



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**SISTEMÁTICA MOLECULAR DEL SUBGÉNERO *SYRRHOPHUS* (AMPHIBIA:  
ELEUTHERODACTYLIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**RAQUEL HERNÁNDEZ AUSTRIA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GABRIELA PARRA OLEA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ABRIL, 2025**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

---

Tel. (52+55) 56224800 ext.82578

**Universidad Nacional Autónoma de México**  
**Secretaría General**  
**Coordinación General de Estudios de Posgrado**

**Dr. Arturo Carlos Il Becerra Bracho**  
**Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas**  
**Presente**

Quien suscribe, Dra. Gabriela Parra Olea, tutora principal de Raquel Hernández Austria, con número de cuenta 518022752, integrante del alumnado de Doctorado en Ciencias Biológicas, del Posgrado en Ciencias Biológicas, manifiesto bajo protesta de decir verdad que conozco el trabajo escrito de graduación elaborado por la alumna Raquel Hernández Austria, cuyo título es: “Sistemática molecular del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae)”, así como el reporte que contiene el resultado emitido por la herramienta tecnológica de identificación de coincidencias y similitudes con la que se analizó ese trabajo, para la prevención de faltas de integridad académica.

De esta manera, con fundamento en lo previsto por los artículos 96, fracción III del Estatuto General de la UNAM; 21, primero y segundo párrafos, 32, 33 y 34 del Reglamento General de Exámenes y; 22, 49, primer párrafo y 52, fracción II del Reglamento General de Estudios de Posgrado, **AVALO** que el trabajo de graduación presentado se envíe al jurado para su revisión y emisión de votos, por considerar que cumple con las exigencias de rigurosidad académica previstas en la legislación universitaria.

Protesto lo necesario,

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 13 de noviembre de 2024.



---

**Dra. Gabriela Parra Olea**  
**Tutora principal**

**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y  
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL**

(Graduación con trabajo escrito)

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo a lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

Sistemática molecular del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae)

Que presenté para obtener el grado de DOCTORA EN CIENCIAS, es original, de mí autoría y lo realicé con rigor metodológico exigido por el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referenciadas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de obtención de mi grado académico.

**Atentamente**

**HERNANDEZ AUSTRIA RAQUEL  
No. de cuenta UNAM: 518022752**

**(Nombre, firma y número de cuenta del estudiante)**

## CARTA DE AUTORIZACIÓN PARA EL DEPÓSITO Y PUBLICACIÓN DE TESIS Y TRABAJOS ESCRITOS EN REPOSITORIOS Y PLATAFORMAS DIGITALES ADMINISTRADAS POR LA UNAM

Quien(es) suscribe(n), en mi(nuestro) carácter de persona(s) autora(s) y titular(es) de los derechos patrimoniales de la obra especificada en el numeral 7 (en adelante EL CONTENIDO DIGITAL) hago(cemos) las siguientes manifestaciones:

1. Declaro(amos) ser la(s) persona(s) autora(s) y titular(es) de los derechos patrimoniales de EL CONTENIDO DIGITAL, el cual es una creación original de acuerdo con lo señalado en el Artículo 3o<sup>1</sup> de la Ley Federal del Derecho de Autor y cuento(amos) con los derechos patrimoniales sobre la misma, por lo que no existe ningún impedimento jurídico para el otorgamiento de la presente autorización, considerando que la obra no es resultado de una relación laboral, ni se trata de una obra por encargo o realizada por comisión expresa de la Federación o de cualquier otra persona física o jurídica, de derecho público o privado. En razón de lo anterior, manifiesto que no existe impedimento, ni restricción para el otorgamiento de la presente autorización de EL CONTENIDO DIGITAL en repositorios y plataformas digitales administradas por la UNAM. En caso de presentarse cualquier reclamación o acción sobre violación a los derechos de Propiedad Intelectual relacionadas con EL CONTENIDO DIGITAL, asumo(imos) toda la responsabilidad, para todos los efectos, exentando por cuenta propia a la UNAM de responsabilidad por eventuales reclamaciones.
2. Declaro(amos) conocer y cumplir el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, con apego a las implicaciones<sup>2</sup> del principio de integridad y honestidad académica. Por lo que manifiesto(amos) que EL CONTENIDO DIGITAL enviado al sistema administrado por la Dirección General de Bibliotecas y Servicios Digitales de Información, es la versión final y completa, ha sido aprobado por la persona directora del mismo y por el comité tutor, no se ha presentado en ninguna Institución Educativa.
3. Declaro(amos) conocer y aceptar los *Lineamientos generales para regular la generación de constancias de no adeudo de libros y gestión de tesis y trabajos*

---

<sup>1</sup> Artículo 3°. *Las obras protegidas por esta Ley son aquellas de creación original susceptibles de ser divulgadas o reproducidas en cualquier forma o medio.*

<sup>2</sup> *Citar las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u obras artísticas que se empleen en el trabajo universitario, y no sustraer o tomar la información generada por otros o por sí mismo sin señalar la cita correspondiente u obtener su consentimiento y acuerdo.*

*No falsificar, alterar, manipular, fabricar, inventar o fingir la autenticidad de datos, resultados, imágenes o información en los trabajos académicos, proyectos de investigación, exámenes, ensayos, informes, reportes, tesis, audiencias, procedimientos de orden disciplinario o en cualquier documento inherente a la vida académica universitaria.*

*receptionales de los niveles licenciatura y posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), así como de escuelas incorporadas a la UNAM.*

4. Autorizo(amos) a la Universidad Nacional Autónoma de México, el depósito y publicación de EL CONTENIDO DIGITAL en la plataforma digital o el Repositorio de la entidad académica o dependencia universitaria que corresponda, incluyendo TESIUNAM, el Repositorio de la Dirección General de Bibliotecas y Servicios Digitales de Información y el Repositorio Institucional de la UNAM reconociéndolo como una plataforma digital integradora de contenidos intelectuales digitales, que proporciona servicios para el depósito, cosecha, custodia, resguardo, mantenimiento, preservación, integración y difusión del contenido digital y que funciona como un nodo de conectividad con otras plataformas digitales de entidades académicas, de gobierno, a nivel nacional e internacional, servicios que se proporcionan observando estándares nacionales e internacionales, sin perjuicio a la legislación en materia de Propiedad Intelectual, por lo que acepto que se difunda en otras plataformas digitales, con la finalidad de difundir y promover el libre acceso y gratuito a la información, así como el intercambio de la investigación y la cultura.
5. Manifiesto(amos) que la presente autorización, el depósito y publicación consecuencia de ésta, no vulneran disposición alguna en materia de derechos de autor, propiedad industrial y de seguridad nacional, y que al momento de su publicación no se ha identificado que contenga información confidencial ni reservada.
6. En caso de que la UNAM, reciba una solicitud de remoción de EL CONTENIDO DIGITAL, por incumplimiento en materia de Propiedad Intelectual, o publicación de información reservada, confidencial o de datos sensibles, manifiesto mi conformidad para que se proceda con la remoción de EL CONTENIDO DIGITAL en los repositorios correspondientes. No será responsabilidad de la UNAM los efectos presentes y futuros derivados del acceso a EL CONTENIDO DIGITAL previo a la remoción.
7. A fin de que el depósito y publicación cumpla con las disposiciones en materia de derechos de autor, proporcione la siguiente información:

**7.1 Título completo de EL CONTENIDO DIGITAL: Sistemática molecular del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae)**

**7.2 Tipo de trabajo escrito: Tesis**

**7.3 Titular de los derechos patrimoniales: Raquel Hernández Austria**

**7.4 Identificador bibliográfico ISBN o ISSN: Sin dígito identificador**

**7.5 Identificador digital URL, DOI u otro: Sin identificador digital**

**7.6 Referencia bibliográfica: Hernández Austria, Raquel. (2025). Sistemática molecular del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae) [Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México].**

**7.7 Datos de la persona autora y titular de los derechos patrimoniales quien fungirá como enlace con la Dirección General de Bibliotecas y Servicios Digitales de Información.**

Apellido paterno: Hernández

Apellido materno: Austria

Nombre/s: Raquel

Número de cuenta del alumnado: 518022752

Nombre completo de la Entidad de adscripción: Instituto de Biología, UNAM

Correo electrónico de contacto: haustriaraquel@gmail.com

Teléfono de contacto: 771 3430393

**7.8 Dato de la o las personas autoras** (solo si hay adicionales a la persona mencionada en el numeral 7.7, repetir los renglones tantas veces como sea necesario).

Apellido paterno:

Apellido materno:

Nombre/s:

Número de cuenta del alumnado:

Nombre completo de la Entidad de adscripción:

Habiendo manifestado lo anterior, acepto el depósito y publicación de EL CONTENIDO DIGITAL en el repositorio y plataforma digital correspondiente y otorgo de manera expresa la presente autorización bajo los términos de la siguiente licencia de uso:

Licencia Creative Commons Atribución, No comercial, Sin derivadas (CC-BY-NC-ND)



Con esta licencia, la personas que acceda a EL CONTENIDO DIGITAL es libre de:  
Compartir: copiar y redistribuir EL CONTENIDO DIGITAL en cualquier medio o formato.

Bajo los siguientes términos:

Atribución: La persona usuaria debe dar crédito a la/s persona/s autora/s de manera adecuada, brindar un enlace a la licencia de uso, e indicar si se han realizado cambios. La persona usuaria puede dar el crédito en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que el uso aplicado que hizo de EL CONTENIDO DIGITAL tiene el apoyo o respaldo de la persona licenciante.

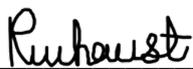


No comercial: La persona usuaria no puede hacer uso de EL CONTENIDO DIGITAL con propósitos comerciales.

