

Tesis de Licenciatura

Análisis cladístico del Género Scinax (Amphibia, Anura, Hylidae)

Faivovich, Julián

Tesis presentada para obtener el grado de Licenciado en
Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis de licenciatura de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the Six-Year Bachelor's Theses Collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Faivovich, Julián. (). Análisis cladístico del Género Scinax (Amphibia, Anura, Hylidae). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000623_Faivovich

Cita tipo Chicago:

Faivovich, Julián. "Análisis cladístico del Género Scinax (Amphibia, Anura, Hylidae)". Tesis de Licenciado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. .
http://hdl.handle.net/20.500.12110/seminario_nBIO000623_Faivovich

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Biológicas

Tesis de Licenciatura

**Análisis Cladístico del Género *Scinax*
(Amphibia, Anura, Hylidae)**

Julián Faivovich

**División Herpetología, Museo Argentino de Ciencias Naturales
"Bernardino Rivadavia"**

Director: Dr. Gustavo J. Scrocchi

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo

Abril de 1999

Nº 0623

A mis padres y a mi hermano



Schinax perereca, San Vicente, Misiones.

Resumen

El género *Scinax* tiene actualmente poco más de 80 especies descritas y se estima que su número real es mucho mayor. Sus especies se encuentran divididas en 5 grupos por lo general muy mal definidos. Con el objetivo de poner a prueba la monofilia de los distintos grupos y comenzar a explorar las relaciones filogenéticas de las especies del género, se realizó un análisis cladístico de 24 especies representativas de los distintos grupos actualmente reconocidos, más 6 especies de los géneros *Phyllomedusa*, *Hyla* y *Smilisca* como grupos externos. En total se incluyeron en este análisis 76 caracteres de la morfología externa de adultos y larvas, osteología, miología y biología, de los cuáles 9 habían sido propuestos previamente por otros autores. El análisis reveló que el grupo de *S. catharinae* debe ser ampliado, puesto que incluye también a *S. berthae* (actualmente incluida en el grupo de *S. staufferi*), y que la monofilia del mismo está muy soportada. La monofilia del grupo de *S. rostratus* también resultó estar bien soportada, pero se agrupó junto con la mayoría de los representantes de los grupos de *S. ruber* y de *S. staufferi*. No hay evidencias de monofilia para estos dos grupos.

Introducción

En los últimos años se ha notado un importante avance en el estudio de las relaciones cladísticas de los taxa de Anuros basales (por ejemplo Baez & Basso, 1996; Trueb & Cannatella, 1986, Baez & Trueb, 1998), lo cual en cierta medida resultó en el hallazgo de sinapomorfías para distintas familias, y en general, en propuestas explícitas de relaciones entre los grupos basales.

Una situación muy distinta es la que se presenta en los Neobatrachia: Son muchas las familias para las cuáles no hay sinapomorfías propuestas, y en general no hay análisis cladísticos publicados adonde se corroboren las supuestas sinapomorfías que soportan la monofilia de los distintos taxa que se han propuesto en los diversos rangos taxonómicos.

Dentro de los Neobatrachia, Hylidae constituye una politomía junto con Centrolenidae y Pseudidae, cuya sinapomorfía sería la presencia de un elemento intercalar entre la última y penúltima falange (Duellman & Trueb, 1994, Ford & Cannatella, 1993). Con pocas excepciones (por ejemplo Crocroft, 1994, Duellman & Campbell, 1992, Campbell & Smith, 1992), prácticamente no hay análisis cladísticos de los taxa que integran la familia.

De las cuatro subfamilias reconocidas (Hylinae, Hemiphractinae, Phyllomedusinae y Pelodyadinae), Hylinae es sin duda la que está peor definida, y la que contiene el mayor número de especies conocidas.

El género más numeroso, *Hyla*, cuenta con aproximadamente 281 especies (Duellman, 1993) y es reconocidamente parafilético (Da Silva, 1997, Duellman & Campbell, 1992; Campbell & Smith, 1992).

El segundo género más grande de la subfamilia es *Scinax*, que se distribuye desde el sur de México hasta el centro-este de Argentina, encontrándose especialmente diversificado en el sudeste brasileño. Este género cuenta con aproximadamente 80 especies reconocidas (Duellman, 1993, pero se supone que el número real es mucho mayor) agrupadas la mayoría de ellas en 5 grupos de especies (Pombal, Bastos & Haddad, 1995).

El objetivo de este trabajo es realizar un análisis cladístico de *Scinax* con la finalidad de poner a prueba la monofilia de los 5 grupos de especies propuestos y ver cuáles son los grupos de especies que resultan del análisis. La necesidad del mismo se

encuentra en la incompleta definición de los distintos grupos que integran el género y en la total ignorancia de las relaciones entre los mismos.

Antecedentes históricos: Una historia crítica de *Scinax*

El género *Scinax* está integrado por muchas especies que fueron originalmente descritas en el género *Hyla*.

Dunn (1933), fue el primero en reconocer afinidades entre 4 especies de *Hyla* de Centro América, para las cuáles formó el grupo de *H. rubra*. Cochran (1955), sin mencionar a Dunn (1933), incluye en el grupo de *Hyla rubra* a varias especies de *Hyla* del sudeste brasileño, las cuáles tenían en común su coloración, los miembros posteriores cortos y las tibias muy engrosadas.

Lutz (1954), menciona el ciclo de *Hyla catharinae* (una especie que había sido incluída en el grupo de *Hyla rubra* por Cochran como *Hyla strigilata catharinae*), del que incluye una breve caracterización. Bokermann (1964) nombra al grupo de *H. catharinae* y reconoce implícitamente algún tipo de relación entre éste y el grupo de *H. rubra* al comentar que *Hyla rizibilis* poseía caracteres comunes a ambos grupos. Más tarde, el mismo autor (Bokermann, 1967) se refiere al grupo de *H. catharinae*, dando a entender que incluye en el mismo a las formas que Cochran incluyó (incorrectamente, según Bokermann) como subespecies de *Hyla strigilata* y algunas *Hyla* descritas posteriormente (*Hyla humilis* Lutz, 1954, *Hyla trapicheiroi* Lutz 1954, *Hyla ariadne* Bokermann 1967, *Hyla albicans*, Bokermann 1967).

Savage & Heyer (1969), León (1969) y Duellman (1970) caracterizaron parcialmente al grupo de *Hyla rubra*, estudiando principalmente las especies de México y América central (5 especies en total). Duellman (1970) sugirió que en América del sur habría por lo menos dos subgrupos, uno de los cuáles estaría representado en América Central y México por *Hyla rostrata* e *Hyla boulengeri* y el otro por *Hyla elaeochroa*, *H. staufferi* e *H. rubra*. Más tarde, Duellman (1972a) comenta la existencia dentro del complejo de *H. rubra*, de los grupos de *H. rubra*, *H. boulengeri*, *H. catharinae* e *H. parkeri* (grupo en el cual incluye a *H. parkeri*, *H. baumgardneri* e *H. madeirae*). En el mismo año, Duellman (1972b) incluye a los grupos de *H. strigilata* y de *H. acuminata*, y caracteriza al grupo de *H. rostrata* (que Duellman, 1972a había llamado grupo de *H. boulengeri*) y a sus especies. Hay que notar que para ese entonces resultaba ya redundante reconocer al grupo de *H. strigilata* dados los comentarios hechos anteriormente por Bokermann (1967).

Lutz (1973) se refiere a los complejos de *H. rubra* – *H. x-signata* y de *H. catharinae* por separado. Las caracterizaciones que presenta, especialmente la de *H. rubra* – *H. x-signata* son bastante vagas. En todo caso el punto más importante para resaltar es que Lutz no parece reconocer una relación entre ambos complejos a diferencia de las sugerencias previas de Cochran, Bokermann y Duellman, comentadas más arriba. Se podrían hacer muchos comentarios sobre aspectos y decisiones taxonómicas de Lutz (1973), pero escapan un poco al enfoque de este trabajo. Basta con señalar que Lutz incluye a *H. longilinea*, especie que había descripto previamente (Lutz, 1968), en el complejo de *H. rubra* – *H. x-signata* y que actualmente se la considera parte del grupo de *Scinax catharinae* (Pombal & Bastos, 1996) e incluye a *H. egleri* (actualmente *S. nebulosus*) en el grupo de *H. catharinae*, siendo que Duellman (1972) la había incluido en el grupo de *H. rostrata*.

Fouquette & Delahoussaye (1977) estudiando morfología de espermatozoides encontraron que las especies agrupadas en el grupo de *Hyla rubra* poseían dos filamentos caudales. En base a esto y a las combinaciones de caracteres presentadas por León (1969) y Duellman (1970), estos autores sugieren colocar al grupo de *H. rubra* en un género aparte. Así, todas las especies del grupo pasaron a integrar el género *Ololygon* Fitzinger, 1843 (especie tipo: *Hyla strigilata* Spix, 1824); Fouquette & Delahoussaye aclaran que su concepto de *Hyla strigilata* era el mismo que usó originalmente Cochran (1955), o sea “algo similar” a *Hyla catharinae*, desestimando los comentarios de Bokermann quien sugería que *Hyla strigilata* era un *nomen dubium*. También sugerían directamente que, de demostrarse que *Hyla strigilata* no pertenecía al género (sic), entonces *Ololygon* debía reemplazarse por *Garbeana* Miranda Ribeiro, 1926 (especie tipo *Garbeana garbei*), próximo nombre disponible. Fouquette & Delahoussaye además definieron tres tipos morfológicos de espermatozoides dentro de *Ololygon*, el tipo *rostrata* (caracterizado por poseer núcleo y pieza media de diámetro uniforme y porque el acrosoma se afina abruptamente, dándole al espermatozoide un aspecto torpediforme), el tipo *rubra* (cabeza cuneiforme, el acrosoma se afina moderadamente, y tiende a ser mucho más largo que en el tipo *rostrata*) y el tipo *catharinae* (caracterizado por ser largo y delgado y de aspecto vermiforme). En base a una combinación del tipo de espermatozoide y a características morfológicas de las especies (longitud hocico-cloaca, forma del hocico, patrón de coloración, conformación general del cuerpo) los autores agrupan a varias especies en 5 grupos: el grupo de

Ololygon rubra, el de *O. catharinae*, el de *O. rostrata*, el de *O. staufferi* y el de *O. x-signata*. Es importante comentar que los grupo de especies fueron muy mal definidos, puesto que con ciertas excepciones, las características morfológicas utilizadas no permiten asignar prácticamente ninguna especie a ninguno de los grupos definidos.

Jungfer (1986) observó que varias especies de *Ololygon* (de los grupos de *O. catharinae*, *O. staufferi* y *O. rubra*) tenían la capacidad de doblar el pulgar y el primer dedo del pie hacia adentro, y sugirió que ésta era una sinapomorfía del género. Lamentablemente el trabajo pasó desapercibido y fue ignorado en todos los trabajos relacionados al género en los últimos 13 años.

Duellman & de Sá (1988) describen un género monotípico, *Scarthyia* (especie tipo *Scarthyia ostinodactyla*) y sugieren que el mismo podría ser grupo hermano de *Ololygon*.

El género *Ololygon* no fue reconocido por varios investigadores brasileños durante la década del '80, por distintas razones. Cardoso & Sazima (1980) no reconocen a *Ololygon* argumentando que *Ololygon strigilata* debía considerarse un *nomen dubium*. Haddad & Cardoso (1982) tampoco reconocen a *Ololygon*, siguiendo con los argumentos de Cardoso & Sazima (1980) y comentando (p. 502) que “la forma del espermatozoide es un criterio de validez sistemática cuestionable dado que es difícil de ser analizado y porque no refleja mecanismos de aislamiento reproductivo dentro del grupo”. Almeida & Cardoso (1985) realizaron un análisis morfométrico de espermatozoides de *Ololygon fuscovaria* (como *H. fuscovaria*) y demostraron la existencia de variación morfológica. En base a estos datos los autores sugieren de alguna manera que los agrupamientos por tipo de morfología de espermatozoide que hicieron Fouquette & Delahoussaye (1977) no son sostenibles puesto que no incluyeron información sobre la variación morfométrica intraespecífica que encontraron. Almeida & Cardoso sugieren también que el grupo de *H. rubra* como fue definido por León (1969) y Duellman (1970) y el complejo de *H. catharinae*, tal como lo definió Lutz no comprenden una unidad natural, agregando además que “las especies de *Hyla* con cola doble [refiriéndose evidentemente a los grupos de *H. rubra* y *H. catharinae*] presentan variaciones morfológicas externas (...) y comportamentales (...) de gran magnitud de la misma forma que las demás especies de *Hyla*. De esta forma el uso de *Ololygon*, como fue propuesto por Fouquette & Delahoussaye (1977) no mejoraría en nada la sistemática del grupo”. Este comentario no es de fácil interpretación; lo que aquí se interpreta es que

los autores sugieren que la magnitud de la variación morfológica entre ambos grupos es igual a la que existe entre otros grupos de especies de *Hyla*. Almeida & Cardoso sugieren también incluir al grupo de *H. rubra*, tal cual lo definió León (1969), en el género *Garbeana*. Hay que hacer notar que Almeida y Cardoso no cuestionaron directamente la presencia de un flagelo doble. Las ideas recién comentadas fueron seguidas también por Cruz & Peixoto (1982), Langone (1991), Andrade & Cardoso (1987), Andrade & Cardoso (1991), Langone & Prigioni (1988) y Langone & Cardoso (1997). Pombal & Gordo (1991), siguen con los argumentos en contra del reconocimiento de *Ololygon*, pero agregan otro punto: si se diferenciara genéricamente al grupo de *H. rubra*, debería utilizarse el género *Scinax* Wagler 1830 (especie tipo *Hyla aurata* Wied, 1821), que tiene prioridad sobre *Ololygon*, puesto que *Hyla aurata* era una especie incluida por Bokermann (1969) en el grupo de *H. rubra*.

Independientemente, Klappenbach & Langone (1992) hacen el mismo comentario que Pombal & Gordo (1991). Finalmente Duellman & Wiens (1992) revalidan el género *Scinax* para todas las especies previamente incluidas en el género *Ololygon*.

Adicionalmente Duellman & Wiens (1992) sugirieron tres sinapomorfías que sustentaban la monofilia de *Scinax* (región loreal deprimida; membrana entre los dedos I y II del pie ausente o reducida a un reborde sobre el margen del dedo II; discos adhesivos de las manos dilatados, truncados, más anchos que largos) y agruparon a la mayoría de las especies conocidas en distintos grupos (los grupos de *S. ruber*, *S. rostratus*, *S. catharinae*, *S. x-signatus*, *S. perpusillus*, *S. rizibilis* y *S. staufferi*) y esbozaron un esquema de las relaciones filogenéticas de *Scinax* con otros dos géneros, *Scarthyla* y *Sphaenorhynchus* (sugirieron (*Sphaenorhynchus*(*Scarthyla* *Scinax*))).

Pombal, Haddad & Kasahara (1995) colocan a todas las especies del grupo de *S. x-signatus* en el grupo de *S. ruber*, argumentando la existencia de similitudes en morfología y tipo de vocalización.

Pombal, Bastos & Haddad (1995) sugieren que la variación morfológica, de vocalización y de ambiente reproductivo indican la presencia de al menos dos géneros distintos en la actual definición de *Scinax*; la misma posición es apoyada por Langone & Cardoso (1997).

Otros grupos de especies de *Scinax*.

Andrade & Cardoso (1987) definieron al grupo de *S. rizibilis* (siempre refiriéndose a *Hyla*) al que diagnostican por la presencia de un saco vocal expandido lateralmente; incluyeron en este grupo a *S. rizibilis* (previamente incluida en el grupo de *S. catharinae*) y a *S. ranki*; más tarde fueron incluidas *S. hiemalis*, *S. obtriangulatus*, *S. brieri* (Haddad & Pombal, 1987), *S. luizotavioi* (Caramaschi & Kisteumacher, 1989) y *S. jureia* (Pombal & Gordo, 1991). Pombal, Bastos & Haddad (1995) reportan que en *S. trapicheiroi* la lateralización del saco vocal presenta variación intrapoblacional “lo cual invalida la única sinapomorfía del grupo de *S. rizibilis*”, con lo cual traspasan todas las especies al grupo de *S. catharinae*.

El grupo de *S. perpusillus* fue diagnosticado por Peixoto (1987), quien para su caracterización utilizó varios caracteres, de los cuáles sin duda los más relevantes son la oviposición en agua estancada en axilas de bromelias terrestres y la membrana interdigital ausente entre los tres primeros dedos del pie o reducida entre los dedos 2 y 3. Actualmente el grupo está constituido por *S. atratus*, *S. alcatraz*, *S. littorea*, *S. melloi*, *S. perpusillus* y *S. v-signatus* (Peixoto, 1987, 1988a, 1988b).

Materiales y Métodos

Dado que el género *Scinax* posee aproximadamente 80 especies, se optó por no incluir a todas las especies descriptas, sino incluir especies representantes de los grupos aceptados actualmente. Si bien en un análisis de representantes lo ideal es contar con hipótesis de relaciones dentro de cada uno de los grupos, para así elegir las especies basales, éste claramente no es el caso en *Scinax*. Por tanto las especies analizadas resultaron de un compromiso entre la diversidad morfológica que representaban de su grupo y su disponibilidad en colecciones en cantidades mínimas como para permitir realizar disecciones. La cantidad de especies analizadas estuvo directamente determinada por el tiempo disponible. En total se incluyeron 24 especies de *Scinax* (tabla 1). En algunos casos se contó con larvas de algunas de estas especies, en otros con información de la literatura; las larvas de 5 de especies incluídas son desconocidas y/o no están descriptas. En este punto se aclara que se consideraron como desconocidas las larvas de *S. nebulosus* y de *S. boesmani*, aunque ambas fueron descriptas por de Sá et al. (1997). La razón de esta decisión es la combinación de dos situaciones: estas larvas no poseen caracteres que las hagan similares a otras descriptas de especies de los mismos grupos a los que fueron asignadas *S. boesmani* (grupo de *S. ruber*) y *S. nebulosus* (grupo de *S. rostratus*) y en el trabajo no se explica la forma en que fueron determinadas las larvas, lo cual en si es menos importante puesto que es un problema de la mayoría de las descripciones de larvas de anuros.

Como grupos externos se pensó incluir originalmente, representantes de distintos grupos de especies del género *Hyla*, especies de *Sphaenorhynchus* y a *Scarthyla ostinodactyla*, pero Helio da Silva, que ha estado trabajando recientemente en filogenia de Hyalinae, sugirió utilizar representantes del género *Smilisca*, del grupo de las *Hyla* más grandes y enraizar con alguna especie de *Phyllomedusa*, que es un grupo más alejado. Por esto se incluyeron a 3 especies del género *Hyla*: *H. raniceps*, *H. faber* e *H. albopunctata*, 2 especies de *Smilisca*: *S. baudinii* y *S. sila* y a *Phyllomedusa tetraploidea*. La elección de las especies de *Smilisca* se basó en un análisis de la información anatómica provista por Duellman & Trueb (1966). Estas dos especies parecen ser buenas representantes de la diversidad morfológica de este género. En

ningún momento se asumió la monofilia de *Scinax*, y las especies de *Smilisca* y de *Hyla* formaron parte del ingroup; el árbol se enraizó con *Phyllomedusa tetraploidea*.

La variación morfológica observada fue descripta en forma de caracteres y estados. Para morfología externa se utilizó la terminología comunmente empleada en taxonomía de anuros (por ejemplo Duellman, 1970), para osteología craneal y postcraneal se siguió a Trueb (1973, 1993), a Fabrezi (1992) para carpo y a Trewavas (1933) para laringe; para miología se siguió a Burton (1996, 1998a, 1998b) para manos y a Gaupp (1896) para el resto del cuerpo; para morfología larval externa se empleó la terminología de Van Dijk (1966) y para morfología interna de la cavidad oral a Wassersug (1976b). La morfología externa se estudió en material preservado perteneciente a varias colecciones que se encuentra detallado al final del trabajo. La osteología se estudió en la mayoría de los casos en ejemplares diafanizados y teñidos diferencialmente para hueso, con alizarina roja S y para cartílago con azul de alcian 8GX según la técnica de Wassersug (1976a). Se contó también con material diafanizado prestado por otras instituciones, que en algunos casos estaba solamente teñido con alizarina roja S, y con algunos esqueletos secos. La musculatura fue observada con auxilio de una solución de lugol, y en algunos casos se recurrió a una modificación de la técnica de Wassersug (1976a) que permite ver los músculos blanquecinos, los cartílagos azules y los huesos rojos. Esta modificación consiste en detener la diafanización una vez teñido el ejemplar, sumergiéndolo en alcohol 70%. La morfología urogenital se estudió mediante disecciones. Para observar los discos orales y la cavidad oral de las larvas en mayor detalle se empleó una solución diluida de azul de metileno. La cantidad de ejemplares estudiados por especie es bastante heterogénea, y en varios casos se contó para los estudios de osteología y miología con un único ejemplar al que primero se le estudió la musculatura y luego fue diafanizado. En el apéndice 4 hay una lista exhaustiva de especímenes estudiados por especie, el sistema de caracteres que se estudió en cada uno de ellos y el tipo de preparación que se utilizó en cada caso (transparencias o esqueleto seco). Todos los estados de carácter volcados en la matriz de datos (ver apéndice 2), salvo una excepción comentada en la descripción del carácter 65 representan observaciones reales.

Tabla 1.- Lista de las especies de *Scinax* incluídas en el presente análisis y los grupos a los que representan.

Especie	Grupo	Autor
<i>S. acuminatus</i>	<i>S. ruber</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. argyreornatus</i>	<i>S. catharinae</i>	Peixoto & Weigoldt (1987)
<i>S. berthae</i>	<i>S. staufferi</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. boesmani</i>	<i>S. ruber</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. boulengeri</i>	<i>S. rostratus</i>	Duellman (1972b)
<i>S. brienii</i>	<i>S. catharinae</i>	Pombal, Bastos & Haddad (1995)
<i>S. canastrensis</i>	<i>S. catharinae</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. nasicus</i>	<i>S. ruber</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. elaeochroa</i>	<i>S. ruber</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. eringiophila</i>	<i>S. ruber</i>	Langone & Cardoso (1997)
<i>S. fuscmarginatus</i>	<i>S. staufferi</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. fuscovarius</i>	<i>S. ruber</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. garbei</i>	<i>S. rostratus</i>	Duellman (1972b)
<i>S. littoralis</i>	<i>S. catharinae</i>	Pombal & Gordo (1991)
<i>S. longilinaeus</i>	<i>S. catharinae</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. maracaya</i>	<i>S. ruber</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. nebulosus</i>	<i>S. rostratus</i>	Duellman (1972b)
<i>S. perereca</i>	<i>S. ruber</i>	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>S. rizibilis</i>	<i>S. catharinae</i>	Pombal, Bastos & Haddad (1995)
<i>S. staufferi</i>	<i>S. staufferi</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. squalirostris</i>	<i>S. staufferi</i>	Fouquette & Delahoussaye (1977)
<i>S. sp.</i> ^{*1}	<i>S. perpusillus</i>	Peixoto (1987)
<i>S. sp.n.</i> ^{*2}	No asignado	

*1 – Esta especie se encontraba determinada como *Scinax perpusillus* en la colección MZUSP. La taxonomía del grupo de *S. perpusillus* es sumamente compleja, por lo que se hará referencia a este material como *Scinax* sp.

*2 – Esta es una especie nueva, similar a *Scinax berthae* de la provincia de Misiones.

Los estados de algunos caracteres, sobre todos de morfología larval, que presentaban varias especies, fueron tomados de la bibliografía. Todos estos caracteres y la fuente consultada para cada especie son detallados en el apéndice 3. Se han incluido caracteres multiestados ordenados y no ordenados; la justificación para cada tipo de multiestado acompaña la descripción de cada carácter.

