

ANALISIS FILOGENETICO DEL GENERO *PSEUDOPALUDICOLA* (ANURA: LEPTODACTYLIDAE).

FERNANDO LOBO*

* CONICET - Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales (Universidad Nacional de Tucumán) - Inst. de Herpetología (Fundación Miguel Lillo). Miguel Lillo 251. (4.000) Tucumán, Argentina. e-mail: herpetol@untmre.edu.ar

SUMMARY : Phylogenetics relationships between frogs of the leptodactylid genus *Pseudopaludicola* are analyzed using both osteological and external characters. Some species of *Physalaemus* (eleven) are included in the analysis with *Pseudopaludicola*. Rooting with *Leptodactylus* or with any species of *Physalaemus* the monophyly of the genus is maintained. Three different trees for *Pseudopaludicola* were obtained, their strict consensus is: (*ternetzi mineira* (*saltica falcipes*) (*mystacalis* (*pusilla* (*boliviana* (*ceratophyes llanera*))))). According to Lynch (1989) the *pusilla* group is monophyletic, but the internal arrangement among its species is different in this analysis.

Key words: Anura, Leptodactylidae, *Pseudopaludicola*, phylogenetic analysis.

RESUMEN : Las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Pseudopaludicola* son analizadas en base a caracteres externos y osteológicos. Se estudiaron once especies de *Physalaemus* las que fueron empleadas como grupo externo en análisis donde se trataron ambos géneros en conjunto. Se hicieron corridas enraizando alternativamente en las distintas especies de *Physalaemus* y sumando además a *Leptodactylus* en la matriz verificándose la monofilia del género *Pseudopaludicola*. Como resultado de este análisis se obtuvieron tres topologías de relaciones entre las especies del género, siendo el consenso estricto: (*ternetzi mineira* (*saltica falcipes*)(*mystacalis* (*pusilla* (*boliviana* (*ceratophyes llanera*))))). En este trabajo se apoya la monofilia del grupo *pusilla* proponiéndose una hipótesis distinta de relaciones entre sus integrantes a la propuesta por Lynch (1989).

Palabras clave: Anura, Leptodactylidae, *Pseudopaludicola*, análisis filogenético.

Introducción

Pseudopaludicola es un género leptodactílido que comprende ranas de muy pequeño tamaño (generalmente no superan los 20 mm de longitud hocico-ano) que se encuentra ampliamente distribuido en la región oriental de América del Sur, desde el norte de Colombia hasta la provincia de Buenos Aires en la Argentina, encontrándose en los llanos de Colombia y Venezuela, en las sabanas de Guyana y Surinam, las regiones amazónicas de Colombia y Brasil, en el cerrado, mata atlántica, en gran parte del Chaco y en las tierras bajas del Río de la Plata en Uruguay y Argentina.

Con relación a las especies que lo componen, la estructura taxonómica del género históricamente ha sufrido diversos cambios.

Recientemente, en un par de trabajos anteriores he estudiado la sistemática del género (Lobo,

1994 y Lobo, en prensa-2), estos últimos resultados, sumados a los de Lynch (1989) nos dan una idea más clara de la composición conocida hasta el momento del género la cual sería:

Pseudopaludicola falcipes (Hensel, 1867);
P. mystacalis (Cope, 1887);
P. saltica (Cope, 1887);
P. pusilla (Ruthven, 1916);
P. boliviana Parker, 1927;
P. ternetzi Miranda Ribeiro, 1937;
P. ceratophyes Rivero & Serna, 1984;
P. llanera Lynch, 1989; y
P. mineira Lobo, 1994.

Sobre las relaciones interespecíficas de *Pseudopaludicola* no se conoce nada aún. Lynch (1989) incluye a *P. pusilla*, *P. llanera*, *P. ceratophyes* y *P. boliviana* en el grupo "*pusilla*", indicando como sinapomorfia para las mismas las falanges terminales en forma de "T".

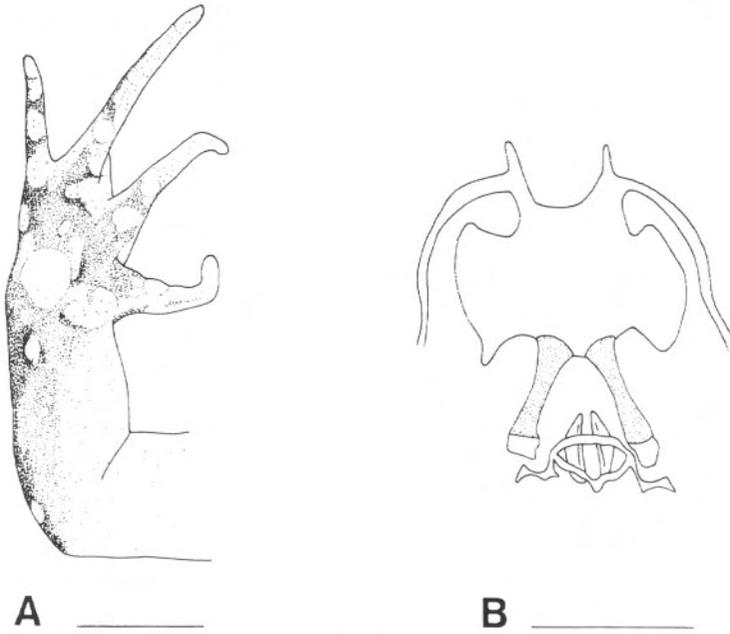


Figura 1. Dos de las autapomorfias del género *Pseudopaludicola* consideradas en este trabajo: a.- Antebrazo con tubérculo hipertrofiado (indicado con una flecha, *P. ternetzi* ZUEC 5108); b.- Híoides y procesos alares formando una sola placa (*P. boliviana* FML 04310). La línea equivale a 1 mm.

Este es el único trabajo donde se propone una hipótesis de relaciones para un grupo de especies.

El objetivo principal de este trabajo es el análisis filogenético del género. Los objetivos puntuales del mismo son:

1. Evidenciar los clados más importantes presentes en el género *Pseudopaludicola*,
2. Evaluar la monofilia del grupo *pusilla* propuesto por Lynch (1989).

Material y métodos

El detalle del material estudiado se presenta al final de este trabajo en el Apéndice I.

Las preparaciones osteológicas se hicieron siguiendo las indicaciones de Alberch (1985) que resume las diferentes técnicas de diafanización y tinción diferencial de cartilagos y huesos.

Caracteres: Parte de los caracteres empleados en este estudio ya fueron descritos en dos trabajos anteriores (Lobo, 1994 y Lobo, en prensa-2) y otros se describen aquí por primera vez.

Los caracteres utilizados en el análisis filogenético son 20: 13 osteológicos (extraídos del cráneo y poscráneo) y otros 7 de la morfología externa. 3 caracteres son multiestados y en todos

los análisis realizados, se trataron como no aditivos (cuadradoyugal, fenestra frontoparietal y talón). Otros 4 caracteres (prevómer, textura, pigmentación ventral y bandas posfemorales) en algunas especies exhiben uno u otro estado en diferentes especímenes por lo que se les asignó ? (entrada faltante).

Se estudiaron (Lobo, 1992a, 1992b, 1993 y en prensa-1) 11 especies de *Physalaemus* (género más relacionado con *Pseudopaludicola* de acuerdo con la literatura: Heyer, 1975; Lynch, 1971 y 1989; Cannatella & Duellman, 1984), representantes las mismas de tres grupos de especies distintos (Lynch, 1970). Estas especies son: *Physalaemus albonotatus*, *P. biligonigerus*, *P. cuvieri*, *P. cuqui*, *P. fernandezae*, *P. gracilis*, *P. henseli*, *P. maculiventris*, *P. nattereri*, *P. riograndensis* y *P. santafecinus*, 8 de las cuales (los datos de *P. santafecinus* son los mismos que los de *P. biligonigerus*; los de *P. albonotatus* y *P. cuqui* son los mismos de *P. cuvieri*) fueron incluidas en la matriz junto con las especies de *Pseudopaludicola* y las relaciones se analizaron globalmente siguiendo el criterio propuesto por Nixon & Carpenter (1993).

También los datos se analizaron sumando un taxón más a la matriz, un tercer género de Leptodactylidae: *Leptodactylus* (habiéndose estudiado *L. mystacinus* y *L. podicipinus*, siendo los mismos datos para ambas especies). Enraizando tanto en *Leptodactylus* como en las diferentes especies de *Physalaemus* se testó la monofilia de *Pseudopaludicola*.

Los datos fueron tratados por medio de los programas Nona de Goloboff (1993) y Hennig86, versión 1.5 de Farris (1988). El cálculo de los árboles se realizó mediante comandos que realizan permutación de ramas, max y mult opción* en el primer caso y mhennig* seguido de bb en el segundo. También en cada caso se obtuvo un árbol de consenso estricto como el que brinda la opción nelsen.

Resultados

La monofilia de *Pseudopaludicola*.

El carácter más evidente es el tubérculo hipertrofiado presente en la cara posterior del antebrazo (Fig. 1a); este carácter fué ya observado por Miranda Ribeiro (1926) quien en su breve diagnosis del género dice textualmente: "Membro anterior com tuberculos hemisphericos no lado posterior; no mais como em *Leptodactylus*."; aunque hace mención de más de un tubérculo esto no es extraño, ya que en varias especies de *Pseudopaludicola* se ha observado un segundo tubérculo de menor tamaño y cercano al codo (es el caso de muchas *P. falcipes*, *P. mineira* o *P. mystacalis*). El mismo carácter es confirmado por Parker (1927) en su revisión de los géneros *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* y *Pleurodema*.

Otro carácter exclusivo para *Pseudopaludicola* es que los **procesos alares del hioides** se encuentran muy expandidos y no se diferencian de la placa hioidea por medio de un tallo como ocurre habitualmente, los procesos posterolaterales por lo general se encuentran indiferenciados, aunque en algunos casos pueden distinguirse del resto de la placa (Fig. 1b). Heyer (1975) a estos últimos los considera ausentes. Cannatella & Duellman (1984) consideran la ausencia de estos procesos como única dentro de los Leptodactylidae.

Trewavas (1933) estudió el hioides y laringe de *Pseudopaludicola falcipes*. De acuerdo con

esta autora la placa hioidea ensanchada sería el producto de la fusión tanto de los procesos alares como de los posterolaterales, interpretación que en este trabajo se comparte. En Trewavas (op. cit.) se observan hioides similares al de *Pseudopaludicola* en *Bombina variegata*, *Crinia signifera* y *Discoglossus pictus*, todos ellos pertenecientes a distintas familias; en *Physalaemus nattereri* se puede observar un hioides con los procesos alares muy ensanchados (Lobo, 1992b) aunque siempre en este caso, como en los anteriores (*Bombina*, *Crinia* y *Discoglossus*), existe una clara diferenciación entre proceso alar y cuerno posterolateral, cosa que no ocurre con *Pseudopaludicola*.

La cintura escapular en *Pseudopaludicola* (en cuanto a los epicoracoides), es de tipo arcífero aunque modificado. Los **cartílagos epicoracoides** son muy angostos y se encuentran apenas superpuestos entre sí. (en algunos casos incluso no están superpuestos) (Figs. 4a y b). Algo similar se observa en *Crossodactylus* (Lynch, 1971).

Otra sinapomorfía para el género, de acuerdo con Lynch (1989), sería la pérdida de los nidos de espuma, algo que si está presente en *Physalaemus*, género a partir del cual se habrían originado las *Pseudopaludicola*. Aunque a priori no se puede saber si el contar con nido de espuma es primitivo para *Physalaemus* y *Pseudopaludicola*.

Los caracteres:

Con respecto a *Pseudopaludicola ceratophyes* se debe señalar que se trata de una especie escasa, y de la cual sólo se pudo estudiar el holotipo, conociéndose para la misma, 10 de los 20 caracteres.