Sin derivadas: Si la persona usuaria remezcla, transforma o crea a partir de EL CONTENIDO DIGITAL, no podrá distribuir EL CONTENIDO DIGITAL modificado.

Leída la presente autorización y enterada de su contenido y alcance, se firma en CD. MX., a los 14 días del mes de marzo de 2025.

### LA PERSONA AUTORA Y TITULAR DE LOS DERECHOS PATRIMONIALES DE EL CONTENIDO DIGITAL



Raquel Hernández Austria

Instituto de Biología, UNAM

### AVISO DE PRIVACIDAD CORTO DE LA UNAM PARA LAS PERSONAS PROVEEDORAS DE CONTENIDOS DIGITALES.

La Universidad Nacional Autónoma de México (en lo sucesivo UNAM), es la responsable del tratamiento de los datos personales que nos proporcione en la presente Carta de Autorización.

Los datos personales que nos proporcione son para las siguientes finalidades: a) Llevar un registro para contactarle, en caso de que sea requerido, para el depósito y gestión de EL CONTENIDO DIGITAL.

En caso de que desee ejercer sus Derechos ARCO o la revocación del consentimiento podrá hacerlo mediante la Plataforma Nacional de Transparencia (<https://www.plataformadetransparencia.org.mx/web/quest/inicio>), o directamente de forma presencial en las instalaciones de la Unidad de Transparencia de la UNAM, en los números telefónicos 55-5622-0472 y 55-5622-0173. Asimismo, puede también, en caso de así desearlo, ingresar su solicitud en el correo electrónico: [unidaddetransparencia@unam.mx](mailto:unidaddetransparencia@unam.mx).

Para mayor información sobre el uso de sus datos personales, puede consultar nuestro aviso de privacidad integral en el siguiente sitio web: <https://dgb.unam.mx/index.php/quienes-somos/aviso-de-privacidad/636-aviso-de-privacidad-integral-dgbsdi-unam>

**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y  
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL**

(Graduación con trabajo escrito)

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo a lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado:

Sistemática molecular del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae)

Que presenté para obtener el grado de DOCTORA EN CIENCIAS, es original, de mí autoría y lo realicé con rigor metodológico exigido por el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referenciadas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de obtención de mi grado académico.

**Atentamente**

**HERNANDEZ AUSTRIA RAQUEL  
No. de cuenta UNAM: 518022752**

**(Nombre, firma y número de cuenta del estudiante)**



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
SISTEMÁTICA

**SISTEMÁTICA MOLECULAR DEL SUBGÉNERO *SYRRHOPHUS* (AMPHIBIA:  
ELEUTHERODACTYLIDAE)**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**RAQUEL HERNÁNDEZ AUSTRIA**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. GABRIELA PARRA OLEA**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**COMITÉ TUTOR: DR. ADRIÁN NIETO MONTES DE OCA**  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

**DR. ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER**  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

**CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ABRIL, 2025**

COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO  
COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA  
OFICIO: CGEP/CPCB/IB/0199/2025  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **13 de enero de 2025** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **HERNÁNDEZ AUSTRIA RAQUEL** con número de cuenta **518022752** con la tesis titulada "**SISTEMÁTICA MOLECULAR DEL SUBGÉNERO SYRRHOPHUS (AMPHIBIA: ELEUTHERODACTYLIDAE)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. GABRIELA PARRA OLEA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ  
Vocal: DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA  
Vocal: DR. HERNÁN VÁZQUEZ MIRANDA  
Vocal: DR. DAVID ALEXANDER PRIETO TORRES  
Secretario: DR. ALEJANDRO EMMANUEL GONZÁLEZ VOYER

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 06 de marzo de 2025

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO**



c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/RGA/EARR/rga

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por la oportunidad de cursar el Doctorado en Ciencias Biológicas y por su valiosa contribución a mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT), actualmente Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por otorgarme una beca de manutención durante mis estudios de doctorado (CVU 662067).

A la Dirección de Apoyo al Personal Académico (DGAPA) de la UNAM, que a través de del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), otorgó el apoyo económico a la Dra. Gabriela Parra Olea para financiar este proyecto (proyectos IN203617 e IN205521).

Al Theodore Roosevelt Memorial Fund del American Museum of Natural History por la subvención otorgada.

A mi directora de tesis, la Dra. Gabriela Parra Olea, por aceptar la idea inicial de este proyecto, y por la confianza y apoyo brindados durante los momentos difíciles que pusieron a prueba este trabajo. ¡Gracias infinitas!

A los miembros de mi comité tutor, el Dr. Adrián Nieto Montes de Oca y el Dr. Alejandro E. González Voyer, por sus valiosos consejos y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo. ¡Muchas gracias!

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A la Dra. Gabriela Parra, siempre estaré agradecida por dejarme formar parte de su laboratorio y por confiar en mí desde el primer día. Al Dr. Adrián Nieto Montes de Oca; gracias por sus consejos, siempre es una gran satisfacción escucharlo. Al Dr. Alejandro E. González Voyer, por su amabilidad y buen trato durante mis estudios, y por continuar colaborando en un proyecto paralelo al del doctorado. Al Dr. Martín García Varela, por sus palabras de apoyo en momentos importantes del doctorado. Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, cuyo apoyo durante la recta final del doctorado fue crucial para continuar trabajando en este proyecto en la Ciudad de México. Un especial agradecimiento a la Dra. Rosalía Guerrero Arenas; gracias a tu mentoría varios hilos de mi vida académica, profesional y personal lograron desenredarse.

A los miembros de mi jurado, la Dra. Ella Vázquez y los Dres. Alejandro González, Óscar Flores, David Prieto y Hernán Vázquez, por sus valiosos comentarios para la impresión final de mi tesis.

A mis amigas y amigos del laboratorio de Sistemática Molecular 2 del Instituto de Biología, UNAM. A Mirna, que siempre tuvo tiempo de resolver mis dudas de laboratorio y me enseñó las técnicas moleculares fundamentales para realizar con éxito las PCRs; a Angy, que fue mi guía en el método para la grabación de los cantos de ranas y en los análisis requeridos para interpretarlos; a Erick, quien me motivó a trabajar con las ranas de desarrollo directo; a Delia, que siempre da lo mejor de ella para ayudar a los demás; a Mirna, Omar, Ángel, Angy, Delia, y Aldo, porque su apoyo en el trabajo de campo fue fundamental para finalizar este proyecto.

A Abigail Mora Reyes y Ángel Contreras, a quienes sin conocerlos en un principio, no dudaron en brindarme su casa y apoyo en campo.

A la M. en C. Laura Márquez Valdelamar, M. en C. Nelly Díaz Ortiz y M. en C. Andrea Jiménez Marín por su auxilio en el trabajo de laboratorio y apoyo técnico en la obtención de las secuencias en el Laboratorio Nacional de Biodiversidad (LANABIO, UNAM). A la Biól. Susana Guzmán Gómez por su amable atención y apoyo para la obtención de fotografías en el Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la

Biodiversidad II (LANABIO). Al Dr. Omar Hernández Ordoñez, curador técnico de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles (CNAR), por agilizar mis solicitudes de revisión de especímenes y la solicitud de números de museo. A Rocío González Acosta, por su amabilidad y apoyo durante todo el proceso para la obtención de grado.

A mis amigas y amigos de vida, gracias por estar conmigo en los momentos buenos y malos.

A mi familia; a ti mamá y papá que nunca me han soltado y siempre me han apoyado en las decisiones que tomo. A mis hermanas y hermano, gracias porque siempre sentí su apoyo durante este pasaje de mi vida académica.

A J. Daniel Lara Tufiño, has sido una pieza clave e impulsor en el desarrollo de mi vida académica y personal. Gracias por tu apoyo, por no soltar mi mano y por luchar juntos para hacer realidad nuestros sueños.

## DEDICATORIA

A mi pareja, José Daniel Lara; a mi mamá, Isabel; a mi papá, Gil; a mis hermanas, Mary, Angy, Esme, Jos; y mi hermano, Humberto.

A todos los anfibios, y en especial a las ranas de desarrollo directo del subgénero *Syrrhophus*. Espero que, en un futuro no tan lejano, logremos conocer toda la diversidad de especies que albergan, así como descubrir más sobre su historia evolutiva. 

# ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	3
ARTÍCULOS QUE INTEGRAN LA TESIS.....	5
Artículo 1 (de requisito). Molecular phylogeny of the subgenus <i>Syrrhophus</i> (Amphibia: Eleutherodactylidae), with the description of a new species from Eastern Mexico .....	5
Artículo 2. A new species of direct-developing frog of the genus <i>Eleutherodactylus</i> (Anura: Eleutherodactylidae) from Tamaulipas, Mexico .....	5
Artículo 3. Systematics and molecular species delimitation of <i>Eleutherodactylus</i> ( <i>Syrrhophus</i> ) <i>nitidus</i> species complex inferred from mitochondrial and nuclear data .....	5
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	6
Las ranas de desarrollo directo de la superfamilia Brachycephaloidea Günther, 1858 .....	6
La familia Eleutherodactylidae Lutz, 1954 .....	7
El género <i>Eleutherodactylus</i> Duméril & Bibron, 1841.....	8
El subgénero <i>Syrrhophus</i> Cope, 1878 .....	8
OBJETIVOS .....	15
DISCUSIÓN GENERAL .....	16
Clasificación taxonómica actualizada del subgénero <i>Syrrhophus</i> , género <i>Eleutherodactylus</i> .....	17
Sistemática de la serie de especies <i>Eleutherodactylus</i> ( <i>Syrrhophus</i> ) <i>longipes</i> .....	20
Sistemática de la serie de especies <i>Eleutherodactylus</i> ( <i>Syrrhophus</i> ) <i>nitidus</i> .....	21
CONCLUSIONES GENERALES.....	21
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	22
ANEXO. Publicaciones en paralelo al proyecto de doctorado .....	29

