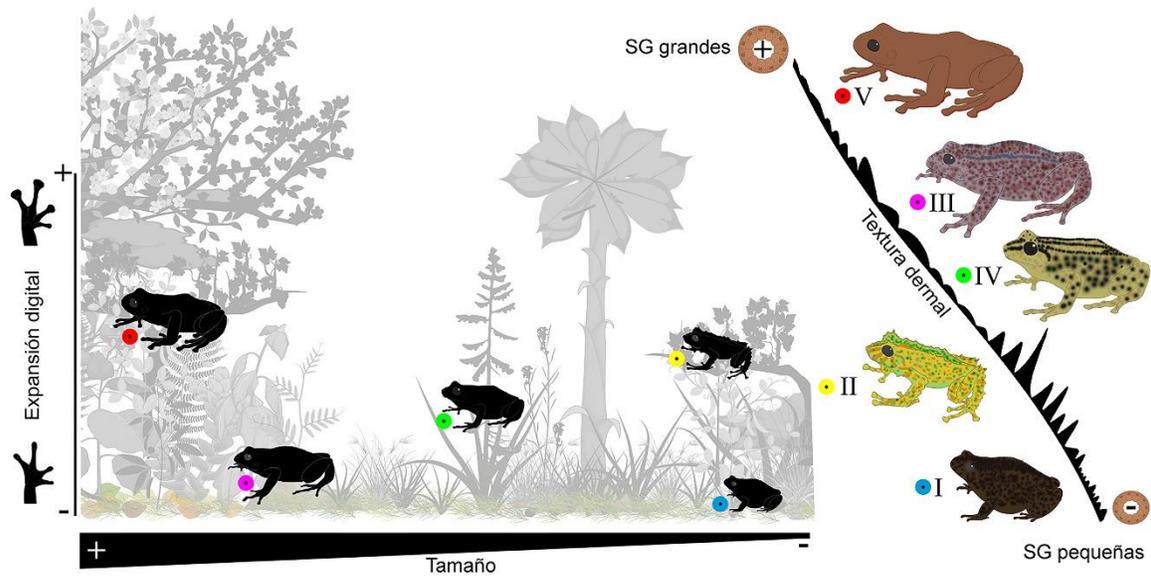
**Figura 15.** Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables morfométricas con la clasificación de las glándulas sincitiales en las *Pristimantis* del páramo. Los grupos: SSG (pequeñas), OSG (ordinarias), LSG (grandes).

El reconocimiento de la textura general de la piel permitió identificar con base en el número de acumulado de protuberancias dermales la complejidad de la textura dermal y se identifican: **uniforme** (sin protuberancias); **irregular** (un tipo de protuberancia o una segunda poco definida); **intrincada** (combinación de dos o más protuberancias evidentes). A partir del análisis histológico, se identificaron las glándulas: **SSG** (glándulas sincitiales pequeñas); **OSG** (glándulas sincitiales ordinarias); **LSG** (glándulas sincitiales grandes).

## 5.6. Grupos funcionales (Figura 16)

1. **Grupo I:** ranas pequeñas, con discos digitales poco expandidos y textura dermal intrincada y glándulas sincitiales pequeñas, coloración generalmente oscura con manchas.
2. **Grupo II:** ranas pequeñas y medianas, con discos digitales muy expandidos y textura dermal intrincada y glándulas sincitiales pequeñas, coloración generalmente clara con barras o manchas.
3. **Grupo III:** ranas medianas y grandes, con discos digitales poco expandidos y textura dermal irregular y glándulas sincitiales pequeñas, ordinarias o grandes, coloración generalmente oscura con salpicadura o manchas.
4. **Grupo IV:** ranas medianas y grandes, con discos digitales expandidos y textura dermal irregular o uniforme y glándulas sincitiales pequeñas, ordinarias o grandes, coloración generalmente clara con barras, manchas y salpicaduras.
5. **Grupo V:** ranas medianas y grandes, con discos digitales muy expandidos y textura dermal irregular o uniforme y glándulas sincitiales ordinarias o grandes, coloración generalmente uniforme con manchas.

La combinación de los rasgos funcionales que originó los cinco grupos funcionales fue cotejada con información descriptiva ecológica de la ubicación sobre el nivel de suelo y asociaciones ecológicas, para inferir sus afinidades de hábitat. De igual forma, los patrones de coloración generales se usaron como asociación a las características del hábitat. Finalmente, se realizó una evaluación de los tipos de glándulas dermales presentes en los miembros de los cinco grupos para inferir asociaciones ecomorfológicas con las macroglándulas dermales (Figura 16, Anexo 2).



**Figura 16.** Infografía esquemática de los grupos funcionales (números romanos) de las *Pristimantis* del páramo. Clasificación por tamaño de las especies (barra inferior) y nivel de expansión de discos digitales (izquierda), obtenidos del análisis PCA. Ubicación en el hábitat (sombras sobre fondo traslúcido), gradiente de variación de la textura dermal (perfil transversal), patrones generales de coloración para cada uno de los grupos y tendencia del tamaño de glándulas sincitiales (en asociación con el perfil de textura y grupos funcionales).

**Grupo I:** son las especies más pequeñas. Generalmente, presentan un aspecto rechoncho, de piernas más cortas y dedos con expansiones poco dilatadas, habitan los estratos más bajos (suelo, hojarasca, bajo rocas, niveles de vegetación < 50 cm). La piel presenta una gran cobertura de pequeños gránulos con tubérculos poco dilatados en extremidades y párpados, ocasionalmente, crestas y pliegues dorsolaterales. Su coloración comúnmente es oscura, puede ser uniforme o en combinación de tonos de café o verde oscuros formando manchas irregulares. Miembros de este grupo presentan glándulas sincitiales pequeñas.

**Grupo II:** van desde especies pequeñas a medianas. Generalmente, presentan un aspecto esbelto, con piernas más largas y dedos con expansiones digitales dilatadas, habitan los estratos medios y altos (entre 30 y 100 cm) en vegetación arbustiva o en zonas con alta heterogeneidad vegetal. La piel presenta numerosos gránulos y cuando exhiben tubérculos, crestas y pliegues, son dilatados o masivos en la superficie dorsal del cuerpo, cabeza y extremidades. Su coloración generalmente es clara, con diseños de barras, manchas o,

reticulaciones de colores oscuros, en tonos café, verde, gris o negro. Miembros de este grupo presentan glándulas sincitiales pequeñas u ordinarias.

**Grupo III:** son especies medianas o grandes. Generalmente, presentan un aspecto robusto, con piernas largas y dedos con expansiones digitales poco dilatadas, habitan los estratos medios y bajos (entre 0 y 60 cm) en vegetación arbustiva o herbácea. La piel comúnmente presenta verrugas y pliegues dorsolaterales, si tienen gránulos o tubérculos, estos son poco abundantes y pequeños. Su coloración es principalmente clara, con matices de tonos oscuros y claros del mismo color de fondo. Miembros de este grupo presentan glándulas sincitiales pequeñas o grandes.

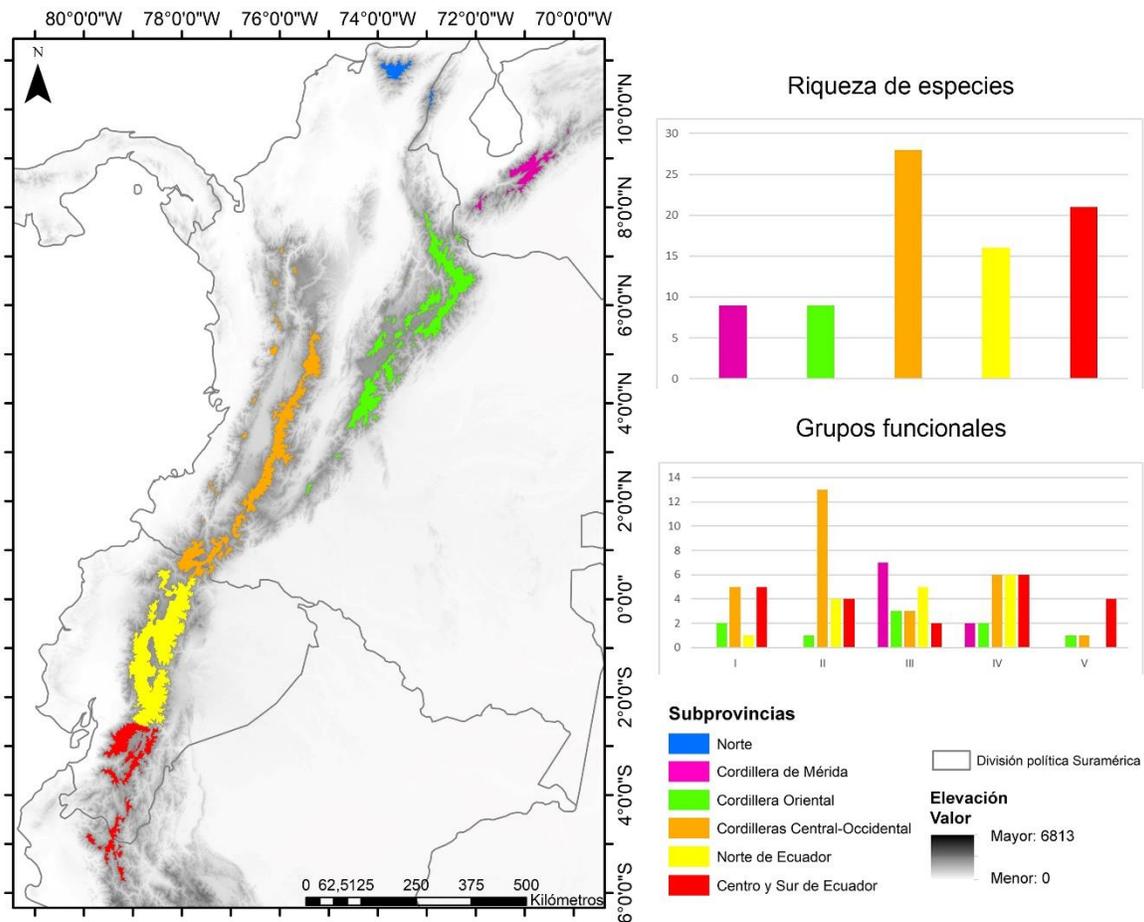
**Grupo IV:** son especies medianas y grandes. Generalmente, son de aspecto robusto con piernas menos largas y dedos con expansiones digitales dilatadas, habitan en los estratos medios y bajos (entre 30 y 150 cm), en vegetación arbustiva o herbácea. La piel comúnmente se compone por verrugas o abultamientos dorsales. Su coloración es principalmente clara, con manchas oscuras de tonalidades café o gris. Miembros de este grupo presentan glándulas sincitiales ordinarias o grandes.

