

VARIACIÓN INTRAESPECÍFICA EN LA MORFOLOGÍA DE *GASTROTHECA PERUANA* (BOULENGER, 1900) (*AMPHIBIA: HEMIPHRACTIDAE*)¹

INTRASPECIFIC VARIATION IN THE MORPHOLOGY OF *GASTROTHECA PERUANA*
(BOULENGER, 1900) (*AMPHIBIA: HEMIPHRACTIDAE*)

Daniel Rodríguez Mercado

daal911@yahoo.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3324-6555>

Biólogo y magíster en Zoología con mención en Sistemática
y Evolución por la Universidad Nacional Mayor de San
Marcos (Perú).

Pág. 41-65

RECIBIDO

[05/01/2022]

ACEPTADO

[01/03/2022]

PUBLICADO

[30/04/2022]



RESUMEN

Los anfibios tienden a presentar una morfología conservada, por lo que estudios morfométricos han permitido revelar la divergencia de especies. En el Perú han surgido controversias sobre la identidad de algunas especies de ranas marsupiales del género *Gastrotheca*. Por ello, en el presente trabajo, se estableció como objetivo revisar el estado taxonómico de la rana marsupial *Gastrotheca peruana* (Boulenger 1900) usando evidencia en morfometría. Los resultados de esta evidencia apoyan la hipótesis que indica que *Gastrotheca peruana sensu lato* representa dos linajes a nivel específico con base en el gen mitocondrial 16S rRNA. Asimismo, las pruebas estadísticas de MANOVA y T² de Hotelling presentaron dos grupos morfológicamente diferentes (p-valor < 0.05); además, los dos primeros componentes principales (ACP) muestran una superposición sustancial de dos especies candidatas. No obstante, desde un enfoque morfométrico, se observó que *Gastrotheca dissimilis* con sus valores positivos y negativos de ACP1 y ACP2

¹ Este trabajo es derivado de la tesis de maestría titulada *El enfoque de la taxonomía integrativa revela linajes dentro de la rana marsupial Gastrotheca peruana (Amphibia: Hemiphractidae)* (2020).

tiende a distribuirse separadamente de *Gastrotheca peruana sensu stricto*; y el análisis discriminante mostró el 84.5 % de los casos correctamente clasificados. Por último, se halló que *G. peruana sensu stricto* se restringe a las poblaciones de los departamentos de Áncash, Lima, Pasco y Junín, y *G. dissimilis*, a las poblaciones de La Libertad y Cajamarca.

PALABRAS CLAVE

Andes; *Gastrotheca*; morfometría; Perú; rana marsupial.

ABSTRACT

Amphibians tend to have a conserved morphology, so morphometric studies have revealed the divergence of species. In Peru, controversy has arisen over the identity of some species of marsupial frogs of the genus *Gastrotheca*. Therefore, in the present work, it was established as an objective to review the taxonomic status of the Peruvian marsupial frog *Gastrotheca* (Boulenger 1900) using morphometric evidence. The results of this evidence support the hypothesis that *Gastrotheca peruana sensu lato* represents two lineages at the specific level based on the mitochondrial 16S rRNA gene. Also, MANOVA and Hotelling's T2 statistical tests presented two morphologically different groups ($p\text{-value} < 0.05$); furthermore, the first two principal components (PCA) show substantial overlap of two candidate species. However, from a morphometric approach, it was observed that *Gastrotheca dissimilis* with its positive and negative values of PCA1 and PCA2 tends to be distributed separately from *Gastrotheca peruana sensu stricto*; and the discriminant analysis showed 84.5 % of the cases correctly classified. Finally, it was found that *G. peruana sensu stricto* is restricted to the populations of the departments of Ancash, Lima, Pasco and Junín, and *G. dissimilis*, to the populations of La Libertad and Cajamarca.

KEYWORDS

Andes; *Gastrotheca*; morphometry; Peru; marsupial frog.

INTRODUCCIÓN

Los anfibios del género *Gastrotheca* son ranas marsupiales, dado que en su dorso alojan sus embriones (Duellman, 2015). Actualmente, se conocen alrededor de 75 especies de este género, las cuales

se distribuyen en regiones andinas de la Amazonía, siendo específicos desde Costa Rica, Panamá, Ecuador, Colombia, Perú, Bolivia, Argentina, Venezuela y Brasil (Rodríguez *et al.*, 2019). El 40 % de las ranas marsupiales se albergan en los Andes peruanos, en esta región,

se han identificado nuevas especies de anfibios en localidades remotas (Venegas *et al.*, 2021). Asimismo, los anfibios marsupiales tienden a presentar una morfología conservada, por lo que estudios morfométricos han permitido revelar la divergencia de especies (Borzée *et al.*, 2013; Huang *et al.*, 2016; Orrico *et al.*, 2017; Ortega-Andrade *et al.*, 2015; Padial y De la Riva, 2009; Priti *et al.*, 2016; Rojas *et al.*, 2016; Vacher *et al.*, 2017).

En el Perú han surgido controversias sobre la identidad de algunas especies de ranas marsupiales del género *Gastrotheca* (Fitzinger, 1843), las cuales han mostrado más de un linaje específico. Por ejemplo, en los Andes del noreste del Perú, habita la *Gastrotheca monticola* (Barbour y Noble, 1920); esta especie se distribuye por las regiones de Amazonas, Cajamarca, Piura y Lambayeque (Duellman *et al.*, 2014; Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza [IUCN] y Species Survival Commission [SSC], 2014). Su análisis morfométrico (16 medidas con análisis de clúster y función discriminante) demostró que representados linajes de nivel específico y se nominó *G. lateonata* (Duellman y Trueb, 1988) a los especímenes presentes en la región de Piura. Por otro lado, en los Andes del sureste del Perú, *G. nebulanastes* (Duellman *et al.*, 2011) se asemeja morfológicamente a *G.*

excubitor (Duellman y Fritts, 1972), pero la morfometría (16 medidas con función componentes principales) mostró que hay diferencias y que *G. nebulanastes* es una especie nueva de los bosques nublados del valle Kosñipata en el Parque Nacional del Manu (Cusco).

De igual manera, en el Perú, se han registrado 33 especies de *Gastrotheca* (Frost, 2021). En este caso, se evaluó a *Gastrotheca peruana sensu lato* (Boulenger, 1900), cuya localidad tipo se ubica en el distrito de Caraz, provincia de Huaylas, departamento de Áncash (Duellman, 2015). Por otra parte, la información publicada con base en un marcador mitocondrial 16S ARNr (ácido ribonucleico ribosomal, ARNr) propone que *G. peruana s. l.* representa dos linajes de nivel específico: el primero está asignado a *G. dissimilis*, que se distribuye por Cajamarca y La Libertad, y el segundo, a *G. peruana sensu stricto*, con distribución por las regiones de Áncash, Lima, Junín y Pasco (Rodríguez *et al.*, 2019). En este trabajo, se evaluaron los resultados obtenidos por Rodríguez *et al.* (2019) mediante un análisis morfométrico, siguiendo el modelo alométrico que elimina el efecto del tamaño (Lleonart *et al.*, 2000). Teniendo como principal objetivo identificar la variación intraespecífica en la morfología de *Gastrotheca peruana*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Respecto al análisis, se examinaron 116 especímenes de *G. peruana sensu lato*, todos adultos y de ambos sexos (Tabla 1 y 2). Las medidas morfométricas de los especímenes se realizaron en las instalaciones del Departamento de Herpetología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), las cuales fueron tomadas por la misma persona utilizando el estereoscopio Nikon SMZ800 y un calibrador digital Igagin, con una precisión +/- de 0.1 milímetros (mm). Por otro lado, las características morfológicas (variables) fueron consideradas de acuerdo con protocolos establecidos (Lehr y Catenazzi, 2011; Duellman, 2015).