En general en un análisis cladístico toda autapomorfía es una sinapomorfía potencial del taxón que la posee y de algún otro que por diversas razones no fue incluido en el análisis; esto es todavía más probable en un análisis de representantes en el que se está incluyendo un porcentaje bajo de las especies conocidas, como en el presente caso. Es por esta razón que no se excluyeron las autapomorfías del análisis. A lo largo del texto se utiliza el término homología primaria, que es la hipótesis de que dos estados son homólogos, que se pone a prueba mediante la congruencia con otras hipótesis, que es el análisis cladístico (de Pinna, 1991).

Análisis cladístico

El presente estudio se enmarca en el paradigma metodológico de la Cladística o sistemática filogenética (Hennig, 1968; Farris, 1983).

La importancia del peso de caracteres en la cladística fue resaltada y fundamentada por Farris (1969) y por Goloboff (1993, 1995). Básicamente el razonamiento es que dado que no todos los caracteres son igualmente informativos respecto a la genealogía (es decir, hay caracteres que presentan mucha homoplasia, y otros que presentan poca o ninguna), realizar un análisis de parsimonia bajo iguales pesos y luego encontrar que algunos caracteres son homoplásticos, falsea la hipótesis nula, inicial, de que todos los caracteres eran igualmente informativos para plantear la hipótesis de relaciones cladísticas (o sea, el cladograma). El primer método propuesto para pesar caracteres fue el de pesos sucesivos de Farris (1969), que es por lo general el más utilizado. Este es un método iterativo que asigna pesos a los caracteres de acuerdo a la homoplasia que presentan en el/los árbol/es que resultan de una primera búsqueda, y repite la búsqueda bajo esos pesos; el método se repite hasta que se encuentran árboles que son de longitud mínima bajo los pesos implicados.

Recientemente Goloboff (1993), presentó tres críticas a este método; la primera de ellas se refiere a que sus resultados son dependientes de los pesos iniciales; si la

primer búsqueda bajo pesos iguales resulta en más de un árbol, habrá caracteres que presenten distinta homoplasia en los distintos árboles, y que estrictamente requerirían un pesado distinto para cada árbol, pero no existe un criterio para escoger cuál utilizar en las próximas iteraciones. La segunda crítica apunta al hecho de que bajo ciertas situaciones no todos los árboles hallados son autoconsistentes (o sea, de longitud mínima bajo los pesos implicados) y por último, el método carece de un criterio de optimalidad.

Goloboff (1993) sugirió un nuevo método que realiza un pesado implícito de los caracteres durante las búsquedas de acuerdo a una función cóncava decreciente con la que se calcula el peso ("fit") para cada carácter, buscando los árboles que maximizan la sumatoria de los pesos de todos los caracteres; de esta forma se ahorran pasos para los caracteres menos homoplásticos. La función cóncava es $Fit = K/(K+ES)$, donde ES son los pasos extra que presenta el carácter. Como se puede ver, a valores menores de K, la diferencia entre el peso que reciben los caracteres que presentan más homoplasia y los que presentan menos, se hace más grande. El fit no está influenciado por las autapomorfías. Este algoritmo está implementado en el programa para DOS, Piwe version 2.09, que es el que se utilizó en el presente análisis.

Las búsquedas se realizaron con el comando mult*, que crea árboles de Wagner con distintas secuencias (tantas como lo desee el usuario, en este caso se utilizaron 50) de adición de taxa y luego realiza la permutación de ramas de tipo TBR sobre los cada uno de ellos.

En el Piwe, la constante de pesado de la función cóncava es, por default, 3, pero puede ser cambiada, aceptando valores entre 1 y 6; la matriz fue analizada bajo todas las constantes para explorar la sensibilidad de los distintos clados a los cambios en el peso de los caracteres.

Hay un refinamiento adicional que se puede realizar con el pesado de caracteres que consiste en recodificar binariamente los caracteres multiestado aditivos; de esta forma se pueden pesar diferencialmente las distintas transformaciones entre los estados de un mismo carácter. Esto se realizó con el programa Adtobin (Goloboff, 1998), que lee una matriz, y de acuerdo a las aditividades establecidas recodifica binariamente todos los caracteres aditivos. Los árboles resultantes de las búsquedas son salvados en notación parentética y luego sobre los mismos se optimizan los caracteres de la matriz

original. Este procedimiento es muy similar al propuesto por Lipscomb (1992) para la inclusión y análisis de árboles de estados en los análisis filogenéticos.

Un aspecto que es bastante debatido desde hace algún tiempo en la cladística es el de las medidas de soporte. Por soporte se entiende al grado de apoyo que tiene un clado en particular, lo que está ligado a la cantidad de caracteres a favor y en contra del mismo. Una medida de apoyo es el soporte de Bremer (Källersjö et al., 1992; Bremer, 1994), el cual se define como la cantidad de pasos adicionales mínimos que tiene el o los árboles subóptimos en los cuáles un clado dado deja de ser monofilético. Entonces, cuanto mayor sea la diferencia en pasos entre el árbol más parsimonioso y el subóptimo en el cual se pierda el clado, más soportada será la monofilia del mismo. Esta medida de soporte se calculó en el presente análisis con los comandos `subopt-n` y `Bsupport` del `Piwe`, que retienen árboles durante las búsquedas de hasta `n-fit` menor y luego calcula el soporte de Bremer de cada clado.

Otro método de estimación de soporte es el Parsimony jackknifing (Farris et al., 1996). Este método consiste en eliminar al azar caracteres de la matriz original, teniendo todos la misma posibilidad de ser eliminados, que suele ser de 0.36 (de ahora en más se la expresará en porcentaje). De esta forma se van generando matrices más reducidas, para cada una de las cuáles se calculan los árboles más parsimoniosos. La cantidad de matrices generadas es fijada por el usuario. Luego se realiza un consenso de mayoría de todos los árboles resultantes; los grupos que aparecen en este consenso son los más soportados. Además se cuenta con la proporción con la que aparece cada grupo, que constituye un dato adicional respecto al soporte de cada uno. En general ocurre que el Parsimony jackknifing es poco sensible, es decir, sólo recupera los grupos que son más obvios. Esto en principio no es una contra para el propósito con el que fue diseñado originalmente (encontrar rápidamente los grupos más soportados en matrices muy grandes), sin embargo según los caracteres a favor y en contra que tengan los distintos grupos, es obvio que hay distintos grados de soporte, que son ignorados por el parsimony jackknifing tal cual es empleado actualmente. Es por esta razón que aquí se propone una modificación que consiste en realizar el parsimony jackknifing pero cambiando gradualmente la probabilidad de eliminación de los caracteres (PE), de esta forma se encontraron grupos de soporte intermedio. Para implementar esta variante se modificó el archivo de instrucciones `JAK.RUN` escrito por Goloboff que se distribuye junto con el paquete `PIWE/NONA`. El archivo modificado, que se llama `ZAR.RUN`.

Una vez que es llamado desde PIWE/NONA recibe como argumentos la cantidad de matrices reducidas que se desean generar para cada PE (para este análisis se usaron 500), la PE máxima, y los comandos de búsqueda. El programa realiza un barrido, en intervalos del 5% (este valor se eligió arbitrariamente, y para ahorrar tiempo computacional), cambiando la PE desde el 5% hasta el valor prefijado (40% en este análisis) y va salvando en notación parentética a todos los árboles que resultan de las réplicas a una misma probabilidad en un archivo que se llama JAK (PE).Tmp; cada uno de estos archivos después es leído por el programa FQ (Goloboff, 1997) que realiza un consenso de mayoría para cada porcentaje.

Resultados

Análisis y descripción de caracteres

Caracteres osteológicos

0) Relación entre nasales y esfenotmoides.

0: Nasales y esfenotmoides separados.

1: Margen interno de los nasales por encima del esfenotmoides.

1) Huesos exoccipitales.

0: Unidos estrechamente.

1: Separados por una banda de cartílago.

2) Extremo del proceso basal del palatocuartado.

0: Extremo del proceso basal cilíndrico.

1: Extremo del proceso basal bicípitado.

3) Fenestración de la placa cartilaginosa contigua al *planum terminal* del cartílago oblicuo.

El cartílago oblicuo constituye el margen posterodorsal del orificio nasal. El cartílago oblicuo posee un margen anterior, el *planum terminal*, que posteriormente es continuado por una placa cartilaginosa, la cual puede tener una fenestra o no (Jurgens, 1971).

0: *Planum terminal* sin fenestra.

1: *Planum terminal* con una fenestra.

4) Proceso anterodorsal del *tectum nasi*.

En *Scinax perereca* se encuentra en el *tectum nasi*, a la altura del cartílago alar un proceso cilíndrico muy notable que está orientado anteriormente.

0: Proceso anterodorsal del *tectum nasi* ausente.

1: Proceso anterodorsal del *tectum nasi* presente.

5) Prolongación del proceso prenasal medial por delante de las cápsulas nasales.

0: Ausente.

1: Presente.

6) Forma de la prolongación del proceso prenasal medial por delante de las cápsulas nasales.

De acuerdo a la forma del proceso prenasal medial, se definen 5 estados, los cuáles son tratados en el análisis como no aditivos, dado que la gran diversidad de formas que presentan no sugiere un orden lógico que permita ordenarlos.

0: Muy dilatado, prácticamente ocupa todo el espacio existente entre los procesos alares de los premaxilares.

1: Proceso delgado, de base delgada.

2: Proceso delgado y largo, de base ancha.

3: Proceso delgado y corto, de base ancha.

4: Proceso ancho (aprox. $\frac{1}{2}$ del espacio entre los procesos alares), base ancha.

7) Forámen oculomotor.

0: Ausente.

1: Presente.

8) Forma del forámen oculomotor.

0: Subcircular o subovoide.

1: En forma de ranura.

2: Subtriangular.

9) Proceso alar del hioides.

0: Ausente.

1: Presente.

10) Proceso anterior del hiale (Duellman & Wiens, 1992).

0: Proceso anterior ausente.

1: Proceso anterior presente.

11) Orientación de la laringe respecto a los tirohyales.

0: Levemente rotada hacia abajo (Fig.1 B).

1: Fuertemente rotada hacia abajo (Fig. 1 A).

12) Proceso esofágico del cricoides en los machos.

El proceso esofágico del cricoides puede estar presente o ausente, se especifica que este carácter se refiere a los machos porque en *Scinax nasicus*, el proceso está presente en las hembras y ausente en los machos. En las otras tres especies en las que el proceso está ausente (*S. fuscomarginatus*, *S. squalirostris*, *S. staufferi*), no fue posible observar el estado de este carácter ya sea porque solo se revisaron machos (*S. staufferi*, *S. fuscomarginatus*) o porque en las hembras el Azul de Alcian no había teñido muy satisfactoriamente la laringe (*S. squalirostris*).

0: Proceso esofágico presente en los machos .

1: Proceso esofágico ausente en los machos .

13) Proceso cardíaco del cricoides.

0: No curvado ventralmente (Fig. 1B).

1: Curvado ventralmente (Fig. 1A).

14) Extremo posterior del cricoides.

El extremo posterior del cricoides se encuentra prolongado ventralmente en varias especies de *Scinax*. Es importante diferenciar este estado de carácter de la situación que presentan *Phyllomedusa tetraploidea*, *Hyla albopunctata*, *H. faber* e *H. raniceps*, en las cuáles es el proceso esofágico, que es bastante largo, el que está estirado ventralmente. Por esto ambos estados no son considerados homólogos primarios.

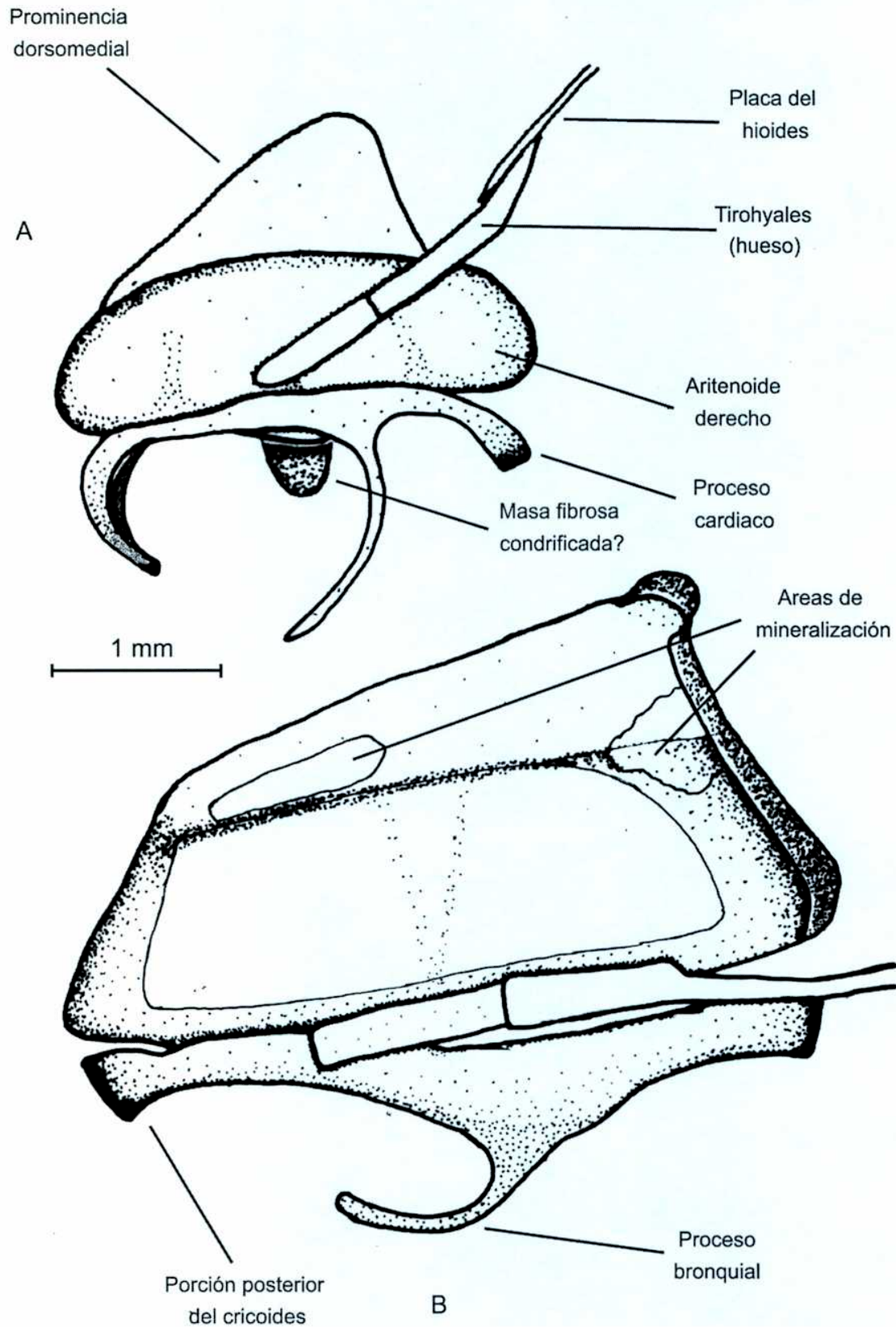
0: Extremo posterior del cricoides no prolongado ventralmente (Fig. 2B).

1: Extremo posterior del cricoides prolongado ventralmente (Fig. 2A).

15) Forma de los aritenoides en vista dorsal.

Se han definido 5 formas de los aritenoides en vista dorsal. Este carácter multiestado se

Figura 1. – Vista lateral de las laringes de *Scinax berthae* (MACN 36986) y *Scinax boesmani* (MZUSP.56937).



considera no aditivo porque si bien podría establecerse una serie de transformación entre los tres primeros estados, no es clara la forma en que podrían incluirse los dos últimos estados. Por último resulta importante comentar que probablemente la morfología descrita en el estado 0 corresponde a más de un estado; el problema es que resultó complicado cuantificar el grado de ovalamiento, por lo que se optó por definir un solo estado. De todas formas, ninguno de los aritenoides ovals puede ser confundido con los otros estados.

0: Ovalada.

1: Ovalada, con una constricción medial muy suave.

2: Con una constricción anterior y otra posterior.

3: Subcircular.

4: Cuadrangular.

16) Prominencia dorsomedial de los aritenoides.

En este trabajo se llama prominencia dorsomedial a la extensión cartilaginosa, laminar y faringea que presenta cada aritenoide. Aparentemente estas prominencias serían los sitios de inserción a cada lado de los músculos *dilator laryngis* derecho e izquierdo. Esta prominencia con distintas formas fue ilustrada en varias laringes por Martin (1972), quien no le dio ningún nombre particular, cosa que debe hacerse aquí para definir el carácter. Se consideran los tres estados aditivos en la secuencia en que son descriptos, por considerar que el estado 1 es una modificación del estado 0, y el 2 una modificación del 1.

0: Muy desarrollada ocupando solamente la porción central superior del aritenoides (Fig. 2A).

1: Muy desarrollada y ocupando toda la porción superior del aritenoides (Fig. 2B).

2: Poco desarrollada y ocupando toda la porción superior del aritenoides.

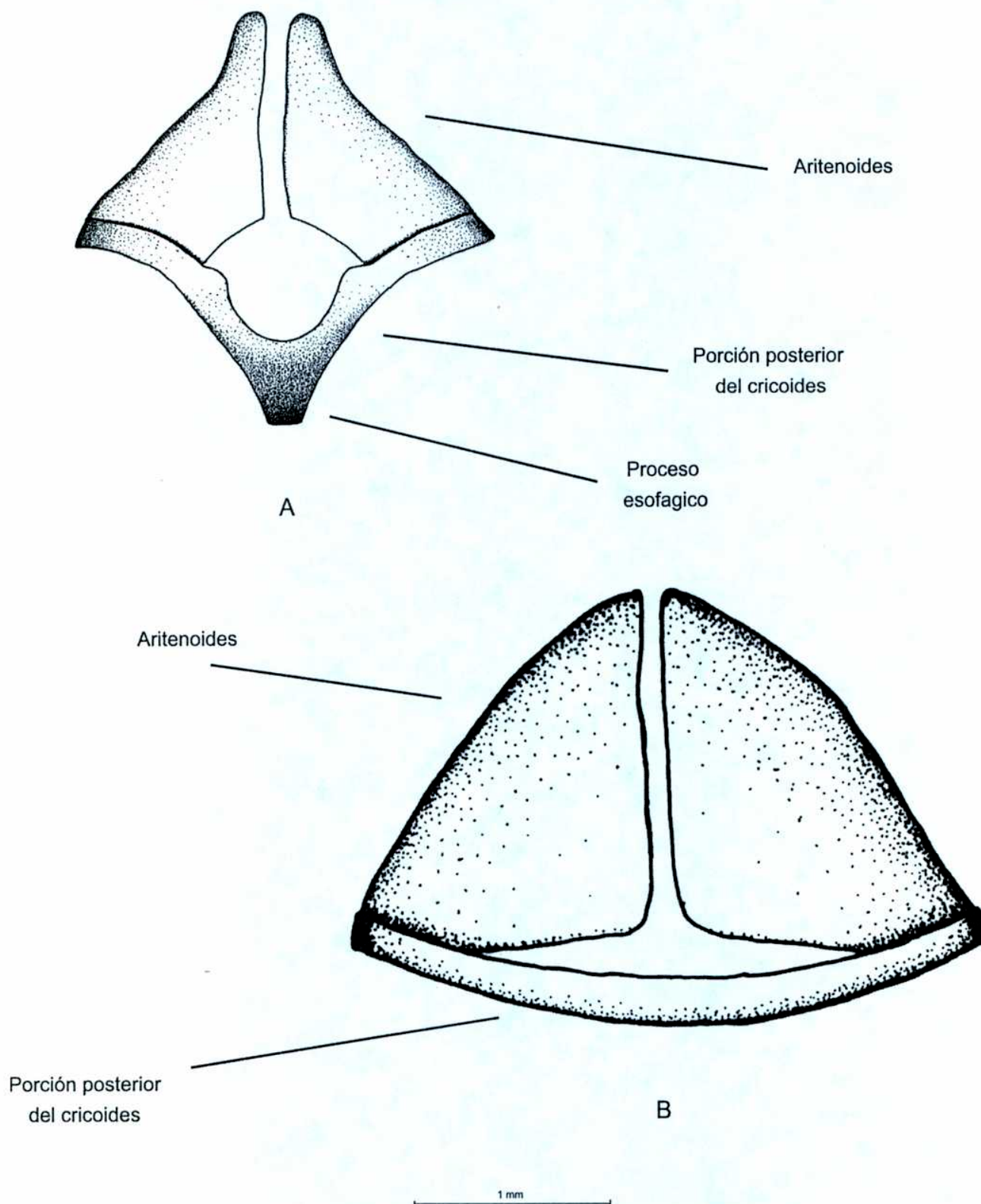
17) Proceso posterior del coracoides (Izecksohn , 1997).

El proceso posterior del coracoides es un pequeño proceso subtriangular que se ubica en la porción posterior distal del coracoides, poco antes de la cavidad glenoide.

0: Proceso posterior ausente.

1: Proceso posterior presente.

Figura 2. – Vista posterior de las laringes de: A. *Scinax berthae* (MACN 36986). B. *Scinax staufferi* (MACN 36876).



18) Extensión anterior de la supraescápula en forma de cuña:

0: Ausente (Fig. 3B).

1: Presente (Fig. 3A).

19) Forma de la diapófisis sacra (Duellman & Wiens, 1992)

Este carácter fue definido por Duellman & Wiens (1992), aunque la variación observada en las especies estudiadas sugirió que era preciso una redefinición más cuantitativa de los dos estados definidos originalmente (diapófisis triangular o redonda). La definición aquí empleada de diapófisis sacra incluye al hueso y al cartílago asociado. Se tomaron dos medidas, longitud mínima y longitud máxima del proceso transversal (nótese que la longitud máxima es en realidad la longitud del cartílago asociado que se ubica distalmente). Todas las especies de *Scinax* incluidas en el presente análisis tienen un índice longitud máxima/longitud mínima que oscila entre 2,1 y 3,1, el índice en los grupos externos oscila entre 6 y 8.

0: Diapófisis expandida (índice largo máximo diapófisis/largo mínimo >6).

1: Diapófisis redonda (índice largo máximo diapófisis/largo mínimo <3,5).

20) Segmento intercalar mineralizado entre penúltima y última falange de los dedos de mano y pie (Duellman & Wiens, 1992).

Además de la completa mineralización del segmento intercalar que fue citada para unas pocas especies de *Scinax* por Duellman & Wiens (1992), se observó en algunas especies del grupo de *S. catharinae* y en *S. staufferi*, una mineralización parcial del segmento intercalar. Se consideró que una especie presentaba este estado si tenía al menos uno de los segmentos parcialmente mineralizados, y era del mismo dedo de cada mano y pie.

0: Cartílago intercalar no mineralizado.

1: Cartílago intercalar mineralizado parcialmente.

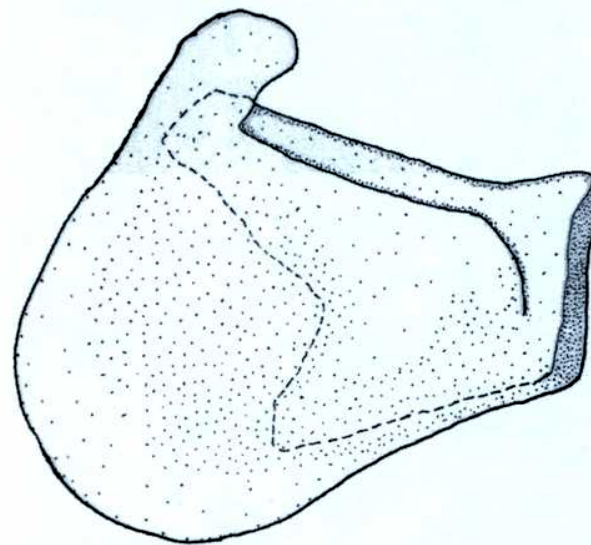
2: Cartílago intercalar mineralizado completamente.

21) Extremo de la falange distal.