**Grupo V:** son especies medianas y grandes. Generalmente, son de aspecto esbelto con piernas no largas y dedos con expansiones digitales muy dilatadas que habitan en estratos medios y altos (entre 60 y 150 cm) en vegetación densamente arbustiva. La piel está compuesta principalmente por verrugas y abultamientos. Su coloración es generalmente clara, con matices o manchas de tonos más oscuros a excepción de una especie que presenta color rojo uniforme. Miembros de este grupo presentan glándulas sincitiales ordinarias o grandes.

### **5.7. Grupos funcionales de las *Pristimantis* del páramo, distribución y ecología**

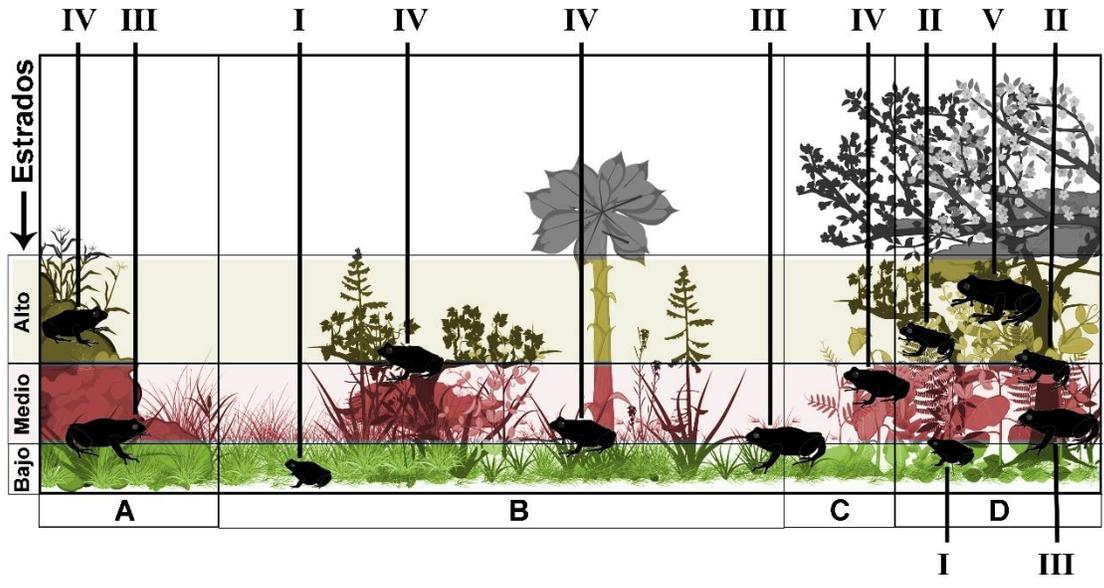
De los cinco grupos funcionales establecidos, observamos que existe una disminución de estos hacia los extremos de la distribución del ecosistema páramo, es así que en la Cordillera de Mérida (Venezuela), se encuentran los grupos funcionales I–IV, con una mayor dominancia de especies que corresponden al grupo funcional III (n=8); el Norte de Ecuador, presenta los grupos I, III–V y una mayor dominancia de especies del grupo funcional IV. La Cordillera Oriental, Cordillera Central-Occidental y Centro-Sur de Ecuador, presentaron

todos los grupos funcionales, con dominancia de los grupos IV (n=4), II (n=11) y V (n=6), respectivamente (Figura 17).



**Figura 17.** Mapa con la distribución de los grupos funcionales (números romanos) de las *Pristimantis* en las subprovincias del páramo. Riqueza total (gráfico de barras superior), riqueza de cada grupo funcional (gráfico de barras inferior).

Los grupos funcionales revelan afinidades a los estratos que ocupan y su correspondiente arquitectura. Los grupos funcionales I y III, se encuentran principalmente en estratos bajos, donde, han sido observados en las bases de la vegetación, hojarasca, troncos y frailejones caídos, incluyendo el suelo o bajo rocas, los grupos funcionales II, IV y V, están presentes principalmente desde los estratos medios hacia los altos, en donde se han registrado en las porciones más altas de la vegetación herbácea y arbustiva, además de observaciones en los estratos más altos dentro de parches arbustivos o frailejones (Figura 18).



- A - Áreas mixtas, con arbustos, hierbas y rocas
- B - Áreas abiertas, con dominancia de herbáceas, frailejones o bromelias
- C - Bordes entre vegetación densa y áreas abiertas
- D - Áreas de vegetación densa, matorrales o bosques de páramo

**Figura 18.** Infografía esquemática de los grupos funcionales (números romanos) de las *Pristimantis* del páramo. Clasificación por la ocupación general del hábitat de cada uno de los grupos funcionales, en la gradiente ecológica vertical y afinidad al tipo de vegetación

## DISCUSIÓN

*Pristimantis* se distribuye en casi toda la provincia biogeográfica del páramo, cada ensamblaje se ajusta con las subprovincias propuestas por [Morrone \(2021\)](#), a excepción de los páramos del Norte, las especies consideradas previamente como *Pristimantis*, pertenecen a los géneros *Serranobatrachus* y *Tachiramantis* ([Arroyo et al. 2022](#)). Las *Pristimantis* del páramo presentan un amplio espectro morfológico en dimensiones corporales, niveles de expansión de discos digitales y textura dermal, entre otros aspectos, sugiriendo múltiples procesos de adaptación y consecuente diversificación, observados en especies semejantes morfológicamente, pero agrupadas en diferentes linajes evolutivos ([Arroyo et al. 2022](#), [Bejarano-Muñoz et al. 2022](#), [Ortega, et al. 2022](#), [Patiño-Ocampo et al. 2022](#)).

Se reconoció la existencia de glándulas dermales exocrinas, de los tipos acinar y sincitial, combinadas, en el integumento de las *Pristimantis* del páramo, al igual que ocurre con otros anfibios ([Brizzi et al. 1986](#), [Duellman y Trueb 1994](#), [Houck y Sever 1994](#), [Toledo y Jared 1995](#), [Mailho-Fontana et al. 2013](#)). Las glándulas acinares no presentaron diferencias en sus características anatómicas e histoquímicas, conocidas comúnmente como mucosas, su función está asociada principalmente con el intercambio gaseoso (respiración), termo e hidrorregulación ([Noble y Noble 1944](#), [Duellman y Trueb 1994](#), [Vitt y Caldwell 2014](#)). Sin embargo, las glándulas sincitiales tienen características morfológicas e histoquímicas diferentes, demostrando un alto nivel de especialización ([Dapson et al. 1973](#)).

Las dimensiones, morfología y distribución de las glándulas sincitiales permitieron el reconocimiento de macroglándulas en *Pristimantis* del páramo, estas forman abultamientos engrosados visibles externamente ubicados en áreas específicas del cuerpo ([Mailho-Fontana et al. 2018](#), [Sánchez-Nivicela et al. 2018, 2021](#)). Sin embargo, al igual que con las demás glándulas sincitiales, estas macroglándulas difieren en la morfología e histoquímica de sus productos de secreción y sugiere que se trata de estructuras no homólogas, producto de procesos independientes de especialización, al igual que ocurre con otros órdenes e incluso familias de anfibios ([Mailho-Fontana et al. 2013, 2017](#), [Jared et al. 2014](#), [O'Donohoe et al. 2019](#)).

