

Tesis de Posgrado

Osteología y relaciones filogenéticas de los anuros neobatracios del género *Pseudis*

Barg, Monica Viviana

Tesis presentada para obtener el grado de de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría 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 doctoral 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:

Barg, Monica Viviana. (). Osteología y relaciones filogenéticas de los anuros neobatracios del género *Pseudis*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3602_Barg.pdf

Cita tipo Chicago:

Barg, Monica Viviana. "Osteología y relaciones filogenéticas de los anuros neobatracios del género *Pseudis*". Tesis de . Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. . http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3602_Barg.pdf

**Universidad Nacional de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**

**Osteología y relaciones
filogenéticas de los anuros
neobatracios del género *Pseudis***

**Monica Viviana Barg
Director: Ana María Báez**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

**Buenos Aires
2003**

Sres Miembros de la Subcomisión de Doctorado
del Departamento de Ciencias Biológicas
S/D

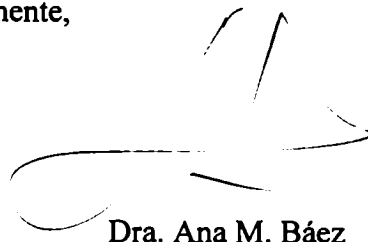
Buenos Aires, 14 de julio de 2003

De mi mayor consideración:

Tengo el agrado de dirigirme a Ud. con el objeto poner a vuestra consideración el trabajo de Tesis Doctoral de la Lic. Mónica Barg titulado "Osteología y relaciones filogenéticas de las especies del género Pseudis (Anura: Neobatrachia). Se trata de un trabajo tendiente a resolver las controvertidas relaciones de los pseudidos con centrolénidos e hilinos y entre los miembros de ese grupo a través de un análisis de parsimonia basado en caracteres osteológicos. Con ese objetivo se encaró el estudio de la osteología del grupo, tomándose como base la especie Pseudis minuta de la que se contó con mayor cantidad de ejemplares. Este estudio brindó información novedosa, como el particular tipo de articulación iliosacral o la conformación histológica del elemento intercalar en los miembros del grupo. El análisis de la secuencia de osificación en P.minuta fue otro aspecto que se abordó, si bien la falta de información con respecto a otros taxones relacionados limitó su interpretación, más allá de lo descriptivo.

El resultado de este análisis confirmó la monofilia del grupo integrado por los géneros Lysapsus y Pseudis, pero no la cercanía de centrolénidos con estos taxones. Asimismo, se reiteró el carácter parafilético de los hilinos, resultado coincidente con el de autores recientes.

Sin otro motivo, saludo a Uds. muy atentamente,



Dra. Ana M. Báez

Sres Miembros de la Subcomisión de Doctorado
del Departamento de Ciencias Biológicas
S/D

Buenos Aires, 14 de julio de 2003

De mi mayor consideración:

Tengo el agrado de dirigirme a Ud. con el objeto poner a vuestra consideración el trabajo de Tesis Doctoral de la Lic. Mónica Barg titulado "Osteología y relaciones filogenéticas de las especies del género Pseudis (Anura: Neobatrachia). Se trata de un trabajo tendiente a resolver las controvertidas relaciones de los pseudidos con centrolénidos e hilinos y entre los miembros de ese grupo a través de un análisis de parsimonia basado en caracteres osteológicos. Con ese objetivo se encaró el estudio de la osteología del grupo, tomándose como base la especie Pseudis minuta de la que se contó con mayor cantidad de ejemplares. Este estudio brindó información novedosa, como el particular tipo de articulación iliosacral o la conformación histológica del elemento intercalar en los miembros del grupo. El análisis de la secuencia de osificación en P.minuta fue otro aspecto que se abordó, si bien la falta de información con respecto a otros taxones relacionados limitó su interpretación, más allá de lo descriptivo.

El resultado de este análisis confirmó la monofilia del grupo integrado por los géneros Lysapsus y Pseudis, pero no la cercanía de centrolénidos con estos taxones. Asimismo, se reiteró el carácter parafilético de los hilinos, resultado coincidente con el de autores recientes.

Sin otro motivo, saludo a Uds. muy atentamente,



Dra. Ana M. Báez

Resumen

Los pseudidos constituyen un grupo de neobatracios acuáticos conocidos por el gran tamaño de sus larvas, el dedo dos de la mano oponible y la presencia de elementos intercalares largos entre la última y la penúltima falange de cada dedo. Las relaciones filogenéticas del grupo son controvertidas y las interrelaciones entre las especies de *Pseudis* desconocidas. Se describe aquí la osteología adulta de *Pseudis minuta*, una especie tomada como base del análisis de caracteres. Además, se presentan datos sobre la osteogénesis de esta especie y se compara con la información disponible para otras especies de *Pseudis*. Estas comparaciones sugieren que en la evolución del género pudieron haber intervenido cambios en la trayectoria ontogenética ancestral. Con el objeto de estimar la ubicación taxonómica de los pseudidos se realizó un análisis de parsimonia basado en 35 taxa y 69 caracteres de adultos. Los dos árboles maximamente parsimoniosos resultantes concuerdan en la exclusión de los centrolénidos de una cercana relación con los pseudidos, la monofilia de estos últimos, y la naturaleza parafilética de los hílidos respecto a los pseudidos. Ambos árboles muestran la misma topología interna del clado de los pseudidos, con *Pseudis minuta* y *Pseudis cardosoi* como taxones hermanos con una posición basal con respecto a otras especies del género.

Abstract

Pseudids constitute an aquatic neobatrachian group widely known because of their large tadpoles, they opossable thumb, and the presence of an intercalary cartilage between their two last phalanges of each finger. The phylogenetic relationships of this group are controversial and the interrelationships among *Pseudis* species are unknown. The adult osteology of *Pseudis minuta*, a species taken as the basis of the character analysis, is described herein. In addition, data on the osteogenesis of this species are presented and compared with the available information for other species of *Pseudis*. This comparisons suggest that changes in the ancestral ontogenetic trajectory may have operated in the evolution of the genus. In order to assess the taxonomic placement of pseudids parsimony analysis based on 35 taxa and 69 adult characters was performed. The resulting two most parsimonius trees agree in the exclusion of centrolenids from a close relationship with pseudids, the monophyly of the latter, and the paraphyletic nature of hylines with respect to pseudids. Both trees show the same internal topology of the pseudid clade, with *P. minuta* and *P. cardosoi* as sister taxa having a basal position with respect to other species of the genus.

INDICE

Resumen

I Introducción.....	5-10
II Materiales y métodos.....	11-14
III Anatomía esquelética	
a) Osteología adulta y osteogénesis de <i>Pseudis minuta</i>	15-35
b) Articulación iliosacral.....	36-38
c) Histología del elemento intercalar.....	39-42
IV Secuencias de desarrollo.....	43-51
V Análisis filogenético	
a) Análisis de los caracteres.....	51-87
b) Análisis de parsimonia.....	88-89
c) Matriz de datos.....	90
d) Árboles obtenidos.....	91-93
e) Soporte de Bremer.....	94
f) Resultados del análisis filogenético.....	95-100
VI Conclusiones.....	101
Agradecimientos.....	102-103
Bibliografía	104-109

INDICE DE FIGURAS

Descripción de *Pseudis minuta*

Figura 1: Cráneo y mandíbulas adulto	17
Figura 2: Aparato hiobranquial y laríngeo.....	20
Figura 3: Cintura pélvica adulto	22
Figura 4: Desarrollo de la pata	24
Figura 5: Desarrollo del cráneo	26
Figura 6: Desarrollo de columna	29
Figura 7: Desarrollo cintura pectoral.....	31
Figura 8: Desarrollo de húmero.....	32
Figura 9: Desarrollo de mano.....	33
Figura 10: Desarrollo pelvis.....	35

Articulación iliosacral

Figura 11: Vista dorsal <i>Pseudis minuta</i>	36
Figura 12: Corte histológico <i>Pseudis minuta</i>	37
Figura 13: Vista dorsal <i>Lysapsus limellus</i>	37
Figura 14: Corte histológico <i>Lysapsus limellus</i>	38

Histología del elemento intercalar

Figura 15 A: Dedo <i>Pseudis minuta</i> 10X	40
Figura 15 B: Dedo <i>Pseudis minuta</i> 40X.....	40
Figura 16 A: Dedo <i>Phrynoyas venulosa</i> 10X.....	41
Figura 16 B: Dedo <i>Phrynoyas venulosa</i> 40X	41
Figura 17: Dedo <i>Cochranella ignota</i> 40X.....	42

Análisis de los caracteres

Figura 18: Neopalatinos y vómeres.....	59
Figura 19: Paraesfenoides.....	61
Figura 20: Crista supraorbital	65
Figura 21: Región timpánica.....	67
Figura 22: Región timpánica.....	68
Figura 23: Aparato hioides.....	71
Figura 24: Falange y elemento intercalar.....	74
Figura 25: Falange y elemento intercalar	75
Figura 26: Falange y elemento intercalar	76
Figura 27: Región escapular.....	81
Figura 28: Región anterior de la columna	86

INTRODUCCIÓN

Los anuros de los géneros *Pseudis* y *Lysapsus* constituyen un pequeño grupo de anfibios neotropicales que siempre han llamado la atención de los naturalistas por el gran tamaño de sus larvas.

Habitán regiones tropicales al este de la Cordillera de los Andes y también en el Valle del Río Magdalena (Colombia). La distribución es aparentemente disyunta, ya que *Pseudis nicefori*, la especie que habita en Colombia, queda geográficamente aislada del resto de las especies. Estas últimas se distribuyen en una gran extensión desde Guyanas y norte de Brasil incluyendo el centro y sur de Brasil, Uruguay, Paraguay, este de Bolivia y norte de Argentina en Sudamérica (Duellman y Trueb 1986).

El género *Pseudis* incluye siete especies: *Pseudis minutus* Günther, 1859 “1858”, *P. bolbodactyla* Lutz, 1925, *P. fuscus* Garman, 1883, *P. nicefori*, Cocharan y Goin, 1970, *P. cardosoi* Kwet, 2000, *P. tocantins* Caramaschi y Cruz, 1998, y *P. paradoxus* (Linnaeus), 1758. *Pseudis paradoxus* tiene a su vez cuatro subespecies: *P.p. platensis* Gallardo, 1961, *P.p. occidentalis* Gallardo, 1961, *P.p. caribensis* Gallardo, 1961 y *P.p. paradoxus* Linnaeus, 1758. Las subespecies *P.p. bolbodactyla* y *P.p. fuscus* fueron recientemente consideradas como especies por Caramaschi y Cruz (1998). El género *Lysapsus* es monoespecífico incluyendo *Lysapsus limellus* (Cope, 1862a), con dos subespecies: *L. l. bolivianus* Gallardo 1961 y *L. l. laevis* Parker, 1935.

La posición taxonómica de estas especies ha sido siempre controvertida, habiéndoselas incluido entre los leptodactílicos, los hílidos o como una familia propia, según el grado de semejanzas o diferencias que presentaran con los grupos con los que se los comparaba. Los caracteres exomorfológicos y unos pocos caracteres osteológicos formaban parte de la evidencia con la que los grupos eran diagnosticados. Savage y de Carvalho (1953) revalidaron a Pseudidae como familia y propusieron las diagnosis de los géneros *Pseudis* y *Lysapsus*.

Más recientemente se comenzaron a estudiar las relaciones filogenéticas de los grupos de anuros con la metodología de la sistemática cladística. En ese sentido los árboles que obtienen Duellman y Trueb (1986) y Ford y Cannatella (1993) coinciden en el emplazamiento de la familia Pseudidae en un nodo compartido con Hylidae y Centrolenidae. En 1998 Da Silva (1998) realizó un estudio de los hílidos de la subfamilia Hyliinae. Su trabajo consta de dos análisis, el primero de ellos lo realizó para establecer el grupo externo que utilizaría luego para estudiar las relaciones dentro de la subfamilia Hyliinae. Los resultados de su primer análisis reiteraron la tricotomía Pseudidae, Hylidae y Centrolenidae, antes mencionada. En su segundo análisis estudió las relaciones de las especies de la subfamilia Hyliinae, incluyendo a *Pseudis paradoxus* y *Lysapsus limellus* como parte de su grupo interno. En el árbol resultante, los pséuidos formaron parte de un clado con *Scarthyla goinorum*, anidado entre las especies de hílidos. Duellman (2001) utilizó varios de los caracteres del trabajo de da Silva (op.cit), incluyendo también algunos de otras fuentes para realizar un nuevo análisis. Como resultado pséuidos e hílidos y hemiphractinos y filomedusinos constituyen un par de grupos hermanos que comparten un ancestro

común más reciente que con otros grupos. En consistencia con esta conclusión, Duellman (*op. cit.*) designó a ese clado de Hylidae, dándole a cada uno de los subgrupos, entre ellos los pséuidos, la categoría de subfamilia (Hylinae, Hemiphractinae, Phyllomedusinae y Pseudinae).

Recientemente Haas (2003) a partir de caracteres larvarios, analizó la filogenia de los anuros reafirmando la monofilia de los centrolénidos. Respecto a los pséuidos, en su análisis son parafiléticos en relación a las especies del género *Hyla*.

La filogenia de anuros se ha basado fundamentalmente en el análisis de caracteres óseos, aunque también han empezado a incorporar caracteres de músculos, larvarios y moleculares. A pesar de esto, son pocos los trabajos que cuentan con descripciones osteológicas completas y con estudios osteogénéticos. Sobre la base de estas consideraciones se desprende la necesidad de analizar el esqueleto y osteogénesis de los pséuidos ya que, como vemos, estos estudios proporcionan la base para un análisis filogenético riguroso. En el caso de los pséuidos existen trabajos en los que se mencionan unas pocas características esqueléticas (e.g. Savage y de Carvalho, 1953; Klappenbach, 1985), utilizadas para diferenciar los géneros *Pseudis* y *Lysapsus*. De Sá y Lavilla (1996) han descrito algunos aspectos morfológicos de las larvas de *Pseudis minuta* y plantearon además, heterocronismos en la evolución de esta especie en base a características de coloración de las larvas.

Las relaciones internas de los pséuidos han sido discutidas parcialmente por Savage y de Carvalho (1953) en base a la interpretación adaptativa de algunas características morfológicas de estos anuros. Gallardo (1961) identificó dos grupos de especies dentro del género *Pseudis* de acuerdo a su similitud morfológica y postuló que *Pseudis paradoxus platensis* sería el nexó entre ellas. Caramaschi y Cruz (1998) reconocieron dos grupos dentro de las subespecies del género *Pseudis* en base a la presencia o ausencia de un tubérculo metacarpal desarrollado.

Antecedentes históricos en la clasificación de las especies de los géneros *Pseudis* y *Lysapsus*.

Los primeros intentos de clasificar a los anuros datan del siglo XVIII, en los que se analizaban las relaciones entre los grupos a la luz de uno o unos pocos caracteres considerados diagnósticos o relevantes para el autor.

En 1862 Cope, aunque luego modificado por Boulenger en 1882, interpretó las relaciones de los anuros basándose en la morfología de la cintura pectoral. Reunió los anuros en tres infraordenes: Bufoniformia, Raniformia y Arcifera.

Más tarde, Nicholls (1916), basándose en la morfología de los centros vertebrales, el tipo de articulación sacro coccígea y la presencia o ausencia de costillas libres, definió cuatro grupos: Opisthocoelea, Anomocoelea, Dispolasiocoelea y Procoela. Este último grupo fue descrito como anuros con centros vertebrales procélicos, articulación sacro-urostilar bicondilar y sin costillas libres. Procoela incluía a las familias Bufonidae, Leptodactylidae e Hylidae.

Noble, en sus trabajos de 1922 y 1923, analizó la filogenia de los anuros a partir de características de la cintura pectoral las que fueron incluidos entre los rasgos diagnósticos de los grupos preestablecidos por Nicholls (1916). Los pséuidos junto con *Telmatobius*, *Cycloramphus* y *Eleutherodactylus* constituían una subfamilia de Bufonidae. Esta clasificación fue seguida por Davies, quien en su trabajo de 1936 consideró a los pséuidos dentro de la familia Leptodactylidae.

Parker (1931) debido a la presencia de lo que denominó «hueso intercalar» consideró la inclusión de *Pseudis* en la familia Hylidae, rechazando por esta misma razón su relación con los leptodactílicos. Estas consideraciones lo llevaron a proponer una nueva subfamilia dentro de Hylidae para *Pseudis*.

En 1953 Savage & De Carvalho, validan y caracterizan a los géneros *Pseudis* y *Lysapsus* y discuten su posición sistemática del grupo. Estos autores, si bien comparten la argumentación a favor de incluirlos con hílidos debido a la presencia de elemento intercalar, estiman que son lo suficientemente disímiles de los hílidos como para constituir una familia propia a la que denominan Pseudidae. Esta última ya había sido propuesta por Fitzinger en 1843.

En 1962 Griffiths analizó varios caracteres morfológicos, como por ejemplo: el desarrollo de los centros vertebrales y las características de la cintura pectoral, a partir de los cuales define o redefine a las familias de anuros. En su trabajo confirma la inclusión de pséuidos y centrolénidos en Hylidae por la posesión de un elemento intercalar en los dedos.

En la filogenia de los Neobatrachia propuesta por Lynch en 1973, basada en 38 caracteres, la familia Pseudidae queda junto a Centrolenidae e Hylidae unidas por poseer elemento intercalar. Tanto el trabajo de Duellman y Trueb de 1986 como en el de Ford y Cannatella de 1993 confirman la relación cercana de estas tres familias. En este último trabajo los autores aclaran que si bien presentan a centrolénidos, pséuidos e hílidos como un clado, los pséuidos presentan una autopomorfia en la histología del elemento intercalar.

En cuanto a las filogenias basadas en datos moleculares podemos decir que existen hasta este momento

algunos análisis, entre otros los de Hedges y Maxson (1993), Hillis *et al.* (1993) y Hay *et al.* (1995). Estos últimos autores obtuvieron un árbol en el que los leptodactílidos son el grupo hermano de los pséuidos, y éstos a su vez lo son de los dendrobátidos, que es el grupo hermano de un clado integrado por Rhinodermatidae, Bufonidae e (Hylidae + Pseudidae).

Más recientemente y en base a caracteres morfológicos, Da Silva (1988) analizó la filogenia de la familia Hylidae con énfasis en las relaciones dentro de la subfamilia *Hylinae*, incluyendo en su análisis también centrolénidos y pséuidos. Obtuvo un árbol en el que los pséuidos analizados quedan anidados dentro de *Hylinae*. A posteriori Duellman (2001) reanalizó los caracteres diagnósticos existentes de estos grupos y los utilizó para establecer la filogenia de los hílidos. De acuerdo a los resultados de su análisis, reconoció la subfamilia de hílidos *Pseudinae* y describió los caracteres diagnósticos de la misma. Haass (2003) a partir de datos morfológicos larvarios obtiene una hipótesis de relaciones en la que *Pelodyadinae*, *Hylinae*, *Phyllomedusinae* y *Pseudinae* conforman un clado

El reconocimiento de los taxones incluídos entre los «pséuidos» ha variado a través del tiempo.

En 1758 Linnaeus describió a partir de un lote de ejemplares metamórficos una nueva especie del género *Rana* a la que denominó *Rana paradoxa*. Unos años después, Laurenti (1768) incluyó una larva de esta especie en el género *Proteus* (una especie de salamandras) como una nueva especie; *Proteus raninus*. De todas maneras investigadores posteriores siguieron a Linnaeus y pronto notaron que la larva de *Proteus raninus* se podía asignar a la especie *Rana paradoxa* anteriormente descrita. Posteriormente, Wagler (1830) en base a las diferencias entre «*Rana paradoxa*» y el resto de las especies del género *Rana* propuso el género *Pseudis*. Ese género fue incluído en una nueva familia, *Pseudidae*, creada por Fitzinger (1843). Günther (1858) reconoció una segunda especie de *Pseudis* a partir de un solo espécimen colectado por Darwin en Sudamérica. Este ejemplar se distinguía de *Pseudis paradoxa* en que tenía un tamaño menor y patas proporcionalmente más largas y lo asignó a la nueva especie *Pseudis minuta*.

Cope (1862 a) describió a *Lysapsus limellum*, un anuro acuático pequeño proveniente de Uruguay, que presentaba discos terminales en los dedos y los dientes vomerianos detrás de las coanas, mientras que *Pseudis paradoxa* y *P. minuta* tienen los dedos sin expansiones terminales y los dientes vomerianos entre las coanas. En el mismo año Cope (1862b) reconoció la afinidad de los géneros *Pseudis* y *Lysapsus*, a raíz de su descripción de *Lysapsus mantidactylus* de Buenos Aires. Las mayores diferencias que encontró entre *Lysapsus limellum* y *L. mantidactylus* fue en el tamaño, la primera más parecida a *Pseudis minuta* y *Lysapsus mantidactylus* más parecida a *Pseudis paradoxa*.

En 1882 Boulenger, sinonimizó *Lysapsus* con *Pseudis*, reconociendo las especies *P. paradoxa*, *P. minuta*, *P. limellum* y *P. mantidactyla*. Este autor interpretó el nombre atribuido a la última especie encontrada por Cope (*mantidactyla*) como dedos con discos (aunque en verdad significa en posición de rezo) y ello lo lleva a dividir en dos series a las especies del género *Pseudis*, cada serie con un representante pequeño y uno grande, (grupo *paradoxa-minuta* sin discos y grupo *mantidactyla-limellum* como poseedoras de dedos con discos).

Garman en 1883 distinguió una forma nueva colectada en el Río Arassuahy, Estado de Minas Geraes,

Brasil, a la que denominó *Pseudis fusca*, y la consideró próxima a *P. paradoxa* y *P. mantidactyla* por su gran tamaño. Esta nueva especie sólo tenía las puntas de los dedos del pie dilatadas, mientras que ello ocurre en ambas extremidades en *P. mantidactyla*. Los extremos de los dedos no son dilatados en las extremidades de *P. paradoxa*.

Lutz en 1925 reconoció otra nueva especie del Estado de Minas Gerais, Brasil, y la denominó *Pseudis bolbodactyla*. Esta nueva especie tenía un menor tamaño que *Pseudis fusca* y los dedos de las extremidades dilatados. Subsecuentemente, Miranda-Ribeiro (1926), en un trabajo sobre anfibios de Brasil, hizo una revisión y describió una forma nueva, *Pseudis meridionalis* del Estado de Río Grande do Sul. Este autor supone a esta nueva especie cercana a *P. limellus*, aunque difería de ésta en la ausencia de discos en los dedos.

En 1935 Parker describió un nuevo pséuido a partir de ejemplares provenientes de la Guyana Británica y de Bolivia, al que denominó *Pseudis laevis*. Consideró a esta especie cercana a *P. limellus* diferenciándose de ésta por su piel suave en vez de espinosa.

En 1953 Savage & Carvalho hacen una revisión de la información existente hasta ese momento sobre los anuros del género *Pseudis* y *Lysapsus*, revalidando el género *Lysapsus* ya que consideraron que *Pseudis* incluía dos formas de anuros muy diferentes, que se distinguían por la estructura de los dedos, la relación entre los huesos craneales y la condición de la cintura pectoral. Estas diferencias entre lo que hasta ese momento eran *Pseudis paradoxa* y *Pseudis limellus* fueron argumento suficiente para reconocer dos géneros. *Pseudis paradoxa* es la especie tipo del género *Pseudis*, mientras que la especie *limellus* queda como *Lysapsus limellus* por ser el nombre genérico disponible. Los mismos autores caracterizaron luego cada género y discutieron la inclusión en uno u otro de las especies descritas hasta ese momento. Aunque no examinaron ejemplares de *Pseudis minutus*, consideraron a esa especie dentro del género *Pseudis* por sus dedos simples, con palmadura total y los dientes vomerianos entre las coanas. Asimismo presentan una clave dicotómica distinguiendo en primer lugar los géneros y luego las especies correspondientes.

En 1961 Gallardo revisó un gran número de ejemplares pertenecientes a la familia Pseudidae. Este autor no estuvo de acuerdo con la sinonimia de *Lysapsus mantidactyla* con *Pseudis paradoxa*. Relacionó las especies y subespecies con las cuencas hidrográficas en las que habitan, y a partir de caracteres morfológicos analizó comparativamente a las subespecies de *Pseudis paradoxa*, describiendo como subespecies nuevas a *Pseudis paradoxus caribensis*, *P. p. platensis* y *P. p. occidentalis*. También en este trabajo discutió la posición de *Pseudis mantidactyla* de Cope, originalmente descrita como *Pseudis*. Gallardo consideró a esta especie más parecida a *Lysapsus* por lo que la incluyó en *Lysapsus*, como *Lysapsus mantidactyla*. También planteó que a dos especies del género *Pseudis* las encuentra difíciles de ubicar y son *P. minutus* Günther y *P. meridionalis* Miranda-Ribeiro, esta última confundida en las descripciones con *P. minutus* o con *Lysapsus mantidactylus*. Según Gallardo, *Pseudis minutus* se parece a *P. paradoxus* en algunos caracteres pero en tamaño y en la presencia de dos sacos vocales se parece a *Lysapsus mantidactylus* (Günther ve los dos sacos vocales, aunque al referirse Boulenger a esta especie menciona sólo uno). Si Boulenger estuviera en lo cierto, concluye Gallardo, *P. minutus* sería

Materiales y métodos

Nomenclatura anatómica:

Las descripciones y comparaciones osteológicas fueron realizadas utilizando la nomenclatura anatómica para cráneo y postcráneo propuestas por Trueb (1973, 1993). Los dedos son numerados de preaxial a postaxial de II-V siguiendo la hipótesis de que el Dedo I es el que se perdió en la evolución de los anuros (Shubin y Alberch, 1986) La terminología de los huesos de manos y patas sigue a Fabrezi (1992, 1993)

La lista del material examinado y los acrónimos de los museos respectivos se presenta en el Anexo I.

Adultos:

Los ejemplares adultos fueron teñidos y diafanizados con la técnica de transparentación para cartílago y hueso de Wassersug (1976). También se utilizaron tres esqueletos secos. Se realizaron cortes histológicos de la articulación iliosacral de *Pseudis minuta* y *Lysapsus limellus* que fueron teñidos con la técnica habitual de hematoxilina–eosina.

Se hicieron cortes histológicos de los elementos intercalares de dedos de la mano de *Phrynohyas venulosa*, *Pseudis minuta* y *Cochranella ignota*, que se cortaron luego de haberlos teñido con la técnica de Wassersug (1976).

Larvas:

La osteogénesis de *Pseudis minuta* se basó en una serie larval completa, constituida por larvas en los estadios 31 a 46 de Gosner (1960) capturadas en la naturaleza, que fueron teñidas y diafanizadas con la técnica de Wassersug (1976). Se atribuye una condición cartilaginosa cuando el elemento se tiñe con alcian blue, y mineralizada cuando lo hace con la alizarina.

Se comparó la secuencia de osificación de *Pseudis minuta*, con larvas de *Pseudis paradoxus platensis*, *Pseudis paradoxus occidentalis*, y *Pseudis paradoxus caribensis*, especies de las que se dispuso de algunos ejemplares aislados que fueron procesados de la misma manera.

Los esqueletos de adultos transparentados y secos fueron analizados comparativamente, tomando en consideración las similitudes y diferencias que presentaron al compararlos con el de *Pseudis minuta* que fue descrito y tomado como base para el análisis de la variación presente en este grupo. Esta variación morfológica fue codificada conformando grupos de caracteres reconocidos como series de transformación. Los caracteres observados, junto con aquellos utilizados por diversos autores: Rueda-Almonacid (1994), Fabrezi y Langone (2000), Da Silva (1998), Duellman (2001). Savage y de Carvalho (1953), Caramaschi (1989), constituyeron la base a partir de la cual se realizó el análisis filogenético.

Las observaciones, dibujos y fotografías fueron realizados utilizando lupa con cámara clara.

Análisis filogenético:

Se aplicó la metodología de la sistemática filogenética (Hennig, 1968; Farris, 1982) a fin de elegir las

hipótesis de relaciones filogenéticas mejor sustentadas por los datos. Esta metodología se basa en el principio de que los caracteres compartidos representan hipótesis de homología corroborables que, por ende, indican relaciones de ancestralidad común entre los taxones que comparten dichos caracteres. Se aplicó el criterio de parsimonia que minimiza las hipótesis de similitud no explicadas por ancestralidad común (reversiones, convergencias). De esta forma se eligió la hipótesis filogenética que se encuentra más apoyada por la evidencia y se reconocieron en ella tanto las similitudes homólogas como la direccionalidad en las series de transformación de los caracteres.

Se elaboró una matriz de 35 taxones y 69 caracteres que fue editada con el programa Mc. Clade Versión 4.03 (Maddison, R.D. and W.P. Maddison (2001)). El análisis se efectuó utilizando programas que implementan algoritmos de búsqueda de árboles más parsimoniosos. Las búsquedas de los árboles más parsimoniosos se realizaron con el programa PAUP 4.0b10 para Macintosh (Swofford, 1993). Se realizó un Bremer support con el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1998a). Se detallan en la sección “Análisis de parsimonia” las particularidades de la búsqueda.

Taxones:

Los leptodactílidos *Leptodactylus mystacinus* (Burmeister, 1861), *L. bufonius* Boulenger, 1894 y *Physalaemus biligonigerus* (Cope, 1861 “1869”). Se eligieron a los leptodactílidos como grupo externo, en base en los cladogramas de Duellman y Trueb (1986) y Ford y Cannatella (1992), ya que este grupo de neobatracios se encuentra algo alejado de la tricotomía Pseudidae-Hylidae-Centrolenidae. Las especies que conforman el grupo interno son: Allophrynidae: *Allophryne rutvenii* Gaige, 1926, Hylidae: *Acris crepitans*, Baird 1854, *A. gryllus* LeConte, 1825, *Hyla andersonii* Baird, 1854, *H. melanomma* Taylor, 1940, *H. minuta* Peters, 1872, *H. punctata* Schneider, 1799, *H. savigni* Audouin, 1827, *Phyllomedusa hypocondrialis* (Daudin, 1802), *P. sauvagei* Boulenger, 1882, *Phrynoias venulosa*, Laurenti, 1768, *Pseudacris cadaverina*, *P. clarki*, Baird, 1854 *P. crucifer*, *P. regilla*, *P. triseriata* (Wied-Neuwied, 1838), *Scarthyla goinorum*, Bokermann, 1962, *Sphaenorhynchus carneus*, (Cope, 1868), *S. dorisae* (Goin, 1957), *S. lacteus*, (Daudin, 1802). Pséuididos: *Lysapsus limellus* (Cope, 1862), *L. l. bolivianus* Gallardo, 1962, *Pseudis. bolbodactyla* (Lutz, 1925), *P. cardosoi* Kwet, 2000, *P. fuscus* (Garman, 1883), *P. nicefori* Cochran y Goin, 1970, *P. minutus* (Gunther, 1859 “1858”), *P. paradoxus* Linnaeus, 1758, *P. tocantins* Caramaschi y Cruz, 1998, *P. paradoxus platensis* Gallardo, 1961, *P. p. occidentalis* Gallardo, 1961, *P. p. caribensis* Gallardo, 1961 y *P. p. paradoxus* Linnaeus, 1758. Las subespecies *P. p. bolbodactyla* y *P. p. fuscus* fueron recientemente revalidadas como especies por Caramaschi y Cruz (1998), Centrolenidae: *Centrolene geckoideum* Jimenez de la Espada, 1872, *Cochranella ignota* Lynch, 1990 e *Hyalinobatrachum aureogutattum* Barrera y Ruiz Carranza, 1989.

En este trabajo no se postularon nombres para los taxones monofiléticos, sólo en caso de tenerlo se nombró al taxon bajo el nombre tradicional del grupo.

Los acrónimos de las colecciones mencionadas en el presente trabajo son:

CM	Carnegie Museum. Pittsburgh. Pennsylvania. USA
DIAM	CICyTTP-CONICET Diamante, Entre Ríos. Argentina
FML	Colección Herpetológica del Instituto Miguel Lillo. Tucumán. Argentina.
JF	Numeración de campo de Julian Faivovich. A depositarse en el MACN. Buenos Aires, Argentina.
MACN	Museo Argentino de Ciencias Naturales. Buenos Aires, Argentina.
MACN CENAI	Museo Argentino de Ciencias Naturales. Colección Avelino Barrio Buenos Aires, Argentina.
MCP	Museo de Ciencias y Tecnología de la Universidad Pontificia Católica de Rio Grande do Sul.
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde. Stuttgart. Alemania.
UK	Natural History Museum. Universidad de Kansas. Lawrence. USA.
UNICAMP (ZUEC)	Museu de História Natural, Universidade Estadual de Campinas. San Pablo. Brasil.
UNNEC	Universidad Nacional del Noreste. Corrientes. Argentina

Material examinado

Los especímenes marcados con un asterisco (*) indican que son esqueletos secos, el resto de los especímenes se trata de material teñido y transparentado.

Familia Hylidae:

Subfamilia *Pseudinae* – *Lysapsus limellus*: ZUEC 11788, 11790, 11791, *Lysapsus limellum*: MACN (CENAI) 3649, 3671 (utilizada para fotografía articulación iliosacral), 3662, 3692, *Lysapsus limellus*: DIAM 019, utilizada para corte histológico de la articulación iliosacral, *Lysapsus mantidactylus**: KU 93211, *Pseudis cardosoi*: MCP 3375, 3775, *Pseudis cardosoi* (larvas): SMNS 9301, 9302, 9303, *Pseudis minuta*: MACN 19847, 19848, 19849, 19850 (utilizada para corte histológico de dedo), 19851, 19852, , larvas: 14 especímenes lote 11094-11107, 8 especímenes lote 15602-15609, 7 especímenes lote 15277-83, *Pseudis minuta*: FML 03676 (dos especímenes), uno utilizado para corte histológico y el otro para fotografía de la articulación iliosacral, *Pseudis minuta*: ZUEC 11771, 11777, 11773, 11583, 11586, 11587, *Pseudis paradoxa*: ZUEC 11800, 11801, 11803, *Pseudis paradoxus*: (Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Venezuela) 13554, EF-112 (EF es un numero de campo), larvas: 3 especímenes lote Nro: 7903, *Pseudis paradoxa**: KU 93219, *Pseudis paradoxa**: KU 167676, *Pseudis paradoxa paradoxa*: Carn. Museum 49512,49513,49514,55999, larvas: 13 especímenes lote Nro: 56000, *Pseudis paradoxus platensis*: MACN 13300, 13301, 13303, larvas: cuatro ejemplares s/n (UNNEC), siete ejemplares colectados por Rafael Lajmanovich s/n, *Pseudis paradoxus occidentalis*: JF 1349, 1352, 1353, 1485 larvas: seis ejemplares s/n coleccionista Walter Prado.

Subfamilia *Phyllomedusinae*: - *Phyllomedusa hypochondrialis*: MACN (CENAI) 7785,7772, *Phyllomedusa sauvagei*: MACN 18966, 18967.

Subfamilia: *Hylinae* – *Acris gryllus*: KU 92662, *Acris crepitans*: KU 98315, *Hyla andersoni*: KU 207333, *Hyla cinerea*: KU 10551, *Hyla melanomma*: KU 136795, *Hyla minuta*: JF 1640, *Hyla savignyi*: KU 207342, *Hyla punctata*: JF Lote s/n., *Phrynohyas venulosa*: DIAM 024 (utilizada también para corte histológico de dedo), *Pseudacris cadaverina*: KU 207408, *Pseudacris clarkii*: KU 207417, *Pseudacris crucifer*: Ku 207432, *Pseudacris regilla*: KU 207444, *Pseudacris triseriata*: KU 207482, *Scarthyla ostinodactyla*: KU 205774, *Sphaenorhynchus carneus*: KU 183709, *Sphaenorhynchus dorisae*: KU 178825, *Sphaenorhynchus lacteus*: KU 92288.

Familia Centrolenidae:

Hyalinobatrachium aureoguttatum DIAM 055, *Centrolene robledo*: DIAM 056, *Cochranella ignota*: DIAM 057024 (utilizada también para corte histológico de dedo).

Familia Leptodactylidae:

Leptodactylus mystacinus: MACN (CENAI) 6710, 6716, *Leptodactylus bufonius*: MACN (CENAI) 1725, 1729), *Physalaemus biligonigerus*: MACN 857 (2 ejemplares).

Osteología adulta y aspectos de la osteogénesis de *Pseudis minuta*

Descripción del esqueleto adulto de *Pseudis minuta*

El cráneo de *Pseudis minuta* es relativamente deprimido dorsoventralmente y más ancho que largo (Fig. 1). El ancho del cráneo (tomado entre los cuadradojugales a nivel de las cápsulas óticas) es aproximadamente del 120% del largo máximo (tomado en la línea media, desde los premaxilares hasta el nivel de los cóndilos occipitales), mientras que la altura máxima es aproximadamente un tercio del largo total.

Exocráneo

Frontoparietales: Estos huesos pares constituyen el techo de la caja craneana. Anteriormente se sobreponen a la mitad posterior del esfenetmoides y posteriormente cubren la mitad medial de las cápsulas óticas. Los frontoparietales se hallan fusionados en su quinto posterior, donde no se evidencian restos de la sutura entre ambos, mientras que en los cuatro quintos anteriores dejan entre sí una ranura que expone dorsalmente la fenestra frontoparietal. El ancho de dicha ranura se incrementa anteriormente debido a los divergentes extremos anteriores de los frontoparietales, los que alcanzan un punto algo posterior al nivel del margen anterior de las órbitas. El margen posterior de los frontoparietales es redondeado, aunque posteriormente es visible una pequeña proyección impar medial. Cada frontoparietal presenta una cresta parasagital longitudinal que limita lateralmente la tabla craneana. Lateral y ventralmente a dichas crestas se extienden las respectivas *pars perpendicularis* que constituyen la porción dorsal de la pared medial de las órbitas.

