



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

El género *Elachistocleis* Parker 1927 (Anura: Microhylidae), en Argentina.

Lic. Fernanda Natalia Abreliano



Tesis para optar al grado de Doctor de la Universidad del Nordeste en Biología

Director: Dr. Esteban O. Lavilla

Subdirector: Dr. Víctor H. Zaracho

Corrientes Argentina

2019

ÍNDICE

<i>Resumen</i>	4
<i>1. Introducción</i>	
1.1 Reseña nomenclatural.....	6
1.2 El género en Argentina.....	10
1.3 Estudio del género <i>Elachistocleis</i>	11
1.4 Morfología externa y morfometría.....	11
1.5 Estudios bioacústicos.....	13
1.6 Estudios osteológicos.....	16
1.7 Estudios larvales	19
1.8 Objetivos generales y específicos.....	20
<i>2. Materiales y Métodos</i>	
2.1 Morfología externa y morfometría.....	21
2.2 Estudios bioacústicos.....	24
2.3 Estudios osteológicos.....	27
2.4 Morfología larval	27
<i>3. Morfología externa y morfometría</i>	
<i>Resultados</i>	30
3.1 Caracterización de morfología externa y morfometría.....	30
3.2 Patrones de coloración.....	30
3.3 Descripción de ejemplares de Buenos Aires.....	41
3.4 Análisis poblacional.....	45
<i>Discusión</i>	49
<i>4. Estudios bioacústicos</i>	
<i>Resultados</i>	55
4.1 Caracterización general de canto.....	55
<i>Discusión</i>	66
<i>5. Estudios osteológicos</i>	
<i>Resultados</i>	69
5.1 Descripción general.....	69

5.2 Variaciones osteológicas.....	76
<i>Discusión.....</i>	<i>79</i>
6. <i>Estudios larvales</i>	81
6.1 Morfología larval.....	81
6.2 Condrocráneo.....	82
6.3 Cavidad oral.....	85
7. <i>Conclusiones generales</i>	90
8. <i>Bibliografía</i>	98
<i>Apéndice de material estudiado</i>	113
<i>Agradecimientos</i>	139

RESUMEN

Elachistocleis Parker 1927 es un género de anuros Neotropicales pertenecientes a la familia Microhylidae, subfamilia Gastrophryinae, que junto a los géneros *Dermatonotus* Méhely 1904 y *Chiasmocleis* Méhely 1904 son representantes de esta familia para la República Argentina. Dentro de este género se mencionan 18 especies, de las cuales solo se encuentran citadas *Elachistocleis bicolor*, *E. haroi* y *E. skotogaster* para nuestro país. Si bien trabajos previos, de manera operacional, diferencian dos grupos respecto de la coloración y el rango de distribución que ocupan las poblaciones, diversos autores reconocen conflictos taxonómicos para la determinación de dichas especies. En la presente tesis se pretende validar las siguientes hipótesis: I) Las poblaciones argentinas del género *Elachistocleis* componen un complejo de especies; II) Los caracteres morfo-anatómicos y acústicos analizados en conjunto, contribuyen a la determinación de las especies. Para ello, se analizaron ejemplares depositados en colecciones herpetológicas argentinas y material obtenido de viajes de campaña realizados a diferentes localidades durante el período 2012-2017, pretendiendo abarcar toda la distribución geográfica del género en Argentina. En la tesis se analizaron aspectos morfológicos y morfométricos y bioacústicos (variables temporales y espectrales) de las tres especies de Argentina y aspectos osteológicos (craneales y post craneales) de poblaciones determinadas actualmente como *E. bicolor*. Adicionalmente, se incluyen datos de morfología larvaria de *E. skotogaster* y análisis histológico descriptivo de tegumento de machos y hembras adultos de *E. bicolor*, a fin de aportar conocimientos al género. Se identificaron tres patrones de coloración (1, 2, 3), los dos primeros con tres variantes (A, B, C). El canto de advertencia de todos los individuos de *Elachistocleis* analizados presentó la misma configuración básica. Las poblaciones de *Elachistocleis* (determinadas como *E. bicolor* y *E. haroi*) presentaron variaciones en los parámetros analizados. De acuerdo con el análisis discriminante, las variables que mayor peso tienen en los ejes canónicos son los pulsos por canto y la frecuencia dominante. Sin embargo las variables bioacústicas analizadas no son contundentes como un único carácter para separar las especies. Los caracteres osteológicos, exhibieron escasas variaciones intra e interpoblacionales que no permiten de manera contundente separar entre especies. Las únicas variaciones fueron observadas en la forma y tamaño de clavícula, presencia de

orificios en proótico y longitud de ílion. Los caracteres utilizados en esta tesis por sí solos no tienen un valor taxonómico para diferenciar las especies. Es necesario un análisis integrador, que considere estos caracteres en conjunto con caracteres moleculares que permitan definir fehacientemente los límites entre las especies del género *Elachistocleis* presentes en Argentina.

Los patrones de coloración propuestos coinciden parcialmente con especies válidas actualmente y surgen nuevos interrogantes. Los individuos con el patrón 1 se corresponderían con la especie *E. bicolor*, tomando como referencia a los ejemplares de Buenos Aires y al dibujo realizado en base al ejemplar tipo. Sin embargo la amplia variabilidad de diseños correspondientes al patrón 2 en simpatría con individuos del patrón 1, sugieren que *Elachistocleis bicolor* es una especie polimórfica. Por otro lado la presencia de individuos afines a *E. matogrosso* y las poblaciones de vientre manchado presentes en la ecoregión del Chaco Seco confirman la hipótesis de que las poblaciones de *Elachistocleis* en Argentina son un complejo de especies. El diseño de P2C se corresponden con *E. haroi*, así como los individuos caracterizados con el patrón 3 corresponden a la especie *E. skotogaster*.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Reseña nomenclatural

La familia Microhylidae en América del Sur está representada por las subfamilias Gastrophryninae y Otophryninae (De Sá *et al.* 2012), sumando en conjunto 13 géneros y 82 especies (Frost 2018). *Elachistocleis*, el género que nos ocupa aquí es uno de los 11 géneros incluidos entre los Gastrophryninae, y uno de los tres (junto a *Dermatonotus* Méhely 1904 y *Chiasmocleis* Méhely 1904) registrados en el territorio de la República Argentina.

La historia nomenclatural del género comienza en 1927, cuando Parker separa en el género *Elachistocleis* a aquellos taxa con clavícula muy pequeña, que no se extiende lateralmente más allá de la mitad mesial del coracoides, y procoracoides presentes, como los caracteres diagnósticos más evidentes. La especie tipo del género es *Rana ovalis* Schneider, 1799, que sucesivamente fue incluida en los géneros *Bufo* por Daudin 1802, *Engystoma* por Fitzinger 1826, *Dactylethra* por Cuvier 1829, *Microps* por Wagler 1830, *Stenocephalus* por Tschudi 1838 y *Gastrophryne* por Stejneger 1910.

Parker (1927) menciona que la especie tipo, *Elachistocleis ovale* (sic) (Schneider, 1799) fue dividida en numerosas “variedades”, reconociendo como las dos formas principales a *E. ovale ovale* (Schneider 1799) y *E. ovale bicolor* (Guerin-Meneville 1838), diferenciándolas por la coloración ventral. Dice, además, que ambas habitan una misma área en Bolivia, mencionando también que no se reproducen entre sí por lo que podrían ser especies distintas, pero morfológicamente muy similares. Al final de la caracterización del género, Parker (1927: 5) efectiviza este acto nomenclatorial en una clave, en la que caracteriza a *Elachistocleis ovalis* como poseedora de un vientre inmaculado, mientras que *Elachistocleis ovale* (sic) poseía vientre vermiculado. Esta caracterización errónea generó una confusión que se mantuvo hasta los primeros años del siglo XXI, cuando Lavilla *et al.* (2003) notaron que en la descripción original de *Rana ovalis*, Schneider (1799: 132) señalaba explícitamente que el vientre de su especie era amarillo (*color porporis superne dilute fuscus, inferne flavidus*). La confusión generada fue tal que hasta el trabajo de Lavilla *et al.* (2003) solamente se reconocían en el género cinco especies [*Elachistocleis ovalis*

(Schneider 1799), *E. surinamensis* (Daudin 1802), *E. bicolor* (Guérin-Meneville 1838), *E. piawaiensis* Caramaschi & Jim, 1983 y *E. erythrogster* Kwet y Di Bernardo 1998]. Actualmente el género incluye 18 especies válidas, pero su estructura aún no está resuelta de manera satisfactoria, y algunos taxa son considerados complejos de especies (Lavilla *et al.* 2003, Toledo *et al.* 2010). Entre ellas se pueden reconocer dos grupos tipológicos, según la coloración ventral sea immaculada o con diferentes patrones de manchas.

De las especies de vientre immaculado, *E. bicolor* fue nombrada inicialmente como *Oxyrynchus bicolor* sobre la base de un dibujo que aparece en la obra *Iconographie du regne animal de G. Cuvier*. En el gráfico se observa que la coloración dorsal es gris oscuro y ventralmente immaculado.

Esta obra fue escrita por Guerin-Meneville en 1838 y el dibujo es realizado por Valenciennes por lo que la autoría del nombre de la especie resulta confusa. Al pie de la plantilla de dibujos se lee la referencia del dibujo 2 de la siguiente manera “*Oxyrynchus bicolor*, Val. Col. Mus, Cuv t 2p n2”.

En el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (4ta Edición, 2009) se refiere a la autoría de un nombre en el artículo 50 de la siguiente manera:

“50.1 Identidad de los autores. El autor de un nombre o de un acto nomenclatural es la persona que lo publica por primera vez, de manera que satisfaga los criterios de disponibilidad.”

50.1.1. Sin embargo, si queda claro por el contexto que una persona diferente a un autor de la obra es responsable en solitario tanto del nombre o acto y de satisfacer los criterios de disponibilidad aparte de la publicación real, entonces esa otra persona es el autor del nombre o acto.”

En la bibliografía el nombre de *E. bicolor*, refiere a Valenciennes y/o a Guerin-Meneville indistintamente. Teniendo como referencia estos artículos del Código de Nomenclatura, la manera correcta de referirse al autor de la especie sería Valenciennes en Guerin Meneville 1838. Aunque ninguno de los dos describe a la especie, por la referencia al pie de la plantilla de imágenes podría inferirse que Valenciennes sea el autor del dibujo que está publicado en Guerin-Meneville en 1838.

Adicionalmente, se presentan aclaraciones de la localidad geográfica de procedencia del ejemplar dibujado como “*Hab. l'Amérique méridionale*”. Este se halla en el Museo de Historia Natural de Paris catalogado con el número MNHN5029 y su referencia geográfica es Buenos Aires. Este ejemplar fue llevado por Alcides d’Orbigny de su expedición por América (Lescure *et al.* 2002). Esta especie se distribuye en la porción sur del rango de distribución del género, abarcando suroeste y sur de Brasil en los estados de Mato Grosso do Sul, sur de São Paulo, Paraná, Santa Catarina, y Rio Grande do Sul, Paraguay, Uruguay, y norte y centro de Argentina.

En la descripción original de *E. ovalis*, Schneider (1799), hace referencia a su coloración dorsalmente oscura y ventralmente amarilla, menciona como localidad tipo ex Asia e India, sumado a que hasta la actualidad no se han localizado ejemplares tipo de referencia. Estas imprecisiones provocaron que a diferentes poblaciones le fueran asignadas ambos patrones de coloración, generando confusiones con la *Elachistocleis bicolor* (i.a. Duméril y Bibron 1841, Hensel 1867, Boulenger 1882, Budgett 1899, Peracca 1904, Miranda Ribeiro 1920 y 1926, Nieden 1926, Parker 1927, Mertens 1930, Crawford 1931, Myers 1942, Vellard 1948, Dunn 1949, Stebbins y Hendrickson 1959, Kenny 1969, Bogart y Nelson 1976, Hoogmoed y Gorzula 1979, Gudynas 1983, De la Riva 1993, De la Riva *et al.*, 1996 y 2000 y Köhler 2000). Trabajos posteriores consideran que los *Elachistocleis* que habitan la porción norte del rango genérico de la distribución y presentan el patrón de coloración ventral amarillo immaculado componen un complejo de especies (Lavilla *et al.* 2003; Silveira *et al.* 2010). Actualmente la combinación *E. ovalis* es considerada una *species inquirenda* (Caramaschi 2010).

Recientemente fueron descriptas nuevas especies del género con el vientre immaculado amarillo o blanquecino, de las cuales tres tienen sus localidades tipo en Brasil y una en Argentina. Son ellas, *E. heliannae* Caramaschi 2010 con localidad tipo en Humaitá (Amazonas, Brasil), que adicionalmente se distribuye en los estados de Pará, Rondonia, Amapá y en los departamentos de Beni y Santa Cruz en Bolivia (Costa Campos y Freire 2015). Esta especie se caracteriza morfológicamente por su patrón dorsal con una línea longitudinal clara que sobrepasa el pliegue nugal y manchas blancas dispersas sobre un fondo gris. En cuanto a los tamaños corporales, los machos oscilan entre los 22 y 28mm y

las hembras entre 29 y 36mm (Caramaschi 2010). *Elachistocleis matogrosso* Caramaschi 2010 con localidad tipo en Cuiabá (Mato Grosso, Brasil) presenta una línea longitudinal dorsal clara, aunque su extensión no sobrepasa el pliegue nuchal y la coloración del dorso es marrón grisácea uniforme; diferenciándose además por las características de la línea del muslo ancha e irregular. Su distribución ocupa el centro de Brasil y fue registrada además en el departamento de San Pedro, Paraguay (Brouard *et al.* 2015). *Elachistocleis muiraquitana* Nunes de Almeida y Toledo 2012 con localidad tipo en Xapuri (Brasil) también fue registrada en Rio Branco (Acre). De esta especie se puede destacar la coloración dorsal con una línea clara longitudinal que solamente se extiende en la mitad posterior además de presentar en la cara ventral de los miembros y región gular cromatóforos como el dorso.

La especie descrita más recientemente para este grupo es *E. haroi* Pereyra, Akmentins, Laufer y Vaira 2013, con localidad tipo en El Algarrobal (Jujuy, Argentina), se distribuye conjuntamente en Salta y Formosa en Argentina y en los países limítrofes de Bolivia y Paraguay (Pereyra *et al.* 2013, Caballero *et al.* 2014). Al igual que las especies anteriores presenta línea dorsal longitudinal desde el hocico a la cloaca pero de color amarillo. Adicionalmente presenta un diseño paravertebral grisáceo en forma de pino.

El otro grupo de especies presenta la coloración ventral con algún grado de manchas de distintas tonalidades. Cronológicamente, Daudin (1802), describió *Elachistocleis surinamensis* sobre un ejemplar coleccionado en Surinam. Posteriormente fuera sinonimizada por Duméril y Bibron (1841) con *E. ovalis*. Dorsalmente la coloración es marrón con puntos grises y ventralmente rojiza con puntos grises. Incluida dentro del género *Elachistocleis* por sus características osteológicas (de Sa *et al.* 2012) fue descrita inicialmente como *Hypopachus perseai* (Ruthven 1914) con localidad tipo en Fundación, Colombia. Se caracteriza por ser dorsalmente gris brillante con manchas blancas y rojizas.

Miranda Ribeiro (1920) describió *Engystoma ovale cesarii*, sobre ejemplares provenientes de Piquete, Os Perús e Ypiranga al este de Brasil considerando este taxón como una subespecie de *Engystoma ovale* (*sensu* Fitzinger). Además describe otras dos variedades, *Engystoma o. concolor* y *Engystoma o. lineatum*. Toledo *et al.* (2010) la revalidaron como *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro 1920) y además sinonimizan la

variedad *E. o. lineatum* alegando que la presencia de una línea vertebral es un fenotipo alternativo de la especie. En el mismo trabajo extienden su rango de distribución a Goias y Minas Gerais en Brasil (Toledo *et al.* 2010). Del Estado de Piauí, al noreste de Brasil fueron descritos como *E. piauiensis* Caramaschi y Jim 1983, que se diferencian de otras especies del género por su pequeño tamaño además de la distribución de manchas en axilas, ingle y la banda del muslo. Sobre la base de caracteres anatómicos y acústicos se describió *E. erythrogaster* Kwet y Di Bernardo 1998, cuyo holotipo proviene de São Francisco de Paula, Río Grande do Sul, en Brasil. Su diseño tanto dorsal como ventral es característico y evita confusiones taxonómicas. Dentro del grupo de *Elachistocleis* de vientre manchado son las de mayor tamaño. Una nueva especie de este grupo, característica de la región fitogeográfica de las Yungas de Argentina y Bolivia fue definida como *E. skotogaster* Lavilla, Vaira y Ferrari 2003, con localidad en Los Toldos Salta, Argentina. La descripción incluye la caracterización osteológica y del canto de anuncio.

Desde el año 2010 en adelante nuevas especies de *Elachistocleis* de vientre con manchas fueron descritas. *Elachistocleis carvalhoi*, *E. bumbameuboi*, y *E. surumu* Caramaschi (2010); *Elachistocleis magnus* Toledo (2010) y más recientemente *E. corumbaensis* Piva, Caramaschi y Albuquerque 2018. Todas estas especies tienen localidad tipo en diferentes regiones de Brasil (Caramaschi 2010, Toledo 2010, Piva *et al.* 2018).

1.2 El género en Argentina

Para Argentina, se conocen en la actualidad tres especies, *Elachistocleis skotogaster* que habita la ecorregión de las Yungas, trabajos recientes ampliaron su distribución para Orán (Salta), para el departamento General Manuel Belgrano (Jujuy), y para Las Lomitas (Formosa) (Cajade *et al.* 2009, Pereyra y Akmentis 2011, Schaefer *et al.* 2012). Dorsalmente de color marrón con manchas blancas y negras y ventralmente, gris con manchas marrón oscuro. En la cara externa de los miembros posteriores presenta una línea de color naranja y axilas e ingle con manchas del mismo color. Con vientre immaculado, *E. haroi* que se distribuye además de la localidad tipo, en Formosa; y *E. bicolor* cuya distribución abarca gran parte del país, incluyendo la región nordeste, noroeste y centro-este (Vaira *et al.* 2012).

Si bien trabajos previos, de manera operacional, diferencian dos grupos respecto de la coloración y el rango de distribución que ocupan las poblaciones, diversos autores reconocen conflictos taxonómicos para la determinación de las especies (Lavilla et al 2003, Toledo 2010). Numerosas variaciones que involucran aspectos morfométricos tanto en el adulto como en estadios larvales, rasgos acústicos y en algunos taxones distancias genéticas inferiores al 3%, generan que las características se superpongan dificultando las identificaciones, por lo que es probable que muchas entidades representen un complejo de especies. Estas condiciones indican que resulta necesario una revisión exhaustiva de las poblaciones determinadas como *E. bicolor* (Nelson 1973, De la Riva 1996, 2000, Caramaschi 2010, Almeida Loredam 2015).

1.3 Estudio del género *Elachistocleis*

Este género de la familia Microhylidae muestra particularidades que pueden ser abordadas desde el punto de vista morfológico en lo que refiere a sus aspectos morfométricos, patrones de coloración (Lavilla *et al.* 2003, Caramaschi 2010). La identificación de especies crípticas dentro de *Elachistocleis* puede verse facilitada por el estudio de las variables acústicas de los cantos de anuncio de los machos que muestran considerables diferencias a lo largo de la distribución (Nelson 1973, Toledo *et al.* 2010, Giaretta *et al.* 2012). Por otra parte, el análisis de caracteres osteológicos contribuye a entender patrones de evolución de estructuras que luego permitirán generar hipótesis filogenéticas (Lehr y Trueb 2007, de Sá *et al.* 2012, 2018). Por último, aportes al conocimiento general de las especies (descripción de estadios larvales y aspectos reproductivos) son necesarios, dado que contribuyen a reconocer variaciones y generan información que luego es útil en la diagnosis de las especies.

A continuación, se abordan estos aspectos desde el marco bibliográfico, que avalan la utilización de los mismos y permitirán discutir los resultados obtenidos.

1.4 Morfología externa y morfometría

El uso de características morfológicas es importante para entender e interpretar la historia filogenética de una estructura, su significado funcional, aspectos del desarrollo y

las variaciones que muestran (Duellman y Trueb 1994). Si bien las nuevas tendencias en sistemática y filogenia están basadas principalmente en datos moleculares, el uso de características morfológicas continúa siendo una herramienta esencial para la diagnosis y reconocimiento visual de las especies (Padial et al 2010).

Utilizar exclusivamente atributos morfológicos para la descripción de especies puede tener desventajas dada la presencia de numerosos taxones crípticos en la subfamilia Gastrophryninae y en anuros en general (Bickford *et al.* 2006, Angulo *et al.* 2008, Jennings *et al.* 2015, Forlani *et al.* 2017). En este contexto es necesario combinar los caracteres morfológicos con estudios ecológicos (bioacústica y caracterización larval), osteológicos y moleculares para delimitar y definir nuevas especies (de Sá *et al.* 2018).

En el género *Elachistocleis* la mayoría de las especies fueron descritas empleando caracteres morfométricos y de coloración (Caramaschi y Jim 1983, Caramaschi 2010, Toledo 2010, Piva *et al.* 2017). Aunque la coloración es un carácter con una alta variación intra e interpoblacional dentro de los anfibios anuros (Rudh y Qvarnström 2013), trabajos previos agrupan las especies de acuerdo con el diseño ventral que manifiestan (inmaculado o con manchas), reconociendo que este carácter está suficientemente conservado (Nunes de Almeida y Toledo 2012, Toledo *et al.* 2010, Pereyra *et al.* 2013).

En cuanto a la variación morfométrica dentro de *Elachistocleis*, la información disponible se menciona en las descripciones que se presentan más adelante. Por otra parte, un estudio sobre la diversidad genética de *E. cesarii* hace referencia a las variaciones poblacionales dentro del género respecto de la longitud total, ancho del cuerpo, tamaño y forma de la cabeza. El autor muestra los resultados de análisis de componentes principales basado en variables morfométricas de poblaciones de vientre manchado e inmaculado, donde no es posible visualizar una separación entre las unidades operacionales analizadas (Loredam 2015).

De las especies que se distribuyen en Argentina, *Elachistocleis skotogaster* y *E. haroi* presentan diseños bien definidos que facilitan la identificación de los individuos. Adicionalmente se cuenta con otros caracteres de referencia brindados en la descripción como el canto de anuncio o caracteres larvales (Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013), en tanto los individuos que no muestran diseños son determinados como *E. bicolor*.

Adicionalmente a los conflictos taxonómicos expuestos anteriormente, los ejemplares muestran una diversidad de coloraciones y variaciones morfométricas que dificultan una identificación confiable. De hecho, es común encontrar ejemplares en colecciones determinados a nivel de género con terminaciones como “*sp.*” *af.*” “*cf*” (Loredam 2015).

En la sección 3.1 se caracterizan las poblaciones de *Elachistocleis* de Argentina y países limítrofes que abarca la distribución. Los ejemplares fueron examinados sobre la base de características de morfología externa, sus patrones de coloración dorsal y ventral y la morfometría. Luego de caracterizarlos, se analizaron las semejanzas y variaciones a fin de identificar patrones de distribución, caracteres variables intra e interpoblacionales y cuáles de ellos tienen importancia taxonómica.

1.5 Estudios bioacústicos

La bioacústica estudia los sonidos emitidos por animales, juntamente con los sistemas de comunicación acústica y ecolocación. Esta disciplina es una herramienta útil que contribuye a estudios ecológicos, etológicos y taxonómicos debido a la información contenida en los sonidos animales y los mecanismos implicados en su producción (Angulo *et al.* 2006). Esta disciplina se ha desarrollado principalmente a partir de la segunda mitad del siglo XX debido a la disponibilidad de medios técnicos capaces de almacenar y analizar los sonidos (Tubaro 1999).

La capacidad de producir sonidos es una característica notable dentro de los anfibios anuros. Asimismo, estos sonidos de acuerdo con el contexto en el que son emitidos adquieren un significado particular (Angulo *et al.* 2006). Una clasificación de las vocalizaciones fue propuesta por Bogert (1960), sobre la cual posteriormente otros autores, propusieron ligeras modificaciones a estas categorías (Littlejohn 1977, Wells 1977, 1988, 2007, Toledo *et al.* 2014, Köhler *et al.* 2017). Dentro de ellas, el canto de advertencia (*sensu* Wells 1977) es una vocalización que tiene dos funciones principales, atraer a las hembras a los sitios de canto y por otra parte, advertir de su presencia a otros machos.

El estudio de las características acústicas temporales y espectrales del canto de advertencia contribuye a reconocer e identificar especies debido a que actúa como un mecanismo de aislamiento reproductivo (Blair 1958, Duellman y Pyles 1983). En

taxonomía, el análisis de los cantos de advertencia es una herramienta para diferenciar entre especies, especialmente en aquellas que son crípticas o en las que sus caracteres morfológicos no son consistentes para distinguirlas (Ron *et al.* 2005, Padial *et al.* 2008, Angulo y Reichle 2008, Funk *et al.* 2008, Angulo e Icochea 2010). Los componentes espectrales del canto poseen valor filogenético y están asociados al reconocimiento de especies, mientras que los parámetros temporales, al ser afectados por condiciones ambientales, tienden a ser más plásticos y variables (Robillard *et al.* 2006).

En este sentido, los vertebrados terrestres ectotermos, llevan a cabo comportamientos fisiológicos y ecológicos que dependen de distintos factores abióticos. Las características temporales de las vocalizaciones que involucran mecanismos de contracción muscular pueden verse afectados por variaciones en la temperatura (Castellano y Giacoma 1998, Bosch y de la Riva 2004, Saenz *et al.* 2006, Wells 2007, Lingnau y Bastos 2007). Asimismo, la distribución geográfica de las especies podría generar variaciones en el canto de advertencia de las especies (Ryan y Wilczynski 1991, Wilczynski *et al.* 1999, Bernal *et al.* 2005, Magrini *et al.* 2010, Grenat *et al.* 2013).

Antecedentes de estudios bioacústicos en Microhylidae y Elachistocleis

Los Microhylidae sudamericanos se encuentran ampliamente caracterizados desde el punto de vista acústico. Entre ellos podemos citar las descripciones de cantos reproductivos de *Dermatonotus muelleri*, *Hypopachus barberi*, *H. ustus*, *H. variolosus*, *Gastrophryne carolinensis*, *G. olivacea*, *G. elegans* y *Ctenophryne aterrima* (Nelson 1973). El autor además discute las implicancias filogenéticas y ecológicas de las vocalizaciones en anuros. Los aspectos biológicos de *Arcovomer pasarelli*, incluyendo el canto de advertencia fueron publicados por Giaretta y Martins (2009). En el género *Chiasmocleis* se conoce el canto de advertencia de *C. hudsoni* (Rodrigues *et al.* 2008), *C. avilapiresae* (Barros *et al.* 2010) y *C. bassleri* (Santana *et al.* 2009). De *C. albopunctata*, cuyo canto de advertencia fue descrito por De la Riva (1996), se estudiaron las variaciones acústicas y se propuso la estructura de la nota como carácter diagnóstico (Carvalho *et al.* 2013). Recientemente se publicó la descripción de *C. parkeri*, incluyendo su caracterización acústica (Almendariz *et al.* 2017).

En especies del género *Elachistocleis*, el análisis de aspectos acústicos se abordó con diversos objetivos y por numerosos autores. Los aportes de Nelson (1973) en su trabajo de reproducción de microhylidos sudamericanos incluyen cantos de advertencia de poblaciones de Brasil, Panamá, Venezuela, Colombia, Surinam y Guyana. El autor hace referencia al conflicto taxonómico y al número de especies del género, así como también reconoce que los cantos analizados son muy heterogéneos respecto de la frecuencia dominante, particularmente en el número de armónicos. Por último, esas poblaciones no fueron determinadas a nivel específico, sugiriendo que las poblaciones podrían representar un complejo de especies.

En un artículo sobre aspectos geográficos y ecológicos de *Elachistocleis panamensis* se describió su canto de advertencia, discutiéndose además la taxonomía y distribución geográfica respecto de *E. pearsei* y *E. ovalis* (Nelson 1972). Allí se destacó que las especies dentro del género no pueden reconocerse con claridad.

El canto de advertencia de cuatro microhylidos de La Bola Chaco, Departamento de Santa Cruz (Bolivia) fue descrito por De la Riva (1996). Entre ellos se encuentran las vocalizaciones de *E. bicolor* y *E. ovalis*. De esta última especie, se conocen registros previos de individuos de Colombia (Stebbins y Hendrickson 1959) y El Pailón, Bolivia (Gans 1960). También se registró el canto de advertencia en individuos de Minas Gerais, Viamão, Tenente Portela, Torres, Pró-Mata, Brasil (Martins y Haddad 1988, Kwet y Di Bernardo 1998) y del estado de Guaricó, Venezuela (Tárano 2010).

Duellman (1997), en un estudio taxonómico, ecológico y biogeográfico de la anurofauna de la región comprendida entre El Dorado y Gran Sabana en Venezuela aportó datos bioacústicos. Los individuos analizados exhibían variaciones en sus patrones de coloración y características acústicas, y aunque concluyó que la taxonomía en el género era conflictiva, asignó esos ejemplares a *E. pearsei*.

Elachistocleis cesarii fue revalidada a partir observaciones de ejemplares tipo preservados y de nuevo material de otras localidades (Toledo *et al.* 2010). Adicionalmente se incluyó en la publicación la descripción del canto de advertencia de la especie y de *E. piawaiensis*. Un importante estudio acústico referido a una evaluación acústica de poblaciones del sureste y centro de Brasil y revisión bibliográfica permitió esclarecer su

identidad. Individuos previamente determinados como *E. ovalis* o *E. bicolor* en base a su morfología, fueron asignados a *E. cesarii* de acuerdo con sus cantos de advertencia. Contemporáneamente se describió un canto agresivo para esta especie (Giaretta *et al.* 2012).

Las descripciones más recientes incluyen el canto de advertencia de *E. helianneae* a partir de un individuo de Porto Velho, Brazil (Fonseca *et al.* 2012) y *E. matogrosso* (Pansonato *et al.* 2018) a partir de individuos provenientes de la localidad tipo. Ambas investigaciones aportaron datos acústicos temporales y espectrales, además de comparar las vocalizaciones con la de otros individuos congéneres.

Aunque el canto de advertencia está descrito en 13 de las 17 especies del género; en solo cuatro especies su caracterización se enmarca en la descripción original de la especie (Kwet y Di Bernardo 1998, Lavilla *et al.* 2003, Nunes de Almeida y Toledo 2012, Pereyra *et al.* 2013), permitiendo una adecuada determinación taxonómica a nuevas poblaciones. Como fuera señalado anteriormente, la extensa distribución geográfica y la variabilidad en los patrones de coloración en el género dificultan una correcta identificación, lo que lleva a confusiones nomenclaturales.

En la sección 4 se describe el canto de anuncio de poblaciones de *Elachistocleis* y se realizan análisis estadísticos para evaluar el efecto de la temperatura sobre los cantos de anuncio y luego se realizan análisis comparando variaciones inter-poblacionales.

1.6 Estudios osteológicos

Los caracteres taxonómicos son atributos que se emplean en la diagnosis de las especies. En este sentido la utilización de caracteres osteológicos en anuros es una herramienta valiosa junto a otros caracteres brindados por los avances tecnológicos (Padiál 2010). A la vez, cobran importancia para entender la evolución dentro un taxón y es información para reconstruir y proponer nuevas hipótesis filogenéticas (Haas 2003).

En la familia Microhylidae los caracteres osteológicos son relevantes debido a que manifiestan amplia variabilidad, principalmente el cráneo y la cintura pectoral (Parker 1934). Las primeras clasificaciones en la familia estaban basadas en aspectos osteológicos como la presencia o ausencia de dientes (Boulenger 1882) o la unión de los huesos de la

mandíbula (Méhely 1901). Sin embargo, estos caracteres perdieron valor debido a nuevos descubrimientos que no coincidían con los agrupamientos, y posteriormente, una nueva clasificación se realizó en base a las características de los cuerpos vertebrales y al tipo de columna vertebral (opistocélica, anomocélica, procélica y diplasiocélica (Noble 1922), seguida por la sinopsis de Carvalho (1954) quién, enfocado en los géneros del Nuevo Mundo, propuso una clave para identificación de los taxones y detalló con ilustraciones las características de morfología externa y osteología.

Dada la importancia de esta fuente de caracteres, los autores basan sus descripciones en aspectos osteológicos resaltando aquellas estructuras que permiten una determinación a nivel genérico y específico. Si bien la bibliografía es abundante, podemos mencionar trabajos como de Largen y Drewes (1989) quienes describen *Balebreviceps hillmani*, por la estructura del paladar, ausencia de los elementos del oído medio y la forma de las clavículas. En el género *Altigius* (Wild 1995) se presenta como apomorfía la arcada mandibular incompleta. No obstante, el autor aclara que este carácter es compartido en otras especies (*Adelastes*, *Arcovomer*, *Chiasmocleis*, *Dasytops*, *Elachistocleis*, *Myersiella*, *Synapturanus*, *Syncope*), aunque surgieron de manera independiente. Podemos citar además algunos estudios sobre microhylidos de Australia (Zweifel y Parker 1977, Zweifel 1962, 1965 y 1985), en los cuales se describieron numerosas especies, además de discutir sobre aspectos anatómicos que permitan establecer relaciones de parentesco.

Trabajos más recientes donde se incluyen caracteres osteológicos corresponden a *Rhombophryne vaventy*, *R. ornata* *R. botabota* (Peloso y Sturaro 2014, Sherz *et al.* 2014, 2015 y 2016). En el género *Chiasmocleis*, a partir de un estudio filogenético y biogeográfico se proponen cambios taxonómicos a nivel género, incluyendo *Syncope* y *Relictus* como subgéneros. El uso de caracteres osteológicos permitió reconocer patrones que reflejan la historia biogeográfica del género (de Sá *et al.* 2018)

El estudio acerca del origen y la evolución de determinadas estructuras son utilizadas para entender su morfología. En *Hamptophryne boliviana* se describió el condrocráneo, desarrollo del esqueleto y configuración en el adulto. Estos aportes fueron relevantes para resolver inconvenientes filogenéticos además de subsanar errores previos de la literatura (de Sa y Trueb 1991). Un estudio similar se realizó en *Gastrophryne*

carolinensis, trabajo en el que, además, incluyeron una revisión de la diversidad osteológica de microhylidos neotropicales y fueron comparados con la subfamilia africana Phrynomerinae (Trueb *et al.* 2012). Del mismo modo se realizaron comparaciones morfológicas y osteológicas en adultos de *Melanophryne* y *Nelsonophryne*, (Lehr y Trueb 2007). Fabrezi (1992; 1993) describió la secuencia de desarrollo de los elementos carpales y tarsales en diferentes grupos de anuros neotropicales, y propuso una clasificación de dichos elementos en base a la morfología, destacando cuales son estados plesiomórficos y apomórficos.

El género *Elachistocleis* se diferencia de *Gastrophryne* y *Chiasmocleis* por la presencia y el tamaño de las clavículas. Adicionalmente, la diagnosis incluye otros caracteres osteológicos respecto de la configuración y tamaño de la placa del esternón, morfología de las vértebras y características en el paladar (Parker 1927).