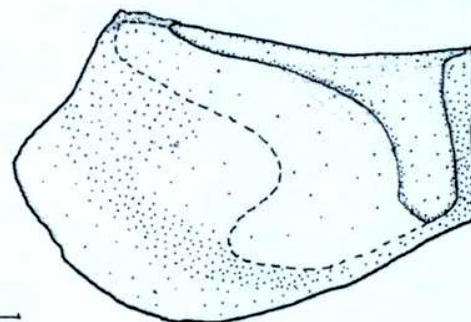
0: Romo.

1: Expandido.

Figura 3. – Supraescapulas. A. *Scinax perereca* (MACN 36926). B: *Scinax canastrensis* (ZUEC 4441).



A



1 cm

B

Morfología externa

23) Forma de los discos adhesivos de las manos (Duellman & Wiens, 1992).

0: Discos redondos.

1: Discos truncados.

22) Superficie de la región loreal (Duellman & Wiens, 1992).

0: Región loreal plana.

1: Región loreal cóncava.

24) Pliegue pectoral.

0: Ausente (Fig. 4A).

1: Presente.

25) Forma del pliegue pectoral

La nomenclatura de los distintos pliegues sigue a Tyler (1971), con la salvedad que los pliegues que poseen un elemento preaxilar y un elemento postaxilar son llamados pliegues compuestos. Este carácter está sujeto a bastante variación a causa de la fijación y a si el saco vocal del espécimen está dilatado o no. En general se trató de determinar el estado de este carácter sobre hembras o machos con el saco vocal poco dilatado. No se pudo determinar el estado de este carácter en *Scinax fuscomarginatus* por solamente contar con machos para el presente estudio, los cuáles tenían el saco vocal muy dilatado. En principio pareciera que el estado que presentan es el 2, pero debe ser corroborado con hembras o machos fuera de época reproductiva.

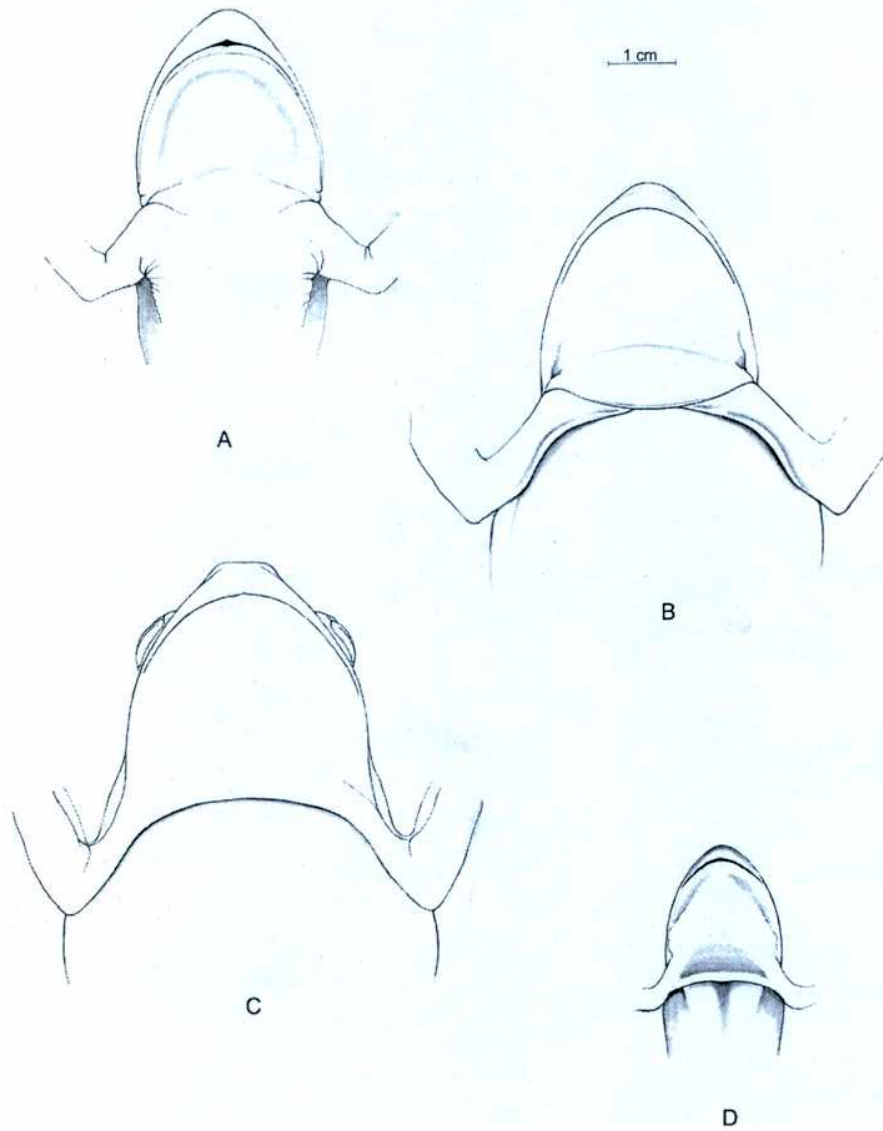
Los estados de este carácter se consideran ordenados puesto que el pliegue axilar está incluido en el pliegue compuesto y el pliegue axilar profundo es una modificación del pliegue axilar.

0: Pliegue compuesto (Fig. 4B).

1: Pliegue axilar (Figura 4C).

2: Pliegue axilar y profundo (Fig. 4D).

Figura 4. – Aspecto de la región pectoral en 4 especies incluidas en el análisis. A. *Scinax canastrensis* (ZUEC 4340). B. *Scinax fuscovarius* (MACN 37001). C. *Hyla raniceps* (FML 4294). D. *Scinax staufferi* (MACN 36875).



26) Tubérculos cónicos ulnares y tarsales (Duellman & Wiens, 1992).

0: Ausentes.

1: Presentes.

27) Tubérculos cónicos en el labio inferior (Duellman & Wiens, 1992).

0: Ausentes.

1: Presentes.

28) Tubérculo elongado en el talón (Duellman & Wiens, 1992).

0: Ausentes.

1: Presentes.

29) Tubérculos “tipo *Scinax acuminatus*” cubriendo el dorso.

En varias especies de *Scinax* hay tubérculos esparcidos por el dorso y sobre los miembros. Se ha observado, sin embargo que los tubérculos presentan distintas formas. Los tubérculos que aquí se definen como tipo *Scinax acuminatus* se caracterizan por poseer la porción distal transparente. Si bien la forma en que se distribuye varía en las especies que lo presentan (cubriendo todo el dorso de cuerpo y miembros en *S. acuminatus*, esparcidos sobre el dorso en *S. boulengeri*), se considera aquí solamente su presencia o ausencia.

0: Tubérculos tipo “*S. acuminatus*” ausentes.

1: Tubérculos tipo “*S. acuminatus*” presentes.

30) Glándula inguinal.

Cochran (1955) notó la presencia de una glándula inguinal en *Scinax flavoguttatus* (como *Hyla strigilata flavoguttata*) y en *S. brieni* (como *Hyla strigilata brieni*), comentando en esta última la visibilidad de la glándula variaba con la fijación. Haddad & Pombal (1987) y Pombal & Bastos (1996) describen una glándula inguinal en *S. hiemalis* y en *S. centralis* respectivamente. Tras haber examinado estas especies, resulta evidente que el grado de desarrollo es mayor en las últimas 2 especies mencionadas, por lo que futuros análisis en los que se incluyan estas especies, podrán aumentar el número de estados de este carácter.

0: Glándula inguinal ausente.

1: Glándula inguinal presente.

31) Membrana interdigital entre dedos 1 y 2 del pie.

0: Ausente.

1: Presente.

32) Extensión de la membrana interdigital en el dedo I del pie.

Los estados de este carácter se consideran ordenados en la secuencia en que se describen por estar cada estado incluido en el que le sigue.

0: En el dedo I la membrana se extiende hasta el borde inferior del tubérculo subarticular.

1: En el dedo I la membrana se extiende hasta el margen superior del tubérculo subarticular.

2: En el dedo I la membrana se extiende hasta aproximadamente la mitad de la falange 1.

3: En el dedo I la membrana se extiende hasta la base del disco adhesivo.

33) Desarrollo del saco vocal.

Varios autores han notado en distintas especies del grupo de *S. catharinae* que el saco vocal está poco desarrollado (por ejemplo Pombal & Bastos, 1996; Cardoso & Haddad, 1982). Ahora bien, el grado de desarrollo de un saco vocal no es algo sencillo de cuantificar. Por conveniencia se definirá a un saco poco desarrollado como un saco que está muy poco expandido, pudiendo verse a lo sumo algún pliegue modesto de la piel en la región subgular. Los sacos vocales que aquí se definen como muy desarrollados son sacos muy diferenciados externamente.

Es importante aclarar un punto concerniente a *S. rizibilis*, puesto que a primera vista su saco vocal podría considerarse muy desarrollado. Aquí se considera que el mismo es poco desarrollado, dada la escasa diferenciación tisular que presenta respecto al resto de la piel de la garganta y a que lo que le da aspecto voluminoso al saco son las expansiones laterales, por lo que se considera que el saco de *S. rizibilis* es un saco poco desarrollado que está lateralizado y por tanto un poco más notable externamente. En síntesis, se considera que el desarrollo del saco vocal en *S. rizibilis* no es homólogo

primario de la expansión típica que presentan varias especies actualmente ubicadas en los grupos de *S. rostratus*, *S. rubra* y algunas del grupo de *S. staufferi*.

Dada la naturaleza de los sacos vocales de las especies incluídas en este estudio, lamentablemente no pueden ser utilizadas las definiciones dadas por Heyer et al. (1990) de sacos vocales externos e internos, puesto que por ejemplo el saco vocal de *S. rizibilis* podría entrar en ambas definiciones.

0: Saco vocal poco desarrollado.

1: Saco vocal muy desarrollado.

34) Lateralización del saco vocal.

La presencia de un saco vocal “exiguo y continuo en la región subgular, pero bastante expandido lateralmente” fue una sinapomorfía propuesta por Andrade & Cardoso (1987) para el grupo de *Scinax rizibilis*. La diferencia entre este estado y el que presentan las especies de *Smilisca*, de acuerdo a las descripciones que hace Duellman (1970) y al material disponible para este estudio, es que en *Smilisca* los lóbulos laterales están más diferenciados (formando, según Duellman un saco vocal par), no son continuos y de acuerdo a lo que se observa en el material disponible la piel de los lóbulos parece más delgada en *Smilisca* que en *S. rizibilis*.

Los estados de este carácter no se consideran aditivos puesto que el estado que presenta *S. rizibilis* es mucho más similar al saco vocal subgular de las especies del grupo de *S. catharinae*, típicamente poco desarrollado y de textura de piel no diferenciable a la del resto de la garganta, por lo que no se considera el estado 1 relacionado lógicamente al estado 2. Según Haddad & Pombal (1987), *S. brieni* también presenta el saco vocal lateralizado. En el material topotípico disponible no fue posible observar este estado, de todas formas se sigue a estos autores dado que ellos examinaron una muestra más grande de topotípos.

0: Saco vocal subgular, no lateralizado.

1: Saco vocal subgular, lateralizado.

2: Saco vocal subgular, par.

Sistema urogenital

35) Pigmentación del peritoneo que cubre los testículos.

0: Inmaculado.

1: Cubierto con pequeñas manchas negras.

2: Cubierto con pequeñas manchas marrones.

36) Patrón de vascularización del riñón.

0: Los vasos abandonan el riñón por la porción central, sin formar una red vascular ni lóbulos (Fig. 5A).

1: Los vasos abandonan el riñón formando de una red vascular que divide a la superficie ventral en lóbulos (Fig. 5B).

Miología

37) Area de origen del músculo *pectoralis sternalis* (PS) en el esternón.

El músculo *pectoralis sternalis* tiene un origen amplio en el esternón y se inserta en la cara posteroventral próxima del húmero. De acuerdo a la porción del esternón cubierta por el origen del músculo, se definen tres estados, los cuáles se consideran ordenados en la secuencia en que se los describe.

0: El PS se origina por delante de la expansión posterior del esternón (Fig. 6A).

1: El origen del PS alcanza la porción próxima de la expansión posterior del esternón (Fig. 6B).

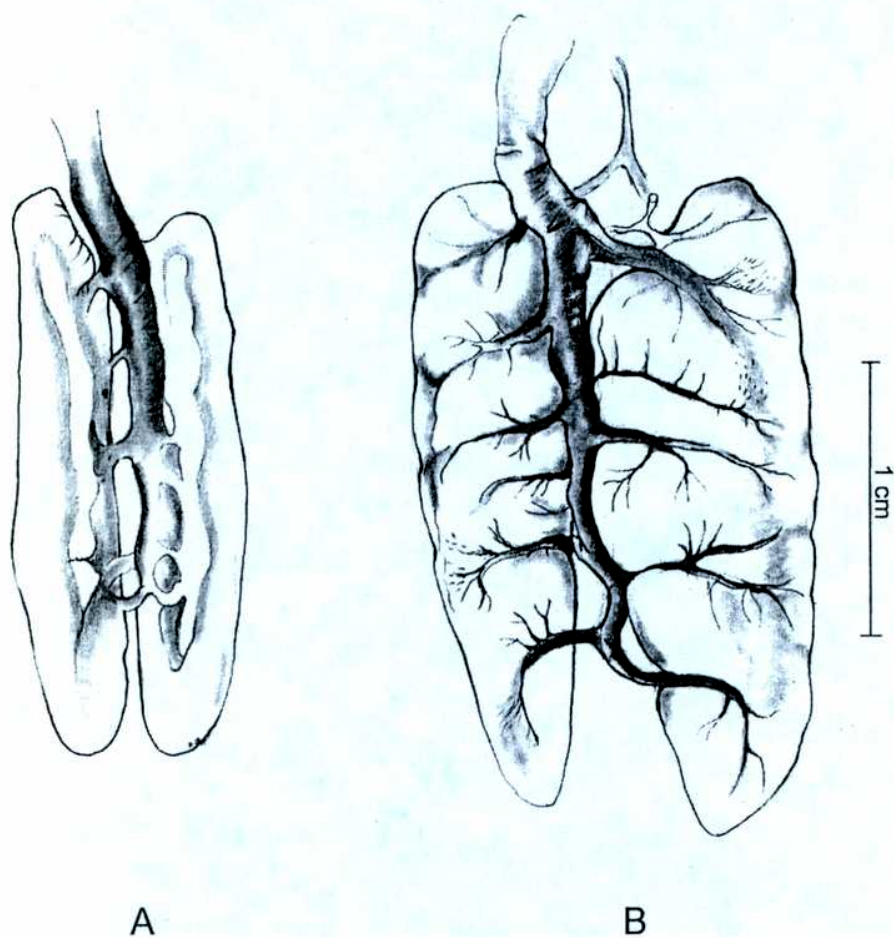
2: El origen del PS cubre toda la expansión posterior del esternón (Fig. 6C).

Musculatura miembro anterior

38) Inserciones de la rama 2 del músculo *extensor digitorum communis longus* (EDCL).

El m. *extensor digitorum communis longus* se origina en el margen distal del húmero y se extiende por el brazo hasta el dorso de la mano, adonde se divide en tres ramas que se insertan sobre los metacarpales 3, 4 y 5 respectivamente. La rama que se inserta sobre el metacarpal 4 puede ser única, o dividirse en su extremo en dos ramas muy cortas, que se insertan por separado. En algunos especímenes casi no se observa una

Figura 5. – Aspecto ventral de los riñones. A. *Scinax fuscovarius* (MACN 36915). B. *Hyla raniceps* (MACN36884)



división de las ramas, sino solamente los dos puntos distintos de inserción, por esto se prefiere definir el carácter en función de las inserciones y no de la cantidad de ramas.

La rama medial se inserta sobre el metacarpal 2, ya sea mediante un tendón largo o mediante una inserción carnosa. En este mismo punto de inserción también se insertan algunas fibras del *extensor brevis superficialis dig. IV*, y el *extensor brevis medius dig. IV*. La rama lateral se fusiona al epimisio del *extensor brevis superficialis dig. IV* medial.

0: Rama 2 del EDCL con un solo punto de inserción.

1: Rama 2 del EDCL con dos puntos de inserción.

39) Inserción de la rama medial del m. *extensor digitorum communis longus* que se inserta sobre el metacarpal 4.

0: Mediante un tendón.

1: Amplia.

40) Desarrollo del músculo *flexor carpi radialis*.

En las especies de *Scinax*, el *flexor carpi radialis* presenta distintos grados de desarrollo, llegando este músculo en su origen a cubrir la inserción del *deltoideus*. Este último estado de carácter no parece una característica sexual secundaria puesto que también se presenta en la hembra examinada de la especie, aunque el cuerpo es menos voluminoso. Puesto que el estado 2 incluye al 0 y al 1, y el 1 al 0, se consideran a estos estados ordenados en la secuencia en que se los describe.

0: *Flexor carpi radialis* normal.

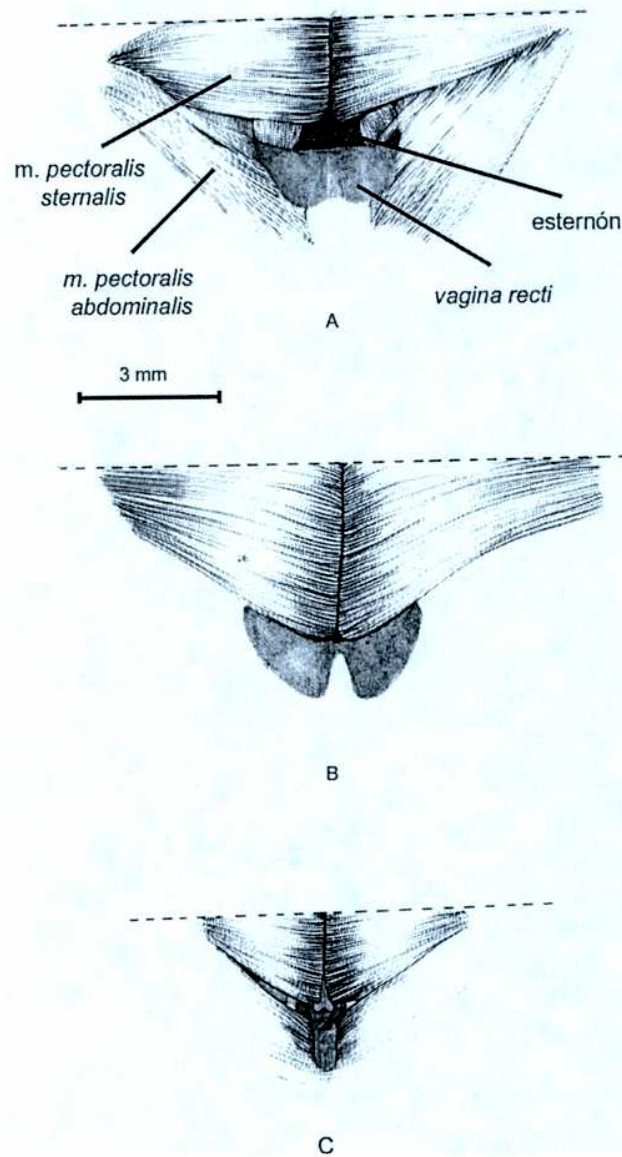
1: *Flexor carpi radialis* hipertrofiado pero su origen no cubre parte de la inserción del *deltoideus*.

2: *Flexor carpi radialis* hipertrofiado y su origen cubre parte de la inserción del *deltoideus*.

41) Músculo *lumbricalis longus digiti V* que se origina en el *palmaris longus*.

En muchas especies de *Scinax*, hay un *lumbricalis longus dig. V* que se origina mediante un tendón muy largo en el *palmaris longus*; corre adyacente al tendón superficial de dedo 5 y se inserta mediante un tendón corto en la porción distal de la falange 1.

Figura 6.- Relación *m. pectoralis sternalis* – esternón. A. *Scinax fuscovarius* (MACN 36925). B. *Scinax perereca* (MACN 36928). C. *Scinax nebulosus* (NKM 888).



Para ver el estado de este carácter es preciso realizar las disecciones con sumo cuidado puesto que en algunos especímenes el cuerpo del músculo puede estar adherido a la piel, con lo que cuando ésta es arrancada, el músculo se pierde.

0: *Lumbricalis longus digiti V* que se origina en el *palmaris longus* ausente.

1: *Lumbricalis longus digiti V* que se origina en el *palmaris longus* presente.

42) Tendón que une el margen anterior del carpal distal 3-4-5 con en el dorso del tendón superficial del dedo 5, aproximadamente a la altura de la unión de los dos tendones que se unen para constituirlo.

0: Tendón ausente.

1: Tendón presente.

43) Origen del *abductor proprius digiti V* (Ap5).

0: Ap5 se origina mediante un tendón corto.

1: Ap5 se origina mediante un tendón largo.

44) Músculo *extensor brevis distalis dig. II* lateral (EBD2l).

Los músculos extensores breves distales fueron descritos por primera vez por Burton (1996); tienen un origen peniforme en el margen (generalmente anterior) del metacarpo y se insertan mediante un tendón en la falange terminal. Este músculo presenta tres tipos de variación; la primera se refiere a su presencia en las porciones mediales y laterales de cada dedo; la segunda en qué dedos está presente, y por último a la longitud de sus fibras. En este punto es importante explicar claramente en qué consiste este último tipo de variación, puesto que en este trabajo se describirán varios caracteres relacionados con la misma. Básicamente los músculos estudiados tienen puntos de origen e inserción fijos, variando la longitud de las fibras musculares, que en un punto determinado se continúan con un tendón hasta la inserción; la longitud del tendón va a depender la longitud de las fibras. El grado de extensión de las fibras es expresado en función de la fracción de metacarpo o metatarso y falanges que éstas cubren. Todos los caracteres multiestados relacionados a la longitud de las fibras de los extensores son tratados en el análisis como aditivos, por considerar que para un carácter dado, los estados que describen dos longitudes crecientes de las fibras, están incluidos en un estado que describe una fibra de mayor longitud.

0: EBD2l presente.

1: EBD2l ausente.

45) Músculo *extensor brevis distalis dig. III* lateral (EBD3l).

0: EBD3l Presente (Fig. 7A).

1: EBD3l Ausente (Fig. 7B).

46) Origen del músculo *extensor brevis distalis dig. III* lateral (EBD3l).

Este carácter se consideró como no aditivo por no poder encontrarse un ordenamiento lógico entre sus estados.

0: EBD3l se origina en la porción laterodistal del metacarpal 3.

1: EBD3l se origina en la porción laterodistal del metacarpal 3 y es continuo con el *extensor brevis profundus dig.3* lateral.

2: EBD3l se origina en la porción mediolateral del metacarpal 3.

47) Extensión de las fibras del músculo *extensor brevis distalis digiti 5* medial (EBD5m).

0: Las fibras del EBD5m se extienden hasta el margen distal de la falange 1.

1: Las fibras del EBD5m se extienden hasta el tercio basal de la falange 2.

2: Las fibras del EBD5m se extienden hasta el quinto distal de la falange 2.

3: Las fibras del EBD5m se extienden hasta el margen distal de la falange 2.