## RESUMEN

El subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Anura: Eleutherodactylidae), perteneciente al género *Eleutherodactylus*, comprende un clado de ranas con desarrollo directo que se distribuyen tanto en ambientes insulares, como en la isla de Cuba, como en el continente americano, desde el sur de Estados Unidos, a través de México, hasta Belice y Guatemala. México se distingue por albergar la mayor diversidad de especies de *Syrrhophus*, con más del 80% de especies endémicas. La clasificación dentro de *Syrrhophus* ha sido compleja debido a los cambios en su taxonomía. Esto se ha complicado aún más con la incorporación de especies previamente asignadas al género *Tomodactylus*, y porque se trata de ranas que conservan una morfología similar, sumado a un muestreo taxonómico limitado en estudios previos. Debido a la gran diversidad de especies tanto de *Syrrhophus*, como de otros grupos de ranas con desarrollo directo, la clasificación de especies se ha abordado mediante series y grupos de especies, basados únicamente en datos morfológicos. Al inicio del presente trabajo, la clasificación de *Syrrhophus* se organizaba en dos series de especies: la serie *Eleutherodactylus (Syrrhophus) symingtoni*, que agrupa a las especies distribuidas en Cuba, y la serie *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes*, que incluía a las especies distribuidas en el continente. Esta última serie abarcaba, a su vez, cinco grupos de especies: *E. (S.) leprus*, *E. (S.) longipes*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) modestus*, *E. (S.) nitidus* y *E. (S.) pipilans*. Por lo tanto, es necesario inferir una hipótesis robusta para poner a prueba la clasificación basada en datos morfológicos. En el presente trabajo se emplearon marcadores mitocondriales y nucleares para estudiar la sistemática del subgénero *Syrrhophus*. En el Capítulo I se infirieron las relaciones filogenéticas de las especies del subgénero *Syrrhophus* con el fin de poner a prueba su clasificación actual y evaluar si existe concordancia entre la clasificación basada en la morfología y aquella basada en la inferencia filogenética. La principal aportación es que, con base en la filogenia, se recuperaron tres clados principales bien respaldados para las especies con distribución en el continente: el clado *E. longipes*, el clado *E. nitidus* y el clado *E. modestus*. Además, se concluye que el contenido de cada clado no respalda la

clasificación basada en caracteres morfológicos. Esta filogenia es la más completa presentada hasta ahora para este grupo. Asimismo, se recuperó información filogenética y morfológica relevante, lo que permitió la descripción de una especie nueva para el estado de San Luis Potosí. En el Capítulo II, partiendo de la evidencia de otro linaje potencialmente nuevo recuperado en la filogenia del Capítulo I, se realizó una revisión morfológica y se emplearon métodos estadísticos que apoyan el reconocimiento y la descripción formal de una segunda nueva especie, esta vez en el estado de Tamaulipas. Finalmente, en el Capítulo III se estudia la sistemática del complejo de especies *E. (S.) nitidus*. A partir de análisis filogenéticos y métodos de delimitación de especies, se descubrió que *E. (S.) nitidus* no constituye un complejo de especies. En cambio, se propone que otras dos especies, *E. (S.) petersi* y *E. (S.) jamesdixonii*, en realidad son complejos de especies que podrían representar hasta más de dos especies cada una. El desarrollo de esta tesis pone de manifiesto que la diversidad a nivel de especies dentro de *Syrrhophus* no está completamente descrita y requiere de futuros estudios que la aborden. Asimismo, el uso de datos moleculares permitió presentar una clasificación actualizada para el subgénero, el cual es el grupo más diverso de ranas con desarrollo directo en México. Los resultados de esta tesis representan una base importante para futuros estudios evolutivos que investiguen el origen y diversificación del grupo.

## ABSTRACT

The subgenus *Syrrhophus* (Amphibia: Anura: Eleutherodactylidae), belonging to the genus *Eleutherodactylus*, comprises a clade of direct-developing frogs distributed both in insular environments, such as on the island of Cuba, and in the American continent, from the southern United States through Mexico to Belize and Guatemala. Mexico is notable for harbouring the greatest diversity of *Syrrhophus* species, with more than 80% of them being endemic. The classification within *Syrrhophus* has been complex due to changes in its taxonomy. This complexity was further compounded by the inclusion of species previously assigned to the genus *Tomodactylus*. Other limitations have been the conserved morphology of these frogs and the use of reduced taxonomic sampling in previous studies. Given the vast diversity of *Syrrhophus* and other groups of direct-developing frogs, species classification has often been approached at the level of species series and groups, which were proposed based solely on morphological data. At the start of this study, the classification of *Syrrhophus* was arranged in two species series: the *Eleutherodactylus (Syrrhophus) symingtoni* series, which groups species found in Cuba, and the *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes* series, which includes species distributed on the continent. This latter series, in turn, included five species groups: *E. (S.) leprus*, *E. (S.) longipes*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) modestus*, *E. (S.) nitidus*, and *E. (S.) pipilans*. Because of this, inferring a robust hypothesis is necessary to test the classification based on morphological data. In this work, mitochondrial and nuclear markers were used to investigate the systematics of the subgenus *Syrrhophus*. In Chapter I, the phylogenetic relationships of species within the subgenus *Syrrhophus* were inferred to test their current classification and evaluate whether there is agreement between the classification based on morphology and that based on molecular sequences and phylogenetic inference. The main contribution is the recovery of three well-supported main clades for the species distributed on the continent: the *E. (S.) longipes* clade, the *E. (S.) nitidus* clade and the *E. (S.) modestus* clade. Furthermore, it is concluded that the content of each clade does not support the classification based on morphological characters. This phylogeny represents the most complete one presented

to date for the group. Additionally, important phylogenetic and morphological data were recovered that supported the description of a new species from the state of San Luis Potosí. In Chapter II, based on evidence from a potentially new lineage recovered in Chapter I's phylogeny, a morphological review is conducted, and statistical methods are employed to support the recognition and description of a second new species from the state of Tamaulipas, which is formally described. Finally, in Chapter III, the systematics of the *E. (S.) nitidus* species complex is examined. Phylogenetic analyses and species delimitation methods reveal that *E. (S.) nitidus* is not a species complex, while two other species, *E. (S.) petersi* and *E. (S.) jamesdixoni*, are found to be species complexes, each potentially representing more than two species. This thesis demonstrates that the species-level diversity within *Syrrhophus* is not yet fully described and requires further investigation. Furthermore, the use of molecular data has allowed for an updated classification of the subgenus, which is the most diverse group of direct-development frogs in Mexico. The results presented in this thesis provide a crucial foundation for future evolutionary studies on the origin and diversification of this group.

**Key words:** Direct-developing frogs, diversity, morphology, phylogenetics, taxonomy

## ARTÍCULOS QUE INTEGRAN LA TESIS

**Artículo 1 (de requisito).** Molecular phylogeny of the subgenus *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae), with the description of a new species from Eastern Mexico

**CITA COMPLETA:** Hernández-Austria, R., García-Vázquez, U. O., Grünwald, C. I. & Parra-Olea, G. (2022). Molecular phylogeny of the subgenus *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae), with the description of a new species from Eastern Mexico. *Systematics and Biodiversity*, 20 (1), 1–20. <https://doi.org/10.1080/14772000.2021.2014597>

**El artículo 1 corresponde al Capítulo I de esta tesis.**

**Artículo 2.** A new species of direct-developing frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Tamaulipas, Mexico

**CITA COMPLETA:** Hernández-Austria, R., García-Castillo, M. G., & Parra-Olea, G. (2024). A new species of direct-developing frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Tamaulipas, Mexico. *Zootaxa*, 5471 (4), 433–450. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5471.4.3>

**El artículo 2 corresponde al Capítulo II de esta tesis.**

**Artículo 3.** Systematics and molecular species delimitation of *Eleutherodactylus* (*Syrrhophus*) *nitidus* species complex inferred from mitochondrial and nuclear data

**CITA:** Hernández-Austria, R. & Parra-Olea, G. (En proceso). Systematics and molecular species delimitation of the *Eleutherodactylus* (*Syrrhophus*) *nitidus* species complex inferred from mitochondrial and nuclear data.

**El artículo 3 corresponde al Capítulo III de esta tesis.**

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### **Las ranas de desarrollo directo de la superfamilia Brachycephaloidea Günther, 1858**

La superfamilia Brachycephaloidea Günther, 1858, es el linaje de anfibios con mayor riqueza de especies con un total de 1,277 taxones descritos, agrupados en siete familias: Brachycephalidae, Caligophrynidae, Ceuthomantidae, Craugastoridae, Eleutherodactylidae, Neblinaphrynidae y Strabomantidae. Entre éstas, las familias Strabomantidae y Eleutherodactylidae destacan como las más diversas con 819 y 242 especies, respectivamente (Padial et al. 2014; Frost, 2025). Los miembros de esta superfamilia, comúnmente conocidas como terraranas (Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014), se caracterizan por su desarrollo embrionario directo; es decir, ponen huevos terrestres y carecen de una etapa larvaria acuática (de renacuajo) (Duellman & Trueb, 1986; Wells, 2007; Gómez-Mestre et al. 2012). De estos huevos emergen individuos con un plan corporal similar al del adulto, pero en miniatura (Lynch, 1968; 1971; Hedges et al. 2008). Su distribución es predominantemente neotropical, extendiéndose desde el sur de Estados Unidos, a través de México y las islas del Caribe, hasta el norte de Argentina (Barrientos et al. 2021; Arroyo et al. 2022; Fouquet et al. 2024).

