

La historia de la rana de Hall o rana del Loa (*Telmatobius halli* Noble 1938) (Anura, Telmatobiidae): un relato sobre taxonomía, científicos y conservación

The story of Hall's frog or Loa frog (*Telmatobius halli* Noble 1938) (Anura, Telmatobiidae): a story about taxonomy, scientists, and conservation

Claudio Correa

Laboratorio de Sistemática y Conservación de Herpetozoos, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
Correspondencia a: ccorreaq@udec.cl

Han pasado más de tres siglos desde que se publicó la primera mención de un anfibio en Chile, la “Salamandra aquatique et noire” de Feuillee (1714) (Ortiz 2008), un animal imaginario, cuya historia terminó inextricablemente ligada a la de la rana chilena (*Calyptocephalella gayi* Duméril y Bibron 1841) (Muzzopappa 2020) revisó la interesante y compleja historia taxonómica de esta especie). Desde esa fecha, numerosos estudios de autores nacionales y extranjeros han contribuido al conocimiento de la diversidad de los anfibios de Chile (revisado en Cei 1962, Formas 1995, Ortiz 2008), principalmente a través de la descripción de especies. Sin embargo, algunas de estas contribuciones demostraron que muchas de esas formas no eran válidas (notablemente, las revisiones de Cei 1958 y 1962), con lo cual se ha ido obteniendo una visión cada vez más precisa del número de especies presentes en nuestro país.

Entre estos avances se encuentran la resolución de controversias sobre la identidad de ciertas especies, algunas de las cuales no volvieron a observarse durante décadas después de ser descritas. Entre ellas destacan *Telmatobius grandisonae* Lynch 1975 (que finalmente se redescubrió como un género nuevo, *Chaltenobatrachus* Basso, Úbeda, Bunge y Martinazzo 2011, hasta ahora con una sola especie) y *Telmatobius laevis* Philippi 1902 (una de las tantas especies descritas por Rodolfo A. Philippi, que fue considerada como *species inquirenda*, o sea, especie de validez dudosa, por Correa 2017). Pero sin duda, uno de los problemas más persistentes de la herpetología chilena, que actualmente se puede considerar resuelto, fue la ubicación de la localidad tipo y la identidad de *Telmatobius halli* Noble 1938. Esta especie fue descubierta en 1935, pero se describió en 1938, con una localidad tipo vagamente definida: “vertiente cálida cerca de Ollagüe” (más adelante se detalla

el problema derivado de esta imprecisión). Posteriormente se reportó en dos localidades nuevas al sur de Ollagüe, pero después que esas poblaciones se describieran como especies distintas (*T. dankoi* Formas, Northland, Capetillo, Nuñez, Cuevas y Brieva 1999 y *T. vilamensis* Formas, Benavides y Cuevas 2003), se consideró “desaparecida”. Finalmente, fue redescubierta tres veces en distintas zonas, en tres estudios publicados sucesivamente entre 2018 y 2021. La compleja historia de esta especie, que está íntimamente ligada a las de *T. dankoi* y *T. vilamensis*, está diseminada en numerosos estudios publicados durante más de 80 años, muchos de ellos en inglés o difíciles de obtener en la actualidad, por lo que aquí se proporciona un relato de su descripción, de sus redescubrimientos y de las implicaciones de su hallazgo para la taxonomía y conservación del género en Chile.

Los “señores de las alturas”

Las especies del género *Telmatobius* Wiegmann, 1834, los “señores de las alturas” como los denominan Formas et al. (2005), conforman uno de los linajes de anuros más característicos y diversos de las alturas de los Andes centrales. Actualmente se reconocen 61 especies (Frost 2022; aunque deberían ser 60 ya que en esa fuente aún se incluye a *T. laevis*), que se distribuyen en Ecuador, Perú, Bolivia, Chile y Argentina, entre los 1° y 30°S aproximadamente, principalmente sobre los 2000 m (Barrionuevo 2017). Una característica notable del género es el hábito acuático de la mayoría de las especies, el que es acompañado por rasgos externos como piel lisa, pliegues de piel en los costados, membranas interdigitales desarrolladas en las patas traseras y ojos prominentes, orientados anterolateralmente (Velooso et al. 1982).