La bibliografía relacionada con descripciones completas o parciales está restringida a pocas especies del género. Un estudio realizado a partir de cortes histológicos describe la morfología y disposición de los componentes del cráneo en *E. ovalis*, relacionando ciertos caracteres con aspectos neoténicos (Pentz 1943). Microhylidos de Panamá fueron inicialmente descritos como *Chiasmocleis panamensis*. En la diagnosis, se hace referencia a que el esqueleto es similar al de *C. albopunctata* en la longitud de procoracoides, la disposición de las clavículas respecto del coracoides y por la ausencia de contacto entre el jugal y maxilar (Dunn 1849). A partir de resultados de un análisis filogenético se incluyó a esta especie en el género *Elachistocleis*, soportado sobre la base de caracteres moleculares y osteológicos; conjuntamente se incluye a *E. pearsei*, que anteriormente pertenecía al género *Relictivomer* (de Sá *et al.* 2012)

El género *Adelastes* fue creado basado en microhylidos de la selva pluvial de Cerro de la Neblina al Sur de Venezuela, caracterizado osteológicamente por tener un cráneo bien osificado, ausencia de clavículas y procoracoides, escápula y coracoides fusionados y un esternón cartilaginoso que no presenta calcificaciones (Zweifel 1986). Al mismo tiempo se comparó con otros microhylidos neotrópicales, mencionando características óseas particulares de la cintura pectoral, del cráneo, columna vertebral de *E. bicolor*, *E. ovalis*, *E. panamensis*. y *E. pearsei* (Zweifel 1986).

En el mismo sentido comparativo, un estudio sobre la morfología osteológica larval y adulta de *G. carolinensis* incluyó también el análisis de las variaciones en microhylidos de América y aportó información referente al esqueleto de individuos de *E. cesarii*, y *E. skotogaster* (Trueb *et al.* 2011). Finalmente, una caracterización del esqueleto completo está disponible para *E. skotogaster* y *E. haroi*. (Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013).

En la sección 5 se describen las características óseas craneales y postcraneales de individuos de *Elachistocleis* en poblaciones de Argentina, con el fin de detectar variaciones intra e interpoblacionales.

1.7 Estudios larvales

Los trabajos que abordan aspectos de historia natural en anfibios están a menudo relacionados con la reproducción y el desarrollo larval en anuros (Wells 2007). La información generada a partir del estudio de la biología de las especies aporta caracteres que pueden emplearse en estudios sistemáticos posteriores contribuyendo a estudios taxonómicos integradores (Padial 2010).

Las descripciones de caracteres larvales son útiles en la identificación taxonómica de anuros y contribuye a generar y soportar hipótesis filogenéticas (Haas 2003). Dentro de los Microhylidae, el conocimiento sobre sus formas larvales es abundante, principalmente en especies de la subfamilia Microhylinae. La mayoría de las descripciones incluyen detalles de la morfología externa, así como caracterizaciones del condrocráneo, el esqueleto hiobranquial, estructuras orales internas y descripciones sobre aspectos ecológicos (Inger 1985, Chou y Lin 1997, Haas 2003, Khan 2003, Bowate y Megaskumbura 2011a, Bowate y Megaskumbura 2011b, Zhou *et al.* 2011, Poyarkov *et al.* 2014).

En este contexto, de las 18 especies conocidas para el género *Elachistocleis* se conoce la morfología larval de ocho (Kenny 1969, Kwet y Di Bernardo 1998, Lynch 2006, Vera Candiotti 2006, Magalhaes *et al.* 2012). De las especies que se distribuyen en Argentina se describió la larva de *E. bicolor* y *E. haroi* (Williams y Gudynas 1987, Pereyra *et al.* 2013). Adicionalmente, estudios complementarios abordan aspectos ontogenéticos de estructuras larvales transitorias como glándulas adhesivas, (Lavilla y Langone 1991, Echeverría y Lavilla 2000, Nokhbatolfoghahai y Downie 2005 a y b 2008, Abreliano *et al.* 2015), y

variaciones intragenéricas en la estructura del embudo oral (Rossa-Feres y Nomura 2006, Laufer *et al.* 2013, Almeida Loredam 2015). Finalmente, la caracterización del condrocáneo, esqueleto visceral y cavidad oral interna se conoce solamente para *E. bicolor* y *E. panamensis* (Lavilla y Langone 1995, D’Heursel y Baldiserra 1999, Echeverría y Lavilla 2000, Vera Candioti 2006).

En base al marco teórico expuesto respecto del género *Elachistocleis* se plantean, para esta tesis doctoral, las siguientes hipótesis:

- Las poblaciones argentinas de *Elachistocleis* componen un complejo de especies.
- Los diferentes patrones de coloración presentes en las poblaciones de *Elachistocleis* permiten el reconocimiento de especies putativas.
- Caracteres morfoanatómicos y acústicos analizados en conjunto, contribuyen a la determinación de especies del género en Argentina.

A continuación se plantean los objetivos de esta tesis, los cuales serán desarrollados individualmente en las siguientes secciones.

1.8 Objetivos

GENERAL:

Revisar el estado taxonómico de diferentes poblaciones argentinas de *Elachistocleis* mediante el análisis de diversos caracteres con el fin de reconocer aquellos que permitan la identificación de especies.

PARTICULARES:

- Describir la morfología externa y los patrones de coloración de distintas poblaciones de *Elachistocleis* que habitan en Argentina.
- Caracterizar los parámetros temporales y espectrales de sus cantos de anuncio.
- Comparar caracteres morfológicos y acústicos e identificar aquellos con variación específica que puedan ser empleados en la delimitación de especies.
- Describir sus características osteológicas craneales y postcraneales.
- Contribuir al conocimiento integral del género aportando datos para futuros estudios morfológicos, ecológicos y filogenéticos.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Se detalla la metodología empleada en la tesis en el mismo orden que aparecen los aspectos a abordar. Dado que en una misma localidad, los individuos presentaron diseños distintos no se hace referencia a poblaciones a nivel de especie. Para analizar y diferenciar a las poblaciones de *Elachistocleis* estudiadas se determinaron tres patrones de coloración. Estos patrones se establecieron en base a la presencia o ausencia de línea vertebral o diseños dorsales y a la coloración ventral. A su vez dentro de los patrones de coloración 1 y 2 se diferenciaron variantes. En el patrón 1 las variables se diferencian tanto el color dorsal (castaño o gris) así como si éste era uniforme o reticulado. En el caso del patrón 2 las variantes se establecieron en base al color de línea dorsal y la extensión de la misma. El patrón de coloración 3 se determinó en base al diseño ventral, se utilizaron los patrones de coloración y sus variantes como unidades operacionales en los análisis de morfología externa y morfometría y en el Análisis Discriminante en los estudios bioacústicos. La identificación de estas unidades operacionales es de la siguiente manera: patrón de coloración 1 variante A (P1A); Patrón de coloración 1 variante B (P1B); Patrón de coloración 1 variante C (P1C). Patrón de coloración 2 variante A (P2A); Patrón de coloración 2 variante B (P2B); Patrón de coloración 2 variante C (P2C). Patrón de coloración 3 (P3). Se elaboraron mapas de la distribución geográfica de los individuos analizados y mapas temáticos de distribución por patrones y variantes de acuerdo a las ecoregiones de Argentina propuestas por Burkart *et al.* (1999). Adicionalmente para la unidad P2C se realizó un mapa temático de distribución de acuerdo a las Cuencas Hidrográficas, específicamente la Cuenca del Plata con sus subsistemas de acuerdo al Sistema Nacional de Información Hídrica.

2.1 Morfología externa y morfometría

El material analizado en esta sección -276 ejemplares- proceden de colectas realizadas en viajes de campaña, ejemplares donados por colegas investigadores así como también procedentes de colecciones herpetológicas. Las localidades de procedencia abarcan la mayor parte de la distribución de la especie en Argentina, no obstante se analizaron ejemplares de Brasil, Bolivia y Uruguay con fines comparativos (Figura 2.2, Apéndice).

Los viajes se realizaron durante primavera y verano entre los años 2012 y 2017 Jujuy, Formosa, Chaco, Misiones, Corrientes, Entre Ríos y Córdoba (en el apéndice 1 se detallan las localidades y las fechas de muestreo). Los ejemplares se trasladaron al laboratorio y fueron fotografiados *in vivo* para registrar el patrón de coloración, posteriormente se eutanzaron con una solución de Benzocaína al 5% conforme al protocolo de Asih *et al.* (2004). Previamente a la fijación se extrajo una porción de tejido muscular del muslo y/o una porción de tejido hepático para posteriores análisis moleculares. La fijación de los ejemplares se realizó con formol al 10% y luego de 24 hs se llevaban a alcohol al 70% para su conservación.

Adicionalmente se observó material depositado en las colecciones herpetológicas (en el apéndice se detallan los ejemplares revisados y las fechas en las que se realizaron las visitas a las colecciones) de la Universidad Nacional del Nordeste Corrientes (UNNEC) Corrientes, del Laboratorio de Genética Evolutiva del Instituto de Biología Subtropical (LGE) Misiones, del Instituto de Herpetología Fundación Miguel Lillo (FML) San Miguel de Tucumán, del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) Ciudad Autónoma de Buenos Aires y la Colección del Museo de La Plata (MLP) La Plata.

Las observaciones y descripciones de la morfología externa se realizaron bajo lupa estereoscópica. La terminología utilizada sigue a Heyer *et al.* (1990), Lavilla *et al.* (2003). Para las descripciones de coloración se utilizó el Catálogo de Color de Khöler (2012).

Las medidas se obtuvieron utilizando calibre digital de 0,01mm de precisión y, cuando fue posible, un ocular micrométrico añadido a la lupa estereoscópica. Para el análisis morfométrico se consideraron individuos adultos de ambos sexos que fueron determinados por la presencia del saco vocal (en los machos) o la presencia de ovocitos en el abdomen, en los ejemplares donde no se pudo determinar el sexo de esta manera se realizaron disecciones para observar las gónadas. Se tomaron las siguientes medidas y en la figura 2.1 se ilustra la metodología de medición:

1. Longitud total desde el extremo del hocico hasta la abertura de la cloaca (LHC);
2. Ancho de la cabeza tomado a la altura de las comisuras bucales (AC);
3. Longitud de la cabeza, desde el extremo del hocico hasta la comisura bucal (LC) ;
4. Distancia narina-ojo, distancia entre el borde posterior de la narina y el borde

- anterior del ojo (DNO);
5. Diámetro del ojo, distancia entre el extremo anterior y posterior del ojo(DO);
 6. Distancia interocular, longitud entre los ojos(DIO);
 7. Distancia internarinas, longitud entre los extremos internos de las narinas (DIN);
 8. Longitud del muslo(LM);
 9. Longitud de la tibia(LT);
 10. Longitud de la mano, distancia entre el extremo del tubérculo metatarsal hasta el extremo del dedo III (LMa);
 11. Longitud del pie, distancia entre el extremo del tubérculo metacarpal interno hasta el extremo del dedo IV (LP).

Análisis estadísticos: Se obtuvieron estadísticos descriptivos independientemente para todos los patrones de coloración con sus variantes, machos y hembras (promedio, desvío estándar y rango). Se graficaron los resultados utilizando gráficos de cajas. Para evaluar si existe asociación entre patrones de coloración y sus variables morfométricas se realizó un Análisis Discriminante utilizando las variables cuantitativas (todas las variables morfométricas) para determinar cuales influyen en la separación de los grupos (clasificación a priori por unidades operacionales e índice de clasificación de Jackknifed).

Para probar si existen diferencias significativas entre patrones respecto de sus características métricas se realizó un análisis de la varianza. Inicialmente, se probó la normalidad y homogeneidad de los datos originales utilizando el test de Shapiro-Wilk, como los resultados no se ajustaron a la distribución normal se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) dentro de Modelos Generalizados Lineales. Para analizar diferencias entre frecuencias de las diferentes variantes de cada patrón de coloración se utilizó el test de comparación entre dos proporciones. Adicionalmente se realizó un Test de Mann Whitney para evaluar diferencias morfométricas significativas entre machos y hembras.

Tanto los gráficos como las pruebas estadísticas (con un nivel de significación de $\alpha=0.05$) se realizaron con los programas INFOAST, STATISTICA v.10 y PAST 3.

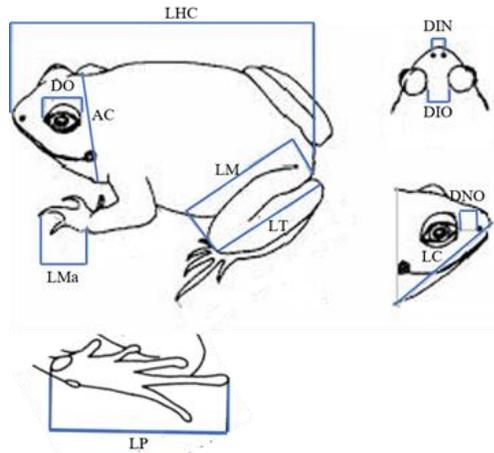


Figura 2.1: Variables morfométricas medidas en los ejemplares de *Elachistocleis*. Esquema extraído de Heyer *et al.* (1990) y Márquez-García *et al.* (2009).

2.2 Estudios bioacústicos

Se analizaron 78 registros acústicos de individuos del género *Elachistocleis* en diferentes localidades de las provincias de Jujuy, Chaco, Corrientes, Misiones, Córdoba y Entre Ríos, en Argentina (Apéndice de material examinado). Las grabaciones provienen de viajes de campaña propios y registros donados por colegas investigadores. Los viajes de campaña para obtener los registros acústicos se realizaron abarcando la mayor parte de la distribución del género en el país. Asimismo, se cuenta con registros acústicos de ejemplares provenientes de Asunción y de la Reserva Natural Privada Morombí en Paraguay.

Las vocalizaciones se obtuvieron con un grabador M-Audio MicroTrack II acoplado a un micrófono direccional Sennheiser Me-66 con modulador K6. Las grabaciones se realizaron a una distancia de 20 – 50 cm entre el micrófono y el individuo. De cada individuo se registraron entre 3 y 10 cantos continuos. Se registraron además temperatura del ambiente y humedad relativa con un termohigrometro.

Se midió un total de 469 cantos (3 a 10 cantos por individuo) utilizando el programa Raven Pro 1.5 (Bioacustics Research Program 2012). Los archivos originados en formato “WAV” con una tasa de muestreo de 44.1 KHz y 16 bit de resolución, se analizaron utilizando una ventana Hanning con una transformación de Fourier (FFT) de 512 puntos.

Los gráficos fueron realizados utilizando el paquete Seewave en la plataforma R 3.2.1 (R Development Core Team, 2015).

Variables medidas:

La terminología usada, así como las variables a medir siguen a Heyer (1990) y Khöler *et al.* (2017) y Pereyra *et al.* (2013). Se definen a continuación los términos y la metodología empleados en la medición:

Canto: es una unidad acústica en anuros, distinta de un sonido. Su duración es estable y regular, puede estar compuesto de una o varios tipos de notas. La duración del canto (*dc*) fue medida tomando el inicio y fin a partir de los cambios en la modulación de amplitud de las ondas.

Canto de advertencia: es el canto emitido por los machos más frecuentemente escuchado, con al menos dos funciones: la de atraer a la pareja y la de advertir a otros machos congéneres de su presencia.

Tasa de canto (tc): se define como el número de cantos repetidos en un tiempo determinado. Fue medida para este trabajo en cantos por minutos.

Pulso (p): unidad de energía ininterrumpida y separada entre ellas mediante una marcada disminución en la modulación de amplitud. La modulación de amplitud es generalmente inferior al 100% dado que no hay silencio absoluto entre los pulsos debido a las características propias del canto en anuros. Aquí se consideró el inicio y fin del pulso cuando la modulación de amplitud fue menor al 50%. El número total de pulsos por canto (*pc*) se estimó midiendo la duración de 10 pulsos e interpulsos, y luego extrapolándolo a la duración total del canto (duración total del canto*10/duración de un segmento de 10 pulsos e interpulsos). El segmento utilizado correspondió siempre a la parte media del canto.

Tasa de pulsos (tp): es el número de pulsos repetidos en una unidad de tiempo. Aquí se lo expresa en pulsos por segundo, y se calculó a partir de la duración de 10 pulsos e interpulsos, y luego extrapolado a 1 segundo.

Frecuencia dominante (fc): es la frecuencia con mayor energía acústica en el canto. El valor de frecuencia dominante medido en Hz fue obtenido en la porción media del canto utilizando la función “*Peak frequency*”, pero complementariamente en la mayoría de los

casos se revisaron con la función espectro de poder, principalmente para aquellos casos con ruidos de fondo (Kölher *et al.* 2017).

Modulación de frecuencia: son los cambios ascendentes o descendentes en la frecuencia respecto al tiempo. Dada la estructura espectral del canto de advertencia de *Elachistocleis*, para cada canto se midió la frecuencia inicial (correspondiente a los primeros 5 pulsos) y luego se identificó el inicio de la frecuencia dominante. Se registró la duración (ms) de esta modulación, así como el número de pulsos en este segmento.

Ancho de banda: gama total de frecuencias presentes en el sonido. Se presenta aquí con los valores de mínima y máxima frecuencia (funciones low frequency – high frequency).

Análisis estadísticos: Inicialmente se obtuvieron estadísticos descriptivos a nivel individual para cada variable medida. Los valores de las variables fueron estandarizados con el objetivo de compararlos a una misma escala. Los análisis y pruebas estadísticas se realizaron con cinco variables acústicas (dc, tp, pc, tc y fd) consideradas como las que aportan más información en el reconocimiento de anuros (Angulo *et al.* 2003). Para evaluar el efecto de la temperatura sobre los parámetros del canto se realizó una regresión lineal de cada parámetro respecto de la temperatura del aire.

Para determinar la contribución de las variables acústicas en la resolución del problema de estudio se realizaron análisis multivariados. El Análisis de Componentes Principales (ACP) se realizó con el objetivo de detectar agrupamientos en función de las características temporales y espectrales de los cantos de anuncio. Posteriormente para determinar cuales variables del canto influyen en la separación, se realizó un Análisis Discriminante (AD) y se utilizó como clasificación a priori las unidades operacionales y el criterio de clasificación Jackknifed. Para ello los ejemplares voucher de cada registro fueron asignados, de acuerdo a su diseño dorsal y ventral, a un patrón de coloración. Luego se obtuvieron estadísticos descriptivos (promedio, desvío estándar y rango).

Posteriormente, para comparar acústicamente cada patrón de coloración y sus variantes se realizó un análisis de covarianza multivariado (MANCOVA), entrando la temperatura del aire como una covariable. Para evaluar las diferencias acústicas entre las variantes de los patrones se utilizó el pos-test de Hotteling con un nivel de significación de

0.05. Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando los programas PAST3 e Infostat.

Los registros acústicos fueron catalogados y serán incorporados a la Fonoteca del Laboratorio de Herpetología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste

2.3 Estudios Osteológicos

Se observaron y caracterizaron 29 ejemplares de *Elachistocleis* (machos n=18 y hembras n= 6, y 5 ejemplares si determinar el sexo). El material de estudio se seleccionó en base a la especie y la información disponible en la literatura. Por consiguiente se observaron ejemplares afines con *E. bicolor* y ejemplares con características distintas a esta especie. La caracterización osteológica de *E. skotogaster* y *E. haroi* está disponible en la descripción de las mismas. Los especímenes provienen de colecciones en viajes de campañas, material de colecciones nacionales y ejemplares donados por colegas investigadores (en el Apéndice se mencionan los individuos y las localidades de procedencia).

Previo al análisis, los especímenes fueron tratados con la técnica de doble tinción diferencial y posteriormente fueron diafanizados siguiendo la técnica de Wassersug (1976). Las estructuras de cartílago fueron teñidas con azul de alcian y el hueso con rojo de alizarina. Las observaciones se realizaron bajo lupa estereoscópica con ocular micrométrico para realizar las medidas. Se tomaron fotografías con cámara digital incorporada a la Lupa Leica EZ4E y las mismas fueron editadas con el programa LAS V4.12. La terminología utilizada sigue a Trueb (1973) y Trueb *et al.* (2011) para la descripción de los componentes del esqueleto. A la vez se utilizó la clasificación de los elementos cárpales y tarsales realizada por Fabrezi (1992 y 1993).

2.4 Morfología larval

El estudio de la morfología larval solo incluye la descripción de estadios larvales de *E. skotogaster*, para la cuál no hay bibliografía disponible en la actualidad. Para la descripción de la morfología externa se analizaron 30 larvas en estadios 31-40 de

Elachistocleis skotogaster coleccionadas en febrero de 2003 en la localidad tipo (Los Toldos, Departamento Santa Victoria, Salta, Argentina). Las mismas se encuentran conservadas en formol 10% y depositadas en la Colección Herpetológica de la Fundación Miguel Lillo (FML 16200). Los estadios larvales fueron determinados de acuerdo con la tabla de desarrollo propuesta por Shimizu y Ota (2003).

Las observaciones y mediciones se realizaron bajo lupa estereoscópica utilizando ocular micrométrico y calibre digital (0.1 mm de precisión). Los caracteres utilizados para la descripción de la morfometría externa de las larvas fueron: longitud del cuerpo (LC), longitud de la cola (Lco), ancho del cuerpo (AC), altura del cuerpo (AIC), altura de la aleta caudal (AIA) y distancia ojo-hocico (DO-H). La terminología utilizada para la descripción de los caracteres morfológicos está basada en Altig y McDiarmid (1999) y Altig (2007). Para la observación y descripción del condrocraáneo y el esqueleto visceral se realizó tinción diferencial para hueso y cartílago y posterior diafanización de dos larvas, siguiendo la técnica de Wassersug (1976). La terminología usada para estas descripciones sigue a Haas (2003).

El estudio de la cavidad oral interna se realizó mediante observaciones y análisis de imágenes obtenidas con un Microscopio Electrónico de Barrido Jeol JSM-5800 LV, perteneciente al Servicio de Microscopía de Barrido de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina). Para ello, se emplearon dos larvas en estadios 31 y 35. Las muestras fueron deshidratadas con una batería creciente de acetona, sometidas a secado a punto crítico, y luego metalizadas con oro. La terminología empleada sigue a Wassersug (1976).

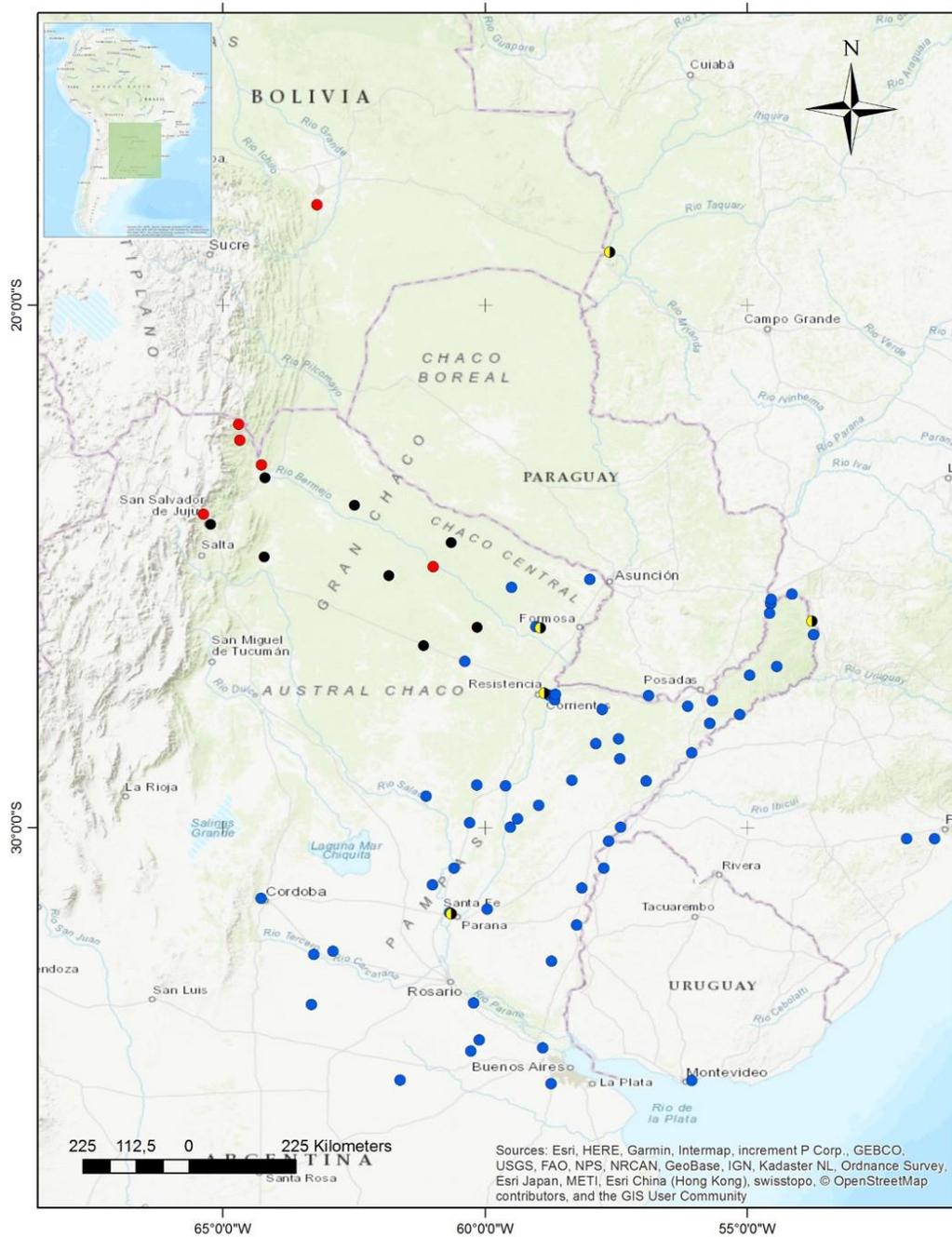


Figura 2.2. Mapa de las localidades a las que corresponden los ejemplares de *Elachistocleis* estudiados en la tesis. Círculos azules: patrón de coloración 1 y sus tres variantes (A,B,C). Círculos amarillo/negro: patrón de coloración 2 A y B. Círculos negros: patrón de coloración 2C. Círculos rojos: patrón de coloración 3.

3. MORFOLOGIA EXTERNA Y MORFOMETRIA

RESULTADOS

3.1 Caracterización de morfología externa y morfometría

Los ejemplares de *Elachistocleis* de todas las poblaciones (localidades) analizadas se caracterizan por tener cuerpo globoso, cabeza más ancha que larga, el extremo del hocico es subelíptico y en vista de perfil el hocico está protruido, en su extremo se ubican las narinas. Canto rostral redondeado, ojos en posición lateral, es característico un pliegue nugal que se continúa hacia atrás, también se puede distinguir un pliegue en la región lateral del cuerpo a ambos lados alcanzando el miembro posterior. La piel lisa sin glándulas externamente visibles, excepto la glándula postcomisural de desarrollo variable. Miembros anteriores cortos, en relación con el cuerpo, manos con 4 dedos cuyas longitudes relativas son $1 < 2 < 4 < 3$, presentan dos tubérculos metacarpales, el externo dividido dando la apariencia de 3 tubérculos. Los tubérculos subarticulares son redondeados, al igual que los extremos de los dedos, sin expansiones ni membranas. Los miembros posteriores son ligeramente más largos que la longitud hocico cloaca, tienen 5 dedos de iguales características a los de la mano. La longitud relativa de es $1 < 2 < 5 < 3 < 4$. Tienen un solo tubérculo metatarsal (externo). En la cara posterior del muslo se observa una banda de grosor variable de color amarillo o anaranjado que se extiende hasta la tibia. Los machos presentan un saco vocal, negro, de posición ventral. Los resultados de las variables morfométricas se exponen en la Tabla 3.1 y 3.2.

3.2. Patrones de coloración

Dada la diversidad de diseños y patrones de coloración que exhibieron los individuos analizados (colecciones propias y ejemplares de museos) se diferencian tres patrones de coloración, los cuáles a su vez mostraron variaciones dorsales y ventrales. Estas coloraciones son definidas en base a ejemplares fijados; adicionalmente se realizan las aclaraciones de la coloración *in vivo*. Las descripciones de los patrones de color incluyen las características dorsales, ventrales y la banda de la cara interna del muslo. Las variantes a su vez se basan en la presencia de diseños o líneas dorsales

Tabla 3.1: Resumen de variables morfométricas (mm) de los individuos macho y hembra de *Elachistocleis* para el patrón de coloración sin líneas ni diseños con sus respectivas variaciones (P1A, P1B, P1C). La fila superior de cada variable indica el promedio y desviación estándar, en la fila inferior el rango de mediciones. Véase las siglas de las variables métricas en la sección 2.1 de Materiales y Métodos.

	P1A ♀ n= 7	P1A ♂ n= 15	P1B ♀ n=35	P1B ♂ n= 59	P1C ♀ n= 21	P1C ♂ n= 52
LHC	28.9 ± 3.1 24.6 – 31.9	24.4 ± 2.5 21.2 – 29.4	27.9 ± 2.3 23.2 – 33.7	22.7 ± 1.7 17.8 – 26.1	26 ± 2.8 20.4 – 30.9	22.2 ± 2.2 17.7 – 26.8
AC	6.4 ± 0.7 5.7 – 7.3	5.9 ± 0.6 5.3 – 7.2	6 ± 0.5 4.9 – 6.8	5.6 ± 0.5 4.8 – 6.8	6 ± 0.5 4.7 – 6.9	5.5 ± 0.5 4.5 – 6.8
LC	3.7 ± 0.6 3.1 – 4.5	3.8 ± 0.6 3 – 5.5	4.3 ± 0.5 3.5 – 5.5	3.7 ± 0.4 2.8 – 4.6	4 ± 0.5 2.7 – 4.9	3.5 ± 0.4 2.8 – 4.8
DNO	1.7 ± 0.2 1.4 – 2	1.7 ± 0.3 1.4 – 2.4	1.8 ± 0.2 1.3 – 2.4	1.6 ± 0.2 1.2 – 2.1	1.7 ± 0.2 1.3 – 2.1	1.5 ± 0.2 1.2 – 2
DO	1.8 ± 0.2 1.7 – 2.2	1.7 ± 0.2 1.4 – 2.3	2.1 ± 0.2 1.5 – 2.4	1.7 ± 0.2 1.1 – 2.2	1.9 ± 0.2 1.5 – 2.5	1.6 ± 0.2 1.2 – 2.1
DIO	3.2 ± 0.4 2.8 – 3.7	2.8 ± 0.5 2.4 – 4	2.7 ± 0.4 1.8 – 3.4	2.7 ± 0.5 1.8 – 4	2.9 ± 0.4 2.3 – 3.7	2.8 ± 0.3 2 – 3.5
DIN	1.3 ± 0.1 1.2 – 1.5	1.2 ± 0.1 1.1 – 1.5	1.4 ± 0.1 1.2 – 1.6	1.2 ± 0.1 1 – 1.4	1.3 ± 0.1 0.9 – 1.7	1.2 ± 0.1 0.8 – 1.5
LM	9.6 ± 0.7 8.7 – 10.8	8.1 ± 1.1 6.9 – 10.4	8.5 ± 1 6.4 – 10.8	7.6 ± 0.5 6.2 – 8.6	8.5 ± 0.9 6.8 – 10.4	7.3 ± 0.8 5.6 – 9

LT	9.8 ± 1.3	8.2 ± 1	9.2 ± 0.9	7.8 ± 0.7	8.8 ± 1	7.4 ± 0.9
	8.2 – 11.5	6.9 – 10.4	7.5 – 11.7	5.8 – 8.9	6.5 – 11.2	5.5 – 9.7
LP	11.3 ± 1.4	9.5 ± 1.4	11.1 ± 1.4	9.1 ± 0.8	10 ± 1.3	8.7 ± 1.2
	9.6 – 12.9	7.6 – 11.9	8.9 – 14.4	6.7 – 11.1	6.8 – 12.4	7 – 13.3
Lma	5 ± 0.7	4.5 ± 0.7	4.87 ± 0.5	4.2 ± 0.3	4.7 ± 0.8	4 ± 0.4
	4.22 – 6	3.7 – 6	3.8 – 6.1	3.5 – 5	3.6 – 6.9	3.3 – 5.2

Tabla 3.2: Resumen de variables morfométricas (en mm) medidas en los individuos macho y hembra de *Elachistocleis* para el patrón de coloración con líneas o diseños con sus respectivas variaciones (P2A, P2B, P2C Y P3). La fila superior de cada variable indica el promedio y desviación estándar, en la fila inferior el rango de mediciones. Véase las variables métricas en la sección 2.1 de Materiales y Métodos.

	P2A	P2A	P2B	P2B	P2C	P2C	P3	P3
	♀ n= 5	♂ n= 11	♀ n= 10	♂ n= 10	♀ n= 5	♂ n= 21	♀ n= 3	♂ n= 15
LHC	31.2 ± 1.8	25 ± 1.9	26.2 ± 2.4	25.7 ± 1.6	31 ± 2.9	25.6 ± 2.6	36.9 ± 5.9	32.4 ± 2.2
	28.6 – 33.7	21.8 – 27.8	22 – 30.4	23.3 – 28.1	27.9 – 34.5	20.4 – 29.4	32.4 – 43.6	28 – 35.8
AC	6.8 ± 0.5	6.1 ± 0.4	6 ± 0.3	6.4 ± 0.4	6.3 ± 0.5	5.8 ± 0.8	7.9 ± 1.1	7.7 ± 0.4
	5.9 – 7.4	5.5 – 6.8	5.5 – 6.6	5.8 – 6.9	5.6 – 7	4.5 – 7.1	7 – 9.2	7 – 8.5
LC	4.3 ± 0.6	4.1 ± 0.6	3.9 ± 0.6	4.2 ± 0.7	4.4 ± 0.4	3.8 ± 0.5	5.4 ± 0.6	5 ± 0.6
	3.4 – 5	3.5 – 5.1	3.4 – 5.3	3.2 – 5.1	4 – 4.8	3.2 – 4.8	4.7 – 5.9	4.2 – 6.6
DNO	1.9 ± 0.2	1.7 ± 0.1	1.7 ± 0.1	1.7 ± 0.09	2.1 ± 0.3	1.8 ± 0.1	2.5 ± 0.4	2.2 ± 0.2
	1.7 – 2.2	1.5 – 2	1.6 – 2	1.6 – 1.9	1.7 – 2.4	1.6 – 2	2.1 – 3	1.9 – 2.8
DO	2.2 ± 0.3	1.7 ± 0.2	1.8 ± 0.3	1.9 ± 0.1	2.1 ± 0.2	1.7 ± 0.2	2.7 ± 0.2	2.4 ± 0.3
	1.9 – 2.7	1.5 – 2.1	1.5 – 2.3	1.8 – 2.1	1.9 – 2.4	1.4 – 2.2	2.5 – 3	2 – 3.2
DIO	3.3 ± 0.8	3.1 ± 0.6	3.3 ± 0.3	2.6 ± 0.5	2.9 ± 0.4	2.4 ± 0.3	3.5 ± 0.5	3.4 ± 0.2
	2.6 – 4.5	2.3 – 4	2.7 – 4	2.1 – 3.6	2.6 – 3.5	1.8 – 3	3 – 4	3.1 – 4
DIN	1.5 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.08	1.3 ± 0.1	1.9 ± 0.2	1.7 ± 0.1
	1.2 – 1.9	1.2 – 1.6	1.1 – 1.4	1.2 – 1.6	1.5 – 1.7	1.1 – 1.6	1.8 – 2.2	1.4 – 2

LM	10.9 ± 0.6	8.7 ± 0.8	9.2 ± 0.8	9.1 ± 0.4	10.2 ± 1.1	8.9 ± 0.7	11.7 ± 2.2	11 ± 1
	10 – 11.5	7.5 – 10.3	7.8 – 10.6	8.3 – 9.8	8.8 – 11.5	7.7 – 10.1	10.2 – 14.3	8.9 – 12.4
LT	10.9 ± 0.8	8.7 ± 0.9	9.4 ± 0.8	9.3 ± 0.6	10.6 ± 0.9	9.2 ± 0.8	11.7 ± 1.8	10.5 ± 1.2
	9.9 – 11.9	7.2 – 9.9	7.8 – 10.9	8.4 – 10.4	9.4 – 11.7	7.7 – 10.5	10.3 13.8	8.5 – 12.5
LP	12.5 ± 1.3	9.8 ± 1.2	10.8 ± 1.44	10.7 ± 1	12.5 ± 1.4	10.9 ± 0.9	13.2 ± 2.3	12.6 ± 1.2
	10.5 – 14.2	7.9 – 11.6	8.7 – 12.8	9.5 – 11.9	11.14.3	9.5 – 12.2	11.8 – 15.9	10.3 – 14.5
Lma	5.48 ± 0.4	4.5 ± 0.3	4.89 ± 0.5	4.9 ± 0.4	4.92 ± 0.4	4.5 ± 0.5	6.9 ± 1.3	6.7 ± 0.6
	4.8 – 6	3.9 – 5	3.8 – 5.4	4.3 – 5.4	4.4 – 5.4	3.7 – 5.4	5.7 – 8.3	5.3 – 7.9

Patrón de coloración 1: (Figura 3.1)

Dorsal: Castaño o gris, sin diseños dorsales ni líneas vertebrales. La banda en la cara interna del muslo, característica de *Elachistocleis*, en este patrón es delgada, clara y continúa en la tibia y tarso. Circunstancialmente puede variar el grosor y presentar manchas por encima y debajo, pero los límites están claramente definidos.