La sistemática de las terraranas tiene una historia larga y compleja. Durante décadas, la mayoría de estas especies se consideraban parte de un único y extenso género, *Eleutherodactylus* (Lynch, 1971). Sin embargo, estudios sistemáticos mostraban que no era un grupo monofilético (Ardila-Robayo, 1979; Frost et al. 2006). En su trabajo *The Amphibian Tree of Life*, Frost et al. (2006) evaluaron la monofilia de varios géneros y familias de anfibios mediante el análisis de secuencias de DNA mitocondrial (mtDNA) y nuclear (nDNA). Sus resultados demostraron que *Eleutherodactylus* (*sensu lato*) era parafilético en relación con *Brachycephalus*, lo que llevó a los autores a colocar a Eleutherodactylinae en la sinonimia de Brachycephalidae. Asimismo, dividieron *Eleutherodactylus* en los géneros *Craugastor*, *Eleutherodactylus*, *Euhyas*, *Pelorius* y *Syrrhophus*.

La monofilia de Brachycephaloidea se ha corroborado en estudios posteriores mediante filogenias inferidas a partir de secuencias de DNA de un número reducido de loci (p. ej. Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al. 2014; Arroyo et al. 2022), así como en estudios más recientes que emplean cientos de loci (p. ej. Heinicke et al. 2017; Streicher et al. 2018; Barrientos et al. 2021; Fouquet et al. 2024). Además, esta monofilia está apoyada por las siguientes sinapomorfías: la presencia del desarrollo directo (Lutz, 1954; Lynch, 1971), la presencia de un diente queratinizado y bicúspide en embriones (Pombal, 1999), falanges terminales en forma de T (Lynch, 1971), así como caracteres de anatomía urogenital y vascular (Taboada et al. 2013).

Al interior de Brachycephaloidea existe una gran diversidad de especies (por ejemplo, los miembros de las familias Strabomantidae y Eleutherodactylidae), que debido a la morfología conservada que presentan son consideradas complejos de especies crípticas, dificultando el estudio de las relaciones filogenéticas y la delimitación de especies cuando se usan caracteres morfológicos por sí solos. Sin embargo, el uso en conjunto de información proveniente de otra fuente de datos, como los moleculares, conductuales y ecológicos, puede ser exitoso en la resolución de la historia evolutiva de complejos de especies (p.ej. Ortega-Andrade et al. 2015; Páez & Ron, 2019).

### **La familia Eleutherodactylidae Lutz, 1954**

La familia Eleutherodactylidae se compone de dos subfamilias: Eleutherodactylinae Lutz, 1954, que incluye dos géneros y 228 especies, y Phyzelaphryninae Hedges, Duellman & Heinicke, 2008, que cuenta con dos géneros y 14 especies (Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens, 2011; Padial et al. 2014; Frost, 2025). La subfamilia Phyzelaphryninae comprende los géneros *Adelophryne* Hoogmoed y Lescure, 1984, con 12 especies, y *Phyzelaphryne* Heyer, 1977, con únicamente dos especies. Por su parte, la subfamilia Eleutherodactylinae abarca los géneros *Diasporus* Hedges, Duellman, and Heinicke, 2008, con 17 especies, y *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841, que es el género tipo de la familia y el más diverso, con 211 especies (Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014; Frost, 2025). Las ranas de la familia Eleutherodactylidae se distribuyen en las islas del Caribe, la península de Florida, y desde el sur de Texas

(Estados Unidos) hasta el noroeste de Ecuador, así como de manera discontinua en el noroeste de América del Sur y en la cuenca del Amazonas (Hedges et al. 2008).

### **El género *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841**

El género *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841, con 211 especies registradas hasta la fecha (Frost, 2025), presenta una distribución mayormente Neotropical, desde el sur de Norteamérica (en Texas y Florida, y a lo largo de México) hasta el norte de Centroamérica (Guatemala y Belice), mientras que su mayor diversidad se concentra en las islas del Caribe, en donde se han registrado más de 160 especies (Heinicke et al. 2007; Hedges et al. 2008; Dugo-Cota et al. 2019). La vasta diversidad de especies de *Eleutherodactylus* está clasificada en cinco subgéneros monofiléticos: 1) *Eleutherodactylus* Duméril & Bibron, 1841, 2) *Euhyas* Fitzinger, 1843, 3) *Pelorius* Hedges, 1989, 4) *Schwartzius* Hedges, Duellman & Heinicke, 2008, y 5) *Syrrhophus* Cope, 1878 (Hedges, 1989; Heinicke et al. 2007; Hedges et al. 2008). Las especies de los cuatro primeros subgéneros son nativas de las islas del Caribe, mientras que *Syrrhophus* comprende especies con distribución tanto insular —al oeste de Cuba, como continental —Norteamérica (México y sur de Estados Unidos) y Centroamérica (Guatemala y Belice) (Heinicke et al. 2007; Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014). El género hermano de *Eleutherodactylus* es *Diasporus* (Hedges et al. 2008), un clado de ranas con distribución desde el este de Honduras hacia el sur a través de Panamá, hasta el oeste de Colombia y noroeste de Ecuador (Heinicke et al. 2007; Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014; Fouquet et al. 2024; Frost, 2025).

### **El subgénero *Syrrhophus* Cope, 1878**

#### **Generalidades**

El subgénero *Syrrhophus* está integrado por 45 especies (Hernández-Austria et al. 2024). Algunas características como la presencia de una piel ventral más vascularizada, el desarrollo embrionario directo que llevan a cabo en ambientes terrestres, así como la capacidad de ocupar un amplio intervalo altitudinal y, por lo tanto, una variedad de tipos de vegetación, les han facilitado ser un grupo ampliamente distribuido y rico en especies (Heinicke et al. 2007; González-Voyer et al. 2011). Dos de las 45 especies (*E.*

*symingtoni* y *E. zeus*) se distribuyen en el oeste de Cuba desde los 75 a los 200 m. snm (Frost, 2025), mientras que las 43 especies restantes se distribuyen en el continente americano, desde el sur de Texas en EU, a través de México hasta Guatemala y Belice en un intervalo altitudinal que va desde el nivel del mar hasta por arriba de los 2,400 m. snm, habitando en una gran variedad de ambientes como bosques tropicales, templados y matorrales donde ocupan distintos microhábitats como cuevas, suelos ricos en hojarasca, grietas y oquedades de afloramientos de roca caliza y volcánica (Duellman, 1958, Lynch, 1970; Lemos-Espinal et al. 2015; Reyes-Velasco et al. 2015; Grünwald et al. 2018; 2021; 2023; Palacios-Aguilar & Santos-Bibiano, 2020; Hernández-Austria et al. 2022; 2024; Devitt et al. 2023). Debido a su diversidad y abundancia, son componentes importantes de los ambientes que habitan pues tienen un desempeño crucial como presas y predadores (Lynch & Duellman, 1997; Hernández-Austria et al. 2021).

La monofilia del subgénero *Syrrhophus* se ha corroborado con base en secuencias de mtDNA y nDNA (Heinicke et al. 2007; Hedges et al. 2008; Pyron & Wiens, 2011; Canedo & Haddad, 2012; Padial et al. 2014). Este clado se diferencia morfológicamente de los otros cuatro subgéneros (*Eleutherodactylus*, *Euhyas*, *Pelorius* y *Schwartzius*) por los siguientes caracteres: ausencia de dientes vomerinos, procesos dentígeros ausentes (reducidos en las especies de Cuba), dedo I de la mano de igual tamaño o más corto que el dedo II, dedo V del pie más corto que el dedo III, lóbulo derecho del hígado pequeño y redondeado, y lóbulo izquierdo largo y puntiagudo (Hedges et al. 2008). La distribución continental e insular y el modo de reproducción que presentan las especies de *Syrrhophus* ofrecen el potencial para resolver preguntas en evolución, ecología y conservación. No obstante, el progreso de estos campos se ha obstaculizado por un pobre entendimiento de sus relaciones evolutivas debido a que su estudio se abordado desde un punto de vista morfológico, un muestreo reducido de taxones, y el uso de pocos caracteres moleculares.

### **Taxonomía de *Syrrhophus***

La composición taxonómica del subgénero *Syrrhophus* (género *Eleutherodactylus*), ha sido compleja en gran medida debido que son especies morfológicamente conservadas,

y los pocos caracteres morfológicos útiles para diferenciarlas presentan plasticidad fenotípica. Esto ha ocasionado que su clasificación sea abordada a nivel de series y grupos de especies tomando como base una combinación de caracteres morfológicos externos y osteológicos (Duellman, 1958; Lynch, 1970, 1971; Hedges, 1989). A continuación, explico brevemente la historia de su estudio taxonómico.

En 1900, Günther describió el género *Tomodactylus* utilizando como criterio para su identificación la presencia de una glándula lumbar. Posteriormente, Parker (1927) y Firschein (1954) cuestionaron la validez de *Tomodactylus*, debido a que la glándula inguinal también estaba presente en el género *Syrrhophus*. No obstante, Dixon (1957) añadió los siguientes caracteres para diferenciar *Tomodactylus* de *Syrrhophus*: vientre total o parcialmente granular, extremidades posteriores relativamente cortas en proporción a la longitud del cuerpo, cabeza más estrecha que el cuerpo, y una glándula inguinal distintiva. Por otro lado, Smith & Taylor (1948) reconocieron en *Syrrhophus* dos complejos diferenciables en cuanto al número de tubérculos palmares: el complejo occidental de la Sierra Madre Occidental (con dos tubérculos palmares) y el complejo oriental, con distribución en el Altiplano Mexicano, la Sierra Madre Oriental y las tierras bajas del Atlántico (con tres tubérculos palmares). Firschein (1954) y Duellman (1958) apoyaron la clasificación propuesta por Smith y Taylor (1948).