Musculatura mandibular

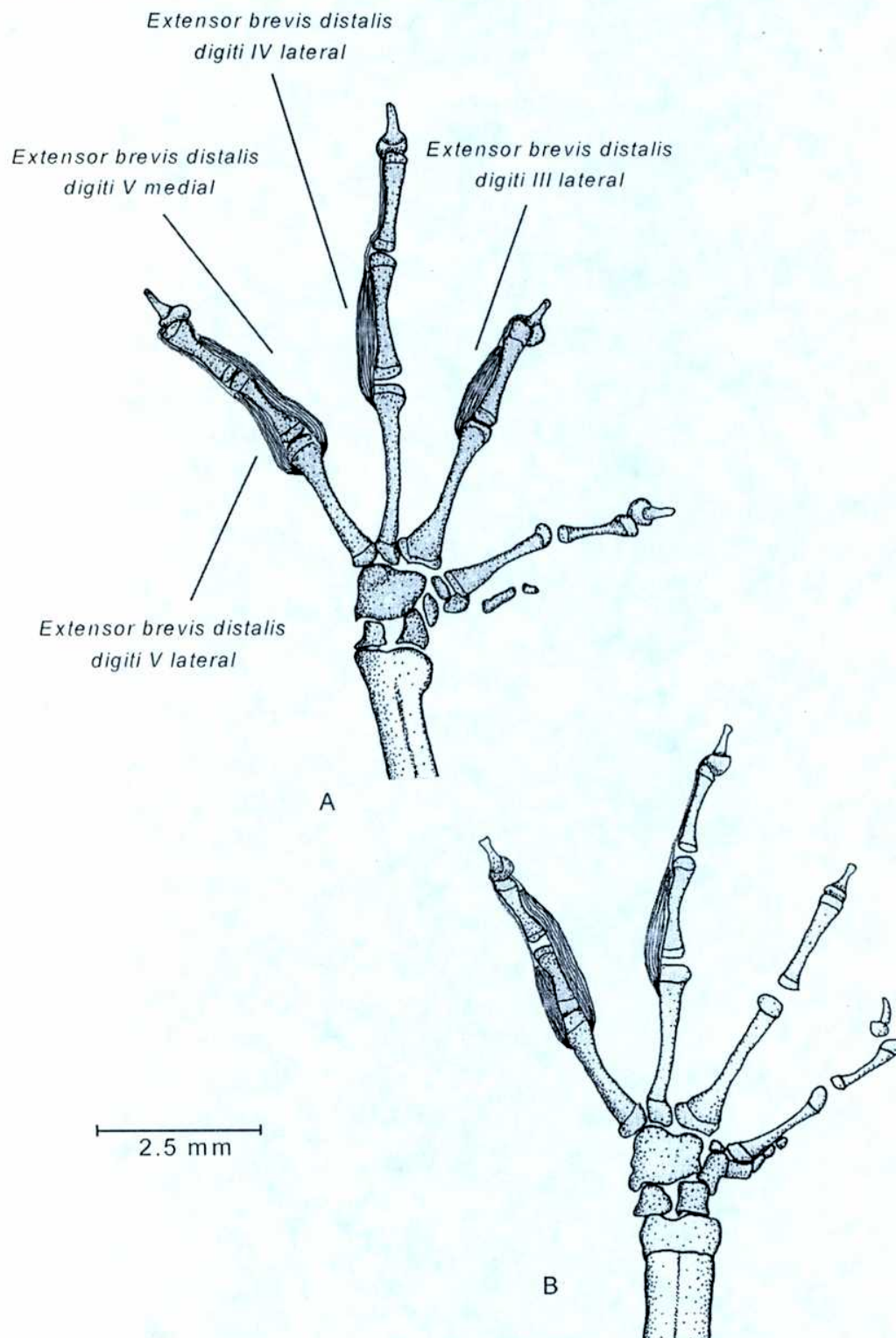
48) Relación *depressor mandibulae* – escápula.

0: Algunas fibras del *depressor mandibulae* se originan sobre el músculo *dorsalis escápulae*.

1: No hay fibras del *depressor mandibulae* que se originen sobre el *dorsalis escápulae* y por tanto no hay ningún contacto entre el *depressor mandibulae* y la escápula

49) Forma y relaciones de la porción del *depressor mandibulae* que se origina en la fascia dorsal.

Figura 7. Disposición de los músculos *extensores breves distales* en las manos de A. *Scinax littoralis* (mano de CFBH 1115, músculos de CFBH 1112). B. *Scinax nasicus* (mano MACN 36896, músculos de MACN 36933).



Cuando están presentes, las fibras del *depressor mandibulae* que se originan sobre el *dorsalis escápulae* pueden ser continuas de alguna forma a las fibras que se originan en la fascia dorsal (generalmente se dice que estas fibras son también parte de las que se originan en la fascia dorsal), o bien estar separadas. Existe la posibilidad que el estado 2 contenga en realidad a dos estados distintos, dependiendo de si las fibras provenientes de la escápula llegan a formar un cuerpo independiente (“slip”), o no. Los 4 estados se consideran ordenados en la secuencia en que son descriptos por ser cada uno de ellos una modificación del anterior.

0: Las fibras que se originan en la fascia dorsal forman un abanico continuo, desde el *levator mandibulae* hasta la escápula.

1: Las fibras que se originan en la fascia dorsal forman un abanico continuo, desde el *levator mandibulae* hasta la escápula, pero existe una discontinuidad poco profunda entre la escápula y el cráneo.

2: Las fibras que se originan en la fascia dorsal muestran una discontinuidad bastante profunda (aproximadamente 2/3 de la altura del *depressor*) entre la escápula y el cráneo.

3: El componente escapular constituye un cuerpo independiente (“slip”), que se inserta al lado del cuerpo que se origina en la rama ótica del escamoso y el anillo timpánico; los dos cuerpos están separados en todo su trayecto.

50) Componente timpánico del *depressor mandibulae*.

0: Fibras del *depressor mandibulae* que se originan en el anillo timpánico presentes.

1: Fibras del *depressor mandibulae* que se originan en el anillo timpánico ausentes.

Musculatura del pie

51) Presencia del músculo *extensor brevis distalis dig. II* lateral (EBD2lp).

En las especies de *Smilisca* y en varias *Scinax* del grupo de *S. catharinae*, se presenta un músculo que tiene un origen peniforme en el margen lateral anterior del metatarsal 2, cuyas fibras se extienden hasta casi el margen distal de la falange 1. Al epimisio de este músculo se fusiona el tendón del *extensor brevis profundus dig. II* lateral (ebp2l), con cuyo cuerpo es continuo anteriormente. Hacia la porción distal del cuerpo de este músculo, surge un tendón que se fusiona con el tendón del ebp2l, formando un tendón más ancho y chato que se inserta en la porción basal de la falange distal.

No se ha encontrado referencia a este músculo en los trabajos disponibles sobre miología de miembro posterior, topográficamente es muy similar a los músculos extensores breves distales descritos por Burton (1996) para mano y referidos anteriormente; aquí se usará ese nombre para estos músculos hallados en pie.

0: EBD2lp ausente.

1: EBD2lp presente.

52) Músculo *extensor brevis distalis digiti 3 lateral* (EBD3lp).

Este músculo presenta una situación muy similar al que se llamo antes EBD2l, con la diferencia que cuando esta presente su cuerpo varía en su extensión en distintos taxa (ver carácter siguiente) .

0: EBD3lp ausente.

1: EBD3lp presente.

53) Extensión de las fibras del músculo *extensor brevis distalis digiti 3 lateral* (EBD3lp)

0: Las fibras del EBD3lp se extienden hasta el margen distal de la falange 1.

1: Las fibras del EBD3lp se extienden hasta el quinto distal de la falange 2.

2: Las fibras del EBD3lp se extienden hasta el margen distal de la falange 2.

54) Músculo *extensor brevis distalis digiti 4 lateral* (EBD4lp).

0: EBD4lp ausente.

1: EBD4lp presente.

55) Extensión fibras del músculo *extensor brevis distalis digiti 4 lateral* (EBD4lp).

0: Las fibras del EBD4lp se extienden hasta el margen distal de la falange 1.

1: Las fibras del EBD4lp se extienden hasta el quinto distal de la falange 2.

2: Las fibras del EBD4lp se extienden hasta el margen distal de la falange 2.

56) Músculo *extensor brevis distalis digiti 5 medial* (EBD5mp).

0: EBD5mp ausente.

1: EBD5mp presente.

57) Extensión fibras del músculo *extensor brevis distalis digiti 5* medial (EBD5mp).

0: Las fibras del EBD5mp se extienden hasta el margen distal de la falange 1.

1: Las fibras del EBD5mp se extienden hasta el quinto distal de la falange 2.

2: Las fibras del EBD5mp se extienden hasta el margen distal de la falange 2.

58) Músculo *extensor brevis distalis digiti 5* lateral (EBD5lp).

0: EBD5lp ausente.

1: EBD5lp presente

59) Extensión fibras del músculo *extensor brevis distalis digiti 5* lateral (EBD5lp).

0: Las fibras del EBD5lp se extienden hasta el margen distal de la falange 1.

1: Las fibras del EBD5lp se extienden hasta el quinto distal de la falange 2.

2: Las fibras del EBD5lp se extienden hasta el margen distal de la falange 2.

Morfología larval

60) Claro mental en la hilera de papilas marginales del Disco oral.

0: Claro mental ausente.

1: Claro mental presente.

61) Claro rostral en la hilera de papilas marginales del disco oral.

0: Claro rostral presente.

1: Claro rostral ausente.

62) Ubicación del tubo proctodeal respecto a la aleta caudal ventral.

El estado 0 de este carácter es bastante común en larvas de especies actualmente asignadas a los grupos de *S. rostratus*, *S. ruber* y *S. staufferi*. Lamentablemente en pocas descripciones es mencionado; el primer comentario sobre este estado de carácter fue hecho por Boulenger (1884) cuando describió unas larvas que él asignó a *Hyla rubra*, procedentes de Recife, Pernambuco, Brasil.

Es importante aclarar que se tienen algunas dudas que el estado que presenta *S. garbei* sea, como fue codificado, el mismo que presentan la mayoría de los grupos externos y todas las larvas estudiadas del grupo de *S. catharinae*. Esto se debe a que el tubo

proctodeal de *Scinax garbei* en su inicio forma un ángulo de 90° respecto al eje axial del cuerpo y luego se curva suavemente hasta alcanzar el margen de la aleta, con lo que se podría pensar que es una modificación a partir del tubo proctodeal que no alcanza la aleta ventral. En los grupos externos y en las larvas vistas de especies del grupo de *S. catharinae* (y del grupo de *S. perpusillus*, de acuerdo las ilustraciones de Peixoto, 1987, 1988a, 1988b), el tubo proctodeal en todo momento es subparalelo al eje axial de cuerpo.

0: El orificio de salida del tubo proctodeal no alcanza el margen inferior de la aleta caudal.

1: El tubo proctodeal tiene su orificio de salida en el borde inferior de la aleta caudal.

63) Tercera hilera infraangular de queratodontes modificada en forma de un “Brazo labial”.

El “brazo labial” (“labial arm”) fue definido por McDiarmid & Altig (1990). Se trata de una modificación de la hilera de queratodontes infraangular distal (en el caso de *Scinax*, es la tercera hilera), por la cual los queratodontes descansan sobre una especie de brazo de movimiento parcialmente independiente del disco oral. Esta estructura fue descripta para *S. sugillatus*, y había sido observada por Duellman (1970, 1978) en las larvas de *S. boulengeri* y de *S. garbei* respectivamente, también fue reportada por Hero & Mijares Urrutia (1996) en larva de *S. rostratus*.

0: Brazo labial ausente.

1: Brazo labial presente.

64) Posición de los ojos

Los ojos de las larvas de las especies del grupo de *S. catharinae* están una posición relativamente lateral, los ojos de las especies estudiadas del grupo de *S. ruber*, están notablemente más lateralizados. Frente a la necesidad de cuantificar el grado de lateralización de los ojos, parece más sencillo introducir un nuevo parámetro: La visibilidad de los ojos en vista ventral. En larvas de varias especies del grupo de *S. catharinae*, resulta evidente que entre las mismas el grado de lateralización de los ojos es distinto, con lo cual una definición de estados como la propuesta está subestimando la variación existente. Sin embargo, se prefiere no definir estados adicionales puesto que de una de las especies con larva más distinta, *S. ariadnae*, se dispone de larvas pero no

de adultos. En la medida en que se agreguen más taxa a este análisis, este carácter deberá ser redefinido.

0: Ojos no visibles ventralmente.

1: Ojos visibles ventralmente.

65) Papilas linguales.

La ausencia de papilas linguales en larvas de especies de *Scinax* fue señalada por primera vez por McDiarmid & Altig (1990), que notaron su ausencia en la larva de *Scinax sugillatus* (en ese entonces *Oloolygon sugillata*). El estado de este carácter en *Smilisca baudinii* y en *S. sila* es desconocido; sin embargo Wassersug (1980), describió la cavidad oral de otra especie del género *Smilisca*, *S. sordida*. Aquí se asumirá que *S. baudinii* y *S. sila* presentan el mismo estado de carácter.

0: Papilas linguales presentes (un par).

1: Papilas linguales ausentes.

66) Espinas queratinizadas por detrás del infrarostrodonte.

En las larvas estudiadas de algunas especies de *Scinax* hay por detrás del infrarostrodonte una espina queratinizada a cada lado. Para observar las mismas no es preciso realizar disecciones: Basta con bajar el infrarostrodonte con una pinza. Estas espinas fueron advertidas por primera vez en larvas de *Scinax* por Spirandelli Cruz (1991); según esta autora, la larva de *Scinax berthae* posee estas espinas; en la única larva de *S. berthae* en que este carácter fue estudiado (CECOAL 001), las espinas estaban ausentes. Al igual que en el carácter anterior, se considerará que *Smilisca baudinii* y *S. sila* presentan el mismo estado que *S. sordida*, siguiendo la descripción de Wassersug (1980).

0: Espinas ausentes.

1: Espinas presentes.

67) Melanóforos en forma de bastón.

En las larvas de *H. raniceps*, *H. faber*, *H. albopunctata* y *Smilisca* además de los melanóforos estrellados típicos, hay otros con una característica forma de bastón.

0: Ausentes.

1: Presentes.

68) Posición del disco oral.

Usualmente se emplean los términos ventral, subterminal, terminal, etc., para describir la posición del disco oral respecto al cuerpo. En este trabajo se utilizan estos términos pero en función de la orientación del disco oral. Estos términos se definirán en función de una línea imaginaria que separa al disco oral del cuerpo. Si esta línea es perpendicular al eje axial del cuerpo, entonces el disco oral tiene una orientación terminal. Si la línea es aproximadamente paralela al eje axial, entonces el disco es ventral. Si la línea forma un ángulo agudo con el eje, entonces su orientación es subterminal. Se consideran a estos tres estados ordenados porque los estados 0 y 2 son individualmente más similares al estado 1 que entre ellos.

0: Disco oral con orientación ventral.

1: Disco oral con orientación subterminal.

2: Disco oral con orientación terminal.

69) Papilas intramarginales angulares e infrarostrales.

La mayoría de las larvas estudiadas de *Scinax* presentan una gran cantidad de papilas intramarginales angulares e infrarostrales. Las larvas de *Hyla faber*, *H. raniceps* e *H. albopunctata* presentan entre 0 y 8 papilas.

0: Muy escasas (hasta 8) o ausentes.

1: Abundantes.

70) Porción distal de la pared interna del espiráculo.

La porción media distal de la pared interna del espiráculo se presenta en las larvas de *Hyla raniceps* e *Hyla albopunctata* separada de la pared del cuerpo, mientras que en el resto de las especies revisadas, se encuentra fusionada al cuerpo.

0: Pared fusionada al cuerpo.

1: Pared no fusionada.

71) Reducción de la tercera hilera infrarostral de queratodontes.

La tercera hilera infrarostral de queratodontes presenta en algunas especies una reducción en la longitud del soporte carnosos acompañada de una disminución en la cantidad de queratodontes.

Los estados son aditivos en la secuencia en que se los describe por presentar una secuencia lógica en el tamaño de la tercera hilera de queratodontes.

0: Longitud de la tercera hilera infrarostral de queratodontes similar a la segunda hilera infrarostral.

1: Longitud de la tercera hilera infrarostral de queratodontes equivalente a aproximadamente $\frac{1}{2}$ de la longitud de la segunda hilera infrarostral.

2: Longitud de la tercera hilera infrarostral de queratodontes equivalente a aproximadamente $\frac{1}{4}$ de la longitud de la segunda hilera infrarostral.

72) Orientación del eje de enrollamiento de la masa intestinal.

Si se hace pasar una línea imaginaria por el eje de enrollamiento de la masa intestinal de la mayoría de las larvas estudiadas en este trabajo, la línea es casi perpendicular al eje longitudinal del cuerpo. En las larvas de *Scinax acuminatus* y de *S. garbei* los intestinos están acomodados de tal forma que la línea imaginaria es subparalela al eje longitudinal del cuerpo.

0: Eje de enrollamiento de la masa intestinal perpendicular al eje longitudinal del cuerpo (Fig. 8A).

1: Eje de enrollamiento de la masa intestinal subparalelo al eje longitudinal del cuerpo (Fig. 8B).

73) Proyección cutánea subtriangular en el margen interno del orificio nasal.

0: Ausente.

1: Presente.

Biología reproductiva y comportamiento

74) Sitio de Oviposición y ambiente de reproducción.

Duellman & Wiens (1992) caracterizan al grupo de *S. catharinae* – entre otras cosas – por desovar en arroyos. Almeida & Cardoso (1985) y Pombal, Bastos & Haddad (1995) se refieren, más que al sitio de desove, al ambiente de reproducción, comentando que

las especies del grupo de *S. ruber* se reproducen en áreas abiertas, y las especies del grupo de *S. catharinae* lo hacen en selvas (= áreas cerradas). En la información biológica que acompaña a varias descripciones de especies de *Scinax*, efectivamente se observa que las especies del grupo de *S. catharinae* comúnmente están asociadas a arroyos de selva o más raramente a cuerpos de agua estancada, también en el interior la selva (por ejemplo Peixoto & Weigoldt, 1987; Pombal & Gordo, 1991; Pombal & Bastos, 1996; Cardoso & Haddad, 1982; Haddad & Pombal, 1987), aunque también hay registros de machos cantando en cuerpos de agua en áreas abiertas, pero próximos a selvas en galería (Pombal & Bastos, 1996). Las especies de los grupos de *S. ruber*, *S. rostratus* y de *S. staufferi*, generalmente se reproducen en lagunas permanentes o temporarias en zonas poco densas de selvas o en pastizales o savanas (ver por ejemplo Cardoso & Sazima, 1980; Pombal, Bastos & Haddad, 1995; Duellman, 1970; Gallardo 1961; de la Riva et al., 1994). Las especies del grupo de *S. perpusillus* desovan en el agua acumulada en axilas de bromelias terrestres, pudiendo encontrarse éstas en el interior de selvas o en restingas (Peixoto, 1988). Es por esto último que se prefiere definir los estados de este carácter en función de los sitios de oviposición y no del ambiente reproductivo en áreas “abiertas” o “cerradas” Para escorar los estados de este carácter a partir de los trabajos en los que no se menciona directamente la puesta, se asumió que el sitio de oviposición coincide con el tipo de cuerpo de agua al cual está asociado el macho que vocaliza.

0: Oviposición en lagunas o charcas temporarias.

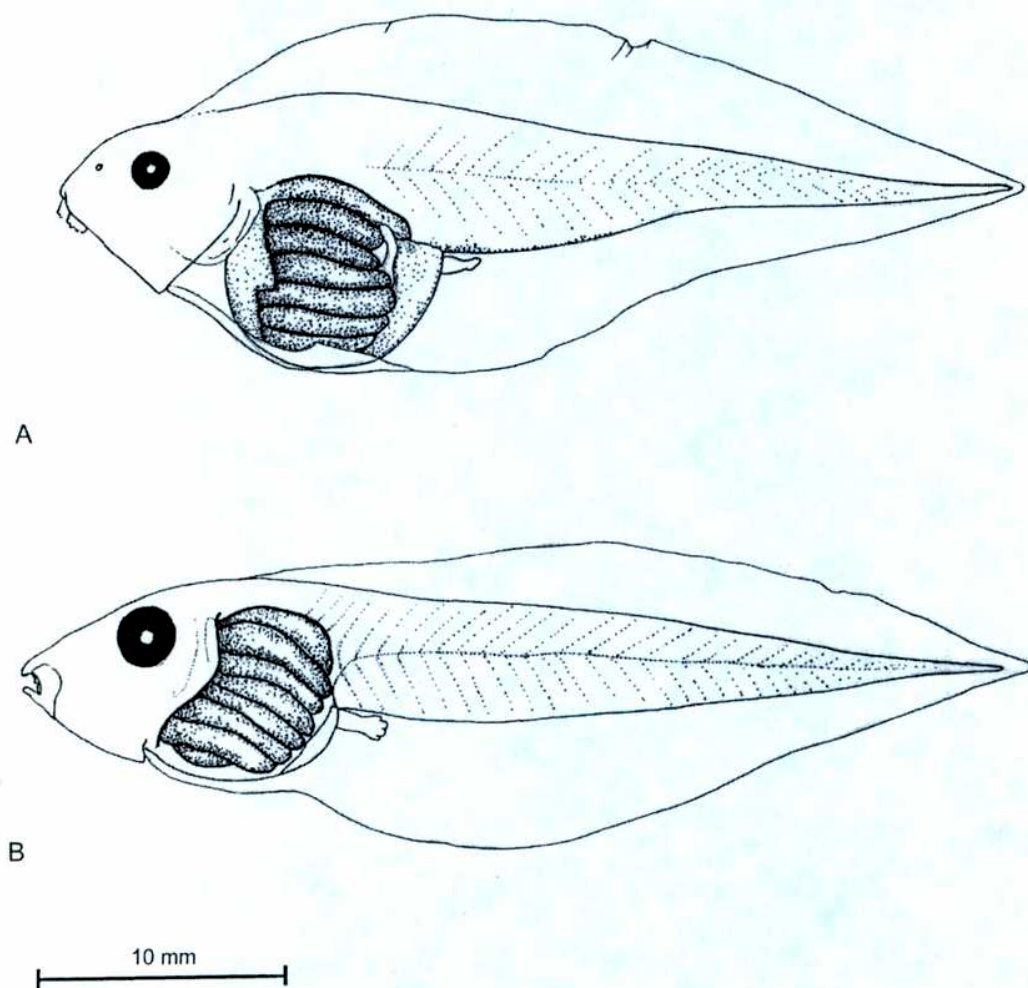
1: Oviposición en arroyos.

2: Oviposición en axilas de bromelias terrestres.

75) Capacidad de doblar hacia atrás pulgar y dedo 1 del pie.

Jungfer (1986) observó que algunas especies de *Scinax* (para ese entonces *Oloolygon*), tenían la capacidad de doblar los dedos 1 de manos y pies hacia adentro, apuntando entonces los discos hacia atrás. Este comportamiento lo hacían en una típica postura “cabeza abajo” sobre superficies verticales y el autor lo asoció a la reducción o ausencia de membrana interdigital entre los dedos 1 y 2 del pie. Jungfer (1986) observó este comportamiento en especies de los grupos de *S. ruber*, *S. rostratus*, y *S. catharinae*, y sugirió que este movimiento podía ser una sinapomorfía del género. Para el presente estudio se observó este comportamiento en ejemplares de *S. berthae*, *S. nasicus*, *S.*

Figura 8. – Larvas con pared abdominal removida para mostrar enrollamiento de la masa intestinal. A. *Scinax fuscovarius* (del lote FML 7930). B. *Scinax acuminatus* (del lote MACN 36961).



acuminatus, *S. eringiophila*, *S. fuscovarius* y *S. squalirostris*. Se asumió que las especies del grupo externo que tienen membrana interdigital hasta la base del disco adhesivo del dedo 1 del pie presentan el estado 0.

Se trató de encontrar alguna particularidad miológica en el pulgar y en el dedo I del pie que pudiera asociarse a este comportamiento; hasta el momento los resultados fueron nulos.

0: Capacidad de doblar hacia atrás pulgar y dedo 1 del pie ausente.

1: Capacidad de doblar hacia atrás pulgar y dedo 1 del pie presente (Fig. 9).