Ventral: Blancuzco o crema, inmaculado tanto en el vientre como en los miembros superiores e inferiores. Algunos ejemplares presentan cromatóforos dispersos, principalmente en la cara ventral de los miembros. El límite entre ambas coloraciones puede estar bien delimitado o ser difuso según los ejemplares.

Variante A:

Dorsalmente gris oscuro uniforme, abarcando la superficie visible cuando el individuo está en posición de reposo. Esta coloración puede cubrir la mandíbula superior parcial o completamente, en cuyo caso se extiende hacia los laterales del cuerpo por debajo del pliegue lateral

Coloración en vivo: Dorsalmente, sobre el fondo gris oscuro los cromatóforos color gris iridiscente cubren la superficie del individuo, observándose también puntos blancos dispersos. En los laterales y en las regiones de los miembros que no están expuestas, los cromatóforos están más dispersos y en menor cantidad. La coloración ventral en vivo es amarillo verdoso y la banda en la cara interna del miembro posterior es amarilla.

Esta coloración fue observada en los siguientes individuos de *Santa Fe*: Alto Verde. *Corrientes*: Capital (San Cayetano), Ituzaingó (Ea. San Alonso). *Misiones*: San Vicente. *Formosa*: Laishi. *Córdoba*: La Carlota.

Variante B:

Dorsalmente el fondo castaño uniforme puede variar entre castaño claro u oscuro y se extiende al nivel del borde inferior del ojo o cubre la mandíbula superior. En este último caso se extiende hacia los laterales del cuerpo por debajo del pliegue lateral. Una línea negra dorsal, delgada, se extiende desde el extremo del hocico hasta la cloaca; ésta línea puede distinguirse solo bajo la lupa.

Coloración en vivo: Sobre el fondo castaño oscuro uniforme los cromatóforos son de color castaño brillante y cubren toda la superficie del individuo. Adicionalmente se observan puntos blancos dispersos en el cuerpo y los miembros. La coloración ventral es color amarillo o en la región de los miembros inferiores la coloración es blanquecina. La banda en la cara interna del muslo es amarilla y en algunos individuos anaranjada.

Esta variación fue vista en gran parte del material examinado, abarcando casi la totalidad de la distribución de Argentina y países limítrofes: *Misiones*: Iguazú, Eldorado. *Entre Ríos*: Villaguay. *Corrientes*: Capital (San Cayetano), Esquina, Paso de los Libres, San Martín (Pellegrini). *Formosa*: Ibarreta, Laishi. *Santa Fe*: Alto Verde Capital, Obligado. *Córdoba*: Alto Unión, La Carlota. **Brasil**: Puerto Alegre, Torres, Ypiranga; **Paraguay**: Dpto. Primavera. **Uruguay**: Montevideo.

Variante C:

Dorsalmente sobre el fondo gris oscuro, los cromatóforos castaños o grises están más dispersos y dan apariencia de reticulado o con pequeñas manchas claras. El aspecto reticulado se observa mejor en los miembros y a los lados del cuerpo. Se distinguen también puntos blancos dispersos en toda la superficie dorsal del cuerpo y miembros. Se observa una línea vertebral negra, delgada, desde el hocico a la cloaca.

Coloración en vivo: Sobre el fondo gris oscuro los cromatóforos son gris iridiscente o castaño brillante y se distribuyen sobre el dorso en las porciones visibles del cuerpo cuando el animal está en reposo. El aspecto reticulado también se acentúa con los puntos blancos dispersos. Ventralmente son amarillos y en la cara ventral de los miembros blancuzco.

Esta coloración fue observada en ejemplares de las siguientes localidades: *Buenos Aires*: CABA, Arrecifes, Campana (Rva. Otamendi), Is. Martín García, Salto, San Nicolás. *Chaco*: Pcia. Roque Sáenz Peña. *Córdoba*: La Carlota. *Corrientes*: Bonpland, Capital (San Cayetano), Concepción, Felipe Yofre, Ituzaingó (Ea. San Alonso), Pellegrini, San Cosme (Santa Ana), Santo Tomé (Pje Galarza). *Entre Ríos*: Paraná

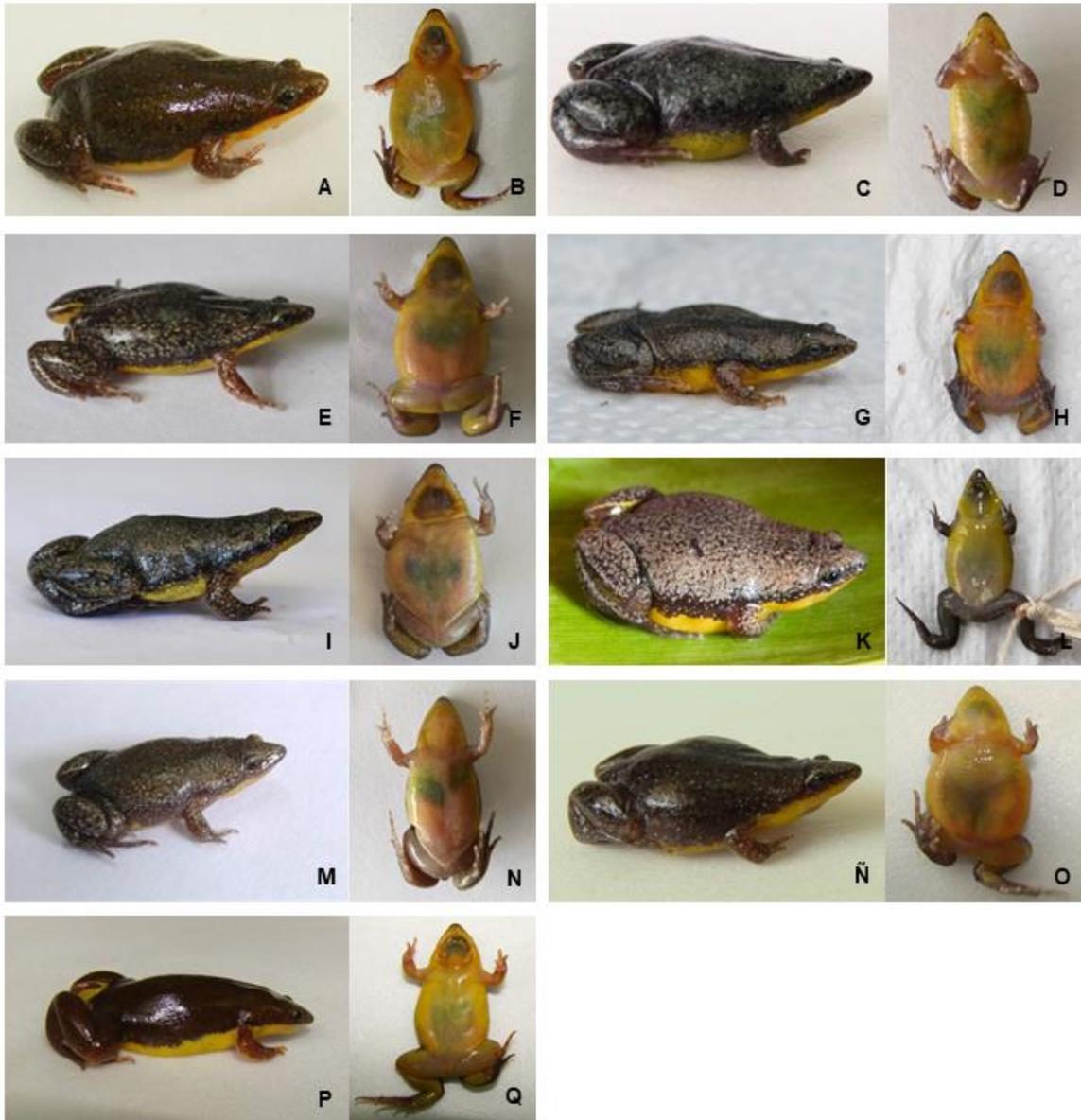


Figura 3.1: Individuos de *Elachistocleis* correspondientes al patrón de coloración 1 de diferentes localidades. Los ejemplares están fotografiados en vista dorso-lateral y ventral. **A-B:** FA105, Paso Florentín, Corrientes; **C-D:** FA135, Concepción, Corrientes; **E- F:** FA 140, Esquina, Corrientes; **G-H:** FA153, Paraná, Entre Ríos; **I-J:** FA154, Paraná, Entre Ríos; **K-L:** ALA 3654, Morombi, Paraguay; **M-N:** RC 1440, Esquina, Corrientes; **Ñ-O:** VZ609, San Vicente, Misiones; **P-Q:** VZ637, La Leonesa, Chaco.

Patrón de coloración 2 (Figura 3.2)

Este patrón se caracteriza principalmente por la presencia de diseños dorsales como la presencia de línea amarilla o blanca, que a su vez puede ser completa, de hocico a cloaca, o incompleta. El otro diseño que puede exhibir es una figura paravertebral similar a un pino. Los diseños se observaron individualmente o combinados. La coloración de fondo es marrón o gris.

La banda clara en la cara interna del muslo puede ser delgada o estar engrosada pero siempre con los bordes definidos.

Ventral: Blancuzco o crema, inmaculado tanto vientre como miembros superiores e inferiores. El límite entre ambas coloraciones en algunos ejemplares puede estar bien delimitado o ser difuso.

Dentro de este patrón se distinguen los ejemplares de Alto Verde (Santa Fe) y Colonia Benítez (Chaco), que mostraron en el vientre y miembros inferiores manchas de la misma coloración dorsal de formas irregulares sobre el fondo blanco opaco.

Variante A:

Dorsalmente sobre el fondo gris uniforme o castaño de aspecto reticulado, la línea vertebral clara sobrepasa la mitad del cuerpo y en algunos individuos alcanza el pliegue nual. La coloración se extiende hasta la mitad de la mandíbula superior y a los laterales del cuerpo, por debajo del pliegue lateral. Algunos individuos exhiben en las axilas e ingles manchas claras, al igual que en la cara dorsal del pie.

Coloración en vivo: Sobre el fondo oscuro, la coloración gris uniforme está dada por los cromatóforos que se disponen densamente en toda la superficie; la línea vertebral es blanca. Los límites de coloración en general son difusos; no obstante, hay individuos en los que la coloración entre ambas regiones es contrastante. La banda en la cara interna de los miembros posteriores es anaranjada en el muslo y el tarso, y amarilla en la tibia. Las manchas en la región de axilas son amarillas, y las de las ingles son anaranjadas, como la banda del muslo.

En la región ventral de un individuo de Colonia Benítez la coloración es gris oscuro, como en la región dorsal, principalmente en los miembros superiores e inferiores; a esto se suman

algunas manchas amarillentas dispersas en la mandíbula inferior, pecho y vientre. El otro individuo de la misma localidad era ventralmente amarillo, excepto en el antebrazo y la tibia y tarso.

Los individuos que muestran este diseño corresponden a las localidades de: *Chaco*: (Colonia Benitez), La Leonesa, Resistencia. *Santa Fe*: Alto Verde.

Variante B:

Dorsalmente fondo gris con cromatóforos castaños dispersos, que le dan aspecto reticulado; la línea dorsal es clara y se extiende desde posterior a anterior, pero no supera la mitad del cuerpo.

Coloración en vivo: Los cromatóforos están más dispersos y son de color castaño brillante o dorados. Se observan, además, puntos blancos dispersos por toda la superficie dorsal. La línea vertebral, incompleta, es blanca. La banda del muslo es amarillo-anaranjado y algunos individuos tienen manchas pequeñas y del mismo color en la ingle. Ventralmente son amarillos y en la región de los miembros pueden aparecer cromatóforos, o extenderse en los bordes la coloración gris.

Los individuos que muestran este diseño corresponden a las localidades de: *Chaco*: La Leonesa, Pcia. Roque Sáenz Peña, Resistencia. *Santa Fe*: Alto Verde, Calchaquí. *Misiones*: Bernardo de Irigoyen. *Corrientes*: Capital (San Cayetano).

Variante C:

Dorsalmente castaño grisáceo de aspecto reticulado, principalmente en miembros y bordes laterales. Línea vertebral que alcanza el pliegue nuchal o lo sobrepasa. Esta variación además tiene un diseño similar a un pino, más oscuro que el resto del cuerpo y a cada lado de la línea,

Coloración en vivo: La línea vertebral es amarilla; el diseño paravertebral tiene cromatóforos grises oscuros, y a los costados del diseño la coloración es castaño brillante. La banda del muslo es amarilla y los límites de coloración son difusos y alcanzan los bordes laterales del vientre. En la cara ventral de los miembros se observan cromatóforos pequeños y dispersos.

Las poblaciones que muestran este diseño corresponden a las localidades de: *Chaco*: Corzuela, Pampa del Infierno. *Formosa*: Ing. Juárez. *Jujuy*: El Algarrobal. *Salta*: Anta.



Figura 3.2: Individuos de *Elachistocleis* correspondientes al patrón de coloración 2 de diferentes localidades. Los ejemplares están fotografiados en vista dorsolateral y ventral. **A-B:** FA038, La Leonesa, Chaco; **C-D:** FA061, Fuerte Esperanza, Chaco; **E-F:** FA095, Pampa del Infierno, Chaco; **G-H:** FA096, Pampa del Infierno, Chaco; **I-J:** FA145, Colonia Benítez, Chaco; **K-L:** FA146, Colonia Benítez, Chaco; **M-N:** VZ642 La Leonesa, Chaco; **Ñ-O:** FA118, Paso Florentín, Corrientes; **P-Q:** F016, San Cayetano, Corrientes; **R-S:** Fuerte Esperanza, Chaco; **T-U:** FA026, Pcia. Roque Saenz Peña, Chaco; **V-W:** RC611, Calchaqui, Santa Fe.

Patrón de coloración 3: (Figura 3.3)

Dorsal: Completamente gris o castaño oscuro, con manchas claras pequeñas, dispersas, que cubren la cabeza, los costados del cuerpo y miembros. En la cabeza la coloración cubre ambas mandíbulas. No hay diseños ni líneas vertebrales.

La banda clara en la cara interna del muslo es gruesa y de bordes irregulares, con numerosas manchas del mismo color. Estas manchas irregulares también se encuentran en la ingle y axilas.

Ventralmente es castaño, ligeramente más claro que el dorso, y está cubierto completamente por manchas claras, pequeñas y de bordes irregulares.

Los individuos con este diseño fueron colectados de las localidades: Oran, Salta, Santa Cruz, Bolivia; Isla de Cañas, Salta; Tiraxi, Jujuy; Los Toldos, Salta.

3.3 Descripción del ejemplar tipo y ejemplares topotipos de *Elachistocleis bicolor* (Figura 3.4):

Es necesario aclarar que se hace referencia a *Elachistocleis bicolor* debido a que dentro de las especies del género que habitan en Argentina, es donde se presentan, en mayor medida, los inconvenientes taxonómicos. *Elachistocleis haroi* y *E. skotogaster* no presentan inconvenientes en cuanto a la designación de la localidad de los ejemplares de la serie tipo.

En el Museo de Historia Natural de París se encuentra el ejemplar (MNHN 5029, Figura 3.4 A-B) coleccionado por Alcide d'Orbigny en su viaje a América Meridional. Dicho individuo, proveniente de Buenos Aires, es una hembra de color castaño claro uniforme (probablemente debido al tiempo prolongado de permanencia en alcohol) y sus características merísticas son LHC= 28.4, AC= 6.7, LC= 6.9 y LT= 9.8. Estas medidas al igual que las fotografías del ejemplar fueron proporcionadas por Annemarie Ohler del Museo Nacional de Historia Natural de París. Posiblemente sea el ejemplar dibujado por Valenciennes en Guerin -Meneville (1838).



Figura 3.3: Individuos correspondientes al patrón de coloración 3, de diferentes localidades. Los ejemplares están fotografiados en vista dorsal y ventral. **A,H:** MACN 30834 Los Toldos, Salta; **C,D,J,L:** FML 1828 Santa Cruz de la Sierra, Bolivia; **B,F,G:** MLP. A 4900 Isla de Cañas, Salta.

En las colecciones herpetológicas del MACN y MLP se encuentran ejemplares de distintas localidades de la Provincia de Buenos Aires. A continuación, se describen las características morfológicas de estos ejemplares. Los ejemplares son pequeños; el tamaño promedio de las hembras es 25,4 mm (22,2 – 28,7mm, n=4), en el macho 22,8mm, n=1. Cuerpo ovoide; cabeza pequeña, corresponde al 18% de la longitud total, triangular y más corta que ancha (81%). En vista lateral el hocico es protruido y el canto rostral redondeado. La boca es subterminal, lengua ovalada, y carecen de dientes en ambas mandíbulas; dientes vomerianos también ausentes. Los ojos tienen posición lateral, son pequeños y prominentes, y las narinas se ubican cercanas entre ellas y en el extremo del hocico. Por detrás de los ojos se ubica el pliegue nugal, que se extiende hacia abajo a la garganta. El tímpano no es visible. La piel es completamente lisa, sin glándulas visibles, excepto la glándula postcomisural, que está moderadamente desarrollada; tampoco presentan crestas ni ornamentaciones. A los lados del cuerpo, entre las extremidades, se extiende un pliegue conspicuo.

Los miembros son robustos. Los dedos de manos y pies sin membranas y de extremos redondeados. Cuatro dedos los miembros superiores y cinco en los inferiores. Tubérculos subarticulares desarrollados, redondeados; dos tubérculos metacarpales, estando el externo dividido; un solo tubérculo metatarsal, el externo.

En cuanto a la coloración (en individuos fijados), los ejemplares son dorsalmente castaño grisáceo, de aspecto reticulado, con numerosos puntos blancos en toda la superficie dorsal y sin líneas ni diseños. Esta coloración dorsal se extiende hacia la región ventral de forma gradual, por lo que el límite no está definido. En la cara interna del muslo la línea es clara, mostrándose más delgada hacia la cloaca y luego se ensancha hacia la rodilla. En la tibia y el tarso la banda es continua y de menor grosor. Ventralmente el ejemplar de Salto (MLP. A4965) presenta cromatóforos pequeños, castaños, en los miembros y en la región de la garganta. En los otros individuos el vientre es blanco opaco e immaculado. El individuo macho tiene el saco vocal pigmentado.

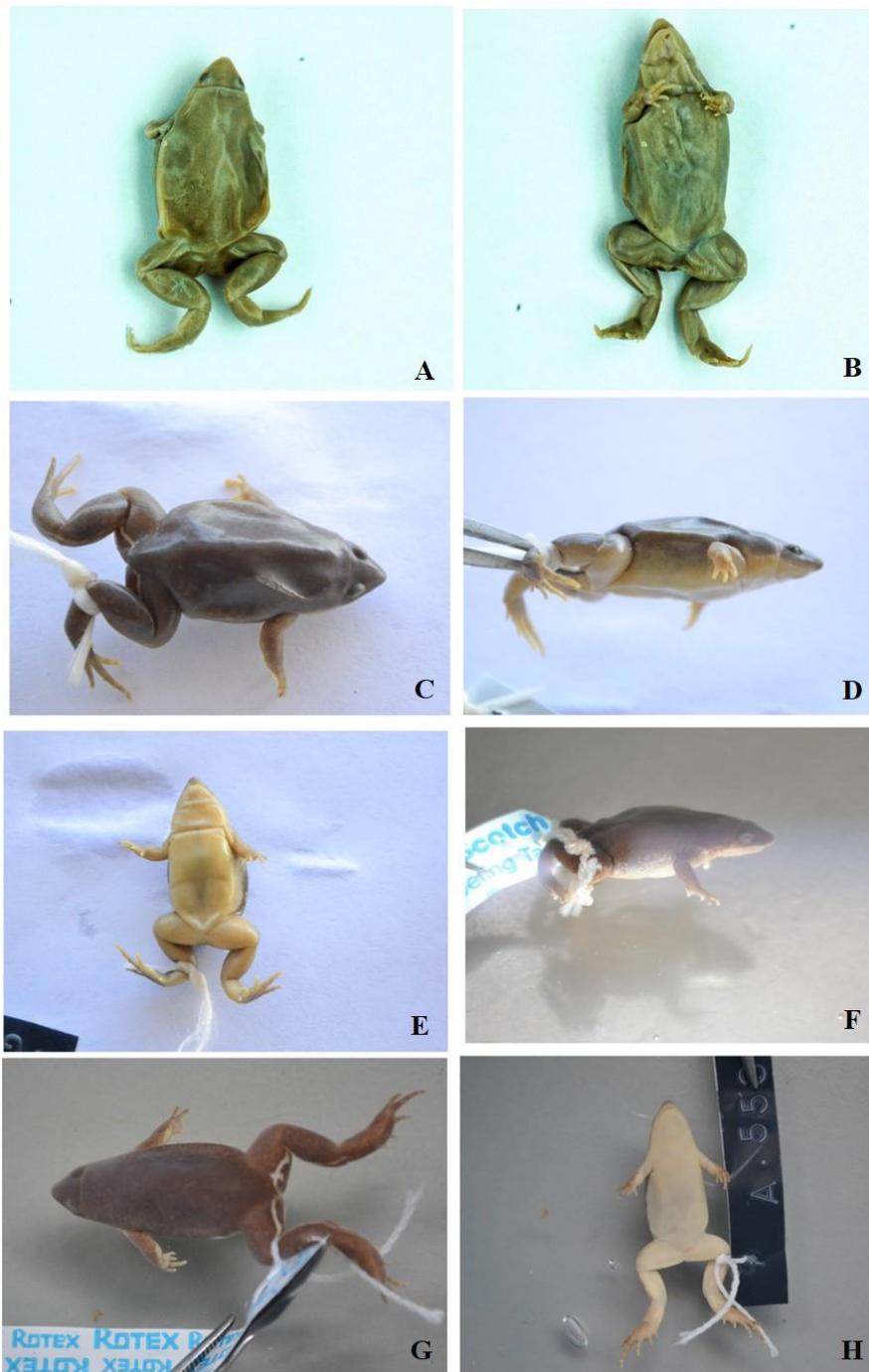


Figura 3.4: Individuos de *Elachistocleis* correspondientes al patrón de coloración 1 de provenientes de localidades de la provincia de Buenos Aires. Los individuos están fotografiados en vista dorsolateral y ventral. **A-B:** MNHN 5029, Buenos Aires; **C-E:** GA 7, Arrecifes; **F:** MLP.A 2384, Isla Martín García; **G-H:** MLP.A 5536 San Nicolás.

3.4. Análisis poblacional basados en los patrones de coloración

En el análisis discriminante (Figura 3.5) utilizando los caracteres morfométricos no se evidencian grupos claros que permitan una diferenciación entre los patrones. La variabilidad de los datos se explica en los dos primeros ejes en un 83%. La variable de mayor peso es la longitud hocico cloaca y los valores de los autovectores de las otras variables son equivalentes en ambos ejes. El índice de clasificación es bajo (Jackknife de 43.5%).

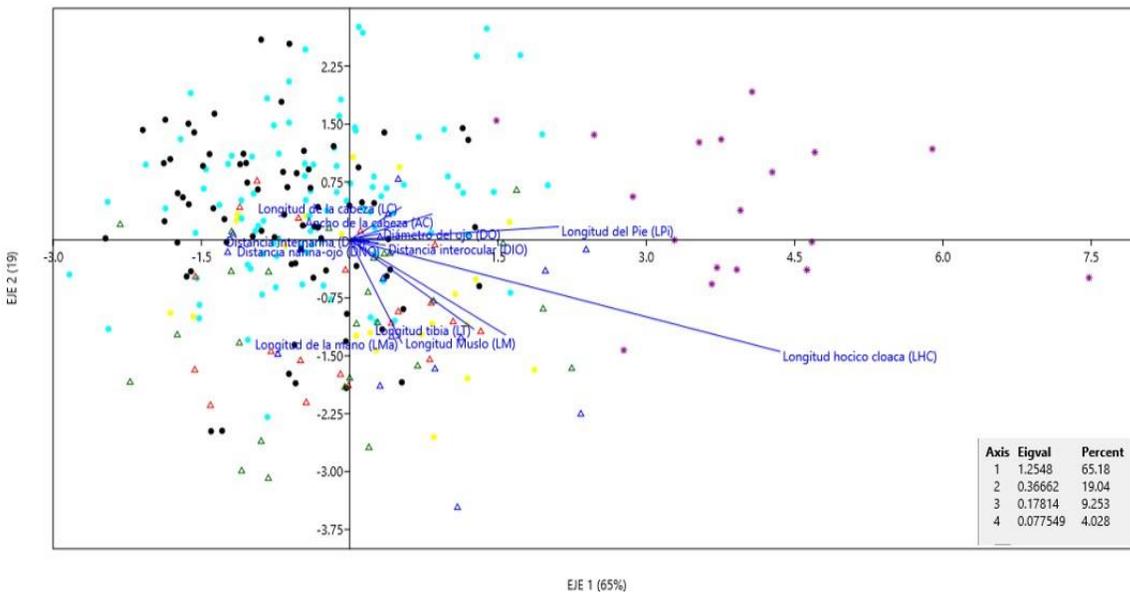


Figura 3.5. Análisis Discriminante en función de las variables morfométricas representando los ejes 1 y 2. Los individuos de *Elachistocleis* están representados en base a los patrones de coloración y sus variantes: Patrón 1: círculos, 1A: amarillos; 1B: celestes; 1C: negros. Patrón 2: triángulos, 2A: azules; 2B: rojos; 2C: verdes. Patrón 3: estrella violeta.

Cuando se analizaron los valores promedios de cada variable por cada unidad operacional (Figura 3.6) se observó que hay solapamientos de los valores promedios y desvíos en todas las variables corporales medidas excepto la longitud hocico cloaca (LHC) y el ancho de la cabeza. Mediante el test ANOVA se encontraron diferencias significativas de LHC entre los tres patrones ($F_{2,266} = 66.729$, $p < 0.0001$), el *test a posteriori* de Scheffé reveló que los tres patrones son diferentes significativamente entre sí ($p < 0.1$). Cuando se analizaron las medidas de cada variante el resultado también mostró diferencias significativas entre ellas respecto de la LHC, en el *test a*

posteriori de Scheffé mostró que P3 es significativamente diferente en todas las comparaciones ($p < 0.1$) (Figura 3.7).

Cuando se analizó la frecuencia de aparición de cada uno de los patrones en la naturaleza (Figura 3.8), se observó que dentro del patrón 1, la variante B es la que aparece con más frecuencia en un 94%, seguida de la variante 1C con 73%. En tanto en el patrón 2 las frecuencias de aparición de las variantes es mayor en P2C con el 41%. El test de proporciones realizado indicó que dentro del patrón 1 hay diferencias significativas en la frecuencia de aparición entre P1A y P1B ($p = 0.001$) y P1A y P1C ($p = 0.017$), no así entre P1B y P1C ($p = 0.156$). Entre las variantes del patrón de coloración 2 no hay diferencias significativas.

Dimorfismo sexual

Los ejemplares de *Elachistocleis* observados presentan dimorfismo sexual entre machos y hembras. En primer lugar, se destacan caracteres sexuales secundarios como la región gular de color oscuro en los machos adultos y la presencia de espinas dérmicas en la región de la cloaca en hembras. Los caracteres morfométricos mostraron diferencias significativas respecto del sexo del individuo. Los resultados del Test de Mann Whitney mostró diferencias significativas en el ancho de la cabeza ($U = 6233.00$ $p < 0.0001$), en la distancia narina -ojo ($U = 6734.00$, $p = 0.0004$) y longitud del muslo ($U = 7164.00$, $p = 0.0090$). Para todas las variables, incluso las que no fueron significativas, los valores mayores se dieron en las hembras (Tabla 3.1 y 3.2)

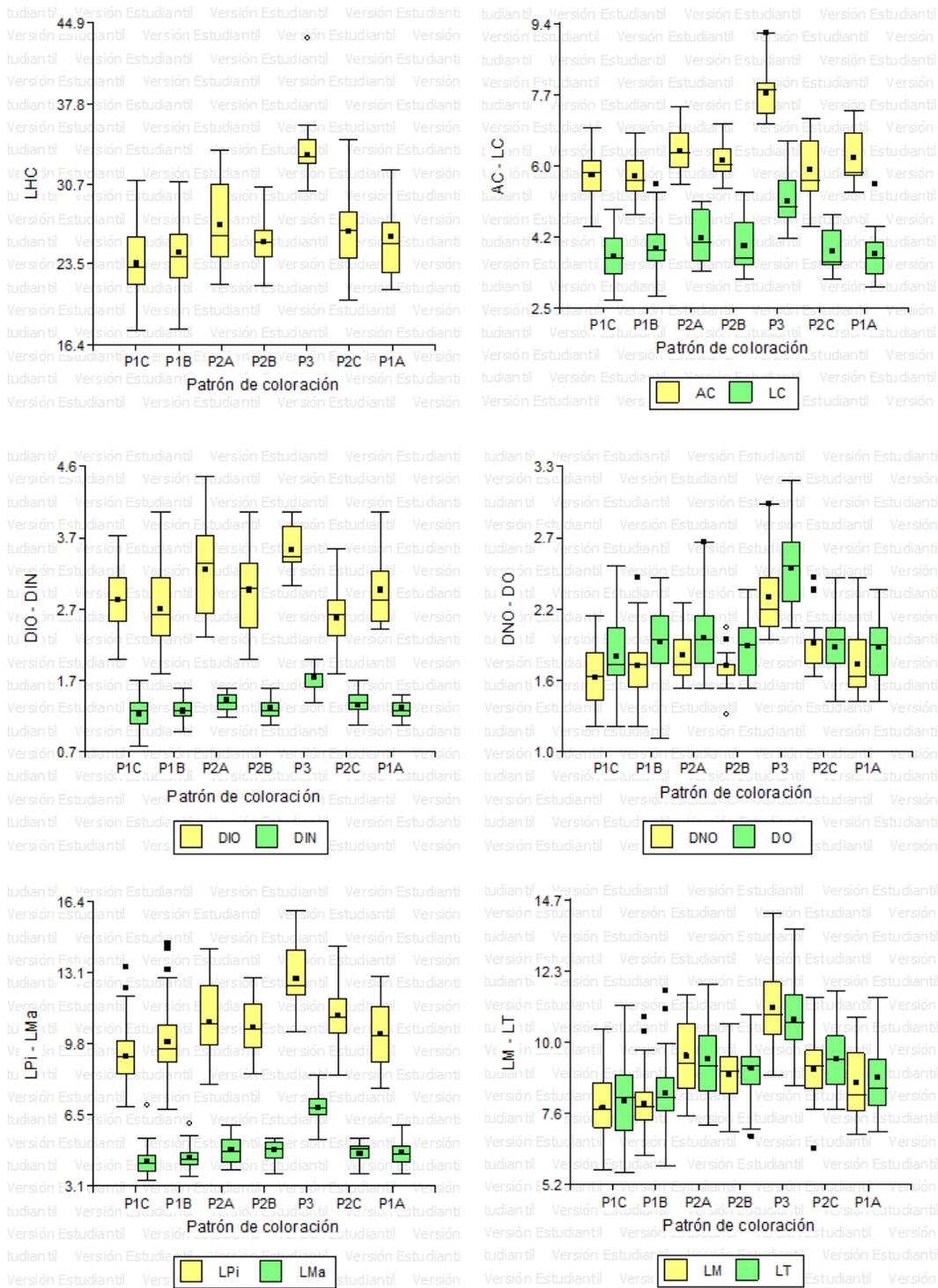


Figura 3.6: Gráfico de cajas con variables morfométricas y patrones de coloración. En cada caja el punto indica el valor de la media y la línea el valor de la mediana, los corchetes representan el desvío estándar.

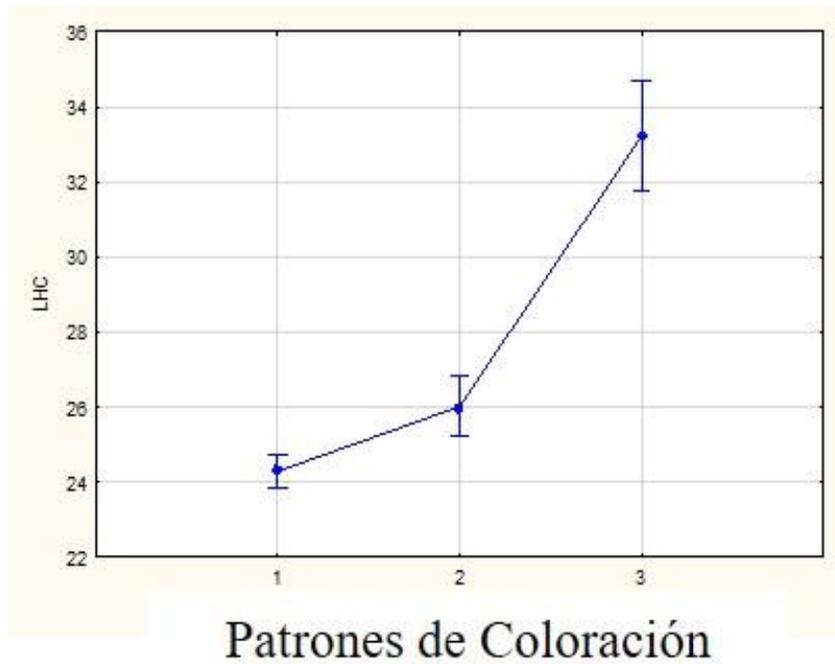


Figura 3.7: Gráfico de Análisis de la Varianza utilizando Modelos Lineales Generalizados, el gráfico muestra los promedios y desvíos para la variable LHC (Longitud Hocico-Cloaca) para cada patrón de coloración.

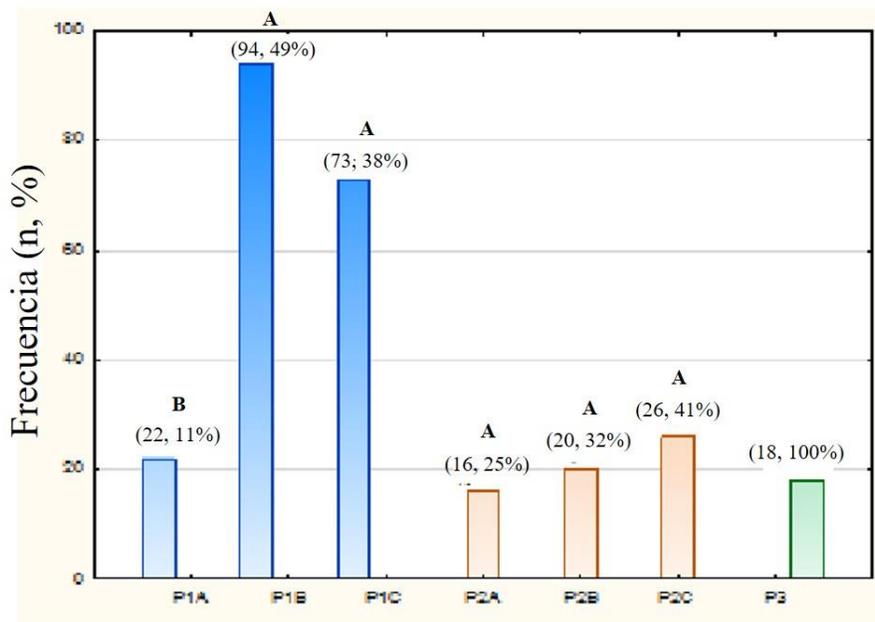


Figura 3.8: Gráficos de barras indicando la frecuencia de ocurrencia de cada una de las variantes de cada patrón. Las variantes con letras distintas reflejan diferencias significativas ($\alpha=0.01$).