En la presente investigación se identificaron tres tipos de productos de secreción de glándulas sincitiales, mostrando una alta variabilidad de características morfológicas e histoquímicas reflejando una gama de funciones como estrategias evolutivas para la supervivencia de las especies en los diferentes ambientes (Delfino et al. 1998, Meira da Silva et al. 2017). Se han descrito a las glándulas sincitiales como glándulas de veneno o glándulas serosas, que en algunos casos se identifican con varios tipos, a los que les confieren propiedades funcionales deducidas por su ubicación, tamaño y relación con el ambiente de quienes las poseen (Darly et al. 1987, Rigolo et al. 2008, Akat et al. 2013, Mendoza-Roldán 2014, Barrionuevo 2017, Meira da Silva et al. 2017, Ponssa et al. 2017, Mailho-Fontana et al. 2019).

Las del tipo en red, asociadas con lípidos, se relacionan con la hidro y termorregulación, coincidiendo con especies que se encuentran en sitios mayormente xéricos, como adaptación especializada para reducir de pérdida de agua en este tipo de entornos (Delfino et al. 1998, Mendoza-Roldán 2014, Barrionuevo 2017). Un ejemplo es *P. andinogigas*, una especie de gran tamaño con piel gruesa, con voluminosos parches glandulares en diferentes regiones del cuerpo (Yáñez-Muñoz et al. 2019), que habita en las áreas más expuestas de los páramos, caracterizadas por fuertes vientos y radiación intensa. Probablemente el tamaño y la distribución de estas glándulas estén relacionados con su capacidad para producir la cantidad suficiente para crear una capa protectora en la piel. Otras *Pristimantis* de menor tamaño y glándulas con características similares, pero de menor tamaño, suponen funciones semejantes, puesto que, habitan en las áreas más expuestas del páramo.

Secreciones granulares, altamente proteicas, se asocian con mecanismos antidepredatorios por medio de alcaloides, complementándose con sistemas masivos de producción ubicados en áreas estratégicas del cuerpo y que pueden ser identificados externamente (Duellman y Trueb 1996, Jared et al. 2009, 2014, Akat et al. 2014, Vitt y Caldwell 2014, Mailho-Fontana et al. 2017, O'Donohoe et al. 2019). Este es el caso de *P. erythros*, una de las pocas especies del género que presenta evidentes abultamientos conformados por macroglándulas granulares en las regiones postocular-supratimpánica, radial y tibial. Sin embargo, otras especies muestran glándulas de naturaleza similar, de menor tamaño y visibilidad que pueden cumplir esta misma función y sea producto de procesos de adaptación evolutiva ante amenazas específicas de sus medios.

Secreciones coloidales, con afinidades ácidas o básicas, indican control contra microorganismos, regulación del pH y balance hídrico (Barrionuevo 2017, Ponssa et al. 2017). El tamaño, morfología y productos de secreción en estas especies varió en relación con la complejidad de la textura dermal, coloración y las asociaciones con los estratos (ubicación y sitios de percha). Estas características permiten inferir que las funciones de estas glándulas tienen relación con las interacciones de estos organismos con el medio en que se desenvuelven (Waller y Maibach, 2006, Jared et al. 2009, 2014, Govender et al. 2012, Akat et al. 2014, Varga et al. 2019).

Los cinco grupos funcionales no muestran una asociación estricta con las especies de relaciones filogenéticas estrechas y sus especies están distribuidas en los diferentes clados (Rivera-Correa et al. 2017, Páez y Ron 2019, Urgiles et al. 2019). Sin embargo, algunos clados formados por especies que se encuentran dentro de un mismo grupo funcional. Recientemente, se describió a *P. andinodiabolus* que exhibe patrones similares y que junto con *P. erythros* y *P. orcesi* forman un clado estrechamente relacionado (Sánchez-Nivicela et al. 2021). Las tres especies comparten el mismo tipo de glándulas sincitiales, con diferencias en sus tamaños, *P. pycnodermis* que presenta una relación cercana al clado de *P. orcesi* también presenta estas mismas características en la anatomía de sus glándulas, pudiendo ser un carácter plesiomórfico.

Las *Pristimantis*, en sus respectivos grupos funcionales, se distribuyen en relación con la arquitectura del paisaje (Lourenço-de-Moraes et al. 2019, Galindo-Urbe et al. 2022). Se observan patrones de distribución extensos en especies asociadas con áreas mayormente expuestas, en los grupos funcionales I, III y IV (p. ej. *P. anolirex*, *P. gloria*), distribuidos en casi toda la extensión de sus respectivas subprovincias, a diferencia de los grupos II y V, presentes en zonas con mayor densidad de vegetación leñosa como parches de bosque o matorrales y consecuentes áreas de distribución estrechas (p. ej. *P. erythros*, *P. gualacenio*). Estos patrones evidencian que las adaptaciones fisiológicas, a través de la anatomía dermal, están vinculadas con el establecimiento y la supervivencia de las especies en condiciones ambientales específicas multidimensionales, lo que requiere considerar aspectos más allá de la morfología general del cuerpo (Harmon et al. 2005, Rodríguez Puello 2020).

En general, las *Pristimantis* del páramo, exhiben patrones de coloración que favorecen la cripsis, combinadas con morfologías que se identifican como camuflaje (Toledo y Haddad 2009), a excepción de *P. erythros*, con coloración llamativa (roja) y distintivos parches formados por macroglándulas, que suponen aposematismo por presencia de sustancias tóxicas o no palatables (Yotsu-Yamashita & Tateki, 2010, Stevens y Ruxton 2012, Nelsen et al. 2013, Lüddecke et al. 2018).

## CONCLUSIONES

Esta investigación, muestra las asociaciones entre las características anatómicas e histoquímicas de las glándulas dermales con la morfología y ecología de las ranas del género *Pristimantis* en los páramos, permitiendo definir cinco grupos funcionales que explican la disposición de estos organismos en el ecosistema y la participación de las glándulas dermales en los procesos de adaptación, asociados con su interacción con el medio.

En este contexto, las macroglándulas dermales son estructuras paralelas y en algunos casos homólogas y, basados en las características histoquímicas y ecológicas de las especies que las poseen, cumplen funciones diferentes según sea el caso. Esta gama de funciones y mecanismos de acción sugieren que estos procesos de adaptación responden a la historia geográfica y ecológica de los páramos, que se han formado aisladamente, configurando diversas formaciones vegetales a las cuales se han adaptado las *Pristimantis* en igual independencia.

Las diferentes asociaciones entre las características morfológicas y anatómicas e información ecológica de las *Pristimantis* en el páramo, identificadas por medio de los grupos funcionales, permitió inferir cómo estas especies utilizan un mismo recurso (nicho). Cada uno de los cinco grupos funcionales establecidos muestra patrones particulares de distribución a través de cuatro de las cinco subprovincias biogeográficas, presentando proporciones diferenciadas en las especies que conforman a los grupos, entre las subprovincias y dentro de cada subprovincia.

En esta investigación se encontró ejemplares de *Pristimantis* del sur de Ecuador que requieren de su descripción formal y que, conforme han aumentado las revisiones en museos y otras colecciones científicas, además de estudios detallados de sus relaciones filogenéticas, evidencian que la diversidad de *Pristimantis* en páramos aún no es del todo conocida. Este fenómeno puede ser explicado por la ecología de las *Pristimantis* en la que las especies presentan características anatómicas, morfológicas y comportamentales convergentes como producto de procesos de adaptación a ambientes similares, con estructuras homólogas o paralelas, debido a su función como adaptación a presiones de selección similares en sus respectivos entornos, hacia nichos ecológicos similares.

## RECOMENDACIONES

Existe aún una notable confusión en la determinación de la identidad de las *Pristimantis* en los páramos. Algunas especies (p.e. *P. curtipes*, *P. orestes*), durante su examinación, fueron separadas de las nominaciones específicas asignadas inicialmente, por diferencias en sus características morfológicas con las descripciones. Este inconveniente se presentó principalmente con especies descritas previo a los últimos 50 años, con pocos caracteres morfológicos que dificultan una adecuada identificación. Además, un fenómeno recurrente en el género es la existencia de especies crípticas y vicariantes que generalmente son parte de grupos o complejos de especies y requieren de mayor profundidad en el análisis para su resolución, tal como se ha documentado en investigaciones recientes.

La existencia de especies de *Pristimantis* con distribuciones amplias o puntuales y la respuesta funcional de estos organismos con las características estructurales del entorno suponen una alta susceptibilidad a los cambios ambientales que se presenten, principalmente a la homogenización a páramos de paja y/o frailejón, donde pueden sobrevivir únicamente las especies con las adaptaciones adecuadas para estas condiciones, torna indispensable desarrollar programas para la conservación y manejo del páramo que propenda a recrear o restaurar el hábitat heterogéneo que permita mantener los procesos ecológicos que definen a un ecosistema saludable y los servicios que provee.

## REFERENCIAS

Akat, E., Arıkan, H., & Göçmen, B. (2014). Investigation of dorsal/ventral skin and the parotoid region of *Lyciasalamandra billae* and *Lyciasalamandra luschani basoglui* (Urodela: Salamandridae). *Biologia*, 69(3), 389-394.