Otros Caracteres para futuros análisis

Además de los caracteres descriptos más arriba, hay varios otros que, en la medida en que se cuente con más información o se incluyan más especies, sin duda podrán incluirse en futuros análisis cladísticos de *Scinax*. Algunos de estos caracteres fueron observados en especies de *Scinax* que no se incluyeron en este análisis, por falta de tiempo o material disponible. Estos caracteres son los siguientes:

Vocalizaciones

Según Pombal, Bastos & Haddad (1995), en el género *Scinax* hay dos patrones de vocalizaciones básicos; las especies de los grupos de *S. staufferi* y de *S. ruber* presentan vocalizaciones con estructura multipulsada, mientras que en las especies del grupo de *S. catharinae* las vocalizaciones son de corta duración, a veces con estructura armónica. Sería interesante poder incluir caracteres de vocalización en un análisis cladístico del género, más aún dado que hay información sobre vocalizaciones de varias especies (ver por ejemplo Pombal, Bastos & Haddad, 1995; De la Riva et al., 1994; Duellman & Pyles, 1983). Sin embargo para incluirlos sería importante definir en forma más certera los patrones de vocalización. Como fuera descripto originalmente por Bokermann (1964) y por Haddad (com. pers.), el canto de las especies del grupo de *S. catharinae* suena al oído humano como una risa, pero es evidente que resulta más complicado describirla mediante los parámetros físicos comúnmente empleados para describir vocalizaciones. Esto se nota en la información sobre estos parámetros suministrada por Pombal, Bastos & Haddad, (1995) en la cual se ve que tanto la duración de los cantos, como el número de notas por canto y pulsos por nota se solapan en especies de los

Figura 9. - *Scinax fuscovarius*. En esta fotografía se ve claramente el comportamiento de doblar los pulgares hacia atrás.



grupos de *S. catharinae* y de *S. ruber*. Esto indica que, por el momento no es posible describir objetivamente las diferencias existentes en las vocalizaciones de los distintos grupos reconocidos actualmente.

Forma de los frontoparietales

Las 30 especies incluídas en este análisis presentan al menos 8 tipos distintos de frontoparietales; la variación que presentan se refiere a grado de exposición de la fontanela frontoparietal y del *tectum sinoticum*. Por razones de tiempo no fue posible analizar y definir los distintos estados con el nivel de detalle deseado, por lo que queda pendiente para futuros análisis.

Relación entre los huesos nasales

El distinto grado de proximidad entre los márgenes internos de los nasales indudablemente constituye un potencial carácter, que sólo se podrá utilizar cuando se cuente con una definición precisa del mismo y de sus estados.

Relación placa ótica del escamoso – crista parótica

Las especies incluídas en este análisis presentan al menos 5 estados distintos relacionados al contacto entre la placa ótica del escamoso y la crista parótica, esos estados se refieren a la presencia o ausencia de contacto y al tipo de contacto establecido. Este carácter obviamente es dependiente de la morfología que presenta en cada caso la placa ótica y la crista parótica, lo que en cierta medida dificulta una definición satisfactoria.

Márgenes del forámen oculomotor

Los márgenes del forámen oculomotor pueden estar total o parcialmente osificados, sin embargo este carácter presenta un polimorfismo bastante alto, lo que podría sugerir que hay cierta variación ontogenética, hasta tanto no se entienda más este fenómeno, no se incluye este carácter en el análisis.

Coloraciones intensas (“flash colors”)

Lutz (1973) dividió a las especies del entonces complejo de *Hyla catharinae* en dos grupos según el color que presentaban en la ingle y caras cubiertas del muslo y tibia.

Ella caracterizó a un grupo por presentar una coloración amarillo-anaranjada y a otro grupo por poseer una coloración de azul a violeta. La posibilidad de utilizar los colores flash como caracteres es bastante tentadora, sin embargo es preciso contar con buena información sobre coloración en vida de todas las especies incluídas en el análisis, y lo que es más importante, una buena definición de el o los caracteres. Esto se menciona puesto que, por ejemplo varias especies del grupo de *S. ruber* también presentan coloraciones flash en la ingle (por ejemplo *S. fuscovarius* presenta un color amarillo con puntos negros), por lo que una buena definición del carácter requiere una descripción bastante detallada de los distintos patrones de coloración de los distintos grupos, lo cual, sin duda se podría obtener para futuros análisis.

Pliegue tarsal

En ejemplares que se encontraban determinados como *Scinax duartei* (AMNH 104125-10417) se advirtió la presencia de un pliegue tarsal poco desarrollado; otro carácter para tener en cuenta en futuros análisis que incluyan a esta especie.

Extensión anterior de la supraescápula

En *Scinax boulengeri*, *S. nebulosus* y *S. garbei*, la extensión anterior de la supraescápula tiene una longitud menor que en las otras especies estudiadas de los grupos de *S. ruber* y *S. staufferi*. Por razones de tiempo no se pudo cuantificar esta condición y por lo tanto no se definió el carácter.

Depresión entre cráneo y supraescápulas

En algunas especies del grupo de *S. catharinae* (*S. flavoguttatus*, *S. ariadnae*, *S. albicans*) hay una depresión bien visible entre el cráneo y las supraescápulas, que forma una especie de “cuello” pequeño, no está claro en qué medida esto representa un estado de carácter o un artificio de fijación, la gran cantidad de ejemplares de *S. flavoguttatus* que presentan esta característica, sugieren como válida la primer alternativa.

Callosidades nupciales

Todos los machos de las especies de *Scinax* que se han revisado, incluyendo muchas que no fueron incluídas en el análisis, presentan callosidades nupciales. El tipo de variación observado en las mismas incluye el grado de desarrollo y la presencia de otras de menor

tamaño en el margen medial del dedo 3. El grado de desarrollo se observa en el relieve general de la callosidad, en la porción del pulgar y de su base que cubren y en el hecho de cubrir o no el margen medial del tubérculo metacarpal interno. Dos extremos claros en la variación del desarrollo de las callosidades en el pulgar lo representan muy bien *S. nasicus* y *S. perereca*. Por falta de tiempo, no fue posible estudiar esta fuente de caracteres con la profundidad deseada, y por lo tanto no fue incluido en el análisis.

Musculatura extrínseca de los globos oculares

Muchas especies del grupo de *S. catharinae*, cuando son comparadas con especies de otros grupos, presentan los ojos muy prominentes. Sería bastante interesante analizar la musculatura extrínseca para ver si se encuentra alguna peculiaridad asociada a la diferencia en el tamaño de los ojos. Hasta el momento se revisaron muy preliminarmente los músculos *recti superioris*, sin buenos resultados.

Tubérculo entre los orificios nasales

En varias especies del grupo de *S. catharinae* (por ejemplo *S. ranki*, *S. ariadnae*, *S. carnevalli*, *S. jureia*, *S. flavoguttatus*) se observó un tubérculo entre los orificios nasales, un estudio sobre su variación sería útil para decidir si su presencia o ausencia se consideran como estados de un carácter o no.

Miología laringea

La gran diversidad en morfología laringea encontrada durante este trabajo en el género *Scinax*, sugiere fuertemente la posibilidad de que haya en la miología laringea una importante fuente de caracteres, que debe ser explorada.

Longitud hocico-cloaca

Las especies de *Scinax* presentan una variación muy importante en cuanto a la longitud hocico cloaca. La Tabla 2 muestra los rangos y medias de varias especies representativas. Como se ve, los rangos oscilan desde 16,7-18,3 en *S. perpusillus* hasta 43,1-48,3 en *S. fuscovarius*. Una buena codificación permitiría incluir información de longitud hocico-cloaca en un análisis cladístico, lo cual sería sumamente interesante para estudiar fenómenos como la miniaturización.

Tabla 2.- Longitud hocico-cloaca de machos de especies seleccionadas de *Scinax*

Especie	Rango	Media	N	Fuente
<i>Scinax elaeochroa</i>	26,3-37,7	31,5	259	Duellman, 1970: 177
<i>Scinax staufferi</i>	20,6-29,0	25,4	471	Duellman, 1970: 177
<i>Scinax boulengeri</i>	35,6-48,7	41,6	106	Duellman, 1970: 177
<i>Scinax garbei</i>	29,5-42,2	35,2	45	Duellman & Wiens, 1993: 4
<i>Scinax ruber</i>	29,4-41,2	33,1	27	Duellman & Wiens, 1993: 4
<i>Scinax boesmani</i>	28,1-32,7	30,4	17	Este trabajo
<i>Scinax perereca</i>	34,0-38,5	36,5	18	Pombal, Haddad & Kasahara, 1995: 2
<i>Scinax fuscovarius</i>	43,1-48,3	46,3	20	Este trabajo
<i>Scinax maracaya</i>	26,7-28,8	28,1	7	Cardoso & Sazima, 1980: 77 y este trabajo
<i>Scinax longilinea</i>	25,0-30,5	27,2	13	Andrade & Cardoso, 1991: 394
<i>Scinax canastrensis</i>	24,5-28,0	26,4	6	Cardoso & Haddad, 1982: 502 y este trabajo
<i>Scinax perpusillus</i>	16,7-18,3	17,4	10	Heyer et al., 1990: 281

Morfología larval

La morfología larval, como se verá más adelante, fue una fuente muy interesante de sinapomorfías para este análisis. Hay sin embargo muchos caracteres más que podrían definirse si se contara con larvas de más especies y muestras más grandes. Un primer carácter que resulta obvio es la forma del cuerpo. En las larvas conocidas de la mayoría de las especies actualmente asignadas a los grupos de *S. ruber*, *S. rostratus* y *S. staufferi*, el cuerpo tiene una forma subtriangular muy característica; las larvas de los grupos de *S. catharinae* y de *S. perpusillus* tienen en cambio una forma ovoide o subovoide, más típica en los anuros en general.

Coloración de las larvas

Las larvas de al menos 4 especies del grupo de *Scinax catharinae*, *S. albicans*, *S. trapicheiroi*, *S. angrensis* y *S. kautskyi* pueden presentar en vida, unas lúnulas doradas muy notables entre los ojos y los orificios nasales (Carvalho e Silva & Carvalho e Silva, 1994, Carvalho e Silva et al., 1995), según los autores, en *S. trapicheiroi* esta coloración es típica de ambientes sombríos y de aguas frías. De acuerdo a los autores, en las otras especies la presencia de estas lúnulas también es variable. Bokermann & Sazima (1973) describieron unas manchas similares en *S. machadoi*. Evidentemente la presencia de las mismas, aunque más no sea bajo ciertas condiciones, es claramente un carácter a incluir en análisis del grupo. En el presente estudio, la coloración no fue incluida por no haber información suficiente sobre coloración en vida de las larvas de las especies incluidas (en fijador, la coloración se pierde inmediatamente)

Análisis Cladístico y discusión

Los consensos estrictos bajo todas las constantes de concavidad resultaron en topologías muy similares, por lo que se comentarán los resultados bajo la constante de concavidad por defecto del Piwe, $K=3$. Bajo esta constante se obtuvieron 3 árboles de 219 pasos, fit 576.4 y fit reescalado 52% (Fig. 10).

Monofilia y sinapomorfías de *Scinax*

La monofilia de *Scinax* resulta estar muy soportada, tanto con el Bremer como con el parsimony jackknifing (Figs. 11 y 12). Hay 7 sinapomorfías de *Scinax* comunes a todos los árboles (de ahora en más, para toda esta parte del trabajo siempre que se nombra una sinapomorfía se agrega número de carácter y estado entre paréntesis), la presencia de una prolongación del proceso prenasal medial por delante de las cápsulas nasales (5.1), la diapófisis sacra redonda (19.1), discos adhesivos de las manos truncados (22.1), la reducción de la membrana interdigital (32.0 o 32.1), la presencia de un tendón que une el margen anterior del carpal distal 3-4-5 con en el dorso del tendón superficial del dedo 5 (42.1), la ausencia de papilas linguales en las larvas (65.1) y la habilidad de doblar hacia atrás el pulgar y dedo 1 del pie (75.1).

El grupo de *Scinax catharinae*

El grupo de *Scinax catharinae*, tal cual esta compuesto actualmente resulta ser parafiletico puesto que contiene a *S. berthae*, que esta ubicada en el grupo de *S. staufferi*. Esta no es la primera vez que se relaciona a *S. berthae* con el grupo de *S. catharinae* (sí en un contexto cladístico); en la descripción de la especie, Barrio (1962, 1964), sugirió afinidades con el grupo de *Hyla catharinae*, al igual que Lutz (1973).

Una vez establecida la parafilia del grupo, aquí se propone un concepto más amplio del grupo de *S. catharinae*, que incluya a *S. berthae*. La monofilia del grupo de *S. catharinae*, tal como es redefinido en este trabajo, resulta estar muy soportada por Parsimony jackknifing y el Bremer. Hay 7 estados de carácter que soportan su

monofilia: La laringe fuertemente rotada hacia abajo respecto a los tirohiales (11.1); el proceso cardíaco elongado ventralmente (13.1), el extremo posterior del cricoides elongado ventralmente (14.1), los aritenoides con dos constricciones en vista dorsal (15.2), la prominencia dorsomedial muy desarrollada (16.1), la presencia en manos del *extensor brevis dig. III* lateral (45.0) y la ausencia del componente timpánico del *depressor mandibulae* (50.1). De estas sinapomorfías, la 14.1 es la única que no presenta homoplasia.

S. rizibilis y *S. brieri*, que eran integrantes del grupo de *S. rizibilis*, resultan estar bastante separadas. Mientras *S. rizibilis* es grupo hermano de todas las otras especies del grupo de *S. catharinae*, *S. brieri* forma un grupo monofilético con *S. littoralis*, *S. longilinaeus* y *S. canastrensis*, soportando por tres sinapomorfías, proceso elongado ventralmente del cricoide ausente (13.0), aritenoides subcirculares en vista dorsal (15.3) y fibras del *extensor brevis distalis dig. V* medial del pie que se extienden hasta el margen distal de la falange 1 (57.0). *S. longilinaeus* y *S. canastrensis* son especies bastante distintivas y son similares entre si, y forman un grupo monofilético cuyas 2 sinapomorfías (nasales no superpuestos con el esfenotmoides (0.0) y la presencia del músculo *extensor brevis dig. II* lateral de la mano (44.0), son homoplásticas.

El grupo de *Scinax perpusillus*

De acuerdo con la ubicación de su único representante, el grupo de *Scinax perpusillus* sería grupo hermano del grupo de *S. catharinae*. Si bien externamente las especies del grupo de *S. perpusillus* son muy similares a las especies del grupo de *S. catharinae*, la laringe, fuente de 5 de las 7 sinapomorfías de este último grupo, es definitivamente muy distinta y bastante similar a la de otras especies de *Scinax* no incluídas en el grupo. Las 6 sinapomorfías que soportan la relación de grupos hermanos entre el representante del grupo de *S. perpusillus* y los representantes del grupo de *S. catharinae* son: extensión de la supraescápula ausente (18.0), pliegue pectoral ausente (24.0), saco vocal poco desarrollado (33.0), rama medial del *extensor digitorum communis longus* con dos inserciones (38.1), inserción medial de la rama 3 del *extensor digitorum communis longus* mediante un tendón (39.0) y músculo *extensor brevis distalis dig. IV* lateral del pie presente (54.1). De estos 6 caracteres, el que presenta más homoplasia es el 54 (5 pasos extra); el carácter 38 no presenta homoplasia.

Figura 10. - Arbol de consenso estricto.

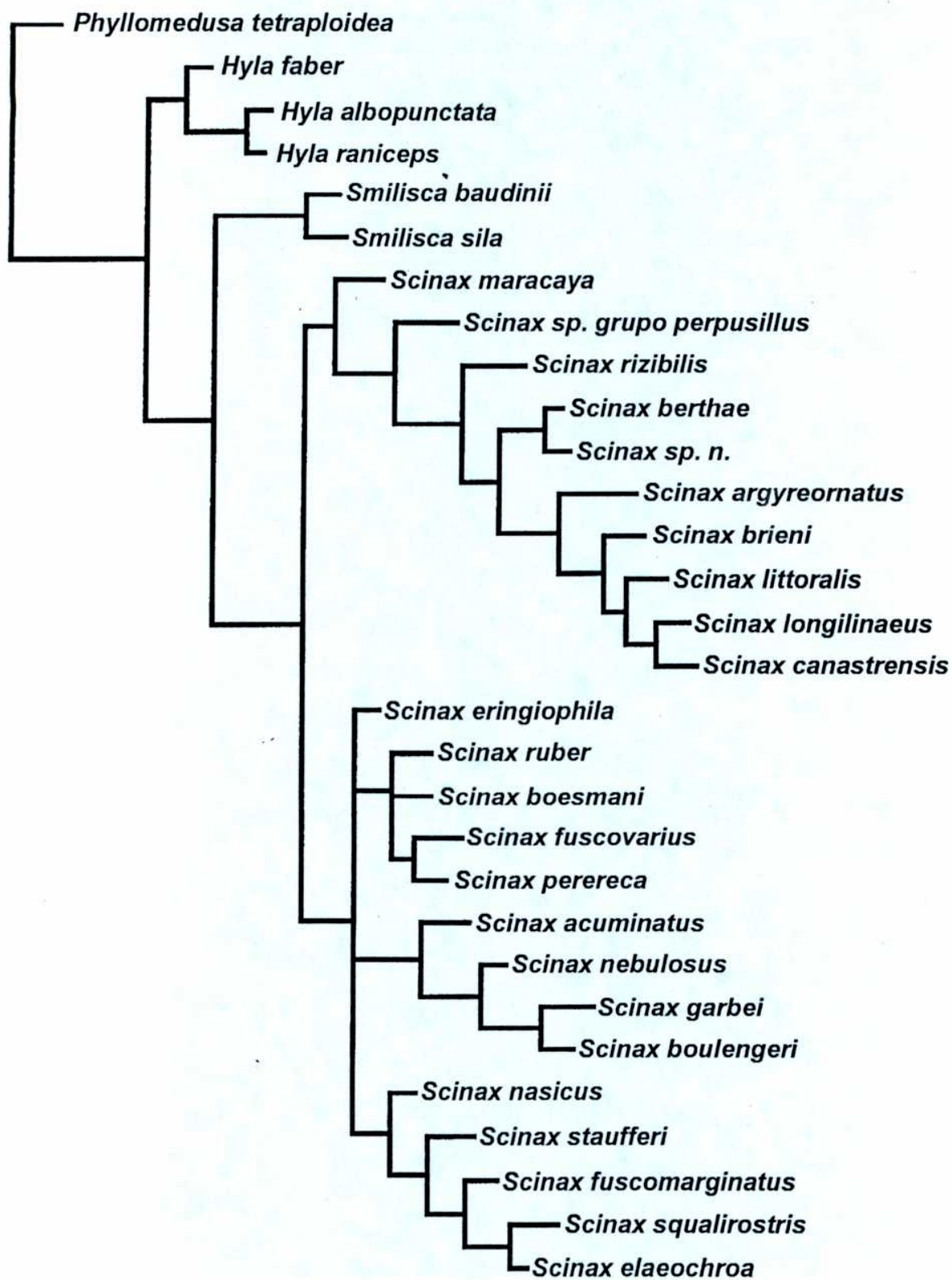


Figura 11.- Resultados del parsimony jackknifing (PE/Frecuencia en el primer valor de PE en que aparece el nodo).

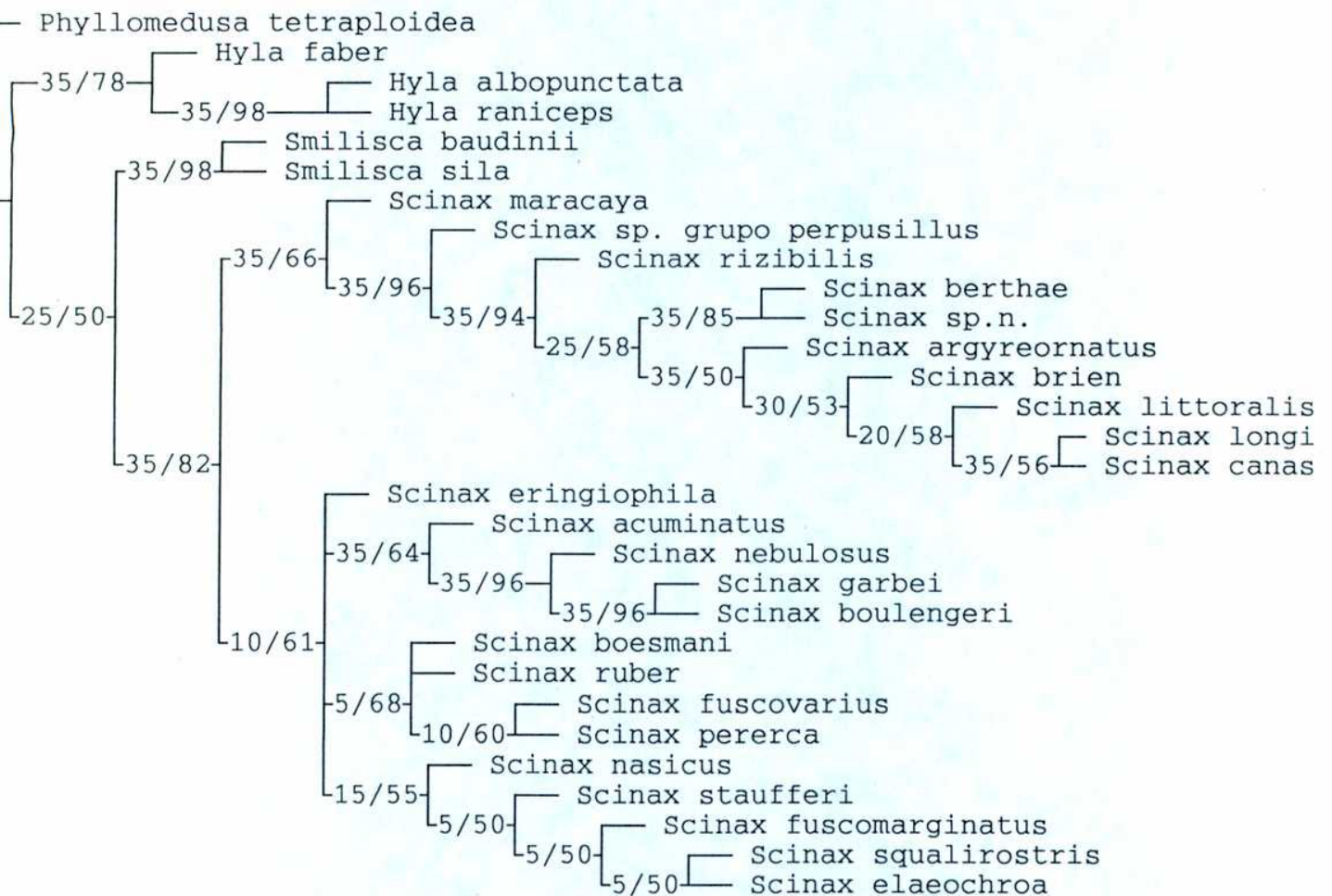
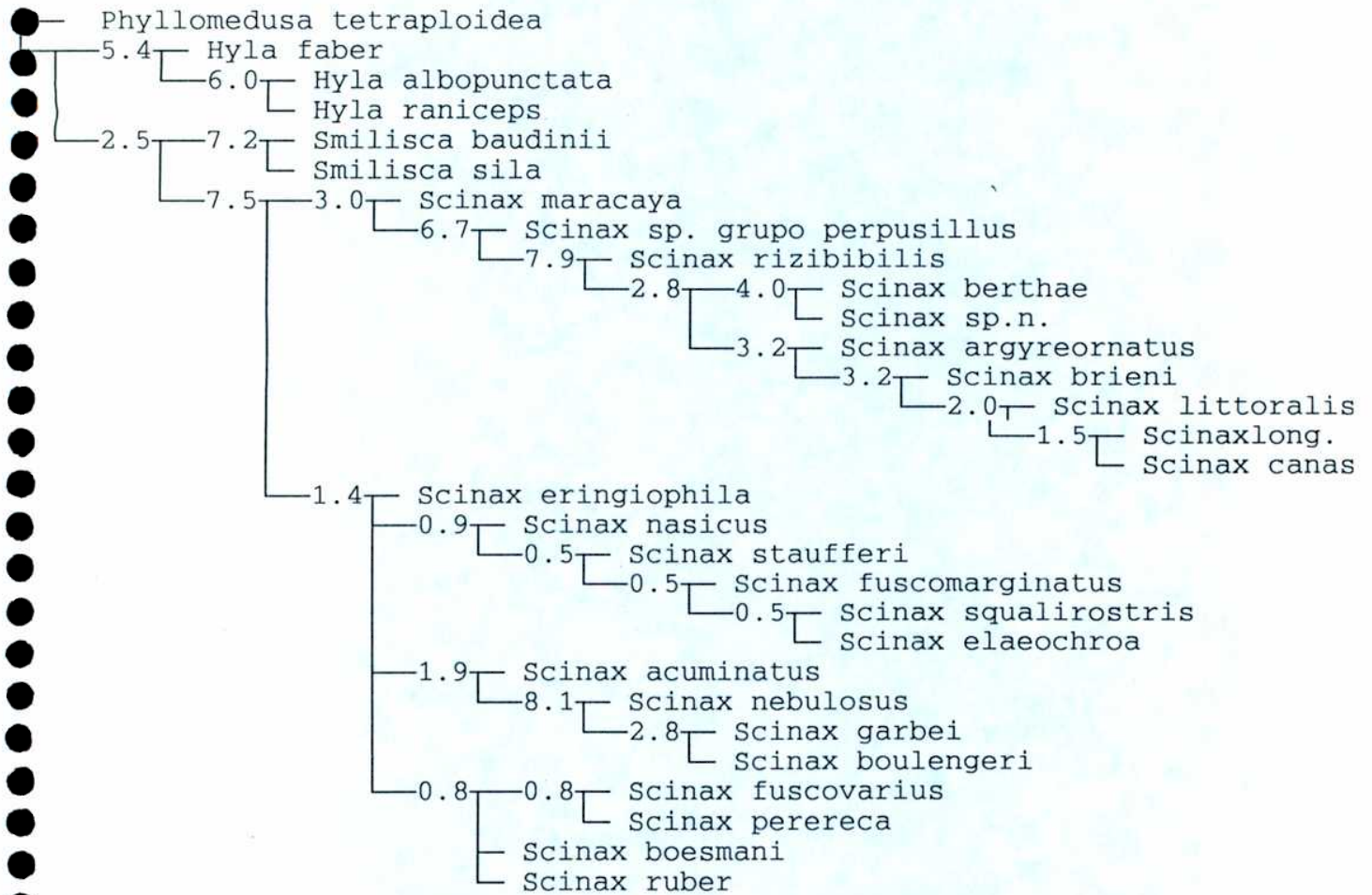


Figura 12.- Resultados del Bremer.