3. MORFOLOGÍA EXTERNA Y MORFOMETRÍA

DISCUSIÓN

La designación de los patrones de coloración propuestos estaban basados en los diseños y coloraciones dorsales y ventrales, no obstante mostraron variaciones interpoblacionales. En los ejemplares de *Elachistocleis* tanto en los que se hayan depositados en las colecciones, como los colectados en los viajes de campaña se observaron coloraciones distintas a las descriptas para *Elachistocleis bicolor*, *E. haroi*, o *E. skotogaster* que son las especies que actualmente habitan en Argentina (Vaira *et al.* 2012). En los ejemplares de colecciones estas variaciones estaban asociadas a poblaciones determinadas como *Elachistocleis bicolor*, *E. ovalis*, *E. ovalis bicolor* o determinaciones imprecisas (sp, aff. o cf).

El Análisis Discriminante permitió recuperar parcialmente los grupos reconocidos a priori (patrones y sus variantes) y asignarlos a especies ya descriptas o especies putativas. Los ejemplares asignados al patrón de coloración 3 forman un agrupamiento distinto de los otros individuos y la variable que discrimina entre los grupos es la longitud del cuerpo (LHC). El análisis de Varianza utilizando esta variable corporal mostró que hay diferencias significativas entre los patrones entre sí, estos ejemplares son de mayor tamaño respecto de los otros patrones (Figura 3.7, Tabla 3.2). Cabe destacar que estos individuos se diferencia también de los otros patrones por presentar el vientre manchado. Estas características concuerdan con la especie *E. skotogaster* (Lavilla *et al.* 2003). Si analizamos la distribución geográfica de este patrón, vemos que se distribuyen mayormente en el noroeste de Argentina y es característico de ambientes de Yungas (Figura 2.1, 3.9B, Burkart *et al.* 1999, Oyarzabal *et al.* 2018). Es necesario aclarar que hay registros bibliográficos de una población de Las Lomitas, Dpto Patiño en la provincia de Formosa cuyo diseño coincide con este patrón y fue determinada previamente como *E. skotogaster* (Schaefer *et al.* 2012). No obstante comparten con esta especie solo las características del sitio donde fueron encontradas (charcos temporarios en sitios antropizados) y de coloración (vientre manchado y manchas en ingles), por lo que es necesario analizar en profundidad otro set de caracteres y aspectos ecológicos para determinar fehacientemente si esta población corresponde a *E. skotogaster* representando así un registro fuera del ambiente de Yungas o si se trata de otra especie del género.

El otro agrupamiento formado en el análisis discriminante corresponde a los patrones cuyo vientre es immaculado. No es posible distinguir mediante las variables morfométricas agrupamientos diferenciados. Esto coincide con los resultados para poblaciones de Brasil de individuos de vientre immaculado, lo que indica que las variables morfométricas no son caracteres suficientes para diferenciar entre las especies del género de vientre sin manchas (Almeida Loredam 2015).

De acuerdo con los patrones de coloración dorsal y sus variantes dentro de este grupo, estos si nos permiten poder asociarlos a especies válidas de Argentina. Específicamente la combinación del diseño paravertebral similar a un pino y la línea longitudinal amarilla permitieron designar los individuos con estas características a la especie *E. haroi* (Pereyra *et al.* 2013). Si observamos la distribución geográfica de estas poblaciones muestran un gradiente desde noroeste a noreste abarcando desde la transición de Yungas a Chaco Seco y desde está hasta la transición con Chaco Húmedo (Figura 2.1,3.9A, Burkart *et al.* 1999, Pereyra *et al.* 2013, Oyarzabal *et al.* 2018).

Respecto del patrón de coloración 1, la ausencia de líneas u otros diseños dorsales coincide con las descripciones dadas para *E. bicolor*. No obstante, como fuera señalado en la introducción, esta especie presenta inconvenientes como la falta de caracteres diagnósticos claros o una localidad tipo de mayor precisión, por lo que consideré necesario describir a los individuos de Buenos Aires por pertenecer a la misma localidad tipo. Tomé estos ejemplares como referencia para tener un punto de comparación en relación a la variedad de diseños -asignadas como *E. bicolor*- y entre otras especies del género. Todos los ejemplares del patrón 1 incluidos los ejemplares de Buenos Aires coinciden con la coloración del ejemplar dibujado por Valenciennes en Guerin -Meneville (1838), que está depositado en el Museo de Historia Natural de Paris -MNHN 5029- y sería el ejemplar tipo colectado por Alcide d'Orbigny (Lescure *et al.* 2002, Lavilla *et al.* 2003). Cabe aclarar que el ejemplar tipo no presenta la coloración original dado el prolongado tiempo de colecta y a condiciones de conservación no adecuadas (Figura 3.4 A-B).

La distribución geográfica de este patrón de coloración y sus variantes ocupa el noreste y centro de Argentina, asociado a climas más húmedos abarcando numerosas ecoregiones (Figura 3.10A, Burkart *et al.* 1999, Oyarzabal *et al.* 2018). En el mapa vemos que la variante 1C alcanza

el límite sur de la distribución conocida para *E. bicolor* y no está presente (hasta el momento) en ambientes que correspondan a la Selva Paranaense. En el caso de la variante 1A se distribuye hasta la ecoregión del Espinal, y en caso de 1B está ampliamente distribuido (Figura 3.10). La diversidad de coloraciones y las variaciones en la morfometría en este patrón, se pueden relacionar a una variación geográfica como ocurre en otras especies de anuros con amplia distribución (Marcelino *et al.* 2009, Bao-Gen *et al.* 2010, Baraquet *et al.* 2010).

Diseños distintos a las especies que habitan en Argentina están representados por las variantes 2A y 2B caracterizados por la presencia de línea clara completa o incompleta, respectivamente. Tanto en la bibliografía como en ejemplares de colecciones estos ejemplares estaban determinados como *E. bicolor* ó *E. cf. bicolor* generando confusiones (López *et al.* 2017). Cuando comparamos el diseño de la variante 2A con otras especies del género, son similares a la especie *E. matogrosso* (Caramaschi 2010). Si observamos la distribución geográfica de la especie en Brasil y Paraguay, recientemente citada, vemos que está relacionada a la cuenca de los ríos Paraná y Paraguay (Caramaschi 2010, Brouard *et al.* 2015). La distribución geográfica del patrón en Argentina ocupa la región norte hasta Santa Fé, en localidades cercanas al Río Paraná siguiendo el mismo patrón de distribución asociado a la cuenca (Figura 3.11). La variante 2B presenta línea incompleta y generalmente se encontraba en simpatria con otros patrones con línea completa o sin línea, por lo que puede considerarse una variación de diseños (Figura 2.2, 3.10B). Si bien el carácter de la línea vertebral fue utilizado como carácter diagnóstico para describir a *E. matogrosso* por Caramaschi (2010) y en esta tesis para diferenciar entre patrones, su valor diagnóstico para diferenciar especies fue discutido por ser variable dentro de una misma población, similar a lo que ocurrió en las poblaciones aquí analizadas (Marinho *et al.* 2018).

Puesto que los caracteres morfológicos y morfométricos son útiles en una primera instancia para la diagnosis de una especie es importante reconocer y entender en que grado éstos pueden variar e identificar las causas de estas variaciones (Peloso *et al.* 2014). Las variaciones en los diseños de coloración es asignada a *E. bicolor*, en función de los resultados obtenidos, es probable que esta especie represente un complejo de especies o presente un amplio polimorfismo intrapoblacional como otras especies del género (Toledo *et al.* 2010, Piva *et al.* 2018). De manera

que el análisis de otros caracteres como biacústicos, osteológicos o larvales deben ser contrastados para esclarecer los conflictos taxonómicos.

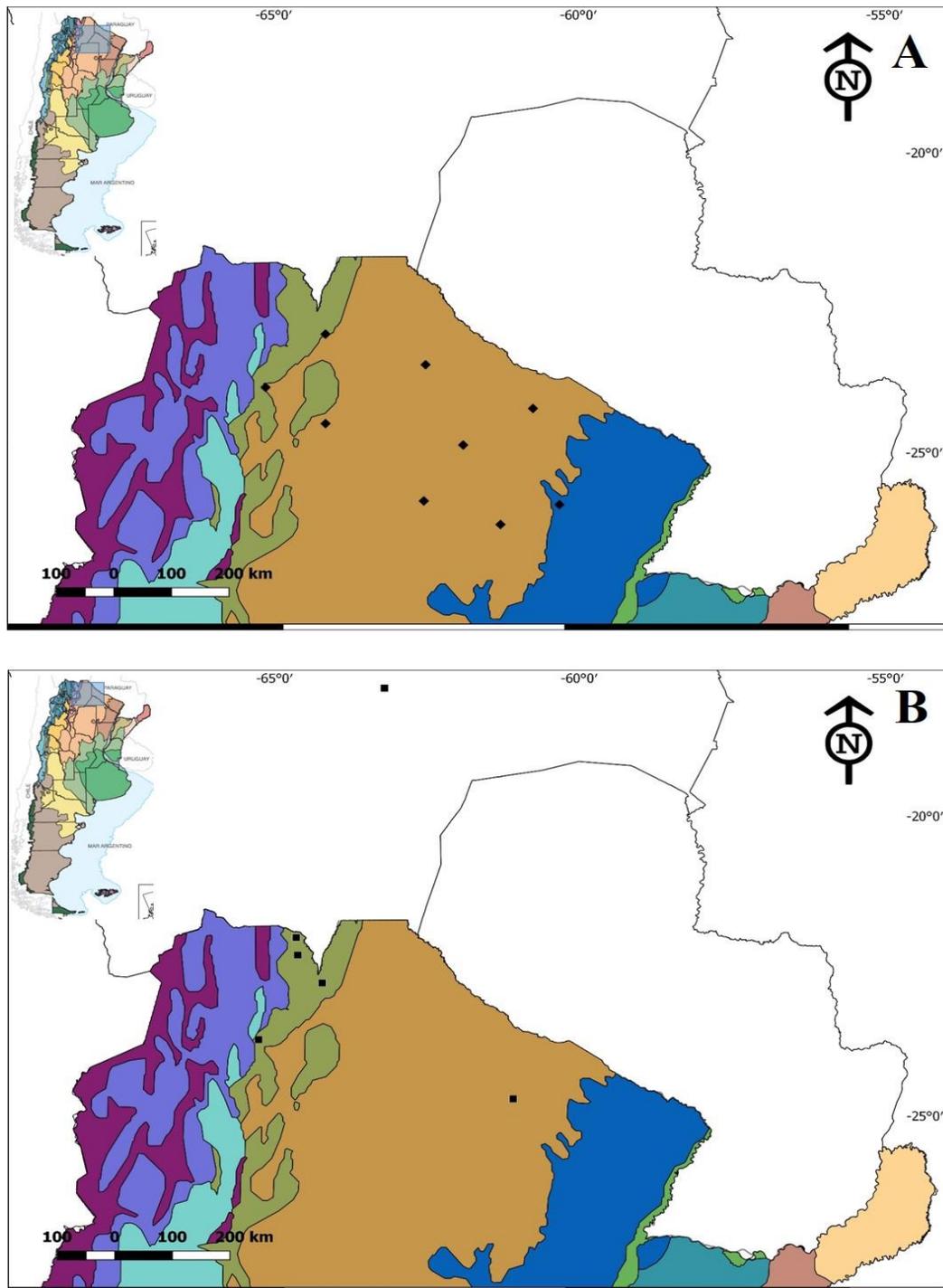


Figura 3.9: Mapas de distribución geográfica de *Elachistocleis* por ecoregiones de Argentina según Burkart *et al.* (1999). A: Patrón de coloración 2C. B: Patrón de coloración 3. ■ Chaco Húmedo; ■ Deltas e Islas del Paraná; ■ Esteros del Iberá; ■ Campos y Malezales; ■ Selva Paranaense; ■ Chaco Seco; ■ Yungas.

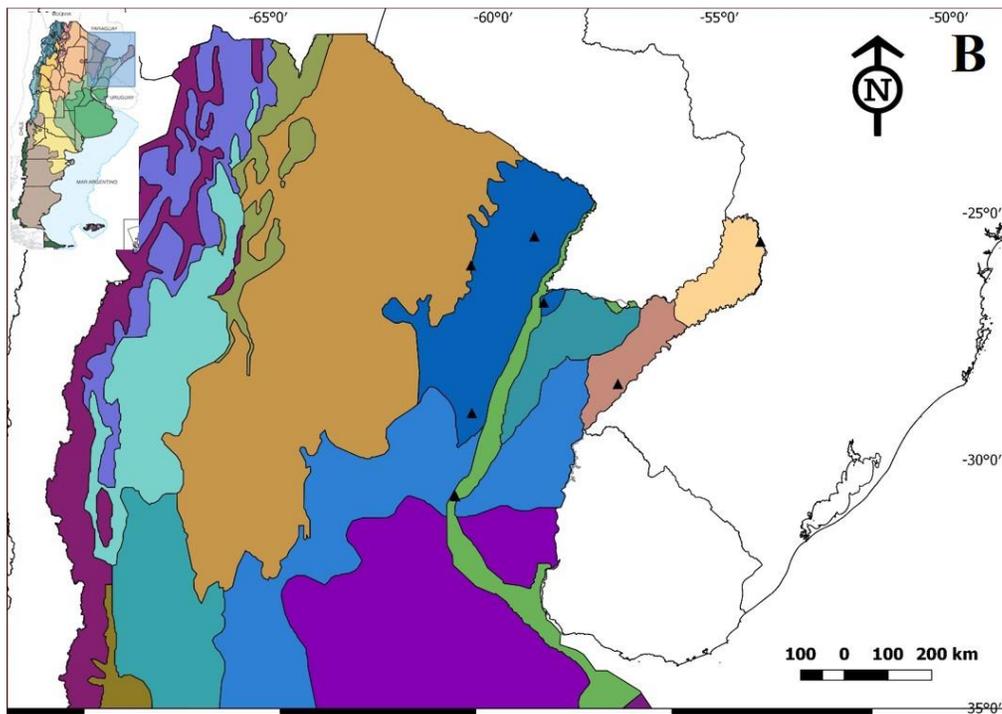
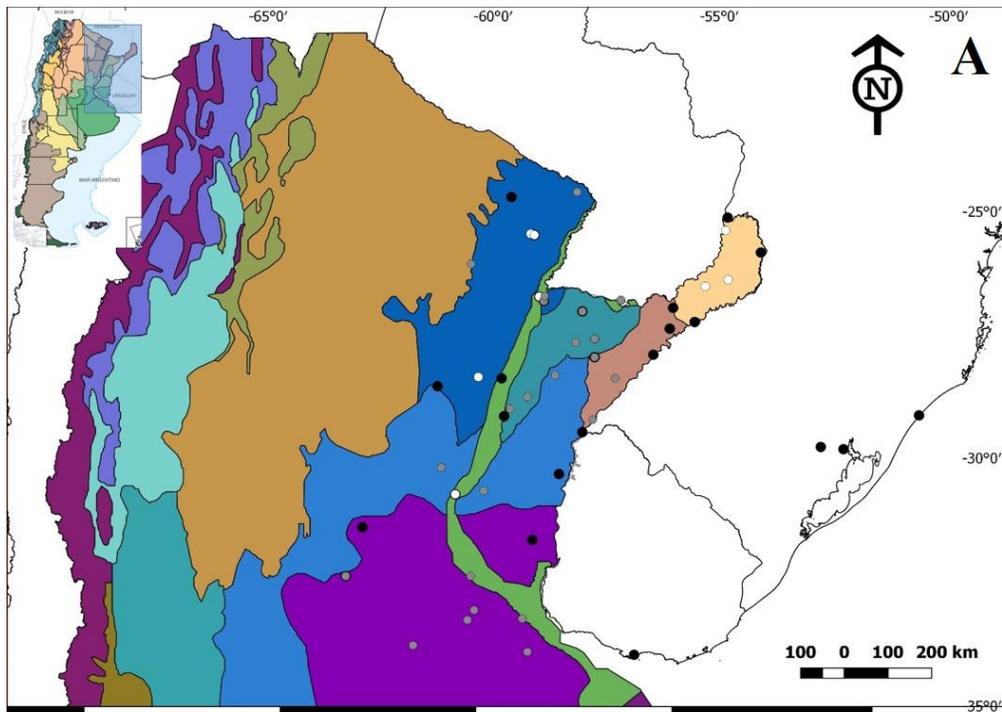


Figura 3.10: Mapas de distribución geográfica de *Elachistocleis* por ecoregiones de Argentina según Burkart *et al.* (1999). **A:** Patrón de coloración 1; círculos blancos: P1A, círculos negros: P1B, círculos grises P1C. **B:** Patrón de coloración 2B. ■ Chaco Húmedo; ■ Deltas e Islas del Paraná; ■ Esteros del Iberá; ■ Campos y Malezales; ■ Selva Paranaense; ■ Espinal; ■ Pampa; ■ Chaco Seco; ■ Yungas.

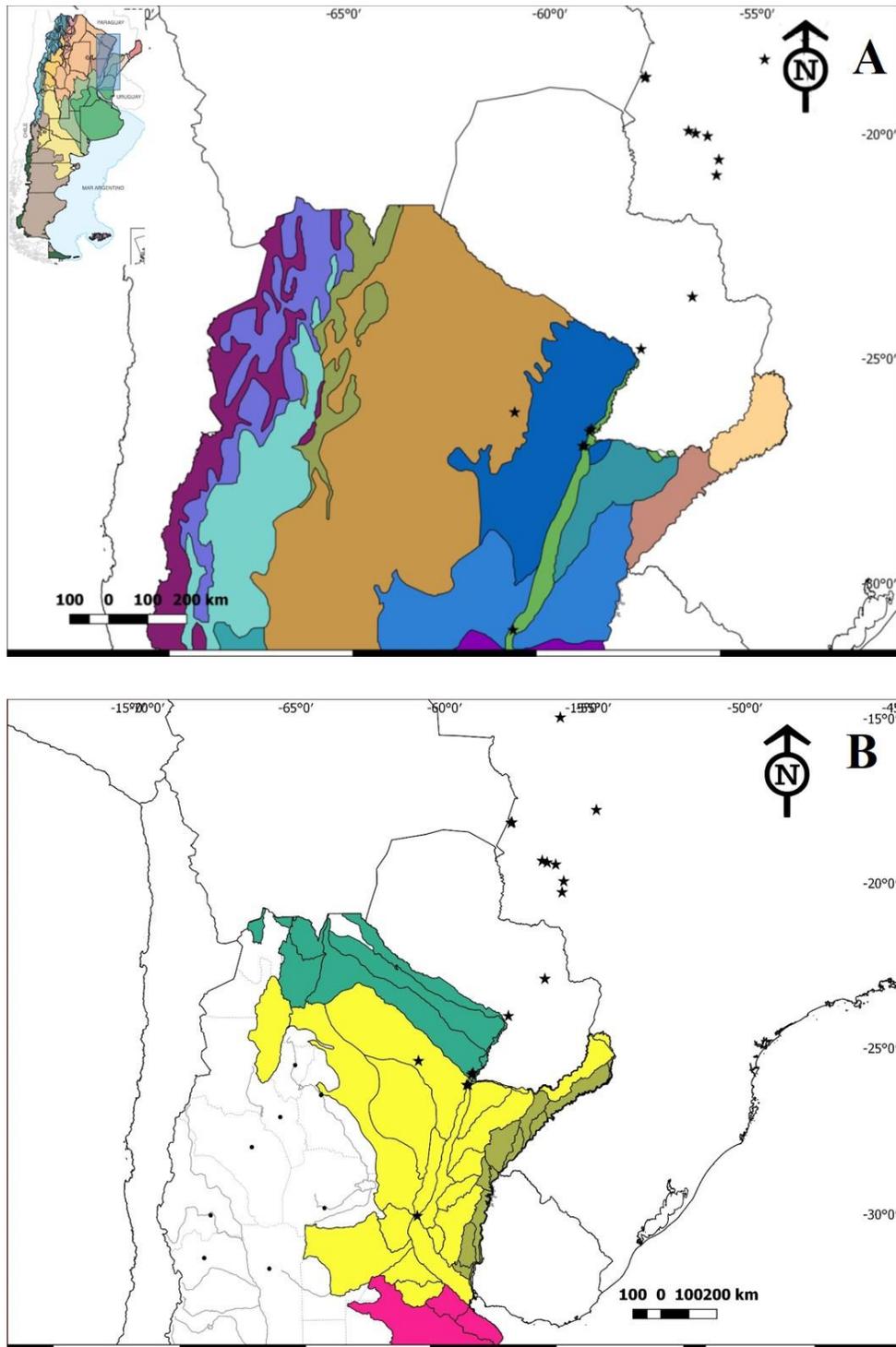


Figura 3.11: Mapas de distribución geográfica de *Elachistocleis* correspondiente a P2A. **A:** Distribución por ecoregiones de Argentina según Burkart *et al.* (1999). ■ Chaco Húmedo; ■ Deltas e Islas del Paraná; ■ Esteros del Iberá; ■ Campos y Malezales; ■ Selva Paranaense; ■ Espinal; ■ Pampa; ■ Chaco Seco; ■ Yungas. **B:** Distribución según la Cuenca del Plata. ■ Sistema del Río Paraguay; ■ Sistema del Río Paraná; ■ Sistema del Río Uruguay; ■ Sistema del Río de La Plata.

4. ESTUDIOS BIOACÚSTICOS

RESULTADOS

4.1. Caracterización general del canto

El canto de advertencia de *Elachistocleis bicolor*, *E. haroi* y *E. skotogaster* es un trino largo multipulsado con una modulación ascendente de frecuencia en la primera porción del canto. Presenta un armónico de mayor energía y la frecuencia fundamental coincide con la frecuencia dominante; adicionalmente se observan entre 1 y 2 armónicos (Figura 4.1). Las tablas 4.1 y 4.2 resumen las variables temporales y espectrales analizadas en cada población aclarando a que unidad operacional corresponde.

La mayor actividad de los individuos se dió luego de abundantes precipitaciones y hasta tres días posteriores. Los sitios de canto son pastizales bajos de gramíneas, en ambientes relativamente conservados como antropizados. En todas las poblaciones registradas, los machos vocalizaban en cuerpos de agua temporarios formados por precipitaciones. La posición en la que vocalizaban fue similar en todos los individuos, erguidos con la cabeza hacia arriba con los miembros inferiores generalmente sumergidos en el agua y los superiores apoyados sobre la vegetación (Figura 4.3). Junto con *Elachistocleis* vocalizaban en los mismos cuerpos de agua, otros anuros de los géneros *Physalaemus*, *Scinax*, *Rhinella*, *Odontoprhnus*, *Dendropsophus* y *Boana*.

Análisis interpoblacionales: La regresión lineal de los parámetros acústicos respecto de la temperatura del aire mostró que esta variable ambiental tiene asociación positiva y significativa sobre la tasa de pulso ($r= 0.49$; $p= 0.00$), tasa de canto ($r= 0.10$; $p= 0.02$), pulsos por canto ($r= 0.07$; $p= 0.05$) y con la frecuencia dominante ($r= 0.11$; $p= 0.01$). Con la duración del canto la relación no es significativa ($r= 0.02$; $p= 0.31$).

Los resultados del Análisis de Componentes Principales explican la variabilidad de los datos en los dos primeras componentes (C1 y C2) en un 99%. La variable acústica de mayor peso en C1 es la frecuencia dominante y adicionalmente en C2 es el número de pulsos por canto (Figura 4.4). Observando el gráfico es posible distinguir dos grupos respecto a la C2, las poblaciones se agrupan según si la frecuencia dominante es inferior o superior a los 5000hz.

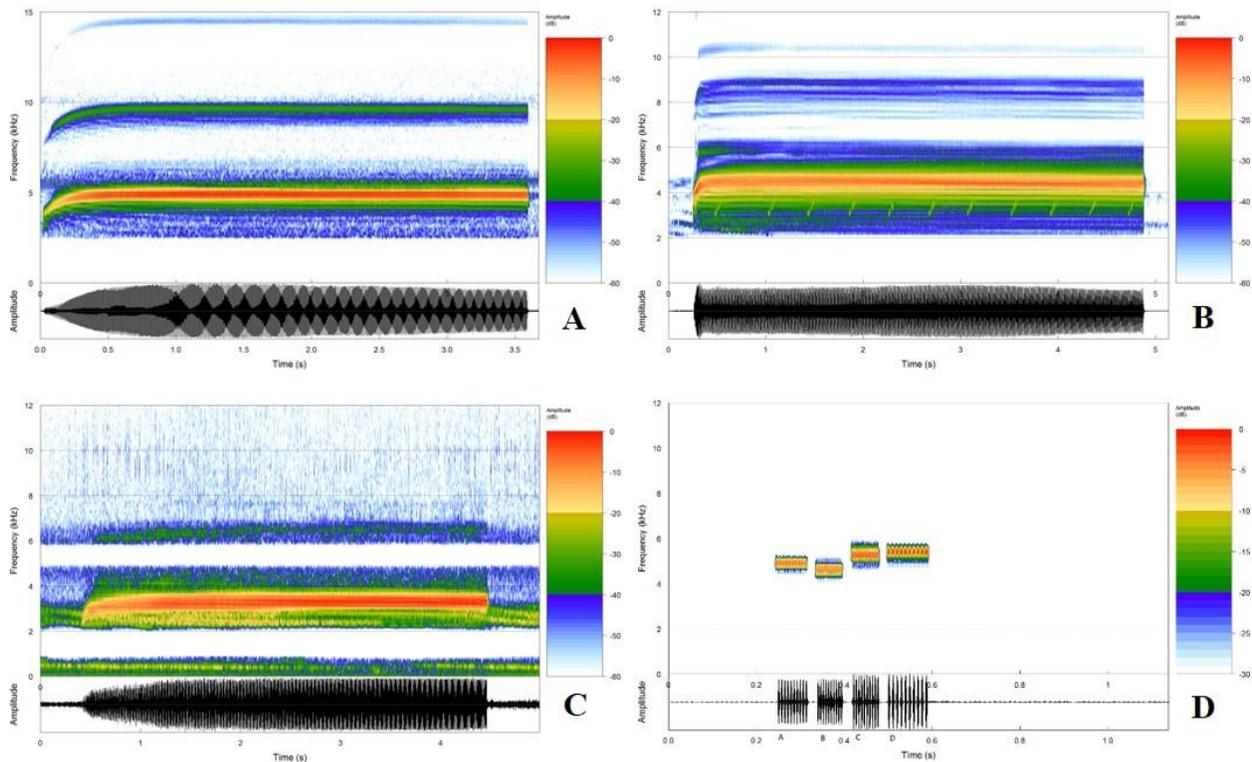


Figura 4.1: Sonograma (parte superior) y oscilograma (parte inferior) del canto de advertencia de *Elachistocleis*. **A:** canto de anuncio de *bicolor* (voucher FA148, La Carlota, Dpto Juez Celman, Córdoba. 21°C aire, 24°C agua). **B:** canto de anuncio de *E. haroi* (voucher FA023, El Algarrobal, Dpto Gral Belgrano Jujuy. 20.2°C aire, 21.7°C agua). **C:** canto de anuncio de *E. skotogaster* (sin voucher, El Duraznito, Dpto Gral Belgrano, Jujuy. 17.8° C aire). **D:** cuatro poblaciones distintas de individuos de *Elachistocleis* correspondiente a individuos del patrón de coloración 1 a cada lado del Río Paraná, cada segmento equivale a 1 minuto. De izquierda a derecha FA148 La Carlota (Córdoba), FA028 Pcia. R. S. Peña Chaco), FA048 Corrientes Capital (Corrientes), FA156, Paraná (Entre Ríos).

Los resultados del análisis discriminante (Figura 4.5) clasificando a priori los individuos por patrones de coloración mostraron solapamientos en los agrupamientos. El total de la varianza se explica en 4 ejes, los dos primeros ejes canónicos explican el 91% de la varianza. En el primer eje la frecuencia dominante y la tasa de pulsos fueron los parámetros de más peso para discriminar entre patrones. Asimismo en el eje 2 los parámetros de mayor peso fueron la frecuencia dominante y los pulsos por canto. El porcentaje de individuos correctamente clasificados fue de 44%. En el gráfico se observa un grupo formado por la población que comparte el patrón de coloración 2C, por otra parte la población caracterizada por el patrón 2A y finalmente los agrupamientos formados por las poblaciones con el patrón 1 (A, B Y C) y el

patrón de coloración 2B están solapados. El patrón de coloración P3 está representado por los datos de bibliografía (Lavilla *et al.* 2003).

El análisis de varianza tomando todas las variables del canto e ingresando la temperatura como covariable (MANCOVA), con todas las unidades operacionales muestra que existen diferencias acústicas significativas (Wilks Lambda= 0.17 gl. 30 $p < 0.0001$). El test a posteriori de Hottelling muestra diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las unidades operacionales P2A, P2C y P3 entre ellas y con las otras unidades. Asimismo entre las unidades P1A, P1B P1C y P2B no hay diferencias significativas.

Un tipo de vocalización distinta del canto de advertencia se registró en la población de Paraná (Entre Ríos). Durante una interacción entre dos individuos que se encontraban próximos (aprox. 30 cm), uno de ellos emitía un sonido diferente. Es un sonido más corto ($x=0.2s$ $n=5$), multipulsado ($x=40.8$ pulsos por canto), con una tasa de pulso de 174.3 pulsos/s y una frecuencia dominante de 4823.4 Hz. No tiene modulación de la frecuencia y no se observan armónicos, estos cantos fueron emitidos con el canto de advertencia (Figura 4.2)

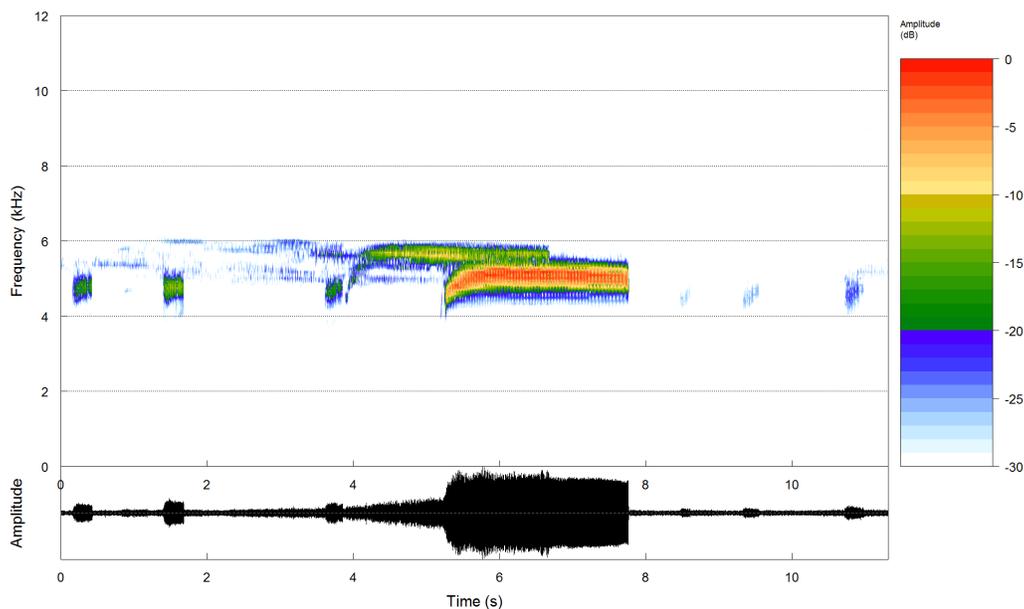


Figura 4.2: Sonograma (parte superior) y oscilograma (parte inferior) del canto territorial de *Elachistocleis* del patrón de coloración 1 correspondiente a una población de Paraná Entre Ríos, 20.9°C aire, 24.5°C agua.

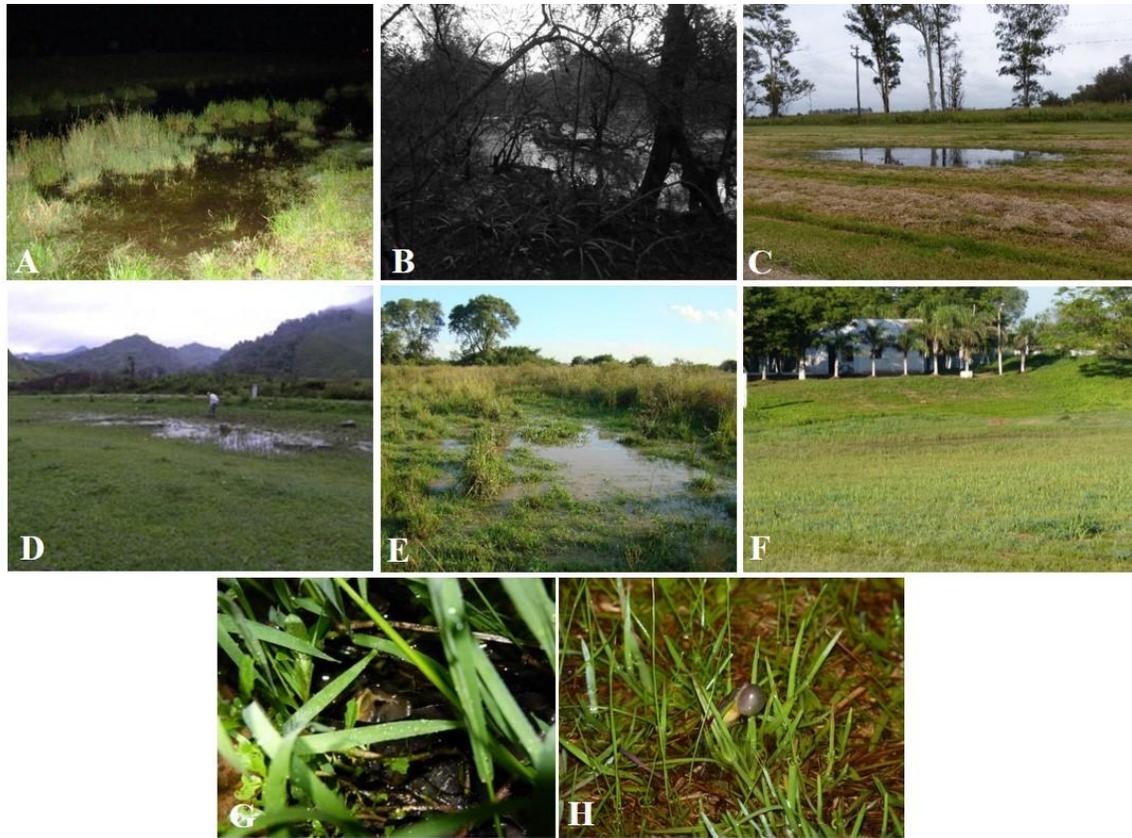


Figura 4.3. Sitios y posición de vocalización de los individuos de *Elachistocleis*. **A:** charco temporario de la localidad de Pcia. R. S. Peña (Dpto Independencia, chaco). **B:** charco temporario de la localidad de fuerte esperanza (Dpto Güemes, Chaco). **C:** charco temporario de la localidad de la La Carlota (Dpto Juarez Celman, Cordoba). **D:** charco temporario de la localidad de El Duraznito (Dpto Gral Belgrano, Jujuy). **E:** charco temporario de la localidad Mercedes (Dpto Mercedes, Corrientes) **F:** charco temporario de la localidad de Pampa del Infierno (Dpto Almirante Brown, Chaco). **G-H:** machos de *Elachistocleis* correspondientes a P1 de Mercedes (Dpto Mercedes) e Isla San Alonso (Dpto Ituzaingó) en la provincia de Corrientes.

