

UCH-FC
DOC-B
D542

BIOSISTEMATICA Y RELACIONES FILOGENETICAS DE LAS ESPECIES CHILENAS
DE LEPTODACTYLIDAE (AMPHIBIA:SALIENTIA); ENFOQUE MULTIDISCIPLINARIO.

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

en cumplimiento parcial de los requisitos

para optar al grado de

Doctor en Ciencias con Mención en Biología.

Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas.

por

NELSON F. DIAZ PEREZ

Octubre, 1984

Profesor Patrocinante: Dr. DANKO BRNCIC.



Facultad de Ciencias
Básicas y Farmacéuticas
Universidad de Chile

I N F O R M E D E A P R O B A C I O N

T E S I S D E D O C T O R A D O

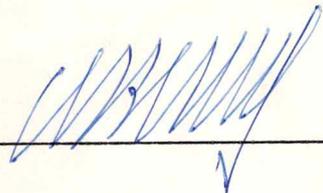
Se informa a la Comisión de Doctorado de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas que la Tesis de Doctorado presentada por el Candidato

Nelson Félix Díaz Pérez

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias con Mención en Biología, en el Examen de Defensa de Tesis rendido el día 4 de Septiembre de 1984.

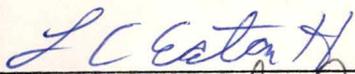
Profesor Patrocinante de Tesis:

Dr. Danko Brncic

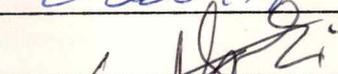


Comisión Informante de Tesis:

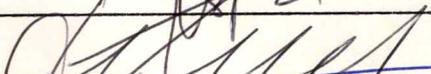
Dr. Lafayette Eaton



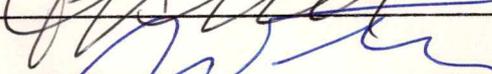
Dr. Angel Spotorno



Dr. José Valencia



Dr. Alberto Veloso



A mis Padres

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a los Profesores Parmenio Yáñez A.(Q.E.P.D.), Alberto Veloso M., Tito Ureta A. y José Valencia D., quienes en distintas etapas pero en forma muy directa han influido positivamente en mi formación como investigador.

Debo agradecer también a los Profesores Hermann Niemeyer F. y Tito Ureta A., haberme posibilitado trabajar durante largo tiempo en el Laboratorio de Bioquímica y Biología Molecular de la Facultad de Ciencias Básicas y Farmacéuticas, donde realicé la mayor parte de mi trabajo de Tesis en un ambiente que también ha contribuido de manera importante a mi formación académica. Algunos experimentos y trabajos incorporados en esta Tesis fueron realizados en el laboratorio de Vertebrados del Departamento de Biología Celular y Genética de la Facultad de Medicina, lo que agradezco al Profesor Alberto Veloso M.

Al Profesor Angel Spotorno agradezco numerosos comentarios que me ayudaron a dar forma a esta Tesis.

Al Profesor Danko Brncic agradezco el apoyo y dedicación que me brindó para llevar a su término esta Tesis.

A mi hermano, Patricio Díaz P. agradezco su valiosa ayuda en la confección de las figuras que contiene esta Tesis.

INDICE DE MATERIAS

	Página
LISTA DE TABLAS	vi
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE APENDICES	ix
RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCION	1
2. MATERIALES Y METODOS	6
2.1. Estudio comparado de la morfología de animales adultos	6
2.2. Estudio comparado de la morfología larval	8
2.3. Ecología reproductiva de las especies	9
2.4. Estudios bioquímicos	10
2.4.1. Cromatografía de intercambio iónico y ensayos enzimáticos para Hexoquinasas hepáticas	10
2.4.2. Electroforesis en geles de Poliacrilamida para la separación de Lactato deshidrogenasas (LDH) de cristalinos y Hemoglobinas	11
2.4.3. Electroforesis en geles de Almidón para el análisis genético bioquímico de poblaciones	13
2.5. Análisis de Caracteres	17
3. RESULTADOS	18
3.1. Morfología de los animales adultos	18
3.1.1. Redescpciones de las especies y análisis multivariado de caracteres de animales adultos	18
3.1.2. Redescpciones de los géneros de Leptodactylidae de Chile de acuerdo a las características de los animales adultos	19