En su trabajo *A review of the frogs of the genus Syrrhophus in western Mexico*, Duellman (1958) introdujo algunos cambios taxonómicos: describió *Syrrhophus teretistes* para Tepic, Nayarit; describió una subespecie de *S. modestus* (*S. modestus pallidus*) para San Blas, Nayarit; y colocó a *S. nebulosus* como subespecie de *S. pipilans* (*S. pipilans pipilans* y *S. p. nebulosus*). Posteriormente, Lynch (1970) realizó una revisión del género *Syrrhophus* y describió *Syrrhophus dennisi* para el norte de México, además, colocó a *S. campi* como subespecie de *S. cystignathoides* (*S. cystignathoides cystignathoides* y *S. c. campi*) y reconoció a *S. pallidus* como una especie distinta de *S. modestus*. Asimismo, con base en la morfología externa, Lynch (1970) clasificó a las 14 especies de *Syrrhophus* descritas hasta ese momento en cinco grupos de especies que se describen a continuación (integrantes de cada grupo entre paréntesis): 1) el grupo *S. leprus* (*S. cystignathoides*, *S. leprus* y *S. rubrimaculatus*), 2)

el grupo *S. longipes* (*S. dennisi* y *S. longipes*), 3) el grupo *S. marnockii* (*S. guttilatus*, *S. marnockii* y *S. verrucipes*), 4) el grupo *S. modestus* (*S. interorbitalis*, *S. modestus*, *S. nivicolimae*, *S. pallidus* y *S. teretistes*) y 5) el grupo *S. pipilans* (*S. pipilans*).

Más tarde, Hedges (1989), basándose en datos de alozimas y en similitudes encontradas en caracteres osteológicos, propuso sinonimizar el género *Tomodactylus* con *Syrrhophus*, y colocó su *Syrrhophus* ampliado como un subgénero de *Eleutherodactylus*, y sugirió dos series de especies: 1) la serie de especies *E. (S.) longipes* en la que circunscribió a los cinco grupos de especies (*E. (S.) leprus*, *E. (S.) longipes*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) modestus*, y *E. (S.) pipilans*) propuestos previamente por Lynch (1970), y 2) la serie de especies *E. (S.) nitidus* en la que incorporó a las nueve especies anteriormente colocadas en el género *Tomodactylus* (*E. (S.) albolabris*, *E. (S.) angustidigitorum*, *E. (S.) dilatus*, *E. (S.) grandis*, *E. (S.) maurus*, *E. (S.) nitidus*, *E. (S.) rufescens*, *E. (S.) saxatilis* y *E. (S.) syristes*).

Más tarde, Heinicke *et al.* (2007) realizaron un estudio sobre la historia biogeográfica de las ranas eleutherodactylidas. Por medio de una filogenia inferida por medio de DNAmT y DNAn, los autores encontraron que dos especies del oeste de Cuba clasificadas en el subgénero *Euhyas*, *E. (E.) symingtoni* y *E. (E.) zeus*, se agruparon con *E. (S.) marnockii*. Por ello, los autores clasificaron a estas dos especies como parte del subgénero *Syrrhophus*. Posteriormente, en una monografía sobre la sistemática molecular de las terraranas, Hedges *et al.* (2008) y Padial *et al.* (2014), incluyeron cinco especies de *Syrrhophus* —*E. (S.) nitidus*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) pipilans*, *E. (S.) symingtoni*, y *E. (S.) zeus*—. Con base en los resultados, Hedges *et al.* (2008) mantuvieron la serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes* junto con los cinco grupos definidos previamente e incluyeron en esta serie al grupo *E. (S.) nitidus* (definido como serie de especies *E. nitidus* por Hedges (1989)). Además, propusieron a la serie *E. (Syrrhophus) symingtoni* en la que incluyeron a las dos especies de Cuba (*E. zeus* y *E. symingtoni*). Padial *et al.* (2014) mantuvieron este arreglo taxonómico; sin embargo, evaluar las relaciones filogenéticas al interior del grupo no fue un objetivo de ambos estudios. En 2015, Reyes-Velasco *et al.* (2015), describieron dos especies

nuevas para el oeste de México, *E. grunwaldi* y *E. wixarika*, pero los autores no las incluyeron en ninguna serie o grupo de especies definidos hasta ese momento.

Un estudio en el que se abordaron más a detalle las relaciones filogenéticas del subgénero *Syrrhophus* es el de Grünwald et al. (2018). En este trabajo, los autores describieron seis especies nuevas (*E. colimotl*, *E. erendirae*, *E. floresvillelai*, *E. jaliscoensis*, *E. manantlanensis*, y *E. nietoi*) con base en datos moleculares, morfológicos y acústicos e incluyeron una filogenia molecular del marcador mitocondrial 16S pertenecientes a 22 especies de *Syrrhophus*. Su filogenia de 16S no resolvió las relaciones filogenéticas al interior del grupo; sin embargo, mostró que el contenido de las series de especies y grupos de especies propuestos en estudios previos y con base en caracteres morfológicos (Lynch, 1970; Hedges, 1989; Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014), no eran concordantes con lo que mostraba su filogenia, además, encontraron que *E. nitidus* era parafilético con respecto a *E. albolabris*. Con base en su filogenia, hicieron los siguientes cambios taxonómicos: relegaron a *E. (S.) nivicolimae* como sinónimo de *E. (S.) rufescens*, reconocieron a *E. orarius* como especie y no como subespecie de *E. nitidus* (Dixon, 1957), no reconocieron a *E. n. nitidus* y *E. n. petersi* como subespecies (propuestas por Dixon, 1957), pero tampoco las elevaron a especie, y subrayaron que *E. (S.) nitidus* es en realidad un complejo de especies. Mantuvieron la serie de especies *E. (Syrrhophus) longipes*, pero en este caso incluyendo sólo a nueve especies y sin definir las en grupos de especies: *E. campi*, *E. cystignathoides*, *E. dennisi*, *E. guttilatus*, *E. leprus*, *E. longipes*, *E. marnockii*, *E. verrucipes* y *E. verruculatus*; retomaron la serie *E. (Syrrhophus) nitidus* en la que incluyeron a 24 especies clasificadas en dos grupos: 1) el grupo de especies *E. (S.) nitidus* que contiene a *E. albolabris*, *E. dilatus*, *E. maurus*, *E. nitidus*, *E. orarius*, *E. pipilans*, *E. rubrimaculatus* y *E. syristes*, y el grupo *E. (Syrrhophus) modestus* que incluye a *E. angustidigitorum*, *E. grandis*, *E. grunwaldi*, *E. interorbitalis*, *E. modestus*, *E. pallidus*, *E. rufescens*, *E. saxatilis*, *E. teretistes*, *E. wixarika* y a sus seis especies nuevas, *E. colimotl*, *E. erendirae*, *E. floresvillelai*, *E. jaliscoensis*, *E. manantlanensis* y *E. nietoi*. No obstante, la filogenia inferida por Grünwald et al. (2018) presenta valores de apoyo

bajos y politomías, por lo que las relaciones filogenéticas al interior de *Syrrhophus* no se esclarecieron.

Como se ha evidenciado anteriormente, en el conflicto para resolver las relaciones evolutivas de las especies de *Syrrhophus* intervienen factores como un muestreo incompleto de taxones (p. ej. Hedges et al. 2008 y Padial et al. 2014), el uso de un solo marcador molecular (Grünwald et al. 2018), la presencia de caracteres morfológicos conservados, y a que prácticamente este grupo de ranas permaneció sin estudiarse por varios años y no se han realizado estudios inclusivos, lo que puede atribuirse a su tamaño pequeño, su naturaleza discreta y la dificultad de ubicarlos en el campo, a pesar de su relativa abundancia (Reyes-Velasco et al. 2015).

### **Especies de *Syrrhophus* con amplia distribución**

México alberga todas las especies del subgénero que se distribuyen en el continente (43 en total), de las cuales 37 son endémicas del país. Tres especies de *Eleutherodactylus* presentan una amplia distribución: *E. cystignathoides* que se distribuye en la vertiente del Atlántico, desde Tamaulipas hasta el centro de Veracruz; *E. leprus* desde el norte de Veracruz, pasando por el Istmo de Tehuantepec, hasta Guatemala y Belice; y *E. nitidus* con poblaciones distribuidas en los estados del centro de México hasta Oaxaca. Las especies con amplia distribución, especialmente aquellas con baja vagilidad como los anuros, son valiosas para estudios de especiación, ya que sus poblaciones están más expuestas a experimentar eventos o variaciones que favorezcan la reducción del flujo genético y la divergencia poblacional (Schield et al. 2018; Gray et al. 2019). La aplicación de métodos filogeográficos y filogenéticos podría brindar información para examinar la estructura genética poblacional de linajes que se distribuyen ampliamente, y en conjunto con el uso de datos morfológicos, permitirían la delimitación de especies de manera integrada.

No existe un estudio robusto que explore la historia evolutiva del subgénero *Syrrhophus*. La aportación principal de esta tesis es la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de las especies que conforman el subgénero *Syrrhophus* empleando para ello secuencias de tres marcadores de DNAMt con el propósito de tener una aproximación de la filogenia y proponer una clasificación más estable para el grupo. Un

objetivo derivado de la hipótesis filogenética obtenida fue la identificación de linajes evolutivos independientes, los cuales se pusieron a prueba mediante la incorporación de información morfológica proveniente de la revisión de especímenes de museo. Esta información, junto con los datos bioacústicos, permitió corroborar si se trataba de especies diferentes, las cuales se describieron durante el desarrollo de esta tesis. Además, se realizó un estudio de delimitación de especies del complejo *E. nitidus* con el fin de resolver las ambigüedades taxonómicas dentro de este taxón, identificar linajes que representen especies potencialmente nuevas, y conocer la evolución del grupo, todo ello mediante el uso de datos proveniente de dos marcadores de mtDNA y dos de nDNA. Este estudio cobra mayor importancia tomando en cuenta que México alberga la mayor riqueza de especies de *Syrrhophus* con 37 especies endémicas al país, y servirá como base para estudios futuros sobre la evolución y biogeografía de este increíble y diverso grupo de anuros.