Este clado está muy soportado, tanto con parsimony jackknifing como con el soporte de Bremer.

Scinax maracaya

Scinax maracaya es una especie externamente y anatómicamente muy distintiva. Entre otras cosas se caracteriza por tener el cráneo muy pobremente osificado en comparación con otras *Scinax*, sin embargo su aspecto es muy similar al de la mayoría de las especies incluidas en el mal definido grupo de *S. ruber*, grupo en el que fue incluida por Pombal, Haddad & Kasahara (1995). Esta especie resulta en este análisis ser grupo hermano del clado formado por los representantes del grupo de *S. catharinae* y el representante del grupo de *S. perpusillus*. La única sinapomorfía que soporta este agrupamiento es la falta de fibras del *depressor mandibulae* que se originan sobre el *dorsalis scapulae* (48.1). Este carácter no presenta homoplasia, y el clado está muy soportado en el parsimony jackknifing. Es muy importante notar que la descripción de la larva de esta especie realizada por Cardoso & Sazima (1980) es muy breve y no hay dibujo publicado del disco oral, por lo que 11 de los 14 caracteres de morfología larval son desconocidos, y como se verá después, hay tres caracteres larvales que son clave para la definición de los otros grupos. Por la fotografía de la larva incluida por Cardoso & Sazima (1980), tiene aspecto de una larva típica de las especies actualmente incluidas en el grupo de *S. ruber*.

Los grupos de *Scinax ruber*, *S. rostratus* y *S. staufferi*

Los representantes de los grupos de *Scinax ruber*, *S. rostratus* y *S. staufferi* (de ahora en más, excluyendo a *S. berthae*) forman un grupo monofilético en el consenso, aunque poco soportado por el Bremer y el parsimony jackknifing (este grupo aparece solamente cuando los caracteres se eliminan con una probabilidad del 10% o menos). Las sinapomorfías de este grupo son: el tubo proctodeal no alcanza el margen de la aleta ventral (62.0), ojos visibles ventralmente (64.0) y disco oral subterminal (68.1). En uno de los tres árboles de mayor fit, la presencia de espinas por detrás del infrarostrodonte (66.1) también es una sinapomorfía de este grupo. Las 3 sinapomorfías comunes a todos

los árboles presentan homoplasia en distintos puntos; el carácter 62 presenta 2 pasos extra, pues revierte en *S. garbei* (pero ver comentarios en la descripción del carácter) y está presente en *Phyllomedusa tetraploidea*. El carácter 64.0 es homoplástico con *P. tetraploidea*. Por último el carácter 68.2 está presente en el clado formado por *S. acuminatus* más las especies del grupo de *S. rostratus* y en *P. tetraploidea*, y el 68.1 revierte en *S. fuscomarginatus*.

En el interior de este clado se encuentra una politomía compuesta por cuatro grupos monofiléticos, que se comentaran más abajo y una especie, *S. eringiophila*.

Los tres árboles de máximo fit presentan tres resoluciones igualmente parsimoniosas para las relaciones internas de este clado, pero se discutirán solamente los resultados del consenso estricto.

El grupo de *S. ruber* tal cual está compuesto actualmente resulta parafilético, por tener en su interior a los representantes de los grupos de *S. rostratus* y de *S. staufferi*. De los tres grupos, el único cuyos representantes resultaron monofiléticos, es el de *S. rostratus*. La monofilia de este grupo está muy bien apoyada por 5 sinapomorfías: placa cartilaginosa contigua al *planum terminal* no fenestrada (3.1), presencia de tubérculos cónicos ulnares y tarsales (27.1), presencia de tubérculos labiales cónicos (28.1), presencia de un tubérculo elongado en el talón (29.1) y presencia del músculo *extensor brevis dig. IV* lateral del pie (54.1). Los caracteres 3.1 y 54.1 son los más homoplásticos, puesto que presentan 5 pasos extra cada. Las tres sinapomorfías restantes no presentan homoplasia. La presencia de un brazo labial, que fue sugerida como sinapomorfía de todo el grupo de *S. rostratus* por Duellman & Wiens (1992), presenta en este análisis una optimización ambigua puesto que no se conoce la larva de *S. nebulosus*, con lo cual no puede establecerse si la presencia del mismo es una sinapomorfía de los tres representantes del grupo o solo de *S. boulengeri* y *S. garbei*. *S. acuminatus* aparece en este análisis como especie hermana de los representantes del grupo de *S. rostratus*, formando un grupo monofilético muy bien soportado. Las sinapomorfías del mismo son: claro mental del disco oral ausente (60.1), Disco oral con orientación terminal (68.2), extensión de la tercer hilera infrarostral de queratodontes reducida a ½ de la segunda hilera (71.1) y eje de enrollamiento del intestino subparalelo al eje longitudinal del cuerpo (72.1). En uno de los tres árboles de mayor fit, la ausencia del *lumbricalis longus dig. V* que se origina en el *palmaris longus* (41.0) también es una sinapomorfía de este grupo. Las sinapomorfías 60.1 y 72.1 no presentan homoplasia.

Los representantes del grupo de *S. staufferi* forman un grupo que es parafilético respecto a *S. elaeochroa*. Todo este grupo está sustentado por la ausencia del proceso esofágico (12.1), y está poco soportado en el parsimony jackknifing (comienza a aparecer con una probabilidad máxima del 15%). La topología interna está muy poco soportada en el parsimony jackknifing (aparece cuando la probabilidad es del 5%). La posición de *S. elaeochroa* debe ser considerada con precaución por dos razones. En primer lugar, es la especie que tiene más entradas faltantes; esto se debe a que solo se pudieron estudiar ejemplares teñidos con alizarina y no con azul de alcian, por lo que muchos estados no se pudieron observar. En segundo lugar, sobre esta especie no fue posible revisar los caracteres que resultaron homoplásticos en el análisis, puesto que para esa etapa del trabajo, ya no se contaba con material de la misma.

Por último, *Scinax boesmani*, *S. ruber*, *S. fuscovarius* y *S. perereca* forman un grupo monofilético débilmente soportado por una única sinapomorfía común a los tres árboles, la prominencia dorsomedial de los aritenoides muy desarrollada ocupando toda la porción superior del aritenoides (16.1), que revierte en *S. ruber*. Por dentro de este clado hay una politomía formada por *S. boesmani*, *S. ruber* y el grupo monofilético integrado por *S. fuscovarius* y *S. perereca*, cuya sinapomorfía es la presencia de una discontinuidad poco profunda entre las fibras del *depressor mandibulae* que se originan en la fascia dorsal (49.1).

Comportamiento de algunos caracteres

El análisis de los estados de carácter que resultaron ser sinapomorfías de distintos clados, revela algunas situaciones bastante curiosas.

En primer lugar llama bastante la atención que la monofilia del clado compuesto por los representantes de los grupos de *S. ruber* (menos *S. maracaya*), *S. staufferi* y *S. rostratus*, esté sustentada solamente por estados de carácter de morfología larval (después de todo, todas las *Scinax* de estos tres grupos tienen un aspecto que resulta inconfundible), y que no se haya encontrado ningún estado de carácter de adultos, a pesar de haberse hecho un esfuerzo considerable en este sentido. Esto puede tener distintas explicaciones, no excluyentes: a) Trabajo insuficiente b) Faltan explorar sistemas de caracteres c) Hay algún proceso biológico subyacente. Respecto a la explicación a) solo se puede decir que es bastante plausible; la mayoría de los sistemas

de caracteres presentados, con la posible excepción del dermatocráneo, fueron estudiados bastante superficialmente. Respecto a la explicación b), definitivamente es una posibilidad; hay sistemas como la musculatura de los miembros que prácticamente no fueron estudiados ni siquiera de manera superficial. En cuanto a la explicación c), probablemente se puedan imaginar muchas hipótesis, pero bastante difíciles de poner a prueba dado el conocimiento actual que se tiene de *Scinax*.

Otro punto interesante es que todos los clados del grupo de *S. catharinae* + *S. perpusillus* están soportados por transformaciones en caracteres musculares, mientras que solamente la mitad de los clados del grupo monofilético integrado por representantes de los restantes grupos de especies están soportados por transformaciones de caracteres musculares. Además la cantidad de transformaciones no autapomórficas es bastante mayor en el primer grupo mencionado (13 transformaciones) que en el segundo (5 transformaciones). Esta asimetría en la distribución de transformaciones por sistema de caracteres a lo largo del árbol es un fenómeno bastante interesante. Se desconoce si este tipo de asimetrías ha sido analizada previamente en la literatura; en todo caso sus posibles explicaciones podrían ser similares a las presentadas en el párrafo anterior para el fenómeno comentado entonces. En lo inmediato lo mas obvio de esta observación es que muestra cuán informativa puede ser la miología, especialmente de miembro anterior y posterior, en la investigación de las relaciones de las especies de los grupos de *S. perpusillus* y *S. catharinae*.

Grupos externos y caracteres interesantes

En el consenso, las especies de *Smilisca* resultan monofiléticas, y están mas emparentadas con *Scinax* que con las especies estudiadas de *Hyla*, que forman un grupo monofilético. Durante la etapa de estudio de caracteres de este análisis se advirtió que había estados de carácter que eran irrelevantes para resolver las relaciones dentro de *Scinax*, pero que eran bastante interesantes para futuros análisis en los que se incluyan las especies aquí utilizadas como grupo externo y que en su mayoría nunca habían sido utilizados en un contexto cladístico y en algunos casos ni siquiera habían sido descriptos. Algunos de estos caracteres son: el 9.0 (procesos alares del hioides ausentes) y el 7.0 (forámen oculomotor ausente), que se encontraron en *Phyllomedusa tetraploidea*; dado que los estados alternativos (7.1 y 9.1) son comunes a muchos

probable es que, los mismos sean una sinapomorfia de los Phyllomedusinae, de hecho, Trewavas (1933) y Manzano (1998) muestran hioides de otras especies de *Phyllomedusa* y de *Pachymedusa dacnicolor* (como *Phyllomedusa*) que también carecen de los procesos alares. No se tiene conocimiento sobre la distribución del estado 7.0 en otros Phyllomedusinae.

Otro carácter muy interesante es el patrón de vascularización de los riñones, que presenta un estado común (36.1) a las especies de *Hyla* y de *Smilisca* incluidas, pero su optimización es ambigua.

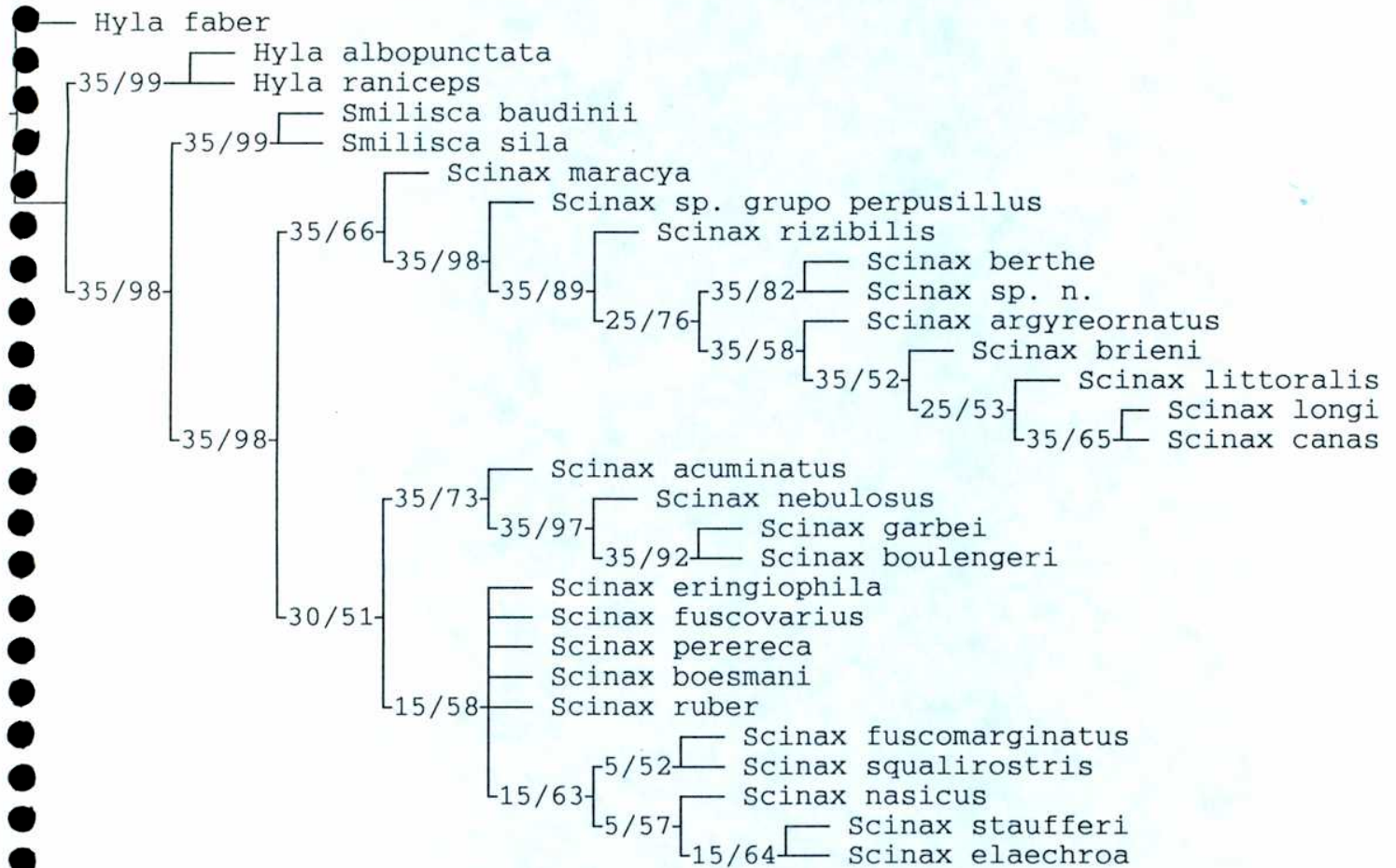
Por otro lado se han encontrado varias sinapomorfias que unen a *Hyla raniceps* con *H. albopunctata* y a estas dos con *Hyla faber*; sin duda estos caracteres serán útiles para análisis cladísticos de estos grupos.

Una lista exhaustiva de las sinapomorfias que unen a *Smilisca* con *Scinax* y a este clado con las *Hyla*, se brinda en el apéndice 2, y se considera que es irrelevante comentarlas aquí.

***Phyllomedusa* y Homoplasia**

La inclusión de *Phyllomedusa* en el análisis suscitó al principio varias dudas, puesto que Phyllomedusinae es un grupo muy autapomórfico y modificado anatómicamente; sin embargo, dada la abundancia de material de *Phyllomedusa tetraploidea*, se consideró que nada se perdía incluyéndolo en el análisis. La inclusión de esta *Phyllomedusa*, tuvo sin embargo un efecto distinto a lo que se creía originalmente. La topología del árbol resulta ser muy similar, incluyendo o excluyendo a *Phyllomedusa* (en este caso, enraizando con *Hyla faber*), sin embargo, lo que cambia bastante es el fit de varios caracteres, que tienen menos pasos extra. Esto se ve bien comparando los soportes del grupo de *S. ruber* cuando se incluye y cuando se excluye este representante (Fig. 13). La pregunta entonces es, ¿Por que incluir un taxon cuya presencia es irrelevante para la topología y su presencia le reduce el soporte a un grupo? En primer lugar, porque lo ideal es que un grupo esté bien soportado independientemente de qué taxa se incluyan en el análisis. La segunda respuesta es poco original; porque ilustra un problema práctico muy interesante de la cladística,

Figura 13.- Resultados del parsimony jackknifing (PE/Frecuencia en el primer valor de PE en que aparece el nodo) en el cual se excluyo a *Phyllomedusa tetraploidea*.



como lo es la influencia que ejercen caracteres que presentan homoplasia con taxa que reconocidamente están muy alejados del grupo de estudio, y que sin ser homoplásticos dentro del grupo o con taxa más próximos, provocan una reducción en el peso que recibe el carácter y por lo tanto reducen el peso del mismo en el momento de decidir por una topología u otra.

La laringe en análisis cladísticos de Anuros

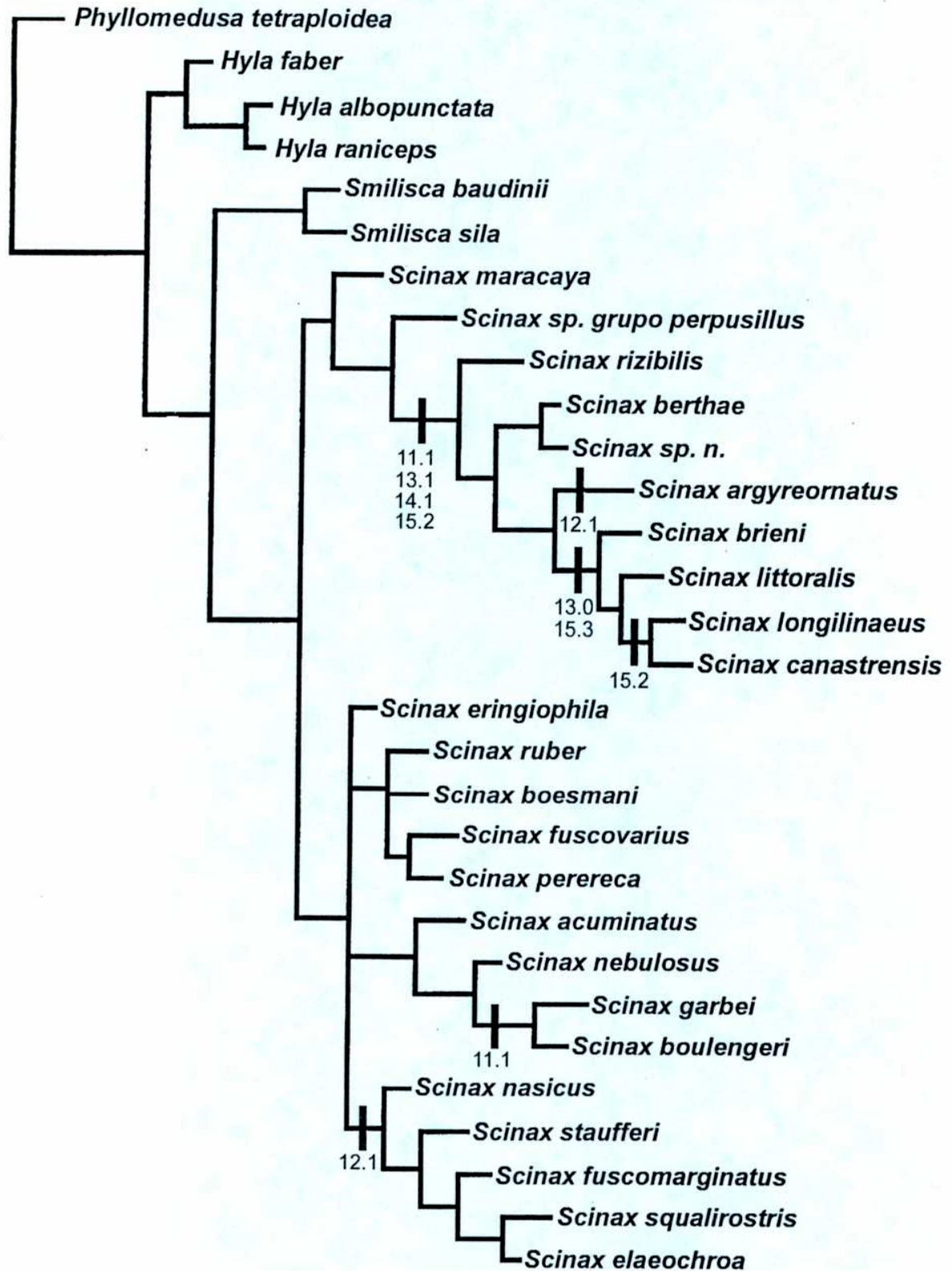
La morfología de la laringe de *Scinax* presentó una importante variación morfológica. De acuerdo con todos los análisis cladísticos publicados de anuros, éste parece ser el análisis que más caracteres de morfología laríngea ha incluido. Dado que no se conocen bien otros grupos, no es posible decir si la ausencia generalizada de caracteres de la laringe en otros análisis cladísticos es un reflejo de escasa variación morfológica o de que esta estructura es poco tenida en cuenta. Parecería ser esta última situación el caso usual; más aún, en la mayoría de las descripciones osteológicas la laringe es ignorada. La importante variación morfológica, asociada a la gran diversidad de vocalizaciones hacen de *Scinax* un grupo ideal para estudios de correlación estructura - función entre laringe y vocalizaciones.

Para demostrar la utilidad de la morfología laríngea en el análisis cladístico de *Scinax*, en la Fig. 14 se muestran optimizados varios de los estados de carácter de laringe que resultaron ser sinapomorfías comunes a todos los árboles igualmente parsimoniosos.

Evaluación del Parsimony jackknifing modificado

La utilización de un “barrido” en las probabilidades de eliminación de caracteres en el parsimony jackknifing resultó en el hallazgo de varios grupos cuyo soporte era levemente menor que con el 36%. Esto en cierta medida es una obviedad: cuanto menor sea la probabilidad de eliminar los caracteres, más se va a parecer el consenso de mayoría de los árboles resultantes al árbol que resultaría de la matriz original. Sin embargo, es un hecho que hay grupos que aparecen con una probabilidad de eliminación (PE) mayor que otros. Para un jackknife con el mismo PE, la frecuencia (F) con que aparecen los

Figura 14. – Algunos estados de carácter de laringe que son sinapomorfias comunes a todos los árboles hallados.



distintos grupos que son recuperados, es un claro índice del soporte relativo de cada uno de ellos. La interpretación de resultados de distintos PE en un principio resulta obvia: está más soportado el grupo que aparece a un PE mayor. Pero también es un dato importante la F con que aparece cada grupo en la primer PE y la F dentro de cada PE, y debe ser tenido en cuenta de alguna manera. Esta es la razón por la cual en las Figs. 11 y 12 se incluye además del PE en el cual aparece cada grupo, la F con que lo hace. Estos últimos son valores aproximados, puesto que para obtener los valores de F más exactos con los que aparece por primera vez cada grupo, sería necesario hacer un barrido de PE más exhaustivo que el planteado aquí.