En la Tabla I se puede observar la distribución de los estados de carácter que aquí se describen en las distintas especies de *Pseudopaludicola* y de *Physalaemus* estudiadas (excepto *Physalaemus santafecinus* que presenta los mismos estados de carácter que *P. biligomigerus* y *P. albonotatus* y *P. cuqui* que presentan la misma situación que en *P. cuvieri*). Los caracteres indicados en la Tabla I como 0, 1 y 2 son las sinapomorfias del género antes descritas (hioides ensanchado sin diferenciación de los procesos alares, epicoracoides muy angostos, no superpuestos o apenas superpuestos

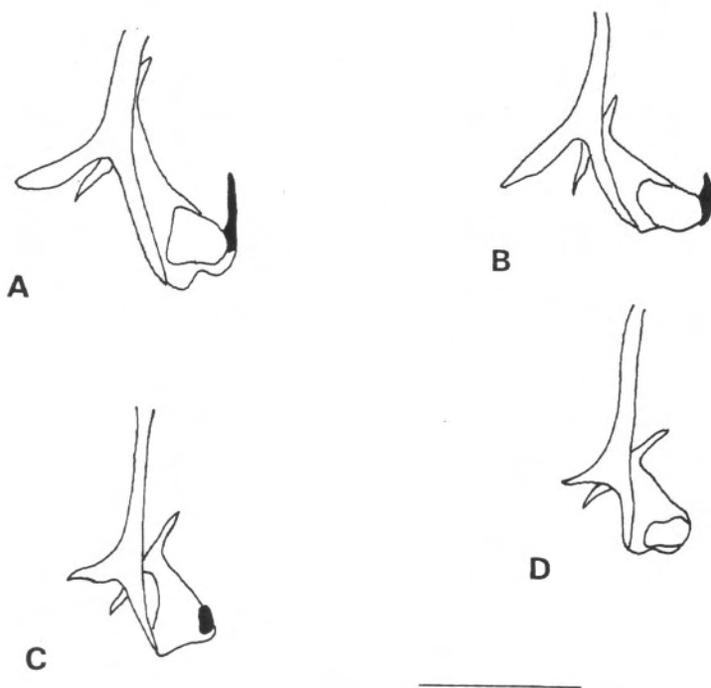


Figura 2. Estados diferentes de desarrollo del cuadradoyugal en el género *Pseudopaludicola* (remarcado en negro). a.- Proceso maxilar "grande" (*Pseudopaludicola ternetzi* MZUSP 66669); b.- Proceso maxilar reducido (*P. mystacalis* MZUSP 10458); c.- Proceso maxilar ausente (*P. boliviana* FML 04310) y d.- Cuadradoyugal ausente (*P. pusilla* ICN 14712). La línea equivale a 1 mm.

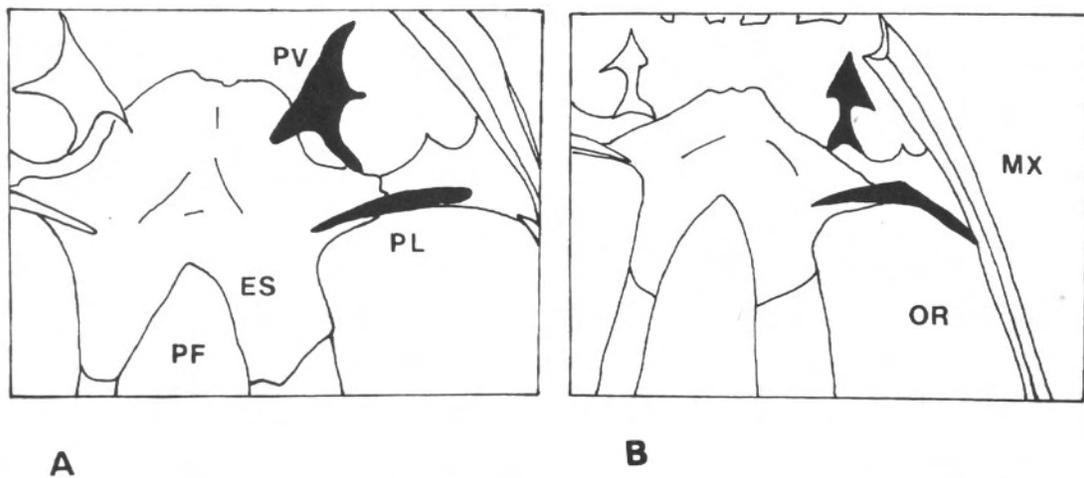
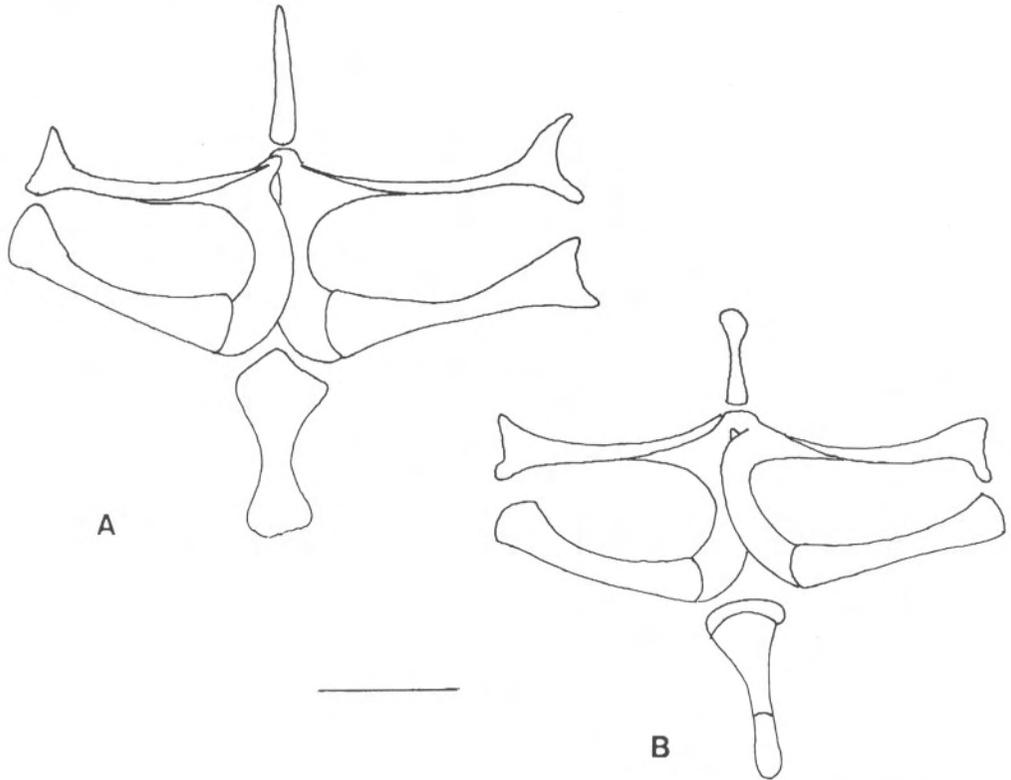


Figura 3. Caracteres 2 y 3 (prevómeres y palatinos en negro). a.- Prevómer ancho a nivel de la mitad de la coana y el palatino que no alcanza a superponerse a la parte palatina del maxilar (*Pseudopaludicola falcipes* MACN 5000); b.- Prevómer angosto y palatino que alcanza a superponerse con la parte palatina del maxilar (*P. boliviana* FML 04310). ES: Esfenoetmoides; MX: Maxilar; OR: Orbita; PF: Paraesfenoides; PL: Palatino; PV: Prevómer. La línea equivale a 1 mm.



A

B

Figura 4. a.- Estilo externo cartilaginoso, epicoracoides derecho superpuesto al izquierdo y homosternón no expandido distalmente en *Pseudopaludicola saltica* MZUSP 964 (vista ventral); b.- estilo externo óseo, epicoracoides izquierdo superpuesto al derecho y homosternón expandido distalmente en *P. boliviana* FML 04310 (vista ventral). La línea equivale a 1 mm.

entre sí y tubérculo antebraquial hipertrofiado).

A continuación se indican los restantes caracteres que se muestran en la matriz.

3)- Cuadradoyugal (Fig. 2): grado de desarrollo del cuadradoyugal.

- 0. Proceso maxilar del cuadradoyugal presente.
- 1. Proceso maxilar reducido.
- 2. Proceso maxilar ausente.
- 3. Ausente todo el hueso.

4)- Prevómer (Fig. 3): Forma del prevómer a nivel de la mitad de la coana.

- 0. Prevómer ancho a nivel de la mitad de la coana.
- 1. Angosto.

5)- Palatino (Fig. 3): Desarrollo del palatino en dirección al maxilar.

- 0. El palatino alcanza a superponerse con la pars palatina del maxilar.
- 1. No alcanza.

6)- Proceso timpánico del escamosal (Lobo, 1994; Figs. 6a y b): La rama cigomática del escamosal puede presentar un proceso descendente sobre el cual se apoya el extremo anterior del anillo timpánico.

- 0. Ausente.
- 1. Presente.

7)- Fenestra frontoparietal (Lobo, 1994; Figs. 6c, d y e):

- 0. Cerrada, completamente cubierta por los frontoparietales.
- 1. Descubierta parcialmente en la porción parietal o frontal, o en ambas a la vez.
- 2. Fenestra frontoparietal abierta, descubierta por los frontoparietales.

8)- Estilo externo (Fig. 4a y b):

- 0. Estilo externo óseo.
- 1. Estilo externo cartilaginoso. En muchos casos puede encontrarse mineralizado y esto de modo variable.

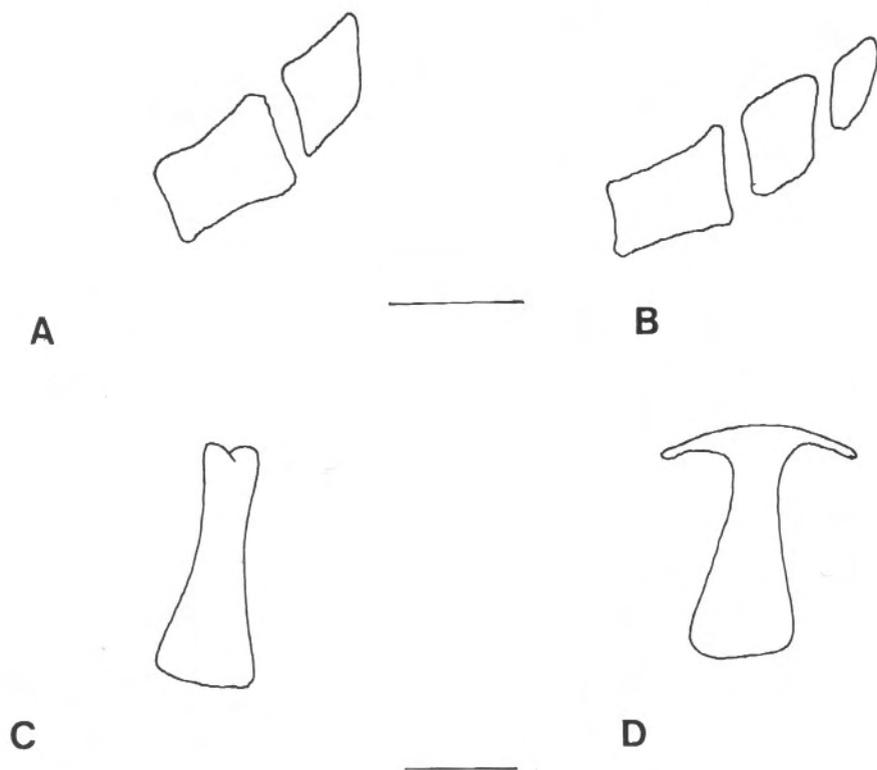


Figura 5. a y b.- Prepollex con base y un segmento (*P. boliviana*, FML 04310) y con base y dos segmentos (*P. saltica*, MZUSP 918). c y d.- Falanges terminales en forma de nudillo (*P. ternetzi*, MZUSP 66669) y en forma de "T" (*P. boliviana*, FML 04310). Las líneas equivalen a 0.3 mm.

9)- **Homoesternón** (Fig. 4a y b):

- 0. Homoesternón expandido distalmente.
- 1. Nunca expandido.

10)- **Cartilagos epicoracoides** (Fig. 4a y b): Los epicoracoides en vista ventral (posición fisiológica) apenas se superponen entre sí. De acuerdo al modo en que se superponen tenemos:

- 0. El epicoracoides izquierdo se superpone al derecho.
- 1. Variable. Prácticamente en igual número de ejemplares los epicoracoides se superponen uno o el otro.

11)- **Elementos del prepollex** (Fig. 5a y b):

- 0. Base del prepollex y un segmento.
- 1. Base del prepollex y dos segmentos.

12)- **Elementos del prehallux:**

- 0. Prehallux con base y un segmento.
- 1. Prehallux con base y dos segmentos.

13)- **Falanges terminales** (Fig. 5c y d):

0. Falanges terminales en manos o pies en forma de nudillo.

- 1. En forma de "T".

14)- **Forma de la cabeza en vista ventral** (Fig. 6a y b):

- 0. Subequilátera.
- 1. Alargada.

15)- **Pigmento en la base de la lengua** (Fig. 6c):

- 0. Sin pigmento en la base de la lengua.
- 1. Con pigmento en la base de la lengua.

16)- **Textura de la piel.**

- 0. Textura de la piel lisa.
- 1. Textura de la piel verrucosa.

17)- **Pigmentación en la región ventral:**

0. Región ventral con manchas (en la región gular, en el pecho o en el abdomen, en alguna de estas partes, en dos o en las tres).

- 1. Región ventral blancuzca, sin manchas de ningún tipo.