Nasales: Estos huesos pares techan parcialmente las cápsulas olfatorias. Anteriormente los nasales cubren la parte posterior del *tectum nasi* y posteriormente se apoyan sobre el tercio anterior del esfenetmoides, mientras que lateralmente lo hacen sobre el *planum anteorbitale* correspondiente. Estos huesos tienen su ancho máximo en su parte medial, cuyo margen presenta bordes irregulares. Lateralmente se angostan para terminar en un proceso maxilar corto, que no alcanza la arcada maxilar. La mitad lateral de cada nasal porta una quilla que se extiende hasta el proceso maxilar del nasal.

Paraesfenoides: Presenta una forma de T invertida, cuya rama más larga es el proceso cultriforme y las más cortas constituyen las alas. El tercio anterior del proceso cultriforme cubre ventralmente la mitad posterior del esfenetmoides, y los dos tercios posteriores yacen ventralmente a las cápsulas óticas y al *tectum synoticum* cartilaginoso. El proceso cultriforme es aguzado en su extremo anterior, el que alcanza el nivel del margen anterior de las órbitas. Desde su extremo anterior hasta su tercio posterior se proyecta ventralmente una quilla sagital. Las alas son extremadamente cortas, sin alcanzar a cubrir completamente el piso de la región correspondiente al oído interno de los proóticos. El extremo posterior del paraesfenoides se halla a nivel de la mitad de las cápsulas óticas, bien anterior

al margen ventral del foramen magno, por lo que el *solum synoticum* queda expuesto en el piso craneano.

Neopalatinos: Estos huesos pares y edéntulos están ubicados sobre la superficie ventral del planum anterorbitale. Sus extremos mediales se extienden hasta el nivel del extremo lateral del proceso dentífero de los vómeres. Estos huesos son relativamente delgados en toda su extensión, ensanchándose levemente en sus extremos laterales. Cada neopalatino posee una quilla que se extiende a lo largo de la porción media de su superficie ventral. Lateralmente, cada elemento contacta con la superficie interna de la pars facialis, en un punto algo dorsal con respecto a la intersección de esta última con la pars palatina.

Vómeres: Son huesos dentados que forman parte del piso de las cápsulas nasales. En su parte anterior contactan con el *solum nasi* y posteromedialmente cubren ventralmente la porción más anterior del esfenetmoides. Cada hueso presenta una rama anterior y ramas pre y postcoanales. Posee un proceso dentífero redondeado posteromedial con cinco o seis posiciones dentarias. La rama anterior es rectangular y está orientada en dirección a la articulación entre el maxilar y el premaxilar. La rama precoanal se expande lateralmente; sus bordes anteriores y laterales son irregulares y su borde posterior delimita el margen anterior de la coana. La rama postcoanal es algo triangular; su borde anterior forma el margen posteromedial de la coana.

Premaxilares: Son huesos pares dentados. En cada premaxilar la *pars facialis* se proyecta dorsalmente en un proceso alar triangular que cubre dorsalmente al cartílago prenasal superior respectivo. La *pars dentalis* de cada uno de estos huesos tiene 13 dientes pedicelados bicuspidados, levemente arqueados posteroventralmente. La *pars palatina* es relativamente angosta y presenta medialmente un proceso palatino conspicuo.

Maxilares: El extremo anterior de estos huesos articula con los premaxilares por intermedio de tejido conjuntivo; si bien se distingue un pequeño proceso premaxilar, éste no contacta con el premaxilar correspondiente. Posteriormente cada maxilar se sobrepone lateralmente al tercio anterior del cuadradojugal del mismo lado. La *pars dentalis* de cada maxilar tiene aproximadamente 32 dientes pedicelados bicuspidados; la zona dentada se extiende posteriormente hasta el nivel de la mitad de la órbita. La *pars palatina* es delgada, mientras que la pars facialis constituye una lamina relativamente ancha anteriormente y disminuye posteriormente.

Cuadradoyugales: Cada uno de estos huesos se extiende anteriormente hasta algo más de la mitad del largo de la fosa pterigoidea y lateralmente es cubierto por la parte posterior de cada maxilar. Posteriormente forma una articulación sincondrótica con el pterigoides por medio de la *pars articularis*

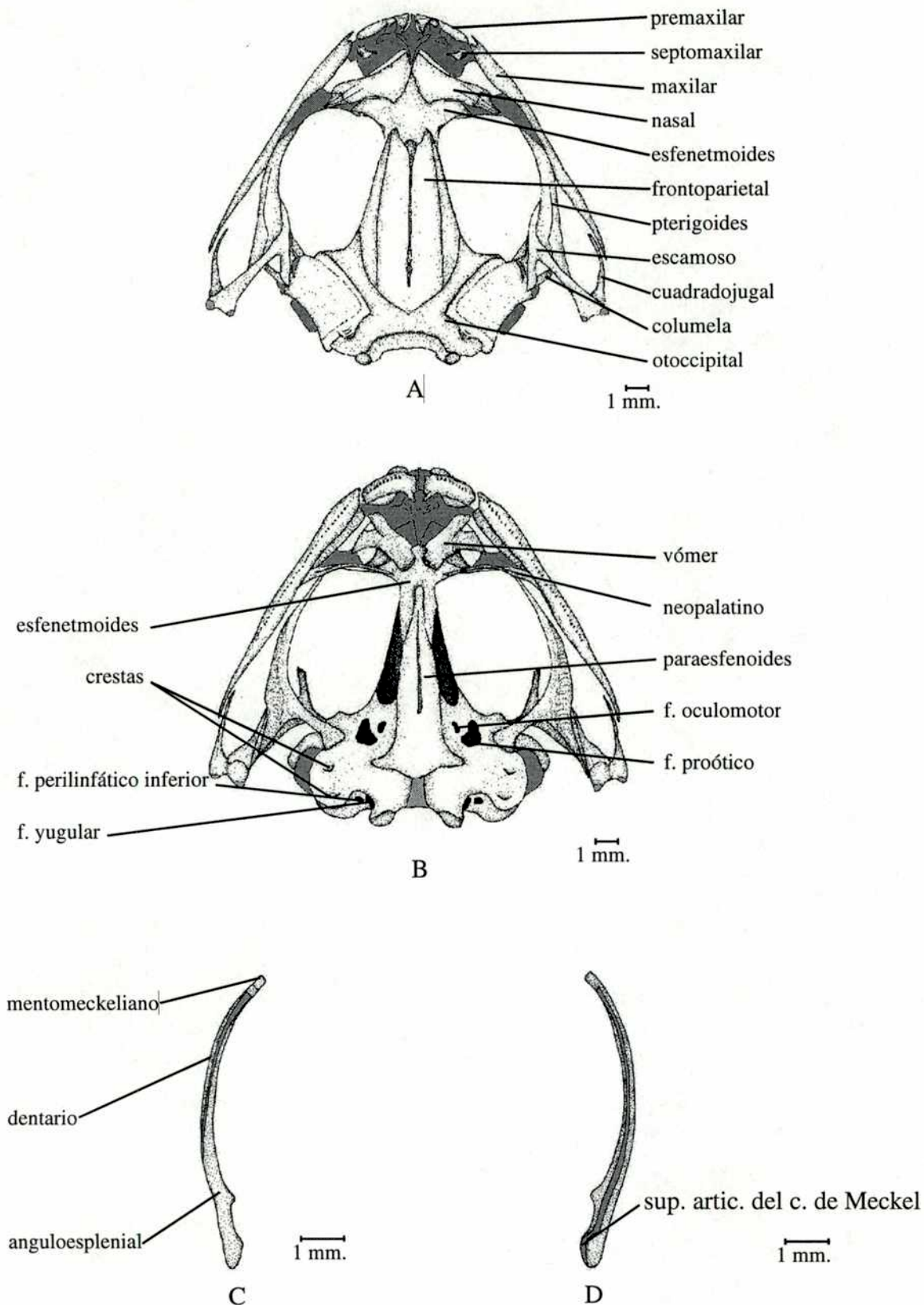


Figura 1:Cráneo de *Pseudis minuta* macho (MACN 19847) adulto en (A) vista dorsal y (B) vista ventral. La mandíbula se ilustra en (C) vista lateral y (D) vista medial. El punteado denota osificación, el gris cartílagos y negro los forámenes. Abreviaturas: **f.** = foramen, **sup. artic. del c. de Meckel** = superficie articular del cartílago de Meckel.

del cartílago palatoc cuadrado. Lateralmente a la *pars articularis*, el cuadradoyugal es cubierto por la rama ventral del escamoso.

Septomaxilares: El cuerpo de estos pequeños elementos pares se halla atravesado lateralmente por el canal nasolacrimal. Posee dos proyecciones que se extienden medialmente, la más pequeña de las cuales está ubicada en el extremo anteromedial del cuerpo y la otra, que es cuatro veces el largo de la anterior, se encuentra en el extremo posteromedial del cuerpo del septomaxilar.

Escamosos: Estos huesos presentan tres ramas. La rama ventral, la más larga, se extiende posteroventralmente describiendo un ángulo de 45° con el eje horizontal del cráneo y se articula anteroventralmente y lateralmente con el cuadradoyugal y posteriormente con la rama posterior del pterigoides. La rama cigomática tiene una longitud equivalente a la cuarta parte de la ventral, su extremo anterior es libre ya que no contacta con la arcada maxilar. La rama ótica, de tamaño similar a la cigomática, presenta medialmente una pequeña expansión que se extiende sobre el extremo lateral de la *crista parotica*.

Pterigoides: Estos huesos trirradiados presentan los procesos anterior, medio y posterior bien desarrollados. El proceso anterior es el más largo, extendiéndose casi hasta el plano anterorbitario y yaciendo medialmente a la arcada maxilar. La rama posterior es algo ensanchada y posteriormente articula con la rama ventral del escamoso, recubriendo la superficie ventromedial del cartílago palatoc cuadrado. La rama media es alargada y contacta con el proótico, superponiéndose posteriormente al proceso basal del cartílago palatoc cuadrado.

Mandíbula: Cada hemimandíbula está compuesta por el mentomeckeliano, el dentario y el anguloesplénico (Fig. 1 C y D). Ambas hemimandíbulas se unen entre sí por medio de tejido conjuntivo. El extremo anterior del dentario recubre la porción anterior del mentomeckeliano; posteriormente el dentario se extiende hasta tres cuartos del largo total de la mandíbula, cubriendo dorsolateralmente al cartílago de Meckel. El anguloesplénico, que presenta un proceso coronoides redondeado, se extiende a lo largo del 80% de la longitud de la mandíbula y cubre la superficie lingual del cartílago de Meckel.

Endocráneo

Esfenotmoides: Es un hueso impar, que constituye la parte anterior del neurocráneo. Anteriormente su superficie dorsal se halla cubierta parcialmente por la porción posterior de los nasales. A ambos lados de la línea media este hueso forma parte del margen anterior de las órbitas y posteriormente forma el margen anterior de la fenestra frontoparietal, que queda algo expuesta dorsalmente entre los extremos

anteriores de los frontoparietales. Estos últimos huesos se superponen parcialmente a la mitad posterior del esfenetmoides. A la altura del margen anterior de las órbitas, el esfenetmoides presenta a cada lado un foramen que corresponde al foramen orbitonasal. La localización de dichos forámenes se hace evidente a simple vista en los ejemplares diafanizados por la coloración más intensa del esfenetmoides en el área que bordea dorsalmente a cada uno de ellos.

Proóticos y exoccipitales: Estos huesos están fusionados formando las cápsulas óticas y la parte posterior del cráneo. Dorsal y medialmente las cápsulas óticas se hallan cubiertas por los frontoparietales parcialmente fusionados. Laterodorsalmente cada cápsula ótica presenta prominentes crestas epióticas. En la pared anterior de las cápsulas óticas cada proótico se halla atravesado por un par de forámenes. El más anterior y medial de ellos es relativamente pequeño y podría corresponder a la salida del nervio oculomotor.

El segundo foramen, de posición algo más lateral y posterior, es notablemente amplio y posiblemente corresponda a la salida del nervio proótico. Posteriormente los exoccipitales forman los cóndilos occipitales, que se hallan bien separados y poseen superficies articulares redondeadas. Lateralmente a cada cóndilo, la pared posterior de las cápsulas óticas está perforada por dos forámenes. El medial corresponde al foramen yugular, mientras que el lateral, que conecta la cavidad del oído interno con un espacio extracraneano, corresponde al foramen perilinfático inferior. En la superficie ventral de las cápsulas óticas, algo lateralmente a la región del oído interno, son visibles dos cortas crestas, una algo más anterior que la otra.

Esqueleto hiobranquial: El cuerpo del aparato hioideo es aproximadamente rectangular, más ancho que largo y cartilaginoso (Fig.2). El seno hioyugoso es pronunciado, en forma de U y de un tamaño aproximado a la mitad del tamaño del hioideo. Los hiales son acintados y nacen en los extremos anterolaterales del plato hioideo, se extienden posterolateralmente y se recurvan anterodorsalmente uniéndose a la cápsula ótica al nivel, hacia el lado externo, de la articulación de las ramas medias del pterigoides con las cápsulas óticas. El plato hioideo posee tres pares adicionales de procesos: los anterolaterales, los posterolaterales y los posteromediales. Los procesos anterolaterales son anchos y cóncavos en su parte distal. Los procesos posterolaterales son acintados, delgados, aunque se ensanchan en sus extremos distales. Los procesos posteromediales son robustos y osificados, con excepción de sus expansiones distales que son cartilaginosas.

El aparato laríngeo está formado por dos cartílagos aritenoides pares y la caja de resonancia formada por el anillo cricoideo. Los cartílagos aritenoides son robustos y semiesféricos. El anillo cricoideo es completo, y su margen anterior de la región ventral posee los procesos bronquiales que se proyectan posteroventralmente. El cartílago aritenoides tiene en el adulto algunas pequeñas calcificaciones.

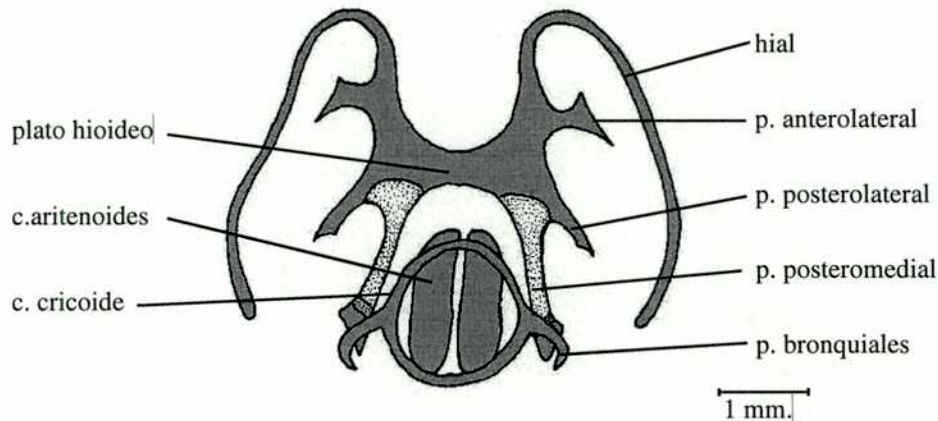


Figura 2: Aparato hiobranquial y aparato laríngeo de *Pseudis minuta* macho (MACN 19848) adulto en vista ventral. El punteado denota osificación y el gris cartílago. Abreviaturas: c.=cartílago, p.=proceso

Esqueleto Postcranial:

Esqueleto axial:

La columna vertebral está compuesta por ocho vértebras presacras, el sacro y el urostilo. Todas las presacras están bien osificadas y tienen centros procélicos, achatados dorsoventralmente (Fig. 3 D). Los arcos neurales son relativamente cortos y no hay superposición entre aquéllos de vértebras sucesivas de modo que la médula queda expuesta dorsalmente entre los arcos neurales (i.e., vértebras no imbricadas), con excepción de las primeras dos o tres vértebras. En estas últimas las espinas neurales pueden tener algún grado de desarrollo, a diferencia de las restantes. El atlas presenta dorsalmente una espina neural relativamente corta y roma cuyo extremo posterior encaja en una carilla de articulación cóncava que presenta el margen anterior de los arcos neurales fusionados de la vértebra II.

El atlas presenta los cótilos separados por una profunda escotadura (tipo I de Lynch, 1971). Todas las vértebras presentan procesos transversos con excepción del atlas. Sus largos respectivos incluyendo las diapófisis sacras son: III > V > IV > VII-VI-DS > VIII > II. Los procesos transversos de la Presacras II, III y IV están ligeramente expandidos distalmente, en especial los de la Presacra III. Los procesos transversos de las Presacras IV y V están dirigidos posteriormente, los procesos de las vértebras VII y VIII están dirigidos anteriormente y los de las vértebras II, III y VI son perpendiculares al eje notocordal.

Las diapófisis sacras tienen secciones transversales ovaladas y se dirigen posterolateralmente. Distalmente, cada diapófisis se articula con el ileon y lateralmente a esta articulación se desarrolla un sesamoideo; este arreglo se correspondería con una articulación tipo II B (Emerson 79'). El sacro

forma una articulación bicondilar con el urostilo. El urostilo tiene un largo equivalente al de las vértebras I a VII y presenta una espina doble bien desarrollada que se extiende hasta su extremo distal. La presencia y posición de forámenes es variable; algunos ejemplares tienen dos forámenes de un lado y uno del otro.

Cintura pectoral:

La cintura pectoral es arcífera (Fig. 7 E). La escápula es el doble de larga que de ancha. Proximalmente presenta una muesca que separa los procesos acromial y glenoidal. La *pars acromialis* es un proceso ancho y aplanado que contacta medialmente con la clavícula; sin embargo los límites entre estos elementos son difíciles de establecer en las proximidades de la cavidad glenoidea, posiblemente por la mineralización del cartilago procoracoideo. La *pars glenoidalis* contacta con el coracoides dorsalmente a la cavidad glenoidal. Las clavículas son anteriormente cóncavas y se hallan algo inclinadas anteriormente. Están separadas entre sí por el puente epicoracoides. Los coracoides presentan sus extremos algo expandidos, siendo la expansión medial mayor que la lateral. El extremo esternal de cada coracoides contacta con el cartilago epicoracoides correspondiente y ambos cartílagos se sobreponen medialmente, sin fusionarse ni aún en la zona interclavicular. La fenestra pectoral es larga y ovoide, está delimitada anteriormente y lateralmente por el cartilago epicoracoides, y posteriormente por el hueso coracoides. Los cartílagos epicoracoides se hallan relacionados anteriormente con el omoesternón cartilaginoso, cuya parte proximal es alargada y se expande distalmente. Lateralmente la escápula articula con el cartilago supraescapular, el que presenta en su margen anterior una clara proyección en forma de gancho dirigida medialmente. El cleitro, bifurcado distalmente, recubre el margen anterior y parte de la superficie dorsal del cartilago supraescapular.

Posteriormente a los cartílagos epicoracoides, a los que se une sincondróticamente, se encuentra el esternón. Este elemento se halla mineralizado aunque sus bordes permanecen cartilaginosos. En su parte distal se bifurca formando dos lóbulos.

Extremidad anterior:

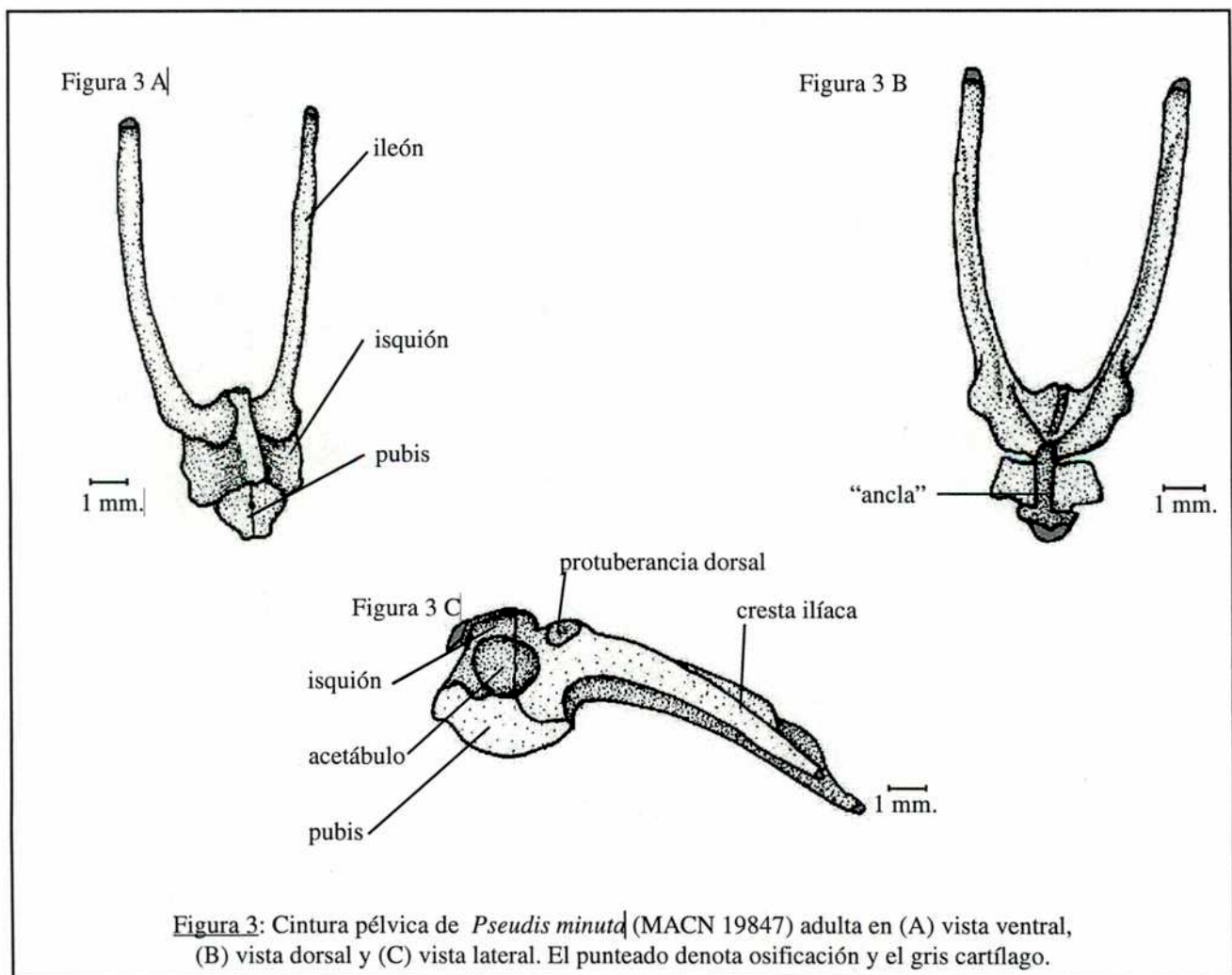
El húmero posee una cresta deltoidea desarrollada a lo largo de la mitad proximal de la diáfisis, cuya amplitud decrece distalmente (Fig. 9 D). A la altura del tercio anterior de la cresta deltoidea y medialmente a ella se observa una prominencia que posiblemente corresponda al área de inserción de algún músculo braquial. Distal y ventralmente se observa la *eminencia capitata* relativamente pequeña con respecto al ancho de la extremidad distal del húmero. Los epicóndilos se hallan dispareamente desarrollados: el radial (medial) es más amplio que el ulnar (lateral). Anteriormente a la *eminencia* no se observa una fosa cubital marcada.

La radio-ulna presenta la porción distal más ensanchada que la proximal y el proceso olecraneano bien desarrollado. A pesar de que sus elementos componentes están completamente fusionados, su origen doble puede apreciarse a través de la línea de sutura entre ellos en su mitad distal.

Manus:

El arreglo de los elementos del carpo representa la morfología C de Fabrezi (1992). El ulnar es un hueso algo más desarrollado que el radial; ambos están completamente osificados (Fig. 6 D). El radial está algo bifurcado en su extremo distal, la mitad medial articula con el carpal distal 5-4-3, la otra mitad articula con el elemento Y. Distal al ulnar se encuentran los elementos del arco digital, estos son el carpal distal 5-4-3 y el carpal distal 2, que se encuentra distal al elemento Y. Los carpales distales se continúan distalmente con los metacarpales V-IV-III y II. La fórmula falangeal comenzando por el dedo 5 y excluyendo el elemento intercalar es 3-3-2-2. El elemento intercalar es una pieza alargada con el extremo proximal algo más ancho que el distal, que se encuentra entre las dos falanges terminales. Las falanges distales tienen una morfología simple. Los largos relativos de los dedos contando la falange extranumeraria son $IV > V > II > III$.

Distal al radial se encuentra el elemento Y, y se continúa con los elementos proximal y distal del prepollex. El elemento distal del prepollex no está completamente mineralizado.

Cintura Pélvica:

En vista ventral los márgenes internos de los iliones describen una forma de U (Fig. 3). Las ramas ilíacas tienen una cresta corta que se extiende dorsalmente a lo largo de toda la rama, cuyo ancho máximo se aprecia en la zona medio-distal de la rama y se adelgaza hacia el acetábulo. La protuberancia dorsal es pronunciada y se corresponde con la prominencia dorsal que es algo ovalada. El extremo de la expansión acetabular dorsal se extiende dorsal al acetábulo y se prolonga hasta la altura del margen proximal del acetábulo donde articula con el isquion por medio de tejido conectivo. La zona preacetabular es delgada.

Los iliones están separados entre sí medialmente y de los isquiones posteriormente. Los isquiones tienen forma arriñonada con su eje mayor paralelo a la zona media del acetábulo. Dorsalmente están fusionados al eje mayor de la pieza en forma de ancla (descrita en el apartado de desarrollo de cintura pélvica) y ventralmente lo hacen a los ejes pares menores de este elemento. Forman la mitad posterior del acetábulo. El pubis está en su mayor parte calcificado, y forma el borde ventral del acetábulo. En vista ventral los cartílagos mineralizados del pubis se expanden desde la zona media formando a cada lado un semicírculo saliente, los que al unirse forman una expansión redondeada bastante prominente.

Extremidad posterior:

El fémur es relativamente largo, el extremo distal está completamente osificado, el acetabular permanece en parte cartilaginoso. La tibia-fíbula es de aproximadamente el mismo largo que el fémur, siendo su extremo proximal algo más ancho que el distal. Se aprecia la línea de sutura de la tibia-fíbula, sobre todo hacia sus extremos. El tibial y el fibular están fusionados en sus extremos distales y su longitud es la mitad de la del fémur.

Pes

El tarso tiene dos elementos tarsales fusionados, el tarsal 3-2 que se ubica proximalmente respecto a los dedos 3 y 2 (Fig. 4). El elemento Y se encuentra proximal al dedo 1. El prehallux y los dos elementos distales del prehallux se ubican distales al elemento Y. Los largos relativos de los dedos son $IV > V - III > II > I$. La fórmula falangeal considerando los dedos del 5 al 1, excluyendo los elementos intercalares es: 4,5,4,3,3. Las falanges terminales son simples.

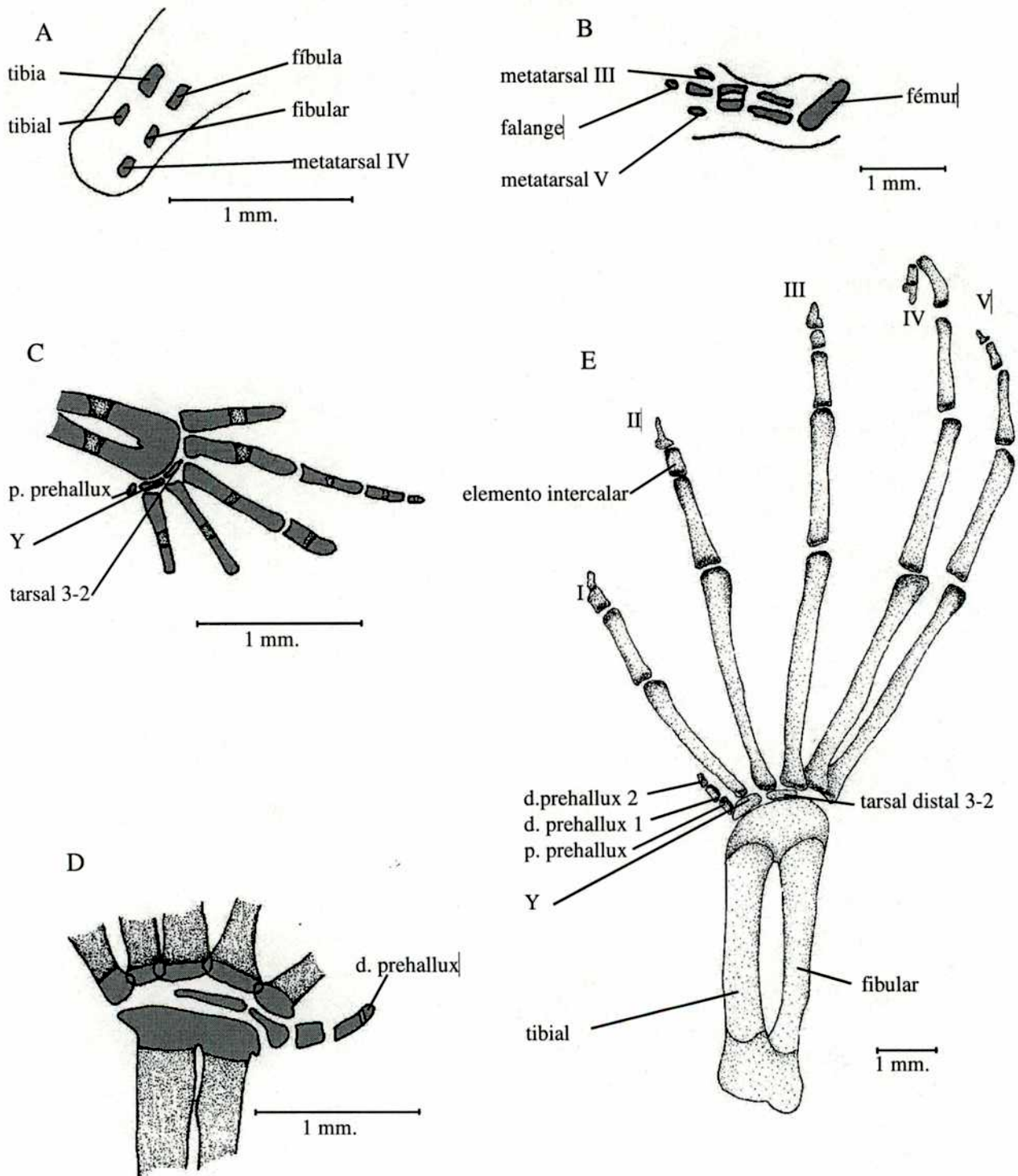


Figura 4: Desarrollo de la pata de *Pseudis minuta*. Pata derecha en (A) Estadio 31 (MACN 15277-83), pata izquierda en (B) Estadio 32 (MACN 15602-09), pata izquierda en (C) Estadio 36 (MACN 15277-83), pata izquierda en (D) Estadio 39 (MACN 15602-09) y (E) pata derecha de adulto (MACN 19847). El punteado denota osificación y el gris cartilago. Abreviaturas: **d. prehallux 1** = primer elemento distal del prehallux; **d. prehallux 2** = segundo elemento distal del prehallux y **p. prehallux** = elemento proximal del prehallux.

Descripción de la osteogénesis de *Pseudis minuta*

Frontoparietales: La osificación de estos huesos pares comienza en el estadio 36. Cada uno aparece a partir de un centro de osificación, localizado por encima de la *tenia tecti transversalis*, a nivel de la parte media de las órbitas. En el estadio 37 los incipientes frontoparietales pueden observarse como un par de bandas a cada lado de la superficie dorsal del cráneo. En el estadio 39 se ha esbozado la lámina perpendicular. Estos huesos permanecen separados a lo largo de la línea media hasta el final de la metamorfosis. En los ejemplares postmetamórficos juveniles analizados recién se esboza la fusión de ambos frontoparietales, observándose la desaparición de la separación entre ellos en la porción más posterior de estos huesos.

Nasales: Estos huesos pares aparecen en el estadio 40 como dos delgados cartílagos rectangulares. En el estadio 41 comienza a mineralizarse formando una lámina alargada que se dispone sobre el *tectum nasi* a cada lado de la línea media. A partir de dicho estadio estos huesos continúan su desarrollo (Fig. 5 B) y en el estadio 46 (Fig. 5C) toman su forma algo triangular y se distinguen los procesos maxilares.

Paraesfenoides: Es uno de los primeros elementos que se mineralizan en el cráneo. En el estadio 35 se observa el proceso cultriforme, cuyo extremo anterior se halla algo posterior al nivel del plano anteorbitario, y las alas apenas esbozadas. En el estadio siguiente (36) el proceso cultriforme se ha alargado y posteriormente se observa a cada lado una corta proyección que constituye el ala. En el estadio 38 ha alcanzado su forma adulta de T invertida.

Neopalatinos: Los neopalatinos se observan por primera vez en el estadio 46 (Fig. 5 F) como delgadas bandas óseas ventrales a los cartílagos correspondientes al *planum anteorbitale* de cada lado. En los ejemplares postmetamórficos analizados el desarrollo de estos huesos ya se ha completado.

Vómeres: Estos elementos pares aparecen en el estadio 40 (Fig. 5 D). Inicialmente cada vómer está representado por una pequeña mineralización algo redondeada. Los dientes son visibles recién en el estadio 42. En el estadio 46 (Fig. 5F) se observa el proceso dentífero, el proceso postcoanal y anteriormente una angosta lámina que corresponde al proceso anterior. Estos huesos se observan completamente desarrollados en los ejemplares postmetamórficos analizados.

Premaxilares: Estos huesos se hacen evidentes en el estadio 40, en el que comienza la osificación de los procesos alares (Fig. 5 A). Cada proceso se forma como una capa delgada ósea dirigida anteriormente sobre cada lado del *cornu trabeculum*. La *pars palatina* y la *pars dentalis* osifican en el estadio 41. En el estadio 43 se observan los primeros denticulos.

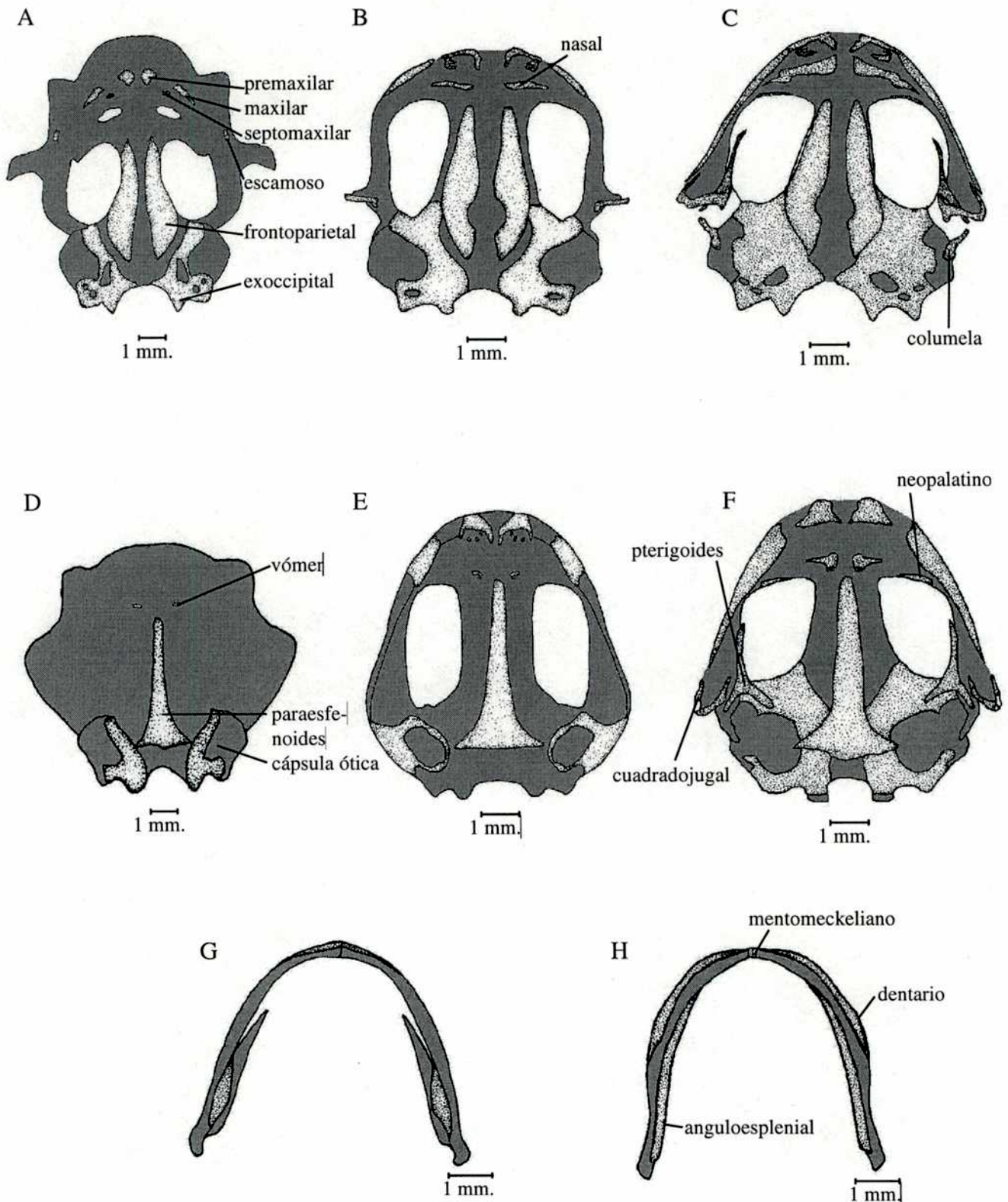


Figura 5: Desarrollo del cráneo y mandíbulas de *Pseudis minuta*. Vista dorsal del cráneo en (A) Estadio 40 (MACN 15277-83), (B) Estadio 44 (MACN 11094-107) y (C) Estadio 46 (MACN 15277-83); en vista ventral (D) Estadio 40 (MACN 15277-83), (E) Estadio 44 (MACN 11094-107) y (F) Estadio 46 (MACN 15277-83). Las mandíbulas corresponden a (G) Estadio 44 (MACN 11094-107) y (H) Estadio 46 (MACN 15277-83). El punteado denota osificación y el gris cartílago.