Un punto más preocupante que surgió fue la presencia de nodos espurios a PE 40 y 35: en las mismas, los representantes de *Smilisca* y de *Hyla* formaban un grupo monofilético que no aparece en los árboles más parsimoniosos. La F era bastante baja, 53 % a PE 40 y 55% a PE 35. Este nodo luego colapsa a PE 30 y a PE 25 ya estaba en la posición en que aparece en los árboles más parsimoniosos. Este es un problema cuyo origen no es claro. Quizás una solución sea la siguiente: si después de revisar muchos casos se ve que estos nodos aparecen siempre con una frecuencia baja, podrían evitarse esos nodos haciendo un consenso de mayoría con un porcentaje mayor al 50% usual (por ejemplo 60%). Una consecuencia negativa de este procedimiento sería la subestimación de nodos reales que aparecen con frecuencia similar a la de los nodos espurios. Si esto se hiciera mediante el “barrido” de PE que se empleó en este trabajo, estos nodos podrían recuperarse.

Palabras finales

Si el género *Hyla* es parafilético, como la evidencia parece indicar, entonces muy posiblemente *Scinax* sea el género con mayor cantidad de especies de la subfamilia Hylinae. Los resultados del presente análisis sugieren perspectivas bastante interesantes para futuros estudios de *Scinax* y para comenzar a comprender sus relaciones cladísticas. Una pregunta obligada, ¿Cuál es la trascendencia de este trabajo? La trascendencia de un análisis cladístico, más allá de los caracteres descriptos, reside en cuán soportadas están las conclusiones que de él se desprenden. En este caso en particular, se encontró que el grupo de *S. catharinae*, tal cual fue redefinido aquí mismo, es un grupo monofilético muy bien soportado, y estrechamente relacionado con el grupo de *S. perpusillus*. El grupo de *S. rostratus* también resultó monofilético y muy soportado, pero sus relaciones con las especies de los grupos de *S. ruber* y de *S. staufferi* no están resueltas. La monofilia de los representantes de estos tres grupos (excluyendo a *S. maracaya*), está débilmente soportada, pero es un resultado interesante, puesto que implica un replanteo de las relaciones que es similar a las agrupaciones propuestas entre otros por Pombal, Bastos & Haddad (1995), pero con otros fundamentos. Con excepción de los pocos casos de clados bien soportados que se comentaron recién, los resultados son demasiado endebles como para plantear reagrupamientos o el abandono de algunos grupos (como los de *S. rostratus* y *S. staufferi*). En todo caso, este trabajo constituye un primer paso en el estudio de la filogenia de *Scinax*, y sienta las bases para futuros estudios.

Agradecimientos

La mayor parte de este trabajo se realizó gracias a una beca de la Fundación Antorchas para estudiantes. El viaje a Estados Unidos en el cual se estudiaron las *Scinax* del AMNH y del USNM se realizó gracias a un Collection Study Grant otorgado por el American Museum of Natural History. Agradezco mucho a estas instituciones por el apoyo brindado.

Mi director, Gustavo Scrocchi aceptó dirigir un proyecto faraónico como este con un coraje admirable.

Versiones preliminares de este trabajo fueron leídas por Gustavo J. Scrocchi, Pablo A. Goloboff, Esteban O. Lavilla, Fernando Lobo, Martín J. Ramírez, Gustavo R. Carrizo, José “Pepe” Langone y Diego Pol, todos ellos aportaron críticas y sugerencias muy útiles y constructivas, la mayoría de las cuáles fueron incorporadas en la versión definitiva. Mientras realizaba el trabajo Gustavo J. Scrocchi y Silvia Moro fueron verificando que los caracteres que yo encontraba no fueran solamente visibles a mis ojos (lo cual pasó algunas veces...); en especial Silvia y Adriana Manzano me ayudaron bastante con la miología. Con Pepe Langone, Esteban Lavilla, Gustavo Carrizo, y más recientemente con Paulo García, Celio Haddad y Helio R. Da Silva tuve discusiones muy provechosas sobre *Scinax*. Helio Da Silva además me sugirió, de acuerdo a los resultados inéditos de su tesis doctoral, los grupos externos.

Agradezco mucho a los curadores de todas las colecciones que enviaron material en préstamo o brindaron un espacio para trabajar cuando las visité: Darrel Frost (AMNH), Arturo Kehr (CECOAL), Celio F. B. Haddad (CFBH), Adriana Manzano (DIAM), Sonia Kretschmar (FML), Linda Trueb (KU), Paulo E. Vanzolini y Miguel T. Rodríguez (MZUSP), Lucindo Gonzales e Ingrid Fernandez (NKM), W. Ronald Heyer y Ron Crombie (USNM) y Arioaldo Giaretta (ZUEC).

Diego Pol, Sergio Daicz y mi hermano Guillermo me ayudaron mucho en la edición. Esteban O. Lavilla tomó la fotografía de la Fig. 9. Las ilustraciones de las Figs. 4, 5, 6 y 8 fueron hechas por Analma Dupuy y Nora Katowicz.

Por su gran ayuda y hospitalidad en New York le agradezco mucho a Darrel y Lynne Frost. En Brasil conté con la hospitalidad de Alexander y Adriene Persequillo, Gabriel y Fabiana Skuk y Paulo García. En Tucumán, los Scrocchi y Esteban Lavilla,

me recibieron durante años.

La mayoría del material Argentino que usé en este trabajo fue colectado en salidas al campo con otras personas. Por su ayuda y compañía agradezco a Diego Arrieta, Maria I. Evia, Juan Carlos Fernicola, Martín Ramirez, Marcelo López, Hector F. Baciluk, Juan C. Baciluk, Ariel López, Mariela Kogan, Virginia Ribetti, Rafael Lajmanovich, Pedro Cacivio, Diego Baldo, Maria L. Ponssa, Boris Blotto, Ernesto Krauczuk, Mariano Rodriguez, Diego Pol, Sebastian Lottito, Fabricio Cardozo Massa, Ignacio de Marco, Amaicha de Pino, Tamara Heer y Laura Lanari.

Mis intereses biológicos se vieron sumamente estimulados, desde muy chico, por mis padres y mi hermano, que siempre me acompañaron en todo, igual que mis abuelos, Marta y Carola.

Gustavo Carrizo me recibió en el Museo a los 9 años, y cuando quise empezar en serio, me dio, dentro sus posibilidades, libertad total para hacer lo que quisiera. Esteban O. Lavilla y Gustavo J. Scrocchi, al igual que la mayoría de los herpetólogos que trabajan o trabajaron en el Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo vienen siendo desde hace muchos años los que más contribuyeron a mi formación herpetológica y en gran medida, científica. De igual forma, Pablo Goloboff y Martín Ramirez han influido muchísimo en mi pensamiento sistemático.

En distintos momentos de mi carrera, Gustavo Somoza, Ana M. Baez, Diana D. Echeverría, Oscar Mercuri, Daniel Goldstein, Dante Paz y Pablo Penchaszadeh me brindaron su generosa ayuda.

Mi amistad con Ana Dogliotti, Virginia Ribetti y Diego Pol hizo que mi carrera sea mucho mas divertida, intensa y creativa. Tambien me diverti mucho con Valentina Ferreti, Paulo Llambias, Amaicha de Pino, Ignacio de Marco, Lorena Benseñor, Sebastian Laria, Sebastian Lottito, Veronica Zaldivar, Adriana Mancuso, Valeria ("RMN") Ruiz Moreno, Andrea Dugour, Carlos Diuk, Mariano Rodriguez, Fabricio Cardozo Masa, Lara Lopardo, Diego Weinberg y seguramente muchos otros, que no recuerdo en este momento.

Referencias Bibliográficas

Almeida, C. G. & Cardoso, A. J., 1985. - Variabilidade em medidas dos espermatozoides de *Hyla fuscovarí* (Amphibia, Anura) e seu significado taxonómico. *Rev. Brasil. Biol.* , **45**: 387-391.

Andrade, G. V. & Cardoso, A. J., 1987. - Reconhecimento do grupo *rizibilis*: Descrição de uma nova espécie de *Hyla* (Amphibia: Anura). *Rev. Bras. Zool.* , **3** (7): 433-440.

Andrade, G. V. & Cardoso, A. J., 1991. - Descrição de larvas e biologia de quatro espécies de *Hyla* (Amphibia, Anura). *Rev. Brasil. Biol.* , **51** (2): 391-402.

Cardoso, A. J. & Sazima, I. , 1980. - Nova espécie de *Hyla* do sudeste Brasileiro (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **40**:57-59.

Baez, A. M. & Basso, N. G., 1996. - The earliest known frogs of the jurassic of South America: Review and Cladistic appraisal of their relationships. *Müncher Geowiss. Abh.* , **30** (A): 131-158.

Baez, A. M. & Trueb, L., 1997.- Redescription of the paleogene *Shelania pascuali* from Patagonia and its bearing on the relationships of fossil and recent pipoid frogs. *Scient. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* , **4**: 1-41.

Barrio, A., 1962.- Los Hylidae de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires. Observaciones sistemáticas, ecológicas y análisis audioespectrografico del canto. *Physis* , **23** (65): 129-142.

Barrio, A., 1964. - Characteristics of *Hyla berthae* (Amphibia: Salientia). *Copeia* , 1964 (3): 583-585.

Bokermann, W. C. A., 1964. - Uma nova espécie de “*Hyla*” da serra do mar em São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.* , **24** (4): 429-434.

Bokermann, W. C. A., 1967. - Dos nuevas especies de *Hyla* del grupo *catharinae*. *Neotropica*, **13** (41): 61-66.

Bokermann, W. C. A., 1969. - Notas sobre “*Hyla aurata*” Wied, 1824 (Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **29** (2): 159-162.

Bokermann, W. C. A. & Sazima, I. , 1973. - Anfíbios Anuros da serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 1: Duas espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **33** (4): 521-528.

Boulenger, G. A., 1884. - Notes on batrachians. *Ann. Mag. Nat. Hist.* , **14** (84): 387-391.

Bremer, K., 1994. - Branch support and tree stability. *Cladistics*, **10**: 295-304.

Burton, T. C., 1996. - Adaptation and evolution in the hand muscles of Australo-Papuan Hylid frogs (Anura: Hylidae: Pelodryadinae). *Aust. J. Zool.* , **44**:611-623.

Burton, T. C., 1998. - Variation in the hand and superficial throat musculature of neotropical Leptodactylid frogs. *Herpetologica*, **54**(1): 53-72.

Burton, T. C., 1998b. - Are the distal extensor muscles of the fingers an adaptation to arboreality?. *J. Herpetol.* , **32** (4): 611-617.

Campbell, J. A. & Smith, E. N., 1992.- A new frog of the genus *Ptychohyla* (Hylidae) from the Sierra de Santa Cruz, Guatemala , and description of a new genus of Middle American stream-breeding treefrogs. *Herpetologica*, **48**: 153-167.

Caramaschi, U. & Kisteumacher, G., 1989.- Duas novas espécies de *Ololygon* Fitzinger, 1843, do sudeste do Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, N. S., Zool.*, **327**: 1-13.

Cardoso, A. J. & Haddad, C. F. B., 1982.- Nova espécie de *Hyla* da serra da Canastra (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **42** (3): 499-503.

Cardoso, A. J. & Sazima, I., 1980.- Nova espécie de *Hyla* do sudeste brasileiro (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **40** (1): 75-79.

Carvalho e Silva, S. P. & Telles de Carvalho e Silva, A. M. P., 1994. - Descrição das larvas de *Oloolygon albicans* e de *Oloolygon trapicheiroi* com consideracoes sobre sua biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Bras. Biol.* , 54 (1): 55-62.

Carvalho e Silva, S. P., Dos Reis Gomes, M. & Peixoto, O. L., 1995. - Descrição dos girinos de *Scinax angrensis* (B. Lutz, 1973) e de *Scinax kautskyi* (Carvalho e Silva e Peixoto, 1991) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , 55 (1): 61-65.

Cei, J. M., 1980. - *Amphibians of Argentina*. Monit. Zool. Ital., Monog. , 2: i-xii + 1-609.

Cochran, D. M., 1955. -Frogs of southeastern Brazil. *Bull. U.S. Natl. Mus.*, **206**: 1-423.

Crocroft, R. B., 1994. - A cladistic analysis of chorus frog phylogeny (Hylidae: *Pseudacris*). *Herpetologica*, **50** (4): 420-437.

da Cruz, C. A. G. & Peixoto, O. L., 1982.- Uma nova espécie de *Hyla* do estado do Espírito Santo, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.* , **42** (4): 721-724.

da Silva, H. R., 1997. - Two character states new for Hylinaes and the taxonomy of the genus *Pseudacris*. *J. Herpetol.* , **31**(4): 609-613.

de la Riva, I, Marquez, R & Bosch, J., 1994. - Advertisement calls of bolivian species of *Scinax* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, **64** (2): 75-85.

de Pinna, M. C. C., 1991.- Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, **7**: 367-394.

de Sá, R. O., Wassersug, R. J. & Kehr, A. I., 1997.- Description of tadpoles of three species of *Scinax* (Anura, Hylidae). *Herpetological Journal*, **7**: 13-17.

Duellman, W. E., 1970. - The hylid frogs of Middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **1**: 1-753.

Duellman, W. E., 1972a. - A new species of *Hyla* from Amazonian Ecuador. *Copeia*, **1972** (2): 265-271.

Duellman, W. E., 1972b. - South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zool. Mededel. Rijkmus. Nat. Hist. Leiden*, **47**:177-192.

Duellman, W. E., 1978. - The biology of an Equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **65**: 1-352.

Duellman, W. E., 1993. - Amphibian species of the world: Additions and corrections. *Univ. Kansas Spec. Publ. Mus. Nat. Hist.*, **21**: 1- 372.

Duellman, W. E. & Campbell, J. A., 1992. - Hylid frogs of the genus *Plectrohyla*: Systematics and phylogenetic relationships. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, **181**:1-32.

Duellman W. E. & de Sá, R. O., 1988. - A new genus and species of South American hylid frog with a highly modified tadpole. *Tropical Zoology*, **1**: 117-136.

Duellman, W. E. & Trueb, L., 1966. - Neotropical hylid frogs genus *Smilisca*. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.*, **17** (7): 281-375.

Duellman, W. E. & Trueb, L., 1994.- Biology of Amphibians. The Johns Hopkins University Press, i + xix + 670pp.

Duellman, W. E. & Pyles, R. A., 1983. - Acoustic resource partitioning in Anuran communities. *Copeia*, 1983 (3): 639-649.

Duellman, W. E. & Wiens, J. J. , 1992.- The status of the Hylid frog genus *Ololygon* and the recognition of *Scinax* Wagler, 1830. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **151**: 1-23.

Dunlap, D., 1960. - The comparative myology of the pelvic appendage in the Salientia. *J. Morphol.* , **106**: 1-76.

Dunn, E R., 1933. - A new *Hyla* from the Panama Canal Zone. *Occ. Pap. Boston Soc Nat. Hist.* , **8**: 61-64.

Echeverría, D. D., 1997. - Microscopía electrónica de barrido del aparato bucal de *Hyla strigilata eringiophila* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae) con comentarios que facilitan su identificación durante la metamorfosis y postmetamorfosis. *Physis*, Secc. B., **54** (126-127): 1-6.

Fabrezi, M., 1992. - El carpo de los Anuros. *Alytes*, **10** (1): 1-29.

Fabrezi, M. & Vera, R., 1997. - Caracterización morfológica de larvas de Anuros del noroeste Argentino. *Cuad. Herp.* , **11** (1-2): 37-49

Farris, J. S., 1969. - A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.*, **18**: 374-385.

Farris, J. S., 1983. - The logical basis of phylogenetic analysis. En Platnick, N. I. & Funk, V. A. (eds.), *Advances in Cladistics*, vol. 2. Columbia Univ. Press, New York, pp. 7-36.

Farris, J. S., Albert, V. A., Källersjö, M., Lipscomb, D. & Kluge, A. G., 1996. - Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics*, **12** (2): 99-124.

Ford, L. S. & Cannatella, D. C., 1993.- The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, **7**:94-117.

Fouquette, M. J. & Delahoussaye, A. J., 1977. - Sperm morphology in the *Hyla rubra* group (Amphibia, Anura, Hylidae), and its bearing on generic status. *J. Herpetol.* , **11**(4): 387-396

Gallardo, J. M., 1961.- *Hyla strigilata* Spix e *Hyla squalirostris* A. Lutz en la República Argentina; y algunas observaciones sobre otros anfibios del grupo de *Hyla rubra* Daudin. *Com. Mus. Arg. Cs. Nats. "Bernardino Rivadavia"*, Zool. , **3** (5): 145-158.

Gaupp, E., 1896.- A. Ecker's und R. Wiedersheim's *Anatomie des Frosches*. Breunschweg: Friedrich Vieweg und Sohn.

Goloboff, P. A., 1993. - Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, **9**:83-91.

Goloboff, P. A., 1993. - Pee-Wee y NONA. Programas de computadora y documentación. New York.

Goloboff, P. A., 1995. - Parsimony and weighting: A reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, **11**: 91-104.

Goloboff, P. A., 1997. – FQ. Programa. San Miguel de Tucumán.

Goloboff, P. A., 1998. – Adtobin. Programa. San Miguel de Tucumán

Haddad, C. F. B. & Pombal Jr., J. P., 1987.- *Hyla hiemalis*, nova espécie do grupo *rizibilis* do estado de São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.*, **47** (1/2): 127-132.

Hennig, W., 1968.- Elementos de una sistematica filogenetica. Eudeba. 353 p.

Hero, J. M. & Mijares-Urrutia, A., 1995. - The tadpole of *Scinax rostrata* (Anura: Hylidae). *J. Herpetol.*, **29** (2): 307-309.

Heyer, W. R., Rand, A. S., Goncalves da Cruz, C. A., Peixoto, O. L. & Nelson, C. E., 1990. - Frogs of Boraceia. *Arquivos de Zoolgia*, **31**: 237-410.

Izecksohn, E., 1997. - Novo gênero de Hylidae Brasileiro (Amphibia, Anura). *Rev. Univ. Rural, Ser. Cienc. Vida*, **18** (1-2): 47-52.

Jungfer, K. H., 1986. - Beobachtungen an *Oloolygon boulengeri* (Cope, 1887) und andern "knickzehenlaubfroschen". *Herpetofauna* **9** (46): 6-12.

Jurgens, J. D., 1971. - The morphology of the nasal region of Amphibia and its bearing on the phylogeny of the group. *Ann. Univ. Stellenbosch*, **46** Ser. A (2): 1-146.

Källersjö, M., Farris, J. S., Kluge, A. G. & Bult, C., 1992. - Skewness and permutation. *Cladistics*, **8**: 275-287.

Klappenbach, M. A. & Langone, J. A., 1992. - Lista sistemática y sinonimica de los Anfibios del Uruguay con comentarios y notas sobre su distribución. *Ann. Mus. Nat. Hist. Montevideo*, 2a Serie, **8**: 164-222.

Langone, J. A., 1991. - Identidad de *Hylella anisitsi* Méhely, 1904 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Com. Zool. Mus. Nat. Hist. Montevideo*, **12** (176): 1-3.

Langone, J. A. & Cardoso, A. J., 1997. - Morfología larval externa de *Scinax eringiophila* (Gallardo, 1961) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, **12** (187): 1-9.

Langone, J. A. & Prigioni, C. M., 1988. - Nuevas contribuciones a la distribución geográfica de *Hyla berthae* Barrio, 1962 (Anura, Hylidae). *Bol. Soc. Zool. Uruguay* (2^{da} Epoca), **4**: 1-4.

León, J. R., 1969. - The systematics of frogs of the *Hyla rubra* group in Middle America. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Pub.*, **18**: 505-545.

Lipscomb, D. L., 1992. - Parsimony, homology and the analysis of multistate characters. *Cladistics*, **8**: 45-65.

Lutz, B., 1954. - Anfíbios Anuros do Distrito Federal. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, **52** (1): 155-238.

Lutz, B., 1968.- New brazilian forms of *Hyla*. *The Pearce-Sellards Series*, **10**: 3-18.

Lutz, B., 1973. - *Brazilian species of Hyla*. Austin, Univ. of Texas Press.

Manzano, A. S., 1998. - Estudio comparativo de la miología de la cintura pectoral de algunos Phyllomedusinos (Anura: Hylidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **15** (2): 255-277.

Martin, W. F., 1972. - Evolution of vocalization in the genus *Bufo*. En Blair, W. F. (Ed.), *Evolution in the genus Bufo*. University of Texas Press, pp. 279-309.

McDiarmid, R. W. & Altig, R., 1990. - Description of a bufonid and two hylid tadpoles from western Ecuador. *Alytes*, **8** (2): 51-60.

Peixoto, O. L., 1987. - Caracterização do grupo “*perpusilla*” e revalidação da posição taxonomica de *Ololygon perpusilla perpusilla* e *Ololygon perpusilla v-signata*. (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J.*, jan/Dez., **1987**: 37 – 49.

Peixoto, O. L., 1988a. - Sobre o “status” de *Hyla catharinae alcatraz* B. Lutz 1973, com a descrição de uma nova espécie para o grupo “*perpusilla*” (Amphibia, Anura, Hylidae). *Acta Biologica Leopoldensia*, **10** (2): 253-267.

Peixoto, O. L., 1988b. - Duas novas espécies de *Ololygon* do grupo “*perpusilla*” (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J.*, jan/Dez, **1988**: 27-37.

Peixoto, O. L. & Weigoldt, P., 1987. - Notes on *Ololygon heyeri* Weigoldt 1986 from Espírito Santo, Brasil (Amphibia: Salientia: Hylidae). *Senckenbergiana Biol.*, **68** (1/3): 1-9.

Pombal Jr. , J. P., 1997. - Distribuição espacial e temporal de Anuros (Amphibia) em um poça permanente na serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, **57** (4): 583-594.

Pombal Jr. , J. P. & Bastos, R. P., 1996.- Nove espécies de *Scinax* Wagler, 1830 do Brasil central (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro, N. S., Zool.*, **371**: 1-11.

Pombal Jr. , J. P. & Gordo, M., 1991. - Duas novas espécies de *Hyla* da floresta atlântica no estado de São Paulo (Amphibia, Anura). *Mem. Inst. Butantan*, **53** (1): 135-144.

Pombal Jr., J. P. & Haddad, C. F. B., 1992.- Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil Oriental, com descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.*, **52** (2): 217-229.

Pombal Jr., J. P., Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B., 1995. - Vocalizações de algumas espécies do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) do sudeste do Brasil e comentários taxonômicos. *Naturalia*, **20**: 213-225.

Pombal Jr., J. P., Haddad, C. F. B. & Kasahara, S., 1995. - A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from southeastern Brazil, with comments on the genus. *J. Herpetol.*, **29** (1): 1-6.

Savage, J. M. & Heyer, W. R., 1969. - The tree-frogs (family Hylidae) of Costa Rica: diagnosis and distribution. *Rev. Biol. Tropical*, **16** (1): 1 – 127.

Spirandeli-Cruz, E. F., 1991. - Estudo comparativo da morfologia oral interna de larvas de Anfíbios Anuros que ocorrem na região de Botucatu, (Amphibia, Anura). Tesis Doctoral, Instituto de Biociencias, Universidade de São Paulo, 237 pp.