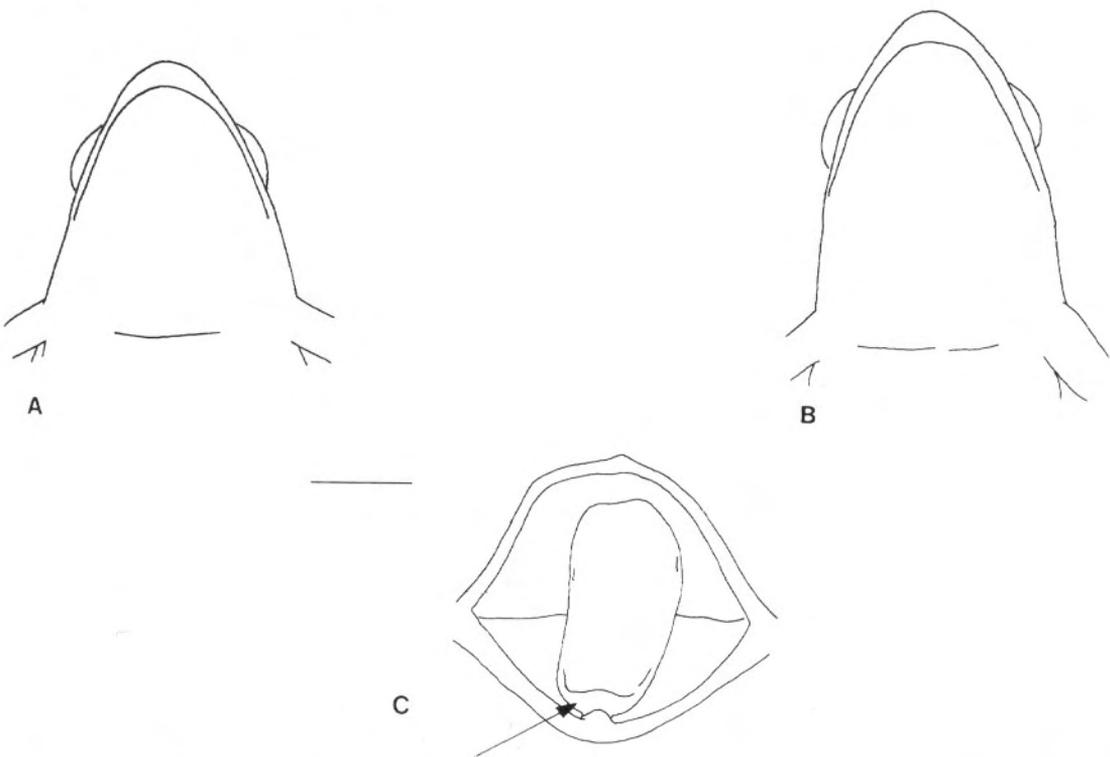


Figura 6. a.- Forma de la cabeza en vista ventral subequilátera (*Pseudopaludicola boliviana*, FML 04310); b.- forma alargada (*P. mystacalis*, MACN 2492). c.- Dibujo semiesquemático de boca y lengua, la flecha indica la "base de la lengua", donde se debe buscar el manchado. Las líneas equivalen a 2 mm.

18)- Bandas posfemorales: Bandas claras presentes en la cara posterior de los muslos que se extienden desde proximidades de la abertura cloacal hasta la articulación fémur-tibia

0. Sin bandas posfemorales definidas.

1. Con bandas posfemorales.

19)- Posición que alcanza el talón: cuando la extremidad posterior es extendida hacia delante, paralela al cuerpo, nivel que alcanza el talón.

0. El talón nunca supera el borde posterior del ojo. Por lo general alcanza un punto situado entre el hombro y el ojo.

1. El talón se ubica entre el borde posterior del ojo (cuanto menos) y la mitad de la distancia ojo-narina. Algunas hembras grávidas pueden no alcanzar el ojo (de todos modos la longitud de los miembros posteriores no se modifica).

2. Supera el extremo del hocico.

Acerca del Cuadradoyugal: en *Pseudopaludicola* el cuadradoyugal se encuentra en la mayoría de las especies, sin alcanzar el maxilar, el estado 0 ha sido observado sólo en *Notaden* según Heyer

(1975) e *Hylorina* (Lavilla & Lobo, 1992); sin proceso maxilar, muy reducido y adosado al lado externo del cuadrado sólo es conocido para *P. boliviana* (estado 2); en dos especies (*P. pusilla* y *P. llanera*) puede estar ausente (estado 3) como sucede por ejemplo con *Pleurodema*, *Crossodactylus* o *Atelognathus*. Dentro de los Leptodactylidae, al menos, no se conoce otro ejemplo de variación intragenérica como aquí se describe para *Pseudopaludicola*.

Sobre algunos de estos caracteres en las especies de *Physalaemus*: con relación a ciertos caracteres, es necesario hacer algunas observaciones con referencia a los grupos externos:

Caracter 3- El proceso maxilar del cuadradoyugal alcanza el maxilar, hecho que no ocurre en *Pseudopaludicola*, o sea que el estado a (presente), bien desarrollado en el grupo interno se considera como el más cercano a lo que ocurre en *Physalaemus*.

Caracter 4- La forma general del prevómer es bastante diferente al grupo interno, de todos mo-

ESPECIES	CARACTER	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Leptodactylus</i>																					
2 especies		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1
<i>Physalaemus</i>																					
<i>fernandezae</i>		0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>biligonigerus</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>maculiventris</i>		0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>cuvieri</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>nattereri</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>henseli</i>		0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>gracilis</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>riograndensis</i>		0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	?	0	0	0
<i>Pseudopaludicola</i>																					
<i>boliviana</i>		1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>ceratophyes</i>		1	1	1	?	?	?	?	?	0	?	1	?	?	1	1	1	1	0	0	1
<i>falcipes</i>		1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	?	?	0	1
<i>llanera</i>		1	1	1	3	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	
<i>mineira</i>		1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	1
<i>mystacalis</i>		1	1	1	1	?	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	?	?	?	1
<i>pusilla</i>		1	1	1	3	?	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>saltica</i>		1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2
<i>ternetzi</i>		1	1	1	0	?	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	?	1	?	1

Tabla 1. Matriz empleada en el análisis filogenético de *Pseudopaludicola*. Caracteres 0-2 sinapomórficos del género. Caracteres 4, 16-18 en ciertos casos son polimórficos intraespecíficos y fueron escoreados como entradas faltantes.

dos, a nivel de la mitad de la coana, es ancho. El prevómer en *Physalaemus maculiventris* presenta el proceso dentígero rudimentario, a nivel de la mitad de la coana se termina, no obstante la forma general del hueso es similar a la de otros *Physalaemus* y no a *Pseudopaludicola*.

Caracter 13- Las falanges terminales no son simples, terminan en forma redondeada, ensanchadas poco sin tener la forma de T ni presentar la escotadura distal como el tipo a (en nudillo), el contorno se asemeja mucho a este último, por ello se lo consideró de esta forma.

Caracter 17- Los machos presentan la región gular pigmentada, pero aquí se considera "pigmentado" independientemente del sexo.

Autapomorfias de las especies de *Pseudopaludicola*: de este trabajo y de la literatura se pueden destacar las autapomorfias (no incluidas en la matriz, Tabla 1) que a continuación se indican.

Pseudopaludicola boliviana: tubérculo hipertrofiado en el talón (descripción original de Parker, 1927). *P. ceratophyes*: tubérculo hipertrofiado sobre el párpado superior y palmadura en los dedos del pie (descripción original de Rivero & Serna, 1984). *P. falcipes*: ausencia de pliegue abdominal (Ceí & Roig, 1961). *P. llanera*: ancho del párpado superior mayor que el espacio interorbitario, pérdida del polimorfismo en el patrón dor-sal, machos sin callosidades nupciales (en la descripción original de Lynch, 1989) y bandas posfemorales siempre presentes (en este trabajo). *P. mineira*: fusión mayor de astrágalo y calcáneo (Lobo, 1994). *P. pusilla*: extremo maxilar del nasal truncado (en este trabajo). *P. ternetzi*: estructura corporal robusta (Lobo, en prensa-2). *P. saltica*: talón llevado hacia delante supera el extremo del hocico, hocico subacuminado (en la descripción original de Cope, 1887)

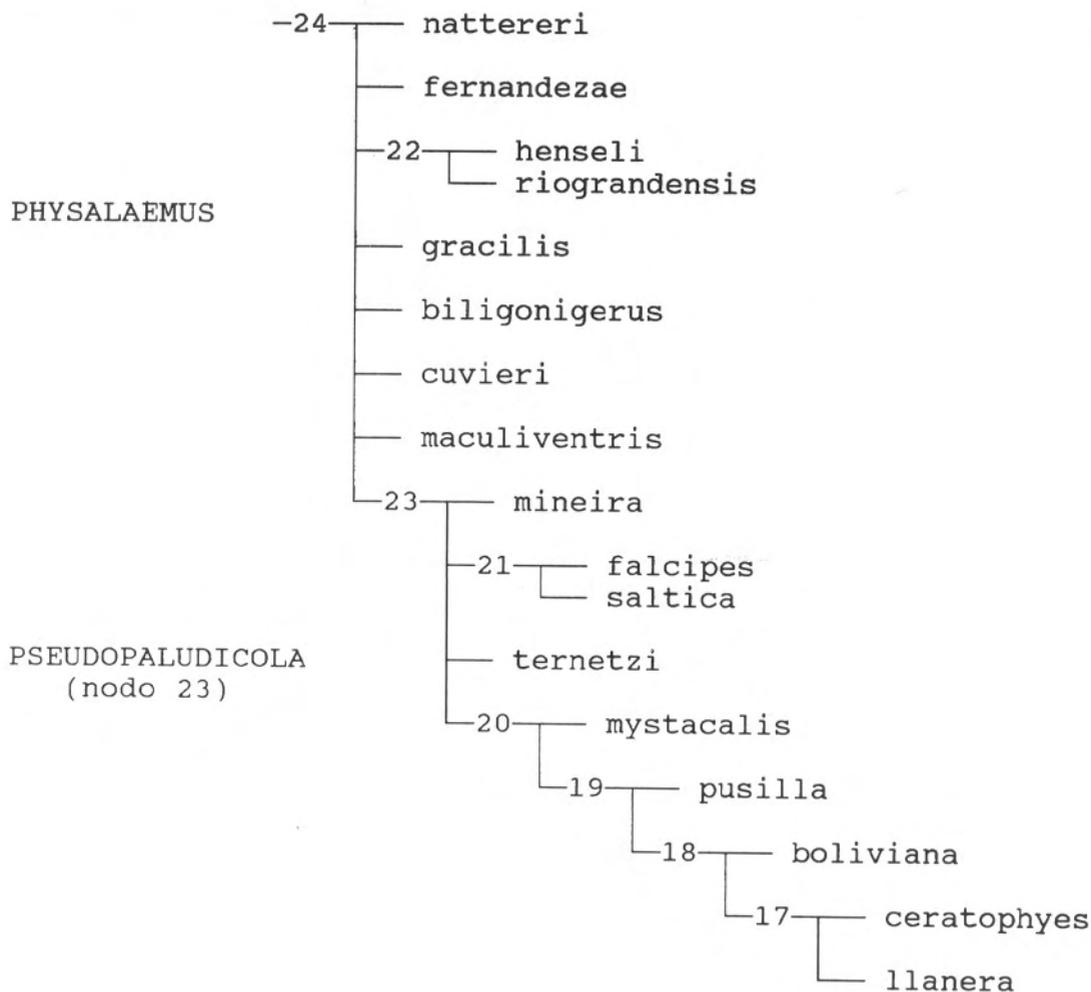


Figura 7. Arbol de Consenso Estricto encontrado en el análisis filogenético de *Pseudopaludicola* junto con nueve especies de *Physalaemus*.

y fenestra frontoparietal abierta (Lobo, 1994). Para la restante especie: *P. mystacalis*, no se han encontrado autoapomorfías y se define por combinación de caracteres.

Detalle del análisis realizado:

Se realizaron distintas corridas enraizando en las distintas especies de *Physalaemus*, asimismo en un caso se incluyó *Leptodactylus* pero en todos los casos el género se mantuvo como un grupo monofilético. En todos los casos los caracteres multiestados (cuadradoyugal, fenestra frontoparietal y talón) se trataron como no-aditivos. En el caso de los caracteres 1, 13, 14 y 15 (prevómer, textura, pigmentación ventral y bandas posfemorales) que exhibieron polimorfismo en determinadas especies fueron tratados como

entradas faltantes. Estos caracteres son muy homoplásicos y cuando fueron inactivados se encontraron los mismos resultados. Tanto con Nona como con Hennig86 se encontraron 31 árboles de longitud mínima de 49 pasos (*Physalaemus* + *Pseudopaludicola*). Los índices obtenidos fueron $Ci = 48$ y $Ri = 67$. En la fig. 7 se muestra el árbol de consenso estricto obtenido de esos árboles.