Tabla 1. Lista de especímenes tipos examinados

N.º colección	Especie	Tipo nomenclatural	Localidad	Análisis
MUSM 36589	<i>Gastrotheca peruana</i>	Topotipo	Áncash, Huaylas, Caraz	Morfológico y morfométrico
MUSM 34886	<i>Gastrotheca peruana</i>	Topotipo	Áncash, Huaylas, Caraz	Filogenético
MUSM 32123	<i>Gastrotheca peruana</i>	Topotipo	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	Morfológico, filogenético y morfométrico
MUSM 7740	<i>Gastrotheca peruana dissimilis</i>	Lectotipo	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	Morfológico y morfométrico
MUSM 1594	<i>Gastrotheca peruana junensis</i>	Lectotipo	Pasco, Pasco, Tinyahuarco (laguna de Punrun)	Morfológico y morfométrico

Nota. MUSM: Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Adicionalmente, las 16 variables empleadas para la investigación son las siguientes: (1) longitud hocico-cloaca (LHC), (2) longitud de la tibia (LTI), (3) longitud del pie (LPI), (4) longitud de la cabeza (LC), (5) ancho de la cabeza (AC), (6) distancia interorbital (DIO), (7) ancho del párpado (AP), (8) distancia entre fosas nasales (DFN), (9) diámetro del ojo (DO), (10) distancia órbita del ojo-fosa nasal (DOFN), (11) distancia órbita del ojo-mandíbula (DOM), (12) distancia fosa nasal-mandíbula (DFNM), (13) diámetro del tímpano (DT), (14) longitud del pulgar (LPU), (15) longitud del tercer dedo de la mano (LTD) y (16) ancho del disco del tercer dedo de la mano (AD).

Tabla 2. Lista de especímenes examinados de *Gastrotheca peruana*

N.º	N.º Colección MUSM	Código de campo	Colector	Departamento, Provincia, Distrito, Referencia (comunidad, caserío, Cordillera, Abra, otros). H= hembra, M= macho, NN=No hay datos	Sexo
1	36589	DRM0772	Daniel Rodríguez	Áncash, Huaylas, Caraz	H
2	5763	Batr 1230	Wenceslao Medina	Áncash, Huaylas, Huaylas, Cordillera Negra	M
3	5771	Batr 1230	Wenceslao Medina	Áncash, Huaylas, Huaylas, Cordillera Negra	M
4	5818	Batr 1861	Sevillano y Colchique	Áncash, Yungay, Laguna Llanganuco, Parque N. Huascarán	H
5	5817	Batr 1861	Sevillano y Colchique	Áncash, Yungay, Laguna Llanganuco, Parque N. Huascarán	H
6	5799	Batr 1630	Antonio Salas	Áncash, Yungay, Laguna Llanganuco, Parque N. Huascarán	H
7	5804	Batr 1630	Antonio Salas	Áncash, Yungay, Laguna Llanganuco, Parque N. Huascarán	H
8	5803	Batr 1630	Antonio Salas	Áncash, Yungay, Laguna Llanganuco, Parque N. Huascarán	H
9	6628	-	-	Áncash, Asunción, Chacas, Localidad de Huaychopampa	H
10	6629	-	-	Áncash, Asunción, Chacas, Localidad de Huaychopampa	H
11	6627	-	-	Áncash, Asunción Chacas, Localidad de Huaychopampa	M
12	6632	-	-	Áncash, Asunción Chacas, Localidad de Huaychopampa	M
13	6630	-	-	Áncash, Asunción, Chacas, Localidad de Huaychopampa	H
14	6631	-	-	Áncash, Asunción Chacas, Localidad de Huaychopampa	M
15	5811	Batr 1820	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Molino Rumiragra	M
16	5812	Batr 1820	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Molino Rumiragra	M
17	5813	Batr 1820	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Molino Rumiragra	H

18	5809	Batr 1820	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Molino Rumiragra	H
19	5814	Batr 1821	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Poblado Ocoro	M
20	5815	Batr 1821	Antonio Salas	Áncash, Antonio Raimondi, Chaccho, Poblado Ocoro	M
21	5788	Batr 1529	Wenceslao Medina	Áncash, Antonio Raimondi, Aczo, Anexo Yuracyacu	M
22	5789	Batr 1529	Wenceslao Medina	Áncash, Antonio Raimondi, Aczo, Anexo Yuracyacu	M
23	5787	Batr 1529	Wenceslao Medina	Áncash, Antonio Raimondi, Aczo, Anexo Yuracyacu	H
24	33411	DRM0661	Daniel Rodríguez	Áncash, Bolognesi, Aquia, Parque Nacional Huascarán	H
25	33410	DRM0660	Daniel Rodríguez	Áncash, Bolognesi, Aquia, Parque Nacional Huascarán	H
26	34797	DRM0713	Daniel Rodríguez	Áncash, Bolognesi, Aquia, Parque Nacional Huascarán	H
27	34791	DRM0707	Daniel Rodríguez	Áncash, Bolognesi, Aquia, Parque Nacional Huascarán	M
28	32789	Hilarion01	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Huallanca	H
29	33414	DRM0664	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Pachangara	M
30	32765	DRM0665	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
31	34882	DRM0730	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
32	34880	DRM0728	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
33	34881	DRM0881	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
34	34883	DRM0731	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
35	31217	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	M
36	31218	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	M
37	31219	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	M
38	31220	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	M
39	32787	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	H
40	32788	-	Alfredo Guzmán	Áncash, Huaraz, Jangas	H
41	20323	PE 192	Edgar Lehr	Áncash, Recuay, Catac	H
42	20321	PE 178	Edgar Lehr	Áncash, Recuay, Catac	H
43	25411	ML 1406	Mikael Lundberg	Áncash, Recuay, Catac, Conococha	M
44	20320	PE 177	Edgar Lehr	Áncash, Recuay, Catac	H
45	20326	PE 225	Edgar Lehr	Áncash, Recuay, Catac	H
46	19668	-	Mikael Lundberg	Lima, Cajatambo, NN	H
47	32768	DRM0666	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M