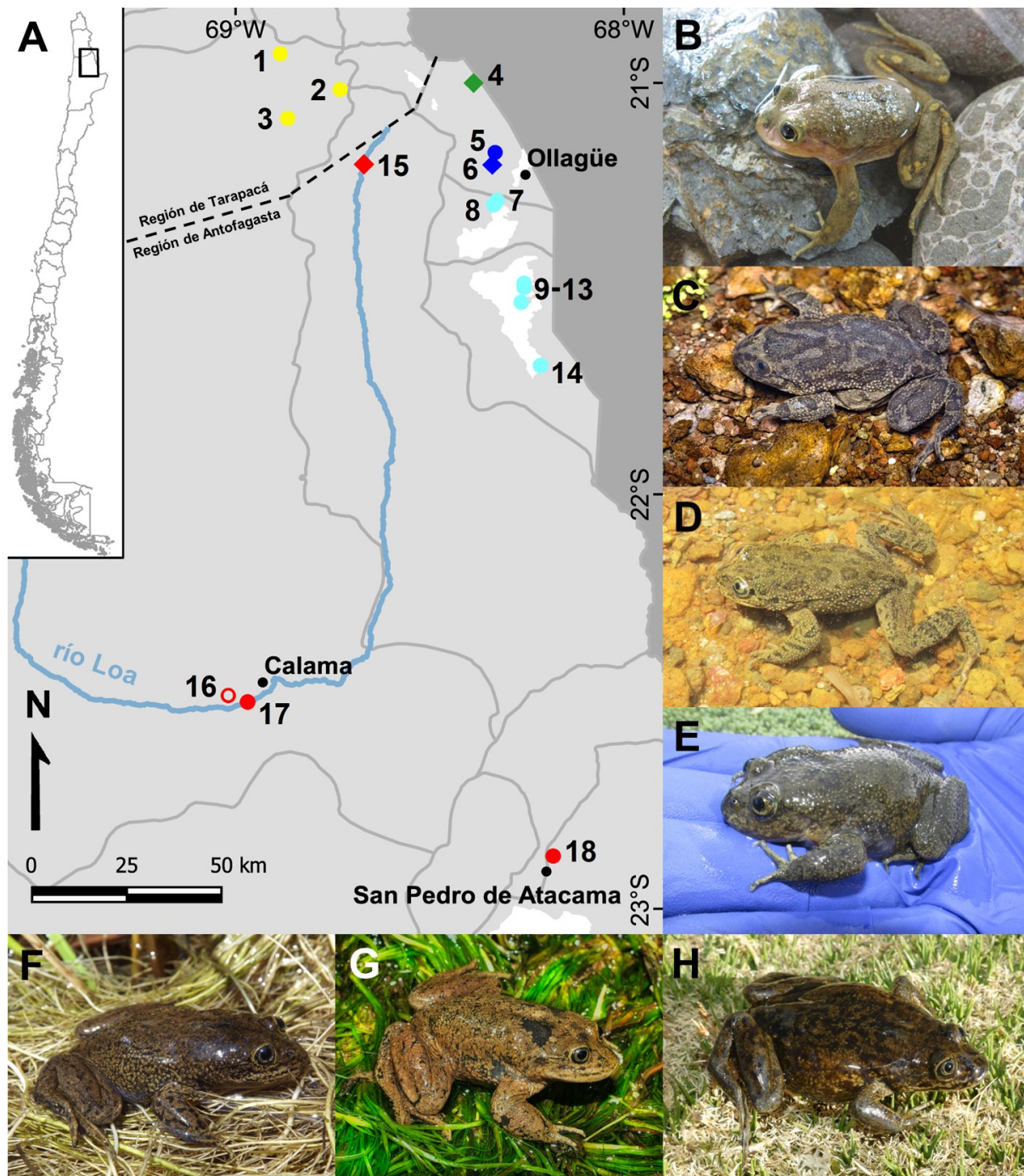


Figura 1: A) Localidades de *Telmatobius* del extremo sur de la distribución del género en Chile ($20^{\circ}55'-22^{\circ}55'S$). Se incluyen todas las poblaciones conocidas en la Región de Antofagasta y las del extremo sur de la Región de Tarapacá asignadas a *T. chusmisensis* por Sáez et al. (2014). Rombos: localidades tipo; círculos: otras localidades; círculo vacío: población introducida. *Telmatobius chusmisensis* (amarillo): 1) Copaquire, 2) Quebrada Chiclla, 3) Quebrada Choja; *T. frontieriensis* (verde): 4) Puquios; *T. philippii* (azul): 5) Quebrada del Inca, 6) Quebrada de Amincha; *T. cf. philippii* (celeste): 7) vertiente Cuchicha (Salar de Carcote), 8) Aguas Calientes (Salar de Carcote), 9-13) Salar de Ascotán, vertientes 2, 3, 5, 6 y 7, 14) Salar de Ascotán, vertiente 11; *T. halli* (rojo): 15) Miño, 16) Ojo de Opache, 17) Las Cascadas, 18) río Vilama. Las líneas grises representan los límites de las subcuencas de acuerdo a la Dirección General de Aguas; la línea negra segmentada, el límite entre regiones. A la derecha y debajo se muestran representantes de algunas especies y poblaciones. B) *T. chusmisensis* (Chusmiza); C) *T. frontieriensis* (Puquios; fotografía de Felipe Rabanal); D) *T. philippii* (Quebrada del Inca); E) *T. cf. philippii* (Aguas Calientes); F) *T. halli* (Las Cascadas; fotografía de Jakob von Tschirnhaus); G) *T. halli* (Río Vilama; fotografía de Felipe Rabanal); H) *T. halli* (Miño; fotografía de Jakob von Tschirnhaus). Figure 1: A) Localities of *Telmatobius* in the extreme south of the distribution of the genus in Chile ($20^{\circ}55'-22^{\circ}55'S$). Included are all known populations in the Antofagasta Region and those in the extreme south of the Tarapacá Region assigned to *T. chusmisensis* by Sáez et al. (2014). Rhomboids: type localities; circles: other locations; empty circle: introduced population. *Telmatobius chusmisensis* (yellow): 1) Copaquire, 2) Quebrada Chiclla, 3) Quebrada Choja; *T. frontieriensis* (green): 4) Puquios; *T. philippii* (blue): 5) Quebrada del Inca, 6) Quebrada de Amincha; *T. cf. philippii* (light blue): 7) Cuchicha Spring (Salar de Carcote), 8) Aguas Calientes (Salar de Carcote), 9-13) Salar de Ascotán, springs 2, 3, 5, 6 and 7, 14) Salar de Ascotán, spring 11; *T. halli* (red): 15) Miño, 16) Ojo de Opache, 17) Las Cascadas, 18) Río Vilama. The gray lines represent the limits of the sub-basins according to the General Directorate of Waters; the segmented black line, the boundary between regions. Representatives of some species and populations are shown to the right and below. B) *T. chusmisensis* (Chusmiza); C) *T. frontieriensis* (Puquios; photograph by Felipe Rabanal); D) *T. philippii* (Quebrada del Inca); E) *T. cf. philippii* (Aguas Calientes); F) *T. halli* (Las Cascadas; photograph by Jakob von Tschirnhaus); G) *T. halli* (Río Vilama; photograph by Felipe Rabanal); H) *T. halli* (Miño; photograph by Jakob von Tschirnhaus).

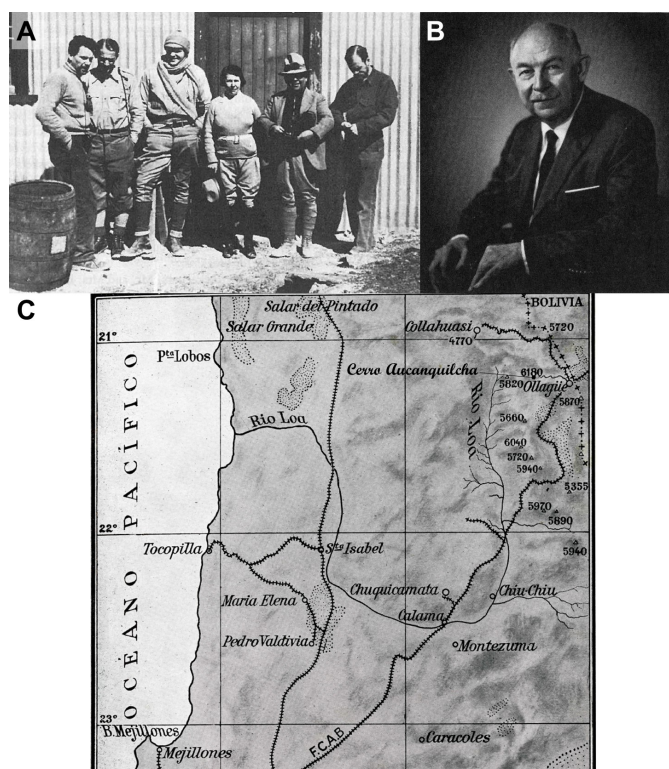


Figura 2: A) Algunos miembros de la IHAEC en el campamento del Cerro Aucanquilcha (5334 m de acuerdo a Dill 1980), en 1935. De izquierda a derecha, David B. Dill, E. Hohwü Christensen, Ross A. McFarland, Sra. Carrasco e Hipólito Carrasco (visitantes) y William H. Forbes. Fotografía de Dill (1980), usada con permiso de Elsevier. B) Frank G. Hall. Fotografía de Dill (1979). C) Mapa del norte de la Región de Antofagasta, mostrando los principales lugares donde la IHAEC permaneció en Chile: Chuquicamata, Ollagüe, Mina Collahuasi y Cerro Aucanquilcha (modificado de Keys 1936b).
 Figure 2: A) Some members of the IHAEC in the Cerro Aucanquilcha camp (5334 m according to Dill 1980), in 1935. From left to right, David B. Dill, E. Hohwü Christensen, Ross A. McFarland, Mrs. Carrasco and Hipólito Carrasco (visitors) and William H. Forbes. Photograph by Dill (1980), used by permission of Elsevier. B) Frank G. Hall. Photograph by Dill (1979). C) Map of the north of the Antofagasta Region, showing the main places where the IHAEC stayed in Chile: Chuquicamata, Ollagüe, Collahuasi Mine and Cerro Aucanquilcha (modified from Keys 1936b).