Como resultado se obtuvieron para las *Pseudopaludicola* sólo tres topologías diferentes (fig. 8), las que varían según la posición de *P. mineira* y de *P. ternetzi*.

En 30 de los 31 árboles *P. ternetzi* es el grupo hermano del par *P. saltica* - *P. falcipes*, siendo en esos casos las apomorfías el contar con pre-

pollex con base y dos segmentos y con la región ventral immaculada. En el árbol restante se presenta como hermana de *P. mystacalis* y el grupo *pusilla* por contar con proceso timpánico en el escamosal y prehallux con base y dos segmentos.

En todos los casos *P. mystacalis* aparece por ser hermana del grupo *pusilla*, las sinapomorfias son: epicoracoides izquierdo superpuesto al derecho, prehallux con base y dos segmentos y (ambiguo) el proceso timpánico del escamosal presente.

A modo de resumen se presentan a continuación una lista de apomorfias encontradas en este análisis (ver figs. 7 y 9):

Pseudopaludicola boliviana

Caracter 3 (cuadradoyugal): 3 → 2

P. ceratophyes

Caracter 10 (epicoracoides): 0 → 1

Caracter 16 (textura): 0 → 1

P. falcipes

Caracter 14 (cabeza): 0 → 1

P. llanera

Caracter 18 (bandas posf.): 0 → 1

Caracter 19 (talón): 1 → 0

P. mineira

En algunos árboles

Caracter 7 (fenestra fr.): 0 → 1

P. mystacalis

Caracter 14 (cabeza): 0 → 1

P. pusilla

Caracter 19 (talón): 1 → 0

P. ternetzi

En algunos árboles

Caracter 12 (prehallux): 0 → 1

P. saltica

Caracter 7 (fenestra fr.): 0 → 2

Caracter 19 (talón): 1 → 2

En algunos árboles

Caracter 3 (cuadradoyugal): 0 → 1

Caracter 6 (escamosal): 1 → 0

Nodo 23

Apomorfias del género

Caracter 0 (hioides): 0 → 1

Caracter 1 (ancho de epicoracoides): 0 → 1

Caracter 2 (tubérculo anteb.): 0 → 1

Nodo 21 (*P. saltica* - *P. falcipes*)

Caracter 5 (palatinos): 0 → 1

Caracter 8 (esternón): 0 → 1

Caracter 9 (homoesternón): 0 → 1

Nodo 20 (*P. mystacalis* (*P. pusilla* (*P. boliviana* (*P. ceratophyes* - *P. llanera*))))

Caracter 6 (escamosal): 01 → 1(ambiguo)

Caracter 10 (epicoracoides): 1 → 0

Caracter 12 (prehallux): 0 → 1

Nodo 19 (*P. pusilla* (*P. boliviana* (*P. ceratophyes* - *P. llanera*)))

Caracter 3 (cuadradoyugal): 013 → 3 (ambiguo)

Caracter 13 (falanges terminales): 0 → 1

Nodo 18 (*P. boliviana* (*P. ceratophyes* y *P. llanera*))

Caracter 4 (prevomer): 01 → 1 (ambiguo)

Caracter 15 (lengua): 0 → 1

Nodo 17 (*P. ceratophyes* - *P. llanera*)

Caracter 14 (cabeza): 0 → 1

Los caracteres exhibieron la consistencia que a continuación se describe:

Caracter	Pasos	Ci	Ri
0	1	100	100
1	1	100	100
2	1	100	100
3	5	60	33
4	1	100	100
5	5	20	20
6	3	33	60
7	5	40	0
8	1	100	100
9	1	100	100
10	4	25	40
11	3	33	50
12	3	33	60
13	1	100	100
14	7	14	14
15	2	50	66
16	3	33	0
17	3	33	0
18	1	100	100
19	7	28	16

Otra corrida que se realizó fué tratando a los caracteres que exhiben polimorfismo en algunas de las especies (caracteres 4, 16, 17 y 18) como aditivos siendo estado intermedio el estado "variable" o polimórfico. Esto sería $0 \leftrightarrow 01 \leftrightarrow 1$. El resultado que se obtuvo no difiere demasiado del anterior. Se obtuvieron 36 árboles (L= 63; Ci= 44; Ri=63) donde el árbol de consenso estricto es el mismo que el obtenido en las corridas anteriores con la excepción de *P. ternetzi* la cual aparece como hermana de *P. mystacalis* (siendo

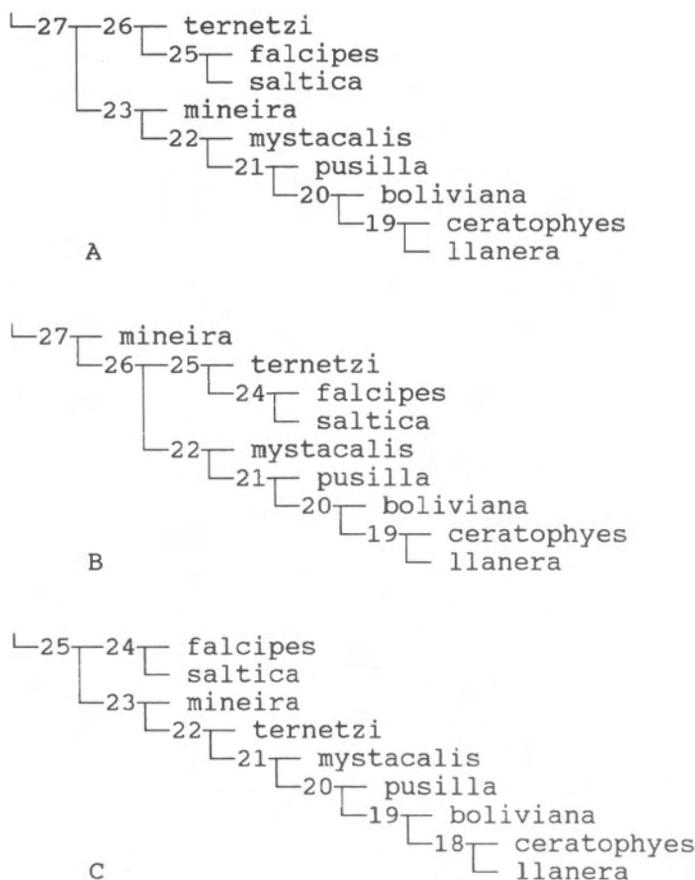


Figura 8. Topologías obtenidas del análisis de las *Pseudopaludicola*. Los tres árboles varían en la posición de *P. mineira* y *P. ternetzi*.

la sinapomorfía el carácter 18, el estado "variable" del carácter).

La forma de tratar este tipo de polimorfismos seguramente requiere de mayor estudio y soporte teórico a favor de una u otra forma, por ello es que en este trabajo se trabajó de las dos formas. De todos modos, como se vió más arriba, las relaciones entre las *Pseudopaludicola* no cambian significativamente.

Discusión

En esta sección se discuten aspectos relacionados con el origen y relaciones intergenéricas de *Pseudopaludicola* y la hipótesis filogenética de Lynch (1989) del grupo *pusilla* teniendo en cuenta los resultados alcanzados en este estudio y otros anteriores.

Sobre el origen de *Pseudopaludicola* y las relaciones intergenéricas. El género más relacionado con *Pseudopaludicola* de acuerdo con la literatura (Heyer, 1975; Lynch, 1971 y 1989; Cannatella & Duellman, 1984) es *Physalaemus*. Actualmente *Physalaemus* es considerado parafilético (Cannatella & Duellman, 1984). La relación entonces de *Pseudopaludicola* con el mismo es incierta, y esto se complica aún más si tenemos en cuenta que *Physalaemus* está conformado por más de 30 especies (Lynch, 1970: 35; Lynch, 1971: 34; Cannatella & Duellman, 1984: 33; Frost, 1985 y Lobo, 1993: 38). De todos modos, al no haber otra hipótesis alternativa más plausible acerca de las relaciones intergenéricas de los Leptodactylidae se tomó para el análisis el género como grupo externo.

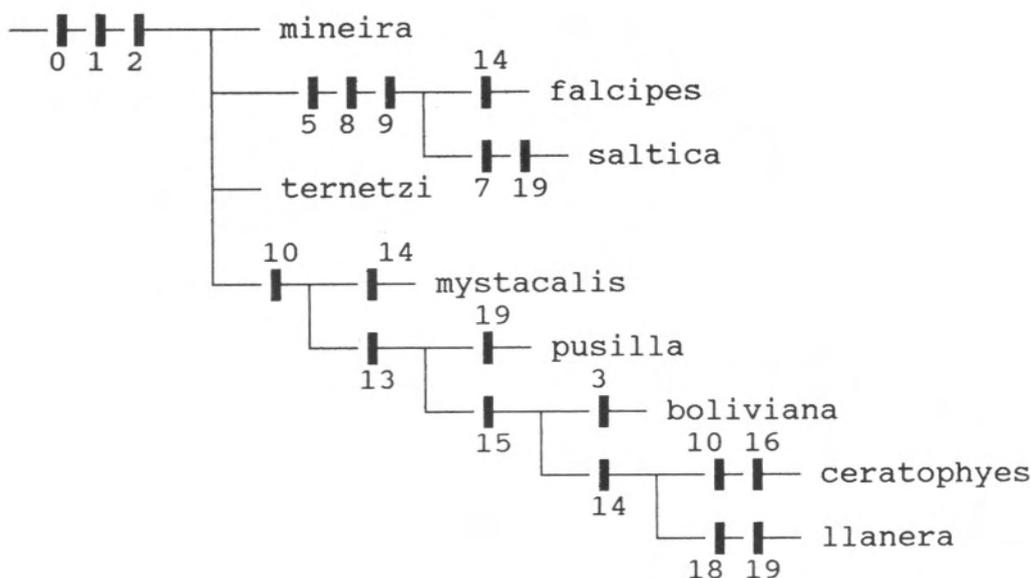


Figura 9. Árbol de consenso estricto (solamente las *Pseudopaludicola*) encontrado en este estudio.

Apomorfias comunes a todos los árboles. **Caracteres 0 al 2**= hioides sin procesos alares diferenciados, epicoracoides muy angostos y tubérculo antebraquial hipertrofiado. **Caracter 3**= cuadradoyugal presente (sin proceso maxilar); **Caracter 5**= palatinos cortos (no alcanzan a contactar el maxilar); **Caracter 7**= fenestra frontoparietal abierta; **Caracter 8**= estilo esternal cartilaginoso; **Caracter 9**= homoesternón no expandido distalmente; **Caracter 10**= epicoracoides izquierdo superpuesto sobre el derecho (nodo 20) y superposición indistinta en *P. ceratophyes*; **Caracter 13**= falanges terminales en forma de "T"; **Caracter 14**= forma de la cabeza alargada; **Caracter 15**= lengua con pigmento en la base; **Caracter 16**= textura verrucosa; **Caracter 18**= bandas posfemorales presentes; **Caracter 19**= talón que supera el hocico (*P. saltica*); talón que alcanza la región de los hombros (*P. llanera* y *P. pusilla*).

Heyer (1975) encuentra en su análisis que las *Pseudopaludicola* se encuentran relacionadas a *Physalaemus*, a *Pleurodema* y en otro caso a *Edalorhina*. Ahora, como indicamos anteriormente (Lobo, en prensa-2) sabemos que las relaciones deben ser reevaluadas a la luz de los nuevos datos que poseemos.

Cannatella & Duellman (1984) postulan el origen de *Pseudopaludicola* a partir del género *Physalaemus* por lo siguiente: 1- larvas con línea de papilas interrumpida en el labio inferior, 2- procesos alares del hioides enormemente expandidos, y 3- pérdida de los músculos omohioideo y petrohioideo; todos caracteres derivados y compartidos sólo con algunos *Physalaemus*. De acuerdo con observaciones propias, esta hipótesis debería tomarse con mucha cautela ya que dos de

esos caracteres presentan variación en ambos géneros. En efecto, hemos observado la ausencia de un claro mental en la larva de *Pseudopaludicola ternetzi* contrariamente a lo que ocurre en *P. falcipes* (Lobo, 1991; asignada primeramente a *P. mystacalis* y posteriormente a *P. ternetzi*, Lobo, en prensa-2).

Los procesos alares del hioides están ensanchados aquí como en *Physalaemus nattereri* (Lobo, 1992b) aunque en esa especie están bien desarrollados los procesos posterolaterales (se diferencian perfectamente de los alares) cosa que no ocurre de ningún modo en las *Pseudopaludicola* (fig. 1b).