48	32772	DRM0772	Daniel Rodríguez	Lima, Oyón, Oyón	M
49	31215	-	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Aquia, Centro Poblado Pachapaqui	M
50	31213	-	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Aquia, Centro Poblado Pachapaqui	M
51	32791	-	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Huallanca	H
52	32790	-	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Huallanca	H
53	20329	-	Diego Olivera	Áncash, Bolognesi, Huallanca	M
54	9845	-	-	Pasco, Pasco, Huayllay	M
55	1594	Batr 195	Vellard y Macedo	Pasco, Pasco, Tinyahuarco (laguna de Punrun)	M
56	31244	-	-	Pasco. Pasco, Paucartambo, Comunidad Carhumayo	H
57	9835	-	-	Junín, Junín, Carhuamayo, (huayre = Caza Pato)	M
58	9832	-	-	Junín, Junín, Ondores, cerca de la laguna de Junín	H
59	32123	ATA164	Andrés Ticona	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	H
60	32122	ATA163	Andrés Ticona	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	H
61	9813	-	-	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	H
62	9814	-	-	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	H
63	7740	MJP245	Vellard y Macedo	La Libertad, Sánchez Carrión, Huamachuco	M
64	34914	CRP1304	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad San Pedro	H
65	34911	CRP1295	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad San Pedro	H
66	34916	CRP1290	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad San Pedro	H
67	34913	CRP1303	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad San Pedro	H
68	34917	CRP1297	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad Quiruvilca	H
69	34915	CRP1308	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad Quiruvilca	H

70	28527	CAP611	Cesar Aguilar	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
71	21973	JPZ480	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
72	21974	JPZ461	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
73	21975	JPZ462	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
74	21972	JPZ502	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
75	21979	JPZ464	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
76	21980	JSS069	Juana Suarez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
77	21971	CPTG042	Claudia Torres	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	H
78	34689	-	-	La Libertad, Otuzco, Usquil, Caserío Ramón Castilla	M
79	34690	-	-	La Libertad, Otuzco, Usquil, Caserío Ramón Castilla	M
80	33407	CRP1238	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad el Sauco	M
81	33408	CRP1306	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad Quiruvilca	M
82	33409	CRP1243	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad el Sauco	M
83	34910	CRP1294	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad San Pedro	M
84	34912	CRP1296	Cesar Ramírez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca, Comunidad Quiruvilca	M
85	21969	JPZ463	José Perez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	M
86	21970	JSS068	Juana Suarez	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	M
87	21976	CPTG040	Claudia Torres	La Libertad, Santiago de Chuco, Quiruvilca	M
88	9761	-	-	La Libertad, Bolivar, Condormarca, Comunidad Tayapampa	H
89	9762	-	-	La Libertad, Bolivar, Condormarca, Comunidad Tayapampa	H

90	6189	WEB57445	William Duellman	Cajamarca, Cutervo, Alrededores de Cutervo	M
91	6192	WEB57448	William Duellman	Cajamarca, Cutervo, Alrededores de Cutervo	M
92	9834	-	-	Cajamarca, Cutervo, Cutervo	M
93	24682	-	-	Cajamarca, Cutervo, Cutervo, Hacienda la Cuchinga	M
94	24683	-	-	Cajamarca, Cutervo, Cutervo, Hacienda la Cuchinga	M
95	24684	-	-	Cajamarca, Cutervo, Cutervo, Hacienda la Cuchinga	M
96	32773	CD01	Carlos Díaz	Cajamarca, Hualgayoc, Hualgayoc	H
97	34753	FH0287	Frank Huari	Cajamarca, Cajamarca, Cajamarca, Quebrada Honda	H
98	9821	-	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, Locación Villa de Cajamarca	H
99	9818	-	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, Locación Villa de Cajamarca	H
100	9817	-	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, Locación Villa de Cajamarca	M
101	9819	-	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, Locación Villa de Cajamarca	M
102	9820	-	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, Locación Villa de Cajamarca	M
103	6182	FSW056719	-	Cajamarca, Cajamarca, NN, 8 km S de Cajamarca	M
104	26162	JSS309	Juana Suarez	Cajamarca, Celendin, NN, Quingrio Bajo	H
105	26166	JSS357	Juana Suarez	Cajamarca, Celendin, NN, Coñicorque	H
106	6115	FSW056756	-	Cajamarca, Celendin, Utco, Abra Gelic, 20 km E de Celendin	M
107	26165	JSS322	Juana Suarez	Cajamarca, Celendin, NN, Laguna Chica	H
108	26164	JSS316	Juana Suarez	Cajamarca, Celendin, Subcuenca Uñigon	M
109	29463	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M
110	29493	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M
111	29459	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M

112	29461	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M
113	29462	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M
114	29458	-	-	Cajamarca, Celendin, Sorochuco y Huasmin	M
115	27307	CPTG1143	Claudia Torres	Cajamarca, Celendin, Sorochuco	H
116	34424	CPTG1412	Claudia Torres	Cajamarca, Celendin, Sorochuco	H

Nota. Elaboración propia

Eliminación del efecto alométrico en el tamaño corporal

El efecto del tamaño en cada variable fue transformado siguiendo la técnica del modelo alométrico (Lleonart *et al.*, 2000); en este se emplea el control de variación, el cual ha sido empleado en reptiles (Villamil *et al.*, 2017). La fórmula que se ejecutó en el *software* Excel para Windows 10 de Microsoft es la siguiente:

$$Y_i^* = Y_i \left[\frac{X_0}{X_i} \right]^b$$

Y_i^* = valor de la variable transformada

Y_i = valor de la variable del espécimen a transformar (i).

X_0 = promedio del tamaño, en este caso, la longitud hocico-cloaca de todos los especímenes

X_i = longitud hocico-cloaca del espécimen (i).

b = recta de regresión para cada variable o covarianza $(\ln(X), \ln(Y))$ / varianza $(\ln(X))$

Análisis estadístico

Los datos morfométricos no transformados de ambos sexos fueron comparados utilizando medidas de tendencia central (media) y medidas de dispersión (rango y desviación estándar). Un primer proceso de inferencia probabilística con los datos morfométricos transformados fue la hipótesis sobre su distribución normal multivariante mediante la gráfica distancia de Mahalanobis vs. el cuantil de la distribución chi-cuadrado y la prueba de Henze-Zirkler. Luego, un segundo proceso se realizó con la variable cualitativa nominal "sexo" en la matriz de datos, se analizó una dispersión de datos y prueba T^2 de Hotelling. Después, el tercer proceso fue el cumplimiento de la correlación y normalidad multivariante de especímenes agrupados con base en los resultados del análisis molecular para *G. peruana* (Rodríguez *et al.*, 2019). Para ello se empleó la técnica multivariante clúster no

jerárquico mediante una matriz de correlaciones entre las variables y dos pruebas conexas (el determinante $|R|$ y esfericidad de Bartlett) (Montoya, 2007).

Por otro lado, el cuarto proceso fue el cumplimiento de los grupos con distribución normal multivariada mediante la prueba Henze-Zirkler y la gráfica de la distancia de Mahalanobis vs. el cuantil de la distribución chi-cuadrado, el cual es importante para que los métodos de componentes principales (ACP), función discriminante (AFD) y varianza multivariante global (MANOVA) brinden resultados confiables (Porras, 2016). Finalmente, en el quinto proceso, se evaluó mediante una prueba de hipótesis si los vectores de medias de cada grupo son diferentes. Para ello se aplicó un MANOVA considerando matrices de varianzas y covarianzas similares, asimismo, fueron evaluados en pares para determinar si son iguales aplicando la prueba T^2 de Hotelling y asumiendo matrices de varianzas y covarianzas homogéneas.