Akat Çömden, E., Yenmiş, M., & Çakır, B. (2023). The Complex Bridge between Aquatic and Terrestrial Life: Skin Changes during Development of Amphibians. *Journal of Developmental Biology*, 11(1), 6.

Arroyo, S. B., Serrano-Cardozo, V. H., & Ramírez-Pinilla, M. P. (2008). Diet, microhabitat and time of activity in a *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) assemblage. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 7(2), 109-119.

Arroyo, S., Targino, M., Rueda-Solano, L. A., Daza, J. M., & Grant, T. (2022). A new genus of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) from northern South America, with a systematic review of *Tachiramantis*. *Systematics and Biodiversity*, 20(1), 1-25.

Avellaneda Moreno, M. A. (2016). Ranas de lluvia en un bosque altoandino. Partición de recursos entre cuatro especies y estado de conocimiento de *Pristimantis renjiformis*.

Barrionuevo, J. S. (2017). Skin structure variation in water frogs of the genus *Telmatobius* (Anura: Telmatobiidae). *Salamandra*, 53(2), 183-192.

Batista, A., Hertz, A., Koehler, G., Mebert, K., & Vesely, M. (2014). Morphological variation and phylogeography of frogs related to *Pristimantis caryophyllaceus* (Anura: Terrarana: Craugastoridae) in Panama. *Salamandra*, 50(3), 155-171.

Bejarano-Muñoz, P., Ron, S. R., Navarrete, M. J., & Yáñez-Muñoz, M. H. (2022). Dos nuevas especies del grupo *Pristimantis boulengeri* (Anura: Strabomantidae) de la cuenca alta del río Napo, Ecuador. *Cuadernos de Herpetología*, 36.

Bisen, P. S. (2014). *Laboratory protocols in applied life sciences*. CRC Press.

Bock, W. J. (1990). From biologische anatomie to ecomorphology. *Neth. J. Zool*, 40(1-2), 254-277.

- Bock, W. J. (1994). Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences*, 19, 403-413.
- Bredeweg, E. M., Urbina, J., Morzillo, A. T., & Garcia, T. S. (2019). Starting on the right foot: carryover effects of larval hydroperiod and terrain moisture on post-metamorphic frog movement behavior. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 97.
- Brizzi, R., Delfino, G., & Pellegrini, R. (2002). Specialized mucous glands and their possible adaptive role in the males of some species of *Rana* (Amphibia, Anura). *Journal of Morphology*, 254(3), 328-341.
- Cortés-Gomez, A. M., Ruiz-Agudelo, C. A., Valencia-Aguilar, A., & Ladle, R. J. (2015). Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum*, 20(2), 229-245.
- Dapson, R. W., Feldman, A. T., & Wright, O. L. (1973). Histochemistry of granular (poison) secretion in the skin of the frog, *Rana pipiens*. *The Anatomical Record*, 177(4), 549-559.
- Daly, J. W., Myers, C. W., & Whittaker, N. (1987). Further classification of skin alkaloids from neotropical poison frogs (Dendrobatidae), with a general survey of toxic/noxious substances in the amphibia. *Toxicon*, 25(10), 1023-1095
- De Oliveira-Lagôa, S., Cruz, F. B., Azócar, D. L. M., Lavilla, E. O., & Abdala, V. (2019). Anuran forelimb muscle tendinous structures and their relationship with locomotor modes and habitat use. *Current Zoology*, 65(5), 599-608.
- Delfino, G., Brizzi, R., Alvarez, B. B., & Kracke-Berndorff, R. (1998). Serous cutaneous glands in *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura, Hylidae): secretory patterns during ontogenesis. *Tissue and Cell*, 30(1), 30-40.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. JHU press.
- Duellman, W.E., Lehr E. (2009). *Terrestrial-breeding frogs (Strabomantidae) in Peru*. Münster: Nature und Tier Verlag.

Dullemeijer, P., & Barel, C. D. N. (1977). Functional morphology and evolution. Major patterns in vertebrate evolution, 83-117.

Dussault, A. C. (2019). Functional biodiversity and the concept of ecological function. From assessing to conserving biodiversity: Conceptual and practical challenges, 297-316.

Fortuny, J., Marcé-Nogué, J., De Esteban-Trivigno, S., Gil, L., & Galobart, À. (2011). Temnospondyli bite club: Ecomorphological patterns of the most diverse group of early tetrapods. *Journal of evolutionary biology*, 24(9), 2040-2054.

Fox H. (1994). The structure of the integument in: In: Heatwole H, Barthalmus GT, Heatwole AY (Eds). *Amphibian biology, Vol 1, The Integument*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, Australia.

Frost DR. c2023. *Amphibian Species of the World*. Electronic Database accessible at. American Museum of Natural History, New York, USA. [Revisada en: 17 enero 2023]. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>

Galindo-Urbe, D. M., Hoyos-Hoyos, J. M., Isaacs-Cubides, P., Corral-Gómez, N., & Urbina-Cardona, N. (2022). Classification and sensitivity of taxonomic and functional diversity indices of anurans in the Andean coffee cultural landscape. *Ecological Indicators*, 136, 108650.

Giné, D. S., & Sánchez, R. G. (2015). El páramo andino: características territoriales y estado ambiental. *Aportes interdisciplinarios para su conocimiento. Estudios geográficos*, 76(278), 369-393.

Govender, T., Esterhuyse, A. J., Dawood, A., & Katerere, D. R. (2012). Antimicrobial properties of the skin secretions of frogs. *South African Journal of Science*, 108(5), 1-6.

Harmon, L. J., Kolbe, J. J., Cheverud, J. M., & Losos, J. B. (2005). Convergence and the multidimensional niche. *Evolution*, 59(2), 409-421.

Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737(1), 1-182.

Heinicke, M. P., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., McGrath, K., & Hedges, S. B. (2018). Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct-developing frogs (Anura: Terraranae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 118, 145-155.

Hernández-Cadena, F. J., Lugo-Gil, E. J., Batalla-González, E. G., & Caravantes-Estrada, J. E. (2020). Ecomorfología: Una visión ecológica-adaptativa de la morfología de las especies en su comunidad: Ecomorphology: An ecological-adaptive view of species morphology in their community. *EDUCATECONCIENCIA*, 25(26), 111-135.

Heyer, R., Donnelly, M. A., Foster, M., & McDiarmid, R. (Eds.). (2014). *Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution.

Hofstede, R., Calles, J., & López, V. *Los páramos andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo*. 2014.

Houck, L. D., & Sever, D. M. (1994). Role of the skin in reproduction and behaviour. *Amphibian biology*, 1, 351-381.

Hutchinson, G. E. (1991). Population studies: Animal ecology and demography. *Bulletin of Mathematical Biology*, 53(1-2), 193-213.

Jared, C., Antoniazzi, M. M., Jordão, A. E., Silva, J. R. M., Greven, H., & Rodrigues, M. T. (2009). Parotoid macroglands in toad (*Rhinella jimi*): their structure and functioning in passive defence. *Toxicon*, 54(3), 197-207.

Jared, S. G., Jared, C., Egami, M. I., Mailho-Fontana, P. L., Rodrigues, M. T., & Antoniazzi, M. M. (2014). Functional assessment of toad parotoid macroglands: a study based on poison replacement after mechanical compression. *Toxicon*, 87, 92-103.

Karr, J. R. (1975). Ecomorphological configurations and convergent evolution in species and communities. *Ecology and evolution of communities*, 258-291.

Khatibi, M., & Sheikholeslami, R. (2016). Ecological niche theory: A brief review. *The International Journal of Indian Psychology*, 3(2), 42-45.

Kohli, B. A., & Rowe, R. J. (2019). Beyond guilds: the promise of continuous traits for mammalian functional diversity. *Journal of Mammalogy*, 100(2), 285-298.

Kormondy, E. (1985). *Conceptos de Ecología*. Cuarta edición en español. Alianza Editorial. Madrid, España.

Lemus Mejía, L. (2017). Relación de los rasgos funcionales con la estructura de los ensamblajes de herpetofauna, la selección y preferencia de hábitat en un páramo de Colombia.

Lourenco-de-Moraes, R., Campos, F. S., Ferreira, R. B., Solé, M., Beard, K. H., & Bastos, R. P. (2019). Back to the future: conserving functional and phylogenetic diversity in amphibian-climate refuges. *Biodiversity and Conservation*, 28, 1049-1073.

Lüddecke, T., Schulz, S., Steinfartz, S., & Vences, M. (2018). A salamander's toxic arsenal: review of skin poison diversity and function in true salamanders, genus *Salamandra*. *The Science of Nature*, 105(9), 1-16.

Lynch, J. D. (1979). Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* from the Andes of southern Ecuador.

Lynch, J. D. (1981). Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia (No. 59 UNI).

Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1980). The *Eleutherodactylus* of the Amazonian slopes of the ecuadorian Andes (Anura: Leptodactylidae).

Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1995). A new fat little frog (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) from lofty Andean grasslands of southern Ecuador. *Museum of Natural History, the University of Kansas*.