De todos modos si insistimos con la hipótesis de un origen a partir de cierto grupo de *Physalaemus*, *P. fernandezae* y *P. henseli* nos

harían pensar que fuesen el grupo hermano de las *Pseudopaludicola*, ambas poseen estilo esternal simple, las dos especies son de pequeño tamaño como las *Pseudopaludicola* (*P. fernandezae* fué por un tiempo confundida con *Pseudopaludicola falcipes*, Barrio, 1945 y 1953; Ceí, 1956). Además estas dos especies de *Physalaemus* cuentan con fenestra frontoparietal abierta o parcialmente abierta como ocurre en varias especies de *Pseudopaludicola*. Sin embargo en este análisis *P. henseli* resulta grupo hermano de *P. riograndensis* (a diferencia de lo que se sugiriera en Lobo en prensa-1), y además en el árbol de consenso estricto (Figura 7) ningún grupo en particular aparece en los resultados como hermano de las *Pseudopaludicola*. Hay que señalar por supuesto que para los *Physalaemus* este es un muy pequeño grupo de especies y las relaciones podrían cambiar teniendo en cuenta el género completo sumándole además otros relacionados.

Lynch (1989), con referencia a las relaciones intergenéricas cita a Cannatella & Duellman (1984), indicando que la presencia de una interrupción de las papilas labiales en la región del labio inferior de las larvas de *Pseudopaludicola falcipes* es un carácter compartido con algunas especies de *Physalaemus* (citan a *Physalaemus cuvieri*, *P. fernandezae* y *P. henseli*) junto con las mismas el género *Pseudopaludicola* constituiría un grupo monofilético. Recientemente, he podido estudiar la larva de otra especie de *Pseudopaludicola* (Lobo, 1991), y he encontrado que no existe interrupción alguna de las papilas labiales mentales hecho que contradice esa hipótesis (al menos no debería sustentarse con ese carácter). Estoy de acuerdo en que posiblemente la no formación de un nido de espuma por parte de las *Pseudopaludicola* represente una reversión pero hasta tanto no se realice análisis más inclusivos (con *Physalaemus* y otros géneros de Leptodactylidae) no se puede a priori decidir sobre este carácter.

El grupo *pusilla*: Acerca de la filogenia de este género no existen antecedentes en la literatura a excepción de Lynch (1989) que realiza la revisión de las especies del norte de Sudamérica. Este autor realiza una muy buena revisión taxonómica de las especies del grupo *pusilla* proponiendo que este grupo de especies es monofilético por contar todas sus especies con falanges ter-

minales en forma de "T". Creemos que esta conclusión ha sido acertada (incluso prudentemente indica al resto de las *Pseudopaludicola* como formando un grupo parafilético: grupo *falcipes*). La identificación del grupo *pusilla* así como su monofilia, la relación parafilética de las restantes especies entre sí, se ven confirmadas en este estudio.

Con relación a ese trabajo (Lynch, op. cit.) cabe hacer algunas observaciones con relación a ciertos caracteres asignados por este autor para el género:

1.- Tubérculo tarsal: de acuerdo con mi criterio no se trata de un tubérculo tarsal propiamente dicho, no al menos como se lo observa en especies de *Physalaemus* y otros géneros de leptodactílidos como lo señala Lynch (1989: 578). En realidad se trata de un engrosamiento hacia el final del pliegue tarsal que en algunos ejemplares es más o menos conspicuo y en otros pasa casi desapercibido.

2.- La distinción de estructuras en los extremos pedales como las presentadas en ese trabajo, no se pudieron verificar. En realidad, todas las especies del grupo *pusilla* presentan una forma del extremo de los dedos característicos que le brinda la falange terminal en "T". En poblaciones de *P. boliviana* de Roraima, Brasil y de Colombia los extremos de los dedos están especialmente ensanchados (formando en sus superficies ventrales los "discos" de Lynch, 1989), un poco más aún que las poblaciones de Bolivia, Brasil (Mato Grosso), Paraguay y Chaco argentino (donde la forma es más del tipo "pad" de *P. pusilla*). Por ello creo que es un carácter que exhibe demasiada variación y que no se puede codificar en distintos estados. Esos discos o "pads" están presentes también en *P. llanera* a mi entender y en todas las especies del grupo, y son más o menos evidentes en unas que en otras.

3.- No he podido constatar la presencia de un pliegue supratimpánico prominente (como se describe en Lynch, 1989), por el contrario el pliegue supratimpánico lo he descrito como ausente o vestigial, en su lugar existe un surco oblicuo muy superficial (que va del ojo al hombro) y muchas veces ausente pero esto no tiene nada que ver con lo que se llama habitualmente "pliegue supratimpánico" en Leptodactylidae.

4.- La presencia de un tubérculo en el talón sólo se verifica en *P. boliviana*; en *P.*

pusilla y *P. ceratophyes* no existe tal estructura; en algunos ejemplares de *P. pusilla* y *P. llanera* existe un tubérculo rudimentario aunque nada comparable al presente en todos los especímenes de *P. boliviana*.

La hipótesis de relaciones dentro del grupo *pusilla* de Lynch (1989) está basada principalmente en la presencia o no de estructuras tipo "pads" o discos en los extremos de los dedos pedales (a mi juicio sinapomorfía del grupo *pusilla*, correlacionada con la presencia de falanges terminales en forma de "T") y la presencia de tubérculo en el talón (autapomorfía de *P. boliviana*). Los caracteres 5 y 7 presentados en su cladograma son autapomorfías de *P. llanera* y *P. ceratophyes* respectivamente que no deciden ninguna relación.

La hipótesis encontrada en este trabajo es diferente a la propuesta por Lynch (1989) (ver fig. 7 y 8) por la posición de *P. llanera* aquí hermana de *P. ceratophyes*, siendo *P. pusilla* la hermana del resto del grupo. De todos modos, hacer válida la hipótesis de Lynch (op. cit.) con la información utilizada en este trabajo requiere solamente de tres pasos adicionales. Esto no significa que ambas hipótesis sean igualmente sostenibles (la forma en que se llega a una y otra hipótesis no son comparables: número de caracteres empleados, taxones incluidos en el análisis, utilización de software, etc.).

Las soluciones óptimas encontradas en este estudio para *Pseudopaludicola* implica para *P. ceratophyes* la asignación de los siguientes estados de carácter (escorados en la matriz como entradas faltantes):

- 1- cuadradoyugal ausente,
- 2- prevómer angosto,
- 3- palatino que alcanza el maxilar,
- 4- proceso descendente del escamosal presente,
- 5- fenestra frontoparietal cerrada,
- 6- homoesternón expandido,
- 7- prepollex con base y un segmento y
- 8- prehallux con base y dos segmentos.

Esta hipótesis de caracteres para *P. ceratophyes* podrá ponerse a prueba cuando se obtenga material disponible para estudios osteológicos.

Conclusiones

A modo de resumen se pueden realizar las siguientes conclusiones:

1.- Sobre las relaciones: *P. saltica* es la especie hermana de *P. falcipes* (palatinos cortos que no se superponen con la parte facial del maxilar, estilo esternal cartilaginoso y homoesternón terminado en punta).

P. ternetzi es en algunos árboles grupo hermano del par formado por *P. saltica* - *P. falcipes*, las sinapomorfías serían: prepollex con base y dos segmentos y región ventral immaculada (polimorfismo en *P. falcipes*).

La relación de *P. mineira* con las demás especies es incierta.

El grupo *pusilla* es monofilético (falanges terminales en forma de "T"). *P. pusilla* es el grupo hermano de las restantes especies, las cuales están relacionadas por contar con pigmento en la base de la lengua (*P. boliviana*, *P. ceratophyes* y *P. llanera*); *P. ceratophyes* y *P. llanera* son grupos hermanos (forma de la cabeza "alargada").

Solamente tratando los polimórficos como un estado intermedio en una serie aditiva tenemos a *P. mystacalis* como especie hermana de *P. ternetzi* (polimorfismo en bandas posfemorales).

2.- Sobre la distribución: Las relaciones expresadas en este trabajo son congruentes con la distribución de las especies, por un lado el grupo *pusilla* (Lynch, 1989) monofilético, distribuido principalmente en el norte y noroeste de Sudamérica y por el otro el grupo "*falcipes*", parafilético del centro, centro-este y centro-sur de Sudamérica. Dentro del grupo *pusilla*, *P. pusilla*, es la especie hermana de las restantes, encontrándose distribuida, aislada, al noroeste de la Cordillera Oriental de Colombia y de los Andes de Mérida. *P. boliviana* presenta un rango de distribución más amplio, disyunto (Lobo, 1994b), en el norte de sudamérica (Roraima-Brasil, Guyana, Colombia, Bolivia, Paraguay, Mato Grosso-Brasil y norte de Argentina). Las especies hermanas *P. llanera* y *P. ceratophyes* ofrecen una distribución más restringida (la segunda prácticamente desconocida).

Agradecimientos

Este trabajo es parte de mi Tesis Doctoral (defendida en la Universidad Nacional de Tucumán) y el mismo no hubiera podido ser llevado a cabo sin la guía de mi director el Dr. Esteban Lavilla. Importantes comentarios y sugerencias acerca del análisis debo agradecerlos a Darrel Frost y Pablo Goloboff. También me ayudaron de diferentes formas R. Montero, G. Scrocchi y F. Cruz. Por facilitarme el acceso al material estudiado les estoy muy agradecido a P. Vanzolini; A. Cardoso; U. Caramaschi; Marcovan Porto; W. R. Heyer; J. Caddle; A. G. Kluge; J. M. Gallardo; P. Ruiz-Carranza; L. A. Zamudio y L. Aquino. Al Dr. R. Laurent director del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo por todo su apoyo y al CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina) y a la Universidad Nacional de Tucumán que financian todos mis estudios. A Nora Kotowicz quien me ayudó con las ilustraciones.

Literatura citada

- ALBERCH, P. 1985. Museum collections and the evolutionary study of growth and development. 29-41 pp. En: (E.H. Miller Ed.) "Museum collections: their roles and future in biological research". *British Columbia Provincial Museum, Occasional Paper N° 25*, 222 pp.
- BARRIO, A. 1945. Contribución al estudio de la etología y reproducción del batracio *Pseudopaludicola falcipes*. *Revta. arg. Zoogeogr.*, 5: 37-43.
- BARRIO, A. 1953. Sistemática, morfología y reproducción de *Physalaemus henseli* (Peters) y *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel) (Anura: Leptodactylidae). *Physis*, 20 (59): 379-389.
- BOKERMANN, W. C. 1966. Lista anotada das localidades tipo de anfíbios Brasileiros. *Servicio documentação*, S. Paulo, Brasil.
- BOULENGER, G. A. 1882. Catalogue of Batrachia Salientia S-Ecaudata. In the collection of the British Museum. Stechert-Hafner Service Agency, Inc. New York, Printed in Germany.
- CANNATELLA, D. C. & W. DUELLMAN. 1984. Leptodactylid frogs of the *Physalaemus pustulosus* group. *Copeia*, 4: 902-921.
- CEI, J. M. 1956. Nueva lista sistemática de los batracios de Argentina y breves notas sobre su biología y ecología. *Investnes. zool. chil.*, 3: 35-68.
- CEI, J. M. & V. ROIG. 1961. Batracios recolectados por la expedición biológica "Erspamer" en Corrientes (a la mesopotamia argentina) y selva oriental de Misiones. *Notas biol. Fac. Cienc. Corrientes (Zool.)*, 1: 1-40.
- COPE, E. D. 1887. Synopsis of the Batrachia and Reptilia obtained by H. H. Smith in the province of Mato Grosso, Brazil. *P. Amer. phil. Soc.*, 24: 44-60.
- FARRIS, J. 1988. Hennig86, Version 1.5. Reference. Port Jefferson, New York. Privately printed.
- FROST, D. R. [ed.]. 1985. Amphibian species of the world. Allen Press, Inc., and The Association of Systematics Collections, 732 pp.
- GALLARDO, J. M. 1968. Observaciones biológicas sobre *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel). (Anura: Leptodactylidae). *Cienc. Invest.*, 24 (9): 411-419.
- GOLOBOFF, P. 1993. "NONA" tree-searching program. Version 1.1.
- HADDAD, C. & A. CARDOSO. 1987. Taxonomía de tres especies de *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae). *Pap. Avulsos de Zoologia*, (São Paulo), 36 (24): 287-300.
- HENSEL, R. 1867. Beiträge zur Keimtriss der Wirbelthiere Südbrasilien. *Batrachier Wieg. Arch.*, 120-162 pp.
- HEYER, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog Family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, N°199: 1-55.
- LAVILLA, E. O. & F. LOBO. 1992. Osteological notes on *Hylorina sylvatica*. *Bol. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 10 (1): 209-216.