El método de componentes principales reconoció las nuevas variables que explican mejor la variabilidad morfológica observada. Para el método discriminante, se asumió inicialmente homogeneidad de las matrices de varianzas y covarianzas con la prueba M de Box y el método de selección paso a paso para contrastar la hipótesis estadística multivariante. Además, con fines comparativos, se obtuvo la tasa correcta de clasificación y se determinó qué variables las distinguen. Luego, los datos fueron procesados y analizados mediante los programas estadísticos IBM SPSS 21 (George, 2012). Mientras que, la normalidad multivariante fue evaluada mediante el paquete MVN 4.0.2 (Korkmaz *et al.*, 2014); la prueba Hotelling, con ICSNP 1.1-0 (Nordhausen *et al.*, 2015); el MANOVA, con Compositional 2.2 prueba de James (Tsagris *et al.*, 2017), y el análisis de componentes principales, con FactoMineR 1.39 (Husson *et al.*, 2017) y Factoextra 1.0.4 (Kassambara *et al.*, 2017) empleando el programa R (R Core Team, 2016). Toda evaluación estadística se realizó a un nivel de significancia del 0.05.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Comparaciones morfológicas

La estadística univariada de todos los caracteres morfológicos no transformados distribuidos en *G. dissimilis* (Cajamarca y La Libertad) y *G. peruana sensu stricto* (Áncash, Lima, Pasco y Junín) mostró que las hembras presentan mayor tamaño corporal que los machos (Tabla 3). Asimismo, los datos

morfométricos transformados de ambos grupos evidenciaron la distribución normal multivariante mediante la prueba de Henze-Zirkler (HZ = 0.996, p-valor = 0.309). Por otra parte, la variable cualitativa nominal sexo en su dispersión muestra una superposición de datos y el valor de la prueba T^2 de Hotelling fue mayor que el nivel de significancia del 5 % (p-valor = 0.271). Estos resultados indican que no existen diferencias significativas en el vector de medias entre hembras y machos.

Tabla 3. Estadística univariada de 16 variables morfométricas no transformadas para *Gastrotheca dissimilis* y *Gastrotheca peruana* sensu stricto

Características morfológicas	sexo	G. dissimilis (grupo 1) (29 ♀, 29 ♂)			G. peruana s.s. (grupo 2) (27 ♀, 31 ♂)		
		media	rango	sd	media	rango	sd
Longitud hocico-cloaca (LHC)	♀	42.62	33.68-52.19	4.58	40.91	32.42-51.89	5.25
	♂	41.76	33.0-50.05	4.6	36.87	28.1-42.17	4.01
Longitud de la tibia (LTI)	♀	19.54	15.26-23.36	2.19	17.36	13.78-21.83	2.41
	♂	19.65	15.32-25.68	2.44	15.6	12.9-18.36	1.39
Longitud del pie (LPI)	♀	18.34	13.84-21.20	2.26	16.57	12.67-22.51	2.56
	♂	17.83	13.24-21.68	2.15	14.84	11.69-17.47	1.47
Longitud de la cabeza (LC)	♀	14.76	12.35-17.36	1.29	13.26	10.97-15.44	1.08
	♂	14.52	12.05-16.41	1.04	12.38	10.0-14.77	1.04
Ancho de la cabeza (AC)	♀	16.7	13.67-20.35	1.62	15.07	12.27-18.72	1.51
	♂	16.3	13.06-19.43	1.5	14.15	11.31-16.88	1.2
Distancia interorbital (DIO)	♀	3.83	2.67-4.67	0.53	3.93	3.4-4.8	0.32
	♂	4.12	2.99-5.75	0.68	3.55	3.03-4.05	0.26
Ancho del párpado (AP)	♀	3.57	2.88-4.89	0.52	3.38	2.53-4.16	0.39
	♂	3.43	2.54-4.35	0.45	3.05	2.22-3.7	0.37
Distancia entre fosas nasales (DFN)	♀	2.9	2.43-3.61	0.32	2.82	2.39-3.26	0.23
	♂	2.94	2.19-3.64	0.34	2.69	2.26-3.36	0.27
Diámetro del ojo (DO)	♀	4.18	3.29-5.0	0.41	4.2	3.39-3.26	0.43
	♂	4.26	3.62-5.13	0.41	3.89	3.2-4.6	0.34
Distancia órbita del ojo-fosa nasal (DOFN)	♀	3.81	3.08-4.74	0.4	3.43	2.94-4.46	0.39
	♂	3.72	2.79-4.27	0.32	3.16	2.79-3.69	0.25
Distancia órbita del ojo-mandíbula (DOM)	♀	2.46	1.82-3.1	0.36	2.2	1.63-3.06	0.31
	♂	2.2	1.62-2.67	0.28	2.03	1.71-2.66	0.23
Distancia fosa nasal-mandíbula (DFNM)	♀	3.36	2.24-4.33	0.43	3.19	2.7-3.86	0.3
	♂	3.31	2.56-4.15	0.35	2.95	2.42-3.27	0.17
Diámetro del tímpano (DT)	♀	2.34	1.45-2.94	0.37	2.06	1.5-2.76	0.34
	♂	2.43	1.78-3.05	0.34	1.89	1.37-2.5	0.27
Longitud del pulgar (LPU)	♀	7.63	5.96-9.34	0.99	6.98	5.32-9.35	1.02
	♂	7.72	6.30-9.76	1.05	6.06	4.95-6.8	0.43
Longitud del tercer dedo de la mano (LTD)	♀	13.26	10.08-16.85	1.77	12	9.17-14.76	1.72
	♂	13.24	9.83-16.98	1.75	10.81	8.96-11.99	0.8
Ancho del disco del tercer dedo de la mano (AD)	♀	1.62	1.14-2.12	0.26	1.52	1.0-1.79	0.21
	♂	1.66	0.95-2.35	0.38	1.46	1.16-1.96	0.19

Nota. Elaboración propia

Análisis de correlación y normalidad multivariante

El agrupamiento de los especímenes con sus variables morfométricas

transformadas según los resultados del análisis filogenético presentó correlación y normalidad multivariante (Tabla 4).

Tabla 4. Análisis estadístico multivariante de 15 variables morfométricas transformadas para *Gastrotheca dissimilis* (grupo 1) y *Gastrotheca peruana* sensu stricto (grupo 2)

Análisis	Grupos	Individuos (total)	Correlación Global		Prueba de normalidad Multivariante Henze-Zirkler (HZ) ($\alpha = 0.05$)
			Determinante R	Prueba de esfericidad Bartlett ($\alpha = 0.05$)	
Filogenético	1	58	2.233880E-04	Chi-cuadrado aprox. = 430.1377; Sig.= 0.000	HZ= 0.989; Sig.= 0.874
	2	58	1.586652E-04	Chi-cuadrado aprox. = 447.6426; Sig.= 0.000	HZ= 0.995; Sig.= 0.309

Nota. Elaboración propia

Análisis de varianza multivariante (MANOVA)

La prueba global mostró que los vectores de medias de agrupamiento son diferentes (p-valor = 4.596646e-14). Para la prueba T^2 de Hotelling, los grupos también presentaron diferencias significativas ($0.000 < 0.05$). Estos resultados indican que las especies son diferentes entre sí.