Trewavas, E., 1933. - The hyoid and larynx of the Anura. *Phil. Trans. Royal Soc. London*, **222**: 401-527.

Trueb, L., 1973. - Bones, frogs, and evolution. En Vial, J. L. (ed.): *Evolutionary biology of the Anurans: Contemporary research on major problems*. Univ. of Missouri Press, pp. 65-132.

Trueb, L., 1993. - Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. En Hanken, J & Hall, B. K. (eds.): *The Skull*. Chicago Univ. Press. Vol. 2: 255-343.

Trueb, L. & Cannatella, D. C., 1986.- Systematics, Morphology and Phylogeny of the genus *Pipa* (Anura, Pipidae). *Herpetologica*, **42**: 412-449.

Tyler, M. J., 1971. - Observations on anuran myo-integumental attachments associated with the vocal sac apparatus. *J. Nat. Hist.*, **5**: 225-231.

Van Dijk, D. E., 1966. - Systematics and field keys to the families, genera and described species of southern Africa anuran tadpoles. *Ann. Natal Mus.*, **18** (2): 231-286.

Vizotto, L. D., 1967. - Desenvolvimento de Anuros da região norte-occidental do estado de São Paulo. Tesis Doctoral, Depto. de Zoologia, Universidade de São Paulo, 167 pp.

Wassersug, R. J., 1976 a. - Oral morphology of anuran larvae: Terminology and general description. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **48**: 1-23.

Wassersug, R. J., 1976b. - A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain. Tech.*, **51** (2): 131-134.

Wassersug, R. J., 1980. - Internal oral features of larvae from eight anuran families: Functional, systematic, evolutionary and ecological considerations. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, **68**: 1-146

APÉNDICE 1

Lista de sinapomorfías comunes a todos los árboles

A continuación se presenta una salida del programa Piwe, en la que se ha incluido primero un árbol de consenso estricto con sus nodos numerados, para poder interpretar la lista de sinapomorfías.

	En todos los árboles	En algunos árboles
<i>Hyla faber</i>	49: 1 --> 0	-----
<i>Hyla albopunctata</i>	-----	-----
<i>Hyla raniceps</i>	-----	-----
<i>Smilisca baudinii</i>	8: 0 --> 1 44: 1 --> 0	-----
<i>Smilisca sila</i>	9: 1 --> 0 40: 0 --> 1 74: 0 --> 1	-----
<i>Scinax acuminatus</i>	21: 0 --> 1 30: 0 --> 1 51: 0 --> 2	37: 0 --> 1
<i>Scinax argyreornatus</i>	12: 0 --> 1 35: 0 --> 2 37: 0 --> 1 39: 0 --> 1 53: 0 --> 1 55: 1 --> 0 57: 1 --> 2 59: 0 --> 1	-----
<i>Scinax berthae</i>	32: 0 --> 1	-----
<i>Scinax brieri</i>	26: 0 --> 1 34: 0 --> 1	-----
<i>Scinax longilinaeus</i>	-----	-----
<i>Scinax eringiophila</i>	-----	-----
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	11: 0 --> 1 68: 1 --> 0	-----
<i>Scinax fuscovarius</i>	21: 0 --> 1	6: 2 --> 0

	En todos los árboles	En algunos árboles
<i>Scinax littoralis</i>	1: 0 --> 1 20: 1 --> 0	-----
<i>Scinax canastrensis</i>	15: 3 --> 2 37: 0 --> 1 50: 1 --> 0	-----
<i>Scinax maracaya</i>	0: 1 --> 0 6: 0 --> 4 8: 0 --> 2 47: 2 --> 1	-----
<i>Scinax nasicus</i>	-----	-----
<i>Scinax nebulosus</i>	6: 0 --> 4 35: 0 --> 2	
<i>Scinax perereca</i>	1: 0 --> 1 4: 0 --> 1	-----
<i>Scinax rizibilis</i>	0: 1 --> 0 1: 0 --> 1 6: 0 --> 3 34: 0 --> 1 37: 0 --> 1 40: 01 --> 2 61: 0 --> 1	-----
<i>Scinax squalirostris</i>	20: 0 --> 2 24: 1 --> 0 42: 1 --> 0 54: 1 --> 0	-----
<i>Scinax staufferi</i>	16: 2 --> 1 20: 0 --> 1 25: 1 --> 2 32: 1 --> 0 45: 1 --> 0	-----
<i>Scinax sp. n.</i>	-----	-----
<i>Scinax garbei</i>	62: 0 --> 1 69: 1 --> 0	-----
<i>Scinax elaeochroa</i>	-----	-----
<i>Scinax boesmani</i>	54: 0 --> 1	-----
<i>Scinax boulengeri</i>	30: 0 --> 1 47: 2 --> 1 49: 2 --> 3	-----

	En todos los árboles	En algunos árboles
<i>Scinax sp. grupo perpusillus</i>	17: 1 --> 0 31: 1 --> 0 47: 2 --> 3 51: 0 --> 1 52: 0 --> 1 55: 1 --> 2 74: 0 --> 2	-----
<i>Scinax ruber</i>	16: 1 --> 0	69: 1 --> 0
Nodo 30	5: 0 --> 1 8: 0 --> 1 25: 0 --> 1 40: 0 --> 1 70: 0 --> 1	-----
Nodo 31	47: 2 --> 0 49: 2 --> 1 73: 0 --> 1	-----
Nodo 32	34: 0 --> 2 49: 2 --> 3 51: 0 --> 1 52: 0 --> 1 54: 0 --> 1 56: 0 --> 1 58: 0 --> 1	-----
Nodo 33	2: 0 --> 1 33: 0 --> 1	-----
Nodo 34	0: 1 --> 0 44: 1 --> 0	-----
Nodo 35	46: 1 --> 0	-----
Nodo 36	13: 1 --> 0 15: 2 --> 3 57: 1 --> 0	-----
Nodo 37	51: 0 --> 1 52: 0 --> 1 56: 0 --> 1 58: 0 --> 1 74: 0 --> 1	-----
Nodo 38	20: 0 --> 12 46: 0 --> 1	-----

	En todos los árboles	En algunos árboles
Nodo 39	11: 0 --> 1 13: 0 --> 1 14: 0 --> 1 15: 0 --> 2 16: 2 --> 0 45: 1 --> 0 50: 0 --> 1	-----
Nodo 40	18: 1 --> 0 24: 1 --> 0 33: 1 --> 0 38: 0 --> 1 39: 1 --> 0 54: 0 --> 1	-----
Nodo 41	48: 0 --> 1	-----
Nodo 42	49: 2 --> 1	-----
Nodo 43	49: 2 --> 1	-----
Nodo 44	6: 1 --> 0 35: 0 --> 1	37: 0 --> 1
Nodo 45	25: 0 --> 1 54: 0 --> 1	----- -----
Nodo 46	12: 0 --> 1	-----
Nodo 47	11: 0 --> 1 16: 2 --> 0	55: 1 --> 0
Nodo 48	3: 1 --> 0 27: 0 --> 1 28: 0 --> 1 29: 0 --> 1 54: 0 --> 1	-----
Nodo 49	60: 0 --> 1 68: 1 --> 2 71: 0 --> 1 72: 0 --> 1	41: 1 --> 0
Nodo 51	16: 2 --> 1	6: 1 --> 2
Nodo 54	62: 1 --> 0 64: 0 --> 1 68: 0 --> 1	66: 0 --> 1

	En todos los árboles	En algunos árboles
Nodo 55	5: 0 --> 1 19: 0 --> 1 22: 0 --> 1 32: 23 --> 01 42: 0 --> 1 65: 0 --> 1 75: 0 --> 1	-----
Nodo 56	16: 1 --> 2 17: 0 --> 1 23: 0 --> 1 37: 1 --> 0 43: 0 --> 1	-----
Nodo 57	0: 0 --> 1 3: 0 --> 1 7: 0 --> 1 9: 0 --> 1 15: 3 --> 0 16: 0 --> 1 18: 0 --> 1 24: 0 --> 1 31: 0 --> 1 33: 0 --> 1 39: 0 --> 1 44: 0 --> 1 62: 0 --> 1 64: 1 --> 0 68: 2 --> 0 71: 2 --> 01	-----

APÉNDICE 2

Matriz de datos

Los corchetes encierran estados polimórficos. Un signo de interrogación indica un estado desconocido. Un guión indica un estado no comparable.

	0	1	23456	78911	1	111	1	1	112	2	2222222233	3	3333	3	3	344	444444	445	55555	55556	66666	666	6	77777	7
				01	2	345	6	7	890	1	2345678901	2	3456	7	8	901	234567	890	12345	67890	12345	678	9	01234	5
Phyllomedusa tetraploidea	0	0	0000?	0-000	0	003	0	0	000	0	000-000000	-	0000	1	0	000	000002	020	00?0?	0?0?0	00010	002	[01]	02000	0
Hyla faber	1	0	-100?	10110	0	000	1	0	100	0	0010000001	3	1001	1	0	100	0011?0	000	00?0?	0?0?0	01000	010	0	00010	0
Hyla albopunctata	1	0	-1010	11100	0	000	1	0	100	0	0011000001[12]	1001	1	0	110	0011?0	010	00?0?	0?0?0	01000	010	0	11010	0	
Hyla raniceps	1	0	-1010	11110	0	000	1	0	100	0	0011000001[23]	1001	1	0	110	0011?0	010	00?0?	0?0?0	0100?	010	0	11010	0	
Smilisca baudinii	1	0	-100?	11100	0	00?	?	[01]	100	0	0110000001	3	1201	0	0	100	010002	030	11011	11100	01000	010	1	00?0?	0
Smilisca sila	1	0	-100?	10000	?	0?0	2	1	100	0	01?000001	3	1201	0	0	111	011002	030	11011	11100	010?0	0?0	1	0?0?1	0
Scinax acuminatus	1	0	00010	10110	0	000	2	1	110	1	1110000011[01]	1000	1	0	100	1111?2	020	20?0?	0?0?1	00011	102	1	01100	1	
Scinax argyreornatus	1	0	00010	10111	1	112	0	1	012	0	110-000001	0	0020	1	1	101	111012	1?1	11110	12110	0100?	000	1	00001	?
Scinax berthae	1	0	11010	10111	0	112	0	1	012	0	110-000001	1	1000	0	1	001	111012	1?1	00?11	0?0?0	01001	000	0	00000	1
Scinax brieni	1	0	00014	10111	0	013	0	1	011	0	110-100001[01]	0100	0	1	011	111012	1?1	11011	1010?	??0??	???	?	??0??	?	
Scinax longilinaeus	0	0	00014	10111	0	013	0	1	011	0	110-000001[01]	0000	0	1	011	110002	1?1	11011	10100	1100?	000	1	00001	?	
Scinax eringiophila	[01]	0	01011	10110	0	000	2	1	110	0	1110000001	1	1000	0	0	10[01]	1111?2	020	00?0?	0?0?0	00011	??1	1	00?00	1
Scinax fuscumarginatus	1	0	00010	10111	1	004	2	1	110	0	11?000001	1	1010	1	0	101	1111?2	020	00?11	0?0?0	000??	??0	?	00?0?	?
Scinax fuscovarius	[01]	0	01010	10110	0	000[12]	1	110	1	1110000001	1	1000	1	0	101	111002	1?1	11011	10100	0?00?	??0	?	00?0?	?	
Scinax littoralis	1	1	00014	10111	0	013	0	1	010	0	110-000001	0	0000	0	1	011	111002	1?1	11011	10100	0?00?	??0	1	00?0?	?
Scinax canastrensis	0	0	00010	10111	0	012	0	1	011	0	110-000001[01]	0000	1	1	011	110002	1?0	11011	1010?	??0??	???	?	??0?1	?	
Scinax macacaya	0	0	01014	12110	0	000	2	1	110	0	1110000001[01]	1000	0	0	101	1111?1	1?0	00?0?	0?0?0	0?0?0	???	?	??0?0	?	
Scinax nasicus	1	0	01011	10110	1	001	2	1	110[01]	0	1110000001	1	1000[01]	0	100	1111?2	020	00?0?	0?0?0	00011	101	1	00000	1	
Scinax nebulosus	1	0	00014	10110	0	000	2	1	110	0	1110011101	0	1020	-	0	100	1111?2	020	00?11	0?0?0	000??	???	?	??0?0	?
Scinax perereca	[01]	1	01112	10110	0	000	1	1	110	0	1110000001	1	1000	0	0	101	1111?2	010	00?0?	0?0?0	00011	101	1	00000	1
Scinax rizibilis	0	1	01013	10111	0	112	0	1	010	0	110-000001	0	0100	1	1	021	111002	1?1	00?11	0?0?0	1?00?	??0	1	0?0??	?
Scinax squalirostris	[01]	0	01010	10110	1	000	2	1	112	0	110-000001	1	1010	1	0	101	0111?2	010	00?0?	0?0?0	00011	101	1	00000	1
Scinax staufferi	1	0	00011	10110	1	001	1	1	111	0	1112000001	0	1000	0	0	101	111022	020	00?11	0?0?0	000??	???	1	00?00	?
Scinax sp.n.	1	[01]	11010	10111	0	112	0	1	012	0	110-000001	0	1000	0	1	011	111012	1?1	00?11	0?0?0	??0??	???	?	??0?0	?
Scinax garbei	1	0	00010	10111	0	004	0	[01]	110	0	1110011101[01]	1000	0	0	100	1111?2	020	00?10	0?0?1	0111?	002	0	02100	?	
Scinax elaeochroa	0	0	??0??	10?1?	?	???	?	?	1	110	0	1111000001[01]	0?0?	1	0	101	1111?2	010	00?11	0?0?0	0001?	101	1	00000	1
Scinax boesmani	1	0	01012	10110[01]	000	1	1	110	0	1110000001	1	1000[01]	0?0?	0	101	1111?2	020	00?10	0?0?0	??0??	???	?	??0??	?	
Scinax boulengeri	1	0	00010	10111	0	003	0	1	110	0	1110001111	0	0000	0	0	100	1111?1	030	00?10	0?0?1	001?0	???	1	??0?0	?
Scinax gr. perpusillus	1	0	0?0?1	10110	0	000	2	0	010	0	110-000000	-	0000	0	1	001	1111?3	1?0	11012	0?000	0100?	??0	1	0?002	?
Scinax ruber	1	0	01012	10110	0	000	0	1	110	0	1110000001[01]	0?0?	000	1	0	101	1111?2	020	00?0?	0?0?0	0?0??	??1	0	0?0?0	?

APÉNDICE 3

Lista de fuentes de estados de caracteres tomados de la bibliografía. Los números encerrados entre corchetes se refieren a estados de carácter que fueron interpretados a partir de las ilustraciones y no son comentados en los respectivos textos

Especie	Carácter	Fuente
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	74	Pombal & Haddad (1992), obs. Pers.
<i>Hyla faber</i>	65-66	Spirandeli-Cruz(1991), obs. pers.
	74	Pombal (1997), obs. Pers.
<i>Hyla raniceps</i>	74	Cei, 1980, obs.pers.
<i>Hyla albopunctata</i>	65-66	Spirandeli-Cruz (1991)
	74	Cei (1980); Obs. Pers.
<i>Smilisca baudinii</i>	74	Duellman & Trueb (1966)
<i>Scinax argyreornatus</i>	74	Haddad, com. pers
<i>Scinax acuminatus</i>	74	Cei (1980); obs. pers.
<i>Scinax berthae</i>	65	Spirandeli-Cruz (1991)
	74	Barrio (1962); obs. Pers
<i>Scinax brienii</i>	74	Heyer et al.(1992)
<i>Scinax longilinaeus</i>	74	Andrade & Cardoso (1991)
<i>Scinax eringiophila</i>	60 – 64, 68-69, 71	Echeverría(1997); Langone & Cardoso (1997)
	65	Echeverría (1997)
	74	Gallardo (1961), obs. Pers.
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	60-63, [68], [70], 71	Vizotto (1967)
	74	Vizotto (1967), Pombal (1997),
<i>Scinax fuscovarius</i>	65-66	Spirandeli-Cruz (1991), obs. pers.
<i>Scinax canastrensis</i>	74	Cardoso & Haddad (1982)
<i>Scinax littoralis</i>	60-61, 63, [64], [68-71], 74	Pombal & Gordo (1991)
<i>Scinax maracaya</i>	60-61, 63, 74	Cardoso & Sazima (1980)
<i>Scinax nasicus</i>	74	Cei (1980); Obs. Pers.
<i>Scinax nebulosus</i>	74	De la Riva et al. (1994)
<i>Scinax perereca</i>	74	Pombal, Haddad & Kasahara (1995)
<i>Scinax rizibilis</i>	60-63, [64], 68,[69], [71]	Bokermann (1964)
<i>Scinax squalirostris</i>	74	Barrio (1962); obs. Pers
<i>Scinax staufferi</i>	74	Duellman (1970)
<i>Scinax garbei</i>	74	Duellman (1978)
<i>Scinax elaeochroa</i>	74	Duellman (1970)
	75	Jungfer (1986)
<i>Scinax boulengeri</i>	60-63, [68], 69, [71], 74	Leon (1969),Duellman (1970)
	75	Jungfer (1986)
<i>Scinax ruber</i>	60, 61,63, [68], 69, [71], 74	Duellman (1970, 1978)
<i>Scinax</i> sp. grupo <i>perpusillus</i>	60-61,[62],63-64,68-69,71,73, 74	Peixoto (1987, 1988a, 1988b)

APÉNDICE 4

Material estudiado

Acrónimos usados:

AMNH: American Museum of Natural History, New York, EEUU.

CECOAL: Centro de Ecología aplicada del litoral, Corrientes, Argentina

CENAI: Colección del centro Nacional de Investigaciones Iológicas, actualmente depositado en el MACN.

CFBH: Colección de Celio F. B. Haddad, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

DIAM: Colección del Centro Científico de Diamante, Entre Ríos.

FML: Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina

KU: Museum of Natural History, The University of Kansas, Lawrence, Kansas, EEUU

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.

MZUSP: Museo de Zoología, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

NKM: Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

USNM: United States National Museum – Smithsonian Institution, Washington, EEUU.

WCAB: Colección de Werner C. A. Bokermann. Esta colección se encuentra depositada en el MZUSP y está renumerada. Cuando se revisó material típico que había sido citado originalmente con número WCAB, se trató de incluir al mismo.

ZUEC: Museo de Historia Natural, Universidade de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.

Abreviaciones usadas:

M – Ejemplar del cual se estudió su miología

A – Ejemplar diafanizado y tenido con alizarina

AA – Ejemplar diafanizado y tenido con Alizarina y Alcian Blue

ES – Esqueleto seco

C – Cráneo; se refiere a esqueletos secos de los que solo se conservaba el cráneo.

* - Especie examinada pero no incluida en el análisis.

Scinax acuminatus: MACN 36941-36944 (AA), 36945-36947(M), 36948-36960, 36961 (larvas). *Scinax agilis**: MZUSP 74232 (paratipo), CFBH 1945 (M), 1942, 1944, 1947, 1938. *Scinax ariadnae**: MZUSP 74189 (ex WCAB 29492, holotipo), 74200 (ex WCAB 29493), AMNH 78229 (paratipo), 79863-79865, ZUEC sin numero (larvas), *Scinax argyreornatus*: CFBH 1233 (M), 1293 (M, AA), 1294 (M), 1283, 1292, 1298. *Scinax berthae*: MACN 36983-36985 (M), 36986-36988 (AA), 36989-36999, CECOAL 001 (larva), USNM 346876 (larva). *Scinax boesmani*: MZUSP 56934 (M, AA), 56937 (M, AA), 56936 (M), 56937, 56938, AMNH 140753 (M). *Scinax boulengeri*: AMNH 55448, 55451, 56446, 69764, 69765, 73445, 81526, KU 64324 (M), 103602, 103619-103620 (AA). *Scinax brienii*: MACN 16994-16995, 16886 (M, AA). *Scinax canastrensis*: ZUEC 4188-4191, 4193 (paratipos), 4337, 4340, 4441 (M, AA). *Scinax carnevalli**: MZUSP 61045-61048 (paratipos). *Scinax centralis**: CFBH 2640-2644 (paratipos). *Scinax duartei**: AMNH 104125-104127. *Scinax elaeochroa*: KU 68290 (A), 68291 (A), 68387 (larvas), AMNH 113951-58, 113959 (M), 113960-113964. *Scinax eringiophila*: MACN 30220, 34733-34735 (M), 34736-34742, 36697-36698, 36962-36964 (AA). *Scinax fuscomarginatus*: MACN 37008-37010, 37006 (M, AA), 37007 (M), 37011-37012 (AA). *Scinax fuscovarius*: MACN 18861 (AA), 34998-34013, 36912-36914 (AA), 36915-36925 (M), 36932 (larvas), FML 7930 (larvas). CENAI 19, 1695-1696, 1734-1735, 2483. *Scinax garbei*: MZUSP 32941(M), 32943 (M), AMNH 86810 (M), 86792 (AA), 86793 (AA), 86787-86791, 86794-86937, 93194-93196, KU 152988 (A), 152990 (A), 150224 (M), 121425 (larvas). *Scinax hiemalis**: MZUSP 60555 (holotipo), 60556-60557 (paratipos). *Scinax jureia**: MZUSP 74209 (paratipo, ex WCAB 49661), 74237-74238 (ex WCAB 49662 -49663). *Scinax littoralis*: CFBH 1106, 1109, 1110, 1112 (M), 1114, 1115 (M, AA). *Scinax longilinaeus*: ZUEC 7614, 4340, 7608, 7607, 7609 (M, AA), 7612, 76070. *Scinax maracaya*: MZUSP 73696 (paratipo), 59550, ZUEC 4345 (M, AA), 8300, 10845, 10861. *Scinax littoralis*: CFBH 1106, 1109, 1110, 1112 (M), 1114, 1115 (M, AA). *Scinax nasicus*: MACN 34910 (larvas), 36894-36902 (AA), 36933-36935 (M), 36936-36940. *Scinax nebulosus*: NKM 884, 885, 886(M, AA), 887, 888(M), 2634, 3126 (M).

*Scinax ranki**: MZUSP 74285-74287. *Scinax ruber*: NKM 35-36, 113-115, 255, 1640 (M, AA), 1661 (M, AA). *Scinax rizibilis*: CFBH 1790 (M), 1796 (M, AA), 1795, 1797, 1798, 1802. *Scinax perereca*: MACN 35096-105, 36926-36927 (AA), 36928-36930 (M), 36931 (larvas). *Scinax sp. n.*: MACN 35258-35260 (AA), 35262-35262 (M), 35263-35278. *Scinax* sp. grupo *perpusillus*: MZUSP 9769-9770, 9772 (m, AA), 9773, 9775-9776. *Scinax squalirostris*: MACN 36973-36982, 36967-70 (M), 29971-29972 (AA), 15074 (AA), 36971-36972 (AA), DIAM 005 (larvas). *Scinax staufferi*: MACN 36874-75, 36876-77 (M, AA), 36878, USNM 523501 (larvas), 523503 (larvas). *Hyla albopunctata*: USNM 507872 (larvas), 507873 (larvas), CENAI (MACN) 1287, 2836, 2861, 2890, 1366, 1367, 1383-1385, 4595, MACN 33469-33470, 34166, 34169-34170, 36565. *Hyla faber*: KU 92309 (ES), 92310 (ES), MACN 36999 (AA, ES), 36700, 35116 (larvas), 35154-35165. *Hyla raniceps*: FML 4294, MACN 36884-36885 (M), 36886-36889, 36890 (AA), 36903-36911, 36892-36893 (larvas). *Phyllomedusa tetraploidea*: MACN 35056-35061, 36879-80 (AA), 36881-83 (M), 36891 (larvas). *Smilisca baudinii*: KU 194475 (AA), AMNH 51225 (C, ES), 69535 (ES), 70149 (ES), KU 73910, 75436, MACN 36860, 36861 (M), 36862, 36863, 36864 (M), 36865, USNM 330886 (larvas), 335063. *Smilisca sila*: KU 91904 (M), 116422 (M), 116406 (AA).