Lynch, J. D., & Duellman, W. E. (1997). Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematic, ecology, and biogeography. Natural History Museum, University of Kansas.

Lynch, J. D., Carranza, P. M. R., & Robayo, M. C. A. (1996). Three new species of *Eleutherodactylus* (Amphibia: Leptodactylidae) from high elevations of the Cordillera Central of Colombia. *Caldasia*, 18(3), 329-342.

Mailho-Fontana, P. L., Antoniazzi, M. M., Rodrigues, I., Sciani, J. M., Pimenta, D. C., Brodie Jr, E. D., Rodrigues, M.T., & Jared, C. (2017). Parotoid, radial, and tibial macroglands of the frog *Odontophrynus cultripes*: differences and similarities with toads. *Toxicon*, 129, 123-133.

Mailho-Fontana, P. L., Antoniazzi, M. M., Sciani, J. M., Pimenta, D. C., Barbaro, K. C., & Jared, C. (2018). Morphological and biochemical characterization of the cutaneous poison glands in toads (*Rhinella marina* group) from different environments. *Frontiers in zoology*, 15(1), 1-15.

Mailho-Fontana, P. L., Antoniazzi, M. M., Toledo, L. F., Verdade, V. K., Sciani, J. M., Barbaro, K. C., Pimenta, D.C., Rodrigues, M.T., & Jared, C. (2013). Passive and active defense in toads: the parotoid macroglands in *Rhinella marina* and *Rhaebo guttatus*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 321(2), 65-77.

Mailho-Fontana, P. L., Jared, C., Antoniazzi, M. M., Sciani, J. M., Pimenta, D. C., Stokes, A. N., Grant, T., Brodie III, E.D., & Brodie Jr, E. D. (2019). Variations in tetrodotoxin levels in populations of *Taricha granulosa* are expressed in the morphology of their cutaneous glands. *Scientific reports*, 9(1), 18490.

Mailho-Fontana, P. L., Titon Jr, B., Antoniazzi, M. M., Gomes, F. R., & Jared, C. (2021). Skin and poison glands in toads (*Rhinella*) and their role in defence and water balance. *Acta Zoologica*, 103(1), 112-128.

Means, D. B., & Savage, J. M. (2007). Three new malodorous rainfrogs of the genus *Pristimantis* (Anura: Brachycephalidae) from the Wokomung Massif in west-central Guyana, South America. *Zootaxa*, 1658(1), 39-55.

Medellín, R. A. (1991). Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 62(2), 269-286.

Megías, M., Molist, P., & Pombal, M. A. (2016). Atlas de histología vegetal y animal. Técnicas histológicas. Universidad de Vigo, departamento de biología funcional y ciencias de la salud.

Meira da Silva, H. A., Silva-Soares, T., & Brito-Gitirana, L. D. (2017). Comparative analysis of the integument of different tree frog species from *Ololygon* and *Scinax* genera (Anura: Hylidae). *Zoologia (Curitiba)*, 34.

Mendoza Roldán, J. S. (2014). Amphibian epithelial and morphological adaptations to dry habitats-a preliminary survey of adaptive trait variation among Colombian dry forest anurans.

Mescher, A. L. (2016). Junqueira's basic histology: text and atlas. 14th ed. New York: McGraw-Hill Medical.

Mochizuki, Y., & Furukawa, K. (1987). Application of coomassie brilliant blue staining to cultured hepatocytes. *Cell biology international reports*, 11(5), 367-371.

Morrone, J. J. (2021). Review of the subprovinces and districts of the Páramo biogeographic province, northern South America. *Revista mexicana de biodiversidad*, 92.

Nelsen, D. R., Nisani, Z., Cooper, A. M., Fox, G. A., Gren, E. C., Corbit, A. G., & Hayes, W. K. (2014). Poisons, toxins, and venoms: redefining and classifying toxic biological secretions and the organisms that employ them. *Biological Reviews*, 89(2), 450-465.

Noble, G. A., & Noble, E. R. (1944). On the histology of frog skin glands. *Transactions of the American Microscopical Society*, 63(3), 254-263.

O' donohoe, M. A., Luna, M. C., Regueira, E., Brunetti, A. E., Basso, N. G., Lynch, J. D., ... & Hermida, G. N. (2019). Diversity and evolution of the parotoid macrogland in true toads (Anura: Bufonidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 187(2), 453-478.

Ocampo, E. P., Marín, S. D., & Correa, M. R. (2022). Genética, bioacústica y morfología revelan una nueva especie oculta en *Pristimantis dorsopictus* (Anura: Strabomantidae). *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 5(1), 60-90.

Ortega, J. A., Brito, J., & Ron, S. R. (2022). Six new species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae) from Llanganates National Park and Sangay National Park in Amazonian cloud forests of Ecuador. *PeerJ*, 10, e13761.

Ortega-Andrade, H. M., Rodes Blanco, M., Cisneros-Heredia, D. F., Guerra Arévalo, N., López de Vargas-Machuca, K. G., Sánchez-Nivicela, J. C., & Yáñez Muñoz, M. H. (2021). Red List assessment of amphibian species of Ecuador: A multidimensional approach for their conservation. *PloS one*, 16(5), e0251027.

Páez, N. B., & Ron, S. R. (2019). Systematics of *Huicundomantis*, a new subgenus of *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with extraordinary cryptic diversity and eleven new species. *ZooKeys*, 868, 1.

Polechová, J., & Storch, D. (2017). Ecological Niche Theory. *Encyclopedia of Ecology*, 3rd edition. Elsevier, Oxford.

Ponssa, M. L., Barrionuevo, J. S., Pucci Alcaide, F., & Pucci Alcaide, A. (2017). Morphometric Variations in the Skin Layers of Frogs: An Exploration into their relation with ecological parameters in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with an emphasis on the Eberth-Kastschenko Layer. *The Anatomical Record*, 300(10), 1895-1909.

Rigolo, J. R., Almeida, J. A., & Ananias, F. (2008). Histochemistry of skin glands of *Trachycephalus* aff. *venulosus* Laurenti, 1768 (Anura, Hylidae). *Micron*, 39(1), 56-60.

Rivera-Correa, M., Jimenez-Rivillas, C., & Daza, J. M. (2017). Phylogenetic analysis of the Neotropical *Pristimantis leptolophus* species group (Anura: Craugastoridae): molecular approach and description of a new polymorphic species. *Zootaxa*, 4242(2), 313-343.

Rodríguez Puello, C. (2020). Diferenciación de nicho ecológico en ranas arborícolas de las familias Hylidae y Phyllomedusidae en la zona noroccidental de Suramérica como resultado de la variación de rasgos morfológicos.

Rodríguez-Flores, C. I., & Stiles, F. G. (2005). Análisis ecomorfológico de una comunidad de colibríes ermitaños (Trochilidae, Phaethorninae) y sus flores en la Amazonia colombiana: Ecomorphological analysis of a community of hermit hummingbirds (Trochilidae, Phaethorninae) and their owers in Colombian Amazonia. *Ornitología Colombiana*, (3), 7-27.

Ron, SR, Merino-Viteri A, Ortiz DA. c2022. Anfibios del Ecuador. [Revisada en: 17 enero 2023]. <https://bioweb.bio/faunaweb/amphibiaweb>

Sánchez-Nivicela, J. C., Celi-Piedra, E., Posse-Sarmiento, V., Urgiles, V. L., Yáñez-Muñoz, M., & Cisneros-Heredia, D. F. (2018). A new species of *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) from the Cajas Massif, southern Ecuador. *ZooKeys*, (751), 113.

Sánchez-Nivicela, J. C., Urgiles, V. L., Cedeño-Palacios, J., Abad-Peñañiel, H., & Guayasamin, J. M. (2021). Una fantástica nueva especie del grupo *Pristimantis orcesi* de los Andes sur de Ecuador. *Neotropical Biodiversity*, 6(1), 224-237.

Scherer-Lorenzen, M. (2005). Biodiversity and ecosystem functioning: basic principles. *Biodiversity: structure and function. Encyclopedia of life support systems*, 1, 68-88.

Solari, S., Gómez-Ruiz, D., Patiño-Castillo, E., Villada-Cadavid, T., & López, C. (2020). Diversidad de murciélagos de la Serranía de San Lucas (Bolívar y Antioquia), norte de Colombia. *Therya*, 11(1), 69-78.

Stevens, M., & Ruxton, G. D. (2012). Linking the evolution and form of warning coloration in nature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1728), 417-426.

Suvarna, K. S., Layton, C., & Bancroft, J. D. (Eds.). (2018). *Bancroft's theory and practice of histological techniques* E-Book. Elsevier Health Sciences.

Toledo, L. F., & Haddad, C. F. (2009). Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. *International Journal of Zoology*, 2009.

Toledo, R. D., & Jared, C. (1995). Cutaneous granular glands and amphibian venoms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 111(1), 1-29.

Urgiles, V. L., Székely, P., Székely, D., Christodoulides, N., Sanchez-Nivicela, J. C., & Savage, A. E. (2019). Genetic delimitation of *Pristimantis orestes* (Lynch, 1979) and *P. saturninoi* Brito et al., 2017 and description of two new terrestrial frogs from the *Pristimantis orestes* species group (Anura, Strabomantidae). *ZooKeys*, 864, 111.