Maxilares: El comienzo de la osificación de estos elementos se observa por primera vez en el estadio 40 en el que aparecen sendas áreas osificadas correspondientes a la parte anterior de *pars facialis* de cada elemento (Fig. 5A). La osificación continúa hasta que en el estadio 43 se observa que la *pars facialis* se ha expandido dorsal y posteriormente y la *pars dentalis* se osifica a lo largo del borde ventral de la *pars facialis*. Los dientes, representados por las coronas mineralizadas se observan inicialmente en el estadio 43 a partir del cual continúan su desarrollo (Fig. 5 E). En el estadio 46 (Fig. 5F) cada maxilar completó su desarrollo.

Cuadradojugales: La osificación de este hueso comienza en el estadio 46 (Fig. 5 F).

Septomaxilares: Aparecen en el estadio 40 como un pequeño núcleo algo circular de hueso, posterior a la premaxila (Fig. 5 A). Estos elementos en el estadio 44 (Fig. 5B) casi alcanzan su forma adulta característica.

Escamosos: Estos huesos aparecen en el estadio 40, cada uno de ellos como una barra vertical de hueso en la parte medial del cartílago palatoc cuadrado (Fig. 5 A). Esta lámina vertical de osificación corresponde a la rama ventral. El primer esbozo de las ramas zigomática y la ótica se observa en el estadio 46 (Fig. 5 C), como una minúscula barra transversal.

Pterigoides: Este hueso comienza su osificación en la rama ventral, la que se observa por primera vez en el estadio 45. Esta mineralización tiene forma triangular, evidenciando una leve expansión anterior que dará lugar a las ramas media y anterior. En el estadio 46 (Fig. 5 F) se observa un desarrollo incipiente de las tres ramas. En los ejemplares juveniles este hueso posee la conformación del adulto.

Mandíbulas: El anguloesplénico y el dentario aparecen simultáneamente en el estadio 43, cada uno a partir de un centro de osificación, a partir del cual comienza su desarrollo (Fig. 5 G). Tanto el anguloesplénico como el dentario aparecen como delgadas tiras óseas, el anguloesplénico a lo largo del borde medial de la mitad posterior del cartílago de Meckel, y el dentario a lo largo del borde anterior del mismo cartílago. En un principio el dentario es más delgado y corto que el anguloesplénico y ambos huesos apenas se solapan entre sí. Aparecen indicios de la osificación de los mentomeckelianos en el estadio 46 (Fig. 9 H). En los ejemplares postmetamórficos estos huesos están completamente osificados y posterolateralmente en contacto con el anguloesplénico correspondiente.

Esfenetmoides: Hasta completar la metamorfosis (estadio 46) la caja craneana es cartilaginosa y no hay indicios de la osificación de este elemento. En los ejemplares juveniles analizados este elemento ha iniciado su osificación, aunque aún no presenta la morfología adulta. Si bien se ha completado la osificación alrededor de los canales para los nervios olfatorios, en estos ejemplares no hay contacto

entre las porciones dorsales osificadas a ambos lados del cráneo ni tampoco entre las partes ventrales cuya fusión dorsal al paraesfenoides se observa en el adulto.

Exoccipitales y Proóticos: Los exoccipitales son huesos pares endocondrales que aparecen en el estadio 35 como unas pequeñas osificaciones en los cóndilos rodeando el foramen jugular. Los proóticos comienzan a mineralizarse en el estadio 36 en la región posteromedial de las cápsulas óticas. Esta mineralización se extiende luego hacia la base de las cápsulas óticas contactándose con los núcleos mineralizados de los exoccipitales. Estos huesos continúan su mineralización (Fig. 5 B, E, C, F), que se completa después de la metamorfosis.

Columela: Se mineraliza en el estadio 45 en que asoma dentro del anillo timpánico cartilaginoso. (Fig. 5C).

Desarrollo del esqueleto axial:

En el estadio 35 se observa el inicio de la osificación de la parte más dorsal de los pedicelos y la porción más lateral de los arcos neurales de las 5 primeras vértebras presacras. El desarrollo de los centros de esas vértebras es claramente epicordal y a partir de dos centros de osificación en cada una de ellas. Hay esbozos cartilagosos de 4 vértebras más, aunque aún no hay indicios de la presencia de vértebras postsacras. En el estadio 36 se observa la osificación de la parte proximal de los procesos transversos de las vértebras 2 y 3. En el estadio siguiente (Fig. 6 A) es visible la osificación de la porción más dorsal de los pedicelos y la más lateral de los arcos neurales de 9 vértebras y de las apófisis transversas de las vértebras 2 y 3. Aparece osificación en los pedicelos de una vértebra 10. También en este estadio (36) comienza la osificación de los procesos transversos de la vértebra 4, en el que se observa también la hipocorda algo mineralizada. Las mitades de los arcos neurales de las vértebras presacras se mantienen separados hasta el estadio 38 en el que comienzan a fusionarse, siendo además visibles los arcos neurales de una segunda vértebra postsacra. Los dos elementos posteriores al sacro no desarrollan centro, sólo consisten en pedicelos y arcos neurales pares que no están unidos ni dorsal ni ventralmente. Esos elementos se unen en el estadio 39, dejando un foramen entre ambos de cada lado, y se alargan posteriormente (Fig. 6 B).

Las diapófisis sacras comienzan su osificación en el estadio 40, siendo evidente, además, un adelgazamiento de la notocorda

Hasta el estadio 44 los centros vertebrales se hallan separados de los pedicelos; en dicho estadio (Fig. 6 C) se produce la fusión de esos elementos, así como comienzan a hacerse evidentes los procesos transversos de las vértebras presacras posteriores. La notocorda ha desaparecido, de modo que los cóndilos de la vértebra sacra están casi en contacto con los cótilos formados por los arcos neurales del

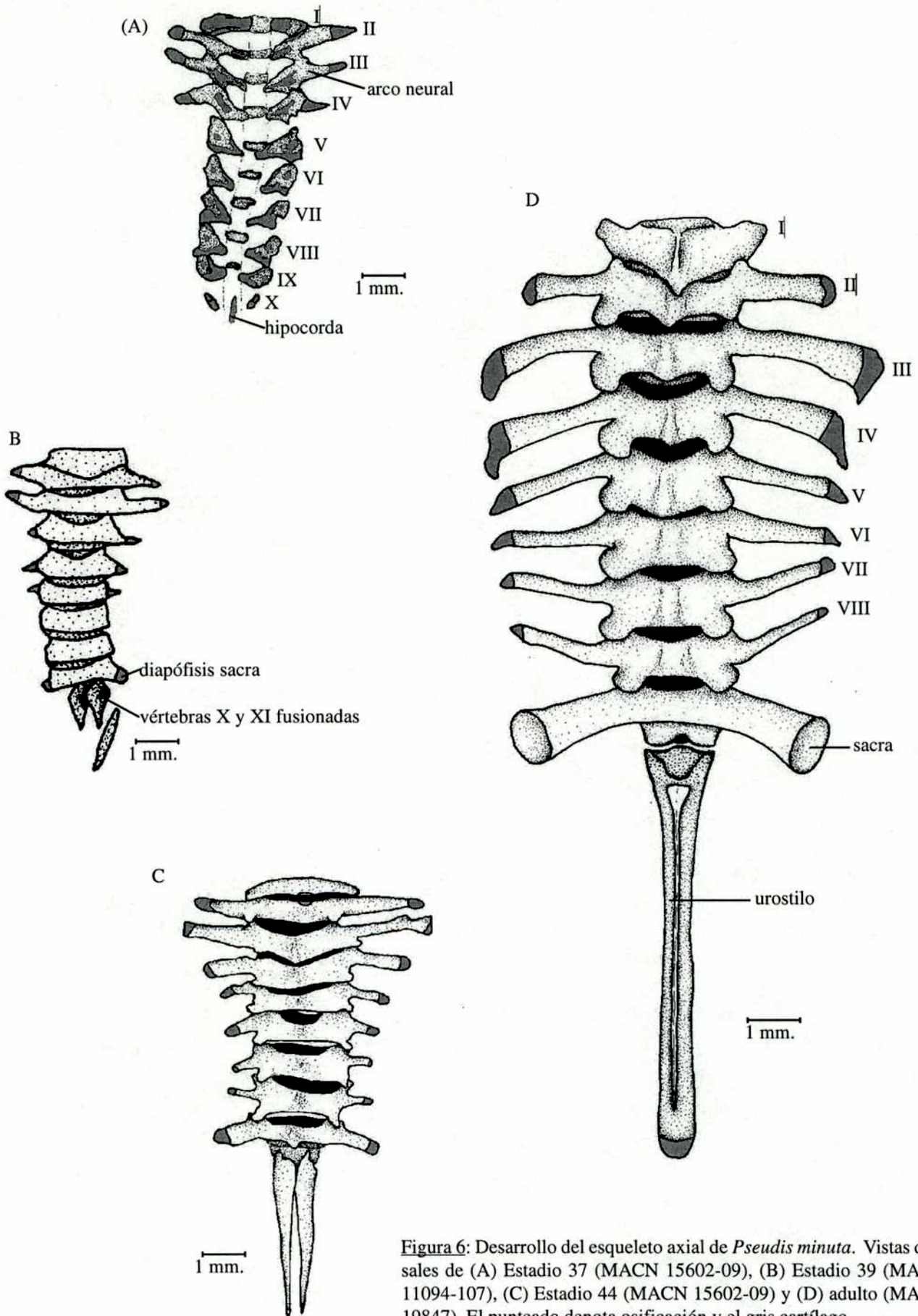


Figura 6: Desarrollo del esqueleto axial de *Pseudis minuta*. Vistas dorsales de (A) Estadio 37 (MACN 15602-09), (B) Estadio 39 (MACN 11094-107), (C) Estadio 44 (MACN 15602-09) y (D) adulto (MACN 19847). El punteado denota osificación y el gris cartílago.

primer elemento postsacral y con el extremo anterior de la hipocorda que se extiende ventral y medialmente a ambas franjas óseas correspondientes a la base de los arcos neurales. La fusión de la hipocorda a estos últimos elementos debe producirse después de completada la metamorfosis, ya que aún se hallan separados en el estadio 46 pero fusionadas en los ejemplares juveniles observados. También en el estadio 44 (Fig. 6 C) se observa una pequeña muesca en el borde anterior del arco neural de la vértebra 2 que coincide con la proyección posterior del proceso espinoso del arco neural del atlas, cuyo extremo es trunco.

Desarrollo de la cintura escapular:

Hasta el estadio 35 (Fig. 7 A) en la cintura pectoral no se observa el inicio de la osificación en ninguno de sus elementos constitutivos. En el estadio 36 comienza a osificarse la parte media del cuerpo de la escápula, mientras que en estadio siguiente (Fig. 7 B) la osificación es incipiente en el cleitro, la clavícula y el coracoides. Asimismo es evidente una saliencia en forma de gancho en el extremo anterodistal del cartílago supraescapular (Fig. 7 B, C). El crecimiento y osificación de estos elementos continua, hasta que el estadio 40 se observa que cada lado de la cintura pectoral ha crecido medialmente de manera que los cartílagos epicoracoides se solapan en sus márgenes ventromediales. En el estadio 44 (Fig. 7 D) la escápula se aprecian la *pars acromialis* y la *pars glenoidea* separadas por una muesca. El cleitro además de cubrir el margen anterior del cartílago procoracoideo en este estadio se extiende por la superficie dorsal del cartílago supraescapular. También se evidencia un cartílago rectangular pequeño que dará origen al omosternon y uno posterior a la unión de los epicoracoides en forma de V invertida que dará origen al esternón.

Desarrollo de miembro anterior:

En el estadio 31 se ven los cartílagos diferenciados del húmero y dos condensaciones distales paralelas que corresponden a la ulna y al radio (fig. 9 A). En el estadio 35 el húmero se ha desarrollado pero su osificación comienza en el estadio 36. Radio y ulna se han alargado y han comenzado a fusionarse por sus extremos y su parte media, y en el 36 comienza su osificación. En el estadio 37 radio y ulna han terminado de fusionarse, aunque se distingue una línea de sutura entre ambos elementos.

En el estadio 38 la diáfisis del húmero presenta en la parte lateral de su extremo proximal una pequeña prolongación cartilaginosa, que diverge del eje del húmero (Fig. 8 A). Luego esta prolongación crece y se mineraliza aunque su extremo proximal permanece cartilaginoso, el que se une al cóndilo epifisiario externo del húmero también cartilaginoso (Fig 8 B). Entre este proceso y la diáfisis del húmero queda una perforación en forma de ojal, que se cierra parcialmente en el estadio 46 (Fig. 8 C) al mismo tiempo que se osifica el cartílago que en forma continua une los extremos de ambas estructuras. Este proceso da origen a la cresta deltoidea que se observa en individuos post metamórficos.

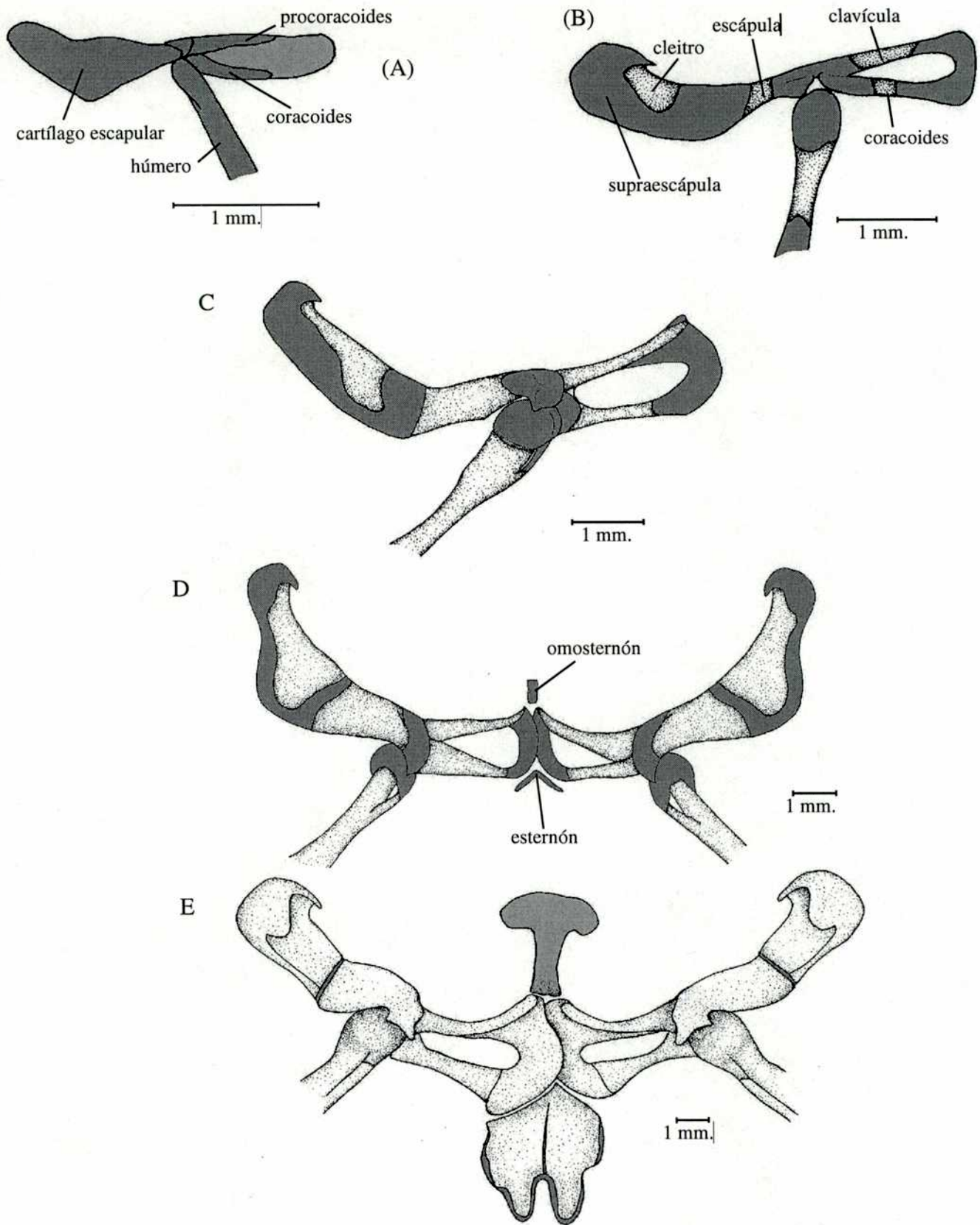


Figura 7: Cintura escapular de *Pseudis minuta* en vista ventral con la escápula y la supraescápula vueltas ventralmente. Mitad derecha de una cintura escapular en (A) Estadio 35 (MACN 15277-83), (B) Estadio 37 (MACN 15602-09), (C) Estadio 38 (MACN 15277-83); (D) Estadio 44 (MACN 15602-09) y (E) Adulto (MACN 19847). El punteado denota osificación y el gris cartilago.

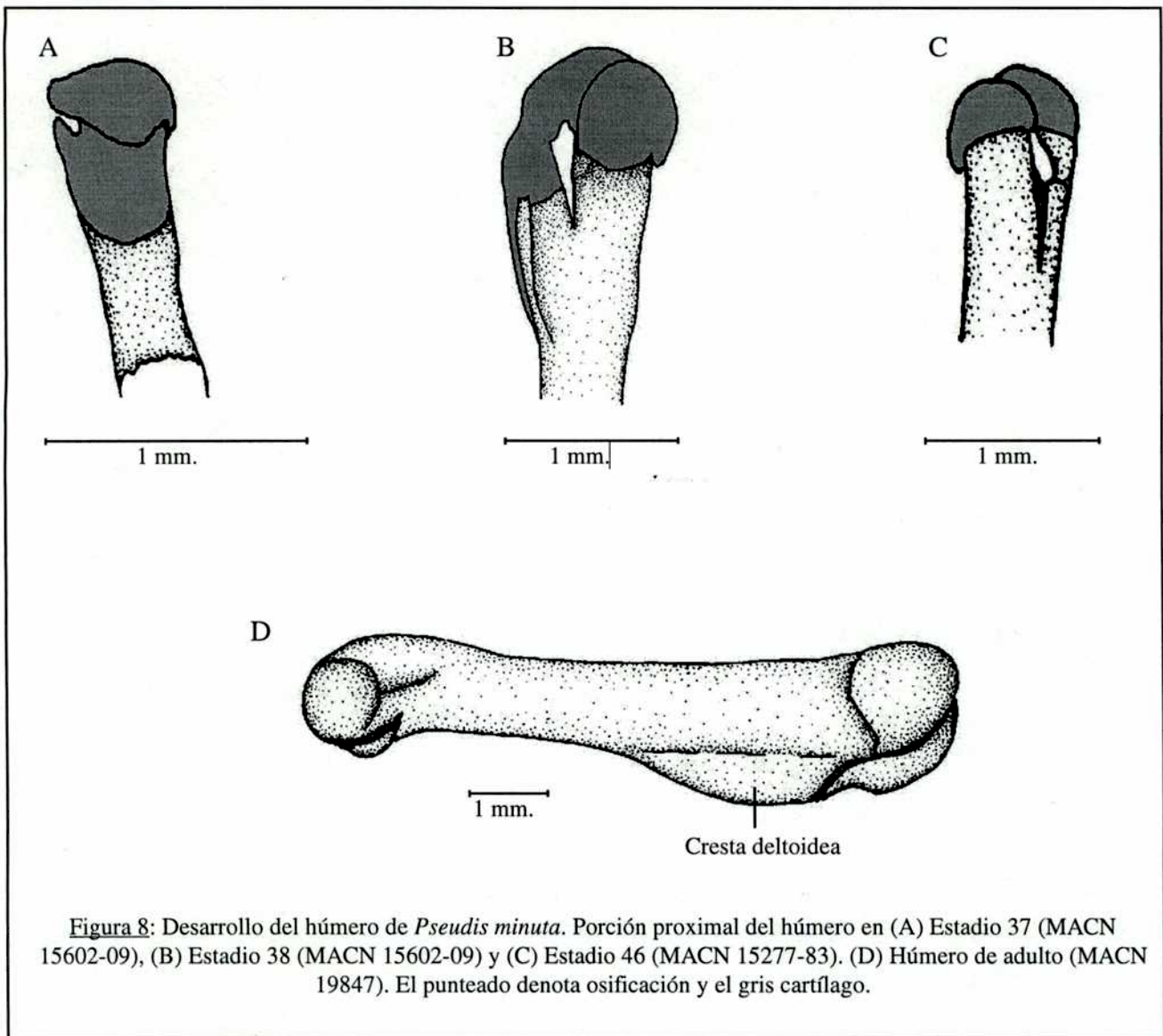


Figura 8: Desarrollo del húmero de *Pseudis minuta*. Porción proximal del húmero en (A) Estadio 37 (MACN 15602-09), (B) Estadio 38 (MACN 15602-09) y (C) Estadio 46 (MACN 15277-83). (D) Húmero de adulto (MACN 19847). El punteado denota osificación y el gris cartílago.

Todos los elementos del carpo permanecen cartilaginosos hasta después de la metamorfosis. En el estadio 32 se distingue el radial distal al radio y el ulnar distal a la ulna, también se encuentra diferenciado el carpal distal 5-4 (Fig. 9 B). Los carpales distales 3 y 2, el elemento Y y los elementos proximal y distal del prepollex aparecen en el estadio 35. Los metacarpales comienzan a osificarse en el estadio 36, en el cual es evidente la mineralización incipiente de los metacarpales 3, 4 y 5.

La osificación de las falanges también comienza en el estadio 35. En el estadio 38 resulta evidente la intercalación de bloques de cartílago alargados entre la penúltima y última falange de todos los dedos (Fig. 9 C). Estos bloques son ligeramente más anchos que las falanges y constituyen los llamados elementos intercalares. En el estadio 46 se comienzan a mineralizar en forma incipiente dichos elementos intercalares.

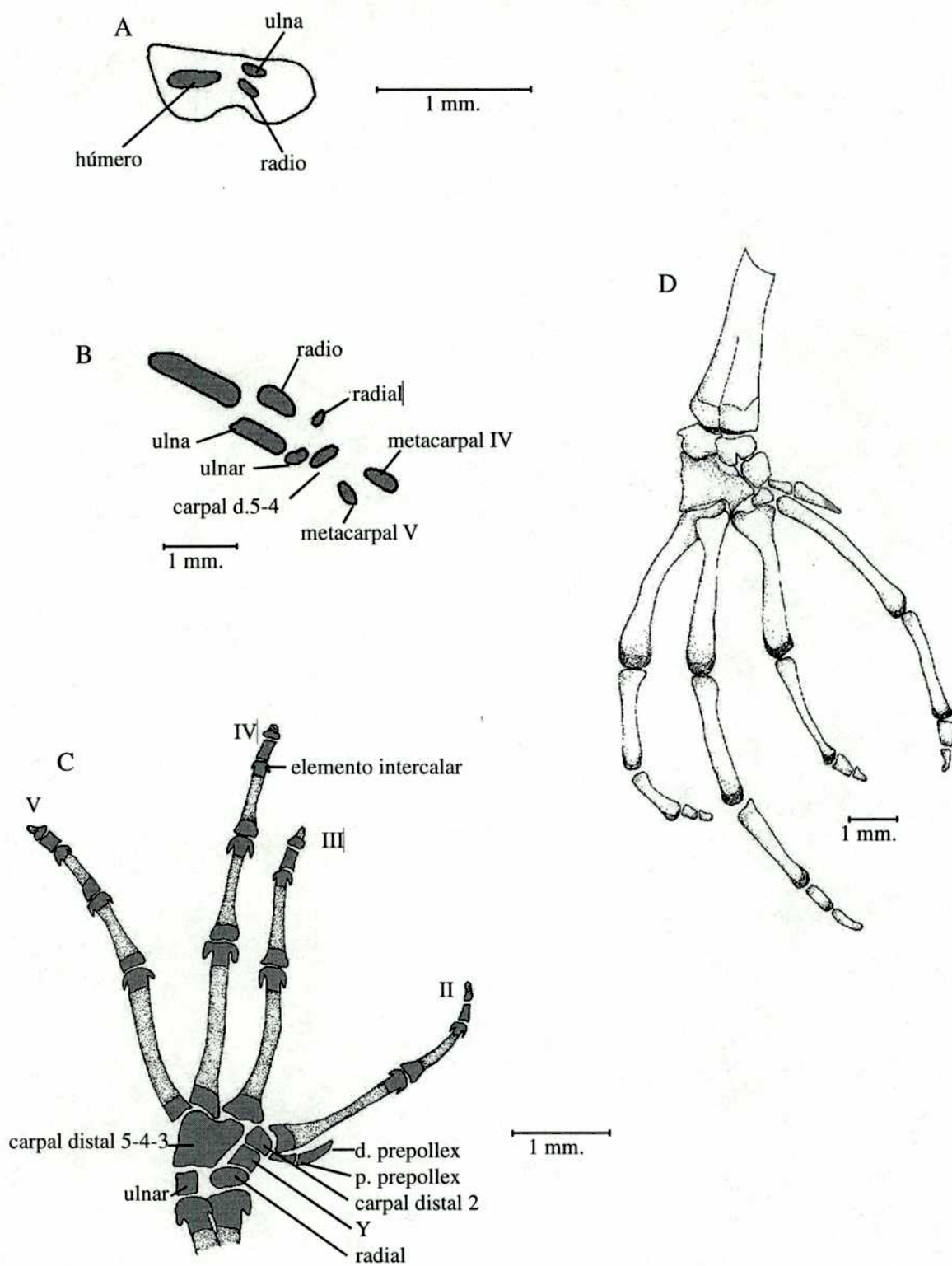


Figura 9: Desarrollo de la mano de *Pseudis minuta*. Mano derecha en (A) Estadio 31 (MACN 15277-83), mano izquierda en (B) Estadio 32 (MACN 15277-83) y mano izquierda en (C) Estadio 38 (MACN 15277-83) y (D) mano derecha de adulto (MACN 19847). El punteado denota osificación y el gris cartilago. Abreviaturas: **d. prepollex** = elemento distal del prepollex; **p. prepollex** = elemento proximal del prepollex.

Desarrollo de la cintura pélvica:

En el estadio 37 (Fig. 10 A) el íleon se ve como un núcleo alargado cartilaginoso con su parte anterior delgada y redondeada formando la rama del íleon y su parte posterior ensanchada con una concavidad formando lo que será el cuerpo del íleon. En la zona media de las ramas se observa el comienzo de la osificación. En el estadio 38 ha avanzado la osificación de las ramas ilíacas progresando anterior y posteriormente (Fig. 10 B). La base de la rama del íleon presenta un esbozo correspondiente a la protuberancia dorsal, y en el cuerpo del íleon se observa la expansión dorsal acetabular, aun cartilaginosa. En el estadio 42 los íleones están osificados salvo en los extremos anteriores de las ramas que permanecen cartilaginosos. Son visibles las crestas ilíacas que no son muy anchas. En este estadio los pubis presentan ventralmente sendas expansiones laminares cartilaginosas (Fig. 10 C). En el estadio 42 se observa el comienzo de la osificación de los ísquiones (Fig. 10 D), cuyo primer núcleo de osificación aparece como un semicírculo mineralizado de cada lado. En el estadio 45 se ve un segundo núcleo de osificación de cada ísquion ubicado en la cara medial interna del cartílago que les da origen. En los ejemplares postmetamórficos medial y posteriormente a cada uno de los incipientes ísquiones (Fig. 10 F) aparece una mineralización en forma de L. Asimismo, las expansiones laminares del pubis han comenzado a fusionarse y a mineralizarse (Fig. 10 E). En el adulto dichas expansiones del pubis se han fusionado, quedando en el centro el foramen obturador, y se han mineralizado completamente. En el adulto las formaciones en forma de L ubicadas entre los ísquiones se han unido en su parte media y mineralizado resultando en una pieza con forma de ancla cuyo eje impar vertical se extiende dorsalmente al contacto medial de ísquiones y su eje transversal se dispone posteriormente a estos.

Desarrollo de miembro posterior:

Las primeras osificaciones en el miembro posterior se observaron en el estadio 36, aunque en estadios anteriores se distinguen los esbozos cartilaginosos de varios elementos. En el estadio 31 (Fig. 4 A) son visibles los núcleos alargados del fémur, la tibia, la fibula, el tibial, el fibular y el metatarsal V. En el estadio siguiente (Fig. 4 B) aparecen los metatarsales V, IV, III y la primer falange del dedo 4. En el estadio 36 (Fig. 4 C) ya están formados los núcleos de los tarsales distales 3-2, los metatarsales II y I, la segunda y tercer falange del dedo 4, y la primer falange del dedo 3. También aparece el elemento Y y el elemento proximal del prehallux. Fémur, tibia, fibula, tibial y fibular ya han comenzado su osificación en este estadio. Los metatarsales 3, 4 y 5 comienzan su osificación en el estadio 37. En el estadio 39 comienza la osificación de las falanges, las que ya están osificadas en el estadio 41. Entre la penúltima y última falange de cada dedo, se observa el elemento intercalar que aún permanece cartilaginoso. Se aprecia un elemento distal del prehallux (Fig. 4 D). En el extremo distal de este cartílago puede observarse un segundo núcleo cartilaginoso que aun esta unido al primero y originara por segmentación el segundo elemento distal del prehallux. Los elementos intercalares se comienzan a osificar en el estadio 46, mientras que en los ejemplares postmetamórficos observados se aprecia que el elemento Y y el elemento proximal del prehallux han comenzado a osificarse.

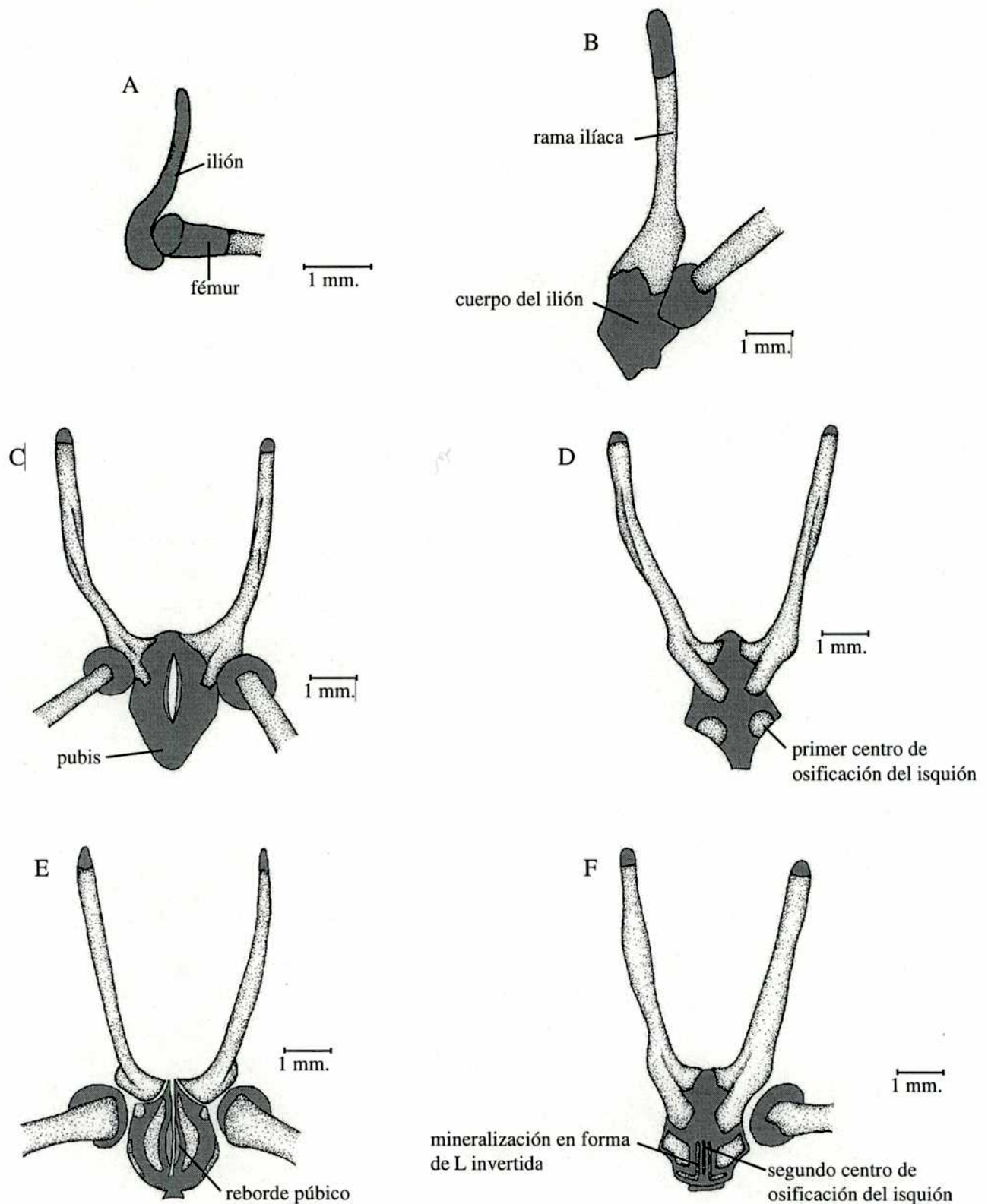


Figura 10: Cintura pélvica de *Pseudis minuta*. Mitad izquierda de la cintura pélvica en (A) Estadio 37 (MACN 15277-83), (B) Estadio 38 (MACN 15602-09); vista ventral en (C) Estadio 42 (MACN 15602-09) y en (E) un individuo juvenil (MACN 15277-83); vista dorsal en (D) Estadio 41 (MACN 15602-09) y (F) un individuo juvenil (MACN 15277-83). El punteado denota osificación y el gris cartílagos.

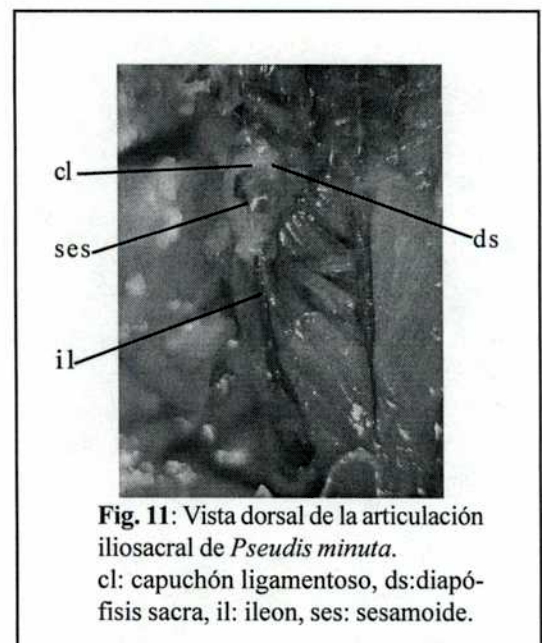
Articulación iliosacral

Entre los neobatracios, la pelvis fue descrita como una estructura estable formada por el iliún y el isquión, y en la que el pubis permanece como un cartílago reducido, aunque con distintos grados de mineralización (Trueb, 1973). Se describieron huesos pre-púbicos en varios arqueobatracios por ejemplo en: *Leiopelma* y *Ascaphus* y en los pípidos *Xenopus* y *Pseudhymenochirus*. Estos pequeños elementos cartilaginosos se unen sincondríticamente al pubis, y pueden calcificarse en los adultos (Duellman y Trueb, 1986). Fueron descritos también huesos pre-púbicos en *Discoglossus sardus* (Clarke, 1988; Púgener y Maglia, 1997), y elementos post-púbicos en *Ascaphus truei* (Green y Cannatella, 1993). Estos elementos adicionales pueden mineralizarse o permanecer cartilaginosos.

La articulación iliosacral de los anuros es única entre los vertebrados ya que el ilion tiene una posición ventral respecto a las diapófisis sacras (Jenkins y Shubin, 1998). Emerson (1979) categorizó los arreglos de la articulación iliosacral, y relacionó el tipo de articulación con sus posibilidades de movimiento y las diferentes formas de locomoción, y definió dos tipos de articulaciones (I y II) basadas en el grado de expansión de las diapófisis sacras, la posición y tamaño de los sesamoides y el origen e inserción de los ligamentos articulares en anuros actuales. La articulación iliosacral forma un complejo funcional con el músculo iliolumbaris que es uno de los responsables de los movimientos de la pelvis durante la locomoción. Los pseudidos analizados no responden a los tipos de articulación descritos por esta autora (op. cit), por lo que se detallan en este apartado sus particularidades.(*)

Pseudis minuta:

Las diapófisis sacras son cilíndricas. En sus extremos laterales tienen un sesamoide ovalado bien desarrollado (Figura 11). Las ramas ilíacas se extienden anteriormente sobrepasando la diapófisis sacra, alcanzando la altura de la vértebra presacra VII. Un ligamento expandido nace en el extremo anterior sobre ambos márgenes de la cresta ilíaca y cubre dorsalmente el extremo anterior de la rama ilíaca, y lateralmente, el extremo de la diapófisis sacra formando un capuchón ligamentoso, incorporando el sesamoide en esta estructura. Este capuchón ligamentoso se inserta dorsalmente sobre la diapófisis sacra, incluyendo también los extremos anteriores y posteriores de su región lateral, cercanas al margen distal. El músculo iliolumbaris tiene



(*) La descripción e interpretación de la articulación iliosacral en pseudidos se halla enviado para su publicación: Manzano, A. y Barg, M.V. "The iliosacral articulation in Pseudinae (Anura: Hylidae)". Herpetologica.

un origen tendinoso sobre el capuchón ligamentoso, en la región anterior de la cresta ilíaca. El margen distal de la diapófisis sacra está mineralizado.