Análisis de componentes principales (ACP)

Los dos primeros componentes principales con valores propios mayores que 1 constituyen el 52.43 % de la varianza total contenida en los datos originales (Tabla 5).

Tabla 5. Componentes principales que explican mejor la variación morfométrica en *Gastrotheca dissimilis* y *Gastrotheca peruana* sensu stricto

Variables	Componentes principales	Valores propios	% de varianza explicada
Morfométricas	1	5.9756056	39.8373706
	2	1.8882607	12.5884045
	3	1.2912006	8.6080040
	4	1.0626299	7.0841992
	5	0.8351431	5.5676207

Nota. Elaboración propia

La evaluación del plan principal formado por el primer y segundo componente muestra la correlación significativa de nueve variables morfométricas. En el primer componente (Dimensión 1), siete variables destacan con una correlación positiva: ancho de la cabeza (AC), largo de la cabeza (LC), longitud de la tibia

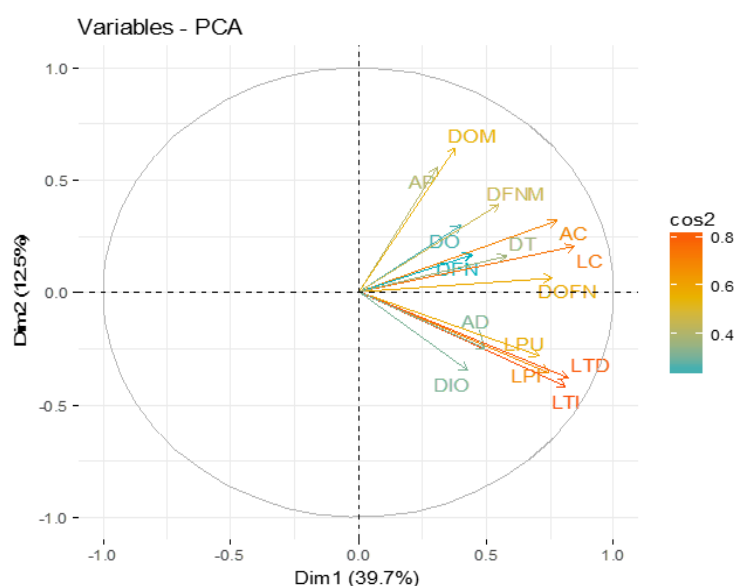
(LTI), longitud del pie (LPI), longitud del tercer dedo (LTD), distancia orbita fosa nasal (DOFN) y longitud del pulgar (LPU). En el segundo componente (Dimensión 2), destacan dos variables con una correlación positiva: la distancia orbita mandíbula (DOM) y ancho del párpado (AP) (Tabla 6, Figura 1).

Tabla 6. Coeficiente de correlación de cada variable para las dos primeras componentes principales

Variables	Dimensión 1	Dimensión 2
LTI	0.8110452	-0.42193285
LPI	0.7459518	-0.35690107
LC	0.8470713	0.20596291
AC	0.7774477	0.32579537
DIO	0.4291511	-0.35193063
AP	0.3048455	0.55821137
DFN	0.4465051	0.29799254
DO	0.3972281	0.29799254
DOFN	0.7608758	0.06459336
DOM	0.3865715	0.64377507
DFNM	0.5558650	0.38590092
DT	0.5846849	0.16283553
LPU	0.7072421	-0.28169098
LTD	0.822496	-0.38316091
AD	0.4992505	-0.24929331
Valores propios	5.9756056	1.8882607
Prop. Acum.	39.8373706	52.42578

Nota. 15 variables morfométricas de *Gastrotheca dissimilis* y *Gastrotheca peruana* sensu stricto.
Fuente. Elaboración propia

Figura 1. Círculo de correlaciones de variables en *Gastrotheca dissimilis* y *Gastrotheca peruana* sensu stricto para las dos primeras componentes principales

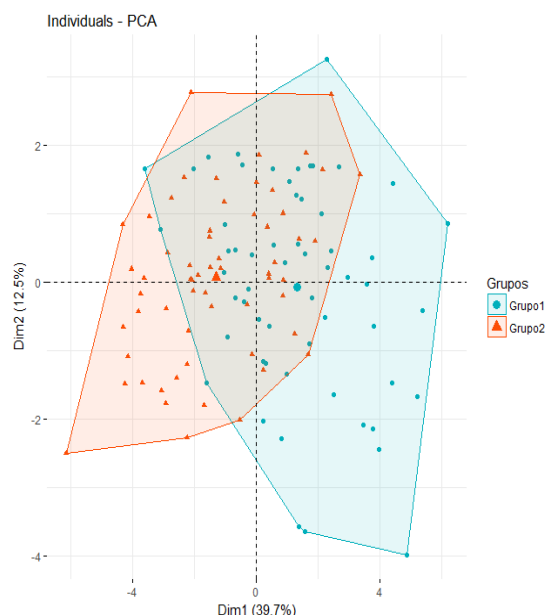


Nota. Elaboración propia

El alcance bidimensional de los dos primeros componentes principales muestra una superposición importante de ambas especies, sin embargo, desde un punto de vista morfométrico, es posible notar que *G. dissimilis* tiende a ubicarse hacia los valores positivos ACP1 y valores negativos de ACP2; mientras que *G. peruana* s.s., lo contrario (Figura 2).

Respecto a las nueve variables con mayor correlación, el primer grupo de especímenes tienden a tener mayor longitud en el largo y ancho de la cabeza, tibia, pie, tercer dedo, orbita-fosa nasal, pulgar y longitud órbita-mandíbula; mientras que el segundo grupo presenta menores longitudes, a excepción del ancho del párpado que tiende a ser similar con el primer grupo.

Figura 2. Proyección bidimensional de datos morfométricos (individuos) en las dos primeras componentes principales para el grupo1: *G. dissimilis* (Cajamarca y La Libertad) y grupo2: *G. peruana* s.s. (Áncash, Lima, Junín y Pasco)



Nota. Elaboración propia

Análisis discriminante

La asociación mostró matrices de varianza (lambda de Wilks) y covarianza (prueba M de Box) con valores próximos a 0 debido al grado de dispersión de los

datos, lo cual indica diferencias en los grupos ($0.000 < 0.05$). En ese sentido, los dos grupos obtenidos en el análisis filogenético mostraron una tasa correcta de clasificación del 84.5 % (Tabla 7).