3.1.3. Características de los húmeros	25
3.1.4. Características del esternón en dos poblaciones de <u>Eupsophus</u>	27
3.2. Morfología larval	27
3.2.1. Descripciones de las larvas y análisis multivariado de los caracteres larvales	29
3.2.2. Agrupación jerárquica de las larvas analizadas	33
3.2.3. Descripciones de los géneros de Leptodactylidae Chilenos, según las características de las larvas	33
3.3. Ecología reproductiva	39
3.4. Hexoquinasas hepáticas	43
3.5. Lactato deshidrogenasas de cristalinos (LDH)	49
3.6. Hemoglobinas	56
3.7. Polimorfismo bioquímico poblacional	58
3.8. Análisis de Caracteres y relaciones entre los taxa	67
4. DISCUSION	75
4.1. Distinción de las especies	76
4.1.1. La contribución de los estudios morfológicos	78
4.1.2. La contribución de los caracteres bioquímicos	81
4.2. Agrupación fenética de las especies	86
4.2.1. El aporte de los caracteres morfológicos	86
4.2.2. El aporte de los caracteres moleculares	92
4.3. Relaciones genéticas y divergencia temporal entre los taxa	93
4.4. Análisis de caracteres y relaciones entre los taxa	96
4.5. Clasificación de los Leptodactílidos Chilenos	106
5. CONCLUSIONES	108
6. REFERENCIAS	112

LISTA DE TABLAS.

	Página
1. Asociación de las especies a factores, resultante de los análisis factoriales de correspondencias basados en caracteres de animales adultos.	20
2. Índices morfométricos de la morfología del húmero de cinco especies de Leptodactylidae.	28
3. Asociación de las especies a factores, resultante de los análisis factoriales de correspondencias basados en caracteres larvales.	32
4. Valores promedios del tamaño de la puesta, tamaño de los huevos, duración del período larval y tamaño al alcanzar la metamorfosis en nueve especies de Leptodactylidae.	40
5. Frecuencia de alelos detectados por electroforesis en geles de Almidón en once sistemas proteicos de Leptodactylidae.	59
6. Distancias genéticas entre seis géneros de Leptodactylidae de Chile.	63
7. Frecuencias alélicas en loci polimórficos en <u>Eupsophus roseus</u> y <u>Eupsophus migueli</u> .	66
8. Estadísticos de loci específicos de <u>Eupsophus roseus</u> y <u>Eupsophus migueli</u> .	68
9. Valores para estados primitivos y derivados de trece caracteres en diez géneros de Leptodactylidae de Chile.	73

LISTA DE FIGURAS.

	Página
1. Vistas media y lateral de húmeros de seis especies de Leptodactylidae de Chile.	26
2. Vistas laterales de larvas de trece especies de Leptodactylidae de Chile.	30
3. Discos orales de larvas de trece especies de Leptodactylidae de Chile.	31
4. Agrupación jerárquica de quince especies de Leptodactylidae de Chile, de acuerdo a las características larvales.	34
5. Relaciones entre tamaño y número de huevos y tamaño de las hembras en nueve especies de Leptodactylidae de Chile.	44
6. Relaciones entre la duración del período larval, tamaño al completar la metamorfosis y tamaño de las hembras en nueve especies de Leptodactylidae de Chile.	45
7. Hexoquinasas hepáticas de veinte especies de Leptodactylidae de Chile.	47
8. Patrones de hexoquinasas en Amphibia.	48
9. Lactato deshidrogenasas de cristalinos de veinte especies de Leptodactylidae de Chile.	50
10. Densitogramas de geles de Lactato deshidrogenasas de cristalinos de veinte especies de Leptodactylidae de Chile.	51

LISTA DE FIGURAS. Continuación.....

11. Esquemas de polimorfismos electroforéticos de Lactato deshidrogenasas de cristalinós de seis especies de Leptodactylidae de Chile. 52
12. Hemoglobinas de diecisiete especies de Leptodactylidae de Chile. 57
13. Proteínas de cristalinós en seis especies de Leptodactylidae de Chile. 62
14. Relaciones genéticas entre seis géneros de Leptodactylidae de Chile. 64
15. Relaciones filogenéticas propuestas para los géneros de Telmatobiinae de Chile. 105

LISTA DE APENDICES

	Página
A. Matriz de caracteres de animales adultos.	120
B. Matriz de caracteres larvales.	126
C. Esquema de las medidas tomadas en la morfología externa de larvas de anuros.	130
D. Redescrpciones de veintiuna especies de Leptodactylidae basadas en las características de animales adultos.	131
E. Clave para los géneros de Leptodactylidae de Chile, basada en los caracteres de animales adultos.	153
F. Descripciones de las larvas de trece especies de Leptodactylidae de Chile.	155
G. Clave para los géneros de Leptodactylidae de Chile, según los caracteres de larvas entre los estados 30-35 de Gosner (1960).	169
H. Animales utilizados en experimentos de separación de Hexoquinasas hepáticas.	171
I. Animales utilizados en experimentos de separación de Lactato deshidrogenasas de cristalinos.	172
J. Animales utilizados en experimentos de separación de Hemoglobinas.	174

RESUMEN

En esta Tesis se entregan los resultados de un estudio biosistemático y se proponen relaciones filogenéticas entre las especies de Leptodactylidae conocidas en Chile, particularmente aquéllas de la Subfamilia Telmatobiinae. Tal propósito se justificaba por la falta de un estudio global que incorporara un número significativo de especies descritas en los últimos 20 años y que considerara un enfoque filogenético explícito sobre el cual fundamentar un ordenamiento de la diversidad conocida en la Familia.