Otros pséuidos:

En *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus caribensis*, *P.p. paradoxus*, *P.p. occidentalis* y *P.p. platensis* se observó un arreglo de los elementos de la cintura pélvica similares a los descritos para *Pseudis minuta*, sólo que en estos casos el sesamoides es algo ovalado y relativamente más largo que en esa especie, siendo tan largo como el extremo lateral de la diapófisis sacra. En *Pseudis cardosoi* el ligamento tiene una inserción en la diapófisis sacra algo más medial que el descrito en *Pseudis minuta*.

Corte histológico de la articulación iliosacral de *Pseudis minuta*

Se hicieron cortes histológicos de la articulación iliosacral de *Pseudis minuta* (FML 03676) en la que se observan claras similitudes con los esquemas de cortes transversales de la articulación tipo II de Emerson (1979). En ambos casos la diapófisis sacra se halla envuelta por un ligamento que nace en el ilión y rodea e incorpora al sesamoides formando un canal por donde se desplaza la diapófisis sacra que queda dorsal al ilión. En la Figura 12, se puede ver el arreglo antes mencionado y se señala el capuchón ligamentoso.

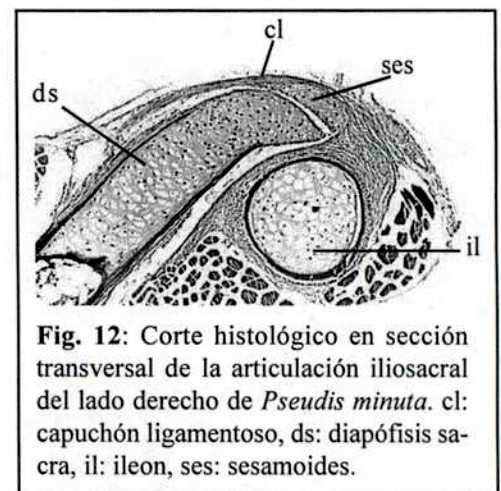


Fig. 12: Corte histológico en sección transversal de la articulación iliosacral del lado derecho de *Pseudis minuta*. cl: capuchón ligamentoso, ds: diapófisis sacra, il: ileon, ses: sesamoides.

En esta especie las diapófisis sacras son ventralmente curvadas, con el sesamoides ubicado lateralmente. El capuchón ligamentoso envuelve al ilión ventralmente y al sesamoides lateralmente y se inserta en la superficie media-dorsal de la diapófisis sacra.

Lysapsus limellus:

La condición encontrada en *Lysapsus limellus* es intermedia entre los tipos articulares IIA y IIB de Emerson (1979, 1982). (Figura 13).

Las diapófisis sacras son ligeramente expandidas (similar a IIA) pero el ligamento se inserta sobre la parte proximal de la diapófisis sacra como en la articulación tipo IIB. Otra característica similar a la II B es que los iliones tienen crestas longitudinales. El sesamoides es más pequeño que

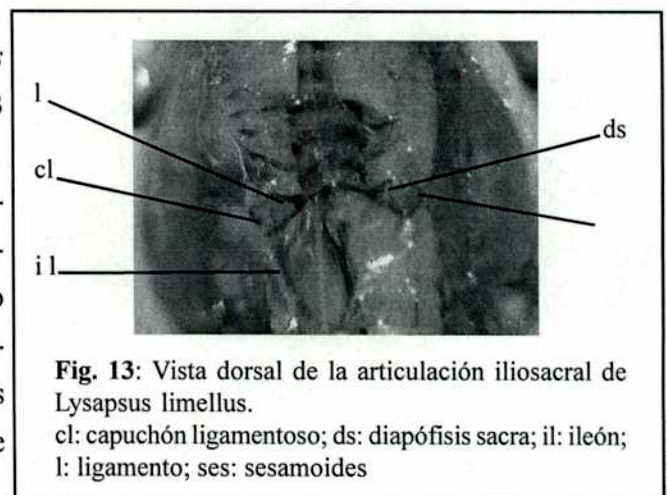


Fig. 13: Vista dorsal de la articulación iliosacral de *Lysapsus limellus*. cl: capuchón ligamentoso; ds: diapófisis sacra; il: ileón; l: ligamento; ses: sesamoides

en las especies de *Pseudis* estudiadas, cubriendo sólo un tercio de la parte anterolateral de la diapófisis sacra. Posee un capuchón ligamentoso similar al descrito para *Pseudis minuta*.

Corte histológico de la articulación iliosacral de *Lysapsus limellus*

El corte histológico de la pelvis de *Lysapsus limellus* (DIAM 019) muestra una articulación iliosacral que responde al tipo IIA, en las que las diapófisis sacras están curvadas diestramente y el ilión esta unido a la diapófisis sacra por medio de un ligamento delgado que incluye al sesamoides (en este caso la diapófisis sacra se une directamente al ligamento, en cambio en la articulación tipo IIA, la sacra es envuelta por el ligamento). En la figura 14 se pueden ver estas estructuras y se señala el capuchón ligamentoso.

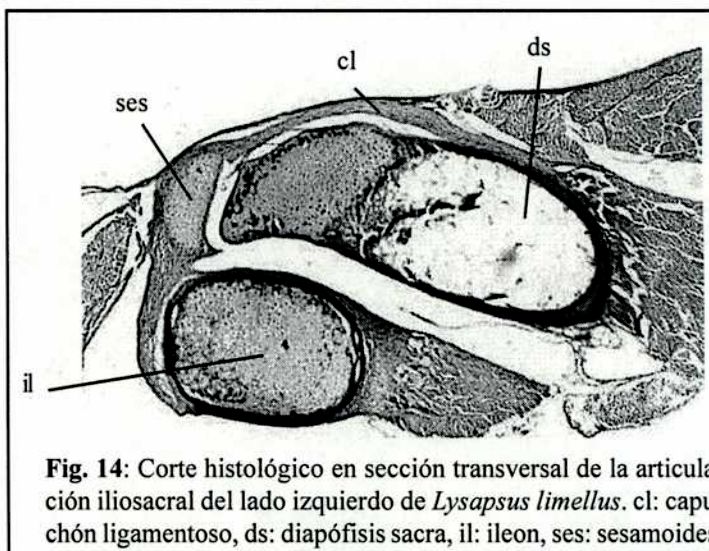


Fig. 14: Corte histológico en sección transversal de la articulación iliosacral del lado izquierdo de *Lysapsus limellus*. cl: capuchón ligamentoso, ds: diapófisis sacra, il: ileon, ses: sesamoides.

Discusión.

La presencia del capuchón ligamentoso no ha sido previamente descrita. La morfología de la articulación iliosacral de los pséuidos coincide en parte con las tipificadas por Emerson (1979, 1982). En el caso del género *Pseudis* las diapófisis sacras son cilíndricas, los iliones tienen una cresta longitudinal tal lo caracterizado para la articulación IIB, pero tiene la particularidad de tener un capuchón ligamentoso que se inserta en los extremos laterales de la diapófisis, no habiendo un ligamento articular definido.

Lysapsus tiene las diapófisis sacras algo expandidas, y la inserción del capuchón ligamentoso se localiza cerca de la región medial de la vértebra sacra, lo cual coincide con el tipo de articulación IIA, pero tienen iliones con cresta que es característico de la articulación IIB.

Histología del elemento intercalar

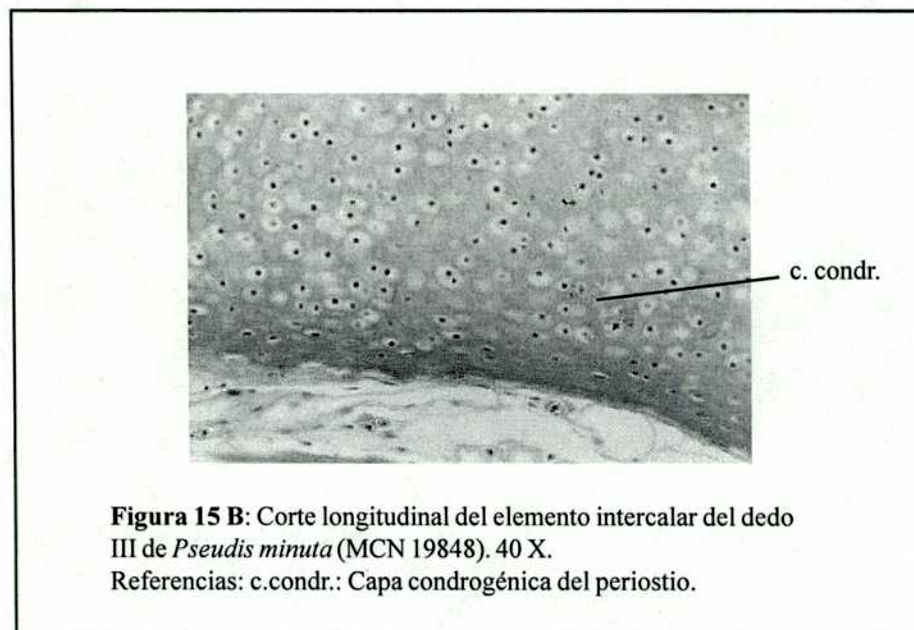
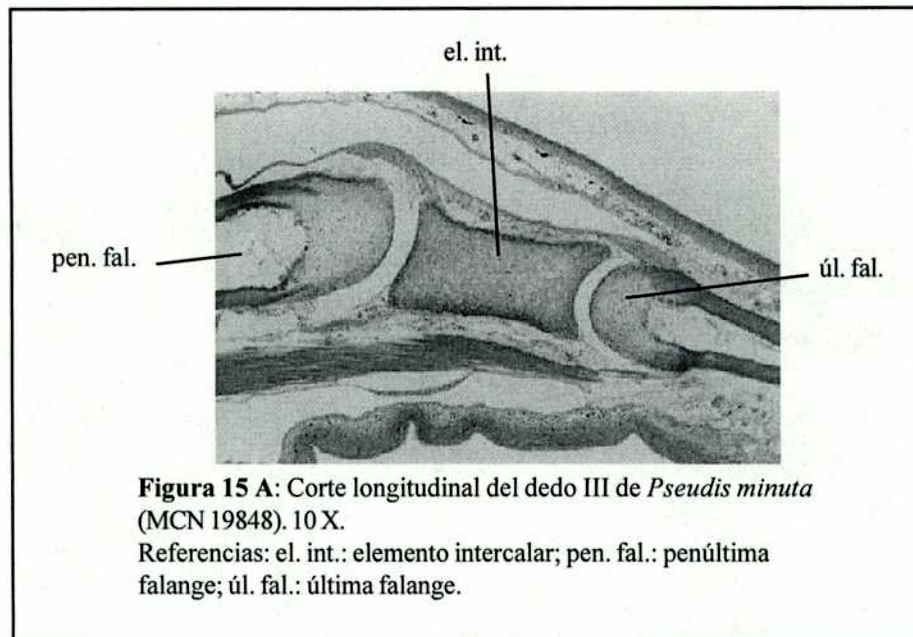
En la revisión de la filogenia de los principales grupos de anuros realizada por Ford y Canatella (1993), los hílidos, centrolénidos y pseudidos forman una politomía no resuelta. Estos grupos se caracterizan por poseer elementos intercalares entre la última y la penúltima falanges. Sin embargo esos autores sugieren que el elemento intercalar de los pseudidos difiere del de los hílidos y centrolénidos en su histología, ya que los pseudidos además de tener un elemento intercalar alargado lo tienen rodeado por pericondrio mientras que en los otros dos grupos los elementos son cortos y carecen de esta capa. Esta característica, si bien se menciona en ese trabajo, no ha sido documentada por lo que se hicieron algunos cortes histológicos con el fin de corroborar e ilustrar este carácter.

El pericondrio es una capa de tejido conectivo denso que rodea al cartilago hialino. Este tipo de cartilago forma, por ejemplo, los primeros esbozos de los huesos largos. Es un tejido conectivo especializado, compuesto por células y matriz extracelular. Las células, denominadas condrocitos, están aisladas en pequeños espacios de la matriz extracelular compuesta por fibras incluidas en una sustancia fundamental. El pericondrio consiste en tejido conectivo constituido por una capa fibrosa externa y una capa condrogénica hacia el interior en la que se diferencian núcleos aplanados y fibras.

Cabe aclarar que los cortes histológicos se hicieron posteriormente a la tinción de Wassersug por lo que los colores de los tejidos no son los de las técnicas histológicas habituales. En todos los casos los elementos intercalares están mineralizados, y no siempre se logró desgastar el cartilago mineralizado correctamente por lo que el tejido se ve algo modificado.

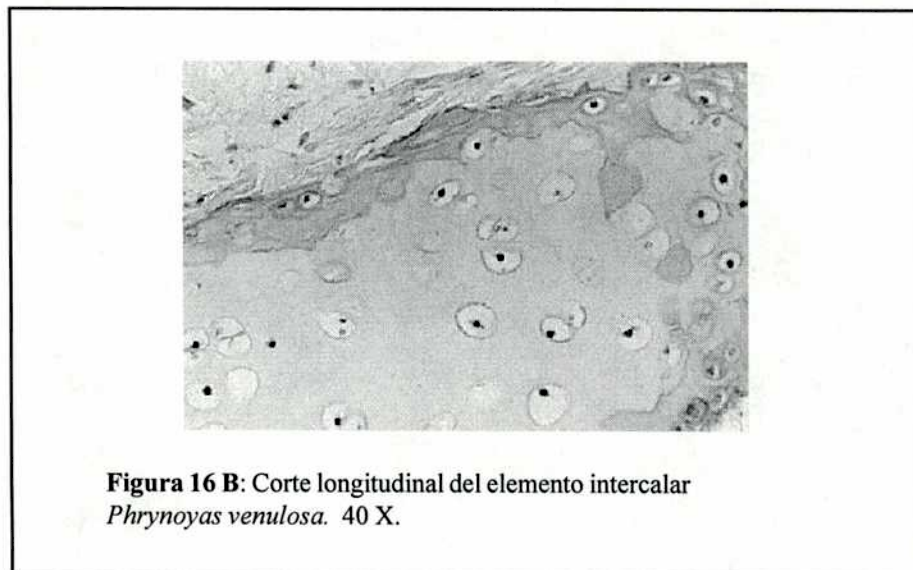
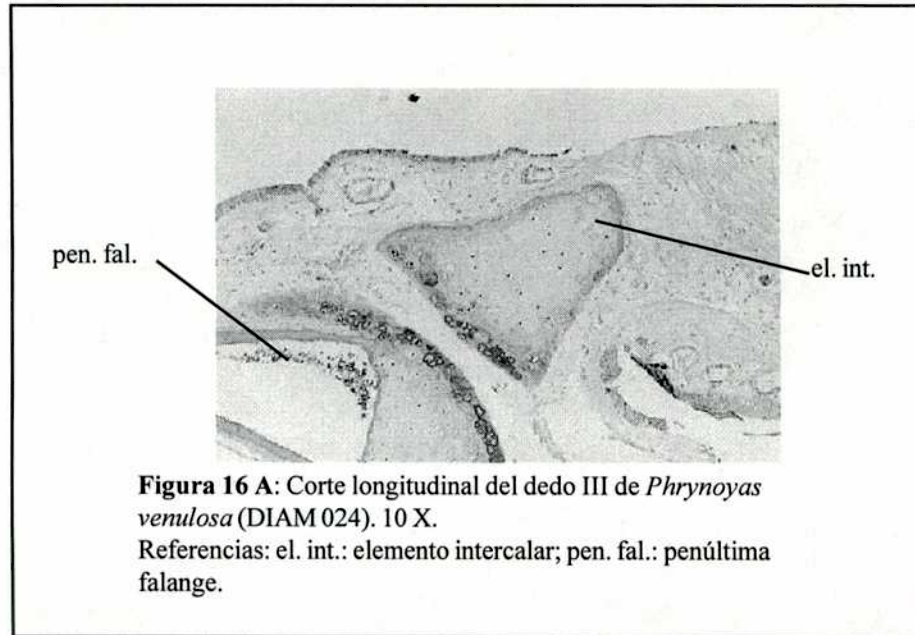
***Pseudis minuta* (“Pseudidae”)**

En el menor aumento (10X) se aprecia en corte longitudinal el dedo tres de la mano, la falange terminal y la anteúltima falange (Fig. 15 A) con el elemento intercalar entre ellas. Es posible observar que el tejido cartilaginoso constituye el elemento intercalar y las epífisis de las falanges que lo rodean. A mayor aumento (40X) se observa el pericondrio con algunas células aplanadas, y una capa más refringente correspondiente a la capa condrogénica del pericondrio (Fig. 15 B).



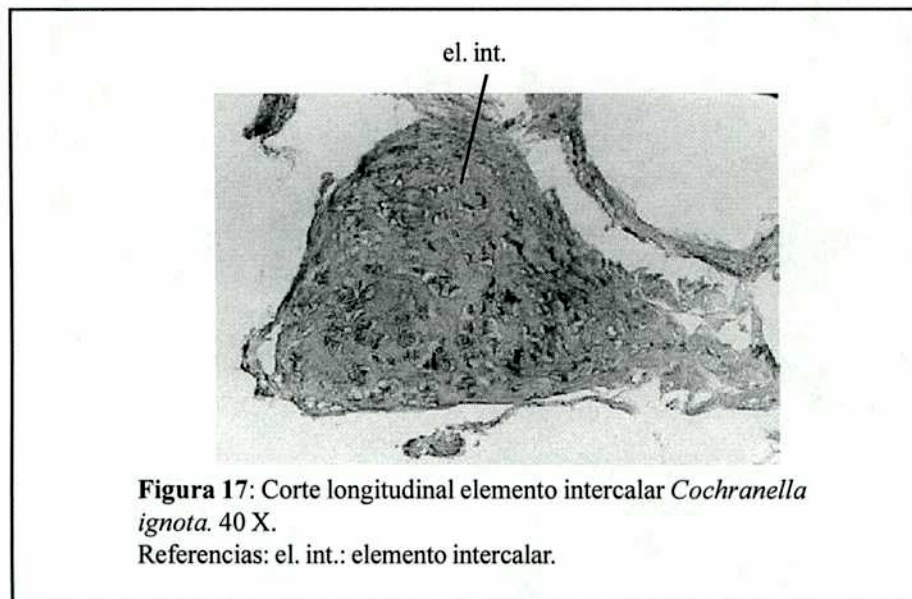
Phrynoyas venulosa ("Hylidae")

A menor aumento (10X) se puede observar una estructura triangular correspondiente al corte longitudinal de elemento intercalar, próximo a la penúltima falange. El elemento intercalar está constituido por cartilago como la epífisis de la falange contigua. Puede observarse una diferencia de coloración entre la periferia y el centro del corte histológico del elemento intercalar, pero esto no indica la presencia de pericondrio (Fig. 16 A). Las células cercanas al borde son redondeadas y no se logra distinguir ninguna capa que pudiera corresponder al pericondrio. Un detalle a mayor aumento (40X) puede observarse en la figura 16 B.



***Cochranella ignota* (“*Centrolenidae*”)**

En este elemento intercalar lamentablemente se han deteriorado los tejidos durante el procesamiento. Aún así podemos ver (Fig. 17) que este elemento está formado por cartílago mineralizado, sin distinción de pericondrio. El borde del elemento intercalar es neto y en él se pueden observar algunos condrocitos.



Estos cortes histológicos permitieron corroborar la presencia de pericondrio rodeando el elemento intercalar de *Pseudis minuta*.

Secuencias de osificación

A partir del análisis de la serie larval de *Pseudis minuta* se obtuvieron datos de secuencia la de osificación de esta especie (Tabla 1). Se cuenta con algunas larvas de otras especies del género *Pseudis*, pero son estadios aislados. De todas maneras se han tomado los datos de osificación de los estadios disponibles (Tabla 2).

El desarrollo craneal de *Pseudis minuta* se compara con la secuencia de osificación craneana de *Pseudacris triseriata* (Stokely y List, 1954), *Hyla regilla* (Gaudin, A. 1973), *Hyla lanciformis* (De Sá, 1988) y *Leptodactylus chaquensis* (Perotti, 2001) obtenidos de la literatura (Tabla 3). Para la secuencia de osificación postcraneal sólo hay datos para *Hyla lanciformis* y *Leptodactylus chaquensis* en las publicaciones anteriormente mencionadas. *Hyla regilla*, *Hyla lanciformis* y *Pseudacris triseriata* fueron elegidas en base al análisis cladístico de Da Silva (1998) por ser estas especies pertenecientes al grupo de los hílidos hílidos, filogenéticamente más cercanos a los pséuidos. Por otra parte dos especies de leptodactílidos fueron incluidas en el presente estudio como grupo externo por lo que resulta interesante analizar su secuencia de osificación respecto del resto. Al comparar la osificación de *Pseudis minuta* con la de *Pseudacris nigrita triseriata* (Stokely, 1954) debemos tener en cuenta que este autor parte de la semana XX en la que según su descripción es cuando salen las patas delanteras, lo que equivaldría al estadio 42 de Gosner (1960), el resto de la información lamentablemente no es de utilidad por no poder ser equiparada a estadios de dicha tabla. En *Hyla regilla*, *Pseudis minuta* e *Hyla lanciformis* el paraesfenoides y los frontoparietales son los primeros huesos en aparecer. En *Leptodactylus chaquensis* los primeros huesos en aparecer son los exoccipitales (E 33), seguidos por el paraesfenoides (E34) y los frontoparietales (E36). En *Pseudacris triseriata* los frontoparietales se hacen visibles en el estadio 42, momento en el que el paraesfenoides aún no ha iniciado su osificación. Este es un dato algo controvertido y algunos autores como De Sá (1988) estiman que no puede ser correcto ya que el frontoparietal junto con el paraesfenoides protegen la base y techo craneanos, por lo cuál esperarían que su mineralización sea anterior a la del premaxilar y septomaxilar cuya aparición sucede, según los datos de Stokely y List (1954), simultáneamente a la de los frontoparietales.

Es llamativa la aparición algo anticipada del premaxilar, maxilar, septomaxilar y vómer en *Pseudis minuta* con respecto a las otras cuatro especies con las que se compara. Esta aparición ocurre de 2 a 3 estadios de desarrollo antes que en el resto de esas especies. La columela en *Pseudis minuta* y en *Leptodactylus chaquensis* se mineraliza en el estadio 45, mientras que en las otras especies analizadas esto ocurre después de la metamorfosis.

En cuanto al postcráneo los elementos en *Hyla lanciformis* y *Leptodactylus chaquensis* aparecen algo más tarde que en *Pseudis minuta* con excepción de los primeros elementos mineralizados de la columna, que en estas especies aparece algunos estadios más temprano. El íleon en *Leptodactylus chaquensis* se osifica más temprano que en las otras dos especies analizadas. En *Pseudis minuta* la osificación de los elementos del postcráneo ocurre a partir del estadio 35 mientras, en *Leptodactylus chaquensis* en el 33 y en *Hyla lanciformis* aparecen a partir del estadio 38.

La tabla 2 muestra los elementos mineralizados en estadios comparables de las larvas de *Pseudis minuta*, *P.p. occidentalis*, *P.p. platensis* y *P.p. caribensis*. A fin de comparar el timing de mineralización entre estas especies sólo fueron tomados datos equiparables, ya que al no contar con la secuencia completa, si aparece un elemento mineralizado en un estadio del cual no tenemos los precedentes, podemos cometer un error tomando como comienzo de la mineralización el estadio que estamos observando cuando en verdad este proceso podría haber ocurrido antes, sólo que de esto no tenemos datos. En general, tanto para neo como arqueobatracios el paraesfenoides y los frontoparietales son los primeros elementos en aparecer en el cráneo, seguidos por los exoccipitales y proóticos (Trueb, 1985). En cuanto al postcráneo, el inicio de la osificación de los arcos neurales de las vértebras presacras, en secuencia anteroposterior, es casi simultánea con la aparición de los exoccipitales en el cráneo. En tanto que los miembros anteriores y posteriores inician su osificación, que ocurre en secuencia próximo distal, al mismo tiempo. Las especies de *Pseudis* analizadas no escapan a este patrón generalizado en cuanto a la secuencia de aparición de los primeros elementos, aunque sí muestran variaciones en la cronología en que los huesos aparecen. Cabe aclarar que si bien hemos utilizado la técnica de tinción de Wassersug (1986), ésta no detecta con precisión el comienzo de la mineralización de un elemento ya que puede existir un desfase entre el momento que lo vemos con esta técnica y en el que realmente ocurre el comienzo de la mineralización, evento que se puede detectar más precisamente con técnicas histológicas. Además el grado de acidez del Alcian Blue puede disolver en parte el hueso larval (Mabee y Trendler 1996).

La comparación de los datos considerados equiparables (marcados con asterisco en la tabla 2) muestra una aparición más temprana (entre dos y tres estadios antes) en *Pseudis minuta* respecto a *P.p. occidentalis* y de *P.p. platensis* de: metacarpales, escápula, clavícula, coracoides y metatarsales; respecto de *P.p. occidentalis* de: falanges de las manos, y respecto de *P. p. platensis*: tibial y el fibular.

En *Pseudis minuta* el paraesfenoides y el premaxilar mineralizan 3 y 1 estadio más tarde respectivamente comparado con los de *P.p. occidentalis*, en cambio los frontoparietales, los fémures y las falanges de las patas lo hacen en el mismo estadio. Esto sugiere un adelanto cronológico en la mineralización de algunos elementos de la cintura pectoral, miembros anteriores y posteriores de *Pseudis minuta* respecto a *P.p. occidentalis* y *P.p. platensis*. En este sentido *Pseudis minuta* repite el patrón encontrado al comparar su secuencia de osificación del postcráneo, con *Hyla lanciformis* y *Leptodactylus chaquensis* (Tabla 3). El resto de los datos reflejan diferencias sutiles que tal vez sólo indiquen algo de variabilidad relacionada con condiciones ambientales.

Si bien contamos con pocos datos de las secuencias de osificación de *Pseudis minuta*, *P.p. occidentalis* y *P.p. platensis* y sólo una serie de *P. minuta*, el análisis realizado en este trabajo, sugiere la intervención de procesos heterocronicos en la diversificación del género. Dado que se ha reportado la existencia de variaciones intraespecíficas (e.g., Hanken y Hall 1984, Wiens 1989, Trueb y Hanken 1992) y la influencia de las condiciones ambientales en el inicio de la mineralización de los elementos óseos, mayor cantidad de información se requerirá para confirmar que los datos observados son representativos de cada una de esas especies y elaborar hipótesis sobre la naturaleza de dichos procesos heterocronicos.

Tabla 1. Secuencias de osificación de *Pseudis minuta*

Los huesos son listados de acuerdo al estadio de la tabla de Gosner (1960) en el cual aparecen por primera vez.

Todos los elementos aparecen y se osifican en los estadios analizados previos a la metamorfosis con excepción del esfenetmoides y de los carpales proximales que lo hacen después. Los elementos endocondrales están en negrita.

Estadio	Cráneo	Postcráneo
35	Paraesfenoides Exoccipitales	Arcos neurales Centros neurales
36	Frontoparietales Proóticos	Húmero Radio Ulna Metacarpales Falanges manos Fémur Tibia Fíbula Tibial Fibular Escápula
37		Clavícula Cleitro Coracoides Metatarsales Ílión
39		Falanges patas
40	Premaxilar Septomaxilar Maxilar Vómer Escamoso	
41	Nasal	
42	Dentículos de los vomeres	Isquión
43	Anguloesplénial Dentario	
45	Pterigoides Columela	
46	Cuadradojugal Neopalatinos Mentomeckeliano	Elementos intercalares
Postmetamórfico	Esfenetmoides	Carpales

Tabla 2: Elementos mineralizados en estadios comparables de algunas larvas de pséuidos. Se compara la secuencia de osificación de *Pseudis minuta*, con los elementos mineralizados al estadio 32, 35, 36, 38, 39 y 43 de desarrollo de *Pseudis paradoxus occidentalis*; 35, 38, 39 y 43 de *P. p. platensis* y 35 de *P. p. caribensis*. * Elementos considerados en la discusión

Estadio	<i>Pseudis minuta</i>	<i>P. p. occidentalis</i>	<i>P.p.platensis</i>	<i>P.p.caribensis</i>
32		Paraesfenoides*		
35	Paraesfenoides* Exoccipitales Arcos neurales 1-5 Centros vert. 1-4	Arcos neurales	Arcos neurales Paraesfenoides	Arcos neurales Paraesfenoides
36	Frontoparietales* Proóticos Húmero Radio Ulna Metacarpales* Falanges manos* Fémur* Tibia Fíbula* Tibial* Fibular* Escápula*	Frontoparietales* Centros vertebrales* Exoccipitales* Fémur*		
37	Clavícula* Cleitro Coracoides* Metatarsales* Ílion			
38		Ilion Tibio-fíbula Tibial Fibular Humero Radio Ulna	Frontoparietales Centros vert. Exoccipitales Femur Ilion Tibio-fíbula Humero Radio Ulna	
39	Falanges patas*	Metatarsales* Falanges pata* Escápula* Supraescápula	Tibial* Fibular* Metatarsales* Escápula*	

Estadio	<i>Pseudis minuta</i>	<i>P. p. occidentalis</i>	<i>P.p.platensis</i>	<i>P.p.caribensis</i>
		Clavícula* Coracoides* Metacarpales* Falanges mano* Premaxilar* Hipocorda	Supraescápula Clavícula* Coracoides* Metacarpales*	
40	Premaxilar* Septomaxilar Maxilar Vómer Escamoso			
41	Nasal			
42	Dentículos de los vómeres Isquion			
43	Anguloesplénial Dentario	Anguloesplénial Dentario Vómer Maxilar Nasal Septomaxilar Columela Pterigoides Isquiión Carpales proximales Prepollex Elemento intercalar Pp hallux Tarsal distal 3-2 Elemento Y	Anguloesplénial Dentario Vómer Maxilar Nasal Septomaxilar Columela Pterigoides Isquiión Falanges E. intercalar Hipocorda Escamoso Premaxilar	
45	Pterigoides Columela			
46	Cuadradojugal Neopalatinos Mentomeckeliano Elemento intercalar			
Postmeta mórfico	Carpales Esfenetmoides			

Tabla 3. Estadios de desarrollo del cráneo en que los huesos aparecen. Los estadios larvales están indicados con números arábigos y los postmetamórficos con el número romano I. Los guiones significan que la información no está disponible.

a)Cráneo

	Premaxilar	Maxilar	Cuadradojugal	Septomaxilar	Nasal	Frontoparietal	Proótico	Escamoso	Vómer	Palatino	Paraesfenoides	Exoccipital	Columela	Pterigoides	Esfenotmoides	Anguloesplénial	Dentario	Mentomeckeliano
<i>Hyla regilla</i>	42	42	I	42	42	35	37	42	41	I	31	37	I	43	I	43	43	I
<i>Pseudacris triseriata</i>	42	-		42	-	42	-					42	-					-
<i>Hyla lanciformis</i>	42	43	44	42	43	32	37	44	I	I	33	36	I	I	45	44	44	45
<i>Pseudis minuta</i>	40	40	46	40	41	36	35	40	40	46	35	36	45	45	I	43	43	46
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	40	42	45	41	42	36	39	42	43	I	34	33	45	44	I	42	43	45

b)Postcráneo

	Columna	Escápula	Metatarsales	Fémur	Tibio-Fíbula	Tibial y Fibular	Ilion	Clavícula	Coracoides	Cleitro	Húmero	Metacarpales	Falanges manos	Falanges patas	Isquión	Carpales
<i>Hyla lanciformis</i>	33	37	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	38	41	44	I
<i>Pseudis minuta</i>	35	36	37	36	36	36	37	37	37	37	36	36	36	39	42	I
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	34	39		37	37	37	35	38	39	38	36	-	39	38	44	-

Morfología larvaria y heterocronismo

La larva de *Pseudis minuta* fue descrita por De Sá y Lavilla (1997). Estos autores sugieren a partir de la coloración de esta larva comparada con la de otras especies del género, un posible mecanismo de heterocronía involucrado en la diversificación del género *Pseudis*.

Heterocronía es un cambio en el tiempo relativo de los eventos de desarrollo en una especie en relación a una especie ancestral (Smith, 2000). Dado que los datos sobre los ancestros no siempre están disponibles, esta autora (op. cit.) propone una metodología para interpretar las heterocronías, en la que las trayectorias de desarrollo son modeladas como una secuencia de eventos morfogenéticos, y la heterocronía se reconoce cuando la posición de un evento en la secuencia cambia en relación a otros.

La larva de *Pseudis minuta* tiene una coloración críptica, con tres bandas marrones verticales en la cola separadas por bandas traslúcidas. Este patrón de coloración es el mismo que se encuentra en larvas de estadios tempranos de las especies *Pseudis paradoxus occidentalis* (observación personal), *Pseudis paradoxus caribensis* (Kenny, 1969) y *Pseudis bolbodactyla* (Caramaschi y Cruz 1998). Este patrón desaparece posteriormente, pues las larvas se tornan melánicas.

La larva de *Pseudis paradoxus platensis* no tiene el mismo patrón de coloración de las especies antes mencionadas en los estadios más tempranos pues tiene la punta de la cola negra. Posteriormente al igual que *P.p.occidentalis*, *P.p. caribensis* y *P.bolbodactyla*, a medida que transcurre el desarrollo, las larvas se tornan melánicas. *Lysapus limellus* presenta también la punta de la cola negra. Esta mancha apenas se esboza en estadios tempranos y se va acentuando en el desarrollo (Kehr y Basso, 1990) pero el resto de la larva conserva su coloración.

En base al cladograma obtenido en este estudio, resulta difícil reconstruir el patrón de coloración del ancestro de *Lysapsus* y *Pseudis* ya que son escasos este tipo de datos en los taxones más basales con respecto a estos géneros. *Lysapus limellus*, *Pseudis paradoxus platensis* y algunos morfotipos de *Acris* tienen la punta de la cola negra, por otro lado la coloración de bandas marrones intercaladas con bandas traslúcidas está presente en *Pseudis minuta*, *P. cardosoi* y en todas las del «grupo paradoxa» exceptuando a *P.p. platensis* por que las explicaciones de esta distribución requieren un cierto grado de homoplasia. Por otra parte la aparición de la coloración melánica en larvas de mayor tamaño, podría ser una adquisición del grupo paradoxa.

La coloración críptica en estadios larvales tempranos es adaptativa. Caldwell (1982) trabajó con dos morfotipos de una población de larvas de *Acris crepitans* y *Acris gryllus*, uno con la punta de la cola negra y otro morfotipo claro, asociados a charcos temporarios y permanentes respectivamente. Ella encontró que en los charcos temporarios el morfotipo de cola pigmentada era adaptativo ya que los odonatos predaban sobre sus colas y de esta forma lograban sobrevivir al ataque. El morfotipo claro sería en cambio críptico para los peces de las aguas permanentes. Por otra parte el riesgo de predación depende del tamaño de la larva siendo las más pequeñas las más vulnerables (Persson, 1988). Este riesgo aumenta hasta un máximo a partir del cual decrece ya que los predadores tienen una limitante

dada por el tamaño de su boca (Richards y Bull, 1990). Por otro lado las larvas más grandes nadan más rápido (Wassersug y Hoff, 1985) y pueden escapar con mayor facilidad a los predadores. Por lo tanto la presencia de predadores en los sitios de reproducción de los pséuidos, pudo ser un factor de presión de selección hacia mayores tamaños larvales como en el caso extremo de *Pseudis paradoxus platensis*.

Por otra parte, el aumento de tamaño larval estaría influido por la hormona prolactina que actúa sobre el crecimiento larval e inhibe la metamorfosis (Emerson 1988). El aumento de esta hormona produce colas más largas y más anchas, provoca la retención de líquidos por lo que la larva crece (Emerson op cit.). En cambio, la tiroxina promueve la metamorfosis. Sin evidencias claras al respecto (ya que no hay estudios hormonales para los pséuidos) podríamos decir que *Pseudis paradoxus platensis* pudo sufrir una suba de prolactina, o una baja de tiroxina, o un aumento de la sensibilidad a la prolactina, o al tiempo de exposición a esta hormona. Cualquiera de estos factores pudo haber originado larvas que siguen creciendo más tiempo sin diferenciarse.

La temperatura afecta a la tasa de diferenciación y crecimiento. Smith-Gill y Berven (1979) encontraron que la relación entre el tamaño corporal y el grado de desarrollo de las larvas depende de la temperatura ambiental y que, al bajar la temperatura, la tasa de desarrollo se detiene más rápidamente que la tasa de crecimiento, por lo que las larvas siguen creciendo pero lentifican o detienen su maduración. *Pseudis paradoxus platensis* tiene, dentro del grupo paradoxa, la distribución que llega más al sur (sur de las Provincias de Santa Fe y Entre Ríos), y larvas que alcanzan los mayores tamaños del grupo (hasta 22 cm) (Emerson 1988), de manera que estas temperaturas más bajas a las que se desarrollan sus larvas respecto de las demás subespecies de *P. paradoxus*, podría haber sido uno de los factores que contribuyeron a su gran tamaño.

Análisis de los caracteres

De acuerdo a los caracteres morfológicos obtenidos del estudio anatómico comparativo realizado en este trabajo es posible proponer hipótesis de homologías entre atributos reconocidos en los organismos estudiados. Cada carácter se encuentra dividido en estados que representan las variaciones morfológicas observadas en una estructura y que son postulados como homólogos. El reconocer un carácter con dos o más estados implica que ha ocurrido una transformación entre esos estados de carácter (Hawkins et al., 1997), desde un estado que consideramos primario a uno o más estados derivados de este primero. El criterio utilizado para proponer esta hipotética identidad estructural de determinados atributos es el de correspondencia topográfica, el de similitud morfológica, y la información obtenida en el estudio del desarrollo.