- LOBO, F. 1991. Descripción de la larva de *Pseudopaludicola mystacalis* (Anura: Leptodactylidae). *Bol. Asoc. Herp. Arg.*, 7 (2): 22 - 24.
- LOBO, F. 1992a. Descripción osteológica de *Physalaemus fernandezae* (Anura: Leptodactylidae) y comparación con otras especies del género. *Acta zool. lilloana*, 42 (1): 51 - 57.
- LOBO, F. 1992b. Osteología de dos especies crípticas de *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *Acta zool. lilloana*, 42 (1): 179 - 183.
- LOBO, F. 1993. Una nueva especie del género *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) del Noroeste de Argentina. *Revista Española de Herpetología*, 7: 13-20.
- LOBO, F. 1994. Descripción de una nueva especie de *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae), redescrípción de *P. falcipes* (Hensel, 1867) y *P. saltica* (Cope, 1887) y osteología de las tres especies. *Cuad. Herp.*, Asoc. Herp. Arg., 8 (2): 177-199.
- LOBO, F. 1994b. Primera cita de *Pseudopaludicola boliviana* Parker, 1927, para el Brasil y nuevos registros para el Paraguay. *Cuad. Herp.*, Asoc. Herp. Arg., 8 (2): 231-232.
- LOBO, F. (en prensa - 1). Nuevas observaciones acerca de la osteología de *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). *Acta zool. lilloana*.
- LOBO, F. (en prensa - 2). Evaluación del status taxonómico de *Pseudopaludicola ternetzi* Miranda Ribeiro, 1937 y *P. mystacalis* (Cope, 1887). Osteología y distribución de las dos especies. *Acta zool. lilloana*.
- LYNCH, J. D. 1970. Systematic status of the American leptodactylid frog genera *Engystomops*, *Eupemphix*, and *Physalaemus*. *Copeia*, 1970: 488-496.
- LYNCH, J. D. 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of the leptodactylid frogs. Univ. of Kansas, *Mus. Nat. Hist. Misc.* N°53, 238 pp.
- LYNCH, J. D. 1989. A review of the leptodactylid frogs of the genus *Pseudopaludicola* in northern South America. *Copeia*, N°3: 577-588.
- MILSTEAD, W. W. 1963. Notes on Brazilian frogs of the genera *Physalaemus* and *Pseudopaludicola*. *Copeia*, N°3: 565-566.
- MIRANDA RIBEIRO, A. 1926. Notas para servir ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) brasileiros. *Archos. Mus. nac. Rio de J.*, Tomo I. 27: 1-227.
- MIRANDA RIBEIRO, A. 1937. Alguns batrachios novos das collecções do Museu Nacional. *O Campo*, 1937 (Maio): 66-69.
- NIEDEN, F. 1923. Anura I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa. *Arcifera. Tierreich*, Sectio 1, 46: xxxii+ 584 pp.
- NIXON, K. C. & J. M. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- PARKER, H. W. 1927. A revision of the frogs of the genera *Pseudopaludicola*, *Physalaemus* and *Pleurodema*. *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, 9 (20): 452-456.
- RIVERO, J. A. & M. A. SERNA. 1984. Una nueva especie de *Pseudopaludicola* (Amphibia: Leptodactylidae) cornuda del sureste de Colombia. *Caribb. J. Sci.*, 20 (3-4): 169-171.
- RUTHVEN, A. G. 1916. A new species of *Paludicola* from Colombia. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 30: 1-3.
- RUTHVEN, A. G. 1922. The amphibians and reptiles of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Univ. Michigan. Museum of Zoology. Misc.*, 8:54.
- TREWAVAS, E. 1933. The hyoid and larynx of the anura. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, B, 222 (10): 401-527.

Apéndice I

Los acrónimos utilizados son los siguientes:

ANSP: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, ESTADOS UNIDOS. **CENAI:** Centro Nacional de Investigaciones Iológicas (Colección Barrio). Material depositado en el MACN. Buenos Aires, ARGENTINA. **FML:** Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo. Tucumán, ARGENTINA. **ICN:** Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, COLOMBIA. **MACN:** Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". ARGENTINA. **MHNP:** Museo de Historia Natural del Paraguay. Asunción, PARAGUAY. **MHNSJ:** Museo de Historia Natural del Colegio San José, Medellín, COLOMBIA. **MNRJ:** Museu Nacional de Rio de Janeiro, BRASIL. **MZUM:** Museum of Zoology, University of Michigan. Michigan, ESTADOS UNIDOS. **MZUSP:** Museu de Zoologia de la Universidad de São Paulo, BRASIL. **USNM:** United States National Museum, Washington, ESTADOS UNIDOS. **ZUEC:** Coleção de Zoologia de la Universidade Estadual de Campinas, BRASIL.

Pseudopaludicola boliviana: CENAI 2326-2337. 6 ejemp. Primavera, Alto Paraguay. PAR. CENAI 9241-9246. 3 ejemp. Río de Oro, Gral. Vedia, prov. del Chaco. ARG. CENAI 9353-9362. 4 ejemp. Nueva Hoka, Santa Cruz de la Sierra. BOL. CENAI 10841-10847. 3 ejemp. Reyes. BOL. FML 02665. 1 ejemp. Reserva Benítez (25 kms. de Resistencia), Prov. del Chaco. ARG. FML 04307, 04308, 04309, 04310, 04311, 04316 y 04317. 54 ejemp. Km 1141, ruta nac. N° 95. 30 kms de P. Roque Sáenz Peña; Prov. del Chaco. ARG. FML 04337. Roque Sáenz Peña, Dep. Cmte. Fernández, Prov. del Chaco, ARG. ICN 13555 y 13559. 2 ejemp. Hacienda Santa Ana, Mun. Villavicencio, Dep. Meta. COL. ICN 14038. 1 ejemp. Hacienda Altamira, vereda Presentadó, Mun. Cumaral, Dep. Meta. COL. MACN 3428. (14216). 1 ejemp. Las Palmas, Río de Oro, prov. del Chaco. ARG. MACN 3768. 1 ejemp. La Sardina, entre Castelli y Puerto Irigoyen, prov. del Chaco. ARG. MACN 4999. (27167-27168). 2 ejemp. 80 kms. al Oeste de Reconquista, prov. de Santa Fé. ARG. MACN 5142. (28061-28065). 5 ejemp. Estancia San Miguel, 200 kms. al Norte de Trinidad, Dep. El Beni. BOL. MACN (31453-31463). 5 ejempl. 20 kms. al Norte, sobre ruta 11, Reconquista, prov. de Santa Fé. ARG. MHNP 1182. 1 ejemp. 20 Kms. al sur de Bella Vista, Estancia San Juan, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1213-14. 2 ejemp. 20 Kms. al sur de Bella Vista, Estancia San Juan, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1276. 1 ejemp. Embarcadero, Estancia Juan de Zalazar, Dep. Presidente Hayes. PAR. MHNP 1386-97. 24 kms. al norte de Cnel. Oviedo, Dep. Caaguazú. PAR. MHNP 1398. 85 Kms. al noreste de Concepción, Arroyo Capitigo, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1399. Villeta, Dep. Central. PAR. MHNP 1400-01. C. Mbocayá, Villa del Rosario, Dep. San Pedro. PAR. MHNP 1402. C. Mbocayá, Villa del Rosario, Dep. San Pedro. PAR. MHNP 1570-74. 5 ejemp. Estancia La Golondrina, Dep. Presidente Hayes. PAR. MHNP 1575-83. 9 ejemp. Estancia La Golondrina, Dep. Presidente Hayes. PAR. MZUSP 15871. 1 ejemp. Manawan Creek. GUYANA. Ex BM 1936. MZUSP 21819-21821. 3 ejemp. Surumu, Roraima. BRAS. MZUSP 52102-52103. 2 ejemp. Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 52108-52115. 4 ejemp. Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 52117-121. 5 ejemp. Vila Bela da Santíssima Trindade, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 62437-441. 5 ejemp. Ilha de Maracá, Roraima. BRAS. MZUSP 65095-100. 6 ejemp. Estancia Caimán, Mato Grosso do Sul. BRAS. MZUSP 65520-521. 65583-85. 65597-65611. 65645-652. 65680. 65728-732. 65741. 65751-2. 66294-297. 25 ejemp. Ilha de Maracá, Roraima. BRAS. MZUSP 65838-840. 65860-65889. 13 ejemp. Surumu, Roraima. BRAS. MZUSP 66058-068. 11 ejemp. Boa Vista, Roraima. BRAS. MZUSP 66304-66307. 4 ejemp. Bonfim, Roraima. BRAS. MZUSP 67080. 1 ejemp. Caracaraña, Roraima. BRAS. ZUEC 6780-81. 2 ejemp. Ilha de Maracá, Río Uraricoera, Roraima. BRAS. USNM 080674. 1 ejemp. Amazonas, VEN. USNM 094099. 1 ejemp. Ixiamas, La Paz, BOL. USNM 115760-762. 3 ejemp. Rosario, VEN. USNM 118690. 1 ejemp. Ixiamas, La Paz. BOL. USNM 123567. 1 ejemp. Villavicencio, Meta, COL. USNM 144911-912. 2 ejemp. Villavicencio, Meta. COL. USNM 166853. 1 ejemp. Base del Mt. Duida, Amazonas, VEN. USNM 166855. 1 ejemp. La Esmeralda, Amazonas, VEN. USNM 205604-605. 2 ejemp. Caragatay, Estancia Saladillo, Cordillera, PAR. USNM 209627-628. 2 ejemp. Mato Grosso, Mato

Grosso, BRAS. USNM 302327-329. 3 ejemp. Estación Ecologica Maraca, Ilha de Maraca, Roraima, BRAS. USNM 302899-900. 2 ejemp. Miranda, ca. 36 kms. NW de Estancia Caiman. USNM 306623-625. 3 ejemp. Reserva Biosfera Beni, entre El Porvenir y El Trapiche Yacuma, Beni, BOL.

Pseudopaludicola ceratophyes: HOLOTIPO: MHNSJ 334. 1 ejemp. Leticia, Amazonas, COL. 20/I/1966. M. Serna y O. Martínez cols.

Pseudopaludicola falcipes: CENAI 584-596. 6 ejemp. Ruta Aceguá-Bagé a 15 kms. de Aceguá, estado de Rio Grande do Sul. BRAS. 3/X/1962. A. Barrio col. CENAI 16. 10 ejemp. Valentín Alsina, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 162. 3 ejemp. Colonia "C. Pellegrini", Mercedes, prov. de Corrientes. ARG. CENAI 258. 2 ejemp. Recreo, prov. de Santa Fe. ARG. CENAI 694-96. 3 ejemp. Bañados próximos al Aeropuerto de Pocitos. URU. CENAI 703-705. 2 ejemp. Laguna del Seminario Viamão, Porto Alegre. BRAS. CENAI 798-817. 10 ejemp. Pueblo Santiago Vázquez. URU. CENAI 2811. 4 ejemp. La Pedrera, cerca de La Paloma. URU. CENAI 3243. 1 ejemp. Proximidades de Canelones. URU. CENAI 3478. 8 ejemp. Ingeniero Maschwitz, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 4629. A° del Estado, Durazno. URU. CENAI 5647-5660. 10 ejemp. Punta Lara, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 7310. 1 ejemp. Picado del Negro Muerto, Dep. Artigas. URU. Fac. de Humanidades y Ciencias. CENAI 9162-9168. 4 ejemp. Hasenkamp, prov. de Entre Ríos. ARG. CENAI 9209-9225. 10 ejemp. Las Flores, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 9247-9264. 10 ejemp. La Barrancosa, Olascoaga, Bragado, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 9265-9276. 7 ejemp. Saladillo, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 9287-9291. 2 ejemp. Laguna Chischis, Monasterio, ruta 2, km. 144, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 9312-9348. 10 ejemp. Tapalqué, prov. de Buenos Aires. ARG. CENAI 9365-9369. 2 ejemp. Ruta Bagé-Aceguá a 30 kms. de Bagé, estado de Rio Grande do Sul. BRAS. FML 00215. 1 ejemp. Recreo, Prov. de Santa Fe, ARG. FML 00799. 4 ejemp. Manantiales, prov. de Corrientes, ARG. FML 03681. 3 ejemp. Rincón de la Vassoura, Dep. Maldonado, URU. FML 04662. 10 ejemp. Recreo, Dep. La Capital, Prov. de Santa Fe. ARG. MACN 1898. 10 ejemp. Riachuelo, Fábrica Militar de Aceros, Capital Federal. ARG. MACN 2476. 2 ejempl. José C. Paz. Prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 2575. 12 ejemp. Libres del Sur. Prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 3815. 3 ejemp. Gualeyguaychú, cerca del río Gómez, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 3879. (16174-16225). 15 ejemp. "La Luisa". Partido de Bartolomé Mitre, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4430. (17982-17986). 3 ejemp. J. C. Paz, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4510. (19312-19319). 4 ejemp. Ceibas, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 4529. 48 ejemp. María Grande (10 Kms. al Este de Villaguay, prov. de Entre Ríos). ARG. MACN 4530. (20060-20063). 2 ejemp. "La Salamandra", Concepción del Uruguay, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 4605. (21270-21273). 2 ejemp. Itatí, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4606. (21412-21418). 4 ejemp. Laguna 20 kms. al Norte de Corrientes, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4684. (22407-22414). 4 ejemp. Costa del río y laguna céntrica, Bella Vista, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4684. (22460-22463). 2 ejemp. Zona de los Mataderos, Goya, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4685. (22799-22815). 8 ejemp. Paso de Los Libres, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4685. (22870-22892). 12 ejemp. Santo Tomé, prov. de Corrientes. ARG. MACN 4708. (23444-23467). 6 ejemp. Partido de Chascomús del Sur, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4733. (23819-23829). 5 ejemp. Laguna de Navarro, Navarro, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4734. (23890-23930). 10 ejemp. Río Areco, Carmen de Areco, partido Carmen de Areco, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4777. (24502-24524). 10 ejemp. 10 kms. al Este de Casilda, prov. de Santa Fé. ARG. MACN 4795. (24773-24790). 10 ejemp. 24 kms. al Sur de Mercedes, "San Agustín", partido de Mercedes, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4921. (25514-25518). 2 ejemp. J. C. Paz, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 4927. (25519-25580). 10 ejemp. Roldán, prov. de Santa Fé, ARG. MACN 4999. (27153-27162). 5 ejemp. 7 kms. al Sur de Cayastá, prov. de Santa Fe. ARG. MACN 5000. (27297-27304). 4 ejemp. 2kms. al Norte de Piedras Blancas, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 5016. (27383-27392). 10 ejemp. Perez, prov. de Santa Fé. ARG. MACN 5020. (27430-27431). 2 ejemp. 20 kms. al Noreste de Gral. Alvear, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 5039. (27505-27534). 10 ejemp. Pronunciamento, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 5179. (28254-28261). 4 ejemp. Km. 50 de ruta 205, Cañuelas, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 5283. (28952-28955). 2 ejemp. Adela, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 5364. (29522). 15 ejemp. Ayacucho, prov. de Buenos Aires.