Varga, J. F., Bui-Marinos, M. P., & Katzenback, B. A. (2019). Frog skin innate immune defences: sensing and surviving pathogens. *Frontiers in immunology*, 9, 3128.

Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic press.

Waller, J. M., & Maibach, H. I. (2005). Age and skin structure and function, a quantitative approach (I): blood flow, pH, thickness, and ultrasound echogenicity. *Skin research and technology*, 11(4), 221-235.

Watters, J. L., Cummings, S. T., Flanagan, R. L., & Siler, C. D. (2016). Review of morphometric measurements used in anuran species descriptions and recommendations for a standardized approach. *Zootaxa*, 4072(4), 477-495.

Yáñez-Muñoz, M. H., Veintimilla-Yáñez, D., Batallas, D., & Cisneros-Heredia, D. F. (2019). A new giant *Pristimantis* (Anura, Craugastoridae) from the paramos of the Podocarpus National Park, southern Ecuador. *ZooKeys*, 852, 137.

Yotsu-Yamashita, M., & Tateki, E. (2010). First report on toxins in the Panamanian toads *Atelopus limosus*, *A. glyphus* and *A. certus*. *Toxicon*, 55(1), 153-156.

Young, B. E., Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., & Boucher, T. M. (2004). Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo.

## ANEXOS

**Anexo 1.** Lista de las *Pristimantis* que habitan el ecosistema páramo. Se presenta para cada especie, distribución, rango de elevación mínimas (min) y máximas (max), orientación de los páramos en la cordillera, presencia en los ecosistemas de páramo (Par) y/o bosque montano (Bmon). COL (Colombia), ECU (Ecuador), PER (Perú), VEN (Venezuela).

<b>Especies</b>	<b>Altura (min)</b>	<b>Altura (max)</b>	<b>País</b>	<b>Subprovincia (Morrone 2021)</b>	<b>Par</b>	<b>Bmon</b>	<b>Fuente</b>
<i>Pristimantis affinis</i>	2600	3300	COL	C. Oriental	X		Werner, 1899
<i>Pristimantis alalocophus</i>	2650	3800	COL	C. Central-Occidental	X	X	Roa-Trujillo, Ruiz-Carranza, 1991
<i>Pristimantis andinogigas</i>	3300	3400	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Yáñez-Muñoz, Veintimilla-Yáñez, Batallas-R., Cisneros-Heredia, 2019
<i>Pristimantis anolirex</i>	1800	3550	COL	C. Oriental	X	X	Lynch, 1983
<i>Pristimantis atillo</i>	3185	3730	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis bellator</i>	1900	3100	PER	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lehr, Aguilar, Siu-Ting, Jordán, 2007
<i>Pristimantis bogotensis</i>	2600	3600	COL	C. Oriental	X	X	Peters, 1863
<i>Pristimantis boulengeri</i>	1750	3300	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1981
<i>Pristimantis brevifrons</i>	1140	3200	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1981
<i>Pristimantis briceni</i>	4600	4600	VEN	C. de Mérida	X		Boulenger, 1903
<i>Pristimantis buckleyi</i>	2400	3700	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Boulenger, 1882
<i>Pristimantis caeruleonotus</i>	2000	2900	PER	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lehr, Aguilar, Siu-Ting, Jordán, 2007
<i>Pristimantis caniari</i>	3920	3920	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Rámirez-Jaramillo, Reyes-Puig, Batallas-R., Yáñez-Muñoz, 2018

<i>Pristimantis chloronotus</i>	2285	3350	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Lynch, 1969
<i>Pristimantis chomskyi</i>	3366	3366	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis colostichos</i>	3000	3600	VEN	C. de Mérida	X		La Marca, Smith, 1982
<i>Pristimantis cryophilus</i>	2835	3384	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lynch, 1979
<i>Pristimantis cryptomelas</i>	2470	3110	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lynch, 1979
<i>Pristimantis cryptopictus</i>	2560	3100	COL	C. Central-Occidental	X	X	Patiño-Ocampo, Duarte-Marín, Rivera-Correa, 2022
<i>Pristimantis culatensis</i>	2870	2900	VEN	C. de Mérida	X	X	La Marca, 2007
<i>Pristimantis curtipes</i>	2750	4400	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Boulenger, 1882
<i>Pristimantis devillei</i>	2350	3155	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Boulenger, 1880
<i>Pristimantis dorsopictus</i>	2400	3000	COL	C. Central-Occidental	X	X	Rivero, Serna, 1988
<i>Pristimantis duende</i>	3300	3600	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 2001
<i>Pristimantis elegans</i>	2600	3650	COL	C. Oriental	X	X	Peters, 1863
<i>Pristimantis ernesti</i>	3900	3900	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Flores, 1987
<i>Pristimantis erythros</i>	3450	3500	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Sánchez-Nivicela, Celi-Piedra, Posse-Sarmiento, Urgilés, Yáñez-Muñoz, Cisneros-Heredia, 2018
<i>Pristimantis farisorum</i>	2780	3100	COL	C. Central-Occidental	X	X	Mueses-Cisneros, Perdomo-Castillo, Cepeda-Quilindo, 2013
<i>Pristimantis festae</i>	2360	3650	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Peracca, 1904
<i>Pristimantis frater</i>	877	3000	COL	C. Oriental	X	X	Werner, 1899

<i>Pristimantis gentryi</i>	2850	3380	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Lynch, Duellman, 1997
<i>Pristimantis ginesi</i>	2800	4100	VEN	C. de Mérida	X	X	Rivero, 1964
<i>Pristimantis gloria</i>	2460	3525	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis gualacenio</i>	3229	3700	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Urgilés, Sánchez-Nivicela, Nieves, Yáñez-Muñoz, 2014
<i>Pristimantis huicundo</i>	3100	3700	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Guayasamin, Almeida-Reinoso, Nogales-Sornosa, 2004
<i>Pristimantis jabonensis</i>	2550	3100	VEN	C. de Mérida	X	X	La Marca, 2007
<i>Pristimantis kareliae</i>	2500	3395	VEN	C. de Mérida	X	X	La Marca, 2005
<i>Pristimantis lancinii</i>	3149	3800	VEN	C. de Mérida	X		Donoso-Barros, 1965
<i>Pristimantis lasalleorum</i>	1960	3850	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 1995
<i>Pristimantis leoni</i>	2820	3400	COL	C. Norte de Ecuador	X	X	Lynch, 1976
<i>Pristimantis leopardus</i>	2400	3360	COL	C. Central-Occidental	X	X	Rivera-Correa, Jiménez-Rivillas, Daza-R., 2017
<i>Pristimantis leptolophus</i>	2300	3180	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1980
<i>Pristimantis lutzae</i>	2460	4100	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis lynchi</i>	2460	3553	COL	C. Oriental	X	X	Duellman, Simmons, 1977
<i>Pristimantis macrummendozai</i>	2800	3553	COL	C. Oriental	X		Acosta-Galvis, 2015
<i>Pristimantis matildae</i>	2800	3415	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Székely, Eguiguren, Ordóñez-Delgado, Armijos-Ojeda, Székely, 2020
<i>Pristimantis mazar</i>	2895	3415	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Guayasamin, Arteaga-Navarro, 2013
<i>Pristimantis mnionaetes</i>	2560	3800	COL	C. Oriental	X		Lynch, 1998
<i>Pristimantis modipeplus</i>	2560	3700	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Lynch, 1981

<i>Pristimantis multicolor</i>	3186	3515	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis myersi</i>	2800	3870	COL	C. Central-Occidental	X	X	Goin, Cochran, 1963
<i>Pristimantis nervicus</i>	2770	4170	COL	C. Oriental	X		Lynch, 1994
<i>Pristimantis nicefori</i>	2800	3500	COL	C. Oriental	X		Cochran, Goin, 1970
<i>Pristimantis obmutescens</i>	3000	4150	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 1980
<i>Pristimantis ocreatus</i>	3160	3800	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Lynch, 1981
<i>Pristimantis orcesi</i>	2940	3100	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Lynch, 1972
<i>Pristimantis orestes</i>	3264	3420	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lynch, 1979
<i>Pristimantis ortizi</i>	1800	3100	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Guayasamin, Almeida-Reinoso, Nogales-Sornosa, 2004
<i>Pristimantis paramerus</i>	2600	3460	VEN	C. de Mérida	X		Rivero, 1984
<i>Pristimantis peraticus</i>	1800	3100	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1980
<i>Pristimantis percultus</i>	2400	3700	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lynch, 1979
<i>Pristimantis permixtus</i>	3300	3900	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, Ruiz-Carranza, Ardila-Robayo, 1994
<i>Pristimantis philipi</i>	3300	3900	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Lynch, Duellman, 1995
<i>Pristimantis piceus</i>	2540	2540	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, Ruiz-Carranza, Ardila-Robayo, 1996
<i>Pristimantis pichincha</i>	3200	3500	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Yáñez-Muñoz, Reyes-Puig, Bejarano-Muñoz, Ron, 2016
<i>Pristimantis pycnodermis</i>	2652	3436	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Lynch, 1979