Caracteres utilizados en el análisis filogenético

El análisis detallado de la anatomía osteológica de las 35 especies analizadas en el presente estudio permitió identificar 69 caracteres que han sido utilizados en el análisis filogenético. Algunos de los caracteres utilizados fueron propuestos por otros autores en análisis filogenéticos previos, o en trabajos taxonómicos donde se mencionan algunos aspectos osteológicos que han resultado de interés, como se detalla en cada caso. El resto corresponden a caracteres incluidos por primera vez.

Los 69 caracteres se describen a continuación, con sus correspondientes estados y su distribución en el material examinado. En caso de asignar estado en algún taxón del que no se cuenta con ningún ejemplar se cita la fuente bibliográfica pertinente. La numeración indicada entre paréntesis corresponde al número de carácter que lo identifica en la matriz.

Los caracteres multiestado 3, 9, 16, 27, 28, 29, 31, 49, 50, 54, 55 y 63 han sido ordenados.

Los datos de la matriz correspondientes al centrolénido *Centrolene geckoideum* han sido tomados de la observación de los dibujos y de la descripción que de los mismos aparece en el trabajo de Rueda-Almonacid (1994). Los datos correspondientes a *Allophryne ruthveni* fueron tomados del trabajo de Fabrezi y Langone (2000) en el cual se describen los caracteres morfológicos de esta especie. En especies del género *Acris* no pudieron ser determinados directamente algunos estados de carácter, porque el material observado carecía de las estructuras que así lo permitan. Tal el caso de las especies *Acris crepitans* (caracteres 26, 32, 33, 34, 35, 38, 40 y 41) y *A. gryllus* (caracteres 26, 32, 33, 34, 35 y 38), cuyos estados para los caracteres mencionados fueron tomados de Da Silva (1998).

En el presente análisis los caracteres 26, 30, 31, 32, 36 y 37 fueron tomados de Da Silva (1998), como los caracteres 4, 9, 12, 13, 16 y 23, aunque con algunas modificaciones. Los caracteres 47, 48 y 58

fueron tomados de Duellman (2001). El carácter 14 fue tomado de la descripción morfológica de Savage y de Carvalho (1953) y el 61 de Caramaschi (1989).

(1) - Forma de los nasales

Si bien los nasales son huesos que presentan una variación considerable en su forma, podemos distinguir entre nasales anchos o delgados. Los nasales anchos techan en gran medida las cápsulas olfatorias y se presentan con los bordes mediales redondeados, como vemos en *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Scarthyla goinorum*, *Sphaenorhynchus dorisae* y *S. lacteus*; o angulosos como los que vemos en *Allophryne rutveni*, *Pseudis minuta*, *Pseudis paradoxus platensis*, *Lysapsus limellus*, *Hyla andersoni*, *Leptodactylus mystacinus*, *Sphaenorhynchus carneus*, *Phrynoyas venulosa*, *Centrolene geckoideum*, *Pseudacris cadaverina*, *P. clarki* entre otros. En *Acris crepitans*, *A. gryllus*, *Cochranella ignota*, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Hyla melanomma*, *H. punctata*, *H. savignii*, *H. minuta* y *Pseudacris crucifer*, los nasales se presentan como tiras o delgadas bandas óseas, que no alcanzan a cubrir las cápsulas olfatorias.

0: Anchos, medialmente redondeados.

1: Anchos, angulosos.

2: Delgados.

(2) - Separación medial de los nasales

Los nasales pueden presentarse enfrentados por su margen medial y muy próximos entre sí, como por ejemplo en *Pseudis paradoxus caribensis*, *P. p. paradoxus*, *P. p. platensis*, *P. p. occidentalis*, *P. bolbodactyla*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae* y *S. lacteus*, *Phyllomedusa sauvagei*, *Leptodactylus mystacinus* etc. En otros casos, los nasales pueden presentar sus bordes mediales separados dejando el *septum nasi* expuesto en gran medida, como vemos, entre otros, en los centrolénidos analizados, *Scarthyla goinorum*, *Pseudis minuta*, *Phyllomedusa hypocondrialis* y *Pseudis cardosoi*.

0: Muy estrecha.

1: Amplia.

(3) - Fontanella

Los frontoparietales son huesos dérmicos pares del techo craneano que pueden tener distinto grado de articulación entre sí. En algunos casos estos huesos son anchos pero sus margenes mediales no

contactan, por lo que dejan una fontanela entre ellos en forma de ranura, como en *Hyla minuta*, *Leptodactylus bufonius*, *Physalaemus biligonigerus*, *Pseudis paradoxus caribensis*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae*, *S. lacteus*, *Scarthyla goinorum* y *Lysapsus limellus*. Las especies y subespecies del género *Pseudis* (con excepción de *P.p. caribensis*) y *Leptodactylus mystacinus* tienen los frontoparietales fusionados en sus dos tercios posteriores por lo que la fenestra frontoparietal sólo queda expuesta en la porción anterior de estos huesos. *Allophryne ruthveni*, *Phrynoyas venulosa*, *Phyllomedusa hypocondrialis* y *P. sauvagei* tienen los frontoparietales fusionados sólo en su tercio posterior por lo que la fenestra queda más expuesta que en el caso anteriormente descrito. En aquellas especies con frontoparietales delgados, la fontanela es amplia, dejando completamente expuesta la fenestra frontoparietal, tal como ocurre en varios hílidos, como, por ejemplo, las especies de *Pseudacris*, *Hyla savigni*, *Hyla punctata*, *Acris crepitans* y los centrolénidos analizados.

0: Amplia.

1: Muy angosta, como una ranura a lo largo de los frontoparietales..

2: Restringida al tercio anterior de los frontoparietales.

3: Restringida a dos tercios anteriores.

(4)- Desarrollo posterolateral de los frontoparietales

Los frontoparietales pueden tener distinto grado de desarrollo posterolateral. Estos huesos en algunos casos alcanzan las eminencias epióticas, como vemos en los centrolénidos, *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P. bolbodactyla*, *P. cardosoi*, *Lysapsus limellus bolivianus*, *Hyla minuta*, *Phrynoyas venulosa*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Physalaemus biligonigerus*, *Sphaenorhynchus carneus* etc o tener mayor desarrollo posterolateral cubriendo dorsalmente, al menos en parte, a las eminencias epióticas tal es el caso de: *Leptodactylus mystacinus*, *Hyla andersoni*, *H. melanomma*, *H. savigni*, las especies del género *Pseudacris*, y *Lysapsus limellus* entre otras.

0: No sobrepuestos a las eminencias epióticas.

1: Sobrepuestos a las eminencias epióticas.

(5)- Quilla parasagital del frontoparietal

En *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, y *Phrynoyas venulosa* los frontoparietales presentan quillas parasagitales que limitan a ambos lados la tabla craneana, separan-

do la porción dorsal de cada frontoparietal de la lamina perpendicularis. El resto de los taxones carecen de estas quillas.

0: Ausente.

1: Presente.

(6) – Posición de los premaxilares

La *pars dentalis* de los premaxilares generalmente se ubica formando un ángulo menor de 90 grados con respecto al plano sagital, lo que le da al rostro un aspecto aguzado, como vemos en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, en los leptodactílidos y en la mayoría de los hílidos analizados. La *pars dentalis* puede tener una posición ortogonal con respecto al plano sagital, por lo que el rostro toma una forma algo roma, como se aprecia en: *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Centrolene geckoideum*, *Sphaenorhynchus carneus* y *S. lacteus*.

0: Oblicuos.

1: Perpendiculares.

(7) -Proceso alar

El proceso alar es una expansión dorsal de la *pars facialis* del premaxilar. El ancho de dicho proceso tomado en su parte proximal puede ser mayor que la altura de la *pars facialis*, como por ejemplo en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, *Leptodactylus mystacinus*, *Hyla minuta*, *H. punctata*, *Phrynoyas venulosa*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, etc. Asimismo puede tener un aspecto delgado, y su ancho ser igual o menor que la altura de la *pars facialis* como por ejemplo en los centrolenidos analizados, *Acris crepitans*, *A. grillus*, *Hyla andersonii*, *Pseudacris cadaverina*, *Physalaemus biligonigerus*, *Allophryne rutveni* y *Sphaenorhynchus dorisae*, entre otros.

0: Ancho.

1: Delgado.

(8) - Forma del proceso alar de la premaxila

El proceso alar de la premaxila varía en su morfología. Puede tener forma triangular como en *Pseudis bolbodactyla*, *P. minuta*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Allophryne ruthveni*, *P. sauvagei* y

Sphaenorhynchus carneus, rectangular como en *Cochranella ignota*, *Hyla andersoni*, *H. minuta* y *Leptodactylus mystacinus*. Otra variante observada es que el proceso alar presente una forma de L como en *Acris crepitans*, *A. gryllus*, *Centrolene geckoideum*, *Hyla melanomma*, *H. savigni*, *P. clarki*, *P. crucifer*, *P. regilla*, *P. triseriata* y *Sphaenorhynchus dorisae*.

0: Triangular.

1: Rectangular.

2: "L" invertida.

(9) - Dientes maxilares

En los taxones analizados los huesos maxilares son dentados con excepción de *Allophryne ruthveni*, *Sphaenorhynchus carneus* y *S. dorisae*, que carecen de dientes. En el resto de las especies estudiadas los dientes se extienden posteriormente pudiendo alcanzar la altura de la fosa pterigoidea o incluso sobrepasarla. En *Pseudis minuta*, *Physalaemus biligonigerus* y *Sphaenorhynchus lacteus* los dientes maxilares se extienden posteriormente sin alcanzar el margen anterior de la fosa pterigoidea. En la mayoría de las especies analizadas la dentición tiene mayor extensión posterior alcanzando o sobrepasando la fosa pterigoidea como ocurre en los centrolénidos, *Hyla andersoni*, *H. melanomma*, *Pseudis paradoxus caribensis*, *Lysapsus limellus* etc.

0: Presentes, alcanzan la fosa pterigoidea.

1: Presentes, no alcanzan la fosa pterigoidea.

2: Ausentes.

(10) - Cuadradojugal

Estos pequeños huesos dérmicos completan la arcada maxilar y pueden tener distinto grado de desarrollo. En los casos en que el cuadradojugal es corto la parte posterior del maxilar no llega a solaparlo, como ocurre en algunas de las especies analizadas: *Cochranella ignota*, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Hyla andersoni*, *H. minuta*, *Allophryne ruthveni* y las especies del género *Sphaenorhynchus*. En caso de tener un mayor desarrollo, el cuadradojugal es solapado por la parte posterior del maxilar, como en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. paradoxus paradoxus*, *Lysapsus limellus*, *Leptodactylus mystacinus*, *Hyla melanomma*, *H. punctata*, *Phyllomedusa hypocondrialis* etc.

0: Cubierto lateralmente por el maxilar.

1: Sin contacto con el maxilar.

(11) - Largo relativo de la rama zigomática del escamoso

El escamoso es un hueso dérmico trirradiado que se encuentra en el ángulo posterolateral del cráneo. La rama zigomática se extiende anteriormente pudiendo tener distintos grados de desarrollo respecto de la rama ótica. *Hyla andersoni*, *H. melanomma*, *H. minuta*, *Acris crepitans*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. lacteus*, entre otros, presentan la rama zigomática igual o más corta que la rama ótica. *Pseudis minuta*, *P. paradoxus. platensis*, *Lysapsus limellus*, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Cochranella ignota*, *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius*, *Pseudacris cadaverina*, *Phrynoyas venulosa* etc. tienen la rama zigomática más desarrollada.

0: Igual o más corta que la rama ótica.

1: Más larga que la rama ótica.

(12) - Largo relativo de la rama media del pterigoides

El pterigoides es un hueso dérmico trirradiado. La rama media del pterigoides cubre total o parcialmente al proceso basal del cartílago palatocuadrado por lo que la rama puede estar o no articulada directamente con el neurocráneo. Si la rama media está reducida, se relaciona con la cápsula ótica a través del proceso basal del cartílago palatocuadrado como ocurre por ejemplo en *Pseudis minuta*, *Lysapsus limellus*, *Acris crepitans*, *Hyla andersoni*, *Centrolene geckoideum* etc. En las subespecies de *Pseudis paradoxus* analizadas, *Pseudis cardosoi*, *P. bolbodactyla*, *Lysapsus limellus bolivianus*, *Cochranella ignota*, *Hyla melanomma* y *Sphaenorhynchus carneus* la rama media del pterigoides contacta directamente con la cápsula ótica.

0- No contacta la cápsula ótica.

1- Contacta la cápsula ótica.

(13) - Presencia y forma del proceso dentífero del vómer

Los vómeres son huesos dérmicos de la región palatina del cráneo que subyacen al *solum nasi*. Tienen cuatro procesos, el proceso anterior, los procesos precoanal y postcoanal y el dentífero. El borde posterior del proceso dentífero puede ser recto como en *Acris crepitans*, *A. gryllus*, *Hyla andersoni*, *H. minuta*, *H. punctata*, *H. savigni*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Physalaemus biligonigerus*, *Pseudacris cadaverina*, *Centrolene geckoideum*, *Lysapsus limellus limellus* y *L. l. bolivianus* o arqueado como en *Hyla melanomma*, *Leptodactylus mystacinus*, *L. bofonius* y las especies y subespecies del género *Pseudis*, *Prhynoyas venulosa* etc. En *Cochranella ignota*,

Hyalinobatrachum aureogutattum, *Allophryne ruthveni*, *Sphaenorhynchus carneus* y *S. dorisae* el proceso dentífero del vómer está ausente.

0 ausente.

1: presente, recto.

2: presente, arqueado.

(14) – Dientes vomerianos

Cochranella ignota, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Allophryne ruthveni*, *Physalaemus biligonigerus*, *Sphaenorhynchus carneus*, y *S. dorisae* carecen de dientes vomerianos. Las especies y subespecies del género *Pseudis*, *Acris crepitans*, *Centrolene geckoideum*, *Hyla andersoni*, *Hyla savignii* y *Pseudacris cadaverina* por ejemplo, tienen dientes vomerianos ubicados entre las coanas, mientras que *Lysapsus limellus limellus*, *Hyla melanomma*, *Leptodactylus mystacinus*, *Phrynoyas venulosa*, y *Pseudacris clarki* son algunas de las especies que tienen los dientes vomerianos ubicados posteriormente a las coanas.

0: Ausentes.

1: Presentes, ubicados entre las coanas.

2: Presentes, ubicados posteriormente a las coanas.

(15) - Orientación del proceso anterior del vómer

El proceso anterior del vómer puede ubicarse en dirección al maxilar, como ocurre en *Hyla punctata*, *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius*, *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P. cardosoi*, *Lysapsus limellus limellus*, *Phyllomedusa hypocondrialis* y *P. sauvagei*, o puede dirigirse en dirección a la articulación entre el premaxilar y el maxilar, como vemos en *Acris crepitans*, *Hyla andersoni*, *H. minuta*, *Pseudis bolbodactyla*, *P. p. caribensis* etc. o más anteriormente hacia el premaxilar como por ejemplo en *Acris gryllus*, *Cochranella ignota*, *Hyla melanomma*, *Phrynoyas venulosa*, *Pseudacris triseriata*. *Allophryne ruthveni*, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Pseudacris. clarki*, *P. crucifer*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae* y *S. lacteus* carecen de proceso anterior diferenciado.

0: Proceso anterior presente dirigido hacia el maxilar

1: Proceso anterior presente dirigido hacia la articulación premaxilar-maxilar.

2: Proceso anterior presente dirigido hacia el premaxilar.

3: Proceso anterior no diferenciado.

(16) - Largo relativo de los neopalatinos

Los neopalatinos son huesos dérmicos que subyacen al *planum antorbitale*. Las tres especies del género *Sphaenorhynchus* analizadas, *Allophryne ruthveni* y *Pseudacris triseriata* tienen neopalatinos cortos, que no alcanzan medialmente el nivel del proceso anterior del *planum antorbitale*. En *Acris crepitans* los neopalatinos son cortos, alcanzando medialmente la altura del proceso anterior del *planum antorbitale*. En *Acris gryllus*, *Hyla andersoni* y *Pseudis bolbodactyla* estos huesos sobrepasan el proceso anterior alcanzando apenas el esfenetmoides. Los centrolénidos y leptodactílidos analizados, *Hyla melanomma*, *Pseudacris crucifer*, *Pseudis minuta*, *Scarthyla goinorum*, *Lysapsus limellus* etc presentan palatinos largos, que se extienden hasta la porción medial del esfenetmoides.

0: Cortos, o reducidos, no se extienden medialmente hasta el nivel del proceso anterior del *planum antorbitale*.

1: Llegan hasta la altura del proceso anterior del *planum antorbitale*.

2: Sobrepasan el proceso anterior pudiendo apenas alcanzar el esfenetmoides.

3: Se extienden hasta la porción medial del esfenetmoides.

(17) - Extremo lateral del neopalatino

Los extremos laterales de los neopalatinos generalmente contactan con los maxilares, como vemos en los centrolénidos, *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *Lysapsus limellus bolivianus*, *Acris gryllus*, *Hyla andersoni*, *Pseudacris crucifer*, etc. En las especies del género *Sphaenorhynchus*, *Hyla minuta*, *H. punctata*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Physalaemus biligonigerus* y *Pseudacris triseriata*, los neopalatinos no contactan lateralmente con los maxilares.

0: En contacto con maxilar.

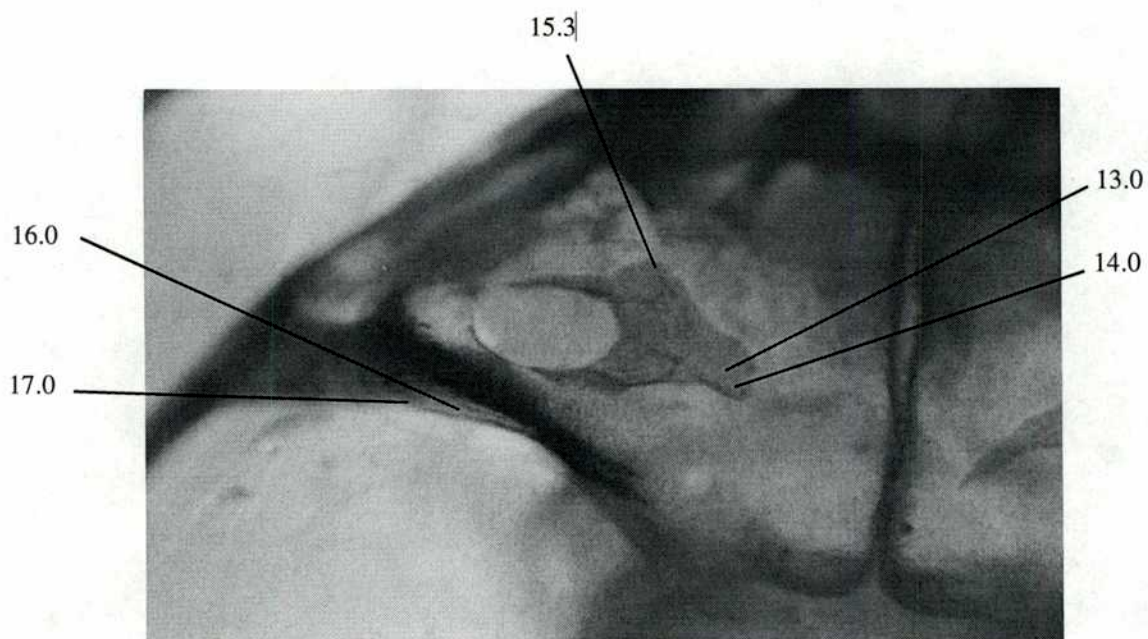
1: Sin contacto con maxilar.

(18) – Forma del neopalatino

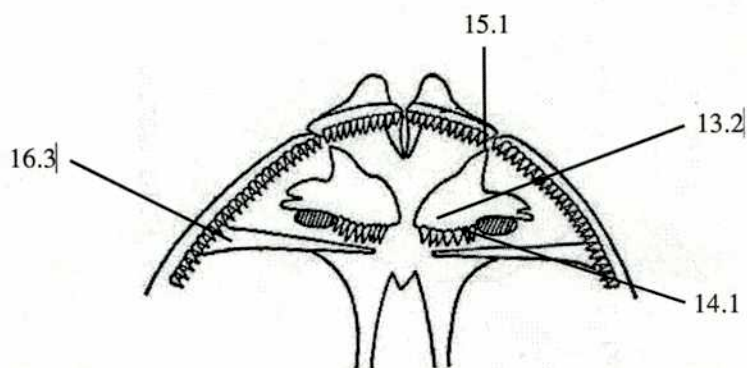
Acris crepitans, *Hyla savignii*, *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *Lysapsus limellus*, los centrolénidos, etc. tienen neopalatinos que se adelgazan gradualmente desde la parte lateral hacia la zona medial. En algunas especies, estos huesos son anchos desde su extremo lateral hasta un punto, recién a partir del cual se afinan. Esta morfología esta presente en *Acris gryllus*, *Hyla andersoni*, *H. punctata*, *Physalaemus biligonigerus* y *Leptodactylus mystacinus*.

0: Se adelgazan gradualmente.

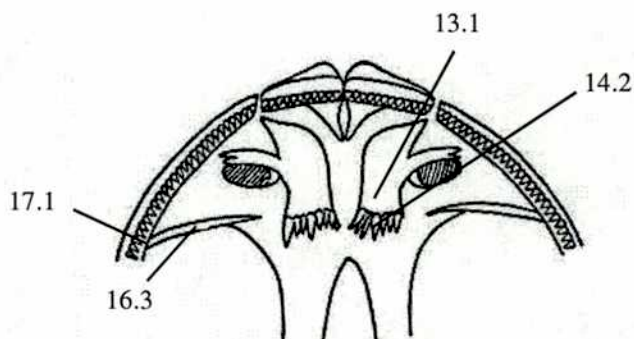
Figura 18: Neopalatino y vómeres



Fotografía del la región palatina de *Sphaenorhynchus carneus* (KU 183709) 40X.



Representación esquemática de la región palatina anterior de *Pseudis paradoxus*



Representacion esquemática de la región palatina anterior de *Lysapus limellus*

Modificado de Savage & De Carvalho (1953)

1: Se adelgazan a partir de un punto.

(19) - Quilla del neopalatino

En los taxones analizados la presencia de una quilla a lo largo de los neopalatinos resultó una característica frecuente, tal es el caso, por ejemplo de: *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius*, las especies y subespecies del género *Pseudis*, *Hyla savigni*, *Phyllomedusa sauvagei* etc. En el resto de los taxones, por ejemplo los centrolénidos, las especies del género *Pseudacris*, *Lysapsus limellus*, etc. los neopalatinos no presentan quilla.

0: Ausente.

1: Presente.

(20) - Quilla del proceso cultriforme del paraesfenoides

El paraesfenoides es un hueso dérmico impar en forma de T que cubre el neurocráneo ventralmente. La rama impar o proceso cultriforme presenta una superficie ventral lisa en la mayoría de las especies analizadas. Sin embargo, en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus* el proceso cultriforme presenta una quilla medial a lo largo de su superficie ventral.

0: Ausente.

1: Presente.

21-Largo de las alas del paraesfenoides

Las alas del paraesfenoides pueden ser cortas o largas. Si las alas son largas, subyacen la región de las cápsulas óticas correspondientes al oído interno, como en los leptodactílidos, las especies de los géneros *Hyla*, *Acris*, *Pseudacris*, *Cochranella ignota*, *Pseudis paradoxus platensis*, etc. *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, *Allophryne ruthveni*, *Centrolene geckoideum* y *Sphaenorhynchus carneus* tienen alas cortas que no alcanzan la región de las cápsulas óticas correspondiente al oído interno.

0: Largas, infrayacen la región del oído interno.

1: Cortas, no infrayacen la región del oído interno.

(22) - Proceso posteromedial del paraesfenoides

El paraesfenoides en su parte posterior puede tener un proceso medial impar definido, o éste puede estar ausente. *Hyalinobatrachum aureoguttatum*, *Cochranella ignota*, *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus caribensis*, *P.p. occidentalis*, *P.p. platensis*, *P.p. paradoxus* e *Hyla punctata* carecen de este proceso. El resto de las especies analizadas presentan un proceso posteromedial, como en las especies de los generos *Acris* y *Pseudacris*, *Pseudis cardosoi*, *P. minuta* y *Lysapsus limellus* etc.

0: Ausente.

1: Presente.

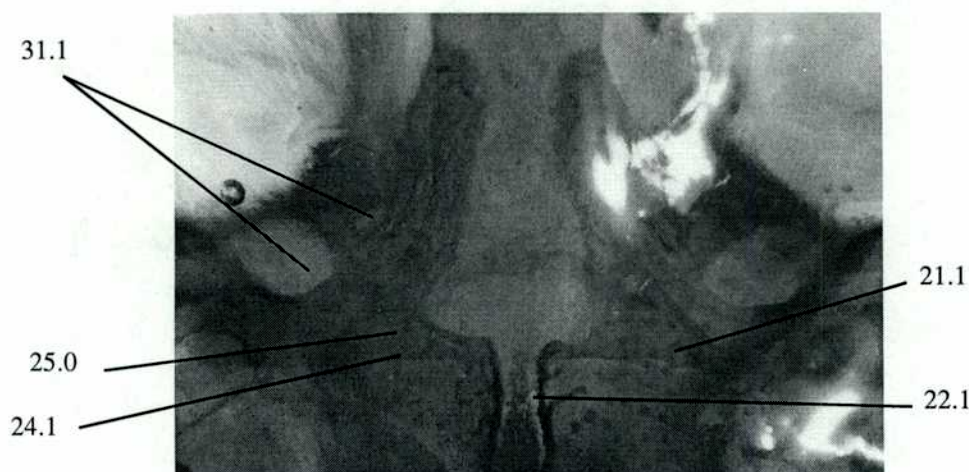


Figura 19: Parte posterior del paraesfenoides de *Lysapsus limellus*

(23) - Largo del proceso cultriforme

Se han distinguido dos estados de este carácter en el grupo de especies estudiado. El extremo anterior del proceso cultriforme no alcanza el nivel de los forámenes órbitonasales en *Acris crepitans*, *Centrolene geckoideum*, *Cochranella ignota*, *Hyla andersoni*, *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P. p. platensis*, *Sphaenorhynchus carneus* etc. En cambio en *Pseudacris sp.*, *Leptodactylus mystacinus*, *Lysapsus limellus*, *Pseudis minuta*, *P. p. occidentalis* etc. el proceso cultriforme es más largo y alcanza o incluso sobrepasa anteriormente el nivel de los forámenes órbitonasales.

0: Extremo anterior no llega al nivel de los forámenes órbitonasales.

1: Extremo anterior llega o sobrepasa el nivel de los forámenes órbitonasales.

(24) -Forma de las alas del paraesfenoides

Las alas del paraesfenoides pueden presentar sus extremos laterales romos, como en *Pseudis minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. p. caribensis*, los leptodactílidos, *Hyla melanomma* etc. En cambio, en los centrolénidos, las especies del género *Sphaenorhynchus*, *Pseudis cardosoi*, *P. p. paradoxus*, y *Lysapsus limellus*, entre otros el extremo lateral es aguzado.

0: Con extremos laterales romos.

1: Con extremos laterales aguzados.

(25) - Orientación de las alas del paraesfenoides

Las alas del paraesfenoides se pueden presentar perpendiculares al proceso cultriforme u orientadas posterolateralmente respecto de dicho proceso. *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P. p. platensis*, *P. p. occidentalis*, *P. minuta*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, *Acris crepitans*, *Physalaemus biligonigerus*, *Phyllomedusa sauvagei* y los centrolénidos analizados presentan las alas del paraesfenoides perpendiculares al proceso cultriforme. *Pseudis cardosoi*, *Pseudis paradoxus caribensis*, *Hyla melanomma*, *H. minuta* etc., poseen las alas orientadas posterolateralmente respecto del proceso cultriforme.

0: Perpendiculares.

1: Posterolateralmente orientadas.

(26) - *Processus prenasalis medius* del esfenetmoides

El proceso *prenasalis medius* fue descrito por Jurgens (1971) para varias especies de arqueobatracios y neobatracios. Este proceso es una prolongación anteromedial cartilaginosa del *septum nasi*. Dentro de las especies estudiadas en el presente trabajo, algunas carecen de este proceso, como por ejemplo: *Hyalinobatrachum aureoguttatum*, *Cochranella ignota*, *Sphaenorhynchus carneus*, *Hyla melanomma*, etc. La mayoría de los taxones presenta un proceso evidente, como *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus caribensis*, *Lysapsus limellus bolivianus*, *Pseudacris sp.*, *Hyla andersoni*, *Hyla savigni* etc.

0: Ausente.

1: Presente.

(27) - Grado de osificación anterior del esfenetmoides

El esfenetmoides es un hueso endocondral cuyo desarrollo varía en los taxones considerados. Anteriormente este hueso puede llegar a la altura del *planum antorbitale* como en *Pseudis paradoxus bolbodactyla*, *Acris gryllus*, *Hyla andersoni*, *Pseudacris cadaverina* etc. En otros casos se extiende hasta el nivel de la mitad posterior de las coanas, como en los centrolénidos, *Pseudacris regilla*, etc. La osificación del esfenetmoides supera anteriormente el nivel de las coanas en varios de los taxones analizados, por ejemplo en *Hyla minuta*, *Leptodactylus mystacinus*, *Pseudis paradoxus platensis* y *Pseudis paradoxus occidentalis*.

0: Alcanza el nivel del *planum antorbitale*.

1: Se extiende hasta el nivel de la mitad posterior de las coanas.

2: Se extiende anteriormente a las coanas.

(28) - Grado de osificación anterolateral del esfenetmoides

La osificación anterolateral de este hueso endocondral es variable. El *planum antorbitale* puede permanecer cartilaginoso o ser invadido en distinta medida por la osificación esfenetmoidal. En el presente análisis se toma como punto de referencia al proceso anterior que es una proyección anterior del *planum antorbitale* descrito por Jurgens (1971). En las especies del género *Sphaenorhynchus*, centrolénidos, *Pseudis bolbodactyla*, etc. el *planum antorbitale* es cartilaginoso. *Pseudis minuta*, *Lysapsus limellus*, *Hyla savigni*, *Pseudacris regilla*, son algunas de las especies en las que la osificación anterolateral del esfenetmoides alcanza pero no incluye el proceso anterior. En *Pseudis paradoxus caribensis*, *P. p. platensis*, *P. cardosoi*, *Scarthyla goinorum* y *Phyllomedusa hypocondrialis* la osificación incluye el proceso anterior. En *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P. p. occidentalis*, *Allophryne ruthveni* y *Leptodactylus mystacinus*, el *planum antorbitale* se halla completamente osificado.

0: *Planum antorbitale* enteramente cartilaginoso.

1: *Planum antorbitale* osificado hasta el nivel de, pero no incluyendo, el proceso anterior de la pared postnasal.

2: *Planum antorbitale* osificado incluyendo el proceso anterior, pudiendo sobrepasar al mismo.

3: *Planum antorbitale* completamente osificado.

(29) - Grado de osificación posterior del esfenetmoides

La osificación esfenetmoidal puede extenderse posteriormente a distintos niveles. En las especies del género *Pseudacris*, *Acris crepitans*, *A. gryllus*, *Sphaenorhynchus carneus* y *S. dorisae* el esfenetmoides alcanza posteriormente el nivel del cuarto anterior de la órbita. En *Cochranella ignota*, *Pseudis*

bolbodactyla, *Lysapsus limellus* e *Hyla savigni* el esfenetmoides alcanza posteriormente el nivel del tercio anterior de la órbita. El mayor desarrollo posterior del esfenetmoides se encuentra en *Hyalinobatrachium aureoguttatum*, *Hyla andersoni*, *Pseudis minuta* y *P. paradoxus platensis*, en las que el esfenetmoides alcanza la mitad posterior de la órbita.

0: Alcanza posteriormente el nivel del cuarto anterior de la órbita.

1: Alcanza posteriormente el nivel del tercio anterior de la órbita.

2: Alcanza posteriormente el nivel de la mitad anterior de la órbita.

(30) - Crista supraorbital

La *crista supraorbital* es una delgada saliencia cartilaginosa del esfenetmoides que se proyecta sobre el ojo. Se origina en la porción anterodorsal de la órbita, dorsal al foramen órbitonasal, en la conjunción del *planum antorbitale* y el esfenetmoides Jurgens (1971). Son pocos los casos dentro del grupo analizado que presentan *crista supraorbital* prominente, estos son: *Acris crepitans*, *Acris gryllus*, *Hyla andersoni*, *H. minuta*, *H. punctata*, *Phrynoyas venulosa* y *Phyllomedusa sauvagei*. En los restantes taxones la *crista supraorbital* se halla reducida ó ausente.

0: Prominente.

1: Reducida o ausente.

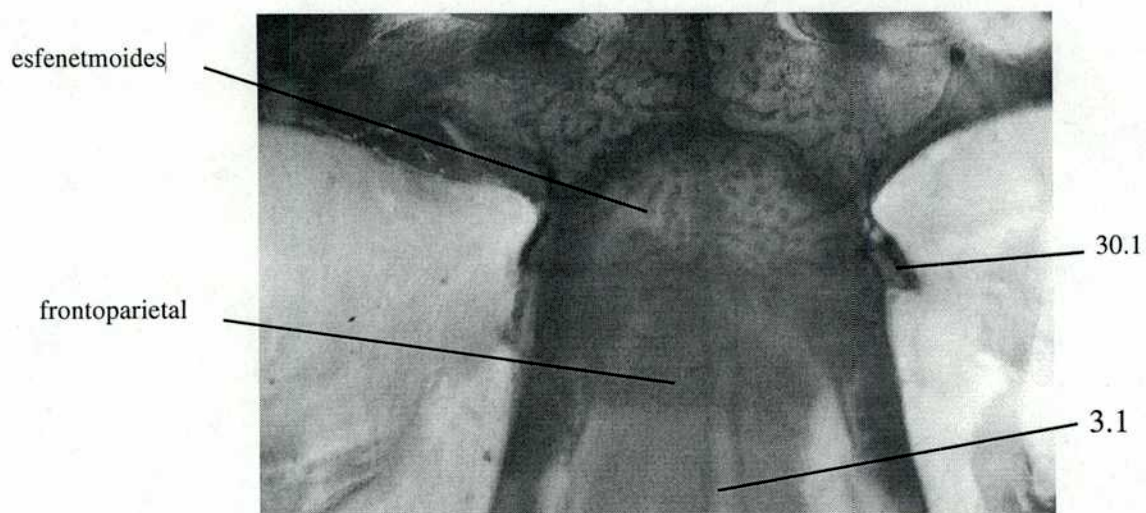
(31) - Número de forámenes que perforan el proótico posteriormente a la órbita

Los nervios oculomotor, troclear y trigémino salen del cráneo a la altura del proótico. En algunas especies cada uno sale por un foramen, y en otras especies dos o tres nervios salen por el mismo orificio. En este último caso en que compartan un foramen es difícil especificar a que nervios corresponde, aunque podemos inferirlo por la topología y tamaño de los orificios. En caso de haber tres forámenes el correspondiente al troclear suele ser pequeño y ocupar una posición anterolateral en el proótico, mientras que el foramen oculomotor también es pequeño y se ubica casi a la par del anterior pero en una posición anteromedial. Posterior a estos dos se suele encontrar un foramen grande que corresponde a la salida del nervio trigémino. En *Scarthyra goinorum* se aprecian tres forámenes en la región postorbital del hueso proótico; *Hyalinobatrachium aureoguttatum*, *Centrolene geckoideum*, *Hyla melanomma* etc. tienen un solo foramen. El resto de las especies analizadas tienen el proótico perforado por dos forámenes.

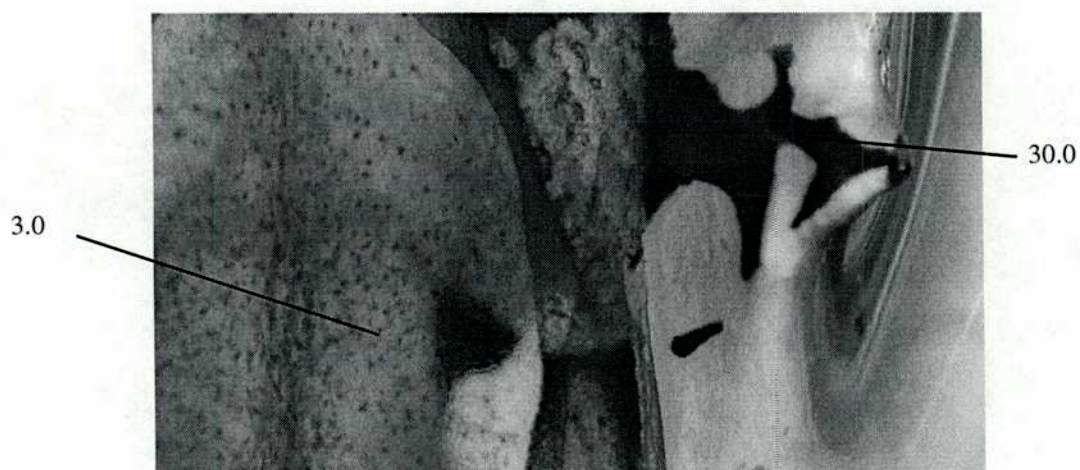
0: Tres forámenes.

1: Dos forámenes.

Figura 20: Crista supraorbital y fontanella frontoparietal en *Lysapsus limellus* e *Hyla savigni*.



Fotografía de la región anterior de la órbita en vista dorsal de *Lysapsus limellus* (MACN CENAI 3649). 20X.



Fotografía de la región anterior de la órbita en vista dorsal de *Hyla savigni* (KU 207342). 17X.

2: Un foramen.