Se utilizó un enfoque multidisciplinario, incluyendo información de la morfología de adultos y larvas, datos ecológicos y análisis de patrones proteicos. Se trabajó con ejemplares pertenecientes a 24 de las 31 especies de Leptodactylidae descritas para Chile. Además de revisar 44 caracteres de la morfología externa, del húmero y del esternón de animales adultos y 25 caracteres de la morfología larval, se estudiaron 5 parámetros de la ecología reproductiva de las especies; también se analizaron patrones cromatográficos de hexoquinasas hepáticas y patrones electroforéticos de 27 enzimas y otras proteínas.

El único sistema que no resultó útil en este estudio fué el de patrones electroforéticos de Hemoglobinas, debido a su alta variabilidad poblacional y por estar dichos patrones directamente correlacionados con la procedencia altitudinal de los animales al estudiar distintas poblaciones de una misma especie. Al utilizar en términos fenéticos los resultados del estudio de la morfología de adultos y

larvas, patrones de Lactato deshidrogenasas y parámetros de la historia vital, éstos contribuyeron a identificar las especies y a agruparlas fenéticamente en taxa mayores (géneros). Se identificaron 21 especies, las que pertenecen a 10 géneros, incluido Alsodes, género que no fué reconocido en el trabajo previo de Cei (1962) y en el que sus especies se incluyeron en Eupsophus; se entregan descripciones y Claves para el reconocimiento de esos géneros. Los caracteres utilizados no permitieron distinguir a Eupsophus migueli, a la que, como resultado del estudio sistemático, se considera una especie incipiente, en proceso de especiación desde unos $0,4 - 3,7 \times 10^6$ años.

Algunos datos de la morfología de adultos y larvas, de la ecología reproductiva, y los patrones de hexoquinasas hepáticas, permitieron establecer relaciones filogenéticas intergenéricas; agregando estimaciones temporales derivadas de los datos de variabilidad genética poblacional se propone una filogenia en la que Caudiverbera y Eupsophus son los géneros más primitivos (con una divergencia entre ambos mayor que 32×10^6 años) en tanto que Alsodes y Telmatobius son los más recientes (con una divergencia entre ambos no mayor que 19×10^6 años). Derivada del estudio sistemático se entrega también una Clasificación filogenética de los Leptodactylidae de Chile, incluyendo los géneros en 3 subfamilias: Calyptocephalellinae, que sólo incluye a Caudiverbera; Leptodactylinae, que sólo incluye a Pleurodema; y Telmatobiinae, que incluye en dos Tribus divergentes a Eupsophus-Batrachyla-Hylorina como sus géneros más antiguos y a Telmatobufo-Insuetophrynus-Alsodes-Telmatobius como sus géneros más recientes.

ABSTRACT

A biosystematic study was carried out and phylogenetic relationships are proposed between the Telmatobiinae leptodactylids from Chile. The study was justified because the lack of a global analysis considering a significant number of species described in the last 20 years, and the lack of an explicit phylogenetic approach to the systematics of this local fauna.

A multidisciplinary approach was employed, including morphology of adults and larvae, ecologic data, and protein patterns. Animals belonging to 24 of the 31 species of leptodactylids previously described were used. 44 characters of the external morphology, humerus and sternum of adult animals, 25 characters of the larval morphology and 5 parameters of the reproductive ecology were analyzed; also chromatographic patterns of hepatic hexokinases and electrophoretic patterns of 27 enzymes and other proteins.

The only unuseful system in this study was the hemoglobin system, due to the high population variability and the correlation of the hemoglobin patterns with the altitudinal procedence of the animals when different populations of the same species were studied. When the results of adult and larval morphology, lactate dehydrogenase patterns and life history parameters were phenetically analyzed, they contributed to identification of species and their phenetic grouping in genera. 21 species were identified, belonging to 10 genera

including Alsodes, previously not recognized by Cei (1962) who included its species in Eupsophus. Descriptions and keys to recognize these genera are given. Characters employed do not allow the recognition of Eupsophus migueli, which after the biosystematic study realized I consider an incipient species, with a separation time of from $0.4-3.7 \times 10^6$ years.