En Chile, las ranas del género *Telmatobius* se distribuyen exclusivamente en el extremo norte del país, en el Altiplano y Puna, entre Visviri (17°36'S; Región de Arica y Parinacota) y río Vilama (22°52'S; Región de Antofagasta). Todas las especies de Chile son estrictamente acuáticas y se encuentran en bofedales, arroyos, ríos y lagunas, principalmente sobre los 2000 m (Veloso et al. 1982; Correa 2022 proporciona datos generales de la distribución de estas especies). Los bajos niveles de precipitaciones que caracterizan al Altiplano y la Puna y la estrecha dependencia del medio acuático de estos organismos tienen como consecuencia que sus poblaciones actualmente se encuentren aisladas en los sistemas hídricos, rodeadas por ambientes áridos.

La historia taxonómica del género es extremadamente compleja y se puede argumentar que su diversidad aún no se ha establecido adecuadamente. En Chile se presenta esta misma situación. Desde que el género se restringió a las especies de los Andes centrales a principios de los años 80, se describieron varias especies nuevas en Chile con distribuciones muy reducidas (revisado en Formas et al. 2005), hasta alcanzar un máximo de 10 con *T. chusmisensis* Formas, Cuevas y Nuñez 2006. Sin embargo, desde 2014 una serie de estudios taxonómicos y sistemáticos han permitido reevaluar la diversidad de especies presentes en Chile. Los cambios taxonómicos formales han

sido las sinonimias de *T. zapahuirensis* Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna y Díaz 1982 con *T. pefauri* Veloso y Trueb 1976 (Fibla et al. 2017) y de *T. dankoi* y *T. vilamensis* con *T. halli* (von Tschirnhaus y Correa 2021). Por otra parte, estos estudios sugieren que *T. peruvianus* Wiegmann 1834 no estaría presente en Chile (Sáez et al. 2014) y que *T. marmoratus* (Duméril y Bibron 1841) correspondería a un complejo de especies (Victoriano et al. 2015, Sáez et al. 2022). Además, varias publicaciones plantearon distintas hipótesis acerca de la identidad y distribución geográfica de *T. halli* (Fibla et al. 2018, Cuevas et al. 2020, Correa 2021, von Tschirnhaus y Correa 2021), una especie cuya localidad tipo no había podido ser ubicada desde su descripción. Los últimos dos estudios proporcionaron la solución definitiva al problema de esta especie, después de 86 años de que se recolectaron los primeros especímenes.

La solución del enigma de *T. halli* (Correa 2021, von Tschirnhaus y Correa 2021) no solo se restringe al ámbito taxonómico, sino que tiene importantes consecuencias para la biogeografía y conservación de las poblaciones del extremo sur de la distribución de *Telmatobius* en Chile (Fig. 1). Para entender cabalmente sus implicaciones, es necesario conocer el contexto histórico en que se descubrió la población original de *T. halli* y la historia taxonómica de las poblaciones cercanas.

La International High Altitude Expedition to Chile de 1935 y el descubrimiento de *T. halli*

Esta expedición (IHAEC, por sus siglas en inglés) tuvo como objetivo principal estudiar la fisiología de la adaptación del ser humano a la vida en las alturas, a través de aproximaciones experimentales. En ella participaron diez investigadores de distintos campos científicos (fisiología, bioquímica, zoología, medicina y psicología), provenientes de las universidades de Harvard, Copenhague, Cambridge, Duke, Columbia y Chicago. Entre sus integrantes, cuatro son protagonistas en el siguiente relato: Ancel Keys (quien organizó la expedición), David B. Dill, Frank G. Hall y Ross A. McFarland (Figs. 2A y B). La IHAEC se realizó entre abril y agosto de 1935 e incluyó estadías en Chuquicamata, Ollagüe, Mina Collahuasi y Cerro Aucanquilcha (Fig. 2C). Este último punto era de especial interés para realizar experimentos ya que ahí se encontraba el campamento minero más alto del mundo (un excelente relato en castellano sobre esta etapa de la expedición es Rivera 2019). Crónicas más completas de la IHAEC se encuentran en Keys (1936a), Keys (1936b) (en castellano) y Dill (1980).

Hay dos aspectos de la IHAEC que son fundamentales para entender la historia de *T. halli*. Primero, la expedición se trasladaba en cuatro carros de tren acondicionados, uno como dormitorio, otro como cocina y dos como laboratorios (Keys 1936a, 1936b), lo cual evidentemente limitaba el desplazamiento autónomo de sus miembros (Fig. 3A) como se argumenta en Correa (2021). Segundo, a pesar de que el objetivo de la expedición era realizar mediciones y experimentos sobre la respuesta fisiológica de seres humanos y animales a la altura, hubo tiempo para el esparcimiento, como se relata en todas las crónicas de la expedición (Fig. 3B). Uno de los eventos recreativos fue un “paseo dominical” que se realizó el 23 de junio. Ese día, los miembros de la expedición disfrutaron de un baño en una piscina llena con agua de vertientes termales ubicada en las fuentes del río Loa (Fig. 4). Hay tres menciones de este paseo en las crónicas de la expedición (Keys 1936a, Dill 1979, 1980), donde se entregan distintos detalles del evento. En dos de esos relatos (Dill 1979, 1980) se menciona que el “naturalista”, Frank Gregory Hall (“Greg”) (Fig. 2B), recolectó los ejemplares que terminaron siendo descritos como *T. halli*. Hay un cuarto relato de una visita a las “fuentes del río Loa” donde se describe el hallazgo de “muchos sapos

y renacuajos” (Keys 1936b), que por ciertos detalles y la posición en el texto donde se describe, indudablemente corresponde al mismo paseo dominical (un análisis detallado de estos relatos se encuentra en Correa 2021). En conjunto, los cuatro relatos mencionados describen con detalle el lugar y las circunstancias en que se hallaron los ejemplares que fueron descritos como *T. halli*, pero algo inexplicable ocurrió a continuación.



Figura 3: A) Los carros de tren acondicionados en que se desplazaba la IHAEC. Fotografía de Keys (1936b). B) Algunos de los miembros de la IHAEC “en un domingo libre en Chile”. De izquierda a derecha, Ansel Keys, Ross McFarland, Eleazar S. Guzmán Barrón, John Talbott y Frank G. Hall. En la fuente (Talbot 1981) no se especifican el lugar y circunstancias en que se tomó la fotografía, pero es muy probable que corresponda al día en que los expedicionarios estuvieron de paseo en Miño. Fotografía usada con permiso de Elsevier. Figure 3: A) The outfitted railway cars in which the IHAEC moved. Photograph by Keys (1936b). B) Some of the IHAEC members “on a free Sunday in Chile”. From left to right, Ansel Keys, Ross McFarland, Eleazar S. Guzmán Barrón, John Talbott and Frank G. Hall. The source (Talbot 1981) does not specify the place and circumstances in which the photograph was taken, but it is very likely that it corresponds to the day the expedition members were on a walk in Miño. Photo used with permission from Elsevier.

La descripción y redesccripción de *T. halli*

Una de las crónicas (Dill 1979) señala que los ejemplares de ranas recolectados por Frank G. Hall fueron enviados al “National Museum”. En realidad, los ejemplares fueron enviados al American Museum of Natural History de New York, donde Gladwyn K. Noble era curador del Departamento de Herpetología. Fue el mismo Noble quien “se complació” en nombrar a la especie en honor a quien recolectó los adultos y larvas que sirvieron para describirla (Noble 1938). Sin embargo, en vez de especificar que la localidad tipo de *T. halli* era el origen del río Loa, Noble la describió como “vertiente cálida cerca de Ollagüe, Chile, 10000 pies de altitud” (Ollagüe se escribió sin la diéresis) y agregó la supuesta fecha de recolección, 25 de junio de 1935. Este inexplicable error en la ubicación de la localidad tipo y la imprecisión con que se describió fueron los responsables de que durante más de 80 años no se pudiera ubicar la población original que se describió como *T. halli*. Es más, desde esa fecha, numerosos estudios mencionaron la localidad solo como Ollagüe (por ejemplo, Schmidt 1954, Capurro 1958, Cei 1962, Veloso et al. 1982, Formas et al. 1999).