(32) - Proceso posterior de la *crista parotica*

En algunos casos, por ejemplo en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, en las especies del género *Hyla* y *Pseudacris* analizadas, la *crista parotica* tiene una proyección cartilaginosa en su margen posterolateral denominado proceso posterior. Los centrolénidos, especies del género *Sphaenorhynchus*, etc. carecen de esta proyección.

0: Ausente.

1: Presente.

(33) - Relación entre el anillo timpánico y la *crista parotica*

El aparato auditivo de los anfibios está formado por la columela, el anillo timpánico y el *operculum*. La columela es un hueso que conecta el tímpano con el oído interno, en ella distinguimos tres porciones; la proximal es la *pars interna plectri*, la medial que usualmente está osificada es la *pars media plectri* y la porción más externa que está asociada con el tímpano es la *pars externa plectri*. El anillo timpánico es un aro de cartílago que rodea a la *pars externa plectri* sosteniendo a la membrana timpánica, pudiendo estar fusionado a la *crista parotica*. *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, centrolénidos, y muchos de los hílidos analizados tienen el anillo timpánico libre con respecto a la *crista parotica*, *Pseudacris clarki* y *P. triseriata* tienen el anillo timpánico fusionado al proceso posterolateral de la *crista parotica*, y *Sphaenorhynchus carneus* presenta la porción anterior del anillo timpánico fusionado a la porción lateral de la *crista parotica*.

0: Anillo timpánico separado de la *crista parotica*.

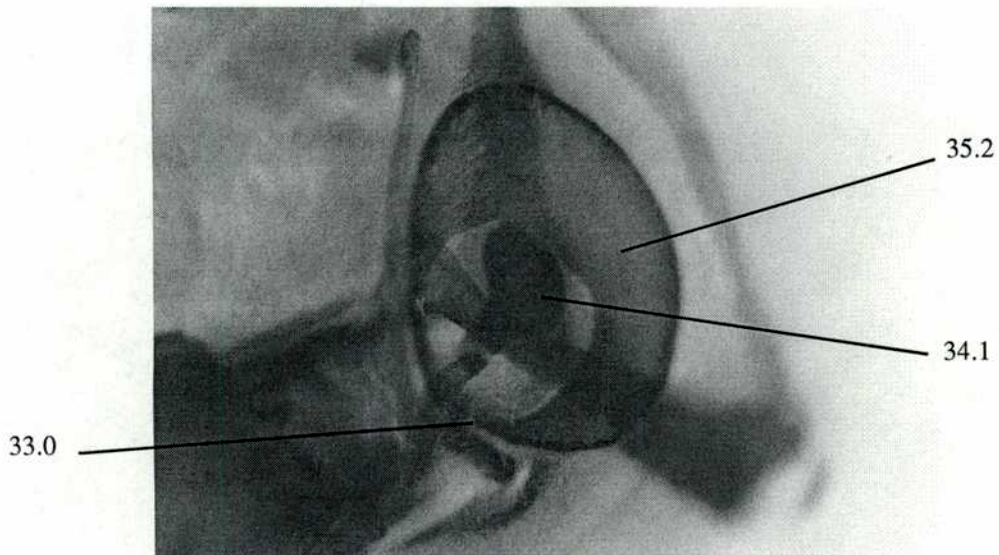
1: Anillo timpánico fusionado al proceso posterolateral de la *crista parotica*.

2: Porción anterior del anillo timpánico fusionado a la *crista parotica*.

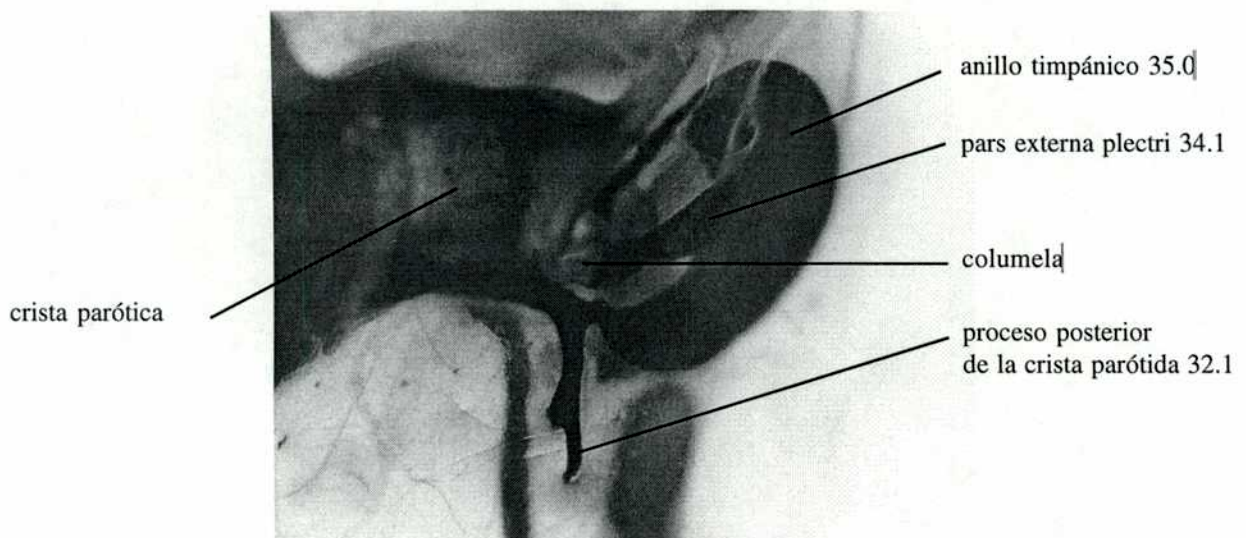
(34) - *Pars externa plectri*

La parte más externa de la columela puede tener distintas formas. Es alargada en *Hyla punctata*, *Leptodactylus mystacinus*. Presenta forma de raqueta en *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, *Hyla andersoni*, las especies del género *Pseudacris* etc., o bien es redonda como en las especies del género *Sphaenorhynchus*, en *Hyalinobatrachum auregutattum* y *Leptodactylus bufonius*.

Figura 21: Región timpánica



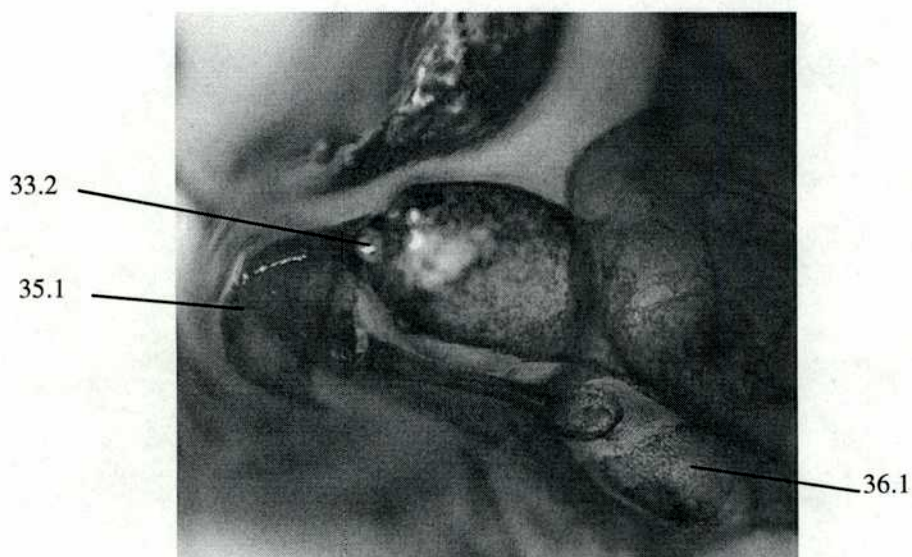
Fotografía de la región timpánica derecha de *Lysapsus limellus* (MACN CENAI 3649) 40 X.



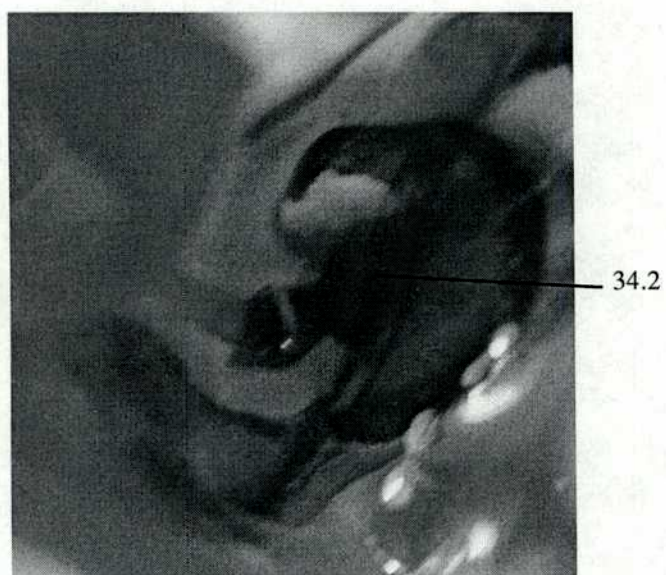
Fotografía de la región timpánica derecha de *Hyla savigni* (KU 207342).30X.

30.

Figura 22: Región timpánica



Fotografía de la región timpánica izquierda de *Sphaenorhynchus dorisae* (KU 178825) 40 X



Fotografía de la región timpánica izquierda de *Sphaenorhynchus carneus* (KU 183709) 40 X

- 0: Presente, delgada y alargada
- 1: Presente, dorsalmente expandida, en forma de raqueta.
- 2: Presente y redonda.

(35) – Forma del anillo timpánico

El anillo timpánico puede presentarse formando un círculo completo en el que los extremos anterior y posterior están unidos o hasta solapados. Esta condición la observamos en *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus* y *Leptodactylus bufonius*. En otros casos el anillo timpánico es incompleto, aunque sus extremos anterior y posterior se encuentran próximos como en *Acris crepitans*, *Leptodactylus mystacinus*, *Cochranella ignota*, *Pseudacris clarki* etc. En otros casos este anillo es dorsalmente incompleto por lo que el anillo tiene la forma de la mitad de una esfera, como en *Sphaenorhynchus carneus*, *S. lacteus* y *S. dorisae*.

- 0: Dorsalmente incompleto, aunque con sus extremos anterior y posterior relativamente próximos.
- 1: Dorsalmente incompleto, conformando aproximadamente la mitad de una esfera.
- 2: Completo.

(36) – Operculum

En la parte posterior de la cápsula ótica, en la porción posterior de la *fenestra ovalis*, hay un elemento pequeño y esférico que es el *operculum*. En los adultos puede permanecer cartilaginoso, por ejemplo en *Pseudis minuta*, *Pseudacris regilla*, *Hyla melanomma* etc o mineralizarse como en *Acris crepitans*, *Hyla minuta*, *Pseudis paradoxus platensis* etc

- 0: Cartilaginoso
- 1: Mineralizado

(37) - Relación entre el *processus lingularis* y la lámina orbitonasalis

Los cartílagos nasales en la mayoría de las especies analizadas no presentan variaciones. Sólo en las especies del género *Sphaenorhynchus* una proyección lateral del cartílago oblicuo, el *processus lingularis*, se une a la lámina *orbitonasalis* que se encuentra en la parte más posterior de la cápsula nasal.

- 0: *Processus lingularis* y lámina *orbitonasalis* separados.

1: *Processus lingularis* continuo con la lámina *orbitonasalis*.

(38) - Proceso anterior del hial

Existe un grado de variación en el aparato hioideo debido en general a la presencia y forma de los procesos. En cuanto al proceso anterior éste se puede presentar como una tira alargada de cartílago por sobre el hial, como en *Acris crepitans*, *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *Phyllomedusa hypocondrialis* e *Hyla melanomma*; o puede tener forma redondeada como en *Pseudis paradoxus paradoxus*, *Lysapsus limellus*, *Scarthyla goinorum*, entre otras. Muchas de las especies analizadas carecen de proceso anterior en el hial como los centrolénidos, las especies del género *Sphaenorhynchus* etc.

0: Ausente.

1: Presente, alargado por sobre el hial.

2: Presente, redondeado.

(39) - Proceso anterolateral

La placa hioidea puede tener hasta tres proyecciones pares denominadas procesos anterolaterales, posterolaterales y posteromediales. *Acris crepitans*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *P. sauvagei* y *Sphaenorhynchus dorisae* carecen de procesos anterolaterales. En el resto de las especies analizadas los procesos anterolaterales están presentes.

0: Ausente

1: Presente

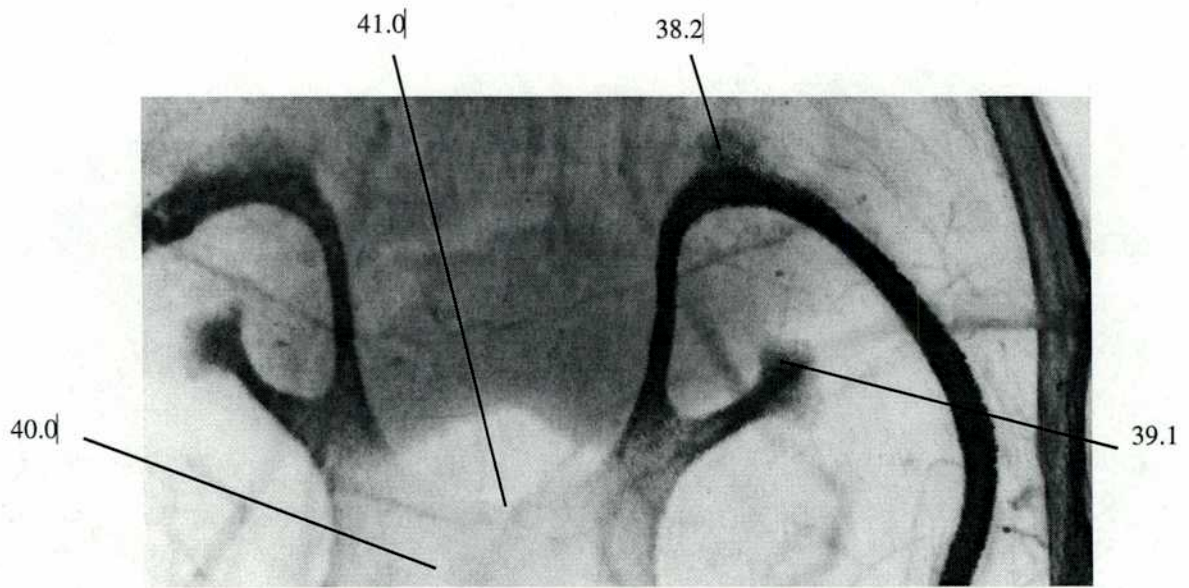
(40) - Placa hioidea

La placa hioidea puede tener distinto grado de mineralización. Puede permanecer completamente cartilaginosa, como en los centrolénidos analizados, *Hyla punctata*, *Sphaenorhynchus carneus*, *Pseudis bolbodactyla*, *P. cardosoi*, *Phyllomedusa sauvagei*, *Lysapsus limellus* o puede estar variadamente mineralizada como por ejemplo en *Pseudis paradoxus occidentalis*, *Acris crepitans*, *Leptodactylus mystacinus*, *Hyla minuta* etc.

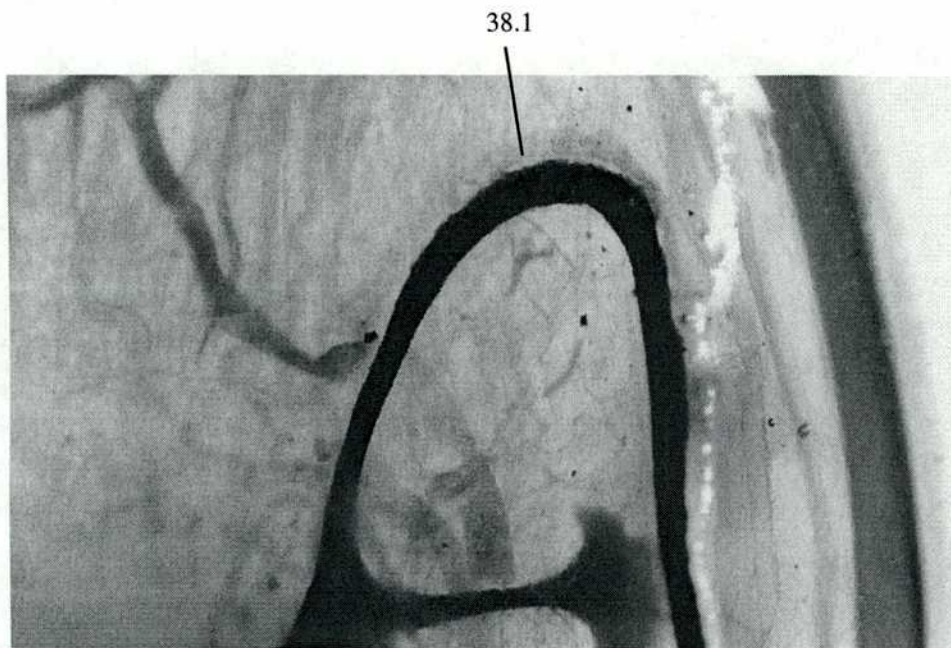
0: Cartilaginosa.

1: Mineralizada.

Figura 23: Aparato hioides de *Scarthyla goinorum* y de *Hyla savigni*



Fotografía del aparato hioides en vista ventral de *Scarthyla goinorum* (KU 205774). 24X.



Fotografía del aparato hioides en vista ventral de *Hyla savigni* (KU 207342). 17 X.

(41) - Seno hioglosal

La placa hioidea puede ser aproximadamente rectangular por lo que su seno hioglosal es somero, como en *Hyalinobatrachum aureguttatum*, *Hyla savigni*, *Scarthyla goinorum*, *Phyllomedusa sauvagei* etc. En otras especies el borde anterior de la placa hioidea es posterior al nivel del proceso anterolateral, delimitando así un seno hioglosal profundo, como en *Lysapsus limellus*, *Sphaenorhynchus carneus*, *Hyla minuta*, *Pseudis paradoxus caribensis* etc

0: Somero (borde de la placa hioidea al nivel del proceso anterolateral).

1: Profundo. (borde de la placa hioidea posterior al nivel del proceso anterolateral).

(42) - Dedo II oponible

Dentro de las especies analizadas *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus* y *L. l. bolivianus* tienen el dedo II rotado de manera que queda enfrentado con el resto de los dedos. La rotación del dedo II comienza desde el metacarpal II que también se opone al resto de los dedos y metacarpales de la mano.

0: Ausente.

1: Presente.

(43) – Posición de las dos últimas falanges

Las últimas dos falanges se presentan alineadas en los leptotactílicos. Dentro de las especies que tienen elemento intercalar corto, éste se posiciona de tal forma entre la última y penúltima falange que hace que el dedo quiebre el eje longitudinal, por lo que la falange terminal toma una forma no alineada (offset), ya que se dobla ventralmente por ejemplo en *Hyla melanomma*, *Acris crepitans*, *Cochranella ignota*. etc. *Allophryne ruthveni* carece de elemento intercalar pero la falange terminal se dobla ventralmente. *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, y *P.p. occidentalis*, poseen elementos intercalares largos, que se ubican alineados entre las dos últimas falanges dando al dedo una forma recta o algo curvada. *Lysapsus limellus* y *L. l. bolivianus*, ambas con elemento intercalar largo, tienen la falange terminal no alineada respecto de la penúltima falange, aunque en este caso no es el elemento intercalar el que desplaza a la falange terminal, sino que este desplazamiento está dado por la particularidad de esta última falange de tener un cóndilo que articula con el elemento intercalar, lo que ocasiona que el extremo del dedo por la forma de la articulación quede desfazado respecto a la penúltima falange y al elemento intercalar.

0: Falanges posicionadas linealmente.

1: Falanges terminal y subterminal no posicionadas linealmente (offset).

Como vemos, las falanges terminales pueden estar desplazadas ventralmente respecto de la penúltima falange, que en general tienen un elemento intercalar corto que quiebra el eje longitudinal del dedo, aunque hay excepciones ya que por ejemplo *Allophryne ruthveni* (Fabrezi y Langone, 2000) no tiene elemento intercalar y si tiene desplazamiento de la falange terminal, o algunas especies del género *Pseudacris* que no tienen desplazamiento y tienen un cartílago intercalar corto (Paukstis y Brown, 1987). Da Silva (1998), pag 19 en este caso aclara que si bien la falange terminal de *Pseudis paradoxa* no tiene desplazamiento, esta condición la considera una transformación secundaria a partir de una condición ancestral con desplazamiento. Duellman (2001) considera que la falange terminal se desplaza ventralmente en los pseudidos, aunque no aclara la fuente. Hass (2003) toma los datos de los estados de carácter de las falanges terminales para centrolénidos, hílidos, philomedusinos, hemipractinos y pseudidos del trabajo de Duellman (op. cit.), por lo que considera a la falange terminal de los pseudidos una garra con desplazamiento. En este trabajo hemos considerado que el género *Lysapsus* tiene desplazamiento de la falange terminal aunque esto tenga un origen algo diferente que en las *Hyla* por ejemplo, ya que en este caso el “offset” de la falange terminal está dado por el grado de curvatura de la falange terminal, la articulación a través del cótilo con el elemento intercalar y la presencia de un disco terminal ventral a la falange terminal que la levanta respecto del elemento intercalar, este conjunto de factores hace que el eje del dedo se quiebre, en cambio en muchos hílidos es el elemento intercalar corto el que quiebra el eje longitudinal del dedo. Esto no ocurre en las especies y subespecies del género *Pseudis* que no presentan desplazamiento de la última falange. Esta característica puede verse en las ilustraciones de los trabajos de Savage y De Carvalho (1953) y de Klappenbach (1985).

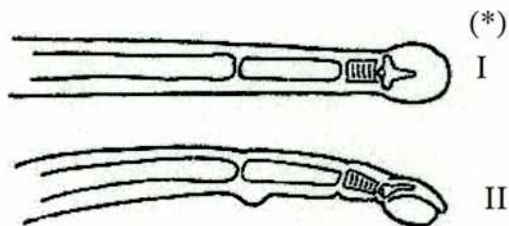
(44) – Extremos de los dedos

En la mayoría de los anuros los extremos de los dedos no se hallan dilatados. Entre los taxones incluidos en el análisis esta morfología se presenta en los leptodactílidos, *Pseudis bolbodactyla*, *P. cardosoi*, *P. paradoxus caribensis*, *P.p.paradoxus*, *P.p. platensis* y *P.p. occidentalis*. En cambio en los centrolénidos, hílidos y en *Pseudis minuta* la extremidad distal de los dedos se halla dilatada en forma conspicua.

0: Dilatados

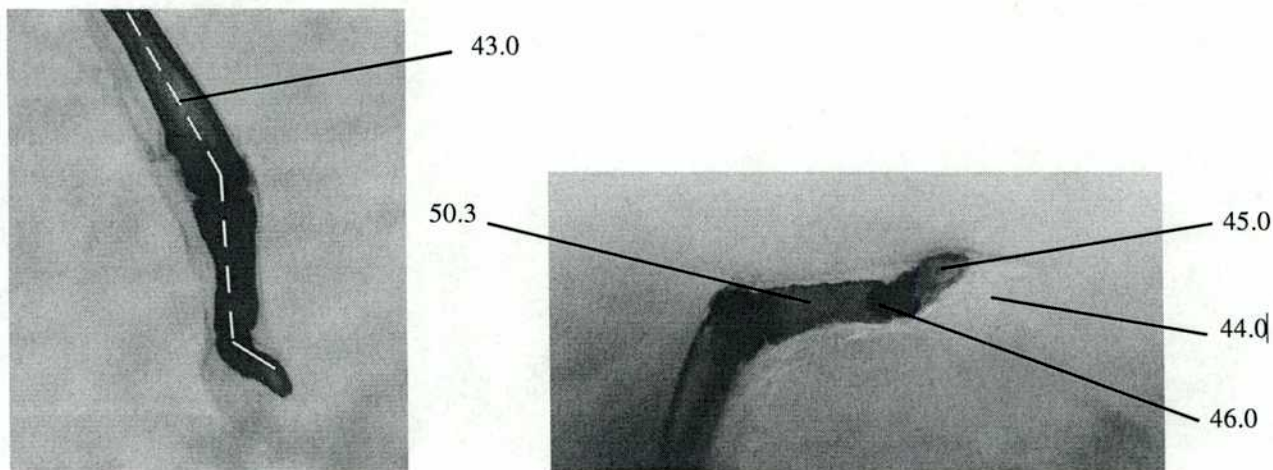
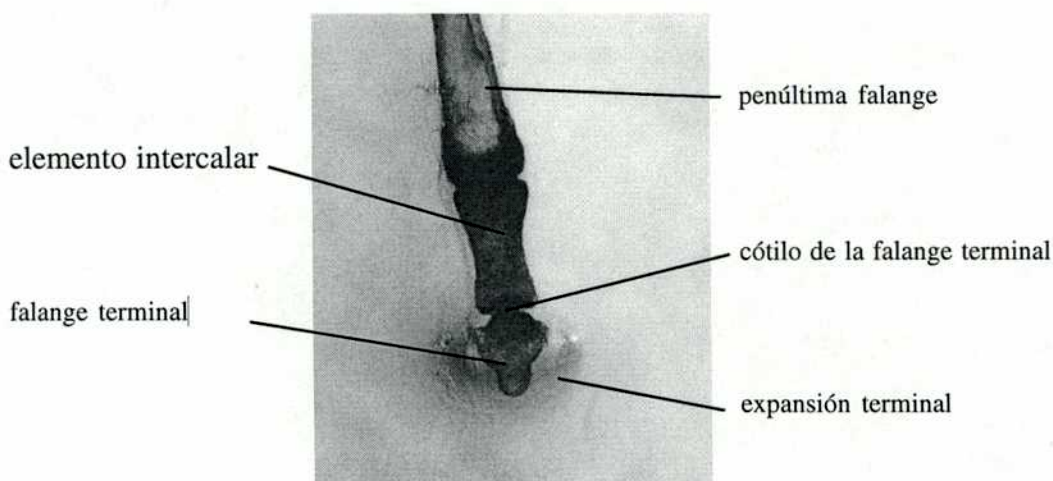
1: No dilatados.

Figura 24: Falanges y elemento intercalar de *Lysapsus limellus*



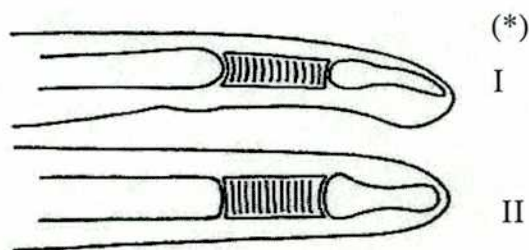
* Modificado de Savage & De Carvalho (1953)

Representación esquemática de las falanges terminales y del elemento intercalar de *Lysapsus limellus* en I-vista dorsal, II-vista lateral.



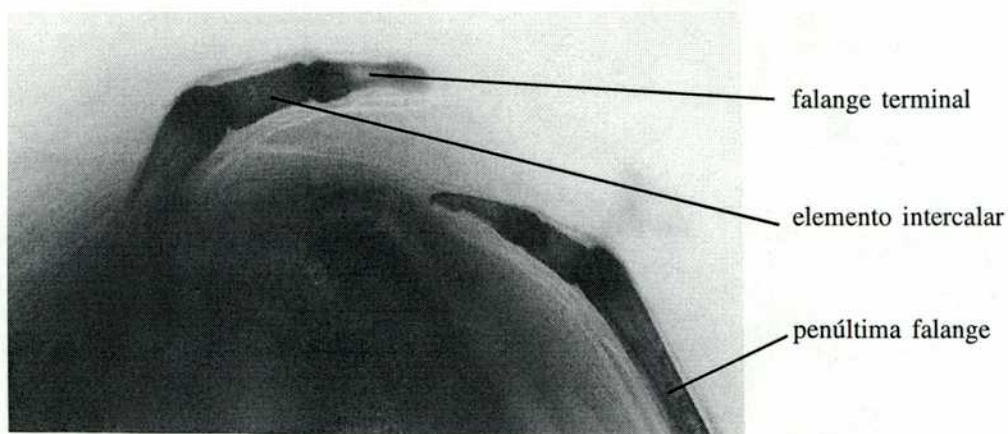
Fotografía de las falanges terminales y del elemento intercalar del dedo III de la mano derecha *Lysapsus limellus* (MACN CENAI 3649) 40 X. en I-vista dorsal, II vista lateral y III vista lateral. en la que se detallan entre parentesis los caracteres y sus estados.

Figura 25: Falanges y elemento intercalar de a) *Pseudis paradoxus*,
 b) *Pseudis paradoxus occidentalis* y c) *Pseudis minuta*.

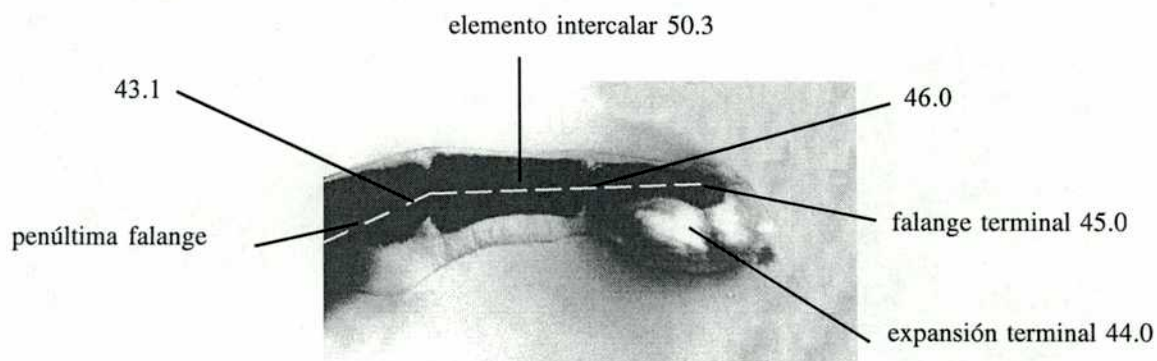


Representación esquemática de las falanges terminales y del elemento intercalar de *Pseudis paradoxus* en I vista lateral, II. vista dorsal

(*)Modificado de Savage & De Carvalho (1953)

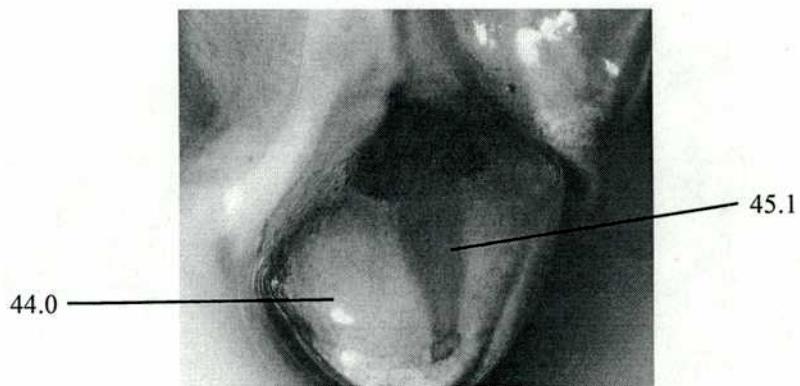


Fotografía de las falanges terminales y elemento intercalar de los dedos IV y II de la mano izquierda de *Pseudis paradoxus occidentalis* (JF 1349) 30X.

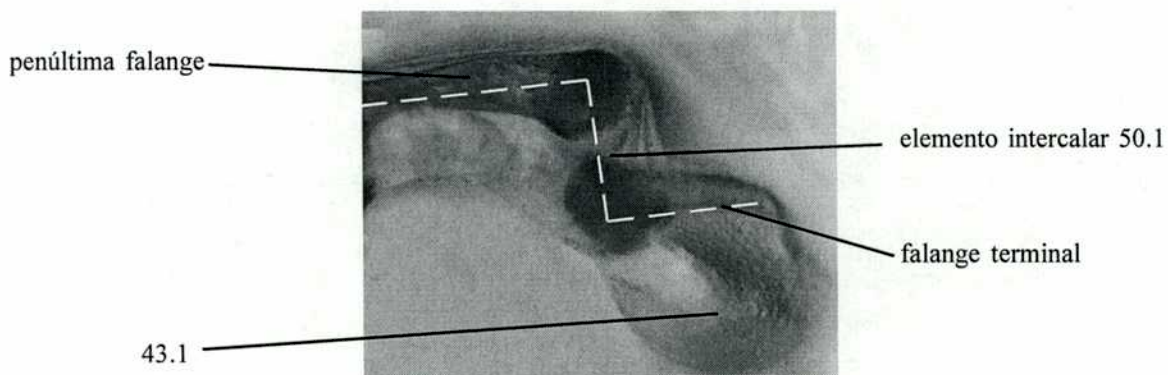


Fotografía de la falange terminal y elemento intercalar del dedo III de la mano izquierda de *Pseudis minuta* (MACN 19848). 40X.

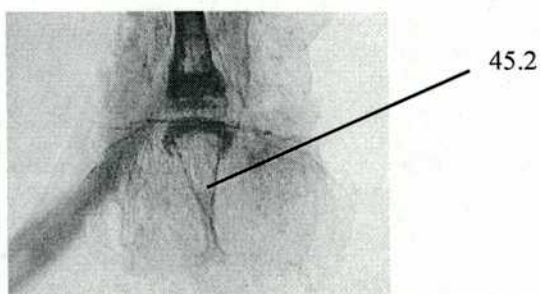
Figura 26: Falanges y elemento intercalar de *Hyla savigni* e *Hyalinobatrachum aureogutattum*.



Fotografía de la falange terminal en vista dorsal del dedo III de la mano izquierda de *Hyla savigni* (KU 207342) 40X.



Fotografía de la falanges terminales y del elemento intercalar en vista lateral del dedo III de la mano izquierda de *Hyla savigni* (KU 207342) 30X.



Fotografía de la falange terminal en vista dorsal del dedo III de la mano izquierda de *Hyalinobatrachum aureogutattum* (DIAM 055) 30X.

(45) - Forma de la falange terminal

Las falanges terminales han sido distinguidas por características de sus extremos y el grado de curvatura de sus cuerpos. Entre las especies estudiadas las falanges terminales pueden ser simples que son rectas y de extremos adelgazados, curvadas o en forma de garra, y terminadas en forma de T. *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus* y *L. l. bolivianus* por ejemplo tienen la falange terminal simple; los hílidos, como por ejemplo *Hyla savigni*, *Pseudacris clarki*, *Sphaenorhynchus dorisae* etc. la tienen en forma de garra y por último *Allophryne ruthveni*, *Cochranella ignota*, *Centrolene geckoideum* e *Hyalinobatrachum aureoguttatum* tienen sus falanges terminales en forma de T.

Cabe aclarar que denominamos garra a aquella falange terminal que tiene una adaptación de la epífisis proximal que tiene en su base una forma acorazonada a partir de la cual se proyecta el cuerpo de la falange que tiene algún grado de curvatura. Se considero en cambio simple a la falange de quienes teniendo algún grado de curvatura no tienen en la base la estructura acorazonada que las garras poseen.

0: Simple, cuerpo recto o ligeramente curvado

1: Garra

2: T

No existe al momento una clara definición de que es una garra, por lo que algunas variaciones se pueden o no, según el criterio adoptado, enmarcar en el concepto de garra. Da Silva (1998) toma para los pseudidos el estado de carácter para la falange terminal “garra” haciendo la aclaración (pag. 29) que el estado presente en *Pseudis paradoxa* lo considera una derivación secundaria de la falange terminal en garra, y a todo el grupo le asigna el estado de carácter 1, o sea falange terminal con forma de garra. Duellman (2001) también lo toma como garra (aunque no aclara la fuente). En el trabajo de Savage y De Carvalho (1953) al diagnosticar el género *Pseudis* entre otros caracteres morfológicos toma el de “dedos simples”, y este mismo carácter para *Lysapsus* lo describe como “falanges terminales en punta, tipo garra”. Klappenbach (1985) toma también el carácter de la falange terminal y dice: “en *Pseudis* son cortas y curvadas...en *Lysapsus* es algo mas corta y curvada que en *Pseudis* y por ultimo *Pseudis minutus* presenta la falange mas larga y menos curva”. Es evidente que la distinción entre una falange terminal simple, algo curvada y de extremo aguzado y una falange en forma de garra no es precisa (Fabrezi, 1996). Drewes (1984) caracteriza a las falanges en forma de garra como aquellas alargadas, delgadas, curvadas ventralmente y de extremo aguzado. La curvatura esta relacionada también en algunos casos con el desplazamiento de la falange terminal (offset). En el material analizado en el presente estudio se observó que las falanges terminales de las especies del género *Hyla* por

ejemplo, tienen además de un grado de curvatura y el extremo terminado en punta, la epífisis basal con una forma acorazonada y con un punto de contacto lateral con el elemento intercalar. Esta pieza acorazonada no está presente en las falanges terminales de las especies y subespecies del género *Pseudis* ni *Lysapsus* por lo que éstas se toman como falanges simples, a pesar de que tienen algún grado de curvatura y terminan en punta. Cabe destacar que en *Lysapsus* además se encontró la particularidad de que la base de la falange terminal tienen un cótilo que se inserta en un cóndilo que se forma en el elemento intercalar. Este carácter está presente en la ilustración del trabajo de Savage y De Carvalho (1953), aunque no lo mencionan explícitamente.

(46) - Cótilo de la base de la falange terminal

Lysapsus limellus y *L. l. bolivianus* tienen un cótilo en la porción proximal de la falange terminal que articula en un cóndilo formado en el elemento intercalar. En las restantes especies dicha estructura no se presenta.

0: Ausente.

1: Presente.

(47) - Posición de la cabeza proximal del metacarpal II

La cabeza proximal del metacarpal II puede articular con el prepollex en el punto de unión de los elementos proximal y distal de estos elementos como en *Pseudacris clarki*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae*, *S. lacteus*, *Cochranella ignota*, *Hyla andersoni*, ó la cabeza proximal del metacarpal II puede contactar sólo con el elemento proximal del prepollex como en *Acris crepitans*, *Hyla minuta*, *Pseudacris regilla*, *Pseudis minuta*, *Pseudis paradoxus platensis* etc.