Tabla 7. Tasa correcta de clasificación para los grupos. 1: *Gastrotheca dissimilis* y 2: *Gastrotheca peruana* ss

Descripción	Asociación filogenética (dos grupos)
Tasa correcta de clasificación (%)	84.5
Número de individuos correctamente clasificados/ Porcentaje 1	1 = 48/82.8 % 2 = 50/86.2 %
Número de individuos incorrectamente clasificados/ Porcentaje 2	1 = 10/17.2 % 2 = 10/13.8 %

Nota. Porcentaje 1: individuos correctamente clasificados. Porcentaje 2: individuos incorrectamente clasificados.

Fuente. Elaboración propia

Por otro lado, las variables que más contribuyeron a la clasificación son la longitud de la cabeza (LC), diámetro del ojo (DO), longitud de la tibia (LTI),

distancia inter-orbital (DIO) y ancho del disco del tercer dedo de la mano (AD) (Tabla 8).

Tabla 8. Prueba de igualdad de matrices de varianzas y covarianzas en *G. dissimilis* y *G. peruana* s.s. usando el análisis discriminante con el método de selección paso a paso

Asociación filogenética				
Variabes	Lambda de Wilks	F _(2,114) de Snedecor	p-valor	M de Box
LC	0.63	42.696	0.000	0.000
DO	0.489	8.59		
LTI	0.530	18.623		
DIO	0.475	5.246		
AD	0.470	3.981		

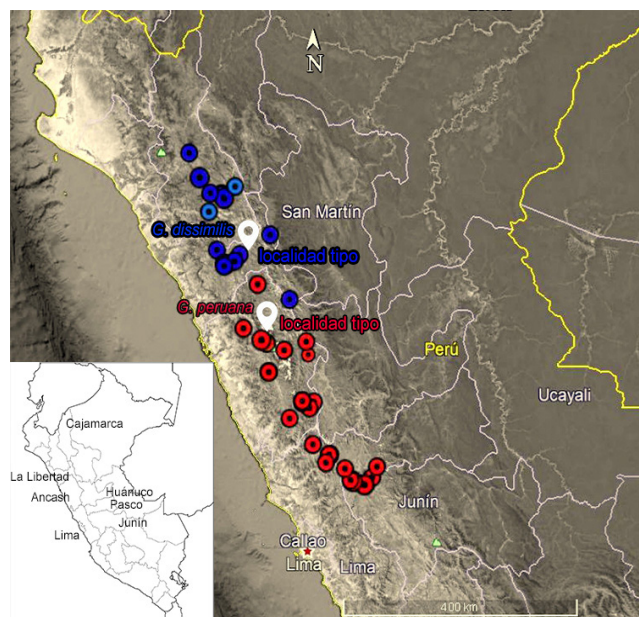
Nota. Elaboración propia

Distribución geográfica

La primera agrupación (Figura 3) la conforma *G. dissimilis*. Esta se distribuye en Cajamarca por los Andes occidentales (2560-3950 m s. n. m.), donde se ubican los ríos Chicama, Jequetepeque y Reque, valle del río Marañón y la cordillera de Huancabamba. En La Libertad, por la región norcentral de los Andes occidentales y centrales (2525-4202 m s. n. m.), donde se ubican los ríos Santa y Moche, el valle del río Marañón, nudo de Mollepata y el Cañón del Pato. Entre los especímenes examinados en esta región se incluyen los topotipos (MUSM 9813, 9814, 32122, 32123) colectados de la localidad tipo (distrito de Huamachuco) y el lectotipo *G. peruana dissimilis* (MUSM 7740) (Vellard, 1957; Morales *et al.*, 1990).

Por otro lado, la segunda agrupación (Figura 3) está compuesta de especímenes de *G. peruana sensu stricto*. Entre Áncash y Lima, se distribuye por la región central de los Andes (3574-4712 m s. n. m.), donde se encuentran el valle del río Marañón y las cordilleras Blanca y Huayhuash; entre los especímenes examinados se incluye un topotipo de *G. peruana* (MUSM 36589). Ahora bien, entre Pasco y Junín se distribuye por la región central de los Andes occidentales (3595-4340 m s. n. m.), donde está presente el valle del río Marañón y el nudo de Pasco; entre los especímenes examinados se incluye el lectotipo de *G. peruana junensis* (MUSM 1594) (Vellard, 1957; Morales *et al.*, 1990).

Figura 3. Distribución geográfica de las dos especies



Nota. Grupo 1: Azul, *G. dissimilis* (Cajamarca y La Libertad); Grupo 2: Rojo, *G. peruana* s.s. (Áncash, Lima, Pasco y Junín).

Fuente. Elaboración propia

DISCUSIÓN

Morfometría clásica y variaciones morfológicas

La información publicada propone que *G. peruana sensu lato*, con su amplia distribución, puede ser un complejo de especies y subespecies. Respecto a ello, Vellard (1957) reconoció tres subespecies con base en tres evidencias: índices cefálicos, longitud de las patas y pustulación en el dorso del cuerpo. Para *G. p. peruana*, el autor examinó los sintipos de Caraz (2300 m s. n. m.), ocho especímenes adultos procedentes de Cajamarca (2800 m s. n. m.) y numerosos renacuajos de Cutervo (2300 m s. n. m.). Asimismo, caracterizó a la subespecie por el ancho de la cabeza casi igual al largo ($AC \leq LC$), el diámetro del ojo mayor que el del tímpano ($DO > DT$), los pies relativamente largos y la glándula dorsal pustular bien desarrollada. De los caracteres descritos, el carácter morfométrico ($DO > DT$) es observado en *G. dissimilis* y *G. peruana* s.s., y el carácter morfológico con glándulas dorsales pustulares, en *G. dissimilis*.

En el caso de *G. p. dissimilis*, Vellard (1957) examinó 50 adultos, entre ellos el lectotipo (MUSM 7740) (Morales et al., 1990), varios juveniles y tetrápodos de Huamachuco (3650 m s. n. m.). Los especímenes fueron caracterizados basado en el

ancho de la cabeza que es mayor al largo ($AC > LC$), los pies relativamente largos y las glándulas dorsales poco desarrolladas. De los caracteres mencionados, el carácter morfométrico ($AC > LC$) es observado en *G. dissimilis* y *G. peruana s.s.*, y el carácter morfológico con glándulas dorsales pustulares, en *G. dissimilis*.

Respecto a *G. p. junensis*, el autor examinó cinco especímenes de la laguna Punrun (4400-4600 m s. n. m.), entre ellos el lectotipo (MUSM 1595) (Morales et al., 1990), cinco especímenes de Cazapato en la laguna de Junín (4000 m s. n. m.) y varios juveniles. La subespecie fue caracterizada por el ancho de la cabeza que es mayor al largo ($AC > LC$), las patas posteriores muy cortas y las glándulas dorsales muy desarrolladas formando gruesos cordones. De los caracteres descritos, el carácter morfométrico ($AC > LC$) es observado en *G. dissimilis* y *G. peruana s.s.*, y el carácter morfológico con glándulas dorsales pustulares, en *G. dissimilis*.