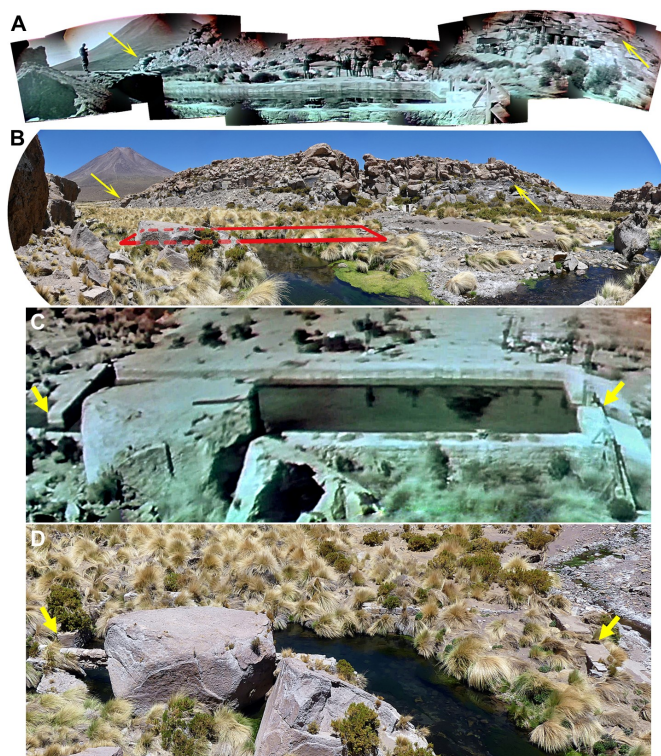


Figura 4: Sitio en Miño donde los miembros de la IHAEC estuvieron de paseo el 23 de junio de 1935. A) Fotomontaje de una filmación del 23 de junio de 1935 donde se observan algunos miembros de la expedición alrededor de la piscina donde se bañaron. B) Panorámica reciente (octubre de 2020) del mismo sitio. La figura delineada en rojo indica la posición de la piscina. C) Detalle de la piscina, extraída de la filmación del 23 de junio de 1935. D) Ruinas de la piscina (octubre de 2020). Las flechas amarillas señalan puntos de referencia entre las imágenes del video y las fotos actuales. Imágenes y fotografías de Jakob von Tschirnhaus. Figure 4: Site in Miño where the members of the IHAEC were on a walk on June 23, 1935. A) Photomontage of a film from June 23, 1935 where some members of the expedition can be seen around the pool where they bathed. B) Recent panorama (October 2020) of the same site. The figure outlined in red indicates the position of the pool. C) Detail of the pool, taken from the filming of June 23, 1935. D) Ruins of the pool (October 2020). The yellow arrows indicate reference points between the video images and the current photos. Images and photographs by Jakob von Tschirnhaus.

Después de su descripción, otras dos poblaciones de la Región de Antofagasta fueron atribuidas a *T. halli*: Calama (río Loa) y San Pedro de Atacama (río Vilama) (por ejemplo, Cei 1962, Veloso et al. 1982, Díaz 1984, 1989, Penna y Veloso 1987) (Fig. 1). Incluso, se describió una subespecie en los géiseres de El Tatio, *T. halli edentatus* Capurro 1955, población que fue considerada posteriormente como *Rhinella spinulosa* (Wiegmann 1834) (Cei 1962, Formas et al. 1999). Por lo tanto, durante décadas se publicaron estudios sobre la especie con datos de poblaciones distintas a la original (revisado en Formas et al. 2005). Esta situación empezó a cambiar a medida que estas y otras poblaciones que se descubrieron más cerca de Ollagüe se describieron como nuevas especies, aumentando considerablemente la diversidad del género en la Región de Antofagasta (Fig. 1). La población de Calama (específicamente de Las Cascadas) se describió como *T. dankoi* (Formas et al. 1999) y la del río Vilama como *T. vilamensis* (Formas et al. 2003). Paralelamente, las poblaciones ubicadas al norte de Ollagüe también se describieron como especies distintas, *T. philippii* Cuevas y Formas 2002 (localidad tipo Quebrada de Amincha; Cuevas y Formas 2002) y *T. frontiensis* Benavides, Ortiz y Formas 2002 (localidad tipo Puquios; Benavides et al. 2002) (Fig. 1).

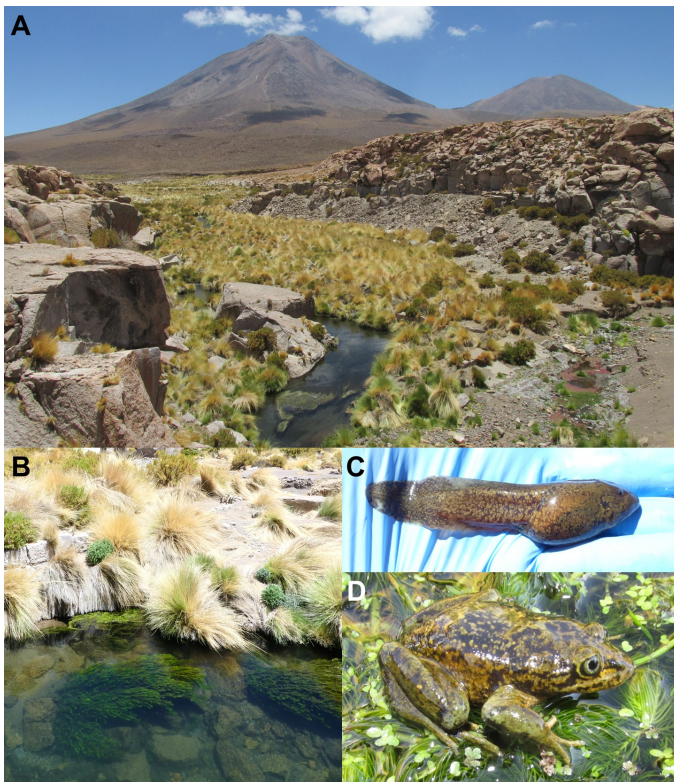


Figura 5: A) Panorámica de Miño, con el volcán Miño al fondo (diciembre de 2021); en primer plano se observa el sitio del río Loa donde se encuentran los restos de la piscina que visitó la IHAEC (Fig. 4). B) Ribera del río Loa, mostrando el microhábitat de *T. halli*; los adultos y larvas descritos en von Tschirnhaus y Correa (2021) fueron capturados bajo las plantas de la orilla. C) Larva de *T. halli* de Miño. D) Macho de *T. halli* de Miño. Fotografías B) y C) por Jakob von Tschirnhaus. Figure 5. A) Panoramic view of Miño, with the Miño volcano in the background (December 2021); in the foreground you can see the site of the Loa river where the remains of the pool that the IHAEC visited are located (Fig. 4). B) Bank of the Loa river, showing the microhabitat of *T. halli*; the adults and larvae described in von Tschirnhaus and Correa (2021) were captured under the shoreline plants. C) Larva of *T. halli* from Miño. D) Male of *T. halli* from Miño. Photographs B) and C) by Jakob von Tschirnhaus.