# OBJETIVOS

## Objetivo general

Inferir las relaciones filogenéticas de las especies de ranas del subgénero *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae) con el fin de proponer una clasificación taxonómica estable, así como contribuir a la descripción de nuevas especies mediante el uso de datos moleculares y morfológicos.

## Objetivos particulares

1. Inferir las relaciones filogenéticas de las especies del subgénero *Syrrhophus* empleando los marcadores mitocondriales de RNA ribosomal 16S (16S), citocromo c oxidasa subunidad I (COI) y citocromo b (Cyt b).
2. Integrar datos moleculares, morfológicos y bioacústicos para describir las nuevas especies identificadas a partir de la filogenia.
3. Realizar un estudio de delimitación de especies del complejo *E. nitidus* utilizando los marcadores 16S, citocromo c oxidasa subunidad I (COI), tirosinasa (Tyr) y el gen activador de recombinación 1 (RAG-1).

## DISCUSIÓN GENERAL

En el presente estudio, mediante la inclusión de secuencias de tres marcadores mitocondriales (16S, COI y Cyt b) y dos nucleares (Tyr y Rag-1) obtenidas a su vez de muestras colectadas en campo a lo largo de México durante 2018 al 2020, así como la integración de análisis filogenéticos, estadísticos y morfológicos se logró descubrir que el subgénero *Syrrhophus*, género *Eleutherodactylus*, un grupo altamente diverso, alberga aún más diversidad genética de la que se conocía previamente y aún existen especies por describir. El estudio sobre la sistemática y taxonomía de *Syrrhophus* pasó desapercibido por casi 45 años. Hasta antes de 2015, la revisión de Lynch (1970) fue el último estudio en el que se hizo una revisión taxonómica de los miembros del grupo y en el que se hizo la última descripción de una especie nueva —*E. (S). dennisi*. En los años subsecuentes, el interés de los herpetólogos salió a la luz con la descripción de dos especies nuevas para los estados de Colima y Jalisco (Reyes-Velasco et al. 2015). Cabe recalcar que el estudio de 2015 fue el primero en el que se involucraron investigadores mexicanos, ya que los estudios previos sobre el grupo se habían llevado a cabo por investigadores extranjeros. En los años posteriores al 2015, se incrementó el interés de estudiar a *Syrrhophus* y, junto con un muestreo importante de las especies en campo, la incorporación de secuencias de DNA, la integración de información morfológica y bioacústica, dieron como resultado que en los últimos 7 años se hayan descrito 14 especies nuevas para el grupo. El desarrollo del presente trabajo contribuyó a la descripción de dos de esas 14 especies.

El objetivo principal de esta tesis fue dilucidar las relaciones filogenéticas de las especies que conforman el subgénero *Syrrhophus* y, con base en este marco filogenético, proporcionar una actualización a la clasificación taxonómica del grupo. Este estudio, a su vez, servirá como base para estudios que respondan a preguntas de carácter evolutivo, la reconstrucción de historias biogeográficas, el tiempo de origen y diversificación de clados, ecología e historia natural, y la conservación del grupo, sin perder de vista que este estudio también permitió identificar las especies en las que se requiere enfocar un mayor esfuerzo para comprender mejor su taxonomía. En los

siguientes párrafos se discute acerca de las principales aportaciones de la presente tesis.

### **Clasificación taxonómica actualizada del subgénero *Syrrhophus*, género *Eleutherodactylus***

El desarrollo de técnicas moleculares para la obtención de secuencias de DNA ha impactado de manera positiva en los estudios de las relaciones filogenéticas de diversos grupos biológicos, contribuyendo a la generación de hipótesis filogenéticas más robustas. Hasta antes del inicio de la presente tesis, la clasificación de las especies de ranas del subgénero *Syrrhophus* se abordó a nivel de series de especies y grupos de especies, los cuales fueron propuestos con base en caracteres morfológicos (Lynch, 1970; Hedges, 1989). Luego, aunque los estudios filogenéticos de Hedges et al. (2008) y Padial et al. (2014) se basaron en datos moleculares, estos incluyeron un muestreo taxonómico muy reducido del grupo, por lo que mantuvieron la clasificación en grupos y series de especies, y el contenido de especies al interior de cada serie y grupo siguió siendo el mismo propuesto por Lynch (1970) y Hedges (1989). De ese modo, las especies reconocidas en ese entonces pertenecían a dos series de especies: 1) la serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes*, que a su vez incluía a los grupos de especies *E. (S.) leprus*, *E. (S.) longipes*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) modestus*, *E. (S.) pipilans*, y *E. (S.) nitidus* y, 2) la serie *E. (S.) symingtoni* que incluye a *E. (S.) zeus* y *E. (S.) symingtoni*. Sin embargo, las relaciones filogenéticas al interior del grupo eran desconocidas y no se sabía qué tan concordante era la clasificación basada en caracteres morfológicos con aquella que resultara a partir de las relaciones evolutivas de las especies.

Con el desarrollo de la presente tesis, se generó un número importante de secuencias provenientes de tres marcadores mitocondriales (16S, COI y Cyt b) y se empleó un amplio muestreo de taxones para la construcción de una filogenia que representa la más completa hasta la fecha, debido a que incluye muestras genéticas de 39 especies de las 40 descritas para el subgénero hasta el año 2022. Además, también se describió a *E. (S.) potosiensis* para el estado de San Luis Potosí y se resucitó el nombre *E. (S.) rubrimaculatus*, previamente sinonimizado con *E. (S.) nebulosus*

(Capítulo I). La especie que no se incluyó en los análisis filogenéticos es *E. (S.) verruculatus*. En el siguiente párrafo se discute acerca de esta especie. Asimismo, cuatro especies que se describieron posterior al 2022 —*E. (S.) humboldti*, *E. (S.) jamesdixonii*, *E. (S.) franzi* y *E. (S.) coelum*—, tampoco están incluidas en una filogenia que incluya a todos los miembros del subgénero, pero sí en las filogenias correspondientes a los clados de especies a las que pertenecen (Devitt et al. 2023; Grünwald et al. 2023; Hernández-Austria et al. 2024).

En cuanto a *E. (S.) verruculatus*, fue descrita por Peters (1870) de Huanusco (= Huatusco), Veracruz. Algunos autores (p. ej., Firschein, 1954 y Lynch, 1970) han considerado que *E. (S.) verruculatus* es un *nomen dubium* y que debería omitirse de la lista de especies válidas, mientras que otros autores (Frost et al. 2006; Grünwald et al. 2018; Hedges et al. 2008; Padial et al. 2014) continúan reconociendo. Firschein (1954) afirma que varias características diagnósticas utilizadas en la descripción del tipo no se consideran diagnósticas de *Syrrhophus*, por ejemplo, "parte inferior de color amarillo parduzco, salpicada de oscuro", y supuso que, en el mejor de los casos, si en realidad es un *Syrrhophus*, probablemente sea *E. (S.) cystignathoides*, ya que esta especie es común en la localidad tipo de *E. (S.) verruculatus* (Grünwald et al. 2018). Debido a que en el presente estudio no se enfocó a evaluar el estatus taxonómico de *E. (S.) verruculatus*, se opta por considerarlo como un nombre válido; sin embargo, se debe de revisar el holotipo y realizar un mayor esfuerzo de trabajo de campo para corroborar la validez o no de la especie.

En un marco filogenético molecular del marcador genético 16S, Grünwald et al. (2018) actualizaron la clasificación de *Syrrhophus* manteniendo el arreglo de las series y grupos de especies, sin embargo, hicieron algunos cambios en cuanto a los miembros agrupados en cada serie y grupo previamente asignados por Lynch (1970), Hedges (1989), Hedges et al. (2008) y Padial et al. (2014), manteniendo solamente el contenido de la serie *E. (S.) symingtoni* (*E. (S.) symingtoni* y *E. (S.) zeus*). Lo anterior debido a que su filogenia molecular mostró que la clasificación previa basada en datos morfológicos no coincidía con los clados recuperados en su filogenia. Los autores

propusieron la serie *E. longipes* albergando al grupo *E. longipes*, y la serie *E. nitidus*, con los grupos *E. nitidus* y *E. modestus*.