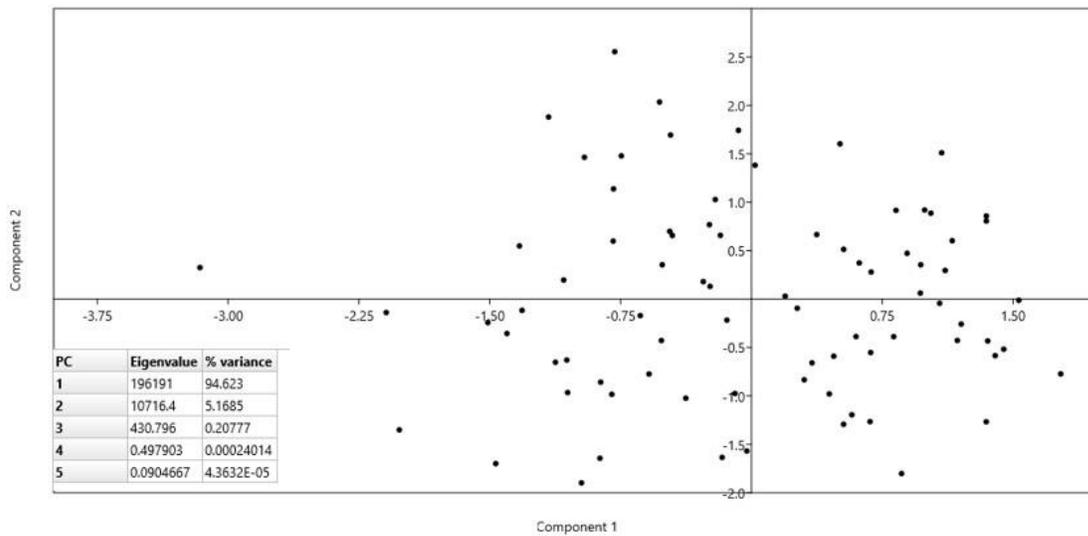


Figura 4.4: Análisis de Componentes Principales de todos los cantos de anuncio medidos de individuos de *Elachistocleis*. La componente 1 explica el 94.6% de la variabilidad de los datos y la componente 2 el 5.1%.

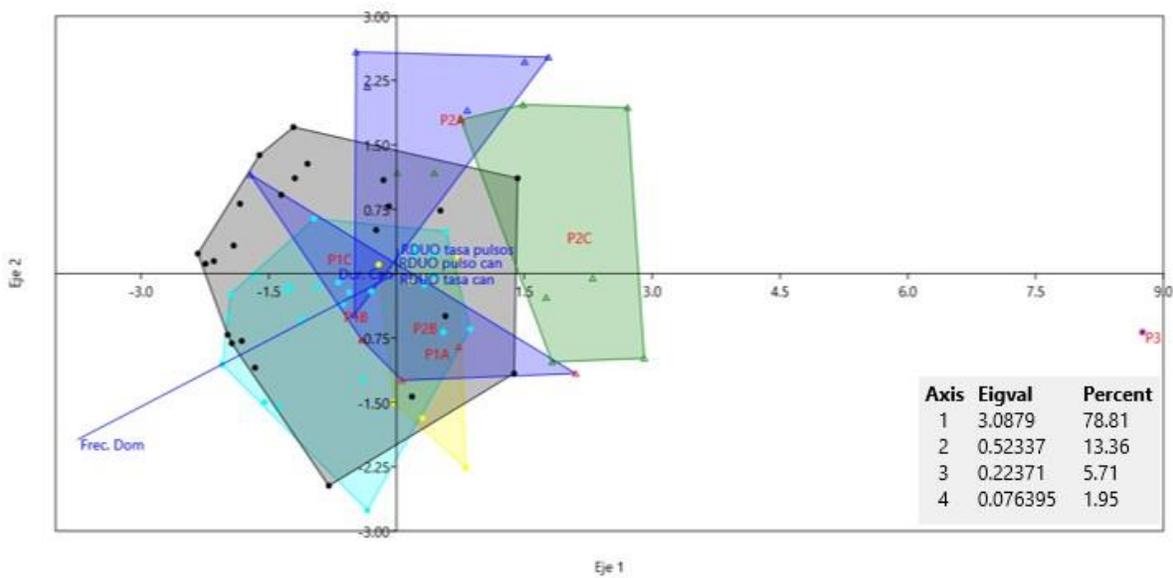


Figura 4.5: Análisis discriminante de parámetros acústicos comparando las poblaciones de *Elachistocleis* (diferenciadas por unidades operacionales) que se distribuyen en Argentina. El Eje 1 explica el 78.8% de la variabilidad y el eje 2 13.3%. Círculos: P1A amarillo, P1B: turquesa, P1C: negro. Triángulos: P2A: azul, P2B: rojo, P2C: verde. Asterístico: P3.

Tabla 4.1: Variables temporales y espectrales del canto de advertencia de poblaciones de *Elachistocleis* correspondientes al patrón de coloración 1 de diferentes localidades de Argentina y Paraguay, “n” indica el número de individuos registrados. Se presentan en la primera línea promedio y desvío y el rango entre paréntesis.

Variables del canto	Capitán Solari, Chaco (P1B) n=11	Pcia. R.S.Peña, Chaco (P1C-P2B) n=6	Capital, Corrientes (P1A,B,C) n=12	Paso Florentín, Corrientes (P1B,C) n=5	Cnia Pellegrini, Corrientes (P1C) n=1	Morombí, Paraguay (P1B) n=2
Duración del canto (s)	3 ± 0.9 (1.8 - 4.1)	2.8 ± 0.5 (2.1 - 3.3)	2.5 ± 0.5 (1.7 - 3.3)	2 ± 0.5 (1.6 - 3.1)	2.4 ± 0.1 (2.2 - 2.6)	2.4 ± 0.6 (1.9 - 3.1)
Tasa de pulsos (p/s)	132.8 ± 7.2 (125.3 - 142.8)	179 ± 9.8 (170 - 192.3)	152.1 ± 12.6 (125 - 166)	139.6 ± 5.3 (138.5 - 154.2)	141.9 ± 2.7 (138.8 - 144.9)	171.6 ± 5.5 (166.7 - 178.6)
Pulsos por canto	408.2 ± 131.8 (232.8 - 545.3)	498.9 ± 68.9 (406.8 - 577.9)	376.9 ± 77 (262.5 - 511)	310.2 ± 85.3 (232.6 - 451.7)	345.1 ± 15.4 (314.7 - 365.4)	415.7 ± 112.1 (310 - 553.6)
Duración del pulso (ms)	5.1 ± 0.0 (5 - 6)	4.4 ± 0.0 (4 - 5)	4.8 ± 0.0 (3.8 - 6.4)	4.3 ± 0.0 (4.1 - 5.1)	5.9 ± 0.0 (3 - 7)	4.2 ± 0.0 3.1 - 6
Tasa de cantos (c/m)	2.6 ± 1.2 (1.7 - 3.9)	3 ± 0.4 (2.5 - 3.83)	3.4 ± 0.9 (2.2 - 5.7)	2.3 ± 0.6 (3.2 - 1.8)	2.5 -----	2.2 ± 0.3 (2 - 2.4)
Frecuencia Dominante (Hz)	4697.1 ± 281 (4289.3 - 4909.6)	4744.3 ± 149.6 (4518.7 - 4884.3)	5256.5 ± 554.1 (4687.5 - 5625)	5253 ± 262.1 (4875 - 5546)	5100.9 ± 83.7 (4995.7 - 5254.1)	5196.7 ± 150.8 4995.7 - 5426.4
Frecuencia Inicial (Hz)	3723.7 ± 389.4 (3301.7 - 4134.3)	3443.4 ± 332 (3028.1 - 3835.2)	3643.2 ± 644 (2662.5 - 4706.2)	4056.9 ± 170 (3859.3 - 4283.6)	3225.2 ± 524 (2325 - 3703.7)	4536.3 ± 104.3 (4392.8 - 4651.2)

Banda de Frecuencia (Hz)	4062.5 - 5221.2	3974.3 - 5437.8	4345 - 5988.9	4492.6 - 5909.4	4272.5 - 5716.1	4580.6 - 5196.7
Modulación de la frecuencia (pulsos)	58.5 ± 26.2 (32.3 - 89.4)	69.9 ± 31.3 (33.4 - 116.9)	64.8 ± 28.7 (32.7 - 143.5)	65.1 ± 13.5 (40.7 - 77.8)	44.5 ± 30.3 (19.3 - 119)	54.9 ± 11.9 (43.8 - 71.3)
Temp. °C aire	19	29.5	22.4	24.4	25.1	24.5
Temp. °C agua	21		24.4	27.7		

Tabla 4.1: Continuación.

Variables del canto	Bonpland, Corrientes (P1C) n=1	Esquina, Corrientes (P1C) n=6	San Alonso, Corrientes (P1A,C) n=6	San Vicente, Misiones n=2	Paraná; Entre Ríos (P1C) n=8	La Carlota, Córdoba (P1A,B,C) n=9
Duración del canto (s)	2.1 ± 0.2 (2 - 2.4)	2.7 ± 0.5 (1.7 - 3.2)	3 ± 0.5 2.4 - 3.5	1.8 ± 0.2 (1.7 - 2)	2.8 ± 0.4 (1.9 - 3.3)	3.3 ± 0.6 (2.4 - 4.1)
Tasa de pulsos (p/s)	128.7 ± 0.8 (128.2 - 129.8)	118.6 ± 7.3 (110.1 - 132.6)	120.7 ± 4.3 (116.3 - 125)	150.8 ± 3.6 (148.2 - 153.3)	167.8 ± 6.9 (151.5 - 172.4)	145.9 ± 6.9 (137.6 - 154.3)
Pulsos por canto	273.5 ± 20.5 (253.9 - 310.5)	317.3 ± 49.9 (203.3 - 360.8)	358.1 ± 76.4 (281.7 - 434.6)	276.6 ± 34 (252.5 - 300.6)	475.7 ± 75.1 (313.3 - 559.2)	480 ± 73.5 (367 - 570.6)
Duración del pulso (ms)	5.8 ± 0.0 ---	5.7 ± 0.0 (5.1 - 6.4)	5.5 ± 0.0 (5.5 - 5.9)	4.8 ± 0.0 (4.6 - 4.9)	4.2 ± 0.0 (3.9 - 4.8)	5 ± 0.0 4.7 - 5.3
Tasa de cantos (c/m)	1.7 ---	2.4 ± 0.74 (1.6 - 3.9)	2.2 ± 0.3 (1.7 - 2.4)	2.2 ± 0.1 (2.2 - 2.3)	3.2 ± 1.2 (2.2 - 5.6)	2.4 ± 0.4 (2.1 - 3.2)
Frecuencia Dominante (Hz)	5182.3 ± 64.8 (5081.8 - 5254.1)	5353.3 ± 312.3 (4664.1 - 5732.6)	5000 ± 218.8 (4781.2 - 5218.7)	4267.9 ± 301.6 4054 - 4481.24	5268.5 ± 325.9 4565.1 - 5541.2	4746.3 ± 191.2 4364 - 4952.7
Frecuencia Inicial (Hz)	3804.2 ± 35.2 (3789.8 - 3876)	4284.8 ± 230.6 (3929.8 - 4541.6)	3414.1 ± 242.2 (3171.9 - 3656.3)	3182.8 ± 338.1 (2943.8 - 3421.9)	4087.7 ± 483.3 (3301.7 - 4565)	3626.5 ± 353.4 (2928.5 - 3962.1)
Banda de Frecuencia (Hz)	5678.4 - 4656.4	4667.4 - 5881.8	4242.2 - 5539.4	3719.1 - 4873.7	4640.3 - 5939.1	4212.6 - 5201
Modulación de la frecuencia (pulsos)	56.5 ± 15 (40.7 - 75.5)	52.1 ± 15.5 (27 - 67)	45.7 ± 0.2 (45.6 - 45.9)	58.8 ± 2.2 (57.2 - 60.3)	84.8 ± 27.6 (46.8 - 128.6)	69.6 ± 11.8 (51.2 - 88.6)

Temp. °C aire		19.2			22.3	21.1
Temp. °C agua	23.5	21.5	21	25	24.9	24.9

Tabla 4.2: Variables temporales y espectrales del canto de advertencia de poblaciones de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 2 de diferentes localidades de Argentina y Paraguay, “n” indica el número de individuos registrados. Se presentan en la primera línea, promedio y desvío y el rango entre paréntesis

Variabes del canto	Pampa del Infierno, Chaco (P2C) n= 2	El Algarrobal, Jujuy (P2C) n= 7	La Leonesa, Chaco (P1B, P2A) n= 9	Colonia Benitez, Chaco (P2A) n=2	Resistencia, Chaco (P2A,B) n=4	Asunción, Paraguay (P2A) n= 2
Duración del canto (s)	1.4 ± 0.4 (1.1 - 1.7)	3 ± 1.2 (1.2 - 4.9)	2.4 ± 0.7 1.7 - 3.6	2 ± 0.4 1.4 - 2.5	3 ± 0.18 2.82 - 3.26	1.5 ± 0.4 0.7 - 1.8
Tasa de pulsos (p/s)	177.3 ± 1.5 176.3 - 178.4	144.1 ± 21.9 117.4 - 336.8	168 ± 33 128.8 - 199.2	180.3 ± 4.5 175.4 - 185.2	133.4 ± 2.90 129.8 - 136.9	184 ± 5.2 178.5 - 188.7
Pulsos por canto	251.9 ± 68.1 203.9 - 300.1	422.1 ± 152 198.5 - 644	399.7 ± 110.4 224.4 - 487	357.3 ± 79.7 240.4 - 443.8	405.2 ± 15.1 386.7 - 423.8	276.3 ± 79.7 133.9 - 337.7
Duración del pulso (ms)	3.7 ± 0.0 3.6 - 3.8	4.4 ± 0.0 3.8 - 5	4.6 ± 0.0 3.8 - 5.6	4.1 ± 0.0 3 - 6	5 ± 0.0 4 - 5	4 ± 0.0 2 - 5
Tasa de cantos (c/m)	1.5 ± 0.6 1.1 - 1.9	2.5 ± 0.6 1.8 - 6.9	3.8 ± 0.9 2.4 - 4.6	2.3 ± 0.5 1.9 - 2.6	2 ± 0.4 1.6 - 2.6	2.9 ± 1.2 2.1 - 3.8
Frecuencia Dominante (Hz)	4556.2 ± 53 4518.8 - 4593.7	4429.9 ± 126.6 4300.7 - 4593.7	5002.5 ± 254.1 4718.7 - 5343.8	4148.7 ± 148.4 3962.1 - 4306.6	4890.6 ± 140.3 4718.7 - 5062.5	4651.2 ± 109 4478.9 - 4737.3
Frecuencia Inicial (Hz)	3457.5 ± 205.2 3312.5 - 3602.7	3533.9 ± 189.4 3273 - 3750	4606.2 ± 484.9 4000 - 5062	3445.3 ± 459 2584 - 3789.8	3890.6 ± 242.4 3593.7 - 4187.5	4249.2 ± 265 3962.1 - 4651.2
Banda de Frecuencia (Hz)	3790.2 - 5418.9	3663.9 - 5063.2	4299.4 - 5560.7	3220.2 - 4926.9	4172.6 - 5471.7	3981.6 - 5154.5

Modulación de la frecuencia (pulsos)	77.7 ± 18.8 64.4 - 91	77.8 ± 36.2 126.6 - 35	48.5 ± 16.8 29 - 65.4	69 ± 17.3 51.6 - 98.1	46.2 ± 11.2 32.4 - 60	40 ± 11.4 22.7 - 55
Temp. °C aire	25	20.2	24.1	21.7	20.9	24.2
Temp. °C agua	26.1	22.7	31.1	24	21.4	26.6

4. ESTUDIOS BIOACÚSTICOS

DISCUSIÓN

La estructura del canto de advertencia en los anuros está estereotipada y las variaciones en sus propiedades pueden deberse a múltiples factores ecológicos y/o fisiológicos (Duellman y Trueb 1986, Gerhardt 1991). En el canto de advertencia de todos los individuos de *Elachistocleis* analizados en este trabajo se observó la misma configuración básica: un trino sostenido multipulsado con una modulación ascendente de la frecuencia en la primera porción del canto. Esta estructura es compartida en todos los cantos de advertencia conocidos para el género (Figura 4.1A-C, Nelson 1972, 1973, Duellman 1997, Kwet y Di Bernardo 1998, Lavilla *et al.* 2003, Toledo *et al.* 2010, Fonseca *et al.* 2012, Nunes de Almeida y Toledo 2012, Pereyra *et al.* 2013, Pansonato *et al.* 2018). Los diferentes sitios donde vocalizaban los machos de *Elachistocleis* compartían las mismas características, del mismo modo que es similar la posición de los machos vocalizando. Estas observaciones coinciden en otras especies del género *Elachistocleis* (Nelson 1973, de la Riva 1996, Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013, Pansonato *et al.* 2018, *obs. pers.*).

Si bien los individuos comparten la configuración general, los parámetros acústicos tanto temporales como espectrales mostraron una amplia variación entre las poblaciones argentinas estudiadas aquí. El uso de la bioacústica es una herramienta de valor para clarificar aspectos taxonómicos entre entidades que representan complejos de especies debido a su amplia variabilidad morfológica o cuando son especies crípticas (Angulo *et al.* 2003, Felgueiras y Caramaschi 2004, Kuramoto y Joshy 2006, Reichle 2006). En este sentido comparamos los datos acústicos obtenidos y analizados en esta tesis con información bibliográfica.

En Argentina las poblaciones de *Elachistocleis* registradas mostraron variaciones en los parámetros acústicos tanto temporales como espectrales. Estas variaciones mostraron diferencias significativas entre los patrones que se reflejaron en los gráficos de dispersión del CPA y AD. Las poblaciones mostraron una tendencia a la separación de dos grupos en función de la frecuencia dominante respecto a los lados del río (Figura 4.1 D, 4.4 y 4.5). El

río Paraná es una barrera histórica que puede tener influencia en la distribución y abundancia de ciertos taxones de herpetozoos. Ejemplos de este patrón de distribución observamos en anuros como *Rhinella azarai*, *Chacophrys pierotti*, *Odontophrynus lavillai* y dentro de reptiles *Teius teyou*, *Kentropyx viridistriga*, *Ameivula apipensis*, *Erythrolamprus poecilogyrus schotti*, *Micrurus pyrrhocryptus* (Álvarez *et al.* 2002, Vaira *et al.* 2010, Arias *et al.* 2018). En este sentido sería importante ver las variaciones acústicas que ocurren en otros taxones que habitan a ambos lados del río.

Valores de frecuencia dominante por encima de 5000Hz como los registrados para los individuos de P1B y P1C fueron descriptos para poblaciones determinadas como *E. bicolor* de Bolivia y Venezuela (De la Riva *et al.* 1996, Reichle 2006, Tárano 2010). Cabe aclarar que no hay registros acústicos de individuos topotipos de ninguna de estas especies que permitan comparaciones y así asegurar la identidad de las especies. No obstante, tanto los individuos analizados como los de Bolivia comparten características de coloración con *E. bicolor*. Adicionalmente poblaciones con coloración afin a esta especie presentan registros acústicos menores a 5000Hz y se distribuyen hacia el oeste del río Paraná. Opto por considerar las diferencias acústicas en el patrón 1 como variaciones geográficas interpoblacionales en base a la distribución de la especie, como ocurre en otras especies de anuros de amplia distribución (Figura 2.1, Bernal *et al.* 2005; Grenat *et al.* 2013, Magrini *et al.* 2013; Carvalho *et al.* 2013).

Registros con frecuencia dominante inferior a 5000hz se observaron en individuos hacia el este del Río Paraná coincidentemente con una mayor variación en los diseños de coloración. Ejemplares que comparten el patrón de coloración 2A tienen características acústicas que se encuentran dentro del rango de variación de *E. matogrosso* (Pansonato *et al.* 2018, Marinho *et al.* 2018). Adicionalmente cabe destacar que comparten las características morfológicas, de coloración y un patrón de distribución geográfica que acompaña el curso de los ríos Paraguay y Paraná (Figura 3.11B, Caramaschi 2010). En el caso de la variante 2B los registros acústicos que se analizaron corresponden a individuos que se encontraban en el mismo sitio con los individuos del diseño P2A.

La variante P2B fue registrada en dos localidades El Algarrobal, Dpto Manuel Belgrano en Jujuy y en Pampa del Infierno Dpto Almirante Brown en la provincia del

Chaco. Ambos registros acústicos presentan características espectrales similares y a la vez coinciden con los valores descriptos para *E. haroi* (Pereyra *et al.* 2013). La primera población se trata de la especie antes mencionada dado que son registros acústicos de individuos topotípicos. En el caso de los individuos del Chaco las características temporales fueron distintas a los individuos de Jujuy debido a las diferencias en la temperatura en ambas localidades. Debido a que los anuros son ectotérmicos, los procesos metabólicos pueden ser afectados por la temperatura del medio y el mecanismo de vocalización involucra contracción muscular y la temperatura puede regular el ritmo de esta actividad (Navas 1996, Wells 2007, Steelman y Dorcas 2010). No obstante fueron determinados como *E. haroi* por tener características acústicas espectrales muy similares además de la combinación de caracteres de coloración dorsal inequívocos y compartir las características de distribución geográfica ya que la nueva localidad se encuentra en la ecoregión del Chaco Seco (Burkart *et al.* 1999, Pereyra *et al.* 2013, Caballero *et al.* 2014, Figura 3.11A).

El significado de las vocalizaciones está dado de acuerdo al contexto en el que son emitidas (Angulo 2006). El comportamiento territorial es característico de especies con periodos largos de reproducción y este tipo de canto evitaría el combate físico (Wells, 1977, Kokubum y Giaretta, 2005). En la figura 4.2 se observan dos cantos de individuos distintos y una serie de cortas vocalizaciones previas. Las características temporales y espectrales como las del contexto en la que se emitieron coinciden con los registros para *E. cesarii* determinados como cantos territoriales (Giaretta *et al.* 2012).

5. ESTUDIOS OSTEOLÓGICOS

RESULTADOS

Se describen las características osteológicas compartidas por todos los ejemplares analizados y posteriormente se mencionan las características particulares. La descripción se basa en un ejemplar de Mercedes, Corrientes determinado previamente como *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258.

5.1 Descripción general

Características Craneales (Figura 5.1):

Cráneo deprimido, ligeramente más largo que ancho, sin crestas ni ornamentaciones. El ancho máximo se corresponde con la articulación mandibular.

Neurocráneo:

Elementos endocondrales: Cápsulas nasales prominentes, cartilagosas aunque mineralizadas en región media. El piso de las cápsulas, formado por el *solum nasi*, se extiende hacia atrás hasta el esfenotmoides. El *septum nasi* se prolonga hacia adelante en un proceso internasal. El *planum anterorbitale* forma la pared posterior de las cápsulas y se extiende en sentido oblicuo, desde el foramen orbitonasal hacia el maxilar. Posterolateralmente a las cápsulas se ubican los esfenotmoides pares. Estos tienen una extensión dorsoventral y constituyen la pared anterolateral de la caja craneana, con el foramen orbitonasal en la porción vertical. Posteriormente la cara ventral se une con el cartílago basicranial y dorsalmente con el proótico, mediante unión sincondrótica.

Los proóticos también se ubican dorsoventralmente y forman la pared posterolateral de la caja craneana. En la cara dorsal presentan un proceso anterior y hacia los laterales se desarrolla una cresta parótica que cubre la cápsula ótica. Ventralmente presentan los forámenes homónimos.

Los exooccipitales están unidos dorsalmente por el *tectum sinoticum*, y fusionados al proótico respectivo; ventralmente ambos huesos están en contacto con el cartílago basicraneal. Los cóndilos occipitales son pedunculados y están fuertemente osificados.

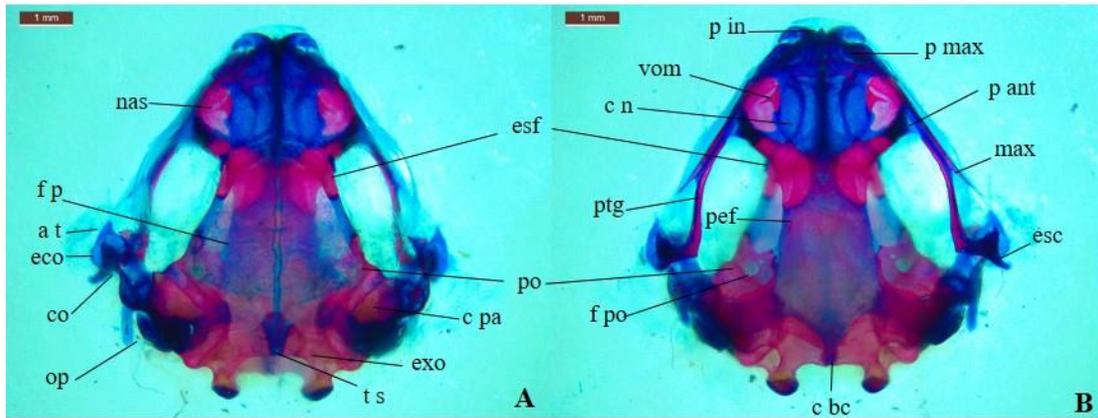


Figura 5.1: Cráneo de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. **A:** vista dorsal. **B:** vista ventral. Barra de escala 1mm. Referencias: **at:** anillo timpánico, **c bc:** cartílago basicraneal; **c n:** cápsula nasal; **c pa:** cresta parótica; **co:** columela; **eco:** extracolumela; **esc:** escamoso; **esf:** esfenotmoide; **exo:** exoccipital; **fp:** frontoparietal; **f po:** foramen proótico; **max:** maxilar; **op:** opérculo; **p ant:** planun anteorbital; **pef:** paraesfenoides; **p in:** proceso internarial; **pmax:** premaxilar; **po:** proótico; **ptg:** pterigoides; **ts:** tectum sinoticum; **vom:** vómer.

Aparato plectral: La extracolumela es cartilaginosa y semicircular. La *pars plectri interna* es ósea, redondeada y la *pars media* o columela es una barra ósea delgada, con los extremos ensanchados. Opérculo ovalado, cartilaginoso, pero fuertemente mineralizado. Anillo timpánico cartilaginoso en forma de “C”; lleva una prolongación triangular.

Elementos dérmicos: Nasaes grandes, completamente osificados, que cubren totalmente las cápsulas y parcialmente la porción dorsal del esfenotmoides. Frontoparietales también de gran extensión, no contactan en la línea media y dejan ver la fenestra frontoparietal como una línea estrecha. Se unen a los exoccipitales mediante una placa pequeña de cartílago.

En la región ventral, a cada lado, se observa el vómer como un hueso pequeño, trirradiado que se apoya sobre la pared lateral de la cápsula nasal; no lleva dientes. Huesos del paladar ausentes.

El paraesfenoides presenta un proceso cultriforme ensanchado, de márgenes irregulares y con una escotadura en forma de V. Las alas son anchas y se extienden hasta la mitad de las cápsulas óticas. Este hueso está superpuesto al cartílago basicraneal en toda su extensión, y cubre parcialmente al proótico y exoccipitales.

Suspensorio

Los pterigoides poseen la rama anterior como una barra delgada que se extiende hasta el margen anterior de la órbita y se articula con la cara interior del maxilar. Paralela a la rama anterior se observa una barra cartilaginosa que corre desde el *planum anterorbital* hasta el aparato plectral. La rama lateral está reducida y no articula con el cráneo. Finalmente, la rama posterior está ensanchada en dirección dorsolateral, y en contacto con el cuadrado yugal. Escamoso pequeño, triangular. La rama zigomática está reducida y se observa como un extremo aguzado que no alcanza el maxilar. La rama ótica, también reducida, se apoya sobre la cresta parótica y no contacta con los frontoparietales. La rama ventral está desarrollada y en contacto con el cuadrado-yugal.

Arcada maxilar

Arco maxilar incompleto; el maxilar no alcanza el cuadrado yugal. Los premaxilares están separados entre ellos, no llevan dientes y hacia los laterales articulan con el maxilar. Los procesos alares son subtriangulares, alargados hacia la región anterior y con una base ancha. La *pars palatina* es subrectangular, con el borde posterior cóncavo y el proceso palatino poco desarrollado.

El maxilar presenta la *pars facialis* baja y la *pars palatina* bien desarrollada. No lleva dientes, ni tampoco se observa procesos orbitales. La porción posterior del maxilar se extiende hasta la mitad del pterigoides; no contacta con el cuadrado yugal. El septomaxilar es un hueso pequeño y se ubica anterolateralmente (entre premaxilar y maxilar).

Mandíbula inferior (Figura 5.2): Los mentomeckelianos son cuadrangulares; no contactan entre ellos y presentan una expansión cartilaginosa digitiforme, adyacente al angular. El dentario es un hueso que se adelgaza hacia la región posterior y se extiende hasta aproximadamente la mitad del angular. Este último es el más conspicuo de la mandíbula, estando ensanchado en su porción posterior. Entre ambos huesos permanece el cartílago de Meckel.

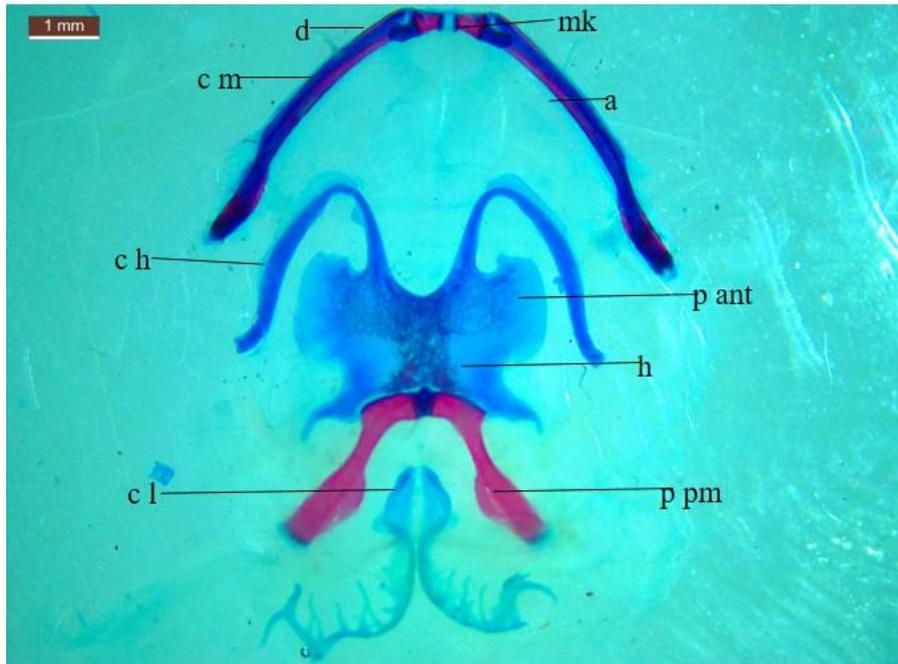


Figura 5.2: Mandíbula inferior y esqueleto hioideo de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. Barra de escala 1mm. Referencias: **a:** angular; **ch:** cuernos del hioides; **cl:** cartílagos laríngeos; **cm:** cartílago de Meckel; **d:** dentario; **h:** hioides; **p ant:** proceso anterolateral; **p pm:** proceso posteromedial.

Esqueleto hioideo (Figura 5.2):

Hioides más ancho que largo, con áreas mineralizadas en la porción media, al igual que la base de los procesos anterolaterales. El seno hioglosal es cóncavo y relativamente profundo. Cuernos del hioides bien desarrollado, delgados en la mayor parte de su extensión, excepto la porción que continúa a la curvatura donde se engrosan ligeramente.

El proceso anterolateral tiene una dilatación distal ovalada de base ancha, cuya longitud es la mitad de la placa del hioides. El posterolateral es corto y curvado hacia abajo y atrás. Los procesos posteromediales son largos y ensanchados, con una epífisis cartilaginosa en el extremo distal. La cabeza del proceso posteromedial esta ensanchada y contactan entre ellos por medio de una estrecha protuberancia de cartílago fuertemente mineralizado.

Esqueleto axial (Figura 5.3):

Los individuos de *Elachistocleis* tienen ocho vértebras presacras, siete procélicas y la última anficélica. Las primeras tres vértebras están imbricadas, incluso la primera y la segunda pueden estar fusionadas. Los procesos transversos tienen una longitud relativa con el siguiente patrón: 3>2>4>5= a las restantes. A la vez la dirección de estos procesos es distinto, con 2^a, 7^a y 8^a dirigidas hacia arriba, 4^a y 5^a ligeramente hacia abajo y 3^a y 6^a con el proceso perpendicular al eje de la columna. Las diapófisis cartilagosas de las vértebras son cortas, excepto las de la 3^a y la del sacro.

Los cuerpos vertebrales, en vista ventral, tienen distinta forma y longitud; el del atlas es el más ancho de todos y de la 5^a a la 8^a los cuerpos vertebrales son más largos que anchos. La articulación de la vértebra del sacro tiene las apófisis ensanchadas en forma de hacha, y se une al urostilo por una articulación bicondilar. Las diapófisis envuelven al ilion; además, se observa sobre ellas un cartílago sesamoide fuertemente mineralizado.



Figura 5.3. Esqueleto axial de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. Barra de escala 2mm. Referencias: **a s:** apófisis sacra; **c s:** cartílago sesamoide; **p t:** procesos transversos; **u:** urostilo.

Esqueleto postaxial:

Cintura pectoral, firmisterna (Figura 5.4). Procoracoides cartilaginosos, de aspecto triangular, divergentes respecto de la línea media. El esternón es una placa cartilaginosa semicircular, ancha, que puede presentar prolongaciones como espinas en los bordes anteriores. No presenta omosternón. El coracoides es el elemento de mayor longitud, y ambos se unen por medio de cartílago abundantemente mineralizado, los extremos son ensanchados y la porción media tubular. Por encima se ubica la clavícula, pequeña, curvada, pudiendo extenderse hasta 1/3 de la longitud del coracoides. El extremo proximal de las clavículas se apoya sobre el procoracoides. A continuación, la escápula es robusta y de menor longitud que el coracoides (aproximadamente la mitad). La *pars acromialis* se observa como un reborde cóncavo, y a continuación se extiende la cresta anterior, de aspecto laminar. La cavidad glenoidea está formada por el coracoides y la escápula. El cleitro es una barra delgada y sostiene a la supraescápula, cartilaginosa y de forma subtriangular.



Figura 5.4: Cintura pectoral de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. Barra de escala 1 mm. Referencias: **cl**: clavícula; **cle**: cleitro; **co**: coracoides; **e**: esternón; **es**: escápula; **pro**: procoracoides; **ses**: supraescápula.

Cintura pélvica (Figura 5.5): La placa pélvica es semicircular , con los tres huesos participando en la formación del acetábulo. El ángulo entre la expansión preacetabular y el íleon es agudo. Los márgenes internos del íleon forman una U; en el extremo del íleon hay una porción cartilaginosa y no presenta cresta dorsal. Pubis mineralizado.