Estos cambios taxonómicos y descripciones de nuevas especies fueron el resultado de exploraciones más intensas de la zona altiplánica de la Región de Antofagasta, pero a pesar de las búsquedas no se pudo localizar la población originalmente descrita como *T. halli*. En este contexto, Formas et al. (2003) reanalizaron parte del material tipo de la especie (el holotipo y dos paratipos), demostrando que presentaban diferencias morfológicas con respecto a las especies cercanas geográficamente, por lo que ratificaron su validez. Según la IUCN (2015), exploraciones que se extendieron hasta el año 2014 fallaron en localizar especímenes de la especie, situación que se mantuvo hasta 2018, cuando se publicó el primer redescubrimiento de la especie.

Los primeros dos redescubrimientos de *T. halli* (Fibla et al. 2018 y Cuevas et al. 2020)

Como se mencionó anteriormente, una serie de estudios publicados desde 2014 han permitido reevaluar la diversidad de especies de *Telmatobius* presentes en Chile. Asimismo, esos estudios han aumentado considerablemente el número de localidades conocidas del género, ampliando la distribución geográfica de varias especies. Una de ellas es *T. chusmisensis*, cuya distribución se extendió desde Chusmiza (localidad tipo; Formas et al. 2006) hasta Quebrada Choja (Sáez et al. 2014; Fig. 1). Sin embargo, esa ampliación fue cuestionada por Fibla et al. (2018), quienes determinaron que las poblaciones del extremo sur de la distribución

de esta especie (Copaquire, Quebrada Chiclla y Quebrada Choja) en realidad correspondían a *T. halli*. Fibla et al. (2018) aplicaron un enfoque novedoso para resolver el enigma de *T. halli*, recurriendo a fuentes bibliográficas que describen las actividades y los lugares donde estuvieron los miembros de la IHAEC. Los antecedentes que estos autores consideraron fueron el itinerario de la expedición, la altura del lugar donde se capturaron los ejemplares, las dificultades de movimiento de la época y la cercanía de las poblaciones mencionadas a la Mina Collahuasi, uno de los lugares donde se alojó la expedición (Fig. 2C); pero, además, mostraron que esas poblaciones eran genética y morfológicamente distinguibles de las otras poblaciones conocidas de *T. chusmisensis*.

Poco tiempo después, de forma independiente, Cuevas et al. (2020) publicaron un segundo redescubrimiento de *T. halli*, redescubrieron su larva y le asignaron una localidad tipo distinta, Aguas Calientes, una vertiente termal ubicada en la parte norte del Salar de Carcote (Fig. 1). Cuevas et al. (2020) también recurrieron a fuentes bibliográficas (algunas no consultadas por Fibla et al. 2018), pero la nueva localidad tipo presenta características que se ajustan más a la descripción proporcionada por Noble (1938): es una vertiente termal que está cerca de Ollagüe (~ 12 km al suroeste), en el lugar hay una piscina que fue reconstruida sobre una construcción previa y la vertiente está rodeada por abundante vegetación (detalle que aparece en Dill 1980). Aunque la altura de Aguas Calientes (3717 m) no coincide con la altura especificada por Noble (1938) (10000 pies = 3048 m), Cuevas et al. (2020) argumentaron que esta discrepancia se debe a que algunos datos de altura de la expedición eran inexactos.

La publicación de estos dos redescubrimientos, ambos en la revista *Zootaxa*, planteó un nuevo enigma sobre *T. halli* debido a que Cuevas et al. (2020) no aclararon el estatus taxonómico de la población de Aguas Calientes con respecto a las poblaciones de Copaquire, Quebrada Chiclla y Quebrada Choja. De hecho, ellos dicen que es “información valiosa que podría extender la distribución de esta especie, pero necesita verificación”. El problema de fondo es que estas poblaciones no están directamente relacionadas, ya que según los análisis filogenéticos moleculares realizados hasta la fecha (Sáez et al. 2014, Fibla et al. 2018, von Tschirnhaus y Correa 2021), están más emparentadas con otras especies. Esta situación anómala quedó plasmada en el informe “Sistematización de la información sobre las especies del género *Telmatobius*, *Orestias* y *Pseudorestias* en Chile” de 2020 (Licitación 608897-24-LE19 del Ministerio del Medio Ambiente), que recopiló la información más actualizada de las especies de nuestro país, donde se establece explícitamente que *T. halli* se encuentra en Copaquire, Quebrada Chiclla, Quebrada Choja, Huatacondo (localidad nueva) y Carcote.

La solución definitiva del enigma de *T. halli*

A pesar de que las dos propuestas sobre la identidad de *T. halli* se basaron en revisiones bibliográficas y datos de poblaciones conocidas (Fibla et al. 2018, Cuevas et al. 2020), ambas llegaron a conclusiones distintas y asignaron ese nombre a poblaciones que claramente no pertenecen a la misma especie. Esta controversia fue revisada por Correa (2021), quien analizó detalladamente las crónicas de la IHAEC y otras fuentes bibliográficas y llegó a la conclusión de que la verdadera localidad tipo de *T. halli* es Miño, un campamento minero abandonado ubicado en el origen del río Loa (Figs. 1, 4 y 5).

Correa (2021) solo proporcionó la solución a la ubicación de la localidad tipo de *T. halli*. Sin embargo, von Tschirnhaus y Correa (2021) presentaron nuevos documentos gráficos que corroboraron la ubicación de la localidad tipo y describieron la población de *Telmatobius* de Miño (Figs. 5C y D). La nueva evidencia es un video de la IHAEC que muestra a algunos miembros de la expedición

bañándose en una piscina en las faldas del volcán Miño (Figs. 4A y C; el video está disponible en YouTube, <https://www.youtube.com/watch?v=oiwusgZ7Pt0>, asociado al Proyecto Arqueológico Alto Cielo, <https://altocielo.hypotheses.org>) y un fragmento del diario de Ross A. McFarland, donde él describe brevemente el paseo dominical a las fuentes del río Loa. Además, von Tschirnhaus y Correa (2021) muestran fotografías del entorno y las ruinas de la piscina donde se realizó el paseo dominical durante la IHAEC (Figs. 4C y D). En cuanto a la población de *Telmatobius*, ellos muestran que los adultos y larvas presentan características morfológicas compatibles con la descripción original de *T. halli*. Por último, realizaron un análisis filogenético molecular con secuencias de ADN mitocondrial de tres larvas, que muestra que *T. halli*, *T. dankoi* y *T. vilamensis* son indistinguibles (ver sección siguiente).

La historia detrás de estas dos últimas publicaciones constituye una arista interesante de la larga y compleja historia taxonómica de la especie. La propuesta contenida en Correa (2021) fue presentada en el XI Congreso de Herpetología de Chile, a mediados de noviembre de 2020, pero previamente, el 15 de septiembre de 2020, había sido sometida a la revista *Zootaxa* para su publicación. Unos meses antes, Jakob von Tschirnhaus había llegado independientemente a la misma conclusión (también a través de una revisión de la bibliografía de la IHAEC), que la localidad tipo de *T. halli* era Miño. Sin embargo, él organizó una expedición al lugar y descubrió la población original de *T. halli* el 31 de octubre de 2020. Es decir, hubo dos investigaciones independientes y paralelas que identificaron la verdadera localidad tipo y una de ellas culminó con el redescubrimiento definitivo de la especie. Finalmente, gracias a la presentación del congreso, ambos investigadores entraron en contacto y colaboraron en la descripción formal de la población de *T. halli* de Miño (von Tschirnhaus y Correa 2021) y en la propuesta taxonómica de sinonimia (ver abajo). Justo antes de enviar a publicar este segundo trabajo, se sometió una segunda versión del manuscrito de Correa (2021) a la revista *Zookeys*, donde finalmente se publicó.