ARG. MACN 5364. (29537-29541). 2 ejemp. 10 kms. al Sudeste de Cacharí, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN 5393. (29771-29780). 4 ejemp. Escobar, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN (32542-32553). 6 ejemp. Luján, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN (32801-32805). 2 ejemp. 6 kms. al Norte de la Vuelta de Obligado, prov. de Buenos Aires. ARG. MACN (32985-89). 2 ejemp. Otamendi, prov. de Buenos Aires. ARG. MZUSP 818. 1 ejemp. Montevideo, Montevideo. URU. MZUSP 2136-2147. 4 ejemp. Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 16056. 1 ejemp. Vila Florida, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 16062-63. 2 ejemp. Ponta Grossa, Rio Guaíba, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 22451. 1 ejemp. Praia Florida. Rio Guaíba. Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 20477-20480. 4 ejemp. Santana do Araçuaí, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 21719-720. Rio Pardo, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 22449-50. 2 ejemp. Torres, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 22556. 1 ejemp. 39 Km al oeste de Rio Pardo, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 26764-783. 17 ejemp. Rio dos Pandeiros, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 26891-26895. 2 ejemp. Santa Clara, Treinta y Tres. URU. MZUSP 27081. 1 ejemp. Planura (Cabeceira da Ponte interestadual), Minas Gerais. BRAS. MZUSP 27119. 1 ejemp. Camaquã, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 27120. 1 ejemp. São Leopoldo, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 27309-27312 y 27314. 5 ejemp. Vila Nova, prx. São Sepé, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 50208-50215. 3 ejemp. Tacuarembó: Tambores, Pozo Hondo. URU. MZUSP 50222. 1 ejemp. Colonia Juan Lacaze, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 51687. 1 ejemp. Arroyo Itacurusú, Artigas. URU. MZUSP 54212. 1 ejemp. Arroyo Itacumbú, Artigas. URU. MZUSP 54711. Taím, Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 57551-57556. 4 ejemp. Taím (Fazenda Santa Marta), Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 57567. 1 ejemp. Estação Ecologica do Taím (Albardão), Rio Grande do Sul. BRAS. MZUSP 63281-282. 2 ejemp. Treinta Réis, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 64751-752. 2 ejemp. Viamão, Rio Grande do Sul. BRAS. ZUEC 6250-52. 3 ejemp. Mun. de Montenegro, Rio Grande do Sul. BRAS. ZUEC 4876. 1 ejemp. Novo Hamburgo, Rio Grande do Sul. BRAS. ZUEC 5297-99. 3 ejemp. Mun. de Viamão, Rio Grande do Sul. BRAS.

Pseudopaludicola llanera: PARATIPOS: ICN 13792, 13804. ICN 14025. 3 ejemp. Puerto Gaitán, zona urbana, Dep. Meta. COL. VIII/1985. O. V. Castaño col. ICN 14025. Mismos datos. ICN 14009 y 14011. 2 ejemp. Hacienda El Toro (180 mts.), Inspección Puerto Murillo, Comisaría Vichada, Mun. Puerto Carreño. COL.

Pseudopaludicola mineira: FML 05219. 8 ejemp. Km. 114. Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. MZUSP 55449. 1 ejemp. Serra do Cipó, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 56768-772. 5 ejemp. Serra do Cipó, Minas Gerais. BRAS. 1350 m. MZUSP 56858-866. 9 ejemp. Serra do Cipó, Minas Gerais. BRAS. 1400 m. 18/XII/1979. M. Rodrigues. Incluye HOLOTIPO (56858) y PARATIPOS (56859-61). MZUSP 56867. 1 ejemp. Serra do Cipó, Minas Gerais. BRAS. 1250 m. MZUSP 57719-57730. 12 ejemp. Serra do Cipó, prx. Jaboticatubas, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 58276. 1 ejemp. Serra do Cabral, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 64439-42. 4 ejemp. Uriaí, Minas Gerais. BRAS. USNM 218162-65. 4 ejemp. Chapéu de Sol, Km. 108 MG RT N° 2, Serra do Cipó, Minas Gerais. BRAS.

Pseudopaludicola mystacalis ANSP 11238-39. 2 ejemp. Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS. ANSP 11262. 1 ejemp. Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS. SINTIPOS DE COPE (1887). CENAI 108. 10 ejemp. Alrededores de Posadas, prov. de Misiones, ARG. FML 02031. 5 ejemp. Ituzaingó, Prov. de Corrientes, ARG. MACN 2492. 6 ejemp. Ituzaingó, Prov. de Corrientes. ARG. MZUSP 4312, 4314-4352, 4354-4372, 4374-4380. 12 ejemp. Dumbá, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4381-4388. 2 ejemp. Cabeceiras do Rio Butantan, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4395-4399. 2 ejemp. Lagoa Santa Teresinha (Pindaíba-São Domingos), Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4400-4405. 6 ejemp. Aldeia Velha, Serra do Roncador, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4406-4419. 4 ejemp. Km. 60, Pindaíba-Sã Domingos, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4447-4460. 4 ejemp. Mombucá, 100 kms. al Oeste de São Domingos, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4527. 1 ejemp. Sooretama, Espírito Santo. BRAS. MZUSP 7001-7003. 3 ejemp. Botucatu (Rio Pardo), São Paulo. BRAS. MZUSP 7267-7268, 7270-7272. 5 ejemp. Botucatu (represa Velha), São Paulo. BRAS. MZUSP 7564-7748. 10 ejemp. Aruanã, Goiás. BRAS. MZUSP 7803. 1 ejemp. Botucatu (Rio Pardo), São Paulo. BRAS. MZUSP 8208-8280. 10 ejemp. Salvador, Bahia. BRAS. MZUSP 8342-8346, 8354, 8367-8368. 8 ejemp. Salvador,

Bahia. BRAS. MZUSP 10448, 10452-10455, 10458, 10460-10472. 6 ejemp. Cachoeira Alta, Goiás, BRAS. MZUSP 14562-14583. 6 ejemp. Santa Isabel do Morro, Goiás. BRAS. MZUSP 20477-480. 4 ejemp. Santana do Araçuaí, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 21968. 6 ejemp. Cachimbo, Pará, BRAS. MZUSP 22736-22747. 4 ejemp. Coremas, Paranaíba. BRAS. MZUSP 25500-25501. 2 ejemp. Mato Verde, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 25513-25764. 10 ejemp. Tocantinia, Tocantins, BRAS. MZUSP 26764-783. 3 ejemp. Rio dos Pandeiros, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 26863-26889. 10 ejemp. Rio dos Pandeiros, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 26899-26904. 6 ejemp. Igarapé Belém, Rio Solimoes, Amazonas. BRAS. MZUSP 26923-26935. 4 ejemp. Três Lagoas (Rio Sucuriu), Mato Grosso do Sul. BRAS. MZUSP 26940-26987. 12 ejemp. Barra do Tapirapés, Mato Grosso, BRAS. MZUSP 27022-27025. 2 ejemp. Jataí, Goiás. BRAS. MZUSP 27026-27054. 10 ejemp. Aruana, Goiás. BRAS. MZUSP 27055-27074. 6 ejemp. Lagoa Formosa, Cabeceiras, Goiás. BRAS. MZUSP 27075-27080. 2 ejemp. Rio Verde, Goiás. BRAS. MZUSP 27085-27096. 4 ejemp. Rio Uruçuaia, Buritis, Minas Gerais. BRAS. MZUSP 27113-27118. 2 ejemp. Castilho, São Paulo. BRAS. MZUSP 30822-823. 2 ejemp. Santa Isabel do Morro, Goiás. BRAS. MZUSP 49267-49301. 10 ejemp. Posto Leonardo, Parque Indígena do Xingú, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 51986-51996. 2 ejemp. Exu, Pernambuco. BRAS. MZUSP 59411-59419. 2 ejemp. Mamanguapé (Est. Ecol. SEMA), Paranaíba. BRAS. MZUSP 60305-60309. 2 ejemp. 50 kms. al Sur de Tucuruí, Pará. BRAS. MZUSP 60643-60647. 2 ejemp. 30 kms. al Sur de Tucuruí, Pará. BRAS. MZUSP 61058-61064. 3 ejemp. Carajás (Serra Norte), Pará. BRAS. MZUSP 61065-61068. 4 ejemp. Carajas (Serra Norte), Pará. BRAS. MZUSP 63115-63118. 4 ejemp. João Pessoa, Paranaíba. BRAS. MZUSP 66504-66517. 4 ejemp. Rio Atalainha, Goiás. BRAS. USNM 096894. 1 ejemp. Rincão, São Paulo. BRAS. USNM 107726. 1 ejemp. Maracaju, Mato Grosso do Sul. BRAS. USNM 109152-153. 2 ejemp. Fortaleza, Ceara, BRAS. USNM 115970. 1 ejemp. Rio Novo Above Cachoeira Da Velha, Bahia, BRAS. USNM 115971. 1 ejemp. Alagoinhas, Rio Catu, Bahia, BRAS. USNM 148767. 1 ejemp. Parque Zoobotanico do Brasil, Brasilia, Distrito Federal, BRAS. USNM 253526-528. 3 ejemp. El Tirol, a 19.5 kms. al NNE de Encarnación, Itapua, PAR. USNM 165153-156. 4 ejemp. São Vicente (Gustavo Dutra), Cuiaba, Mato Grosso, BRAS.

Pseudopaludicola pusilla: ICN 14700, 14711-12, 14730, 14741. 5 ejemp. Palmar Buccarelia, Corregimiento El Pechal, Mun. Puerto Wilches, Dep. Santander. COL. HOLOTIPO: MZUM 48305. 1 ejemp. Fundación. COL. 8/VIII/1913. A. G. Ruthven col.