<i>Pristimantis quintanai</i>	2500	2800	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Urgilés, Székely, Székely, Christodoulides, Sánchez-Nivicela, Savage, 2019
<i>Pristimantis racemus</i>	3000	3570	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1980
<i>Pristimantis reclusus</i>	2800	2800	COL	C. Norte	X	X	Lynch, 2003
<i>Pristimantis repens</i>	3150	3720	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1984
<i>Pristimantis rhigophilus</i>	3100	3100	VEN	C. de Mérida	X		La Marca, 2007
<i>Pristimantis riveti</i>	3500	3792	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Despax, 1911
<i>Pristimantis samaniegoi</i>	3258	3258	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Székely, Eguiguren, Ordóñez-Delgado, Armijos-Ojeda, Székely, 2020
<i>Pristimantis satagiuis</i>	3300	3850	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 1995
<i>Pristimantis scoloblepharus</i>	2040	3300	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1991
<i>Pristimantis scopaeus</i>	3400	3680	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, Ruiz-Carranza, Ardila-Robayo, 1996
<i>Pristimantis simonbolivari</i>	3000	3300	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Wiens, Coloma, 1992
<i>Pristimantis simoteriscus</i>	3350	3800	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, Ruiz-Carranza, Ardila-Robayo, 1996
<i>Pristimantis simoterus</i>	3200	4350	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, 1980
<i>Pristimantis sneiderni</i>	3450	3450	COL	C. Central-Occidental	X		Ospina-Sarria, Duellman, 2019
<i>Pristimantis stictus</i>	3370	3750	COL	C. Central-Occidental	X		González-Durán, 2016
<i>Pristimantis supernatis</i>	2540	3500	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Lynch, 1979
<i>Pristimantis telefericus</i>	3400	3500	VEN	C. de Mérida	X		La Marca, 2005

<i>Pristimantis teslai</i>	3600	3600	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis thyellus</i>	2900	3800	VEN	C. de Mérida	X	X	La Marca, 2007
<i>Pristimantis thymelensis</i>	3310	4150	ECU	C. Norte de Ecuador	X		Lynch, 1972
<i>Pristimantis tiktik</i>	3000	3400	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X		Székely, Eguiguren, Székely, Ordóñez-Delgado, Armijos-Ojeda, Riofrío-Guamán, Cogălniceanu, 2018
<i>Pristimantis tubernasus</i>	3200	3200	VEN	C. de Mérida	X		Rivero, 1984
<i>Pristimantis unistrigatus</i>	2200	3400	ECU	C. Norte de Ecuador	X	X	Günther, 1859
<i>Pristimantis uranobates</i>	1750	3600	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 1991
<i>Pristimantis verrucolatus</i>	2943	3662	ECU	C. Centro y Sur de Ecuador	X	X	Páez, Ron, 2019
<i>Pristimantis vicarius</i>	2400	3300	COL	C. Central-Occidental	X	X	Lynch, Ruiz-Carranza, 1983
<i>Pristimantis xeniolum</i>	3300	3600	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 2001
<i>Pristimantis xestus</i>	4050	4050	COL	C. Central-Occidental	X		Lynch, 1995

**Anexo 2.** Lista de las *Pristimantis* del páramo. Para cada especie se incluye información morfométrica de Longitud Rostro-Cloaca (SVL), promedio de sexos hembras (H) y machos (M), en las categorías de tamaño identificadas.

Especies	Prom (H)	Prom (M)	Tamaño	Especies	Prom (H)	Prom (M)	Tamaño	Especies	Prom (H)	Prom (M)	Tamaño
<i>P. xeniolum</i>	17.6	12.6	Pequeñas	<i>P. huicundo</i>	26.0	20.6	Medianas	<i>P. farisorum</i>	40.4	30.1	Grandes
<i>P. lasalleorum</i>	19.7	15.6	Pequeñas	<i>P. jabonensis</i>	26.3	25.6	Medianas	<i>P. erythros</i>	40.7	37.0	Grandes
<i>P. ocreatus</i>	19.9	14.8	Pequeñas	<i>P. duende</i>	26.8	18.0	Medianas	<i>P. thyellus</i>	40.9	28.7	Grandes
<i>P. tiktik</i>	20.1	17.3	Pequeñas	<i>P. ortizi</i>	26.8	21.4	Medianas	<i>P. elegans</i>	41.3	31.8	Grandes
<i>P. myersi</i>	20.4	15.6	Pequeñas	<i>P. permixtus</i>	27.3	26.2	Medianas	<i>P. buckleyi</i>	43.0	31.3	Grandes
<i>P. quintanai</i>	20.4	16.0	Pequeñas	<i>P. sneiderni</i>	28.0	22.0	Medianas	<i>P. briceni</i>	43.0		Grandes
<i>P. dorsopictus</i>	20.5	26.6	Pequeñas	<i>P. xestus</i>	28.1		Medianas	<i>P. verrucolatus</i>	44.0	29.8	Grandes
<i>P. bellator</i>	20.8	19.0	Pequeñas	<i>P. simoteriscus</i>	28.6	24.1	Medianas	<i>P. piceus</i>	44.5	35.0	Grandes
<i>P. repens</i>	20.8	15.1	Pequeñas	<i>P. riveti</i>	29.0	20.3	Medianas	<i>P. cryophilus</i>	46.5	32.9	Grandes
<i>P. festae</i>	21.4	17.9	Pequeñas	<i>P. paisa</i>	29.1	22.1	Medianas	<i>P. andinogigas</i>	50.3	38.6	Grandes
<i>P. caeruleonotus</i>	21.6	13.1	Pequeñas	<i>P. lynchi</i>	29.3	25.3	Medianas				
<i>P. mazar</i>	21.8	16.5	Pequeñas	<i>P. philipi</i>	30.1	23.1	Medianas				
<i>P. orestes</i>	21.9	19.4	Pequeñas	<i>P. thymelensis</i>	30.8	23.3	Medianas				
<i>P. matildae</i>	22.1	20.6	Pequeñas	<i>P. bogotensis</i>	31.2	24.7	Medianas				
<i>P. leoni</i>	22.4	16.6	Pequeñas	<i>P. gloria</i>	31.3	20.8	Medianas				
<i>P. leptolophus</i>	22.8	15.7	Pequeñas	<i>P. modipeplus</i>	31.4	26.6	Medianas				
<i>P. leopardus</i>	22.8	18.0	Pequeñas	<i>P. vicarius</i>	31.4	25.2	Medianas				
<i>P. gualacenio</i>	23.5	16.8	Pequeñas	<i>P. kareliae</i>	31.4	25.2	Medianas				
<i>P. scoloblepharus</i>	23.7	18.9	Pequeñas	<i>P. lutzae</i>	31.8	24.2	Medianas				
<i>P. nervicus</i>	25.0	17.2	Pequeñas	<i>P. mnionaetes</i>	31.8	19.4	Medianas				
<i>P. stictus</i>	25.1	20.0	Pequeñas	<i>P. atillo</i>	32.4	22.8	Medianas				
<i>P. nicefori</i>	25.3	18.6	Pequeñas	<i>P. gentryi</i>	32.7	25.8	Medianas				
<i>P. macrummendozai</i>	25.4	21.7	Pequeñas	<i>P. colostichos</i>	33.0		Medianas				
<i>P. uranobates</i>	25.5	17.8	Pequeñas	<i>P. obmutescens</i>	33.5	24.0	Medianas				

<i>P. racemus</i>	33.9	27.7	Medianas
<i>P. curtipes</i>	34.4	24.3	Medianas
<i>P. simoterus</i>	34.8	25.9	Medianas
<i>P. multicolor</i>	35.0	24.7	Medianas
<i>P. chloronotus</i>	35.4	26.6	Medianas
<i>P. orcesi</i>	35.7	26.8	Medianas
<i>P. supernatis</i>	35.9	24.3	Medianas
<i>P. affinis</i>	37.2	28.8	Medianas
<i>P. anolirex</i>	37.8	27.9	Medianas
<i>P. percultus</i>	38.2	29.8	Medianas
<i>P. ruthveni</i>	38.3	28.4	Medianas
<i>P. pycnodermis</i>	38.5	30.2	Medianas
<i>P. telefericus</i>	38.5	26.2	Medianas
<i>P. cryptomelas</i>	38.6	29.2	Medianas
<i>P. satagius</i>	39.1		Medianas
<i>P. culatensis</i>	39.5	20.0	Medianas
<i>P. rhigophilus</i>	39.7	33.4	Medianas

**Anexo 3.** Lista de las *Pristimantis* del páramo, organizadas según sus grupos funcionales (GF). Para cada especie se incluye información morfológica de Longitud Rostro-Cloaca de hembras: SVL(H); nivel de expansión de discos digitales (Exp.D.D.); Ubicación vertical en el hábitat (Estrato); Textura dermal: uniforme (-), irregular (+), intrincada (++ y +++); tono de color base (Coloración); tipo de glándulas sincitiales (SG) y sus medidas en micras cuadradas ( $\mu\text{m}^2$ ) y; el tipo de páramo en su distribución (última columna). Los campos en negrita indican a las especies analizadas en el estudio. La (X) indica que no se tiene información en ese campo.