Implicaciones taxonómicas, biogeográficas y para la conservación de la especie

La solución del enigma de *T. halli* no solo ratificó la existencia de esta especie endémica de Chile, sino que resultó en la sinonimia de esta especie con *T. dankoi* y *T. vilamensis*, basada en un análisis filogenético con genes mitocondriales y un detallado reanálisis de los caracteres diagnósticos de estas especies, realizado por von Tschirnhaus y Correa (2021). Estos autores mostraron que las supuestas diferencias morfológicas entre estas tres especies correspondían a caracteres polimórficos dentro de estas poblaciones y otros que son muy variables en el género *Telmatobius*. Así, esta disminución del número de especies refleja mejor la alta similitud morfológica y genética entre las poblaciones que constituyen el extremo sur de la distribución del género en Chile. La con especificidad entre estas tres especies también tiene sentido desde el punto biogeográfico, ya que *T. halli* y *T. dankoi* habitan en distintos puntos del río Loa, mientras que *T. vilamensis* se conoce solamente en el río Vilama, que pertenece a una cuenca contigua a la del río Loa (Fig. 1).

El redescubrimiento definitivo de *T. halli* también tiene implicaciones muy importantes para la conservación de estas poblaciones, ya que la de Miño parece ser la única abundante y el ambiente donde se encuentra está poco alterado (von Tschirnhaus y Correa 2021) (Fig. 5). Esto contrasta con la situación crítica de la población de Las Cascadas (previamente considerada *T. dankoi*; Lobos et al. 2016), la que en 2019 experimentó una drástica disminución por la alteración de su hábitat (Lobos y Rojas 2020; C. Correa, Felipe Durán y Felipe Rabanal, observaciones personales,

diciembre de 2021) (Figs. 6A y B). Debido a esto, unos pocos adultos de ese lugar pudieron ser rescatados para su cría ex situ en el Zoológico Nacional en Santiago (donde se ha logrado su reproducción), mientras que otros fueron relocalizados en un sitio cercano, Ojo de Opache (Lobos y Rojas 2020), donde se desconoce si han sobrevivido. Asimismo, se desconoce la situación actual de la población del río Vilama, la única atribuida a *T. vilamensis*, después que un aluvión modificó profundamente el cauce del río en 2016; después de esa fecha no se han vuelto a observar individuos de esa población (Lobos y Rojas 2020; C. Correa, Felipe Durán y Felipe Rabanal, observaciones personales, diciembre de 2021; Fig. 6C). Por lo tanto, ahora que se demostró con evidencia genética y morfológica que las poblaciones de Miño, Las Cascadas y río Vilama pertenecen a la misma especie, que por precedencia debería llamarse *T. halli*, la población de Miño sería la única de la especie que aparentemente se encuentra en buenas condiciones.



Figura 6: Las otras dos localidades conocidas de *T. halli* (diciembre de 2021): Las Cascadas (Calama) (A y B) y río Vilama (C). A) El canal de regadío de Las Cascadas, que en esta fotografía aparece en diagonal bajo la sombra, aparentemente es el único sitio donde se conocía a *T. dankoi* (actualmente *T. halli*). B) Detalle del canal de regadío. C) Río Vilama, a unos 200 m río arriba del punto donde es canalizado. A la derecha se puede apreciar el corte en la ribera antigua producido por el aluvión de 2016. Figure 6. The other two known localities of *T. halli* (December 2021): Las Cascadas (Calama) (A and B) and Río Vilama (C). A) The Las Cascadas irrigation canal, which appears diagonally under shade in this photograph, is apparently the only site where *T. dankoi* (currently *T. halli*) was known. B) Detail of the irrigation canal. C) Vilama River, some 200 m upstream from the point where it is channelled. On the right you can see the cut in the old bank produced by the alluvium of 2016.

Aquí yace la importancia de seguir realizando exploraciones intensas a lo largo del río Loa y sus afluentes (tal como lo hicieron Lobos et al. 2016) y en las cuencas hidrográficas contiguas para tratar de localizar otras poblaciones y determinar los factores que las amenazan. Además, el descubrimiento de la población de Miño sería una oportunidad ideal para retomar la iniciativa de crear la Reserva Nacional Alto Loa, la cual permitiría proteger más efectivamente a

esta especie y a la rica fauna y flora del lugar (von Tschirnhaus y Correa 2021).

Reflexiones finales

Sin duda, el redescubrimiento definitivo de *T. halli* y su sinonimia con *T. dankoi* y *T. vilamensis* constituyen avances importantes en el conocimiento de la diversidad del género *Telmatobius* en Chile, pero la historia de esta especie también nos muestra que la ciencia no siempre sigue un camino simple. De hecho, la razón por la cual la especie estuvo “perdida” por 86 años es sencillamente la vaguedad con que se describió la localidad donde se recolectaron los especímenes tipo. Es probable que nunca sepamos por qué Gladwyn K. Noble indicó que la localidad tipo se encontraba cerca de Ollagüe a 10000 pies de altura (3048 m), pero ciertamente no disponía de información más precisa sobre el lugar y probablemente utilizó los datos del envío de los ejemplares desde Chile (seguramente los ejemplares fueron enviados desde Ollagüe el mismo 25 de junio de 1935, cuando la expedición llegó ahí). Sin embargo, esto no explica la discrepancia en la altura; no hay ningún lugar que se pueda considerar cercano a Ollagüe con esa altitud, por lo que solo podemos especular que se trató de un error en la rotulación del material enviado.

Un aspecto curioso de esta parte de la historia es que no hubo ningún intento de corregir o precisar esta información. David B. Dill, quien mencionó brevemente el lugar y las circunstancias en que se descubrió la especie (Dill 1979, 1980), no menciona nada acerca de la discrepancia, y al parecer Frank G. Hall nunca se refirió a la especie que le fue dedicada. Estas omisiones tienen una explicación muy sencilla: los científicos de la expedición estaban interesados principalmente en los efectos de la altura sobre la fisiología humana y animal y después que terminó la IHAEC se dedicaron a publicar sus resultados y a realizar otros proyectos. El descubrimiento de *T. halli* fue solo un resultado incidental de una de las pocas actividades recreativas que se realizaron durante la IHAEC (Fibla et al. 2018) y así quedó plasmado en las crónicas. Otro detalle que llama la atención es que las crónicas donde se describieron las circunstancias en que se recolectaron los especímenes tipo (Keys 1938a, 1938b, Dill 1979, 1980) no concuerdan en la altura del lugar (discutido en von Tschirnhaus y Correa 2021), algo que parece inexplicable para una expedición cuyo fin fundamental era hacer mediciones a distintas alturas. Por otra parte, en ese tiempo era común en la literatura utilizar el nombre de lugares poblados cercanos para referirse a nuevos registros de especies, por lo que probablemente a ningún investigador le pareció extraña la poca precisión con que se describió la localidad tipo.