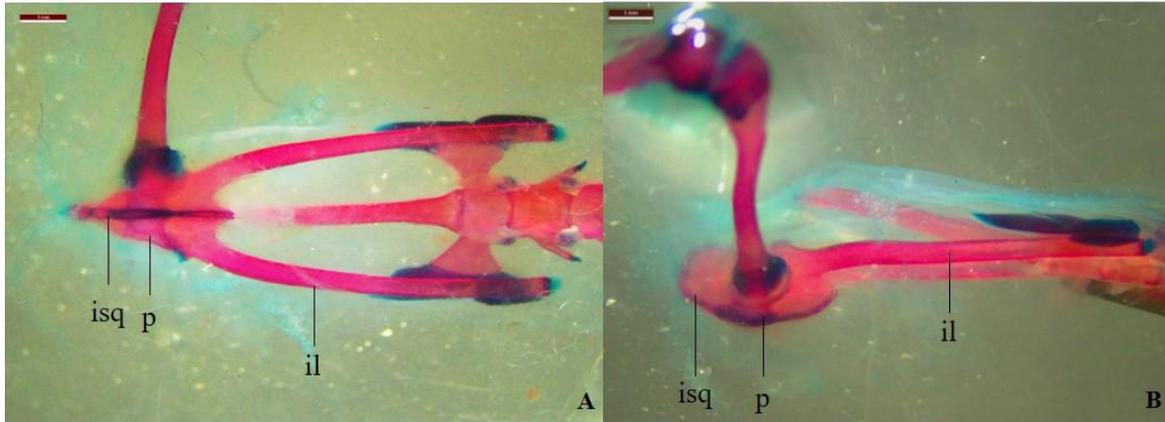


Figura 5.5: Cintura pélvica de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. Barra de escala 1 mm. **A:** vista ventral. **B:** vista lateral. Referencias: **il:** iliún; **isq:** isquion; **p:** pubis.

Extremidades:

El húmero presenta una cresta dorsal laminar desarrollada, con un proceso de aspecto de cuña en el extremo; en el lado opuesto es característico un pequeño proceso de aspecto redondeado. Radio y ulna completamente fusionados, con un surco en el extremo distal que marca la unión. Elementos del carpo formados por carpales distales 3 a 5 fusionados, carpal 2, radial, ulnar, prepollex y elemento “y” libres, coincidiendo con el carpo tipo C de Fabrezzi (1992). Fórmula falangeal de la mano 2-2-3-2; falanges libres y extremos redondeados; en las uniones cartilagosas se observa pequeños sesamoides cartilagosos. Las extremidades posteriores de fémur y tibiofibula no presentan características particulares. Tarsal formado por tarsales distales 3-2, tarsal distal 1 y prehallux con dos elementos. Fórmula falangeal del pie 2-2-3-4-3. (Figura 5.6).

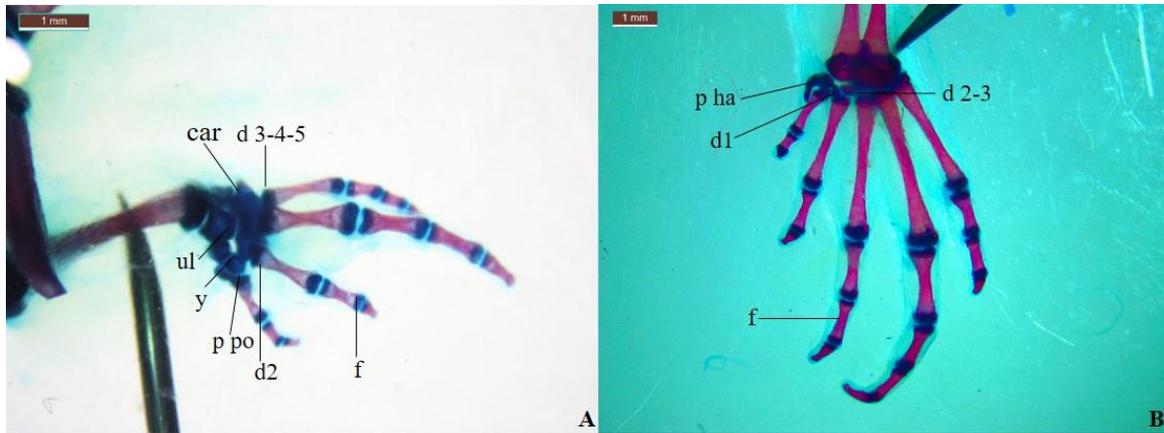


Figura 5.6. Estilopodio de *Elachistocleis* correspondiente al patrón de coloración 1, VZ258. **A:** vista dorsal de la mano. **B:** vista dorsal del pie. Referencias: **car:** carpal; **d:** distal; **f:** falange; **p ha:** prehalux; **p po:** pre plex; **u:** ulnar; **y:** elemento Y.

5.2 Variaciones osteológicas:

Las principales variaciones a nivel osteológico se observaron en el hueso proótico y el número de orificios presentes en su región ventral (Fig 6). En los ejemplares observados de Arrecifes (Buenos Aires), La Leonesa (Chaco), Capital, Paso Florentín y Esquina (Corrientes), Alto Verde (Santa Fé), Formosa y Parque El Palmar (Entre Ríos), el proótico exhibía un solo orificio grande, redondeado. Solamente en los individuos de Pcia. Roque Saenz Peña (Chaco) y uno de Cnia. Pellegrini (Corrientes) presentaba dos orificios.

En la cintura pectoral, las variaciones se registraron en la forma y tamaño de la clavícula y del cartílago procoracoides. Los cartílagos podían bifurcarse en forma más o menos profunda y adicionalmente, variaba la longitud y forma de la porción distal ensanchada. En esta porción se apoyan las clavículas, por lo que la extensión y curvatura de estas también se modificaba (Figura 5.7). Los individuos de La Leonesa, del patrón de coloración P2A, presentan el cartílago procoracoides ensanchado y la bifurcación en forma de “U”. Asimismo, la forma y tamaño de la clavícula es curvada en su porción distal y de corta longitud, excepto en un individuo donde la clavícula es de mayor longitud y está curvada en forma de C. La misma forma del procoracoide presentan los ejemplares de Pcia Roque Saenz Peña (P1C), de Alto Verde (P2B) y en el ejemplar de Formosa (no se pudo determinar el patrón de coloración). En los ejemplares de las poblaciones de Corrientes, Córdoba y Buenos Aires (todos P1C) el procoracoides estaba ensanchado en el extremo

distal solamente y la bifurcación es en forma de V, con la clavícula delgada y curvada en el extremo distal.

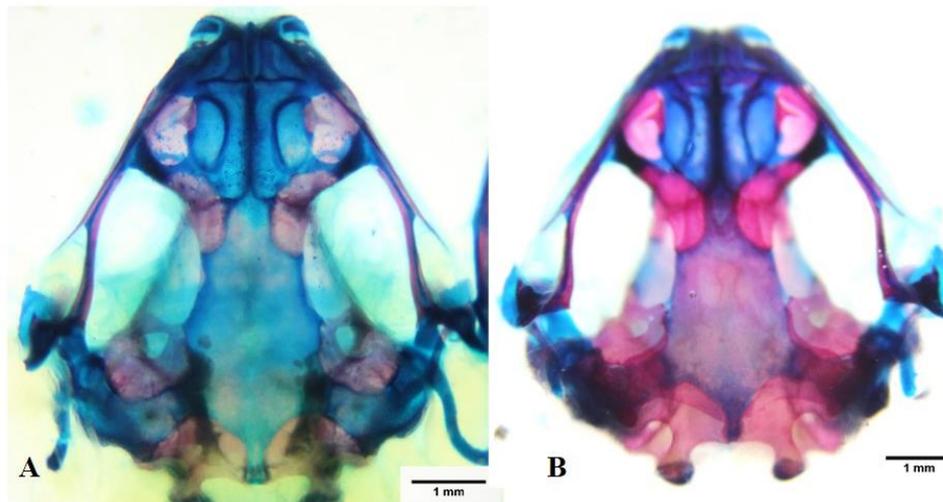


Figura 5.6: Cráneo de *Elachistocleis* en vista ventral. **A:** ejemplar del patrón de coloración 1B, VZ618, se observa un solo orificio grande en el prootico **B:** ejemplar del patrón de coloración 1C, VZ258, se observa dos orificios contiguos, uno de mayor tamaño (flecha).

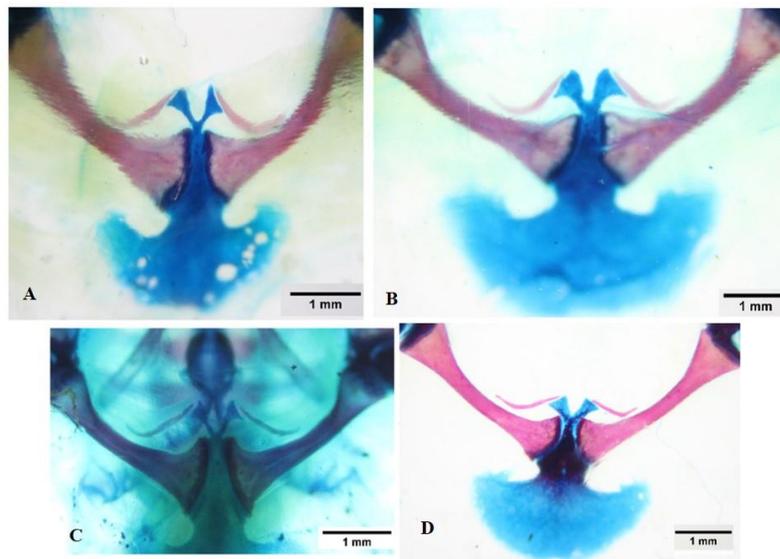


Figura 5.7: Variaciones en la longitud y forma de clavícula y procoracoides de individuos de *Elachistocleis* de los patrones de coloración P. **A:** FA025; **B:** FA 038; **C:** FA140; **D:** VZ258.

Otro carácter variable en los individuos observados fue la longitud del ilión. En el de mayor longitud, el extremo anterior estaba a la altura de la mitad de la 7^a vértebra. Esta

condición se observó mayormente en individuos machos correspondiente al patrón de coloración P1C en dos ejemplares, también machos, de La Leonesa (P2A y 2B).

En la posición intermedia el extremo anterior del ilion alcanzaba la unión entre la 7^a y 8^a vértebra y se observó en los ejemplares de Colonia Pellegrini, un individuo de Pcia. Roque Sáenz Peña, en las dos hembras de La Leonesa y en la mayoría de los individuos de Paso Florentín. De estos individuos, solo las hembras corresponden a P2A con línea longitudinal dorsal y los otros individuos no presentan ningún diseño (patrón de coloración 1).

Por último, una tercera variante fueron los individuos con ilion de menor longitud, donde el extremo anterior no superaba la mitad de la 8^a vértebra. Esta característica está presente en ejemplares de Pcia. Roque Sáenz Peña (Chaco), Arrecifes (Buenos Aires) ambos sin diseños dorsales (P1C), Alto Verde (P2B) y en los ejemplares de Formosa y Parque El Palmar en Entre Ríos, ambos ejemplares donde no se pudo determinar la coloración ya que estaban diafanizados en el museo de Ciencias Naturales de La Plata (Buenos Aires)

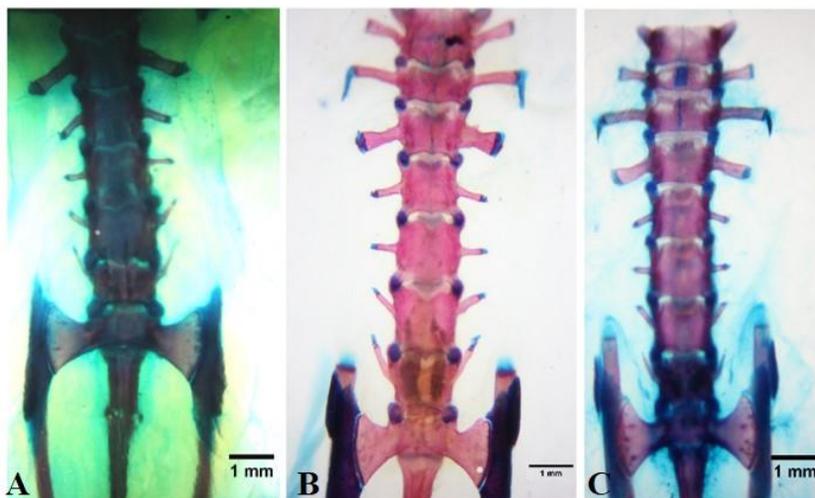


Figura 5.8: Variación en la longitud del ilion de *Elachistocleis*. **A:** ejemplar voucher FA025; **B:** ejemplar voucher VZ258; **C:** ejemplar voucher FA140.

5. ESTUDIOS OSTEOLÓGICOS

DISCUSIÓN

Los ejemplares analizados en esta sección mostraron variaciones tanto intra como interpopulacionales dentro de los patrones de coloración 1 (variantes B y C) y el patrón 2 (variantes A y B). Cabe aclarar que de las especies *E. haroi* y *E. skotogaster* se cuenta con la caracterización del esqueleto del adulto realizada en la descripción de la especie (Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013). No obstante siguiendo con el objetivo general de la tesis se realizan las comparaciones de caracteres osteológicos observados en función de otras especies del género mencionando si estos fueron útiles para diferenciar entre especies.

Los ejemplares afines a *E. bicolor* mostraron variaciones en la forma del cartílago procoracoides que no están asociadas a ninguna población en particular y a la vez estas morfologías son distintas de lo registrados para individuos de *E. bicolor* de Paraguay (Sweifel 1986). Este carácter comparado con las otras especies del género que habitan en Argentina es diferente a *E. haroi* que tiene apariencia más rectangular contrario a la forma triangular de *E. skotogaster* y los individuos aquí analizados (Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013, Figura 5.7). Se destaca, que la forma más ensanchada del procoracoides se observó en individuos del patrón 2A. Dado que la forma del cartílago no esta asociada a una especie particular su uso en la disgnosis de una especie debe ser contrastado con otros caracteres.

Las clavículas en las especies de *Elachistocleis* están reducidas y es un carácter diagnóstico del género (Parker 1927). En todos los individuos analizados, este hueso además de estar reducido hasta la mitad de la longitud del coracoides, está curvado como en *E. haroi* y en individuos de *E. bicolor* de Paraguay y *E. ovalis* (Parker 1927, 1934; Pereyra *et al.* 2013). En *E. skotogaster* no están curvadas y además entre ellas y el coracoides se observa un remanente de cartílago como fue mencionado en *Elachistocleis sp* de Panamá y en *Hamptophryne boliviana*. La presencia de este remanente de cartílago podría deberse a distintos grados de reducción del cartílago procoracoides observado en los géneros de Gastrophryinae (Lehr y Trueb 2007, Trueb *et al.* 2011).

Cuando comparamos el esqueleto hioideo entre las especies argentinas, en *E. skotogaster* el seno hyoglosal es más profundo que en las especies de vientre inmaculado. Adicionalmente en *E. haroi* y en los ejemplares aquí analizados la placa hioidea está mineralizada en la línea media, en *E. skotogaster* no se hace referencia a regiones mineralizadas en el hioides (Figura 5.2, Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013).

Entre las especies de Argentina, la expansión posterior de la diapófisis del sacro es mayor en los individuos analizados aquí y en *E. haroi* que en *E. skotogaster* que muestra una expansión más uniforme, adicionalmente en las 3 especies la epífisis cartilaginosa está muy desarrollada (Figura 5.3, Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013). Cabe destacar que la porción del ilion que se apoya sobre el sacro fue variable entre los individuos analizados pero estas variaciones no están asociadas algún patrón de coloración o con una población en particular.

En los caracteres osteológicos analizados las variaciones observadas no brindan información que pueda ser utilizadas por sí sola en la diagnosis de las especies de Argentina. Las características variables son compartidas por los individuos de cada patrón de coloración y específicamente dentro del patrón 1 al que corresponden la mayoría de los individuos y con mayor distribución geográfica, tales variaciones no estuvieron limitadas a una población en particular. Es necesario ampliar el número de individuos analizados, principalmente en aquellos que muestran algún diseño dorsal o líneas vertebrales para poder compararlos y determinar su valor diagnóstico.

6. ESTUDIOS LARVALES

RESULTADOS

6.1 Morfología larval

A continuación se describen las características de la larva de *Elachistocleis skotogaster*. En los estadios observados presentan el cuerpo ovalado y ligeramente deprimido dorsoventralmente; el embudo oral es terminal y carece de estructuras queratinizadas. El labio superior está formado por dos pliegues con márgenes aserrados separados por una escotadura central, mientras que el labio inferior, de bordes lisos, presenta forma de U. Las narinas externas están cerradas y los ojos se ubican en posición lateral. El espiráculo es ventral y posterior (terminal) y está unido al tubo proctodeal, ambas estructuras se abren hacia el lado izquierdo del cuerpo. Las medidas correspondientes a diferentes estadios larvales son presentadas en la Tabla 6.1 y una ilustración de la larva en la Figura 6.1.

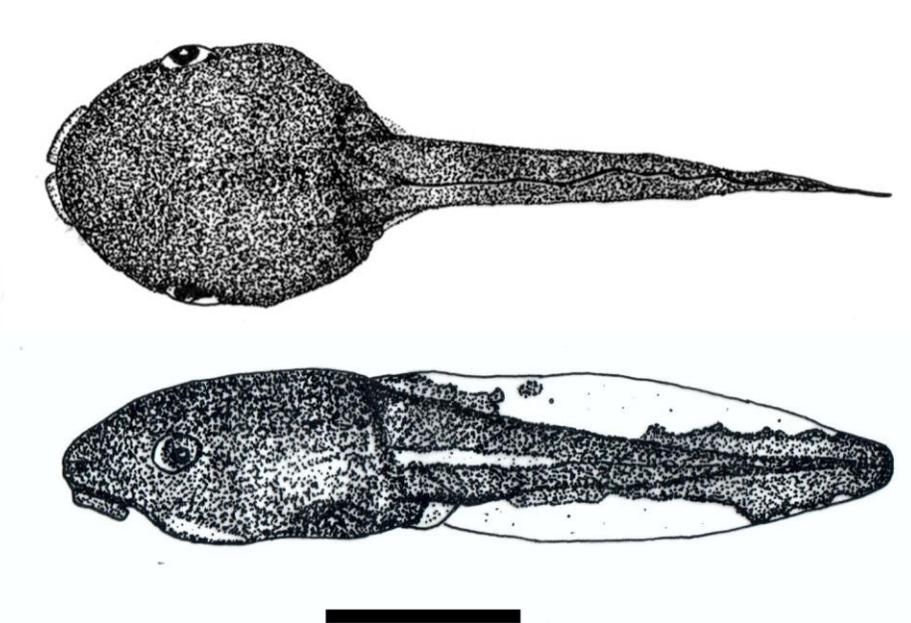


Figura 6.1: Larva de *Elachistocleis skotogaster* en vista dorsal (arriba) y lateral (abajo). El ejemplar corresponde al estadio 36 (Shimizu y Ota 2003), longitud total de 23.6 mm. Barra de escala =5 mm.

Tabla 6.1: Características morfométricas de larvas de *Elachistocleis skotogaster* de la localidad tipo, Los Toldos, Departamento Santa Victoria, Salta, Argentina. Se indican los valores promedios y desvío estándar (en negrita). Medidas en mm, acrónimos de medidas en la sección 2.4 de Materiales y Métodos.

	E. 31	E. 32	E. 35	E. 36	E. 37	E. 38	E. 39	E. 40
L.C	7,1 0,8	7,6 0,1	9,8 0,2	9,7	10,2 0,3	10,0 0,3	9,5	10,0 0,0
L.Co	9,8 0,4	9,8 2,0	13,2 1,9	12,6	14,6 1,2	14,3 0,1	12,4	13,7 1,1
L.T	16,8 0,42	17,35 2,05	22,96 2,04	23,6	24,80 1,38	24,32 0,18	21,86	23,66 1,10
A.C.	5,2 0,28	5,95 0,07	7,33 0,25	7,9	7,56 0,24	7,55 0,07	7,1	7,53 0,15
D O-H	3 0,00	3,5 0,00	4,40 0,18	4,3	4,30 0,15	4,25 0,35	4,2	4,40 0,30
Al. A	3,5 0,28	3,8 0,28	4,93 0,42	4,7	5,04 0,48	5,25 0,07	4,9	5,17 0,31
Al.C	3,25 0,35	3,55 0,07	4,97 0,42	4,8	5,19 0,23	5,15 0,07	4,8	5,10 0,35

Coloración (en fijador): en vista dorsal su coloración es castaño oscuro; mientras que ventralmente es castaño claro en la región anterior, tornándose translúcida hacia la región posterior. Se distingue un diseño ventral formado por manchas blancas posterolaterales y una mancha del mismo color en forma de Y invertida en el centro del abdomen. La cola es de color castaño y se distingue una banda blanca en la musculatura que se extiende aproximadamente hasta la mitad de la misma. Las aletas dorsal y ventral son transparentes con cromatóforos castaños dispersos.

6.2 Condrocáneo (n=2, estadios 32 y 36, Fig 6.2):

El cráneo de la larva se observa deprimido y el ancho máximo se observa a la altura de la cresta parótica. En el neurocráneo se observa el cartílago labial superior (cartílago suprarrostral) con las alas y el cuerpo fusionados en una sola estructura; el margen anterior es cóncavo medialmente y convexo lateralmente, los márgenes laterales de las alas están libres. Los cuernos trabeculares son anchos, cuadrangulares y se unen sincondróticamente al margen anterior del cartílago suprarrostral. La placa etmoidal se observa como una

lámina delgada y no se diferencia el septo nasal. En el estadio 36 ya se presentan esbozos de los huesos nasales.

En la región dorsal, entre las comisuras cuadrado craneal, se observa una barra cartilaginosa en continuidad con la tenia tecti marginal que se extiende posteriormente hasta el extremo anterior de la cápsula ótica. La fenestra frontoparietal queda delimitada anterior y lateralmente por los cartílagos antes mencionados y posteriormente por el tectum sinoticum. Los cartílagos orbitales se desarrollan marginalmente y en vista lateral delimitan un gran foramen, formado a la vez por la fusión de los forámenes ópticos, oculomotor, troclear y proótico.

La región del cuadrado se observa fuertemente condricificada; la comisura cuadrado craneal es ancha y la comisura cuadrado-etmoidal está levemente desarrollada. El cuadrado lleva una proyección lateral y dirigida hacia abajo, el proceso ventrolateral. No está desarrollado el proceso muscular ni la comisura cuadrado-orbital, por lo que el canal muscular es abierto.

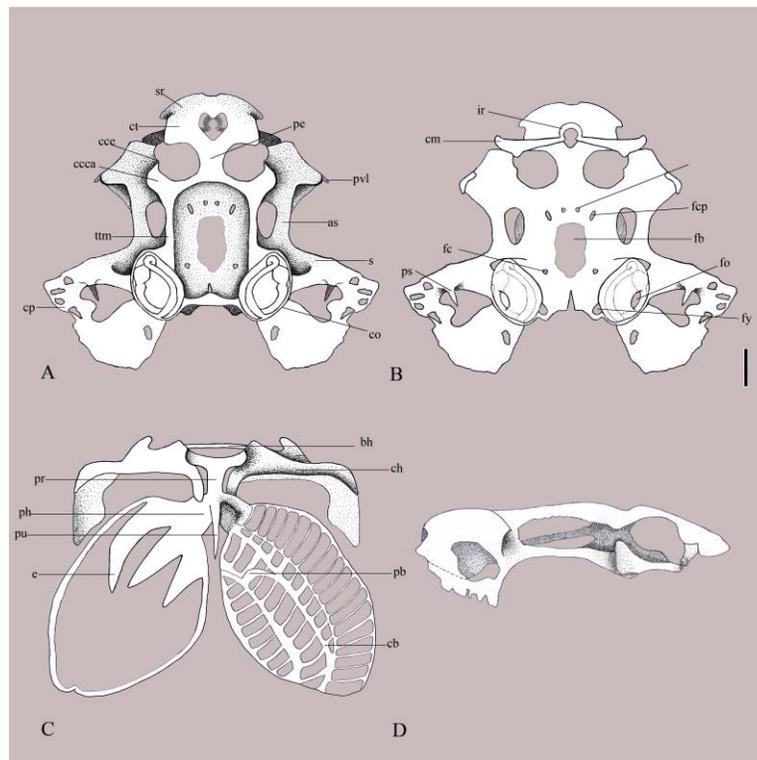


Figura 6.2: Esqueleto cartilaginoso de *Elachistocleis skotogaster*, estadio 36. **A:** Condrocraqueo, vista dorsal. **B:** Condrocraqueo, vista ventral. **C:** Esqueleto. **D:** Condrocraqueo, vista lateral. hiobranquial, vista ventral. Barra equivale a 1mm.

El arco subocular se observa como una barra cartilaginosa, sin crestas ni otras estructuras. El proceso ascendente es delgado y se une al piso del cráneo. La región del suspensorio se prolonga hacia posterior formando el proceso del suspensorio y se continúa lateralmente con la cresta parótica. Este mismo proceso presenta ventromedialmente un proceso subótico cuadrado. En vista ventral, en el suspensorio se observa un proceso que se une a la cápsula ótica, el proceso ótico larval.

Las cápsulas óticas son subredondeadas, y representan el 32% del largo del cráneo y están sincondróticamente unidas por el tectum sinoticum. La fenestra oval se abre ventrolateralmente. En los estadios analizados se observa una cresta parótica bien desarrollada con proyecciones digitiformes.

El piso del cráneo es laminar y presenta una fenestra basicraneal pequeña de bordes irregulares. En la región anterior se distinguen, a cada lado, los forámenes craneopalatinos ovalados, y entre éstos, un par de forámenes olfatorios; posteriormente, y en ambos lados, forámenes carotídeos redondeados. En el estadio 36 se observa una placa cuadrangular correspondiente al paraesfenoides. Ventralmente, en la región postótica, se observan los forámenes yugulares, el canal de la notocorda y los esbozos de cóndilos occipitales, éstos últimos romos y sin signos de osificación.

En la mandíbula inferior se observan los cartílagos de Meckel, en forma de barras cuadrangulares que presentan medialmente una proyección triangular sobre el borde inferior. Los infrarostales están fusionados en forma de “U” formados por una barra cartilaginosa que sostiene una estructura en forma de anillo.

Esqueleto hiobranquial (Figura 6.2 C):

El basihyal forma una barra transversal delgada, ubicada debajo de la pars reuniens, la cual se observa como una barra convexa entre los ceratohyales. El basibranquial está representado por una barra cartilaginosa con un proceso urobranquial largo y delgado que se extiende hasta un tercio de la longitud de las cestillas branquiales.

Los ceratohyales se observan fuertemente condricados con un proceso lateral que presenta una expansión cartilaginosa laminar. En el margen anterior de los ceratohyales se distinguen el proceso anterior redondeado, el proceso anterolateral subtriangular, más alto

que el primero, y sobre el margen distal el proceso hiocuadrado. El proceso posterior está bien desarrollado, observándose, en vista ventral, parcialmente cubierto por la placa hipobranquial. Las placas hipobranquiales forman una lámina cartilaginosa delgada que se fusionan en la línea media y a la vez están fusionadas al ceratobranquial I. Los ceratobranquiales I-V soportan una cestilla branquial con láminas transversales. Entre los ceratobranquiales II y III se observa un proceso branquial cerrado. En vista dorsal se observan 3 espículas.

6.3 Cavidad oral (estadios 31 y 35, Figura 6.3):

En el techo de la boca, la arena prenarial presenta una papila plana, de aspecto triangular, cuya base se dispone en forma de V, y sus bordes libres tienen entre 4 y 5 puntas; a su alrededor, se observan pequeñas pústulas. En la arena postnarial se distinguen dos papilas laterales, altas y de contornos irregulares, y en línea con estas, y a ambos lados, se disponen varias papilas bajas. Las mediales, inmediatamente por detrás de las papilas postnariales, se extienden aproximadamente hasta la mitad de la base de estas últimas. En el margen posterior de cada coana se observa una papila postnarial plana, de forma subtriangular, con bordes irregulares. Las coanas están abiertas formando una depresión circular. El pliegue mediano, de forma triangular, es bífido y con numerosas puntas en su borde. Por detrás de este pliegue, en la región de la arena del techo bucal, se observan escasas papilas, distribuidas asimétricamente (Est. 35, Figura 6.3A, D).

El piso de la boca es de forma triangular. El labio inferior está expandido en forma de U. En el estadio 31 el esbozo lingual es de aspecto rectangular, mientras que en el estadio 35 es triangular; en ambos casos no se observan papilas linguales (Figura 6.3 B,C). Los bolsillos bucales están bien desarrollados y presentan 4 papilas (o pliegues) de bordes irregulares en sus márgenes anteriores. La glotis se halla ligeramente elevada respecto de la arena del piso bucal (Estadio 31 Figura 6.3B). Hacia ambos lados, con una disposición en forma de V abierta, papilas triangulares y altas, y con bordes irregulares, se extienden lateralmente hasta la pared posterior del bolsillo bucal. El velo ventral está dividido y presenta bordes lisos sin papilas.

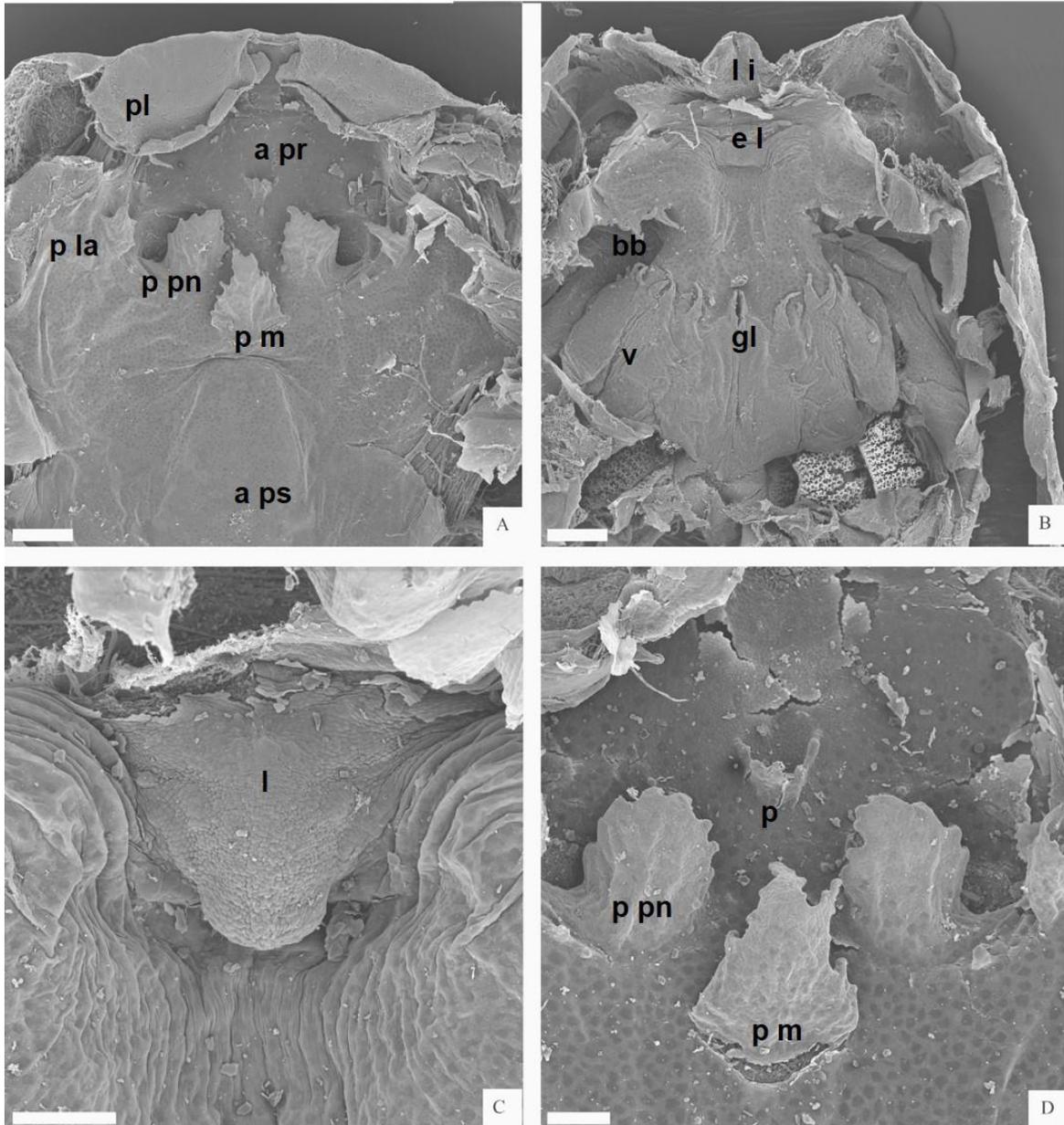


Figura 6.3: Cavidad bucal de *Elachistocleis skotogaster*, estadio 35. **A:** piso de la boca. **B:** techo de la boca. **C:** Detalle de la lengua. **D:** Detalle arena del piso bucal. Barra 0.1mm. Referencias: **a pr:** arena prenarial; **a ps:** arena posnarial; **bb:** bolsillo bucal; **el:** esbozo lingual; **g:** glotis; **l:** lengua **li:** labio inferior; **p:** papila; **pl:** pliegue labial; **p la:** papila lateral; **p m:** papila mediana; **p pn:** papila prenarial.

6. ESTUDIOS LARVALES

DISCUSIÓN

Los estudios sobre caracteres larvales en anuros aportan al conocimiento acerca de un taxón, y son importantes para establecer o soportar hipótesis filogenéticas. Hasta donde conocemos, la familia Microhylidae exhibe una morfología larval externa altamente variable con respecto a la ubicación y estructura de la boca, la posición de los ojos, la extensión y abertura del espiráculo y del tubo ventral y a la forma de la aleta (Donnelly *et al.* 1990). Sin embargo, dentro del género *Elachistocleis* la morfología larval parece estar muy conservada y caracteres como la forma del cuerpo ovalada y aplanada, los ojos de posición lateral, la boca terminal y sin estructuras queratinizadas, el espiráculo de abertura terminal y unida al tubo proctodeal, con ambas aberturas fusionadas a la aleta ventral y dirigidas hacia la izquierda y la aleta ventral ligeramente más ancha que la dorsal son comunes a todas las especies conocidas (Kenny 1969, Williams y Gudynas 1987, Kwet y Di Bernardo 1998, Lynch 2006, Vera Candiotti 2006, Magalhaes *et al.* 2012, Pereyra *et al.* 2013, este trabajo).

Las variaciones entre larvas de *Elachistocleis* se observaron fundamentalmente en el estado de carácter borde liso versus borde lobulado o aserrado de los pliegues del labio superior, siendo considerándolos como una herramienta de uso taxonómico por algunos autores (i.a. Rossa-Feres y Nomura 2006, Laufer *et al.* 2013). Almeida Loredam (2015) propone una posible correlación entre las larvas que tienen el borde regular o irregular con los adultos de vientre liso y manchado, respectivamente. En los individuos observados de *E. skotogaster* el borde de los pliegues labiales es aserrado, sin embargo esta propuesta del autor en *E. haroi* no se cumple dado q el borde de los labios superiores es lobulado, no obstante *E. bicolor* si presenta bordes lisos (Pereyra *et al.* 2013, Abreliano *et al.* 2015).

Respecto de la coloración, en los ejemplares de *E. skotogaster* se observa un diseño ventral similar al de *E. bicolor* (obs. personal). La banda blanca, distinguible en el primer tercio de la musculatura de la cola es una característica compartida con larvas de *E. bicolor*, *E. bumbameuboi*, *E. cesarii* y *E. panamensis* (Williams y Gudynas 1987, Vera Candiotti 2006, Magalhaes *et al.* 2012, Sousa Ferreira 2015).