Pseudopaludicola saltica: ANSP 11228-32. 5 ejemp. Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS. SINTIPOS de Cope, 1887. MZUSP 881. 1 ejemp. São Domingos Rio das Mortes, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 896, 898, 911, 918, 964 y 973. 6 ejemp. Sã Domingo, Rio Das Mortes, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 930 y 990. 2 ejemp. São Domingos Rio das Mortes, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 990. 1 ejemp. São Domingos, Rio das Mortes, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 14743-746. 4 ejemp. São Domingos Rio das Mortes, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 25350-25351. 2 ejemp. Brasilia, Distrito Federal. BRAS. MZUSP 25500-501. 2 ejemp. Mato Verde, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 26161. 1 ejemp. Mato Verde, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 26992. 1 ejemp. Utiariti, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 27014. 1 ejemp. Mato Verde, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 4229-30. 2 ejemp. São Domingos Rio das Mortes, Mato Grosso. BRAS. ZUEC 3484. 1 ejemp. Mun. Campinas, São Paulo. BRAS. ZUEC 4329-32. 4 ejemp. Faz. Salto, Mun. Alpinópolis, Minas Gerais. BRAS. ZUEC 5007-12. 6 ejemp. Faz. Salto, Mun. Alpinópolis, Minas Gerais. BRAS. ZUEC 5013-14. 2 ejemp. Serra da Canastra, cerrado, Mun. São de Roque de Minas, Minas Gerais. BRAS. ZUEC 5139, 5145. 2 ejemp. Aldeia Velha, Mun. de Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, BRAS. ZUEC 5256. 1 ejemp. Morro do Ferro, Mun. Poços de Caldas, Minas Gerais. BRAS. ZUEC 5373-76. 4 ejemp. Brejo Taubaté, São Paulo. BRAS. ZUEC 5854-55. 2 ejemp. Serra da Esperança, Mun. Chapada dos Guimarães, Mato Gresso. BRAS. ZUEC 5867-69. 3 ejemp. Brejo Taubaté, São Paulo. BRAS. ZUEC 7619. 1 ejemp. Cabeceiras do Riacho Taubaté, Mun. Campinas, São Paulo. BRAS. ZUEC 7651-54. 4 ejemp. Riacho Taubaté, São Paulo. BRAS. ZUEC 7696. 1 ejemp. Riacho Taubaté, São Paulo. BRAS. ZUEC 7711-7714. Brejo Pompeia, Mun. Campinas, São Paulo. BRAS. ZUEC 8222. Faz. Salto, Mun. Alpinópolis, Minas Gerais. BRAS.

Pseudopaludicola ternetzi: MHNP 1173-78. 6 ejemp. 20 Kms. al sur de Bella Vista, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1179-81, 1183-84. 5 ejemp. 20 Kms. al sur de Bella Vista, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1185-94. 10 ejemp. 85 km al Noreste de Concepción, arroyo Capitigo, dep. Concepción. PAR. HNP 1195. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, 2.5 kms. de la casa de Administración, Dep. Amambay. PAR. 9/II/1982. A. L. Aquino col. MHNP 1196. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, 2 kms. de la casa de Administración, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1197. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, Comandancia, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1198. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, Comandancia, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1199. 1 ejemp. 85 Kms. al noreste de Concepción, Arroyo Capitigo, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1200. 1 ejemp. Isla de Yaciretá, a 15 Kms. al sureste de Ayolas, Base Aeronaval, Dep. Misiones. PAR. MHNP 1201-02. 2 ejemp. Comandancia, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1203. 1 ejemp. Comandancia, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1204-07. 4 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1208. 1 ejemp. Estancia San Juan, 20 Kms. al sur de Bella Vista, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1209. 1 ejemp. Cabaña Guaviray, San Ignacio, Dep. Misiones. PAR. MHNP 1210. 1 ejemp. Bella Vista, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1211-12, 1215-17. 6 ejemp. Estancia San Juan, 20 Kms. al sur de Bella Vista, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1218-19 y 1335. 3 ejemp. 85 Kms. al noreste de Concepción, Arroyo Capitigo, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1334. 1 ejemp. Comandancia, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1336 y 1338. 2 ejemp. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1337. 1 ejemp. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1339-61. 23 ejemp. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1362-74. 13 ejemp. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1375. 1 ejemp. Comandancia, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1376. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1377. 1 ejemp. Horqueta, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1378. 1 ejemp. 2.5 Kms. al sur de la Casa de la Administración, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1379. 1 ejemp. Comandancia, Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1380. 1 ejemp. 85 Kms. al noreste de Concepción, Arroyo Capitigo, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1381. 1 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1382-83. 2 ejemp. Horqueta, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1384. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1385. 2 Kms. al oeste de Bella Vista, Hacienda del Sr. F. Ocariz, Dep. Amambay. PAR. MHNP 1386-97. 24 Kms. al norte de Cnel. Oviedo, Dep. Caaguazú. PAR. MHNP 1398. 85 Kms. al noreste de Concepción, Arroyo Capitigo, Dep. Concepción. PAR. MHNP 1399. Villeta, Dep. Central. PAR. MHNP 1400-01. Villa del Rosario, C. Mbocayá, Dep. San Pedro. PAR. MHNP 1402. Villa del Rosario, C. Mbocayá, Dep. San Pedro. PAR. MNRJ 5460-62 y 0447. 4 ejemp. Passa Tres, Goiás, BRAS. C. Ternetz col. SINTIPOS de Miranda Ribeiro (1937). MZUSP 374 y 376. 2 ejemp. Porto Esperidião, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 25502-508. 7 ejemp. Rio Verde, Goiás. BRAS. MZUSP 27022-025. 4 ejemp. Jataí, Goiás. BRAS. MZUSP 37467-37481. 6 ejemp. Buriti, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 52224. Porto Esperidião, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 60188-60189. 2 ejemp. Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS. MZUSP 66668-66677. 4 ejemp. Santa Rita do Araguaia (Fazenda Babilonia), Goiás. BRAS. (Ex CNEC 7478-82, 7515-7517, 7519-7520). MZUSP 66728-66734. 2 ejemp. Santa Rita do Araguaia (Fazenda Mutum), Goiás. BRAS. MZUSP 66816-66818. 3 ejemp. Alto Araguaia (Sapo), Mato Grosso. BRAS. MZUSP 66848. 7 larvas/juveniles. Santa Rita do Araguaia (Fazenda Mutum), Goiás. BRAS. MZUSP 66849. 9 larvas/juveniles. Santa Rita do Araguaia (Fazenda Mutum), Goiás. BRAS. USNM 253138-40. 3 ejemp. Parque Nacional Cerro Corá, 32 kms. al Oeste-sudoeste de Pedro Juan Caballero, Dep. Amambay. PAR. ZUEC 5105-06, 5108. Aldeia Velha, Mun. Chapada dos Guimarães, Mato Grosso. BRAS.

ESQUELETOS:

Pseudopaludicola boliviana: CENAI 9354 y 9356. 2 ejemp. Nueva Hoka, Santa Cruz de la Sierra, BOL. FML 04310. 3 machos y 3 hembras. Km 1141, ruta nac. 95. 30 kms de P.Roque Sáenz Peña; prov. del

Chaco, ARG. MACN 31453-63. 1 juvenil. Reconquista; prov. de Santa Fe, ARG. MZUSP 65599 y 65601. 2 ejemp. Ilha de Maracá, Roraima, BRAS.

Pseudopaludicola falcipes: CENAI 586 y 588. 1 macho y 1 hembra. Ruta Aceguá-Bagé a 15 kms de Aceguá, RS, BRAS. CENAI 5660. Punta Lara, prov. de Buenos Aires, ARG. CENAI 9274. 2 juveniles. Saladillo, prov. de Buenos Aires, ARG. CENAI 9334. 1 macho y 1 hembra. Tapalqué, prov. de Buenos Aires, ARG. FML 00799. 1 macho. Manantiales, Prov. de Corrientes, ARG. FML 02008. 2 machos y 1 hembra. Villaguay; prov. de Entre Ríos, ARG. MACN 3879. (16174-16225). 2 machos y 2 hembras. "La Luisa", Arroyo Gómez, Pdo. Bartolomé Mitre, prov. de Buenos Aires, ARG. MACN 4510 (19312-319). 1 hembra. Ceibas; prov. de Entre Ríos, ARG. MACN 4529. 2 hembras. María Grande (10 kms al E de Villaguay); prov. de Entre Ríos, ARG. MACN 4777 (24502-524). 1 macho y 1 hembra. 10 kms al E de Casilda; prov. de Santa Fe, ARG. MACN 4927 (25519-580). 1 macho y 1 hembra. Roldán; prov. de Santa Fe, ARG. MACN 5000 (27297-304). 1 macho. Piedras Blancas, prov. de Entre Ríos. ARG. MACN 5016 (27364-392). 2 machos y 2 hembras. Perez; prov. de Santa Fe, ARG. MACN 5039 (27505-534). 2 machos. Pronunciamiento; prov. de Entre Ríos, ARG.

Pseudopaludicola llanera: ICN 13804 y 14025. 2 ejemp. Dpto. Meta: Municipio Puerto Gaitán. zona urbana, COL.

Pseudopaludicola mineira: FML 05219. 2 hembras. Km. 114. Serra do Cipó, Minas Gerais, BRAS.

Pseudopaludicola mystacalis: MACN 2492. 1 macho y 1 hembra. Ituzaingó; prov. de Corrientes, ARG. MZUSP 7710 y 7717. 1 hembra y 1 macho. Aruanã, GO, BRAS. MZUSP 27027 y 27033. 2 hembras. Aruanã, GO, BRAS. MZUSP 26944 y 26946. 1 hembra y 1 macho. Barra do Tapirapés, Mt., BRAS. MZUSP 10466. 1 macho. Cachoeira Alta, GO, BRAS. MZUSP 26998. 1 macho. Mato Verde, Mt., BRAS. MZUSP 25534 y 25720. 2 hembras. Tocantinia, GO, BRAS. MZUSP 4448. 1 macho. Mombuca, 100 kms al Oeste de São Domingos, Mt, BRAS. MZUSP 4400 y 4402. Aldeia Velha, Serra do Roncador, Mt, BRAS. MZUSP 4318. Dumbá, Mt, BRAS. MZUSP 10450. 1 macho. Cachoeira Alta, Goiás, BRAS. 1951. ZUEC 8051. 1 hembra. Brejo-Taubaté. Mun. Campinas, SP, BRAS. FML 05391 (ex-ZUEC 7694). 1 macho. Riacho Taubaté, Mun. Campinas, SP, BRAS. FML 05392 (ex-ZUEC 1267). 1 hembra. Faz. Experimental do Lageado, Mun. Botucatu, SP, BRAS.

Pseudopaludicola pusilla: ICN 14712 y 14700. 2 ejemp. Dpto. Santander: Municipio Puerto Wilches, corregimiento El Pechal, Palmar Bucarelia, COL.

Pseudopaludicola saltica: MZUSP 918 y 964. 2 hembras. São Domingo, Rio das Mortes, Mt, BRAS.

Pseudopaludicola ternetzi: MZUSP 66669. 1 macho. Santa Rita do Araguaia (Fazenda Babilonia), Goiás, BRAS. J. P. Caldwell (CNEC) 7478-82, 7515-17, 7519-20. MHNP 1370 y 1189. 2 hembras. Dpto. Concepción, 85 Kms. NE de Concepción Arroyo Capitigo, PAR. MZUSP 37469. 1 macho. Buriti, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, BRAS. MZUSP 25502. 1 macho. Rio Verde, Goiás, BRAS.

ESQUELETOS DE *Physalaemus* y *Leptodactylus* EXAMINADOS:

Physalaemus albonotatus FML 04837. 2 ejemp. Camping Municipal, entre Reconquista y Puerto Reconquista, Prov. de Santa Fe, ARG. FML 03598. 2 ejemp. Castelli, Prov. del Chaco, ARG.

Physalaemus biligonigerus FML 00948. 4 ejemp. Isla Apipé Grande, Ituzaingó, Corrientes, ARG.

Physalaemus cuqui: FML 01281. 2 ejemp. Yuto, Prov. de Jujuy, ARG.

Physalaemus cuvieri FML 02353. 4 ejemp. Dos de Mayo, Misiones, ARG.

Physalaemus fernandezae MACN 21126-27. 2 ejemp. La Armonía, Partido de Mar Chiquita, Buenos Aires, ARG.

Physalaemus gracilis MACN 507. 1 ejemp. Laguna del Seminario Viamão, Porto Alegre, BRAS.

Physalaemus henseli MACN 125-24. 1 ejemp. Morro de Teresópolis, Porto Alegre, BRAS.

Physalaemus maculiventris FML 02385. 1 ejemp. Paratí, Estado de Rio do Janeiro, BRAS. FML 02285. 1 ejemp. Sin datos. BRAS. R. Laurent col.

Physalaemus nattereri FML 01450 y 01819. 2 ejemp. Carumbé, Dpto. San Pedro, PAR.

Physalaemus riograndensis MACN 93. 1 ejemp. Arruabarrena (S. Jaime) Ruta 127, Entre Ríos, ARG.

Physalaemus santafecinus FML 00937. 4 ejemp. Manatiales - Mburucuyá, Corrientes, ARG.

Leptodactylus mystacinus FML 3661. 1 ejemp. El Ceibal, San Pablo, Tucumán, ARG.

Leptodactylus podicipinus FML 4411. 1 ejemp. Km. 1141 ruta nac. 95, prov. del Chaco, ARG.