Por otro lado, Duellman (2015) examinó especímenes de Cajamarca ($n = 10$) de *G. p. dissimilis*, Áncash ($n = 11$) de *G. p. peruana*, Huánuco ($n = 13$) y Junín ($n = 2$) de *G. p. junensis*. Los datos morfométricos fueron analizados usando el modelo de cinco pasos Jackknifed y transformados a base 10 ($\log_{10}$); a partir de ello, la función discriminante paso a paso dio como resultado el 56 % de especímenes clasificados correctamente. Adicionalmente, la longitud hocico-cloaca (LHC), ancho de la cabeza (AC), ancho del párpado (AP), longitud del pulgar (LPU) y diámetro del ojo (DO) fueron más grandes en poblaciones de Cajamarca y Áncash que en las de Huánuco y Junín. El autor consideró que los datos estadísticos obtenidos no respaldaban el reconocimiento de más de un taxón, por lo que las subespecies no fueron reconocidas.

En el presente estudio, con la exclusión de la longitud total (longitud hocico-cloaca, LHC) y las variables morfométricas transformadas, los resultados estadísticos fueron significativos para reconocer la tendencia de separación de más de un taxón, las dos primeras componentes con 52.43 % de varianza contenida en los datos y 84.5 % de correcta clasificación.

Divergencia morfológica y genética

En este estudio se ha demostrado que distintas líneas de investigación autónoma pueden concordar para probar, apoyar y contribuir a resolver problemas taxonómicos. En ese sentido, la morfología es el medio por el cual los organismos interactúan con el ambiente, y las variaciones en tamaño y forma pueden tener consecuencias fisiológicas y mecánicas (Gibson *et al.*, 1984). Por lo tanto, bajo condiciones ambientales similares, un individuo con mayor tamaño corporal que otro es generalmente más resistente a la deshidratación mediante evaporación

(Shoemaker, 1992). Hay evidencia de que la competencia por recursos puede ser la causa para la organización de algunas comunidades con acceso a diferentes recursos basado en la diferencia de tamaño corporal, como lo muestra la rana arbórea del género *Osteopilus* (Fitzinger, 1843; Moen y Wiens, 2008; Wiens *et al.*, 2007). Asimismo, la diferencia de tamaño entre dos especies arbóreas del género *Hyla* en Corea del Sur puede indicar selección de microhábitat como resultado de competencia (Borzée *et al.*, 2013; Meshaka, 2001).

En el presente estudio, la estadística descriptiva y el análisis multivariante identificaron a *G. dissimilis* con mayor tamaño corporal que *G. peruana sensu stricto*. Esta ventaja aparente podría indicar la selección de mejores hábitats, microhábitats, consumir un rango mayor de presas y mejor resistencia a áreas de bosques relativamente más secos o con actividad antrópica. Sin embargo, es necesario realizar más estudios en ecología para aceptar o rechazar las hipótesis.

En síntesis, la divergencia genética puede ocurrir en niveles bajos de flujo génico, entre los cuales los factores, como la selección natural, son los que causan la diferenciación (Gentry, 1989; Schneider *et al.*, 1999). Al respecto, Rodríguez *et al.* (2019), con métodos filogenéticos y con base en segmentos del gen mitocondrial 16S ARNr, encontraron cambios genéticos dentro de lo que actualmente se conoce como *Gastrotheca peruana sensu lato*. El resultado estadístico en este estudio morfométrico aporta evidencia sobre cambios significativos en el tamaño y la forma de las dos especies propuestas.

CONCLUSIÓN

Las hembras de *Gastrotheca dissimilis* y *Gastrotheca peruana sensu stricto* presentaron un mayor tamaño corporal en comparación con los machos, lo cual fue comprobado por la exclusión de su longitud total y las variables morfométricas transformadas, así, presentaron separación de taxones. Sin embargo, estas especies se encuentran influenciadas por su distribución, dado que habitan en zonas diferentes, por lo cual su desarrollo morfológico está relacionado por otros factores como la calidad y cantidad de sus presas, hábitat más seco o húmedo y actividad antropogénica. Además, la divergencia genética ocurre por selección natural, lo cual es la causa de diferenciación entre ambas especies. Finalmente, es necesario realizar investigaciones dedicadas a las diferencias de hábitat y ecosistemas de estas dos especies para continuar con esta línea de investigación.

REFERENCIAS

- Barbour, T., & Noble, G. (1920). Some amphibians from northwestern Peru, with a revision of the genera *Phyllobates* and *Telmatobius*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 63(8), 395-427. https://multimedia20stg.blob.core.windows.net/publicaciones/Barbour_and_Noble_1920.pdf
- Borzée, A., Park, S., Kim, A., Kim, H., & Jang, Y. (2013). Morphometrics of two sympatric species of tree frogs in Korea: a morphological key for the critically endangered *Hyla suweonensis* in relation to *H. japonica*. *Animal Cells and Systems*, 17(5), 348-356. <https://doi.org/10.1080/19768354.2013.842931>
- Boulenger, G. (1900). Descriptions of new batrachians and reptiles collected by Mr. P. O. Simons in Peru. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(32), 181-186. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/51611>
- Duellman, W., & Fritts, T. (1972). A taxonomic review of the southern Andean marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*). *Occasional Papers of the Museum of Natural History Museum the University of Kansas*, 9, 1-37. <https://www.biodiversitylibrary.org/part/12128>
- Duellman, W., & Trueb, L. (1988). Cryptic species of hylid marsupial frogs in Peru. *Journal of Herpetology*, 22(2), 159-179.
- Duellman, W., Catenazzi, A., & Blackburn, D. (2011). A new species of marsupial frog (Anura: Hemiphractidae: *Gastrotheca*) from the Andes of southern Peru. *Zootaxa*, 3095, 1-14.
- Duellman, W., Barley, A., & Venegas, P. (2014). Cryptic species diversity in marsupial frogs (Anura: Hemiphractidae: *Gastrotheca*) in the Andes of northern Peru. *Zootaxa*, 3768(2), 159-177. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3768.2.4>
- Duellman, W. (2015). *Marsupial frogs: Gastrotheca & allied genera Marsupial Frogs: Gastrotheca and Allied Genera*. Johns Hopkins University Press.
- Fitzinger, L. (1843). *Systema Reptilium. Fasciculus primus*. Braumüller et Seidel. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.4694>
- Frost, D. (2021). *Amphibians Species of the World: An Online Reference. Version 6.1*. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001