El condrocraáneo y esqueleto hiobranquial de *Elachistocleis skotogaster* comparte con otros microhylidos las siguientes características: Cresta parótica cribosa y con prolongaciones digitiformes (descrito para *Elachistocleis bumbameuboi*, *Dermatonotus muelleri*, *Hamptopryne boliviana*, *Otophrhne robusta*; Wassersug y Pyburn 1987, de Sá y Trueb 1991, Lavilla 1992, Sousa Ferreira 2015). Proceso lateral posterior del suspensorio, que lleva a la vez un proceso subótico cuadrado característico en los microhylidos del clado Scoptanura (Haas 2003). Cartílago labial inferior modificado en anillo (estructura que sostiene el embudo oral del labio inferior en *E. bicolor*, *E. panamensis*, *E. bumbameuboi*, *D. muelleri*, *Ramanella obscura*, *Hamptophryne boliviana*; de Sá y Trueb 1991, Lavilla 1992, Lavilla y Langone 1995, Vera Candiotti 2006, Bowatte y Megaskambura 2011 Sousa Ferreira y Weber com. pers). Proceso branquial cerrado entre los ceratobranquiales II y III (carácter mencionado en *E. panamensis* y *Dermatonotus muelleri*; Lavilla 1992, Vera Candiotti 2006). Reticulación de la cestilla branquial que no permite observar si hay puente (en *E. bicolor*; Lavilla y Langone 1995).

Elachistocleis skotogaster presenta en la cavidad bucofaríngea características que manifiestan una especialización en la alimentación de partículas pequeñas coincidiendo con lo observado en otras larvas del género como *E. bicolor*, *E. panamensis*, *E. bumbameuboi*. Sin embargo el grado de desarrollo si mostró variaciones, por ejemplo el número de papilas en el techo de la arena posnarial es menor en las larvas aquí observadas y en *E. bicolor*, y *E. bumbameuboi* a diferencia de lo que ocurre en *E. panamensis*. Las semejanzas se explican debido al tipo de ambientes similares y la forma de alimentación suspensívora característica (D'Heursel y Baldiserra 1999, Echeverría y Lavilla 2000, Haas 2003, Vera Candiotti 2006, Langone *et al.* 2007, Sousa Ferreira 2015). Si bien se existe un patrón estable en las características de la cavidad oral interna en las larvas de microhylidos, se observaron ciertas diferencias en la arena del techo bucal con escasas papilas y pústulas en *E. skotogaster*, *E. bicolor*, *E. bumbameuboi*, *Chaperina fusca*, *Dermatonotus muelleri* (Inger 1986, D'Heursel y Baldiserra 1999, Echeverría y Lavilla 2000, Sousa Ferreira y Weber com. pers, este trabajo). Contrariamente, en la arena del techo de la cavidad en *Elachitocleis panamensis*, *Kaloula rugifera* y *K. borealis*, *Microhyla heymonsi*, *M. butleri*, *M. ornata* se describen numerosas pústulas (Vera Candiotti 2006, Zhou *et al.* 2011, Chou y Lin 2007). La forma del

cuerpo globosa, la ausencia de estructuras queratinizadas en el disco oral, el escaso desarrollo de papilas y los órganos gustativos simples, fueron estructuras observadas también en larvas de cuerpo de agua lénticos y en larvas de alimentación nectónica (Liu 1940).

Las larvas de microhylidos muestran una importante serie de caracteres apomórficos que evidencian una especialización en la alimentación suspensívora (Haas 2003). Estas mismas características también fueron observadas en *E. skotogaster* en coincidencia con los sitios donde habitan y se desarrollan estas larvas ya que se ha reportado que los adultos de *E. skotogaster* se reproducen en charcos temporarios con una profundidad máxima de 40 cm (Lavilla *et al.* 2003).

7.CONCLUSIONES GENERALES

En Argentina en la actualidad habitan tres especies de *Elachistocleis* de las cuales *E. skotogaster* y *E. haroi* están distribuidas en el noroeste de Argentina y sus caracteres diagnósticos son claros (Lavilla *et al.* 2003, Pereyra *et al.* 2013). La otra especie es *E. bicolor* cuya historia nomenclatural, amplia variabilidad en sus caracteres y vasta distribución geográfica (norte y centro) generó confusiones taxonómicas previamente detalladas (Frost *et al.* 2019).

En numerosos trabajos de distintas temáticas como en los ejemplares de colecciones se hace referencia a poblaciones de *Elachistocleis* generalmente referidos como *E. af. bicolor* o *E. cf. bicolor*. Estos individuos comparten la características de tener el vientre immaculado pero dorsalmente diferentes diseños o coloraciones así como variaciones en los parámetros temporales y espectrales del canto de anuncio. Por otro lado *E. skotogaster* es citada principalmente para ambientes característicos de la ecoregión de Yungas (Burkart *et al.* 1999, Lavilla *et al.* 2003, Oyarzabal *et al.* 2018). En 2012 una población de *Elachistocleis* de vientre manchado fue citada para Las Lomitas en la provincia de Formosa, localidad que se encuentra en la ecoregión del Chaco Seco, si bien el diseño de vientre manchado coincide con esta especie, sus variables morfométricas no se ajustan a lo descrito para la especie por lo que estas poblaciones requieren de un análisis más exhaustivo (Figura 2.1, 3.9, Schaefer *et al.* 2012, Burkart *et al.* op.cit., Oyarzabal op.cit.). Como consecuencia de tales variaciones el objetivo general de la tesis fue evaluar diferentes poblaciones de Argentina de este género bajo la hipótesis de que *Elachistocleis* corresponde a un complejo de especies y mediante sus patrones de coloración, características morfoanatómicas y acústicas es posible diferenciar entre especies y especies putativas.

Los análisis de caracteres morfoanatómicos y acústicos realizados en esta tesis permitieron recuperar grupos coincidentes con especies válidas de Argentina como *Elachistocleis haroi* y *E. skotogaster*. En relación a la primera especie, los individuos clasificados con el patrón de coloración 2C, caracterizados por la combinación de diseño paravertebral en forma de pino y línea longitudinal amarilla desde la cloaca hasta el hocico o sobrepasando el pliegue nucal fueron asignados a la especie *E. haroi*. Adicionalmente al

diseño se reforzó la asignación a dicha especie, mediante características acústicas en (poblaciones del Chaco) y rasgos de los ambientes que habitan. Cabe señalar que para la provincia del Chaco no había registros de *E. haroi* (Figura 3.11)

Con referencia al otro grupo que pudo recuperarse en los análisis, estos comparten la característica de tener la región ventral con manchas, así como una banda gruesa e irregular en la cara interna del muslo y fueron clasificados como el patrón de coloración 3. Debido a las medidas morfométricas (principalmente LHC), a la distribución geográfica coincidente con la ecoregión de Yungas y al diseño ventral estos ejemplares fueron determinados como *Elachistocleis skotogaster*. Respecto de la población de las Lomitas no se pudo acceder al material de referencia publicado por Schaefer y colaboradores (2012) para analizarlos en detalle. Estas poblaciones requieren aún, ser analizadas para determinar su estado taxonómico dado que sus características morfoanatómicas son afines a la especie del género más reciente descrita en base a poblaciones de Brasil, *E. corumbaensis* (Piva et al. 2018).

Un tercer grupo dentro de los análisis contiene a las poblaciones de vientre immaculado pero que mostraron importantes variaciones en los diseños dorsales por ejemplo líneas completas o incompletas o diseños sin líneas incluso algunos viviendo en simpatría en una misma localidad.

Las poblaciones que presentaron una línea vertebral blanca que se extendía desde la cloaca hacia el pliegue nugal (P2A) se sugiere que pertenezcan a la especie *Elachistocleis matogrosso*. Esta designación esta basada en sus características de coloración y morfoanatómicas citadas por Caramaschi (2010). Se contrastaron las características acústicas de los individuos de P2A con las de *E. matogrosso*, los valores de los parámetros acústicos se incluyen en el rango de variación de la especie (Pansonato et al. 2018, Marinho et al. 2018). Adicionalmente la asignación está reforzada por el patrón de distribución geográfica. Cabe señalar que recientemente se amplió su distribución citándola para el Departamento San Pedro, Paraguay extendiendo 300km al sur su distribución respecto de la localidad tipo y cuando observamos la distribución geográfica de los ejemplares de Argentina y de países limítrofes coincide con la cuenca de los ríos Paraguay – Paraná

(Caramaschi 2010, Brouard *et al.* 2015, Figura 3.10). En consecuencia el set de caracteres morfológico y acústico permitieron reconocer y determinar especies putativas.

Los ejemplares del patrón de coloración 1 en base a lo observado con los ejemplares de la Provincia de Buenos Aires y comparados con el ejemplar tipo y el dibujo realizado por Valenciennes publicado en Guerin Meneville (1838) coinciden morfológicamente con *E. bicolor*. Sin embargo en Argentina existen poblaciones viviendo en simpatria que muestran diseños variables, con características merísticas diferentes y en consecuencia, parámetros espectrales diferentes en sus cantos de anuncio que proponen nuevos interrogantes (Figura 3.11). En este sentido ciertas poblaciones como las de La Leonesa en Chaco donde se observaron ejemplares con línea y sin línea dorsal y parámetros acústicos diferentes, la población de Alto Verde en Santa Fe cuyos individuos mostraron diversos diseños, la distribución geográfica del patrón de coloración 1 que no se restringen a sitios específicos sugiere que *Elachistocleis bicolor* es una especie con un alto polimorfismo.

Por otro lado si consideramos que las poblaciones con línea longitudinal dorsal clara son distintos de *E. bicolor* tal como lo propone Caramaschi (2010) y que las poblaciones de Las Lomitas y nuevos hallazgos recientes en el Parque Nacional El Impenetrable no corresponden a *E. skotogaster* debido a la diferencias entre ambientes de las Yungas y Chaco Seco y caracteres morfométricos, confirmamos la hipótesis de que el género *Elachistocleis* en Argentina corresponde a un complejo de especies. No obstante las poblaciones de vientre manchado del Chaco Seco necesitan de análisis más exhaustivos.

Las diferencias osteológicas, como la forma del cartílago procoracoides o la longitud del ilion, estas fueron exhibidas tanto intra como interpoblacional entre patrones de vientre immaculado por lo que su aplicación como carácter diagnóstico no es contundente. Cabe señalar que son necesarias nuevas observaciones especialmente en poblaciones con diseños dorsales. Al mismo tiempo, para *E. bicolor* no habían caracterizaciones del esqueleto completo, los resultados expuestos aquí proporcionan una descripción general del esqueleto de *E. bicolor* que podrán ser utilizados como referencia para esta especie en futuros estudios taxonómicos.

Los caracteres acústicos en las poblaciones de *Elachistocleis* permiten diferenciar entre las tres especies de Argentina descriptas, principalmente en los parámetros

espectrales. Puesto que no hay en la bibliografía una caracterización del canto de anuncio de individuos topotípicos de *Elachistocleis bicolor* y que las variaciones acústicas de las poblaciones de vientre inmaculado que corresponden a los patrones P1 y P2B no fueron estadísticamente diferentes fortalecen la nueva hipótesis de que esta especie pueda ser considerada polimórfica.

Finalmente los caracteres larvales a nivel del embudo oral y específicamente en los pliegues del labio superior muestran diferencias interespecíficas en las especies de Argentina. *Elachistocleis bicolor* muestra pliegues de bordes lisos, en *E. haroi* pliegues lobulados y *E. skotogaster* el borde de los pliegues labiales es aserrado. En las características de condrocáneo y de la cavidad oral interna no se observaron diferencias entre *E. bicolor* y *E. skotogaster*. Para la especie *E. haroi* no hay estudios en esos aspectos. La caracterización larval de *E. skotogaster* es un aporte original en esta tesis.

A modo de conclusión y para una mejor visualización de los resultados obtenidos se resumen los mismos en cuadro comparativo de los aspectos morfométricos, acústicos, osteológicos y larvales en función de los patrones de coloración en la tabla 7.1

Sobre la base de las ideas expuestas, se proponen como estudios futuros:

- Obtener registros acústicos y muestras de tejido para estudios moleculares de individuos topotípicos de *Elachistocleis bicolor*.
- Aumentar las observaciones osteológicas, especialmente en individuos que muestran diseños dorsales y establecer si las variaciones permiten reconocer algún patrón que diferencie especies.
- Contrastar el set de caracteres utilizado en la tesis con análisis moleculares que permitan dilucidar el conflicto y diferenciar entre las especies válidas actualmente y especies putativas.

Tabla 7.1: Cuadro resumen de los patrones de coloración 1,2(con sus variantes) y 3 en función de los aspectos estudiados en la tesis. Características larvales del patrón 1 extraídas de Williams y Gudynas (1987); características osteológicas de P2C extraídas de Pereyra *et al.* (2013); características acústicas y osteológicas de P3 extraídas de Lavilla *et al.* (2003).

CARACTERÍSTICAS	P1	VARIANTE A	VARIANTE B	VARIANTE C
MORFOLÓGICAS	LHC (mm)	♀= 28.9 ♂= 24.4	♀= 27.9 ♂= 22.7	♀= 26 ♂= 22.2
	Coloración	Dorsal: Gris oscuro iridiscente (in vivo) uniforme, con puntos blancos dispersos. Ventral: amarillo verdoso. Línea del muslo: amarilla	Dorsal: castaño claro u oscuro uniforme. Puntos blancos dispersos. Ventral: amarillo uniforme. Línea del muslo: amarilla o anaranjada.	Dorsal: fondo gris oscuro con cromatóforos castaños o grises dispersos. Aspecto reticulado. Ventral: blanco inmaculado. Línea del muslo: amarilla.
ACÚSTICAS	Temp.(°C) del Aire	22.1	22.1	23.7
	Duración del canto (s)	2.7	2.7	2.8
	Tasa de pulsos (p/s)	133	146.6	158.4
	Pulsos por canto	345	390.5	436.6
	Frec. Dominante (Hz)	4731.7	5228.3	5002.7
	Tasa de canto (c/m)	2.1	2.9	2.8
OSTEOLÓGICAS	Orificio en el hueso proótico		1	1 ó 2
	Forma del cráneo		Longitud y ancho similares	

	Número de vértebras	8
	Cintura pectoral	cartílago procoracoides bifurcado (forma de “v” o “u”)
	Cintura pélvica	Longitud del ilion variable entre la mitad de la 7 ^{ma} vértebra hasta la mitad de la 8 ^{va}
LARVALES		Cuerpo globoso. Embudo oral terminal: labio superior con dos pliegues de bordes lisos, labio inferior con forma de “U”. Espiráculo ventral y terminal en el extremo de la cloaca.
LOCALIDADES	<p>Argentina: Santa Fe: Alto Verde. Corrientes: Capital (San Cayetano), Ituzaingó (Ea. San Alonso). Misiones: San Vicente. Formosa: Laishi. Córdoba: La Carlota.</p>	<p>Argentina: Misiones: Iguazú, Eldorado. Entre Ríos: Villaguay. Corrientes: Capital (San Cayetano), Esquina, Paso de los Libres, San Martín (Pellegrini). Formosa: Ibarreta, Laishi. Santa Fe: Alto Verde Capital, Obligado. Córdoba: Alto Unión, La Carlota. Brasil: Puerto Alegre, Torres, Ypiranga; RS. Paraguay: Dpto. Primavera. Uruguay: Montevideo.</p>
		<p>Argentina. CABA; Buenos Aires: Arrecifes, Campana (Rva. Otamendi), Is. Martín García, Salto, San Nicolás. Chaco: Pcia. Roque Sáenz Peña. Córdoba: La Carlota. Corrientes: Bonpland, Capital (San Cayetano), Concepción, Felipe Yofre, Ituzaingó Ea. San Alonso), Pellegrini, San Cosme (Santa Ana), Santo Tomé (Pje Galarza). Entre Ríos:, Paraná</p>

Tabla 7.1: Continuación

CARACTERISTICAS	P2	VARIANTE	VARIANTE	VARIANTE
		A	B	C
MORFOLOGICAS	LHC (mm)	♀= 31.2 ♂= 25	♀= 26.2 ♂= 27.7	♀= 31 ♂= 25.6
	Coloración	Dorsal: gris/castaño y uniforme/reticulado. Con línea vertebral blanca que sobrepasa la mitad del cuerpo. Ventral: amarillo inmaculado. Línea del muslo: amarillo-anaranjado.	Dorsal: castaño grisáceo de aspecto reticulado. Línea vertebral blanca no supera la mitad del cuerpo. Ventral: amarillos. Línea del muslo: amarillo-anaranjado.	Dorsal: castaño grisáceo reticulado. Línea vertebral amarilla alcanza el pliegue nucal o lo sobrepasa. Diseño paravertebral en forma de pino. Ventral: amarillo o blanquecino. Línea del muslo: amarilla
ACÚSTICAS	Temp. (°C) Aire	23.4	22.6	20.3
	Dur. del canto (s)	1.9	2.8	3
	Tasa de pulsos (p/s)	181.6	140.5	145.1
	Pulsos por canto	345.1	387.3	427.6
	Frec. Dominante (Hz)	4674.8	4799.4	4439.4
	Tasa de canto (c/m)	3.3	2.1	2.5
OSTEOLÓGICAS	Orificio en el hueso proótico		1	
	Forma del cráneo		Ligeramente más largo que ancho.	

	Número de vértebras	8
	Cintura pectoral	cartílago procoracoides bifurcado (forma de “u”)
	Cintura pélvica	Longitud del ilion variable entre la mitad de la 7 ^{ma} vértebra hasta la mitad de la 8 ^{va}
LARVALES		Cuerpo globoso. Embudo oral terminal: labio superior con dos pliegues de bordes lobulados, labio inferior con forma de “U”. Espiráculo ventral y terminal en el extremo de la cloaca.
LOCALIDADES	Argentina. Chaco: (Colonia Benitez), La Leonesa, Resistencia. Santa Fe: Alto Verde,	Argentina. Chaco: La Leonesa, Pcia. Roque Sáenz Peña, Resistencia. Santa Fe: Alto Verde, Calchaqui. Misiones: Bernardo de Irigoyen. Corrientes: Capital (San Cayetano). Argentina. Chaco: Corzuela, Pampa del Infierno. Formosa: Ing. Juárez. Jujuy: El Algarrobal. Salta: Anta.

P3	CARACTERÍSTICAS MORFOLOGÍCAS	CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS	CARACTERÍSTICAS OSTEOLÓGICAS	CARACTERÍSTICAS LARVALES	LOCALIDAD
	Coloración				
LHC (mm)	Dorsal: Gris o castaño oscuro, con manchas blancas dispersas. Ventral: castaño con manchas blancas y pequeñas.	Temp. (°C) Aire: 25.4 Dur. del canto (s): 3.7 Tasa de pulsos (p/s): 163.3 Pulsos por canto: 665	Forma del cráneo: más largo que ancho. Número de vértebras: 8. Cintura pectoral: cartílago procoracoides bifurcado en forma de “u”.	Cuerpo globoso. Embudo oral terminal: labio superior con dos pliegues de bordes aserrados, labio inferior con forma de “U”. Espiráculo ventral y terminal en el extremo de la cloaca.	Argentina. Jujuy: Tiraxi. Salta: Islas de Caña, Los Toldos, Orán. Bolivia. Santa Cruz.
♀= 36.9		Frec. Dominante (Hz): 3546.6			
♂= 32.4	Línea del muslo: gruesa e irregular	Tasa de canto (c/m): 1.5			

8. BIBLIOGRAFÍA

- Abreliano, F.N., V.H. Zaracho y M.T. Sandoval. 2015. External ontogenetic changes of larval structures in *Elachistocleis bicolor* (Anura: Microhylidae: Gastrophryninae). *Biologia*, 70(7), 958-967. DOI: 10.1515/biolog-2015-0101.
- Achával, F. y A. Olmos. 1997. Anfibios y Reptiles del Uruguay. *Serie Fauna* 1: 1-128.
- Altig R., R.W., Mc Diarmid. 1999. Body plan. Development and morphology. En Mc Diarmid R.W. y Altig R, editores. 1999. Tadpoles, the biology of anuran larvae. *Chicago and London: University of Chicago Press*, P: 24–51.
- Altig, R. 2007. A primer for the morphology of anuran tadpoles. *Herpetological conservation and biology*, 2(1): 71-74.
- Angulo, A. 2006. Fundamentos de bioacústica y aspectos prácticos de grabaciones y análisis de cantos. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. *Bogotá, Conservación Internacional*, 93-134.
- Angulo, A. y S. Reichle. 2008. Acoustic signals, species diagnosis, and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 152(1): 59-77.
- Angulo, A. y J. Icochea. 2010. Cryptic species complexes , widespread species and conservation : lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura :Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity*, 8(3): 357–370. <https://doi.org/10.1080/14772000.2010.507264>.
- Asih H.L. 2004. American Society of Ichthyologists and Herpetologist. Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research.
- Baraquet, M., P.R. Grenat, N.E. Salas y A.L. Martino. 2012. Variación morfométrica y geográfica entre poblaciones de *Hypsiboas cordobae* (Anura: Hylidae) en Argentina. *UNED Research Journal*, 4(2).
- Barros F.B., P.L.V. Peloso, L. Vicente, H.M. Pereira y M.J. Sturaro. 2010. The advertisement call of the Narrow-mouthed frog *Chiasmocleis avilapiresae* Peloso y

- Sturaro, 2008 (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Zootaxa*, 2657: 66–68.
- Bernal, X.E., C. Guarnizo y H. Lüddecke. 2005. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from the Colombian Andes. *Herpetologica*, 61(4): 395–408.
 - Bickford, D. y D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K. Ng, R. Meier, K. Winker, y I. Das. 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 22(3): 148-155.
 - Blair, W.F. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist*, 92(862): 27-51.
 - Bogart, J.P. y C.E. Nelson. 1976. Evolutionary implications from karyotypic analysis of frogs of the families Microhylidae and Rhinophrynidae. *Herpetológica* 32: 199-208.
 - Bogert, C.M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles Washington DC: *American Institute of Biological Sciences*, pp. 137-320.
 - Brouard, J.P., R. Manders y P. Smith. 2015. *Elachistocleis matogrosso* Caramaschi 2010, (Amphibia: Anura: Microhylidae) first records for Paraguay. *Cuadernos de herpetología*, 29(1): 97-98.
 - Boulenger, G.A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum. London, *Trustees of the Museum*, i-xvi: 1-503.
 - Bowatte, G. y M. Meegaskumbura. 2011(a). Morphology and ecology of tadpoles of *Ramanella obscura* (Anura: Microhylidae). *Ceylon Journal of Science (Biol. Sci)*, 40: 109-120.
 - Bowatte, G. y M. Meegaskumbura. 2011(b). Morphology and ecology of *Microhyla rubra* (Anura: Microhylidae) tadpoles from Sri Lanka. *Amphibian and reptile conservation*, 5(2): 22-32. DOI: <http://dx.doi.org/10.4038/cjsbs.v40i2.3927>.
 - Brouard, J.P., R. Manders y P. Smith. 2015. *Elachistocleis matogrosso* Caramaschi 2010,(Amphibia: Anura: Microhylidae) first records for Paraguay. *Cuadernos de Herpetología*, 29(1): 97-98.
 - Budgett, J.S. 1899. Notes on the batrachians of the Paraguayan chaco, with observations upon their breeding habits and development, especially with regard to

Phyllomedusa hypochondrialis Cope. Also a description of a new Genus. *Quart. J. Micr. Sci.* 42: 305-333.

- Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sanchez, R. O. y Gómez, D. 1999. Eco-Regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales (Ed.), Buenos Aires.
- Caballero Gini, A., D. Bueno Villafañe, L. Romero Nardelli y E.O. Lavilla. 2014. *Elachistocleis haroi* Pereyra, Akmentins, Laufer & Vaira, 2013 (Anura: Microhylidae) en Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay*. 18(1): 98-103.
- Cajade, R., D.A. Barrasso y S.J. Nenda. 2009. Notes on geographic distribution. Amphibia, Anura, Microhylidae, *Elachistocleis skotogaster*: Map of geographic distribution, distribution extension, and new altitudinal records. *Check List* 5: 418-421.
- Caramaschi, U. y J. Jim. 1983. A new microhylid frog, genus *Elachistocleis* (Amphibia, Anura), from Northeastern Brasil. *Herpetologica*, 39(4): 390-394.
- Caramaschi, U. 2010. Notes on the taxonomic status of *Elachistocleis ovalis* (schneider, 1799) and description of five new species of *Elachistocleis* Parker, 1927 (Amphibia, Anura, Microhylidae) *Bolletín Museu Nactional (N.S.) Zoologia*, Río De Janeiro, 527: 1-30.
- Carcerelli, L.C. 1992. Revisão taxonômica do gênero *Elachistocleis* Parker, 1927. XII Congreso Latino-Americano de Zoología e XIX Congresso Brasileiro de Zoologia, Resumos, Belém (PA): 124.
- Chou, W.H. y J.Y. Lin. 1997. Tadpoles of Taiwan. *Spec Publ Natn Mus Nat Sci Taichung*, 7: 1-98.
- Costa-Campos, C.E. y E.M.X. Freire. 2015. Distribution extension and geographic distribution map of *Elachistocleis helianneae* (Anura: Microhylidae): new record for state of Amapá, Eastern Amazon. *CheckList*, 11(5): 1747.
- Crawford, S.C. 1931-1933. Field keys to the lizards and amphibians of British Guiana. *Ann. Carnegie Mus.* 21:11-42.
- Daudin, F.M., 1802. Histoire Naturelle des Rainettes, des Grenouilles et des Crapauds. *Paris: Bertrandet*, 108p.
- De Carvalho, A.L. 1954. A preliminary synopsis of the genera of American mycrohylid frogs.

- de Carvalho, T.R. B.F. Da Veiga Teixeira, L. Borges Martins y A.A. Giaretta. 2013. Intraspecific variability of the advertisement call of *Chiasmocleis albopunctata* (Anura: Microhylidae): Note structure as an additional diagnostic character within the genus. *Herpetology Notes*, 6(1): 439–446.
- Forti, L.R., F.A.M. Martins J. Bertoluci. 2012. Advertisement call and geographical variation in call features of *Dendropsophus berthalutzae* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Rainforest of southeastern Brazil. *Zootaxa*, 68(3310): 66–68.
- Da Fonseca, E.M., F.M. Lanna, A.C. Sant, E.A.P. Anna, F.F. Dos Santos y Matheus De Oliveira. 2012. The advertisement call of *Elachistocleis mheliannae* Caramaschi, 2010 (Anura: Microhylidae). *Zootaxa*, 3559: 58-60.
- De la Riva, I. 1993. Ecología de una comunidad Neotropical de anfibios durante la estación lluviosa. Unpublished PhD Dissertation, *Universidad Complutense de Madrid*.
- De la Riva, I., J. Köhler, S. Lötters y S. Reichle. 2000. Ten years of research on Bolivian Amphibians: updated checklist, distribution, comprehensive literature, taxonomic problems and iconography. *Rev. Esp. Herp.* 14:19-164.
- De la Riva, I., R. Márquez y J. Bosch. 1996. Advertisement calls of four microhylid frogs from Bolivia (Amphibia, Anura). *American Midland Naturalist*. 136: 418-422.
- De Sá, R.O., J.W. Streicher, R. Sekonyela, M.C. Forlani, S.P. Loader, E. Greenbaum y C.F. Haddad. 2012. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis on relationships among New World genera. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1): 241. DOI: 10.1186/1471-2148-12-241.
- De Sá, R.O., J.F.R Tonini, H. van Huss, A. Long, T. Cuddy, M.C. Forlani y C.F. Haddad. 2018. Multiple connections between Amazonia and Atlantic Forest shaped the phylogenetic and morphological diversity of *Chiasmocleis* Mehely, 1904 (Anura: Microhylidae: Gastrophryninae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 130: 198-210.
- De Sá, R.O. y L. Trueb. 1991. Osteology, skeletal development, and chondrocranial structure of *Hamptophryne boliviana* (Anura: Microhylidae). *Journal of Morphology*, 209(3): 311-330. DOI: 10.1002/jmor.1052090307.
- D'Heursel, A. y F.A. Baldissera Junior. 1999. Internal oral anatomy of the tadpole of *Elachistocleis bicolor* (Anura: Microhylidae). *Naturalia-Sao Paulo*-, 24: 221-228.

- Donnelly, M.A., R.O. De Sá y C. Guyer. 1990. Description of the tadpoles of *Gastrophryne pictiventris* and *Nelsonophryne aterrima* (Anura, Microhylidae): with a review of morphological variation in free-swimming microhylid larvae. *American Museum Novitates*, 2976: 1–19.
- Duellman, W.E. y R.A. Pyles. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 639-649.
- Duellman, W.E. y L. Trueb. 1994. Biology of amphibians. *JHU press*.
- Duellman, W.E. 1997. Amphibians of La Escalera region, southeastern Venezuela: taxonomy, ecology, and biogeography.
- Duméril, A.M.C. y G. Bibron. 1841. *Erpétologie Générale ou Histoire Naturelle Complète des Reptiles*. Tome 8. Paris: *Librairie Encyclopédique de Roret*. 2: 792p.
- Dunn, E.R. 1949. Notes on South American Frogs of the family Microhylidae. *Amer. Mus. Novitates* 1419:1-21.
- Dunn, E.R., H. Trapido y H. Evans. 1948. A new species of the microhylid frog genus *Chiasmocleis* from Panama. *American Museum Novitates* 1376:1–8.
- Echeverría, D.D. y E.O. Lavilla. 2000. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. *Journal of Herpetology*, 517-523. DOI: 10.2307/1565265.
- Fabrezi, M. 1992. El Carpo de los anuros. *Alytes*, 10(1): 1-29.
- Fabrezi, M. 1993. The anuran tarsus. *Alytes*, 11(2): 47-63.
- Forlani, M.C., J.F. Tonini, C.A. Cruz, H. Zaher y R.O. De Sá. 2017. Molecular and morphological data reveal three new cryptic species of *Chiasmocleis* (Mehely 1904)(Anura, Microhylidae) endemic to the Atlantic Forest, Brazil. *PeerJ*, 5: e3005.
- Frost, D.R., 2018. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.4. Eletronic Database accessible at: [http://research.amnh.org/vz/herpetology/ amphibia/](http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/). American Museum of Natural History, New York, USA. Accessed: 24/IV/2010.
- Funk, W.C., A. Angulo, J.P. Caldwell, M. Ryan y D.C. Cannatella. 2008. Comparison of morphology and calls of two cryptic species of *Physalaemus* (Anura: Leiuperidae). *Herpetologica*, 64(3): 290–304. <https://doi.org/10.1655/08-019.1>.

- Gans, C. 1960. Notes on a herpetological collecting trip through the Southeastern lowlands of Bolivia. *Annual Carnegie Museum*, 35: 283-314.
- Gerhardt, H.C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42(4): 615-635.
- Giaretta, A., F.S. De Andrade, I. Haga y D. Carvalho. 2012. An acoustic evaluation of the geographical distribution of *Elachistocleis cesarii* Miranda-Ribiero 1920 (Anura: Microhylidae). *Herpetology Notes*, 5: 375-383.
- Giaretta, A. y L. Martins. 2009. Notes on the call and behavior of *Arcovomer passarellii* (Anura: Microhylidae). *Herpetology Notes*, 2: 91-93.
- Gudynas, E. 1983. Comentarios sobre anuros (Amphibia) del Uruguay. La expedición Sanborn y breves notas sistemáticas. Res. Com. Jornadas Cs. Nat. Montevideo 3: 92-93.
- Guérin-Méneville, F.E. 1838. Iconographie du Règne Animal de G. Cuvier. III. Texte explicatif. Reptiles. Paris, *Ballière*, p. 1-24, pl. 1-30.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics*, 19(1): 23-89. DOI:10.1016/S0748-3007(03)00006-9.
- Hensel, R. 1867. Beiträge zur Kenntnis der Wirbelthiere Südbrasilien. *Batrachier*, 33: 120-162.
- Heyer, W.R., A.S. Rand, C.A. Gonçalves da Cruz, O.L. Peixoto y C.E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Archivos de Zoologia*, 31(4): 231-410.
- Hoogmoed, M. y S.J. Gorzula. 1979. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). *Zoologische Mededelingen*, 54: 183-216.
- Inger, R.F. 1985. Tadpoles of the forested regions of Borneo. *Fieldiana Zoological New Serie*, 26: 1-89.
- Jennings, W.B., H. Wogel, M. Bilate, R.D.O. Salles y P.A. Buckup. 2015. DNA barcoding reveals species level divergence between populations of the microhylid frog genus *Arcovomer* (Anura: Microhylidae) in the Atlantic Rainforest of southeastern Brazil. *Mitochondrial DNA Part A*, 27(5): 3415-3422.
- Kenny, J.S. 1969. The Amphibia of Trinidad. Stud. *Fauna Curaçao Caribe Isla*,

29: 1-78.

- Khan, M.S. 2003. The larval hyobranchial skeleton of five anuran species and its ecological correlates. *The larval hyobranchial skeleton of five anuran species and its ecological correlates. Herpetozoa*, 16: 133-140.
- Klappenbach, M.A. y J.A. Langone. 1992. Lista sistemática y sinonímica de los anfibios del Uruguay, con comentarios y notas sobre su distribución. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo*, 8: 163-222.
- Köhler, J.M. 2000. Amphibian diversity in Bolivia: A study with special reference to montane forest regions. *Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig*, 48: 1-243.
- Köhler, G. 2012. Color catalogue for field biologists. Herpeton.
- Köhler J.M., M. Janser, A. Rodriguez, J.R. Philippe ... y M. Vences. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, 4251 (1): 1-124.
- Kuramoto, M. y S.H. Joshy. 2006. Morphological and acoustic comparisons of *Microhyla ornata*, *M. fissipes*, and *M. okinavensis* (Anura: Microhylidae). *Current Herpetology*, 25(1): 15-27.
- Kwet, A. y M. Di-Bernardo. 1998. *Elachistocleis erythrogaster*, a new microhylid species from Rio Grande do Sul, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 33: 7–18. . DOI 0165-0521/98/3301-0007.
- Langone, J.A. 1995. Ranas y sapos del Uruguay (reconocimiento y aspectos biológicos). *Museo A.D. Larrañaga, Série Divulgación*, 5: 1-123.
- Langone, J.A., E.O. Lavilla, D.D. Echeverría, S. Mangione y M.V. Segalla. 2007. Morfología externa e interna de la larva de *Chiasmocleis leucosticta* (Boulenger, 1888)(Amphibia, Anura, Microhylidae). *Publicación extra del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*, 2: 1-17.
- Laufer, G., L.C. Pereyra, M.S. Akmentins y C. Borteiro. 2013. A comment on the oral dermal flaps of *Elachistocleis* Parker, 1927 (Anura: Microhylidae) larvae. *Zootaxa*, 3710(5): 498-500. DOI: 10.11646/zootaxa.3710.5.7.