En las décadas siguientes a su descripción, el nombre *T. halli* apareció recurrentemente en la literatura, pero asignado a otras poblaciones. Por ejemplo, Cei (1962) agregó una segunda población a *T. halli*, “arroyo Vilama”, y Veloso et al. (1982), en su revisión del género en Chile, basaron su descripción de la especie en especímenes de Calama (= Las Cascadas, localidad tipo de *T. dankoi*, Formas et al. 1999), a los cuales agregaron los del río Vilama. Incluso, la población de *Rhinella spinulosa* de El Tatio fue considerada como una subespecie de *T. halli* (Capurro 1955). Esta situación perduró hasta que *T. halli* fue redescrita formalmente y la población de río Vilama fue descrita como *T. vilamensis* (Formas et al. 2003). En otras palabras, se puede decir que entre 1955 y 2003 la especie no estuvo perdida para los investigadores, ya que se asumía que estaba compuesta por otras poblaciones, además de Ollagüe.

Los estudios de *T. halli* previos al 2003 también nos muestran otra faceta de las poblaciones de *Telmatobius* de esta zona. Más allá de la cercanía geográfica, se puede argumentar que todas esas

poblaciones son muy similares morfológicamente y sus características son compatibles con la descripción de *T. halli*. El ejemplo más notable es la revisión de Veloso et al. (1982), donde se reunieron bajo el nombre de *T. halli* a los ejemplares de Ollagüe, Calama (Las Cascadas) y río Vilama, sin mencionar ninguna diferencia entre los adultos y las larvas de estas tres poblaciones. Solo un detallado reanálisis de las supuestas diferencias morfológicas que sustentaron la descripción de estas dos últimas poblaciones como especies diferentes (Formas et al. 1999, 2003) mostró que toda la variación descrita se puede reinterpretar como polimorfismo intraespecífico (von Tschirnhaus y Correa 2021). La ausencia de diferencias morfológicas consistentes, además, concuerda con la identidad casi total de las secuencias mitocondriales entre esas tres poblaciones (Sáez et al. 2014, von Tschirnhaus y Correa 2021) y la alta afinidad genética entre las poblaciones de Las Cascadas y río Vilama detectada con marcadores nucleares microsatélites (Fabres et al. 2018).

Si se analiza en retrospectiva, lo que ocurrió con la especie en los últimos años no tiene precedentes en la investigación herpetológica de Chile. En un lapso de solo cuatro años, la especie fue redescubierta tres veces en distintos lugares por distintos grupos de investigación y luego se ampliaron sus límites taxonómicos al incluir otras poblaciones descritas como especies distintas. Como se mencionó antes, el segundo redescubrimiento (Cuevas et al. 2020) se ajustaba más a los vagos antecedentes entregados en la descripción original de *T. halli* (Noble 1938), por lo que este hallazgo fue difundido en numerosos medios periodísticos y redes sociales. Sin embargo, esta propuesta generó una controversia porque no aclaró la situación taxonómica del *T. halli* de Aguas Calientes con respecto a las poblaciones previamente asignadas a esa especie por Fibla et al. (2018). Se requirió un análisis más detallado de la literatura, nueva evidencia documental y una expedición al origen del río Loa (Correa 2021, von Tschirnhaus y Correa 2021) para demostrar que esa propuesta tampoco era correcta y resolver la nueva controversia. Lo más interesante del redescubrimiento definitivo es que, a diferencia de las dos propuestas anteriores, dos investigadores independientemente (y sin conocerse) convergieron en la solución del problema, la identificación de Miño como la localidad tipo.

En síntesis, el enigma de *T. halli* se puede considerar solucionado y después de 86 años contamos con nueva información biológica de la población original, pero como suele ocurrir muchas veces en ciencia, los nuevos datos originaron más interrogantes. Una de las más relevantes es determinar si existen otras poblaciones de *T. halli*, ya que, a pesar del redescubrimiento de la población de Miño y los cambios taxonómicos, dos de las tres poblaciones actualmente conocidas al parecer se extinguieron, por lo que esta especie sería uno de los anfibios más amenazados y raros del norte de Chile.

Agradecimientos

Agradezco especialmente a Jakob von Tschirnhaus por el constante apoyo e intercambio de ideas e información sobre *Telmatobius* desde que nos conocimos a principios de diciembre de 2020. Sin su contribución, el misterio de *T. halli* aún persistiría. Agradezco a Jakob por las imágenes y fotografías de las figuras 1, 4 y 5, y a Felipe Rabanal por las fotografías de *T. fronteriensis* y *T. vilamensis* de la Figura 1. También agradezco a Francisco Rivera por la ayuda inicial para resolver el misterio de la localidad tipo de *T. halli* y a Diego Baldo, Javiera Cisternas y Patricio Saldivia por proporcionar bibliografía clave. Finalmente, agradezco a Felipe Rabanal y Felipe Durán por la colaboración en el terreno a la región de Antofagasta (diciembre de 2021) para el estudio de las poblaciones de *Telmatobius*.