0: Articula con la unión de los elementos proximal y distal del prepollex.

1: Articula sólo con el elemento proximal del prepollex.

Dentro de los caracteres que fueron tomados por Da Silva (1998) la **Posición de la cabeza proximal del metacarpal II con relación al prepollex y al elemento distal del prepollex** merece algún comentario. En la página 18 de su trabajo, define y discute el carácter, en el que explica que en la mayoría de los bufonidos investigados la porción lateral de la cabeza del metacarpal II se inserta entre el prepollex y el elemento distal del prepollex. En el estado de carácter alternativo la cabeza del metacarpal II articula con el prepollex o con el elemento distal del prepollex y menciona a los pseudidos examinados como ejemplo de cabeza de metacarpal que articula con el prepollex solamente, tal lo visto en este análisis. En la página 30 está la descripción y codificación del carácter dándole estado 0

(cero) a la condición de cabeza de metacarpal II entre el prepollex y el elemento distal del prepollex, y 1 (uno) a la condición de cabeza del metacarpal II **no** entre el los elementos distal y proximal del prepollex y vuelve a mencionar a los pseudidos dentro de esta condición, lo cual es correcto.

Duellman (2001) toma este caracter de Da Silva (1998) con la misma codificación pero le asigna el estado 0 (cero) a *Pseudinae*, lo cuál obviamente es un error en la transcripción de este dato ya que el autor lo toma de Da Silva (op cit).

(48) – Superficies articulares del metacarpal III

El metacarpal III en la mayoría de los casos analizados articula con el carpal distal 2 además de hacerlo con el carpal distal 5-4-3 y con el metacarpal II. En los leptodactílidos y centrolénidos analizados, el metacarpal III articula sólo con el carpal distal 5-4-3.

0: Articula con el carpal distal 2 y carpal distal 5-4-3.

1: Articula sólo con el carpal distal 5-4-3.

(49) - Número de elementos distales del prepollex

El prepollex es una estructura preaxial de la mano característica de los anuros. Consta de un elemento proximal y de un número de elementos distales que varía dentro del conjunto de especies analizadas. *Acris crepitans*, *Leptodactylus bufonius*, *Phyllomedusa sauvagei*, *Physalaemus biligonigerus*, *Pseudacris cadaverina*, *P. crucifer* y *P. regilla* tienen dos elementos distales del prepollex; *Cochranella ignota*, *Hyalinobatrachum aureoguttatum*, *Allophryne ruthveni* y *Leptodactylus mystacinus* poseen tres elementos distales del prepollex. El resto de los taxones analizados tiene un solo elemento como por ejemplo vemos en: las especies del género *Hyla*, las subespecies de *Pseudis paradoxus*, las especies del género *Sphaenorhynchus*, etc.

0: Un elemento.

1: Dos elementos.

2: Tres elementos.

(50) - Elemento intercalar

Varias de las especies utilizadas en el presente análisis poseen un elemento intercalar, entre la última

y la penúltima falange. La forma de dicho elemento varía, pudiendo ser cortos, cuando el largo es igual o menor que el ancho, o largos, cuando prevalece el largo, como en el caso de *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*. El elemento intercalar puede ser cartilaginoso o estar completamente mineralizado. En unos pocos casos la presencia del elemento intercalar no se ha podido detectar con la tinción de Wassersug por lo que los datos han sido tomados de la bibliografía *Hyla andersoni*, *H. punctata*, *Phrynoyas venulosa* y *Phyllomedusa hypocondrialis* de Paukstis y Brown (1991); *Sphaenorhynchus dorisae* Da Silva (1998). Cabe aclarar que en el caso de *Phrynoyas venulosa*, la presencia de este elemento ha sido corroborada por medio de un corte histológico en el que se aprecia un cartílago intercalar cartilaginoso corto, similar al de las especies en que la tinción con Alcian blue fracasó.

Varias de las especies estudiadas presentan un elemento intercalar corto y mineralizado, como *Hyla melanomma*, *H. minuta*, *Pseudacris clarki*, etc. *Pseudis minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. cardosoi*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus* y las subespecies de *Pseudis paradoxus* tienen el elemento intercalar largo y mineralizado. *Allophryne ruthveni*, *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius* y *Physalaemus biligonigerus* carecen de elemento intercalar.

0: Ausente.

1: Presente, cartilaginoso corto.

2: Presente, mineralizado corto.

3: Presente, mineralizado largo.

(51) – Omosternón

El omosternón es un elemento de la cintura escapular anteromedial a los cartílagos epicoracoideos, que puede presentar distintos grados de desarrollo. Se encuentra ausente en *Allophryne ruthveni*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Centrolene geckoideum*, *Cochranella ignota* y en *Hyalinobatrachum aureogutattum*. En algunas especies, el omosternón es más corto que los cartílagos epicoracoideos, por ejemplo en *Hyla melanomma*, *Acris gryllus*, *Pseudis paradoxus platensis*, *P.p. occidentalis*, *Phyllomedusa sauvagei* etc. El resto de las especies analizadas tienen el omosternón relativamente largo.

0: Ausente.

1: Presente, mucho mas corto que los cartilagos epicoracoideos.

2: Presente, igual o mas largo que los cartilagos epicoracoideos.

(52) – Esternón

El esternón es un elemento delgado cartilaginoso asociado con la parte posteromedial de la cintura

pectoral. Es frecuente que se presente como una pieza única, como en *Pseudis minuta*, *Pseudacris clarki*, *Hyla minuta* etc. En algunos casos, en el esternón se distingue la unión de dos piezas, una delgada rectangular o mesosternón, a la que se le une una expansión posterior de cartílago denominada xifisternón, como en *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius* y *Physalaemus biligonigerus*.

0: Unido al xifisternon formando una sola pieza.

1: Mesosternón y xifisternón distinguibles como piezas separadas.

(53) - Proceso anterior de la supraescápula

La supraescápula puede presentar un proceso en forma de gancho que se proyecta desde la porción lateral del cleitro orientándose hacia el cráneo. *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius*, *Physalaemus biligonigerus*, *Allophryne ruthveni*, *Centrolene geckoideum*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *P. sauvagei*, y *Sphaenorhynchus carneus* carecen de este proceso.

0: Ausente.

1: Presente.

(54) - Relación entre la clavícula y la escápula

En general la región alrededor de la fosa glenoidea es cartilaginosa permaneciendo así la clavícula y



Figura 27: Fotografía de la región escapular en vista dorsal de *Hyalinobatrachum aureoguttatum* (DIAM 055). 30X.

la escápula separadas como se aprecia en las especies del género *Pseudacris*, *Hyla savignii*, *Phrynoyas venulosa*, etc. En algunas especies la mineralización de estos elementos avanza sobre el cartílago de la fosa glenoidea por lo que clavícula y escápula quedan en contacto como observamos en las tres especies del género *Sphaenorhynchus* estudiadas, *Scarthyta goinorum*, *Physalaemus biligonigerus* y *Leptodactylus mystacinus* o directamente fusionadas como vemos, por ejemplo, en los *Pseudis*

minuta, *Pseudis bolbodactyla*, *Lysapsus limellus bolivianus*, *Cochranella ignota*, *Hyla punctata*, etc. .

0: Clavícula y escápula separada por cartílago

1: Clavícula y escápula en contacto

2: Clavícula y escápula fusionadas.

(55) - Relación entre el coracoides y la escápula

De forma similar a lo que ocurre en torno a la fosa glenoidea con la clavícula y la escápula, el coracoides y la escápula alrededor de la fosa glenoidea pueden permanecer separados por cartílago por ejemplo *Hyla melanomma*, *H. savigni*, *Pseudacris clarki*, etc. O pueden el coracoides y la escápula hallarse en contacto en: *Leptodactylus mystacinus*, *L. bufonius* y *Physalaemus biligonigerus*. *Pseudis cardosoi*, *P. paradoxus caribensis*, *Lysapsus limellus*, *Phyllomedusa hypocondrialis* etc. tienen estos elementos fusionados.

0: Coracoides y escápula separados por cartílago.

1: Coracoides y escápula en contacto.

2: Coracoides y escápula fusionados.

(56) - Cresta del coracoides

Pseudis cardosoi, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, las especies del género *Pseudacris* e *Hyla andersoni* etc. presentan una cresta pequeña aproximadamente triangular, en la superficie posterolateral del coracoides. Los centrolénidos, *Sphaenorhynchus carneus*, *Leptodactylus bufonius*, *Hyla minuta* etc. carecen de cresta en el coracoides.

0: Ausente.

1: Presente.

(57) - Forma del xifisternón

La porción distal del esternón, el xifisternón, puede adoptar algunas de las formas abajo mencionadas. El xifisternon es bilobado en varias especies, entre las que podemos mencionar a *Hyla andersoni*, *Pseudis bolbodactyla* etc. Es redondeado en *Leptodactylus mystacinus*, *L. bofunius*, *Phyllomedusa hypocondrialis* etc. *Hyla minuta* y *Sphaenorhynchus lacteus* tienen un xifisternon aproximadamente

triangular.

0: Bilobado.

1: Redondeado.

2: Aproximadamente triangular.

(58) – Fusion de tibial y fibular

En la mayoría de los anuros los extremos anterior y posterior del tibial y fibular se fusionan. En los centrolénidos analizados el tibial y el fibular se hallan fusionados, en *Cochranella ignota* e *Hyalinobatrachum aureogutatum* esta fusión es total; en *Centrolene geckoideum* la fusión recorre casi toda la longitud de estos huesos.

0: Fusionados en los extremos proximal y distal.

1: Totalmente o casi totalmente fusionados.

(59) – Metatarsales

Los metatarsales II y III pueden presentar huesos heterotópicos o sesamoides, que pueden estar fusionados o no a los respectivos elementos. A su vez, estos huesos pueden estar en ambos metatarsales, o sólo sobre uno de ellos. En la mayoría de los casos analizados los metacarpales no tienen sesamoides. Las especies de *Sphaenorhynchus* analizadas en este trabajo, *Pseudacris cadaverina*, *Hyla melanomma*, *H. andersoni* y *Cochranella ignota* tienen un sesamoide en el metatarsal II. *Lysapsus limellus*, *Pseudis minuta*, *Pseudacris triseriata*, *P. clarki*, y *Leptodactylus mystacinus* tienen un sesamoide en el metatarsal III. *Hyla minuta* y *Scarthyra goinorum* tienen dos sesamoides, uno en el metatarsal II y el otro en el III. El resto de las especies observadas carece de sesamoides en los metatarsales.

0: Sin sesamoides

1: Sesamoide en el metatarsal II.

2: Sesamoide en el metatarsal III.

3: Sesamoide en los metatarsales II y III.

(60) - Sesamoides en el tendón de Aquiles

Se puede observar en *Leptodactylus mystacinus*, *Physalaemus biligonigerus*, *Phyllomedusa*

hypocondrialis, *Pseudacris clarki*, *P. triseriata*, *Pseudis minuta*, *Scarthyla goinorum*, *Lysapsus limellus* y *L. l. bolivianus* un sesamoides que se presenta en la región del talón, que esta en relación al tendón de Aquiles. El resto de las especies analizadas carecen de sesamoides en el tendón de Aquiles.

0: Ausente.

1: Presente.

(61) - Cabezas proximales de los metatarsales IV y V

Pseudacris cadaverina, *P. clarki*, *P. crucifer*, *P. regilla* y *P. triseriata*, tienen los extremos proximales de los metatarsales IV y V fusionados. El resto de las especies analizadas tiene dichos metatarsales no fusionados.

0: No fusionadas.

1: Fusionadas.

(62) - Prehallux proximal

Hay anfibios que además de poseer un prehallux con la orientación de los dígitos, tienen un prehallux proximal en que elementos adicionales se encuentran en dirección a los tarsales proximales. La presencia de prehallux proximal fue observada en *Pseudis bolbodactyla*, *P. paradoxus platensis*, *P. p. occidentalis* y en *Phrynoyas venulosa*, el resto de las especies bajo estudio carecen de estos elementos.

0: Ausente.

1: Presente.

(63) - Número de elementos distales del prehallux

El prehallux es una estructura preaxial característica de los anuros. Consta de un elemento proximal, y de un número de elementos distales que es variable. *Acris crepitans*, *Lysapsus limellus*, *L. l. bolivianus*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, y *Sphaenorhynchus carneus* tienen un sólo elemento distal; *Pseudacris triseriata*, *Pseudis minuta*, *Acris gryllus*, *Hyla melanomma*, *Pseudis paradoxus platensis* son algunas de las especies que tienen dos elementos distales del prehallux. Varios de los taxones analizados presentan tres o más elementos, como *Pseudacris regilla*, *Hyla minuta*, *Pseudis bolbodactyla* etc.

0: Uno.

1: Dos.

2: Tres o más.

(64) - Tarsal distal 1

En el tarso de los anuros los tarsales distales presentan variaciones en el número de elementos que poseen los adultos. Dentro de los taxones analizados la presencia del tarsal distal 1 no ha sido constante, encontrándose algunas especies en las cuales este elemento no forma parte de la fórmula tarsal, o al menos no puede establecerse claramente su presencia por haberse fusionado al elemento Y. *Cochranella ignota*, *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Phyllomedusa hypocondrialis*, *Physalaemus biligonigerus*, *Allophryne ruthveni*, *Pseudis minuta* y *P. cardosoi* carecen de este elemento.

0- Presente

1- Ausente

(65) - Tipo de unión entre las vértebras I y II

La columna vertebral de la mayor parte de los anfibios analizados presenta vértebras cuyos arcos neurales no se solapan (no imbricados), pero aún así, la espina neural del atlas contacta con el arco neural de la vértebra II. Este contacto puede ser simplemente superposición de la porción posteromedial del arco neural del atlas (que no siempre se distingue como espina neural) con el arco neural de la vértebra II, o, como en el caso de *Pseudis cardosoi*, *P. minuta*, *P. bolbodactyla*, *P. paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis*, *P.p. platensis*, *P.p. occidentalis*, *Lysapsus limellus*, *Lysapsus limellus bolivianus* y *Scarthyla goinorum*, en que existe una articulación formada por una espina neural relativamente corta y roma del atlas que encaja en una carilla de articulación cóncava que presenta el margen anterior de los arcos neurales de la vértebra II.

0- Simple contacto.

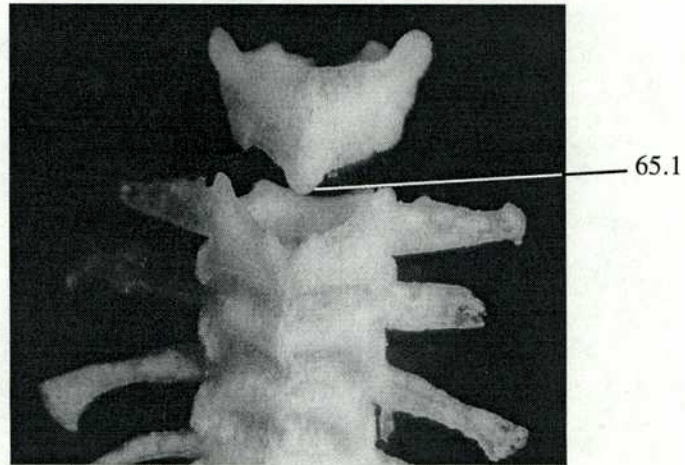
1- La espina neural del atlas encaja en un cótilo que se forma en la vértebra II.

(66) - Orientación de los procesos transversos de la vértebra presacra VIII

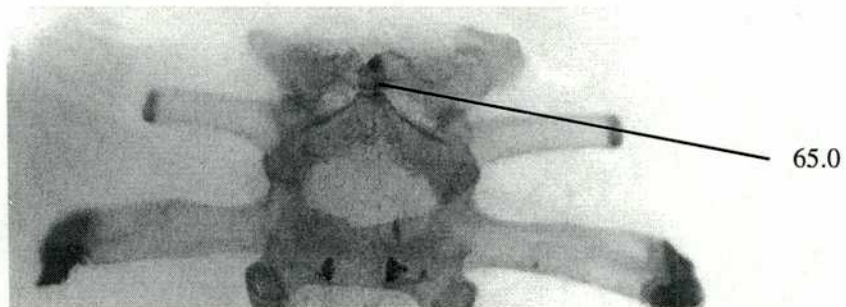
La orientación de los procesos transversos de la vértebra VIII con respecto a la columna puede ser anterior, como vemos en *Hyla andersoni*, *Pseudis paradoxus paradoxus*, *Pseudis minuta*, *Pseudacris triseriata* etc.; u ortogonal como los presentados por *Hyalinobatrachum aureogutattum*, *Centrolene geckoideum*, *Phrynoyas venulosa* y *Pseudis cardosoi*.

0: Orientado anteriormente.

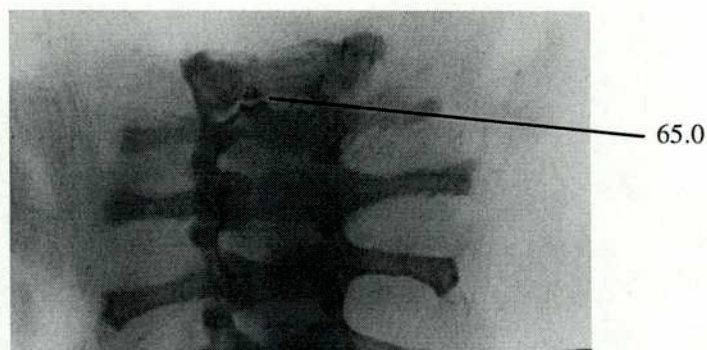
Figura 28: Región anterior de la columna



Fotografía de la columna de *Pseudis minuta* (KU 93211) en vista dorsal. 17 X.



Fotografía de la columna de *Hyla melanomma* (KU 136795) en vista dorsal. 17 X.



Fotografía de la columna de *Acris gryllus* (KU 93662) en vista dorsal. 24 X.

1: Orientado ortogonal al eje del cuerpo.

(67) – Expansión de las diapófisis sacras

Las diapófisis sacras pueden ser cilíndricas como en *Pseudis bolbodactyla*, *P.paradoxus platensis*, *P. p. occidentalis*, *P.p. paradoxus* y en *P.p. caribensis*, o tener distinto grado de expansión. Pueden ser ligeramente expandidas como en *Acris gryllus*, *A. crepitans*, *Pseudis cardosoi*, *Scarthyla goinorum*, *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae* y *S. lacteus*. o francamente expandidas como por ejemplo en *Leptodactylus mystacinus*, *Centrolene geckoideum*, *Lysapsus limellus*, *Hyla minuta* etc.

0: Diapófisis sacras cilíndricas

1: Diapófisis sacras ligeramente expandidas.

2: Diapófisis sacras expandidas

(68) - Relación entre el urostilo y el sacro

La articulación de la vértebra sacra con el urostilo en las especies examinadas es bicondilar. El espacio entre los dos cóndilos del sacro puede quedar ventralmente expuesto como vemos en *Leptodactylus mystacinus*, *Acris gryllus*, *Hyla andersoni*, *Lysapsus limellus* etc. o este espacio puede quedar completamente ocupado por el urostilo como ocurre en *Cochranella ignota*, *Hyalinobatrachum aureoguttatum*, *Hyla melanomma* y *Phyllomedusa hypocondrialis*.

0: Espacio intercondilar del sacro expuesto.

1: Espacio intercondilar del sacro envuelto (enclosed) por el urostilo.

(69) - Procesos transversos de la vértebra IV

En *Sphaenorhynchus carneus*, *S. dorisae* y *S. lacteus*, los procesos transversos de la vértebra IV tienen forma de L arqueada posteriormente. En el resto de las especies analizadas no se observó esta característica.

0: Derecho o algo angulado posteriormente.

1: Con forma de L.

Análisis de Parsimonia

Se describen en esta sección características del análisis filogenético realizado con el fin de encontrar la hipótesis filogenética que mejor explique la distribución de los caracteres del grupo analizado. La matriz de caracteres versus taxones fue confeccionada utilizando caracteres osteológicos y de cartílago descritos en “Análisis de caracteres”.

Taxones terminales:

Las especies fueron tomadas como taxones terminales. Fundamentalmente se trato de analizar todas las especies y subespecies del género *Pseudis*, cuyos ejemplares estuvieran disponibles para el préstamo con posibilidad de ser te idos y transparentados. En este sentido no hemos podido obtener ejemplares de *Pseudis fuscus*, *P. nicefori* y *P. tocantis*, pero sí del resto de las especies. En cuanto al género *Lysapus* fueron dos los taxones analizados. El resto de los taxones, que junto a los pséuidos constituyen el ingroup, son: 19 hílidos, 3 centrolénidos y *Allophryne rutvenii*. El outgroup esta formado por tres leptodactílidos. Esta información se detalla en “Materiales y métodos”.

Tratamiento de los caracteres multiestado:

Los caracteres 3, 9, 16, 27, 28, 29, 31, 49, 50, 54, 55 y 63 han sido ordenados para su posterior análisis. El ordenar los caracteres presupone un costo (medido en cantidad de pasos) para la transformación del caracter basado en supuestos de evolución del carácter. El resto de los caracteres se los trato como no ordenados, por lo que cualquier estado puede transformarse en otro con el costo de un sólo paso. Si los caracteres fueran no ordenados los pasos entre 0 y 2 serian uno, en cambio si ordenamos (0—1—2) estamos considerando que para llegar a 2 hay que pasar por el estado 1, por lo que el costo de esta transformación serían dos pasos. El árbol obtenido con todos los caracteres tratados como, no ordenados tiene menos valor explicativo y desestima la variación como estados graduales de un carácter y niega a priori la homología entre los estados (Goloboff, 1998). De los caracteres multiestado mencionados 8 tienen tres estados y 4 cuatro estados.

Estrategia de búsqueda:

Debido al tamaño de la matriz, se seleccionaron métodos heurísticos de búsqueda para lo cual se utilizó el programa PAUP versión 4b.10 (Swofford, 1993) para Macintosh. Primero se utilizó el algoritmo stepwise addittion con 300 repeticiones guardando 3 cada vez, lo que dio árboles con 413 pasos, como los más cortos. Sobre estos árboles se realizó una ronda de intercambio de ramas del tipo TBR (Tree-bisection reconecction) guardando en cada réplica hasta 10 árboles menores o iguales a 413 pasos. El resultado fue el hallazgo de dos árboles de 413 pasos con un índice de consistencia IC:0,24 y un índice de retención de RI:0.57. La cantidad de repeticiones con que se hizo la búsqueda y el hecho de obtener siempre los mismos árboles nos hace suponer que estos fueron los más cortos posibles.

Test de Bremer:

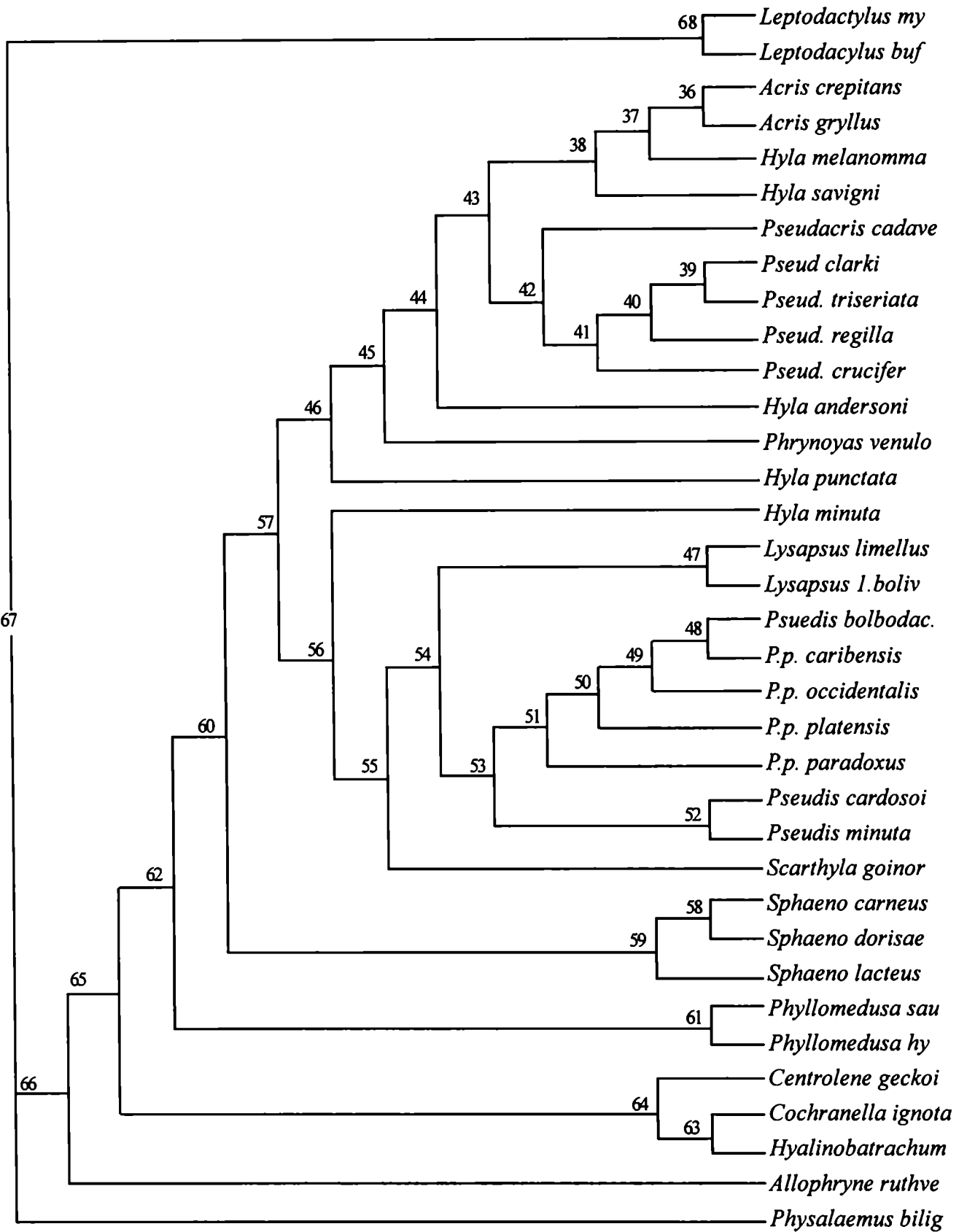
Se calcularon los valores de Bremer support usando NONA 2.0 (Goloboff, 1998a), utilizando para esto el comando sub # que guarda subóptimos de la cantidad deseada de pasos durante las búsquedas. Luego con los subóptimos se realizó un consenso estricto de los árboles de longitud conocida, de manera que si por ejemplo un grupo desaparece en el consenso estricto de los árboles subóptimos por un paso, entonces el bremer support es 1.

Matriz de datos

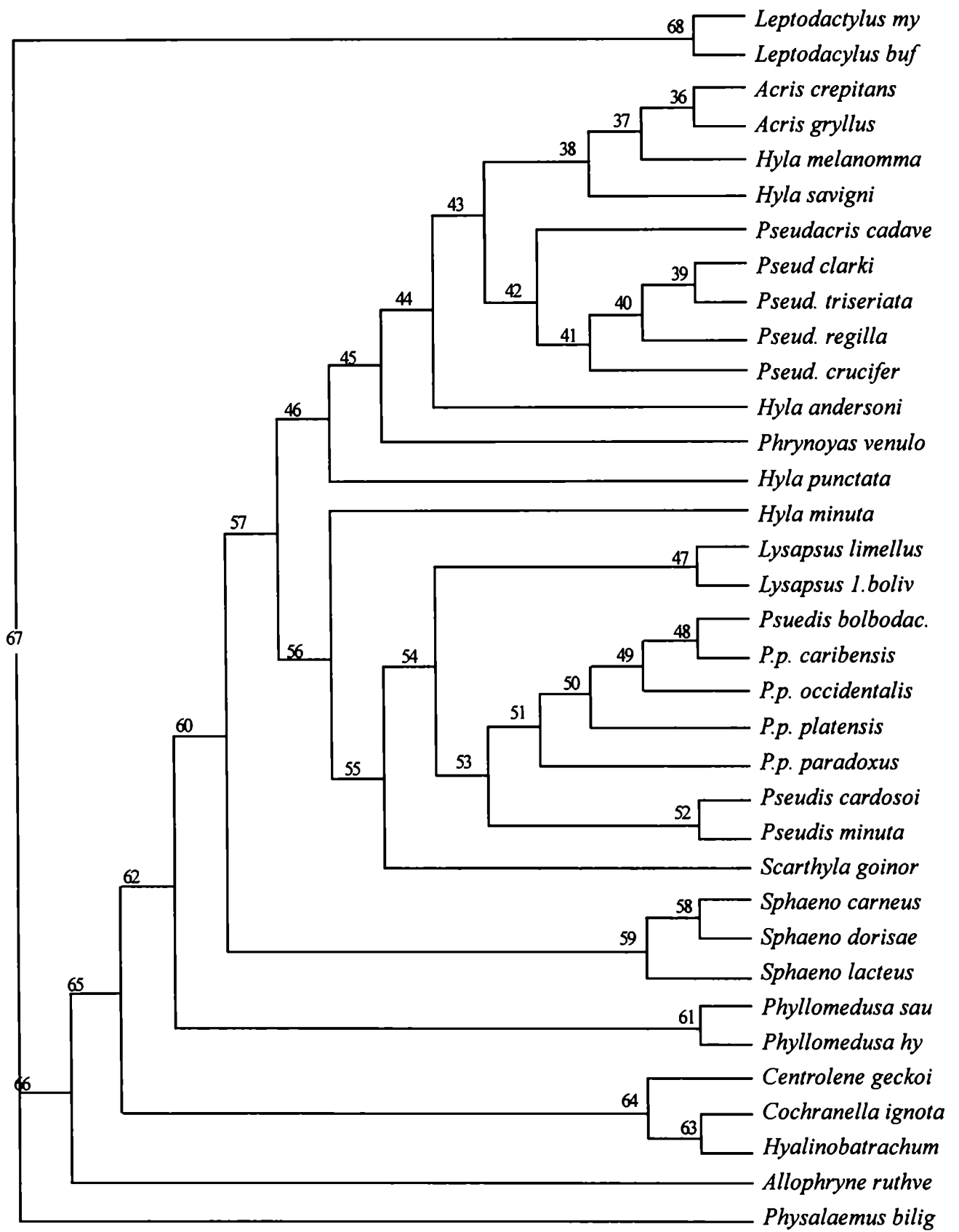
Matriz de datos de 69 caracteres codificados entre los tres taxa que conforman el grupo externo y los 32 del grupo interno. La ausencia de datos se denota con un signo de pregunta (?).

	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65
<i>Leptocact. my</i>	10210	00100	10220	30110	01101	12321	11000	10011	10010	01020	11011	01021	00200
<i>Acris. crep</i>	21000	01200	00111	10000	01000	10000	11020	10101	00101	01112	20100	00000	00000
<i>Acris. gryl</i>	21000	01200	00112	20100	01101	10000	10000	10011	10101	01102	10100	00000	00100
<i>Centroc. geck</i>	11000	11200	00112	30000	11010	?112?	2????	?010	10102	010?2	0002?	001??	0?100
<i>Cochranella. ig</i>	21000	01101	11002	30000	00010	01011	10010	00010	10102	00022	00120	00110	00210
<i>hyla. anaei</i>	21000	11101	11003	30000	00110	01021	20020	00010	00102	01022	00120	00100	00210
<i>hyla. melan</i>	11010	01101	00111	20100	01001	10020	11110	00?11	10101	00101	20100	10010	00200
<i>hyla. minnt</i>	21010	01200	01222	30010	01101	01011	21000	00111	10101	00102	10100	00010	00100
<i>hyla. punct</i>	21100	00101	00111	31000	01011	02020	11010	10011	10101	01102	20100	02030	00200
<i>hyla. savig</i>	21000	00100	01110	31100	00011	00020	11000	00010	10111	00101	10120	10000	00200
<i>Leptocact. bu</i>	21010	01200	00111	30010	01001	10111	11010	10011	00101	01101	10100	10000	00100
<i>Lysapsus. lime</i>	10100	00100	10210	30010	01101	12121	11022	10011	10010	01010	21021	01000	00200
<i>Lysapsus. l. bcl</i>	10101	00100	10120	30001	11010	12111	11012	10210	11100	11103	20122	10021	00001
<i>Phryncyas. ven</i>	11101	00100	11120	3000?	11010	?2211	11012	10011	11100	11103	20122	10001	00001
<i>Phyllomē. hy</i>	10301	00100	10222	30010	01101	10020	11000	00011	10101	00101	10100	10000	01200
<i>Phyllomē. sau</i>	01300	00000	00100	31000	01011	01101	20000	10101	0010?	00101	00022	01001	00010
<i>Physalaemus. bl</i>	10300	01000	00210	30010	01100	01120	?0000	10000	00101	00111	10020	01000	001?0
<i>Pseudacris. cag</i>	10100	01110	00101	31100	01000	11121	21010	10211	00010	00010	21011	00001	00110
<i>Pseud. clarki</i>	11010	01200	1?223	30000	01111	10101	11110	00211	10101	00102	20100	10021	10100
<i>Pseud. crucifer</i>	21010	01200	00223	30000	01111	10001	11010	10011	10101	00112	20100	10000	00200
<i>Pseud. regilla</i>	11010	01200	10221	30000	01101	11101	11010	00011	00101	01112	20100	11000	10200
<i>Pseud. triseri</i>	11010	01200	10222	01000	01111	12101	11110	10011	10101	00102	20100	11021	10100
<i>Pseudis. caracs</i>	10201	00000	11211	20011	00101	10011	11012	00110	11010	01103	10122	10000	01201
<i>Pseudis. blbc</i>	11201	00100	11210	30011	11111	12221	11012	10110	11010	01103	20122	11000	00211
<i>Pseudis. minuta</i>	11201	00010	10211	30011	11110	12121	11012	00111	11000	01103	20122	11000	00211
<i>F. F. caribensis</i>	10101	00100	11211	30011	00101	12221	11012	00011	11010	01103	10122	10000	00101
<i>F. F. coccinella</i>	10201	00100	11211	30011	00100	12321	11012	10011	11010	01103	10122	10000	01101
<i>F. F. paraacrus</i>	10201	00100	11210	30011	00010	12321	11012	10211	11010	01103	10122	10000	00101
<i>F. F. platensis</i>	10201	00100	11211	30011	00000	12221	11012	10011	11010	01103	10122	10000	01101
<i>Scarthyla. gci</i>	01110	00100	00222	30000	01111	02221	01010	10211	00101	01102	20110	10031	00201
<i>Sphaenc. carne</i>	10100	10021	01003	01000	11011	01001	10221	10010	10101	00102	10010	01010	00000
<i>Sphaenc. acris</i>	00110	01221	00003	01000	01011	01001	10021	11001	10101	00101	10110	00010	00200
<i>Sphaenc. lacte</i>	00100	11111	00223	01000	01111	00021	10021	01011	10101	00102	10110	02010	00200
<i>Allophryne. ru</i>	11300	01021	10003	01000	11001	12321	20?1?	?01?	101?2	01020	00000	0200?	00210

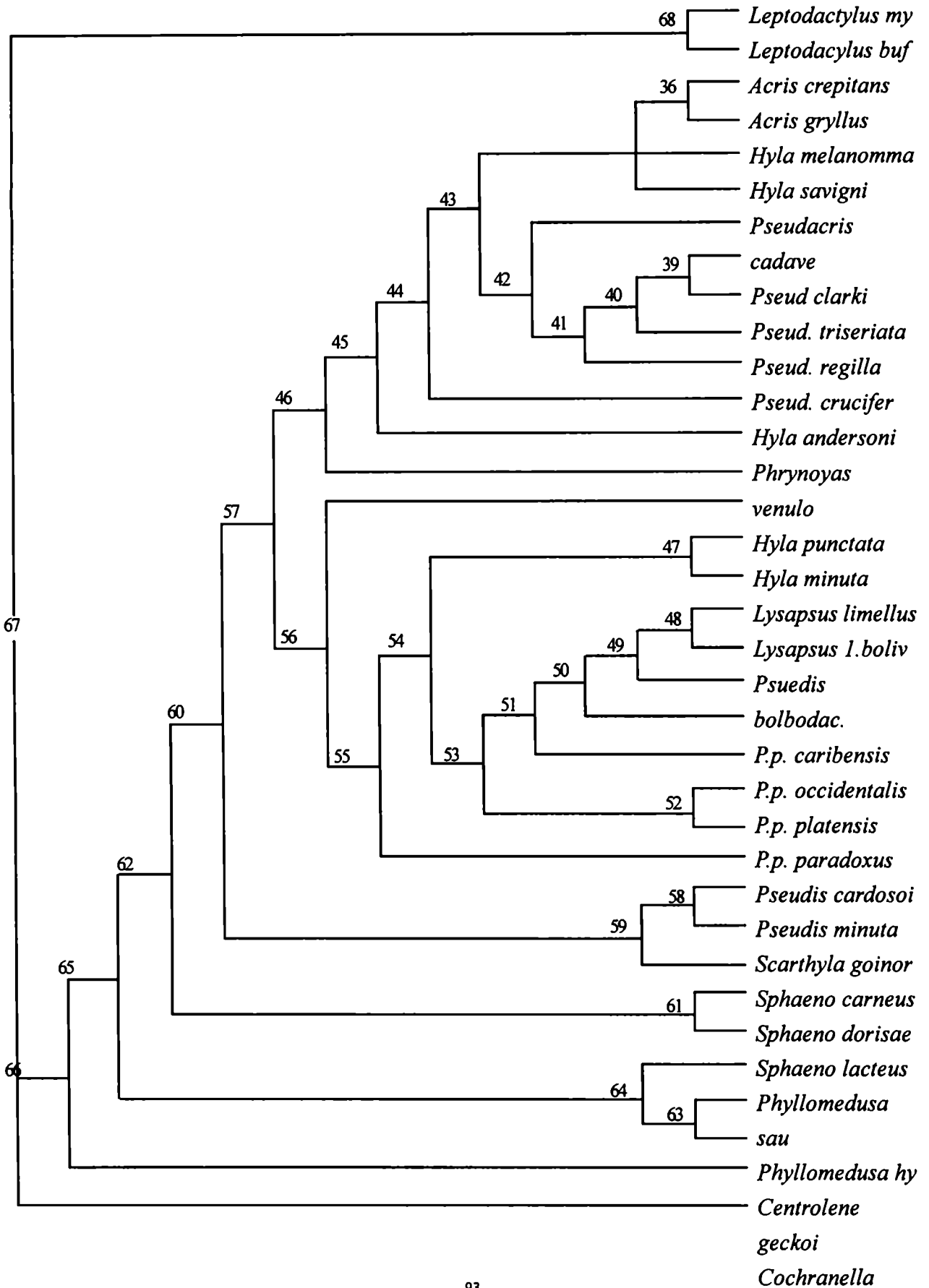
Arbol 1: Cladograma (1/2) maximamente parsimoniosos que se obtuvo como resultado de la búsqueda con PAUP 4b.10. Índice de Consistencia (IC) :0.24, Índice de Retención (RI): 0.57.