- Gentry, A. (1989). Speciation in tropical forests. In L. Holm-Nielsenm I. Nielsen and H. Balslev (eds.), *Tropical Forests: Botanical Dynamics, Speciation and diversity* (pp. 113-114). Academic Press. <https://es.b-ok.lat/book/2217825/ed51f4>
- George, D. (2012). *IBM SPSS Statistics 21 Step by Step: A simple guide and reference* (13.^a ed). Pearson Education, USA.
- Gibson, A., Baker, A., & Moeed, A. (1984). Morphometric variation in introduced populations of the Common Myna (*Acridotheres tristis*): an application of the jackknife to principal component análisis. *Systematic Biology*, 33(4), 408-421.
- Huang, Y., Hu, J., Wang, B., Song, Z., Zhou, C., & Jiang, J. (2016). Integrative taxonomy helps to reveal the mask of the genus *Gynandropaa* (Amphibia: Anura: Dicroglossidae). *Integrative Zoology*, 11, 134-150. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12169>
- Husson, F., Josse, J., Le., S., & Mazet, J. (2017). *FactoMineR: Multivariate exploratory data analysis and data mining with R*. R package. version 1.39. <https://cran.r-project.org/web/packages/FactoMineR/index.html>
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2017). *Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses*. R packages version 1.0.5. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/index.html>
- Korkmaz, S., Goksuluk, D., & Zararsiz, G. (2014). *MVN: An R package for assessing multivariate normality version 4.0.2*. <https://journal.r-project.org/archive/2014-2/korkmaz-goksuluk-zararsiz.pdf>
- Lehr, E., & Catenazzi, A. (2011). A new species of marsupial frog (Anura: Hemiphraetidae: *Gastrotheca*) from the Río Abiseo National Park in Peru. *Herpetologica*, 67(4), 449-459. <https://doi.org/10.1655/HERPETOLOGICA-D-11-00002.1>
- Lleonart, J., Salat, J., & Torres, G. (2000). Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205(1), 85-93. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2043>
- Meshaka, W. (2001). *The Cuban treefrog in Florida: life history of a successful colonizing species*. University press of Florida.
- Montoya, O. (2007). Aplicación del análisis factorial a la investigación de mercados. Caso de Estudio. *Universidad Tecnológica de Pereira, Scientia ET Technica*, 13(35), 281-286. <https://www.redalyc.org/pdf/849/84903549.pdf>

- Morales, V., Carrillo, N. y Ortega, H. (1990). El material tipo de peces, anfibios y reptiles en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. *Publicaciones del Museo de Historia Natural, serie A, Zoología*, (33), 1-7. https://museohn.unmsm.edu.pe/docs/pub_zoologia/Publicaciones%20Zologia%20Serie%20A%20N%C2%B0%2033.pdf
- Moen, D., & Wiens, J. (2008). Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body-size evolution in Caribbean treefrogs (Hylidae: *Osteopilus*). *Evolution*, 63(1), 195-214. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00538.x>
- Nordhausen, K., Sirkia, S., Oja, H., & Tyler, D. (2015). *ICSNP: Tools for multivariate Nonparametric version 1.1-0*. <https://cran.r-project.org/web/packages/ICSNP/ICSNP.pdf>
- Orrico, V., Nunes, I., Mattedi, C., Fouquet, A., Lemos, A., Show Less, W., Rivera-Correa, M., Lyra, M., Loebmann, D., Pimenta, B., Caramaschi, U., Rodríguez, M., & Haddad, C. (2017). Integrative taxonomy supports the existence of two distinct species within *Hypsiboas crepitans* (Anura: Hylidae). *Salamandra*, 53(1), 99-113. <https://bit.ly/3F1v77l>
- Ortega-Andrade, H., Rojas-Soto, O., Valencia, J., Espinosa de los Monteros, A., Morrone, J., Ron, S., & Cannatella, D. (2015). Insights from Integrative Systematics Reveal Cryptic Diversity in *Pristimantis* frogs (Anura: Craugastoridae) from the upper Amazon basin. *PLoS ONE*, 10(11), e0143392. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143392>
- Padial, J., & De la Riva, I. (2009). Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 155(1), 97-122. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2008.00424.x>
- Priti, H., Roshmi, R., Ramya, B., Sudhira, H., Ravikanth, G., Aravind, N., & Guruaja, K. (2016). Integrative taxonomic approach for describing a new cryptic species of bush frog (Raorchestes: Anura: Rhacophoridae) from the western Ghats, India. *PLoS ONE*, 11(3), e0149382. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149382>
- Porras, J. (2016). Comparación de pruebas de normalidad multivariada. *Anales Científicos*, 77(2), 141-146. <https://doi.org/10.21704/ac.v77i2.483>
- R Core Team. (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org/>.

- Rodríguez, D., D' Elía, G., Ortega, H. y Aguilar, C. (2019). Revisión taxonómica de la rana marsupial *Gastrotheca peruana* (Amphibia: Hemiphractidae) en base al gen mitochondrial 16S. *Revista Peruana de Biología*, 26(4), 461-468. <https://doi.org/10.15381/rpb.v26i4.16238>
- Rojas, R., Chaparro, J., Carvalho, V., Avila, R., Farias, I., Hrbek, T., & Gordo, M. (2017). Uncovering the diversity in the *Amazophrynella minuta* complex: integrative taxonomy reveals a new species of *Amazophrynella* (Anura, Bufonidae) from southern Peru. *Zookey*, 563, 43-71. <https://doi.org/10.3897/zookeys.563.6084>
- Schneider, C. Smith, T., Larison, B., & Moritz, C. (1999). A test of alternative models of diversification in tropical rainforests: ecological gradients vs. rainforest refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96, 13869-13873. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.24.13869>
- Shoemaker, V., Hillman, S., Hillyard, S., Jackson, D., Mcclanahan, L., Withers, P., & Wygoda, M. (1992). Exchange of water, ions, and respiratory gases in terrestrial amphibians. En M. Feder y W. Burggren (eds.), *Environmental physiology of the amphibians* (pp. 125-150). Univ. of Chicago Press, IL.
- Tsagris, M., Athineou, G., & Alenazi, A. (2017). *Compositional: Compositional data analysis. version 2.7*.
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza, & Species Survival Commission. (2014). *Gastrotheca monticola*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T57460802A43185891.en>.
- Vacher, J., Kok, P., Rodrigues, M., Lima, J., Lorenzini, A., Martinez, Q., Fallet, M., Courtois, E., Blanc, M., Gaucher, P., Dewynter, M., Jairam, R., Ouboter, P., Thébaud, C., & Fouquet, A. (2017). Cryptic diversity in Amazonian frogs: Integrative taxonomy of the genus *Anomaloglossus* (Amphibia: Anura: Aromobatidae) reveals a unique case of diversification within the Guiana Shield. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112, 158-173. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.04.017>.
- Vellard, J. (1957). Estudios sobre batracios andinos. El género *Gastrotheca*. *Memorias del Museo de Historia Natural UNMSM*, IV(5), 1-47. <https://museohn.unmsm.edu.pe/memorias.html>
- Venegas, P., García-Ayachi, L., Echevarría, L., Paluh, D., Chávez-Arribasplata, J., Marchelie, A., & Catenazzi, A. (2021). A new species of marsupial frog (Anura;

Gastrotheca) from the Cordillera de Colán in northeastern Peru. *Vertebrate Zoology*, 71, 201.

Villamil, J., Camargo, A., & Maneyro, R. (2017). Morphological variation and sexual dimorphism in *Liolaemus wiegmanni* (Dumeril y Bibron, 1837) (Squamata: Liolaemidae) from Uruguay. *Acta Herpetologica*, 12(1), 3-17. https://doi.org/10.13128/Acta_Herpetol-18188

Wiens, J., Kuczynski, C., Duellman, W., & Reeder, T. (2007). Loss and re-evolution of complex life cycles in marsupial frogs: does ancestral trait reconstruction mislead? *Evolution*, 61, 1886-1899. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00159.x>