Referencias

- BARRIONUEVO JS (2017) Frogs at the summits: phylogeny of the Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Anura, Telmatobiidae) based on phenotypic characters. *Cladistics* 33(1): 41-68.
- BENAVIDES E, JC ORTIZ & JR FORMAS (2002) A new species of *Telmatobius* (Anura, Leptodactylidae) from northern Chile. *Herpetologica* 58(2): 210-220.
- CAPURRO L (1955) *Telmatobius halli edentatus*. Nueva subespecie para la fauna anfibia de Chile. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 2(9-10): 150-152.
- CAPURRO LF (1958) Lista preliminar de los anfibios de Chile y breves apuntes sobre su distribución y biología. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 4: 289-299.
- CEI JM (1958) Las láminas originales del suplemento a los batraquios chilenos de Philippi: primera impresión y comentarios. *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 4: 265-288.
- CEI JM (1962) Batracios de Chile. Ediciones Universidad de Chile, Santiago. Cviii + 128 pp.
- CORREA C (2017) Refuting the revalidation of *Telmatobius laevis* Philippi 1902. *Herpetological Journal* 27(1): 69-78.
- CORREA C (2021) A solution to the enigma of the type locality of *Telmatobius halli* Noble, 1938 (Anura, Telmatobiidae), a frog lost for 86 years. *ZooKeys* 1060: 183-192.
- CORREA C (2022) Lista viva de las especies de anfibios de Chile (Versión 2022.1). Ediciones de la Asociación Red Chilena de Herpetología, RECH. Accesible en: www.herpetologiadechile.cl
- CUEVAS CC & JR FORMAS (2002) *Telmatobius philippii*, una nueva especie de rana acuática de Ollagüe, norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 75(1): 245-258.
- CUEVAS CC, JR FORMAS, M ALVARADO-RYBAK, A PEÑAFIEL-RICAURTE & C AZAT (2020) Rediscovery of the enigmatic Andean frog *Telmatobius halli* Noble (Anura: Telmatobiidae), re-description of the tadpole and comments on new adult's characters, type locality and conservation status. *Zootaxa* 4834(2): 195-206.
- DÍAZ N (1984) Biosistemática y relaciones filogenéticas de las especies chilenas de Leptodactylidae (Amphibia: Salientia): Enfoque multidisciplinario. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.
- DÍAZ N (1989) Phenetic and phylogenetic relationships of the Chilean *Alsodes* and *Telmatobius* (Amphibia, Leptodactylidae) and proposal of a new genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 24(1): 25-33.
- DILL DB (1979) Case history of a physiologist: F.G. Hall. *The Physiologist* 22: 8-21.
- DILL DB (1980) Ten Men on a Mountain. En: Horvath SM & MK Yousef (eds) *Environmental Physiology: Aging, Heat and Altitude*: pp. 453-466. Elsevier, North Holland Inc., New York.
- FABRES A, P FIBLA, C ARAYA, M SALLABERRY & MA MÉNDEZ (2018) Development and characterization of 22 polymorphic microsatellites of the Andean frog *Telmatobius chusmisensis* (Anura, Telmatobius) and cross amplification in seven Chilean species of the genus. *Molecular Biology Reports* 45(5): 1533-1538.
- FEUILLÉE L (1714) *Journal des Observations Physiques, Mathématiques et Botaniques*. Faites par l'ordre du Roy sur les Côtes Orientales de l'Amérique Meridionale, & dans les Indes Occidentales, depuis l'année 1707. jusques en 1712. Tome Premier. Pierre Giffart, Paris, Francia.
- FIBLA P, PA SÁEZ, H SALINAS, C ARAYA, M SALLABERRY & MA MÉNDEZ (2017) The taxonomic status of two *Telmatobius* frog species (Anura: Telmatobiidae) from the western Andean slopes of northernmost Chile. *Zootaxa* 4250(4): 301-314.
- FIBLA P, H SALINAS, G LOBOS, T DEL POZO, A FABRES & MA MÉNDEZ (2018) Where is the enigmatic *Telmatobius halli* Noble 1938? Rediscovery and clarification of a frog species not seen for 80 years. *Zootaxa* 4527(1): 61-74.
- FORMAS JR (1995) Anfibios. En: Simonetti JA, MTK Arroyo, AE Spotorno & E Lozada (eds) *Diversidad biológica de Chile*: pp. 314-325. Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, Santiago.
- FORMAS JR, E BENAVIDES & C CUEVAS (2003) A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from río Vilama, northern Chile, and the redescription of *T. halli* Noble. *Herpetologica* 59(2): 253-270.
- FORMAS JR, CC CUEVAS & JJ NUÑEZ (2006) A new species of *Telmatobius* (Anura: Leptodactylidae) from northern Chile. *Herpetologica* 62(2): 173-183.
- FORMAS JR, A VELOSO & JC ORTIZ (2005) Sinopsis de los *Telmatobius* de Chile. *Monografías de Herpetología* 7: 103-114.
- FORMAS JR, I NORTHLAND, J CAPETILLO, JJ NUÑEZ, CC CUEVAS & LM BRIEVA (1999) *Telmatobius dankoi*, una nueva especie de rana acuática del norte de Chile (Leptodactylidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 72(3): 427-445.
- FROST DR (2022) *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 6.1. Accesible en: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001. Consultada el 20 de septiembre de 2022.
- IUCN [IUCN SSC Amphibian Specialist Group] (2015) *Telmatobius halli*. The IUCN Red List of Threatened Species, 2015: e.T21582A79809691.
- KEYS A (1936a) The Physiology of Life at High Altitudes. The International High Altitude Expedition to Chile, 1935. *The Scientific Monthly* 43(4): 289-312.
- KEYS A (1936b) La vida en las grandes alturas. La Expedición Internacional de 1935 a Chile. *Revista Geográfica Americana* 3(35): 79-98.
- LOBOS G, N REBOLLEDO, A CHARRIER & O ROJAS (2016) Natural history notes of *Telmatobius dankoi* (Anura, Telmatobiidae), a critically endangered species from northern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 51(2): 152-157.
- LOBOS G & O ROJAS (EDS) (2020) *Ecología y Conservación en los Telmatobius Altoandinos de Chile; el caso de la ranita del Loa*. Corporación de Cultura y Turismo de Calama, Calama, Chile. 170 pp.
- MUZZOPAPPA P (2020) *Historias de lagartos y de ranas: la salamandra aquatique et noire de Feuille (1714)*. *Historia Natural* 10(1): 107-115.
- NOBLE GK (1938) A new species of frog of the genus *Telmatobius* from Chile. *American Museum Novitates* 973: 1-3.
- ORTIZ JC (2008) *Historia de la herpetología en Chile*. En: Vidal MA & A Labra (eds) *Herpetología de Chile*: pp. 3-29. Science Verlag, Santiago.

PENNA M & A VELOSO (1987) Vocalization by Andean frogs of the genus *Telmatobius* (Leptodactylidae). *Herpetologica* 43(2): 208-216.

RIVERA F (2019). Una expedición al Aucanquilcha. Blog Proyecto Arqueológico Alto Cielo. Accesible en: <https://altocielo.hypotheses.org/739>

SÁEZ PA, P FIBLA, C CORREA, M SALLABERRY, H SALINAS, A VELOSO, J MELLA, P ITURRA & MA MÉNDEZ (2014) A new endemic lineage of the Andean frog genus *Telmatobius* (Anura, Telmatobiidae) from the western slopes of the central Andes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171(4): 769-782.

SÁEZ PA, Á ZUÑIGA-REINOSO, P FIBLA, F CRUZ-JOFRÉ, C AGUILAR, J APARICIO, JC CUSI, K OTÁLORA, MA MÉNDEZ (2022) Phylogeny of *Telmatobius marmoratus* complex (Anura, Telmatobiidae) reveals high cryptic diversity in the Andean Altiplano. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 176: 107594.

SCHMIDT KP (1954) Notes on frogs of the genus *Telmatobius*, with descriptions of two new Peruvian species. *Fieldiana Zoology* 34(26): 277-287.

TALBOTT JH (1981) Historical Excerpts and Personal Anecdotes in Adaptation to Altitude. En: Horvath SM & MK Jousef (eds) *Environmental Physiology: Aging, Heat and Altitude*: pp. 245-268. Elsevier North Holland, Inc., New York.

VELOSO A, M SALLABERRY, J NAVARRO, P ITURRA, J VALENCIA, M PENNA & N DÍAZ (1982) Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo norte de Chile. En: Veloso A & E Bustos-Obregón (eds) *El hombre y los ecosistemas de montaña, Proyecto MAB-6 (UNEP-UNESCO 1105-77-01), El ambiente natural y las poblaciones humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S). Volumen I, La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y el Lago Chungará*: pp. 135-268. ROSTLAC, Montevideo.

VICTORIANO PF, C MUÑOZ-MENDOZA, PA SÁEZ, HF SALINAS, C MUÑOZ-RAMÍREZ, M SALLABERRY, P FIBLA & MA MÉNDEZ (2015) Evolution and Conservation on Top of the World: Phylogeography of the Marbled Water Frog (*Telmatobius marmoratus* Species Complex; Anura, Telmatobiidae) in Protected Areas of Chile. *Journal of Heredity* 106(S1): 546-559.

VON TSCHIRNHAUS J & C CORREA (2021) The definitive rediscovery of *Telmatobius halli* (Anura, Telmatobiidae) at its historic type locality and its synonymy with *T. dankoi* and *T. vilamensis*. *ZooKeys* 1079: 1-33.

Recibido: Diciembre 2022

Aceptado: Diciembre 2022

Publicado: Marzo 2023

Editor en jefe: Damien Esquerré

Editor asociado: Esteban Lavilla