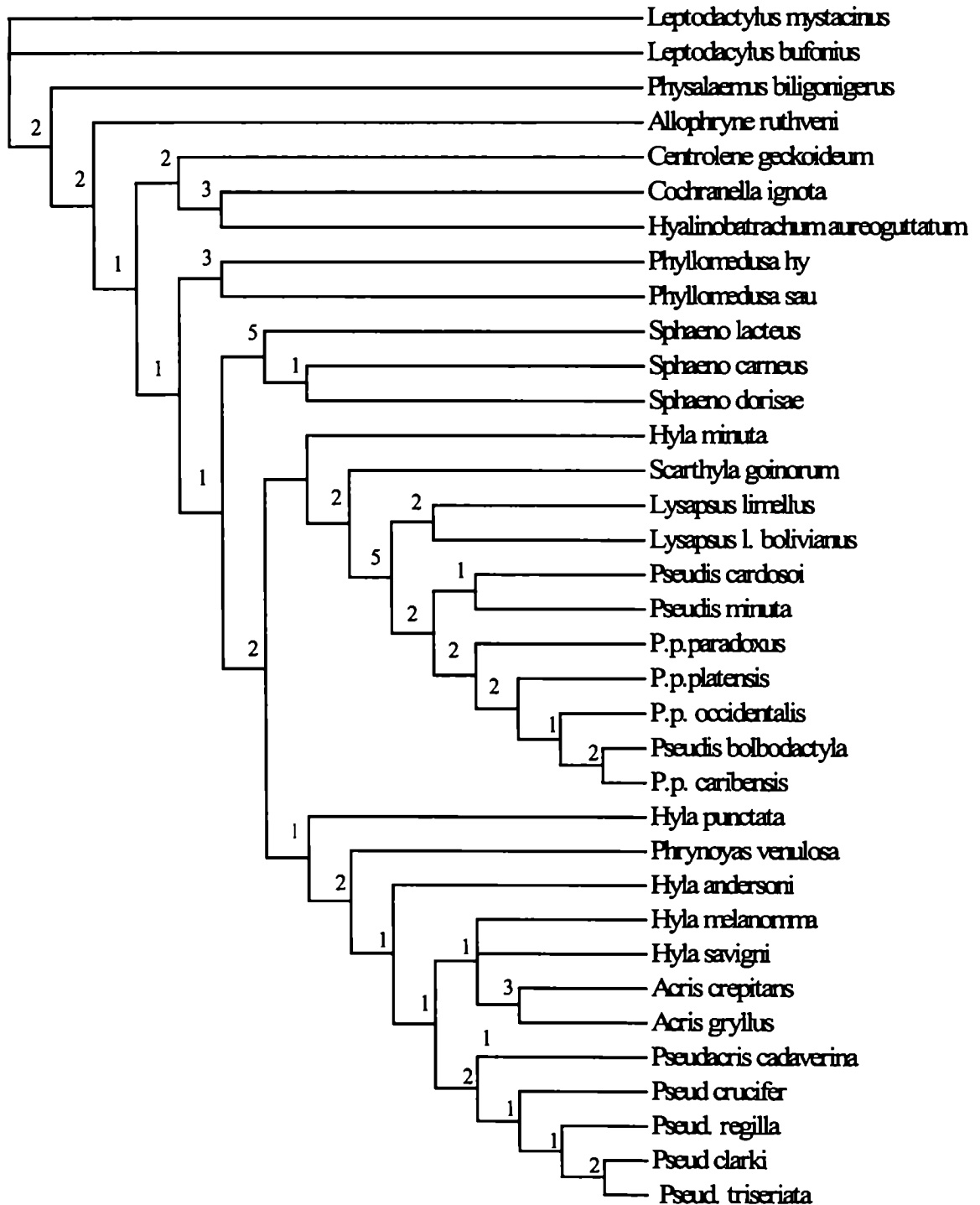
Arbol 2: Cladograma (2/2) maximamente parsimoniosos que se obtuvo como resultado de la búsqueda con PAUP 4b.10. Índice de Consistencia (IC) :0.24, Índice de Retención (RI): 0.57.



Consenso estricto: Consenso estricto de los dos arboles maximamente parsimoniosos encontrados con PAUP 4b.10



Valores de Bremer support relativo a los nodos presentes en los dos árboles maximamente parsimoniosos encontrados con NONA 2.0



Resultados del análisis filogenético:

Se presentan y discuten los resultados obtenidos en el análisis filogenético realizado. Como resultado de la búsqueda se obtuvieron dos árboles máximamente parsimoniosos; la reiteración en el hallazgo de esos dos árboles en la mayor parte de las replicaciones indica que posiblemente no exista otra isla de árboles entre los cuales haya árboles de menor longitud que los obtenidos.

Los dos árboles difieren solamente en la posición relativa de *Hyla savigni* y de *Hyla melanomma* con respecto al grupo monofilético integrado por las dos especies del género *Acris* analizadas, de tal modo que el consenso estricto de los dos árboles presenta sólo una politomía cuyas dos posibles resoluciones difieren en el taxón hermano del género *Acris*: *Hyla savigni* o *Hyla melanomma*.

Los dos árboles obtenidos coinciden en las relaciones de *Allophryne ruthveni*, de los centrolénidos, de las especies del género *Phyllomedusa*, de *Sphaenorhynchus*, de los “pséuidos”, de las especies del género *Pseudacris*, y del género *Acris*.

Análisis de los nodos:

nodo 66

Las sinapomorfias no ambiguas de *Allophryne ruthveni* como taxón hermano de los restantes taxones incluidos en el análisis, son: fontanella restringida a los dos tercios anteriores (3, 3), proceso alar del premaxilar triangular (8.0), ausencia de dientes maxilares (9, 2), cuadradojugal sin contacto con el maxilar (10,1), rama zigomática del escamoso mas larga que la ótica (11.1), ausencia del proceso dentífero del vómer (13.0), proceso anterior del vómer no diferenciado (15.3), neopalatinos cortos (16.0), alas del paraesfenoides cortas (21.1), osificación anterior del esfenetmoides extendiéndose anteriormente a las coanas (27,2), osificación lateral del esfenetmoides cubriendo todo el *planum antorbitale* (28.3), clavícula y escápula separada por cartílago (54.0) y xifisternón aproximadamente triangular (57.2).

nodo 64

Los centrolénidos forman un grupo monofilético. El nodo que soporta a *Centrolene geckoideum*, *Cochranella ignota* e *Hyalinobatrachum aureogutattum*, se basa en una sinapomorfia no homoplásica que es la fusión: total de los elementos tibial y fibular (58.1), y en otros caracteres que tienen algún grado de homoplasia: fontanella frontoparietal amplia (3.0), extremo lateral del neopalatino en contacto con el maxilar (17.0), alas del paraesfenoides perpendiculares respecto al proceso cultriforme (25.0), placa hioidea cartilaginosa (40.0).

nodo 61

Las dos especies del género *Phyllomedusa* comparten seis sinapomorfias no ambiguas que son: fontanella restringida a los dos tercios anteriores (3.3), proceso alar del premaxilar triangular (8.0),

proceso anterolateral ausente (39.0), seno hioglosal somero (41.0), elemento intercalar cartilaginoso corto (50.1) y xifisternón redondeado (57.1).

nodo 59

Las especies del género *Sphaenorhynchus* analizadas forman un grupo monofilético con un buen soporte (soporte de Bremer 5) que comparte dos caracteres no homoplásicos, que son la forma del anillo timpánico dorsalmente incompleto, formando aproximadamente la mitad de una esfera (35.1) y los procesos transversos de la vértebra IV con forma de L (69.1). Estas especies se caracterizan también por las siguientes sinapomorfias no ambiguas: nasales medialmente poco separados (2.0), cuadradojugal sin contacto con el maxilar (10.1), proceso anterior del vómer no diferenciado (15.3), neopalatinos reducidos o ausentes (16.0), presencia de sesamoide en metatarsal II (59.1), diapófisis sacras cilíndricas (67.1).

nodo 42

Las especies del género *Pseudacris* se caracterizan por un carácter no homoplástico que es que las cabezas proximales de los metatarsales IV y V están fusionadas y por un carácter sinapomórfico no ambiguo (29.0) osificación del esfenetmoides que alcanza posteriormente el nivel de un cuarto de la órbita.

nodo 36

Las especies del género *Acris* comparten cinco caracteres sinapomórficos no ambiguos que son: desarrollo posterolateral de los frontoparietales que no se sobreponen a las eminencias epióticas (4.0), quilla del neopalatino ausente (19.0), osificación posterior del esfenetmoides que alcanza el nivel del cuarto anterior de la órbita (29.0), crista supraorbital prominente (30.0), y diapófisis sacras ligeramente expandidas (67.1).

[*Hyla minuta* + *Scarthyla goinorum* + “Pseudidos” (*Pseudis* + *Lysapsus*)].

nodo 56.

Este grupo monofilético está soportado por tres sinapomorfias no ambiguas que son: osificación anterior del esfenetmoides extendiéndose anteriormente a las coanas (27.2), *pars externa plectri* dorsalmente expandida, en forma de raqueta (34.1) y cabeza proximal del metacarpal II que articula con el elemento proximal del prepollex (47,1).

nodo 55

La posición filogenética de *Scarthyla goinorum* como taxón hermano de los “pséuidos” esta soportada por tres sinapomorfias no ambiguas: extremo lateral del neopalatino en contacto con el maxilar (17.0), crista supraorbital reducida o ausente (30.1) y un carácter no homoplásico para este grupo: espina neural del atlas que encaja en un cóndilo que se forma en la vértebra II (65.1).

nodo 54

Las especies del género *Pseudis* y *Lysapsus* (“pséuidos”) conforman un grupo monofilético sostenido por tres sinapomorfias no homoplásicas: quilla del paraesfenoides presente (20.1), dedo dos oponible (42.1) y elemento intercalar mineralizado largo (50.3). Otras sinapomorfias no ambiguas. de este nodo son: quilla parasagital del frontoparietal presente (5.1), rama zigomática del escamoso mas larga que la ótica (11.1), *processus prenasalis medius* presente (26.1), anillo timpánico completo (35.2), falange terminal simple (45.0), clavícula y escápula fusionadas (54.2) y coracoides y escápula fusionados (55.2). Este clado tiene un buen soporte, con un valor de Bremer de 5.

nodo 47

El género *Lysapsus* presenta una sinapomorfia no homoplásica que es la presencia de un cótilo en la base de la falange terminal que articula con el elemento intercalar (46.1, así como otras sinapomorfias no ambiguas que son: proceso dentígero del vómer recto (13.1), osificación posterior del esfenetmoides que alcanza posteriormente el nivel del tercio anterior de la órbita (29.1), un sólo elemento distal del prehallux (63.0) y diapófisis sacras expandidas (67.2).

nodo 53

Las especies del género *Pseudis* se agrupan en este nodo por compartir por tres sinapomorfias no ambiguas que son: dientes vomerianos ubicados entre coanas (14.1), quilla del neopalatino presente (19.1) y falanges terminales de los dedos posicionadas linealmente (43.0).

nodo 52

(*Pseudis cardosoi*+ *P.minuta*)

De acuerdo a este análisis estas dos especies comparten un ancestro común mas reciente que con las restantes especies del género. Este nodo esta soportado por las siguientes sinapomorfias no ambiguas: Extremo anterior del proceso cultriforme que sobrepasa el nivel del foramen orbionasal (23.1), proceso anterior del hioides alargado (38.1), xifisternón redondeado (57.1) y tarsal distal ausente (64.1).

nodo 51

Este nodo agrupa al resto de las especies y subespecies del género *Pseudis* y esta soportado por cinco sinapomorfias no ambiguas. Estas son: separación medial de los nasales estrecha (2.0), alas del paraesfenoides largas (21.0), proceso posteromedial del paraesfenoides ausente (22.0), omosternón

presente mucho mas largo que los cartílagos epicoracoides (51.1), diapófisis sacras cilíndricas (67.0).

nodo 48

(*Pseudis bolbodactyla* + *Pseudis paradoxus caribensis*)

Las especies *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P.p.platensis*, y *P.p. occidentalis*, forman grupos hermanos sucesivos de las especies *Pseudis bolbodactyla* y *Pseudis paradoxus caribensis* que conforman una dicotomía. El nodo que comparten estas últimas especies está soportado por dos sinapomorfias no ambiguas que son: alas del paraesfenoides posteriormente orientadas (25.1) y *operculum* no mineralizado (36.0).

Discusión de los resultados de este análisis

La ubicación filogenética de las especies incluidas en el grupo de los “pséuidos” y, por consiguiente, su status taxonómico en términos de la jerarquía linneana, fue considerada en análisis de parsimonia previos. Duellman y Trueb (1986), en un análisis general de los anuros incluyendo 22 grupos terminales y 16 caracteres tanto osteológicos como blandos y de comportamiento, propusieron que los pséuidos se hallan cercanamente relacionados con centrolénidos e hílidos, basándose en la presencia en todos ellos de un elemento intercalar entre la última y la penúltima falange de cada dedo. Sin embargo, no pudieron resolver las interrelaciones entre estos grupos, los que aparecen como una tricotomía en el árbol que presentan como resultado del análisis (op.cit.: 473). Asimismo, esos autores interpretaron la fusión del tibial y el fibular como autapomorfia de los centrolénidos.

La cercanía filogenética de pséuidos con hílidos y centrolénidos fue también sostenida por Ford y Cannatella (1993), si bien como resultado de análisis inéditos. Aparentemente en esos análisis tampoco pudieron resolver las relaciones entre esos tres grupos, ya que ellos aparecen como una tricotomía en su diagrama (ver Erratum de la Fig. 2 del trabajo citado). Ford y Cannatella (op cit) mencionan la presencia de una capa de pericondrio que rodea al elemento intercalar como una sinapomorfia de los pséuidos.

Da Silva (1998) incluye pséuidos al analizar las relaciones filogenéticas de los hílidos con énfasis en la subfamilia Hylinae. Este análisis incluye 113 taxones terminales, entre ellos 40 especies de *Hyla*, 10 especies de *Scinax*, cuatro especies de philomedusinos y cuatro de hemiphractinos. Estos dos últimos grupos de especies fueron tomados como outgroups. El cladograma obtenido a través de un análisis de parsimonia muestra que el clado de los pséuidos, sólo representados en este análisis por *Lysapsus limellus* y *Pseudis paradoxus*, están anidados dentro de los hílidos. En nuestro análisis *Scarthyla goinorum*, (en ese trabajo como *S. ostinodactyla* (De la Riva, 2000)), constituye el grupo hermano de pséuidos.

Con respecto al género *Sphaenorhynchus*, da Silva (op. cit.) obtiene una posición topológica diferente a la resultante en este trabajo, ya que integra una politomía con el clado (pséuidos + *Scarthyla*

goinorum) y diversas especies de *Pseudacris*, *Acris*, y de *Hyla*, tanto holárticas como sudamericanas. En cambio, en este trabajo el género *Sphaenorhynchus* es el taxón hermano de dos grupos: [*Hyla minuta* + (pséuidos + *Scarthyla*)] y de otro clado que integran *Acris*, *Pseudacris* y algunas especies de *Hyla*.

Como ya hemos mencionado, en el análisis de Da Silva, los centrolénidos forman parte de una tricotomía no resuelta, en la que este clado es parafilético con *Allophryne ruthveni*. En el presente análisis *Allophryne ruthveni* es un taxón basal, que se constituye en grupo hermano de los centrolénidos y del resto de las especies analizadas.

Duellman (2001) utilizando 24 caracteres, entre los que se encuentran algunos tomados del trabajo de Da Silva (1998), analizó la relación de Allophrynidae, Centrolenidae, Hemiphractinae, Hylinae, Pelodyadinae, Phyllomedusinae y Pseudidae. En su análisis encuentra dos grupos, uno formado por Allophrynidae y Centrolenidae como grupos hermanos de un clado conformado de la siguiente manera: [Pelodyadidae+(Phyllomedusinae-Hemiphractinae) + (Pseudinae-Hylinae)], a partir de lo cual erige a Pseudinae como subfamilia de Hylidae. A pesar de tener algunas discrepancias con este autor en cuanto al estado de algunos caracteres, (esto ha sido aclarado en la sección “Análisis de los Caracteres”), al reemplazar estos estados por los que se consideraron correctos y correr la matriz obtenida, la topología encontrada no varió, pero esto puede ser debido al bajo número de caracteres que el autor utilizó.

Recientemente Hass (2003) analizó la filogenia de los anfibios utilizando principalmente datos de la morfología larval, de lo que obtiene un cladograma en el que se los hílidos hílidos y el género *Hyla* son parafiléticos respecto de los pséuidos. Los pséuidos forman un clado cercanamente mas relacionado a *Hyla annectans* e *Hyla cinerea*. En nuestro análisis los hílidos *Scarthyla goinorum* e *Hyla minuta* se agrupan en el clado con los pséuidos.

En cuanto a las relaciones internas de los pséuidos, Savage y de Carvalho (1953), analizan las relaciones de *Pseudis* y *Lysapsus*, y a partir de algunos caracteres morfológicos interpretan que *Pseudis paradoxus* es la forma primitiva (por el elemento intercalar largo, las patas completamente palmadas, falanges terminales no modificadas, hocico curvo y su gran tamaño), de la cual habría derivado *Pseudis minuta* por un detenimiento en su desarrollo. También estiman que el género *Lysapsus* habría surgido a partir de *Pseudis* debido a una especialización creciente, pasando de un anfibio totalmente acuático a uno con adaptaciones a vivir en la vegetación flotante, ya que tiene el cráneo mas achatado, las patas no tienen palmadura total, el elemento intercalar no tan largo y las puntas de los dedos modificadas con un disco desarrollado terminal. En el análisis cladístico de las relaciones de los géneros *Pseudis* y *Lysapsus* se encontró que *Lysapsus* es el grupo hermano de *Pseudis*, por lo que el género *Lysapsus* no deriva de *Pseudis* como afirmaron estos autores. Por otro lado *Pseudis cardosoi* y *Pseudis minuta* forman un clado basal respecto al resto de las especies del género *Pseudis*, por lo tanto según vemos en nuestro análisis, *Pseudis paradoxus* no es el ancestro de *Pseudis minuta* como hipotetizaron estos autores.

Gallardo (1961) describe las especies del género *Pseudis* y aporta datos sobre su biología y distribución. Este autor a partir de caracteres de morfología externa plantea que *Pseudis paradoxus paradoxus*, *P.p. caribensis* y *P.p. occidentalis* del norte y este de Sud América estarían cercanamente relacionadas por un lado y que las subespecies de Brasil *P.p. fuscus* y *P.p. bolbodactyla* lo estarían por otro, siendo *P.p. platensis* la conexión entre estos dos grupos de especies. Esto coincide en parte con los grupos que definieron Caramaschi y Cruz (1998), en que separan a *P.p. fuscus* y a *P. bolbodactyla* del resto de las subespecies por carecer de tubérculos metacarpales. En nuestro análisis *Pseudis bolbodactyla* y *P.p. caribensis* forman un clado con cierto grado de soporte (soporte de Bremer 2) siendo el resto de las especies sus taxones hermanos sucesivos.

Los resultados obtenidos en el presente análisis basado en caracteres osteológicos de los adultos, muestran a los centrolénidos como un grupo monofilético, basal respecto de los hílidos y pséuidos. Haas (2003), obtiene este mismo resultado basándose principalmente en datos de la morfología larvaria. En cuanto a los pséuidos en nuestro análisis están anidados dentro de los hílidos pero conformando un clado.

Conclusiones:

El estudio aquí realizado sobre las características esqueléticas de los pséuidos da a conocer una serie de rasgos novedosos que son mencionados en los capítulos respectivos. En el listado de los aspectos más destacados sólo se ha tenido en cuenta aquellos aportes relevantes de índole más general.

- 1) Se brindó una descripción pormenorizada de la osteología adulta de *Pseudis minuta*, y se discute comparativamente con otras especies de pséuidos y de otros grupos cercanamente relacionados.
- 2) Se describió la secuencia de osificación de *Pseudis minuta*, comparándola con los datos disponibles de otras especies de pséuidos. Basado en estas comparaciones, resulta evidente que la evolución esquelética de este grupo ha involucrado cambios, tanto en la cronología como en la secuencia de aparición de los diferentes elementos del esqueleto.
- 3) El análisis de parsimonia realizado en base a caracteres de todas las regiones estructurales del esqueleto adulto, confirmó la monofilia de Pseudidae. Igualmente este análisis permitió corroborar la monofilia de Centrolenidae, aunque no la cercana relación de éstos con los pséuidos que fuera postulado por otros autores. Por otra parte, confirmó el carácter parafilético de Hylinae resultante de otros estudios. De igual modo los pséuidos se hallan anidados entre los hylinos. *Scarthyia goinorum* constituye el taxón hermano del clado de los pséuidos, esta relación está sostenida por una sinapomorfia única en la columna vertebral que se describe por primera vez en este trabajo.
- 4) Se resolvieron las relaciones internas de las especies de pséuidos, aunque algunos nodos resultaron más fuertemente sostenidos que otros (e.g., el nodo basal de las especies del llamado «grupo paradoxa»). *Pseudis minuta* y *Pseudis cardosoi* conforman un clado que constituye el grupo hermano de las restantes especies del género. *Lysapsus* no comparte un ancestro común con *Pseudis minuta* que no lo sea de las restantes especies de *Pseudis*.



Agradecimientos:

Deseo agradecer especialmente a mi directora la Dra. Ana María Báez quien durante todos estos años me brindó su estímulo y ha guiado mi formación profesional.

A mi codirectora de beca la Dra. Cristina Busch, que me apoyo en todo momento, y que además de ser mi codirectora es mi más querida compañera de trabajo.

Les agradezco a mis padres quienes me enseñaron el valor del trabajo y de la perseverancia.

A mi marido quien es el “coautor del alma” de esta tesis y a mi hija Paula que hizo salir el sol aún en los días mas nublados. Sin ellos todo esto no hubiera sido posible.

A mi hermano Marcelo, porque se ocupo de hacerme el aguante desde que nació (pobreeeee), aunque ahora esa tarea se le hizo más sencilla porque la comparte con Marisa a quien también le agradezco. Además el se ocupo del armado y diseño gráfico del documento final.

A Mora y Kucho que con sus miau y guau me muestran cada día lo maravilloso que son los animales. Valga esto también para mis animales menos tradicionales que pululan por las peceras y recipientes de mi casa.

A los curadores y encargados de colecciones que me han dado en préstamo los especímenes utilizados en este trabajo. En este sentido le agradezco especialmente a Gustavo Carrizo del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, y a Linda Trueb de la Universidad de Kansas USA

Mis queridos colegas Julián Faivovich, Walter Prado, Rafael Lajamanovich, Ariel Lopez y Jorge Cespedez que me prestaron generosamente especímenes colectados por ellos.

A Julián además le agradezco por todo lo que siempre hizo por mí, por su generosidad inmensa, me ayudo desde todo punto de vista. El hizo muchas de las observaciones que hicieron crecer mi trabajo.

A Carmen Milloc que paso a tinta y punteo los dibujos que ilustran el capítulo de «Osteología y osteogénesis de *Pseudis minuta*».

Al Dr. Mauricio Zamponi, y a su grupo de investigación, que me prestaron el equipo fotográfico y la lupa donde saque las fotos que ilustran el capítulo de análisis de los caracteres.

El Dr. Aldo Prieto me facilito el microscopio donde saque las tomas que ilustran el capítulo «Histología del elemento intercalar»

Claudia Marsicano, me ayudo en la preparación del proyecto de investigación y en toda oportunidad en que la necesite.

Ana Panzeri y Patricia Palacios me ayudaron con aplicaciones del Corel y del PSP.

Como soy de Mar del Plata a mucha gente le debo el haberme aguantado en sus casas las muchas veces que vine a trabajar a la UBA, en ese sentido le agradezco a Marcelo, Beatriche, Susana, Esther, y todos estos últimos meses al instituto INGEIS, la personas que trabajan ahí me hicieron sentir como en casa.

A mis amigas y amigos por su amor, por su aliento, porque los quiero. Susana Oviedo, Esther Zoda,

Florencia Cremonte, Ulyses Pardiñas, Neri Robledo, Cristinita del Valle, Analía Fernandez Gimenez, Julieta Perez Guzzi, Mariana Viscarret, Adriana Manzano, Gaby Perotti, Felix Cruz, Diego Baldo, Tano Fericola, Tanito Rosset, Viviana Comparatore, Claudia Faverín.

A mis compañeros del laboratorio en Mar del Plata, a todos que son muchos: Roxana, Daniel, Marcelo, Aldo, Matías, Cristian, Facu, Sol, Ana Paula, Ana y Ale les agradezco lo que comparten conmigo.

A mis compañeras del laboratorio de la UBA: Julia, Adriana, Nadia, Laura GRACIAS.

A las personas con las que convivimos en estos pasillos: Andrea, Chechu, Marcela, Débora, Darío, Beatriz, Susana.

A mis amigos del atletismo Sara, Victor, Pablo, Agustina, Turco, Ramiro, Manuel, Rocío, Hugo y al atletismo que me hizo vivir momentos hermosos.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por las becas que me otorgó entre los años 1998 y 2003, que hicieron posible la realización de este trabajo.

A mi amado país, Argentina yno puedo dejar de agradecerle a la azul y oro que tantas satisfacciones me ha dado.

Bibliografia

- Boulenger, G. A. 1882. Catalogue of the Batrachia Saliientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum, 2nd edition London: British Museum of Natural History, England.
- Caldwell, J.P. 1982. Disruptive selection: A tail color polymorphism in *Acris* tadpoles in response to differential predation. *Canadian Journal of Zoology* 60:2818-2827.
- Cannatella, D.C. y Trueb, L. 1988. Evolution of pipoid frogs: Intergeneric relationships of aquatic frog family Pipidae (Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society of* . London 94:1-38.
- Caramaschi, U. 1989. Revisão do gênero *Sphaenorhynchus* Tschudi, 1938: Composição, análise cladística e biogeografia (Anura, Hylidae). Tesis Doctoral. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP. Brazil.
- Caramaschi, U. y Cruz C.A. 1998. Notas taxonómicas sobre *Pseudis fusca* Garman e *P. bolbodactyla* A. Lutz, com a descrição de uma nova especie correlata (Anura, Pseudidae). *Revista brasileira de zoologia* 15(4):929-944.
- Clarke, B.T. 1988. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura:Ranidae). *Monitore Zoologico Italiano Supplemento (NS)* 15 (14): 285-331.
- Cochran, D.M. y Goin, C.J. 1970. Frogs of Colombia. *United States Natural Museum Bulletin* 288: 1-655.
- Cope, E.D. 1862a. On some new and little known American Anura. *Proceedings Academ of Natural Sciences of Philadelphia* 1862: 151-159.
- Cope, E.D. 1862b. Catalogues of the reptiles obtained during the explorations of the Parana, Paraguay, Vermejo and Uruguay rivers, by Capt. Thos. J. Page, U.S.N.: and of those procures by Lieut. N. Michler, U.S. Top. Eng., Commander of the expedition conducting the survey of the Atrato River. *Proceedings Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 14: 346-359.
- da Silva, H.R. 1998. Phyllogenetic relationships of the family Hylidae with emphasis on the relationships in the subfamily Hylinae (Amphibia: Anura). PhD. Dissertation. University of Kansas, Lawrence.
- Davis, D. D. 1936. The distribution of Bidder's organ in the Bufonidae. *Zoolical Series, Field Museum of Natural History*, vol. 20, no. 15, pp. 115-126, figs 9-10.
- De la Riva, I. 2000. On the taxonomic status of *Hyla goinorum* Bokermann, 1962 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 21:493-495.
- de Sá, R.O. y Lavilla, E.O. 1997. The tadpole of *Pseudis minuta* (Anura:Pseudidae), an apparent case of heterochrony. *Amphibia-Reptilia* 18: 229-240.

- de Sá R. O. 1988. Chondrocranium and ossification sequences of *Hyla lanciformis*. *Journal of Morphology* 195: 345-355.
- Drewes, R.C. 1984. A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): Tree-frogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occasional paper of California Academy of Science* 139: 1-70.
- Duellman, W. E. 2001. In: *The Hylid Frogs of Middle America, Volume 2*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, pp. 695-1159.
- Duellman, W. E. y Trueb L. 1986. *Biology of Amphibian*. New York, McGraw-Hill, USA. 670 páginas.
- Duméril. A. M. C. y Bibron G. 1841. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Tomo 8, pp. 1-792. Paris : Librairie Roret.
- Emerson, S.B. 1979. The ilio-sacral articulation in frogs: form and function. *Biological Journal of Linnean Society* 11:153-168.
- Emerson, S.B. 1982. Frog postcranial morphology: identification of a functional complex. *Copeia* 603-613.
- Emerson, S.B. 1988. The giant tadpole of *Pseudis paradoxa*. *Biological Journal of the Linnean Society* 34:93-104.
- Fabrezi, M. 1992. El carpo de los anuros. *Alytes* 10: 1-29.
- Fabrezi, M. 1993. The anuran tarsus. *Alytes* 11: (2): 47-63.
- Fabrezi, M. y Langone J.A. 2000. Los caracteres morfológicos del controvertido *Neobatrachia arboricola Allohryne ruthveni* Gaige, 1926. *Cuadernos de Herpetología* 14: 47-59.
- Farris, J.S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology* 31: 328-334.
- Fitzinger, L. 1843. *Systema Reptilium*, Vienna.
- Ford, L. S. y Cannatella D.C. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- Gallardo, J.M. 1961. On the species of Pseudidae (Amphibia, Anura). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University* 125: 111-134.
- Gallardo, J.M. 1964. Una nueva forma de *Pseudidae* (Amphibia, Anura) y algunas consideraciones sobre las especies argentinas de esta familia. *Acta Zoológica Lilloana* 20: 193-209.
- Garman, S.1883. A species of *Pseudis*, from the Rio Arassuahy, Brazil. *Science Observer* P.47.

- Gaudin, A. J. 1973. The development of the skull in the pacific tree frog, *Hyla regilla*. *Herpetologica* 29:205-218.
- Goloboff, P.A. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires. 81pp.
- Goloboff, P.A. 1998a. NONA versión 2.0, programa y documentación distribuidos por el autor.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae, with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Green, D.M. y Cannatella D.C. 1993. Phylogenetic significance of the Amphicoelus frogs, Ascaphidae and Leiopelmatidae. *Ethology Ecology and Evolution*. 5.:233-245.
- Griffiths, I. 1963. The phylogeny of the Salientia. *Biological Reviews* 38:241-292.
- Günther, A. 1858. Catalogue of the Batrachia Salientia in the collection of the British Museum, London 160 pp + 12 plts.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19:23-89.
- Hanken J. y Hall B. 1984. Variation and timing of the cranial ossification sequence of the oriental fire-bellied toad, *Bombina orientalis* (Amphibia, Discoglossidae). *Journal of Morphology* 182:245-255.
- Hawkins, J.A., Hughes, C.E., Scotland, R.W., 1997. Primary homology assessment, characters and characters states. *Cladistics* 13: 275-283.
- Hay, J.M., Ruvinsky S., Hedges, S.B. y Maxson L.R. 1995. Phylogenetic relationships of amphibian families inferred from DNA sequence of mitochondrial 12S and 16S ribosomal RNA Genes. *Molecular Biology and Evolution*. 12:928-937.
- Hedges, S.B. y Maxson, L.R. 1993. A Molecular Perspective on Lissamphibian Phylogeny. *Herpetological Monographs*. 7:27-42.
- Hennig, W. 1968. *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press, Urbana, USA.
- Hillis, D.M., Ammermann, L.K., Dixon, M.T., de Sá, R.O., 1993. Ribosomal DNA and the phylogeny of frogs. *Herpetological Monographs* 7: 118-131.
- Jenkins, F. A. y Shubin, N. H. 1998. *Prosalirus bitis* and the anuran caudopelvic mechanism. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18(3): 495-510.
- Jurgens, J.D. 1971. The morphology of the nasal region of Amphibia and its bearing on the phylogeny

- of the group. *Annales of the University of Stellenbosch, section A*, 46:1-146.
- Kenny, J.S. 1969. The amphibia of Trinidad. *Studio Fauna Curaçao Caribbean Island* 108: 1-78.
- Kehr, A. I. Y Basso, N. 1990. Description of the tadpole of *Lysapsus limellus* (Anura:Pseudidae) and some considerations on its biology. *Copeia* 573-575.
- Klappenbach, M. A. 1985. Notas Herpetológicas V. Sobre la identidad de *Pseudis mantidactylus* Cope, 1862 con *Pseudis minutus* Günther, 1858 (Amphibia, Anura). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 150: 1-23.
- Kwet, A. 2000. The genus *Pseudis* (Anura: Pseudidae) in Rio Grande do Sul, southern Brazil, with description of a new species. *Amphibia-Reptilia* 21:39-55.
- Laurenti, J.N. 1768. *Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena*. Vienna 214 pp., 5 pls.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Ed. Decima, reformata L. Salvii, Holmiae (Stockholm).
- Lutz, A. 1925. Batraciens du Brasil. *Comptes Rendus de la Société Biologique de France* 93:137-139.
- Lynch, J.D. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. Pp. 133-182 In J. L. Vial, (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press. Columbia USA.
- Maddison, D.R. y Maddison W. P. 2000. *MacClade version 4: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts
- Miranda-Ribeiro, A. 1926. Notas para servirem ao estudo dos gymnobatrachios (Anura) brasileiros. *Archives Museu Nacional de Rio de Janeiro* 27:3-227.
- Nicholls, G.C. 1916. The structure of the vertebral column in the anura *Phaneroglossa* and its importance as a basis of classification. *Proceedings of Linnean Society of London* 1915-16, 80-92.
- Nieuwkoop, P. D. y Faber J. 1967. *Normal table of Xenopus laevis* (Daudin). 2nd Edit., Amsterdam: North Holland Publication Company
- Noble, G.K. 1931. *The Biology of Amphibia*. McGraw-Hill, New York, USA.
- Noble, G.K. 1922. The phylogeny of the salientia: The osteology and the thigh musculature: their bearing on classification and phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 46:1-86.
- Parker, H.W. 1931. Some new and rare frogs from West Africa. *Annals and Magazine of Natural His-*

tory 7: 492-498.

- Parker, H.W. 1935. The frogs, lizards, and snakes of the British Guiana. *Proceedings of the Zoological Society* 3:505-530.
- Paukstis, G.L. y Brown L.E. 1991. Evolutionary trends in the morphology of the intercalary phalanx of anuran amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 69: 1297-1301.
- Persson, L. 1988. Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In *Size structures populations: Ecology and evolution*, editado por B. Ebenmann y L. Persson. Berlin. Springer-Verlag. 203-218.
- Perotti, M.G. 2001. Skeletal development of *Leptodactylus chaquensis* (Anura:Leptodactylidae). *Herpetologica*. 57:318-335.
- Púgener, A. y Maglia, A.M. 1997. Osteology and skeletal development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae). *Journal of Morphology* 233: 267-286.
- Rueda-Almonacid J. V. (1994). Estudio anatómico y relaciones sistemáticas de *Centrolene geckoideum* (Salientia:Anura:Centrolenidae). *Trianea (Acta de Ciencias y Técnica Inderena)* 5:133-187.
- Richards, S.J., y Bull C. M. 1990. Size-limited predation on tadpoles of three Australian frogs. *Copeia* 1990:1041-1046.
- Savage, J.M. y de Carvalho, A.L. 1953. The family position of neotropical frogs currently referred to the genus *Pseudis*. *Zoologica* 38:193-200.
- Shubin, N. H. y Alberch, 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. Pp. 319-387 In M.K. Hecht, B. Wallace, and G.T. Prance (eds.), *Evolutionary Biology* 20. Plenum Press, New York, USA.
- Smith-Gill, S. J. y Berven, K.A. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. *American Naturalist* 113:563-585.
- Stokely, P.S. y List, J.C. 1954. Progress of ossification in the skull of the cricket frog *Pseudacris nigrita triseriata*. *Copeia* 1954:211-217.
- Swofford, D.L. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1 Computer program distributed by Illinois Natural History Survey.
- Trueb, L. 1973. Bones, frogs, and evolution. Pp. 65-132 In: Vial, J.L. (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press. Columbia, USA.

- Trueb L y Hanken J. 1992. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology* 214:1-41.
- Wiens J.J. 1989. Ontogeny of the skeletons of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae). *Journal of Morphology* 202:29-51.
- Wassersug, R.J. y Hoff, K. 1979. A comparative study of the buccal pumping mechanism of tadpoles. *Biological Journal of Linnean Society* 12:225-259.