Por tanto, con base en los resultados de la filogenia mitocondrial inferida en el Capítulo I y en los resultados presentados en el Capítulo II y III, se presenta la clasificación actualizada para el subgénero *Syrrhophus* y se opta por mantener el uso de categorías informales de series de especies y grupos de especies previamente utilizadas. Para esto, se mantiene el número de series de especies y grupos de especies propuestas por Grünwald et al. (2018). De esta manera, al término de la presente tesis, el subgénero *Syrrhophus* está conformado por 45 especies, dos con distribución en la isla de Cuba, y 43 especies con distribución en el continente, todas ellas clasificadas de la siguiente manera:

- 1) **Serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) symingtoni*** contiene a dos especies: *E. (S.) symingtoni* y *E. (S.) zeus*.
- 2) **Serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes*** contiene a un grupo de especies:
  - a) **Grupo de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) longipes*** contiene a 11 especies: *E. (S.) campi*, *E. (S.) coelum*, *E. (S.) cystignathoides*, *E. (S.) dennisi*, *E. (S.) guttilatus*, *E. (S.) leprus*, *E. (S.) longipes*, *E. (S.) marnockii*, *E. (S.) potosiensis*, *E. (S.) verrucipes*, y *E. (S.) verruculatus*.
- 3) **Serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) nitidus***: contiene a dos grupos de especies:
  - a) **Grupo de especies *E. (Syrrhophus) nitidus*** contiene a 16 especies: *E. (S.) albolabris*, *E. (S.) dilatus*, *E. (S.) erythrochomus*, *E. (S.) franzi*, *E. (S.) humboldti*, *E. (S.) jamesdixonii*, *E. (S.) maculabialis*, *E. (S.) maurus*, *E. (S.) nebulosus*, *E. (S.) nitidus*, *E. (S.) orarius*, *E. (S.) petersi*, *E. (S.) pipilans*, *E. (S.) rubrimaculatus*, *E. (S.) syristes*, y *E. (S.) sentinelus*.
  - b) **Grupo de especies *E. (Syrrhophus) modestus*** contiene a 16 especies: *E. (S.) angustidigitorum*, *E. (S.) colimotl*, *E. (S.) erendirae*, *E. (S.) floresvillelai*, *E. (S.) grandis*, *E. (S.) grunwaldi*, *E. (S.) interorbitalis*, *E. (S.) jaliscoensis*, *E. (S.) manantlanensis*, *E. (S.) modestus*, *E. (S.) nietoi*, *E.*

(S.) *pallidus*, *E. (S.) rufescens*, *E. (S.) saxatilis*, *E. (S.) teretistes*, y *E. (S.) wixarika*.

### **Sistemática de la serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhopus) longipes***

La serie *E. (S.) longipes* es la que menor atención ha recibido en cuanto al estudio de su sistemática. Con la presente tesis, se sumaron las descripciones de dos especies nuevas para el grupo, *E. (S.) potosiensis*, la cual se aborda en el Capítulo I, y *E. (S.) coelum* de la que se habla en el Capítulo II. Estas dos especies se caracterizan porque morfológicamente son muy parecidas, pero genéticamente son muy divergentes. A las especies que parecen morfológicamente idénticas, pero que representan linajes evolutivos distintos, se les conoce como especies crípticas (Fišer et al. 2018; Bateman, 2022). Sin embargo, también se ha propuesto el término especie semicríptica para diferenciar aquéllas que después de haber realizado una discriminación genética y una revisión minuciosa de la morfología, es posible detectar diferencias morfológicas (Korshunova et al. 2019). Korshunova et al. (2019) proponen que el término especie críptica se use para las especies que, aún después de una detallada revisión morfológica, sea imposible encontrar diferencias morfológicas. Por tanto, en el caso de *E. (S.) potosiensis* y *E. (S.) coelum*, la revisión morfológica permitió detectar que la combinación de unos cuantos caracteres morfológicos es necesaria para diferenciarlas de sus especies hermanas, por lo que la identidad de estas especies se tendría que corroborar genéticamente, por tanto, podrían considerarse como especies semicrípticas.

Los resultados del Capítulo II mostraron que existe al menos un linaje diferente de *Eleutherodactylus* en San Luis Potosí (*Eleutherodactylus* sp. Ahuacatlán; Hernández-Austria et al. 2022; 2024), por lo que es necesario realizar trabajo de campo enfocado a las poblaciones de ese linaje en esa región para obtener una mayor cantidad de individuos que permitan hacer la investigación morfológica y genética para corroborar esta hipótesis.

## **Sistemática de la serie de especies *Eleutherodactylus (Syrrhophus) nitidus***

En el Capítulo III de la presente tesis se propone que *E. (S.) petersi* y *E. (S.) jamesdixoni* corresponden a dos complejos de especies. Al interior de *E. (S.) petersi*, se recuperaron cuatro clados principales, uno que corresponde a la especie nominal *E. (S.) petersi*, mientras que los tres clados restantes corresponderían a un complejo de especies que, de acuerdo con los análisis de delimitación, cada clado podría tratarse de una especie. Por su parte, en *E. (S.) jamesdixoni*, Devitt et al. (2023) no recuperaron los dos clados que con la evidencia generada en este estudio se descubrieron. Nuestro estudio, con un muestreo más profundo de esta especie dejó ver que los dos clados bien estructurados divergieron hace más de 2 Mya, por lo que, aunado a otras evidencias como la monofilia recíproca, es probable que *E. (S.) jamesdixoni* también se trate de un complejo de especies. Sin embargo, para poner a prueba si los linajes encontrados al interior de lo que actualmente se reconoce como *E. (S.) petersi* y *E. (S.) jamesdixoni*, se requiere generar una mayor evidencia, por ejemplo, la sustentada en caracteres morfológicos y el estudio de las señales acústicas que, en especies morfológicamente conservadas, podrían mostrar evidencia robusta de la independencia de linajes cuando la morfología no es suficiente para sustentar el reconocimiento de especies diferentes.

## **CONCLUSIONES GENERALES**

La presente tesis contiene hasta el momento la mayor representación geográfica y la mayor cantidad de datos moleculares, tanto mitocondriales y nucleares, para el subgénero *Syrrhophus*, género *Eleutherodactylus*. Este precedente permitió determinar que: 1) las 43 especies distribuidas en el continente están agrupadas en dos series de especies, la serie de especies *E. (S.) longipes* que a su vez contiene al grupo de especies *E. (S.) longipes*, y la serie *E. (S.) nitidus*, que contiene a los grupos *E. (S.) nitidus* y *E. (S.) modestus*, siendo la serie *E. (S.) nitidus* la más diversa con 32 especies; 2) aunque las especies de *Syrrhophus* poseen una morfología conservada, la integración de datos moleculares y morfológicos (y acústicos para una especie) permitió la descripción de dos especies nuevas para México y, tomando en cuenta a las 14

especies descritas en los últimos siete años, pone en evidencia que aún quedan especies por describir; 3) la integración de métodos filogenéticos, de datación de linajes y delimitación de especies sirven de apoyo para la identificación de complejos de especies. Por último, este trabajo sirve como referencia para futuros estudios que aborden temas como la reconstrucción de historias biogeográficas, el tiempo de origen y diversificación de clados, la ecología y conservación del grupo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ardila-Robayo, M. C. (1979). Status sistemático del género *Geobatrachus* Ruthven 1915 (Amphibia: Anura). *Caldasia*, 12, 383–495.
- 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), 2123865.
- Barrientos, L. S., Streicher, J. W., Miller, E. C., Pie, M. R., Wiens, J. J., & Crawford, A. J. (2021). Phylogeny of terraranan frogs based on 2,665 loci and impacts of missing data on phylogenomic analyses. *Systematics and Biodiversity*, 19(7), 818–833.
- Bateman, R. M. (2022). Species circumscription in 'cryptic' clades: A nihilist's view. *Cryptic Species: Morphological Stasis, Circumscription and Hidden Diversity*. Monro, A.K., Mayo, S. J. (Eds.), 36-77.
- Canedo, C., & Haddad, C.F.B. (2012). Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6, 610–620.
- Cope, E. D. (1878). A new genus of Cystignathidae from Texas. *American Naturalist*, 12, 252–253.
- Devitt, T.J., Tseng, K., Taylor-Adair, M., Koganti, S., Timugura, A. & Cannatella, D.C. (2023). Two new species of *Eleutherodactylus* from western and central Mexico (*Eleutherodactylus jamesdixonii* sp. nov., *Eleutherodactylus humboldti* sp. nov.). *PeerJ*, 11, e14985.

- Dixon J. R. (1957). Geographic variation and distribution of the genus *Tomodactylus* in Mexico. *Texas Journal of Science*, 9, 379–409.
- Duellman, W. E. (1958). A Review of the Frogs of the Genus *Syrrophus* in Western Mexico. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 1958,1–18.
- Duellman, W. E., & Trueb, L. (1986). *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Dugo-Cota, A., Vilá, C., Rodríguez, A., & González-Voyer, A. (2019). Ecomorphological convergence in *Eleutherodactylus* frogs: a case of replicate radiations in the Caribbean. *Ecology Letters*, 22, 884–893.
- Duméril, A. M. C., & Bibron, G. (1841). *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Volume 6. Paris: Librairie Encyclopedique de Roret, 1834–1854.
- Firschein, I. I. (1954). Definition of some little-understood members of the leptodactylid genus *Syrrophus*, with a description of a new species. *Copeia*, 1954, 48–58.
- Fišer, C., Robinson, C. T., & Malard, F. (2018). Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept. *Molecular Ecology*, 27(3), 613-635.
- Fitzinger, L. J. F. J. (1843). *Systema Reptilium*. Fasciculus Primus. Wien: Braumüller et Seidel.
- Fouquet, A., Kok, P. J., Recoder, R. S., Prates, I., Camacho, A., Marques-Souza, S., Ghellere, J. M., McDiarmid, R. W., & Rodrigues, M. T. (2024). Relicts in the mist: Two new frog families, genera and species highlight the role of Pantepui as a biodiversity museum throughout the Cenozoic. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 191, 107971.
- Frost, D. R. (2025). *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.2 (11/03/2025). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sa, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green,