- Lavilla, E.O. y J.A. Langone. 1991. Ontogenetic changes in spiracular and proctodeal tube orientation in *Elachistocleis bicolor* (Anura: Microhylidae). *Journal of Herpetology*, 25(1): 119-121. DOI: 10.2307/1564811.
- Lavilla, E.O. 1992. The tadpole of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae). *Bolletino Museum Regionale de Science Naturale Torino*, 10: 63-71.
- Lavilla, E. O., J. S. Barrionuevo y J. D. Baldo. 2002. Los Anfibios Insuficientemente Conocidos En Argentina. Una Reevaluación. *Cuadernos de Herpetología*, 16 (2): 99-118.
- Lavilla, E.O. y J.A Langone. 1995. Estructura del condrocáneo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciannes, 1838)(Anura: microhylidae). *Cuadernos de Herpetología*, 9 (1): 45-49.
- Lavilla, E.O., M. Vaira y L. Ferrari. 2003. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from the Andean Yungas of Argentina, with comments on the *Elachistocleis ovalis* – *E. bicolor* controversy. *Amphibia-Reptilia*, 24 (3): 269–284.
- Lehr E. y L. Trueb 2007. Diversity among New World microhylid frogs (Anura: Microhylidae): morphological and osteological comparisons between *Nelsonophryne* (Günther 1901) and a new genus from Peru. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 583–609.
- Lescure, J., R. Bour, I. Ineich, A.M. Ohler J.C. Ortiz. 2002. Liste inédite des Reptiles et Amphibiens récoltés par Alcide d'Orbigny en Amérique méridionale. *Comptes Rendus Palevol*, 1(7): 527-532.
- Littlejohn, M.J. 1977. Long range acoustic communication in the anurans: an integrated and evolutionary approach. En Taylor D. H. y S. I. Guttman (Eds). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York.
- Liu, C.C. 1940. Natural history study of west China amphibia. Adaptations in tadpoles and adults. *Peiking Natural Histural Bull*, 15(2): 161–174.
- Loredam, V.S.D.A. 2015. Diversidade genética e considerações sobre *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro, 1920).

- Lynch, J.D. 2006. The tadpoles of frogs and toads found in the lowlands of northern Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 30(116): 443-457. DOI.org/10.18257.
- Magalhães, F.M., D.J. Santana, A.M. Neto y A.A. Garda. 2012. The tadpole of *Elachistocleis cesarii* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura, Microhylidae). *Zootaxa*, 3187: 54-56.
- Magrini, L., F.G. Facure, A.A. Giaretta, W. Rodrigues da Silva y R.C. Costa. 2010. Studies on Neotropical Fauna and Environment Geographic call variation and further notes on habitat of *Ameerega flavopicta* (Anura, Dendrobatidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 45(2): 89–94. <https://doi.org/10.1080/01650521.2010.494025>.
- Márquez-García, M., M. Correa-Solis, M. Sallaberry y M.A. Méndez. 2009. Effects of pond drying on morphological and life-history traits in the anuran *Rhinella spinulosa* (Anura: Bufonidae). *Evolutionary Ecology Research*, 11: 803-815.
- Martins, M. y C.F.B. Haddad. 1988. Vocalization and reproductive behavior in the smith frog, *Hyla faber* (Amphibia: Hylidae). *Amphibia Reptilia*, 9(1): 46–60.
- Méhelý, L.V. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Engystomatiden von Neu-Guinea. Termés. Füzetek, 169-271.
- Méhelý, L.V. 1904 (Anura: Microhylidae: Gastrophryinae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 130, 198-210.
- Mertens, R. 1930. Amphibien und Reptilien. *Folia Zool. Hydrobiologic University Lettlands*, 1: 161-166.
- Miranda-Ribeiro, A. 1920. Os engystomatideos do Museu Paulista (com um gênero e três espécies novos). *Revista do Museu Paulista*, 12: 281-288, 2.
- Miranda-Ribeiro, A. 1926. Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios brasileiros. Tomo I. *Archivos del Museun Nacional de Rio de Janeiro* 27: 1-227.
- Müller, L. y W. Hellmich. 1936. Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Gran Chaco-Expedition: Amphibien und Reptilien. *Amphibia, Chelonia, Loricata*. Strecker und Schröder.
- Myers, G.S. 1942. Notes on some frogs from Peru and Ecuador. *Biological Society Wash.* 55: 151-155.

- Napoli, M.F. y U. Caramaschi. 2004. Two new species of the Hylacircumdata group from Serra do Mar and Serra da Mantiqueira, southeastern Brazil, with description of the advertisement call of *Hylaibitipoca* (Anura, Hylidae). *Copeia*, 2004(3): 534-545.
- Navas, C.A. 1996. Thermal dependency of field locomotor and vocal performance of high-elevation anurans in the tropical Andes. *Journal of Herpetology*, 478-487.
- Nelson, C.E. 1973. Mating calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. *Herpetologica*, 29(2): 163–176.
- Nieden, F. 1926. Anura II. Engystomatidae. *Das Tierreich* 49: i-xvi + 1-119.
- Noble, G.K. 1922. In pursuit of the giant treefrog: Night hunting in Santo Domingo by the Angelo Heilprin expedition. *Natural History*, 23:105-116.
- Nokhbatolfoghahai, M. y J.R. Downie. 2005(a). Embryonic external nares in the microhylid *Elachistocleis ovalis*, with a review of narial development in microhylid tadpoles. *The Herpetological Journal*, 15(3): 191-194.
- Nokhbatolfoghahai, M. y J.R. Downie. 2005(b). Larval cement gland of frogs: comparative development and morphology. *Journal of Morphology*, 263(3): 270-283. DOI 10.1002/jmor.10305.
- Nokhbatolfoghahai, M. y J.R. Downie. 2008. The external gills of anuran amphibians: comparative morphology and ultrastructure. *Journal of Morphology*, 269(10): 1197-1213. DOI: 10.1002/jmor.10655.
- Nunes de Almeida, C.H.L. y L.F. Toledo. 2012. A new species of *Elachistocleis* Parker (Anura, Microhylidae) from the State of Acre, Northern Brazil. *Zootaxa*, 3424: 43–50.
- Oyarzabal M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, I. Barberis, H.M. Maturo, R. Aragón, P.I. Campagnello, D. Prado, M. Oesterheld y R. J.C. León. 2018. Unidades de la vegetación de Argentina. *Ecología Austral*, 28: 040-063.
- Padial, J.M., J. Köhler, A. Muñoz y I. De la Riva. 2008. Assessing the taxonomic status of tropical frogs through bioacoustics : geographical variation in the advertisement call in the *Eleutherodactylus discoidalis*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, (152). <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2007.00341.x>.

- Padial, J.M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology*, 7(1): 16.
- Pansonato, A., J.R. Mudrek, C.A. Nunes y C. Strüssmann. 2018. Advertisement calls of topotypes of *Elachistocleis matogrosso* (Anura: Microhylidae).
- Parker, H.W. 1927. The brevicipitid frogs allied to the genus *Gastrophryne*. *Occas. Papers Museum of Zoology, University of Michigan*, 187: 1-6.
- Parker, H.W. 1934. Monograph of the frogs of the family Microhylidae.
- Peloso, P.L.V., y M.J. Sturaro. 2008. A new species of narrow-mouthed frog of the genus *Chiasmocleis* Méhelý 1904 (Anura, Microhylidae) from the Amazonian rainforest of Brazil. *Zootaxa*, 1947: 39-52.
- Peloso, P.L., M.J. Sturaro, M.C. Forlani, P. Gaucher, A.P. Motta y W.C. Wheeler. 2014. Phylogeny, taxonomic revision, and character evolution of the genera *Chiasmocleis* and *Syncope* (Anura, Microhylidae) in Amazonia, with descriptions of three new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 386(1): 1-112.
- Pentz, K. 1943. The cranial morphology of the neotropical microhylid (Anura) *Elachistocleis Ovalis* (Schneider). *South African Journal of Science*, 39(01): 182-226.
- Peracca, M.G. 1904. Viaggio del Dr. A Borelli nel Matto Grosso brasiliano e nel Paraguay, 1899. Rettili ed Am. bii. *Musum de Zoologia y Anatomia comparada, Torino*, 460 (XIX): 1-15.
- Pereyra, L.C. y M.S. Akmentins. 2011. *Elachistocleis skotogaster* Lavilla, Vaira & Ferrari, 2003. Extensión de rango geográfico y primer registro para la provincia de Jujuy, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 25: 59-60.
- Pereyra, L.C., M.S. Akmentins, G. Laufer y M. Vaira. 2013. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from north-western Argentina. *Zootaxa*, 3694(6): 525-544. DOI: doi.org/10.11646/zootaxa.3694.6.2.
- Piva, A., U. Caramaschi y N.R. de Albuquerque. 2017. A new species of *Elachistocleis* (Anura: Microhylidae) from the Brazilian Pantanal. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 16(2): 143-154.
- Poyarkov Jr., N.A., A.B. Vassilieva, N.L. Orlov, E.A. Galoyan, T.T.A. Dao, D.T.T. Le, y P. Geissler. 2014. Taxonomy and distribution of narrow-mouth frogs of the genus

Microhyla Tschudi, 1838 (Anura: Microhylidae) from Vietnam with descriptions of five new species. *Russian Journal of Herpetology*, 21(2): 89-148.

- Reichle, S. 2006. Distribution, diversity and conservation status of Bolivian amphibians. *Unpublished Doktorgrades (Dr. rer. nat.) dissertation, Rheinischen Friedrichs-Wilhelms-Universität, Bonn.*

- Robillard, T., L. Desutter-Grandcolas. 2006. Phylogeny of the cricket subfamily Eneopterinae (Insecta, Orthoptera, Grylloidea, Eneopteridae) based on four molecular loci and morphology. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 40:643–661.

- Rodrigues, D. J., M. Menin, A.P. Lima y K.S. Mokross. 2008. Tadpole and vocalizations of *Chiasmocleis hudsoni* (Anura, Microhylidae) in Central Amazonia, Brazil. *Zootaxa*, 1680: 55-58.

- Ron, S.R., L.A. Coloma y D.C. Cannatella. 2005. A new, cryptic species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) from western Ecuador with comments on the call structure of the *P. pustulosus* species group. *Herpetologica*, 61: 178–198.

- Rossa-Feres, D.D.C. y F. Nomura. 2006. Characterization and taxonomic key for tadpoles (Amphibia: Anura) from the northwestern region of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 6(1): 0-0. DOI: 10.1002/jmor.10655.

- Santana, J.D., A. Caroline Sant'Anna, V. De Avelar São-Pedro y R. Neves Feio. 2009. The advertisement call of *Chiasmocleis bassleri* (anura, microhylidae) from Southern Amazon, Mato Grosso, Brazil. *South American Journal of Herpetology*, 4(3): 225-228.

- Schaefer, E.F., A.I. Kehr y M.I. Duré. 2012. Primer registro de *Elachistocleis skotogaster* Lavilla, Vaira & Ferrari, 2003 (Anura: Microhylidae) para la provincia de Formosa, Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 26 (1): 49-53.

- Scherz M.D., F. Glaw, M. Vences, F. Andreone y A. Crottini. 2016. Two new species of terrestrial microhylid frogs (Microhylidae: Cophylinae: Rhombophryne) from northeastern Madagascar. *Salamandra*, 52(2):91-106.

- Scherz, M.D., B. Ruthensteiner, M. Vences y F. Glaw. 2014. A new microhylid frog, genus *Rhombophryne*, from northeastern Madagascar, and a re-description of *R. serratopalpebrosa* using micro-computed tomography. *Zootaxa*, 3860 (6): 547–560.

- Scherz, M.D., B. Ruthensteiner, D.R. Vieites, M. Vences y F. Glaw. 2015. Two new microhylid frogs of the genus *Rhombophryne* with superciliary spines from the Tsaratanana Massif in northern Madagascar. *Herpetologica*, 71(4): 310-321.
- Shimizu, S. y H. Ota. 2003. Normal development of *Microhyla ornata*: The first description of the complete embryonic and larval stages for the microhylid frogs (Amphibia: Anura). *Current herpetology*, 22(2): 73-90. DOI: 10.5358/hsj.22.73
- Schneider, J.G. 1799. *Historiae Amphibiorum Naturalis et Literariae. Fasciculus Primus Continens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydros in Genera et Species Descriptos Notisque Suis Distinctos. Jena: Friederici Frommanni.* i-xiii: 264p.
- Silveira, A.L., R.D.O.L. Salles y R.C. Pontes. 2010. Primeiro registro de *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799)(Amphibia, Anura, Microhylidae) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biotemas*, 23(2): 203-205.
- Stebbins, R.C. y J.R. Hendrickson. 1959. Field studies of Amphibians in Colombia, South America. *University of California Publish. Zool.* 56: 493-540.
- Steelman, C.K. y M.E. Dorcas. 2010. Anuran calling survey optimization: developing and testing predictive models of anuran calling activity. *Journal of Herpetology*, 44(1): 61-68.
- Tarano, Z. 2010. Advertisement calls and calling habits for frogs from a flooded savanna of Venezuela. *South American Journal of Herpetology*, 5(3): 221–240. <https://doi.org/10.2994/057.005.0308>
- Toledo, L.F. 2010. A new species of *Elachistocleis* (Anura; Microhylidae) from the Brazilian Amazon. *Zootaxa*, 2496: 63-68.
- Toledo, L.F. 2014. Acoustic Repertoire and Calling Behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura , Hylidae). *Journal of Herpetology*, 39(3): 455–464. <https://doi.org/10.1670/139-04A.1>
- Toledo, L.F., D. Loebmann, y C.F.B. Haddad. 2010. Revalidation and redescription of *Elachistocleis cesarii* (Miranda-Ribeiro, 1920) (Anura: Microhylidae). *Zootaxa*, 2418: 50-60.

- Trueb, L., R. Díaz, D.C. Blackburn. 2011. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. *Phyllomedusa*, 10(2): 99–135.
- Trueb, L., R. Díaz, D.C. Blackburn. 2012. Osteology and chondrocranial morphology of *Gastrophryne carolinensis* (Anura: Microhylidae), with a review of the osteological diversity of New World microhylids. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, 10(2): 99-135.
- Tubaro, P.L. 1999. Bioacústica aplicada a la sistemática, conservación y manejo de poblaciones naturales de aves. *Etología*, 7(3): 19-32.
- Vaira, M., M. Akmentins, A. Attademo, D. Baldo, D. Barraso, S. Barrionuevo, N. Basso, B. Blotto, S. Cairo, R. Cajade, J. Céspedes, V. Corbalán, P. Chilotte, M. Duré, C. Falcioni, D. Ferraro, F. Gutiérrez, M.R. Ingaramo, C. Junges, R. Lajmanovich, J. Lescano, F. Marangoni, L. Martinazzo, L. Marti, L. Moreno, G. Natale, J. Pérez Iglesias, P. Peltzer, L. Quiroga, S. Rosset, E. Sanabria, L. Sanchez, E. Schaefer, C. Úbeda, V. Zaracho. 2012. Categorización del estado de conservación de los Anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología*, 26: S1.
- Vellard, J. 1948. Batracios del Chaco Argentino. *Acta zoologica Lilloana*, 5: 137-174.
- Vera Candiotti, M.F. 2006. Morfología larval de *Chiasmocleis panamensis*, con comentarios sobre la variabilidad morfológica interna en renacuajos de Microhylidae (Anura). *Alytes*, 24(1-4): 91-108.
- Wassersug, R.J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technology*, 51(2): 131-134. DOI: <http://dx.doi.org/10.3109/10520297609116684>.
- Wassersug, R.J. y W.F. Pyburn. 1987. The biology of the Pe-ret'toad, *Otophryne robusta* (Microhylidae), with special consideration of its fossorial larva and systematic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91(2): 137-169. DOI: 10.1111/j.1096-3642.1987.tb01726.x.
- Wells, K.D. 1977(a). The social behavior of anura amphibians. *Anim. Behaviour*, 25:666-693.

- Wells, K.D. 1977(b). The courtship of frog. En: The reproductive biology of amphibians. Taylor, D. H y S. I. Guttman (Eds.). *London Plenum, New York*.
- Wilczynski, W., S. Rand y M. Ryan. 1999. Female preferences for temporal order of call components in the túngara frog: a Bayesian analysis. *Animal Behaviour*, 58: 841–851. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1208>.
- Williams, J.D. y E. Gudynas. 1987. Descripción de la larva de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838)(Anura: Microhylidae). *Amphibia-Reptilia*, 8(3): 225-229. DOI.org/10.1163/156853887x00261.
- Zhou, B., P.P Li, Y.Y. Lu, J. Lian y Z.Y. Zhou. 2011. Morphology of *Kaloula rugifera* and *K. borealis* Tadpoles (Anura: Microhylidae: *Kaloula verrucosa* Group) in China. *Asian Herpetological Research*, 2: 169-175. DOI: 10.3724/SP.J.1245.2011.00169.
- Zweifel, R.G. 1968. Effects of temperature, body size, and hybridization on mating calls of toads, *Bufo a. americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia*, 269-285.
- Zweifel, R.G. 1986. A new genus and species of microhylid frog from the Cerro de la Neblina region of Venezuela and a discussion of relationships among New World microhylid genera. *American Museumnovitates*, no. 2863.

APÉNDICE DE MATERIAL ESTUDIADO

La siguiente tabla muestra los individuos analizados detallando el significado del acrónimo del material de referencia. En la columna denominada “Estudio” se indica con un número para que fue utilizado el material: 1 estudios de morfología externa y morfometría, 2 estudios bioacústicos, 3 estudios osteológicos y 4 estudios larvales.

Significado de Acrónimo	Material de referencia	Patrón variante	Determinación especie	Estudios	Localidad	Provincia	Fecha muestreo/ Visita Colección
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE10782	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Rivadavia	Salta	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE10789	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Orán	Salta	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE16496	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Cainguás	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE6045	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Apóstoles	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE6920	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Iguazú	Misiones	18/04/2017

Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE6921	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Iguazú	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE7232	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Candelaria	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE7233	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Candelaria	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE7339	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Javier	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE7500	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Iguazú	Misiones	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE8128	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Las Lomitas	Formosa	18/04/2017
Laboratorio de Genética Evolutiva	LGE9424	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Pirané	Formosa	18/04/2017
Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-1	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi	Jujuy	9 al 15-02-2014
Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-2	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi	Jujuy	9 al 15-02-2014

Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-3	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi	Jujuy	9 al 15-02-2014
Elachistocleis skotogaster Tierra Típica	TT	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Los Toldos,	Salta	9 al 15-02-2014
Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-4	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi, Jujuy	Jujuy	9 al 15-02-2014
Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-5	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi, Jujuy	Jujuy	9 al 15-02-2014
Museo de Ciencias Naturales (Salta)	MCN1362-6	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Tiraxi, Jujuy	Jujuy	9 al 15-02-2014
Fernanda Abreliano	FA014	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	11/10/2012
Fernanda Abreliano	FA015	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	18/10/2012
Fernanda Abreliano	FA016	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	08/11/2012
Fernanda Abreliano	FA017	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	08/11/2012
Fernanda Abreliano	FA018	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	08/11/2012
Fernanda Abreliano	FA019	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	08/11/2012
Fernanda Abreliano	FA020	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	08/11/2012

Fernanda Abreliano	FA021	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	03/12/2012
Fernanda Abreliano	FA022	P1C	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	03/12/2012
Fernanda Abreliano	FA023	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	1, 2	El Algarrobal	Jujuy	31/01/2013
Fernanda Abreliano	FA024	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA025	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA026	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1, 2	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA027	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA028	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA029	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
Fernanda Abreliano	FA031	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Corrientes	Corrientes	21/02/2013
Fernanda Abreliano	FA032	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Corrientes	Corrientes	04/04/2013
Fernanda Abreliano	FA033	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Corrientes	Corrientes	04/04/2013
Fernanda Abreliano	FA035	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	07/04/2013
Fernanda Abreliano	FA036	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Corrientes	Corrientes	08/05/2013
Fernanda Abreliano	FA037	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Bdo de Irigoyen	Misiones	17/10/2013
Fernanda Abreliano	FA038	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 3	La Leonesa	Chaco	11/10/2013
Fernanda	FA039	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Corrientes	Corrientes	25/10/2013

Abreliano							
Fernanda Abreliano	FA040	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso de los Libres	Corrientes	12/10/2013
Fernanda Abreliano	FA046	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Corrientes	Corrientes	09/12/2013
Fernanda Abreliano	FA047	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Corrientes	Corrientes	09/12/2013
Fernanda Abreliano	FA048	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Corrientes	Corrientes	09/12/2013
Fernanda Abreliano	FA050	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Corrientes	Corrientes	10/12/2013
Fernanda Abreliano	FA051	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	13/12/2013
Fernanda Abreliano	FA055	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 2	La Leonesa	Chaco	08/01/2014
Fernanda Abreliano	FA056	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 2, 3	La Leonesa	Chaco	08/01/2014
Fernanda Abreliano	FA057	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	2	La Leonesa	Chaco	08/01/2014
Fernanda Abreliano	FA058	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1	La Leonesa	Chaco	08/01/2014
Fernanda Abreliano	FA059	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1	La Leonesa	Chaco	08/01/2014
Fernanda Abreliano	FA060	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	03/01/2014
Fernanda Abreliano	FA081	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	1, 2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
Fernanda Abreliano	FA082	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	1, 2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
Fernanda Abreliano	FA090	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	1	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
Fernanda Abreliano	FA092	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	1	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014

Fernanda Abreliano	FA094	P2C	<i>Elachistocleis aff haroi</i>	1, 2	Pampa del Infierno	Chaco	21/02/2014
Fernanda Abreliano	FA095	P2C	<i>Elachistocleis aff haroi</i>	1, 2	Pampa del Infierno	Chaco	21/02/2014
Fernanda Abreliano	FA096	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1	Avia Terai	Chaco	21/02/2014
Fernanda Abreliano	FA097	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA098	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA099	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA100	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA101	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA102	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA103	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA104	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA105	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA106	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA107	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA108	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda Abreliano	FA109	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Paso Florentín	Corrientes	17/03/2014
Fernanda	FA114	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1	Resistencia	Chaco	04/09/2014

Abreliano							
Fernanda Abreliano	FA115	P1B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1, 2	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA116	P2B	<i>Elachistocleis cf matogrosso</i>	1, 2	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA118	P2A	<i>Elachistocleis cf matogrosso</i>	1	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA119	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA121	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA124	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1, 2	Resistencia	Chaco	04/09/2014
Fernanda Abreliano	FA131	P2C	<i>Elachistocleis aff haroi</i>	1	Ing. Juarez	Formosa	18/12/2015
Fernanda Abreliano	FA133	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Concepcion	Corrientes	14/11/2015
Fernanda Abreliano	FA134	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Concepcion	Corrientes	14/11/2015
Fernanda Abreliano	FA135	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Concepcion	Corrientes	14/11/2015
Fernanda Abreliano	FA139	P2C	<i>Elachistocleis aff haroi</i>	1	Ing. Juarez	Formosa	16/12/2015
Fernanda Abreliano	FA140	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	Esquina	Corrientes	19/03/2016
Fernanda Abreliano	FA141	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Esquina	Corrientes	19/03/2016
Fernanda Abreliano	FA142	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Esquina	Corrientes	19/03/2016
Fernanda Abreliano	FA145	P2A	<i>Elachistocleis cf. matogrosso</i>	1, 2	Colonia Benitez	Chaco	04/10/2016
Fernanda Abreliano	FA146	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 2	Colonia Benitez	Chaco	04/10/2016

Fernanda Abreliano	FA147	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA148	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA149	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA150	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2, 3	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA151	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA152	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA153	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA154	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA155	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA156	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA 157	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fernanda Abreliano	FA159	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
Fundación Miguel Lillo	FML16058	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Orán	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML11165	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML14209	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016

Fundación Miguel Lillo	FML14669	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML14683	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML14719	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML14727	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML15027	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML15103	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML15115	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Laishi	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML16057	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Orán	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML17224	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML17225	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML1828-1	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Cruz de la Sierra	Bolivia	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML-1828-2	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Cruz de la Sierra	Bolivia	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML1866	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Paraguay	Paraguay	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2010-2	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Villaguay	Entre Ríos	18 al 23-12-2016

Fundación Miguel Lillo	FML25619	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25621	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25622	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25703	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25727	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25728	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25729	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML25731	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Alegre	Córdoba	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2710-2	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Oran	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2710-3	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Oran	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2710-4	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Oran	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2710-5	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Oran	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML2710-7	P3	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Oran	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML28823	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	18 al 23-12-2016

Fundación Miguel Lillo	FML3237-1	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Los Inmigrantes	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML3237-2	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Los Inmigrantes	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4132	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4382	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Ibarreta	Formosa	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4844- El 723	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Obligado	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4844- EL787	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Obligado	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4844-EL 724	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Obligado	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4890-1	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4890-2	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML4890-3	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML5315	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML5338	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML5419 -1	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML5419-2	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016

Fundación Miguel Lillo	FML5422-1	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML5422-2	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML9015	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML9016	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML9017	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Salta	18 al 23-12-2016
Fundación Miguel Lillo	FML16200		<i>Elachistocleis skotogaster</i>	4	Los Toldos	Salta	01/10/2015
?	GA7	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Arrecifes	Buenos Aires	01/03/2017
José Ruiz García	JRG 231	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Ana	Corrientes	12/11/2017
José Ruiz García	JRG 232	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santa Ana	Corrientes	12/11/2017
Lucila Curi	LC032	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paraje Galarza	Corrientes	12/11/2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN- EX CENAI 4*2	P1C	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Iguazu	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN- EX CENAI 4*3	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Iguazu	Misiones	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN- EX CENAI 4*4	P1C	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Iguazu	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN- EX CENAI 4*5	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Iguazu	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN- EX CENAI 4*6	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Iguazu	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN 26140	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Eldorado	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN 26141	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Eldorado	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN 30834	P3	<i>Elachistocleis</i>	1	Los Toldos	Salta	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN 42293	P2A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN 7950	P1B	<i>E. ovalis</i>	1	Eldorado	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN1049	P1C	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN1050	P1C	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Santa Fe	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN12837	P1B	<i>Elachistocleis sp</i>	1	Porto Alegre	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN12838	P1B	<i>Elachistocleis sp</i>	1	Porto Alegre	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN12839	P1B	<i>Elachistocleis sp</i>	1	Porto Alegre	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN1839	P1B	<i>Elachistocleis</i>	1	Entre Ríos	Entre Ríos	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN21407	P2C	<i>Elachistocleis ovalis</i>	1	Corzuela	Chaco	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN257 -1	P1C	<i>Elachistocleis ovalis</i>	1	Recreo	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN257 -2	P1C	<i>Elachistocleis ovalis</i>	1	Recreo	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN27864	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Entre Ríos	Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN27865	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Entre Ríos	Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN30835	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Cdad Universitaria, Bs As	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN30836	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Cdad Universitaria, Bs As	Buenos Aires	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN30837	P1B	<i>Elachistocleis</i>	1	Eldorado	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN30838	P1B	<i>Elachistocleis</i>	1	Eldorado	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33606	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33609	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33610	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33611	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33612	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33614	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN33623	P1B	<i>Elachistocleis aff bicolor</i>	1	Torres	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN38014	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Entre Ríos	Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN39188	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Rva. Otamendi, Bs As	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN40122	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42285	P2A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42289	P2A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42292	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42293	P2A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42295	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42296	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42297	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN42298	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Alto Verde	Santa Fe	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN45280	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Villaguay	Entre Ríos	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN45281	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Villaguay	Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6290	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6291	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6292	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6293	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6294	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6295	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017

Museo Argentino de Ciencias Naturales	MACN6296	P1B	<i>E. ovalis bicolor</i>	1	Montevideo	Uruguay	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 564	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1		Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 565	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1			10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 582	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Misiones	Misiones	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 4900	P3	<i>Elachistocleis skotogaster</i>	1	Isla de Cañas	Salta	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 563	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1		Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 709	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Ypiranga	Brasil	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP.A 2384	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.Martín García	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP.A 4965	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Salto	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP.A 5535	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Nicolas	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 5536	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Nicolas	Buenos Aires	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 566	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Entre Ríos	Entre Ríos	10 al 15-03-2017
Museo La Plata	MLP. A 491		<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	Colón	Entre Ríos	10 al 15-03-2017

Museo La Plata	MLP. A 557		<i>Elachistocleis bicolor</i>	3		Formosa	10 al 15-03-2017
Rodrigo Cajade	RC1230	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1438	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1439	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1440	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1441	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1442	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1443	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC1444	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Esquina	Corrientes	30/10/2015
Rodrigo Cajade	RC611	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Calchaqui	Santa Fe	30/10/2015
Soledad Palomas	SP311	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP312	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP313	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP314	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP315	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Is.San Alonso	Corrientes	25/10/2015
Soledad Palomas	SP316	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP330	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Soledad Palomas	SP341	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is.San Alonso	Corrientes	24/10/2015
Víctor Zaracho	VZ223	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Colonia Pellegrini	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ249	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ256		<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	Mercedes	Corrientes	01/04/2017

Víctor Zaracho	VZ257		<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	Mercedes	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ258		<i>Elachistocleis bicolor</i>	3	Mercedes	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ260	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Colonia Pellegrini	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ407	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Corrientes	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ444	P1B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Esquina	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ489	P1B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ494	P1B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	San Cayetano	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ503	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Bonpland	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ508	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ538	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ539	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ541	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ542	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/04/2017
Víctor Zaracho	VZ557	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Felipe Yofre	Corrientes	17/01/2013
Víctor Zaracho	VZ592	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	25/04/2013
Víctor Zaracho	VZ593	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	25/04/2013
Víctor Zaracho	VZ594	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	25/04/2013
Víctor Zaracho	VZ599	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	20/09/2013
Víctor Zaracho	VZ600	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	20/09/2013
Víctor Zaracho	VZ601	P2B	<i>Elachistocleis cf bicolor</i>	1	Tres Cerros	Corrientes	20/09/2013
Víctor Zaracho	VZ609	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 2	San Vicente	Misiones	23/10/2013
Víctor Zaracho	VZ615	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paso Florentín	Corrientes	25/10/2013
Víctor Zaracho	VZ616	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Paso Florentín	Corrientes	25/10/2013
Víctor Zaracho	VZ617	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Paso Florentín	Corrientes	25/10/2013
Víctor Zaracho	VZ618	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1, 3	Paso Florentín	Corrientes	26/10/2013
Víctor Zaracho	VZ637	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 2	La Leonesa	Chaco	19/11/2013
Víctor Zaracho	VZ639	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 2, 3	La Leonesa	Chaco	19/11/2013

Víctor Zaracho	VZ642	P2A	<i>Elachistocleis aff matogrosso</i>	1, 3	La Leonesa	Chaco	19/11/2013
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC11406	P2A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Resistencia	Chaco	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC10962	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC9533	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santo Tomé	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC9680	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Is. Apipe	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC9535	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santo Tomé	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC11458	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Monte Caseros	Corrientes	01/03/2014

Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC7254	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santo Tomé	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC7256	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santo Tomé	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC10938	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Santo Tomé	Corrientes	01/03/2014
Universidad Nacional del Nordeste Corrientes	UNNEC8419	P2C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	1	Anta	Corrientes	01/03/2014
No Voucher	N/V. file 0072	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Esquina	Corrientes	19/03/2016
No Voucher	N/V. file 0073	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Esquina	Corrientes	19/03/2016
No Voucher	N/V. file 238	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 242	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 253	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 258	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Córdoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 267	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Parana	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 317	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Esquina	Corrientes	19/03/2016
No Voucher	N/V. file 407	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
No Voucher	N/V. file 411	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
No Voucher	N/V. file 412	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014
No Voucher	N/V. file 413	P2C	<i>Elachistocleis haroi</i>	2	El Algarrobal	Jujuy	30/01/2014

No Voucher	N/V. file 436 y 437	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Pcia. R. Saenz Peña	Chaco	11/02/2013
No Voucher	N/V. file 448	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	15/11/2016
No Voucher	N/V. file 451	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	15/11/2016
No Voucher	N/V. file 458 y 459	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	15/11/2016
No Voucher	N/V. file 460	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	15/11/2016
No Voucher	N/V. file 585	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Cordoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 586	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	La Carlota	Cordoba	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 617. R319	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 618. R320b	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 619. R321a	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 622. R323	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 623. R324	P1C	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paraná	Entre Ríos	10/02/2017
No Voucher	N/V. file 635	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	05/03/2017
No Voucher	N/V. file 636	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Corrientes	Corrientes	05/03/2017
No Voucher	N/V. file 743	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Paso Florentín	Corrientes	05/03/2017
No Voucher	N/V. file 759	P2B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Resistencia	Chaco	04/10/2016
No Voucher	N/V. R112	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Esquina	Corrientes	05/03/2017
No Voucher	N/V. R189	P1A	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	San Vicente	Misiones	23/10/2013
Registro	R285. file 442	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Caaguazú-Canindeyú	Paraguay	25/10/2016

Registro	R288. file 459	P1B	<i>Elachistocleis bicolor</i>	2	Caaguazú- Canindeyú	Paraguay	25/10/2016
	Vouch.Paraguay. File 694	P2A	<i>Elachistocleis</i> aff. <i>matogrosso</i>	2	Asuncion. Paraguay	Paraguay	05/03/2017
	Vouch.Paraguay. File 696	P2A	<i>Elachistocleis</i> aff. <i>matogrosso</i>	2	Asuncion. Paraguay	Paraguay	05/03/2017

AGRADECIMIENTOS

Estos son mis agradecimientos y reconocimientos a quienes sin ellos no hubiese sido posible esta Tesis Doctoral.

A mis directores Esteban Lavilla y Víctor Zaracho por el acompañamiento y constante y por los conocimientos brindados durante estos años.

Esteban Lavilla y su familia por recibirme en su casa durante las visitas a Tucumán.

A la FaCENA por brindarme un lugar de trabajo y especialmente a Beatriz Álvarez por permitirme formar parte del laboratorio de Herpetología y brindarme sus conocimientos y experiencias.

A los curadores y responsables de las colecciones herpetológicas por la atención y su predisposición cuando revisaba los ejemplares. Beatriz Alvarez y Soledad Palomas de la Colección de la UNNE; Sonia Kretzschmar y Marta Cánepa de la Colección de la Fundación Miguel Lillo; Julián Faivovich y Santiago Nenda del Museo de Ciencias Naturales.

A Annemarie Olher del Museo de Historia Natural de Paris por brindarme información del ejemplar allí alojado.

A Diego Baldo y su grupo de trabajo por la donación de los tejidos y el préstamo de ejemplares.

A Guillermo Natale y Julian Valetti, Boris Blotto y Andres Brunetti por compartir material de *Elachistocleis*.

Mauricio Akmentins, Laura Pereyra y Marcos Vaira por recibirme y acompañarme al campo durante la estadia de investigación en Jujuy.

A Martín por el asesoramiento en los análisis estadísticos y su enorme paciencia para explicarme una y otra y vez cada vez que surgían dudas.

A **TODOS** los que me acompañaron al campo a juntar *Elachistocleis*. Especialmente a Gonzalo por su enorme predisposición y buena onda durante los viajes oficiales y extraoficiales.

A los todos integrantes del grupo de investigación del Laboratorio de Herpetología y especialmente a mis compañeras del laboratorio 29 que me brindaron apoyo, principalmente emocional, muchas veces durante la escritura.

A CONICET y la SGCyT de la UNNE por su apoyo financiero mediante becas y subsidios para la realización de esta tesis.

A la Secretaría de Posgrado de la FaCENA por la predisposición en las consultas administrativas y académicas.

A la Asociación Herpetológica Argentina y sus encuentros anuales por ser marco de discusión de los trabajos y avances.

A la Dirección de Fauna de las provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Santa Fe, Córdoba y Jujuy que me brindaron premisos de colecta.

A los jurados por sus aportes en la correcciones ayudando a una mejor versión del trabajo y por las palabras de aliento en los dictámenes. Gracias!

A mis amigos de la facultad y del laboratorio que ya son parte de mi familia, brindando ayuda en todos los aspectos, que permitieron finalizar esta tesis. Especialmente a Clara, Belén y Palomas.

Y el mayor agradecimiento a toda mi familia que numerosas veces escucho hablar del conflicto taxonómico de *Elachistocleis*. Muy especialmente a “la tía Maca” que cuidó de Guada innumerables veces cuando salía corriendo por “un *Elachistocleis*”. A mamá que fue sostén en todos los aspectos y confió y me alentó a que yo podía terminar este proyecto.

A Guadalupe mi mayor motivación y a Mauro que me acompaña y ayuda.

GRACIAS A TODOS!!!