Especies	GF	Tamaño	SVL (H)	Exp. D.D.	Estrato	Textura	Coloración	SG	( $\mu\text{m}^2$ )	Tipo de páramo
<i>P. ocreatus</i>	I	Pequeñas	19.9	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	+++	Oscuro	<b>SSG</b>	<b>12.54</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. repens</i>	I	Pequeñas	20.8	Poco Exp.	Bajo	++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. nicefori</i>	I	Pequeñas	25.3	Poco Exp.	ND	++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. xeniolom</i>	I	Pequeñas	17.6	Poco Exp.	Bajo	++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. tiktik</i>	I	Pequeñas	20.1	Poco Exp.	Bajo	+++	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. myersi</i>	I	Pequeñas	20.4	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	+++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. quintanai</i>	I	Pequeñas	20.4	Poco Exp.	Bajo	+++	Oscuro	<b>SSG</b>	<b>9.85</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. festae</i>	I	Pequeñas	21.4	Poco Exp.	Bajo	+++	Oscuro	<b>SSG</b>	<b>12.55</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. caeruleonotus</i>	I	Pequeñas	21.6	Poco Exp.	Medio/Bajo	+++	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. mazar</i>	I	Pequeñas	21.8	Poco Exp.	Bajo	++	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. orestes</i>	I	Pequeñas	21.9	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	++	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. matildae</i>	I	Pequeñas	22.1	Poco Exp.	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real

<i>P. leoni</i>	I	Pequeñas	22.4	<b>Expandidos</b>	Bajo	+++	Oscuro	<b>SSG</b>	<b>7.95</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. macrumendozaei</i>	I	Pequeñas	25.4	Poco Exp.	Bajo	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. lasalleorum</i>	II	Pequeñas	19.7	Muy Exp.	Medio/Bajo	++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. dorsopictus</i>	II	Pequeñas	20.5	Muy Exp.	Medio	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. bellator</i>	II	Pequeñas	20.8	Muy Exp.	Medio	+++	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. leptolophus</i>	II	Pequeñas	22.8	<b>Muy Exp.</b>	ND	+++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. leopardus</i>	II	Pequeñas	22.8	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. gualacenio</i>	II	Pequeñas	23.5	<b>Muy Exp.</b>	Medio	+++	Claro	<b>OSG</b>	<b>19.22</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. scoloblepharus</i>	II	Pequeñas	23.7	Muy Exp.	Medio/Bajo	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. nervicus</i>	II	Pequeñas	25	Muy Exp.	Medio/Bajo	+++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. stictus</i>	II	Pequeñas	25.1	Muy Exp.	Medio/Bajo	+++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. uranobates</i>	II	Pequeñas	25.5	Muy Exp.	Medio/Bajo	+++	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. huicundo</i>	II	Medianas	26	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	+++	Claro	<b>SSG</b>	<b>14.57</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. boulengeri</i>	II	Medianas	30	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. supernatis</i>	II	Medianas	35.9	<b>Muy Exp.</b>	Bajo	+++	Claro	<b>SSG</b>	<b>15.71</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental

<i>P. chloronotus</i>	II	Medianas	35.4	<b>Muy Exp.</b>	Medio	+++	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. cryptomelas</i>	II	Medianas	38.6	Muy Exp.	Medio	+++	Claro	<b>SSG</b>	<b>7.54</b>	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. alalocophus</i>	II	Grandes	47.8	Muy Exp.	Medio/Bajo	+++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. philipi</i>	III	Medianas	30.1	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	+	Claro	<b>SSG</b>	<b>11.48</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. jabonensis</i>	III	Medianas	26.3	Poco Exp.	ND	++	Claro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. duende</i>	III	Medianas	26.8	Poco Exp.	Bajo	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. xestus</i>	III	Medianas	28.1	Poco Exp.	ND	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. paisa</i>	III	Medianas	29.1	Poco Exp.	ND	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. kareliae</i>	III	Medianas	31.4	Poco Exp.	Bajo	++	Claro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. colostichos</i>	III	Medianas	33	Poco Exp.	Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. curtipes</i>	III	Medianas	34.4	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. telefericus</i>	III	Medianas	38.5	Poco Exp.	Bajo	+	Claro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. satagijs</i>	III	Medianas	39.1	Poco Exp.	Bajo	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. culatensis</i>	III	Medianas	39.5	Poco Exp.	Bajo	+	Claro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. thyellus</i>	III	Grandes	40.9	Poco Exp.	Bajo	+	Claro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental

<i>P. elegans</i>	III	Grandes	41.3	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	-	Oscuro	<b>LSG</b>	<b>62.63</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. paramerus</i>	III	Incierto	(X)	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	++	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. lancinii</i>	III	Incierto	(X)	<b>Poco Exp.</b>	ND	+	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. caniari</i>	III	Incierto	(X)	<b>Poco Exp.</b>	Bajo	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>23.44</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. unistrigatus</i>	IV	Medianas	26.8	Expandidos	Medio/Alto	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>19.03</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. permixtus</i>	IV	Medianas	27.3	Expandidos	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. sneiderni</i>	IV	Medianas	28	Expandidos	ND	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. riveti</i>	IV	Medianas	29	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. lynchi</i>	IV	Medianas	29.3	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. thymelensis</i>	IV	Medianas	30.8	Expandidos	Medio/Bajo	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>25.79</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. bogotensis</i>	IV	Medianas	31.2	<b>Expandidos</b>	Medio/Alto	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. gloria</i>	IV	Medianas	31.3	<b>Expandidos</b>	Medio/Alto	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>16.63</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. lutzae</i>	IV	Medianas	31.8	<b>Expandidos</b>	Medio/Alto	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>22.67</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. mnionaetes</i>	IV	Medianas	31.8	Expandidos	Medio/Alto	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. atillo</i>	IV	Medianas	32.4	Expandidos	Medio/Alto	+	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. pichincha</i>	IV	Medianas	32.4	Expandidos	Medio/Bajo	++	Claro	<b>SSG</b>	<b>8.66</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. gentryi</i>	IV	Medianas	32.7	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	++	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real

<i>P. racemus</i>	IV	Medianas	33.9	Expandidos	ND	++	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. simoterus</i>	IV	Medianas	34.8	<b>Expandidos</b>	Medio/Alto	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. glandulosus</i>	IV	Medianas	36.1	<b>Expandidos</b>	Medio/Alto	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>17.38</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. affinis</i>	IV	Medianas	37.2	<b>Expandidos</b>	ND	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. pycnodermis</i>	IV	Medianas	38.5	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	-	Claro	<b>LSG</b>	<b>54.62</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. devillei</i>	IV	Medianas	39	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	++	Oscuro	<b>OSG</b>	<b>20.66</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. rhigophilus</i>	IV	Medianas	39.7	Expandidos	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbutivo y Herbáceo de la ramificación Este de la cordillera oriental
<i>P. buckleyi</i>	IV	Grandes	43	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	+	Oscuro	<b>OSG</b>	<b>24.95</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. cryophilus</i>	IV	Grandes	46.5	<b>Expandidos</b>	Medio/Bajo	+	Oscuro	<b>OSG</b>	<b>27.04</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. chomskyi</i>	V	Incierto	(X)	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. ortizi</i>	V	Medianas	26.8	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. simoteriscus</i>	V	Medianas	28.6	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	+	Oscuro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. obmutescens</i>	V	Medianas	33.5	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	+	Oscuro	<b>OSG</b>	<b>22.81</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. modipeplus</i>	V	Medianas	31.4	Muy Exp.	Medio/Alto	++	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. vicarius</i>	V	Medianas	31.4	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. multicolor</i>	V	Medianas	35	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. orcesi</i>	V	Medianas	35.7	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Bajo	-	Oscuro	<b>LSG</b>	<b>46.07</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real

<i>P. anolirex</i>	V	Medianas	37.8	<b>Muy Exp.</b>	ND	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera oriental
<i>P. percultus</i>	V	Medianas	38.2	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real
<i>P. farisorum</i>	V	Grandes	40.4	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Claro	D	D.	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. erythros</i>	V	Grandes	40.7	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Alto	-	Claro	<b>LSG</b>	<b>35.38</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. verrucolatus</i>	V	Grandes	44	<b>Muy Exp.</b>	Medio/Alto	+	Claro	<b>OSG</b>	<b>27.01</b>	Arbustivo y Herbáceo de la cordillera real
<i>P. piceus</i>	V	Grandes	44.5	Muy Exp.	Medio/Bajo	+	Oscuro	<b>LSG</b>	<b>58.54</b>	Rosetales de Frailejón de la cordillera central y occidental
<i>P. andinogigas</i>	V	Grandes	50.3	Muy Exp.	Medio/Bajo	-	Claro	<b>LSG</b>	<b>54.12</b>	Arbustivo y Herbáceo del sur de la cordillera real