- D. M., & Wheeler, W. C. (2006). The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1–371.
- Gray, L. N., Barley, A. J., Poe, S., Thomson, R. C., Nieto-Montes de Oca, A., & Wang, I. J. (2019). Phylogeography of a widespread lizard complex reflects patterns of both geographic and ecological isolation. *Molecular Ecology*, 28(3), 644–657.
- Grünwald, C. I., Reyes-Velasco, J., Franz-Chávez, H., Morales-Flores, K. I., Ahumada-Carrillo, I. T., Jones, J. M., & Boissinot, S. (2018). Six new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae: subgenus *Syrrhophus*) from Mexico, with a discussion of their systematic relationships and the validity of related species. *Mesoamerican Herpetology*, 5, 6–83.
- Grünwald, C., Reyes-Velasco, J., Franz-Chávez, H., Morales-Flores, K., Ahumada-Carrillo, I. T., Rodríguez, C. M., & Jones, J. M. (2021). Two new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Southern Mexico, with comments on the taxonomy of related species and their advertisement calls. *Amphibian & Reptile Conservation*, 15(1), 1–35.
- Grünwald, C. I., Montaña-Ruvalcaba, C., Jones, J. M., Ahumada-Carrillo, I., Grünwald, A. J., Zheng, J., Strickland, J. L., & Reyes-Velasco, J. (2023). A novel species of piping frog *Eleutherodactylus* (Anura, Eleutherodactylidae) from southern Mexico. *Herpetozoa*, 36, 95–111.
- Gómez-Mestre, I., Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2012). Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution*, 66(12), 3687–3700.
- González-Voyer, A., Padial, J. M., Castroviejo-Fisher, S., De la Riva, I., & Vilà, C. (2011). Correlates of species richness in the largest Neotropical amphibian radiation. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(5), 931–942.
- Günther, A. C. L. G. (1858). Neue Batrachier in der Sammlung des britischen Museums. *Archiv für Naturgeschichte*, 24, 319–328.
- Hedges, S. B. (1989). Evolution and biogeography of West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*: slow-evolving loci and the major groups. Pp. 305–370. En:

- Woods, C.A. (Ed.). Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida.
- Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. (2008). New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737, 1–182.
- Heinicke, M. P., Duellman, W. E., & Hedges, S. B. (2007). Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 10092–10097.
- Heinicke, M. P., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., McGrath, K., & Hedges, S. B. (2017). Phylogenomic support for evolutionary relationships of New World direct developing frogs (Anura: Terraranae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 118, 145–155.
- Hernández-Austria, R., Soto-Pozos, A. F., Becerra-Soria, O., Mora-Reyes, A., & Parra-Olea, G. (2021). Molecular identification of the Jalisco Trilling Frog *Eleutherodactylus jaliscoensis* (Amphibia: Eleutherodactylidae) as prey of the Garter Snake *Thamnophis cyrtopsis* (Squamata: Colubridae). *North-Western Journal of Zoology*, 17(2), 315–318.
- Hernández-Austria, R., García-Vázquez, U. O., Grünwald, C. I., & Parra-Olea, G. (2022). Molecular phylogeny of the subgenus *Syrrhophus* (Amphibia: Eleutherodactylidae), with the description of a new species from Eastern Mexico. *Systematics and Biodiversity*, 20 (1), 1–20.
- Hernández-Austria, R., García-Castillo, M. G., & Parra-Olea, G. (2024). A new species of direct-developing frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Tamaulipas, Mexico. *Zootaxa*, 5471(4), 433–450.
- Heyer, W. R. (1977). Taxonomic notes on frogs from the Madeira and Purus rivers, Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 31, 141–162.
- Hoogmoed, M. S., & Lescure, J. (1984). A new genus and two new species of minute leptodactylid frogs from northern South America, with comments upon *Phyzelaphryne* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). *Zoologische Mededelingen*, 58, 85–115.

- Korshunova, T., Picton, B., Furfaro, G., Mariottini, P., Pontes, M., Prkić, J., Fletcher, K., Malmberg, K., & Lundin, K., (2019). Multilevel fine-scale diversity challenges the 'cryptic species' concept. *Scientific Reports*, 9(1), 6732.
- Lemos-Espinal, J. A., Smith, H. M., Dixon, J. R., & Cruz, A. (2015). *Anfibios y reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, México. Volumen I.* CONABIO, México, 714 p.
- Lutz, B. (1954). Anfibios Anuros do Distrito Federal [The Frogs of the Federal District of Brazil]. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 52, 155–238.
- Lynch, J. D. (1968). Genera of Leptodactylid Frogs in Mexico. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History*, 17, 503–515.
- Lynch, J. D. (1970). A Taxonomic Revision of the Leptodactylid Frog Genus *Syrrhophus* Cope. *University of Kansas, Museum of Natural History*, 20, 1–45.
- Lynch, J. D. (1971). Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Miscellaneous Publications of the University of Kansas Museum of Natural History*, 53, 1–238.
- Lynch, J. D., & Duellman, W.E. (1997). Frogs of the Genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in Western Ecuador. *Systematics, Ecology, and Biogeography. The University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication*, 23, 1–236.
- Ortega-Andrade, H. M, Rojas-Soto, O. R., Valencia, J. H., Espinosa de los Monteros, A., Morrone, J. J., Ron, S. R., & Cannatella, D. C. (2015). Insights from Integrative Systematics Reveal Cryptic Diversity in *Pristimantis* Frogs (Anura: Craugastoridae) from the Upper Amazon Basin. *PLoS ONE* 10(11), e0143392.
- Padial, J. M., Grant, T., & Frost, D. R. (2014). Molecular systematics of terraranas (Anura: Brachycephaloidea) with an assessment of the effects of alignment and optimality criteria. *Zootaxa*, 3825, 1–132.
- Páez, N. B., & Ron, R. S. (2019). Systematics of *Huicundomantis*, a new subgenus of *Pristimantis* (Anura, Strabomantidae) with extraordinary cryptic diversity and eleven new species. *ZooKeys*, 868, 1–112.
- Palacios-Aguilar, R., & Santos-Bibiano, R. (2020). A new species of direct-developing frog of the genus *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from the Pacific lowlands of Guerrero, Mexico. *Zootaxa*, 4750(2), 250–260.

- Parker, H. W. (1927). A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus*, and *Pleuroderma*. *Annals and Magazine of Natural History*, 9, 450–478.
- Peters, W. C. H. (1870). Über neue Amphien (*Hemidactylus*, *Urosaura*, *Tropdolepisma*, *Geophis*, *Uriechis*, *Scaphiophis*, *Hoplocephalus*, *Rana*, *Entomoglossus*, *Cystignathus*, *Hylodes*, *Arthroleptis*, *Phyllobates*, *Cophomantis*) des Königlich Zoologisch Museum. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*, 1870, 641–652.
- Pombal, J. P. Jr. (1999). Oviposition and development of pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Spix) (Anura, Brachycephalidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16, 967–976.
- Pyron, R. A., & Wiens, J. J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular phylogenetics and evolution*, 61(2), 543–583.
- Reyes-Velasco, J., Ahumada-Carrillo, I., Burkhard T. R., & Devitt T. J. (2015). Two new species of *Eleutherodactylus* (subgenus *Syrrhophus*) from western Mexico. *Zootaxa*, 3914, 301–317.
- Schild, D. R., Adams, R. H., Card, D. C., Corbin, A. B., Jezkova, T., Halesa, N. R., Meik, J. M., Perry, B. W., Spencer, C. L., Smith, L. L., Campillo-García, G., Bouzid, N. M., Stricklandg, J. L., Parkinson, C. L., Borja, M., Castañeda-Gaytán, G., Bryson Jr., R. W., Flores-Villela, O. A., Mackessy, S. P., & Castoe, T. A. (2018). Cryptic genetic diversity, population structure, and gene flow in the Mojave rattlesnake (*Crotalus scutulatus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 669–681.
- Smith, H. M., & Taylor, E. H. (1948). An annotated checklist and key to the Amphibia of Mexico. *Bulletin of the United States National Museum*, 194, 1–118.
- Streicher, J. W., Miller, E. C., Guerrero, P. C., Correa, C., Ortiz, J. C., Crawford, A. J., Pie, M. R., & Wiens, J. J. (2018). Evaluating methods for phylogenomic analyses, and a new phylogeny for a major frog clade (Hyoidea) based on 2214 loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 119, 128–143.

Taboada, C., Grant, T., Lynch, J. D., & Faivovich, J. (2013). New morphological synapomorphies for the new world direct-developing frogs (Amphibia, Anura, Terrarana). *Herpetologica*, 69, 342–357.

Wells, K. D. (2007). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.

## ANEXO. Publicaciones en paralelo al proyecto de doctorado

Notas científicas publicadas como becaria de doctorado (CVU 662067) y/o financiadas por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT, proyectos IN203617 e IN205521) que no forman parte de los objetivos de la tesis de doctorado pero que se realizaron de forma paralela y colaborativa durante este período. Las referencias bibliográficas se presentan en orden cronológico:

1. Mendoza-Henao, A. M., Hernández-Austria, R., López-Velázquez, A., & Parra-Olea, G. (2020). Description of two calls of *Eleutherodactylus rubrimaculatus* (Anura: Eleutherodactylidae) in Chiapas, Mexico. *Zootaxa*, 4732(4), 589–592. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4732.4.9>
2. Hernández-Austria, R., Soto-Pozos, A. F., Becerra-Soria, O., Mora-Reyes, A., & Parra-Olea, G. (2021). Molecular identification of the Jalisco Trilling Frog *Eleutherodactylus jaliscoensis* (Amphibia: Eleutherodactylidae) as prey of the Garter Snake *Thamnophis cyrtopsis* (Squamata: Colubridae). *North-Western Journal of Zoology*, 17(2), 315–318. Disponible en: [https://biozoojournals.ro/nwjz/content/v17n2/nwjz\\_e217505\\_Hernandez.pdf](https://biozoojournals.ro/nwjz/content/v17n2/nwjz_e217505_Hernandez.pdf)
3. Ponce-Rosales, L., & Hernández-Austria, R. (2022). *Eleutherodactylus albolabris* (Eleutherodactylidae). *Revista Latinoamericana de Herpetología*, 5(4), 101–103. <https://doi.org/10.22201/fc.25942158e.2022.4.558>