Some data from adult and larval morphology, reproductive ecology and hexokinase patterns were used to establish intrageneric phylogenetic relationships; adding temporal estimates calculated from the biochemical genetic analysis, a phylogeny is proposed. In this proposal, Caudiverbera and Eupsophus are the most primitive genera (divergence between them greater than 32×10^6 years); Alsodes and Telmatobius are the most recent genera (divergence between them no greater than 19×10^6 years). Derived from the systematic study realized, a phylogenetic classification of the Leptodactylids from Chile is proposed, locating the genera in 3 subfamilies: Calyptocephalellinae, including Caudiverbera; Leptodactylinae, including Pleurodema; and Telmatobiinae, including in two divergent Tribes Eupsophus-Batrachyla-Hylorina (the most primitive genera) and Telmatobufo-Telmatobius-Alsodes-Insuetophrynus (the most recent genera).

1. INTRODUCCION

La primera mención a un Anuro en la fauna chilena corresponde a la descripción que Feuillee hizo en 1714 de la "salamandra acuática y negra", que Donoso-Barros y Cei (1962) identificaron como el renacuajo de Caudiverbera caudiverbera (Linnaeus). Investigadores europeos descubrieron luego algunas de nuestras especies, a lo que se sumó la labor local de Juan Ignacio Molina (1728-1788), la de Claudio Gay (1848-1854) y la de Rodolfo Amando Philippi, quien en 1902 publicó el "Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física i Política de Chile de don Claudio Gay". Las contribuciones posteriores son esporádicas, hasta la aparición en 1962 de la monografía "Batracios de Chile" de José Miguel Cei. Las contribuciones anotadas son notablemente heterogéneas en los criterios aplicados a la distinción de los taxa, y en general están basadas en el uso casi exclusivo de caracteres morfológicos. Estas diferencias de criterios se reflejan en la evaluación de la diversidad entre autores como Philippi (1902), quien reconoció 19 géneros y 91 especies y Cei(1962) quien sólo reconoció 9 géneros y 19 especies. De acuerdo a este último autor, y considerando 2 especies no incluídas en su obra y 15 especies nuevas descritas en los últimos años, los Anuros Chilenos constituyen un grupo reducido de 36 especies, pertenecientes en su mayoría (31 especies) a la Familia Leptodactylidae.

La descripción de una cantidad significativa de especies nuevas

ha modificado nuestro conocimiento básico de la diversidad del grupo y ha introducido cambios profundos en la interpretación de la evolución y de las relaciones filogenéticas de nuestros anfibios; éstas han sido estudiadas sólo parcialmente en monografías recientes sobre los Leptodactylidae (Lynch 1971, 1978; Heyer 1975), faltando un estudio global que incluya todas, o al menos la mayor parte, de las especies. Los Leptodactylidae chilenos pertenecen a 11 géneros; de éstos, 3 son monotípicos (Caudiverbera, Hylorina e Insuetophrynus) y entre los restantes y considerando todas sus especies, 4 géneros (Eupsophus, Batrachyla, Telmatobufo y Rhinoderma) contienen un número reducido de especies (entre 3 y 4) y otros 4 (Alsodes, Atelognathus, Pleurodema y Telmatobius) tienen una mayor diversificación (entre 6 y 25 especies). La alta proporción de endemismos y de géneros poco diversificados en este grupo son, en particular, situaciones interesantes de explicar en tanto podrían indicar que se trata de un grupo antiguo y parcialmente relictual.

El propósito de esta Tesis es realizar un estudio biosistemático, aportando nuevos caracteres que permitan postular relaciones filogenéticas entre las especies de Leptodactylidae representadas en Chile, particularmente aquéllas incluídas en la Subfamilia Telmatobiinae. El género Pleurodema (de la Subfamilia Leptodactylinae) y el género Rhinoderma (incluído por autores como Griffiths (1963) y Cei (1962) en la Subfamilia Rhinodermatinae y por Lynch (1971) en Rhinodermatidae), serán considerados para establecer sus posibles relaciones con los Telmatobiinae y también como grupos control que permitan juzgar la confiabilidad de las relaciones que se propongan en esa Subfamilia. Se

utilizará información diversa, entre la cual destaca el uso de caracteres morfológicos y otros de uso menos frecuente y que no han sido o han sido parcialmente aplicados al estudio de esta fauna; entre estos últimos, datos de la ecología e historia vital de las especies, y patrones proteicos. Este enfoque, utilizando tres tipos distintos de caracteres sistemáticos, se justifica en el contexto de la Biosistemática (Mayr 1969), que propicia el uso de diversas clases de caracteres, y en forma particular para el caso de nuestros anuros ya que no se cuenta con suficiente información de fósiles para reconstruir su filogenia. Un aporte importante a este trabajo biosistemático lo constituirá el estudio de las larvas, puesto que a la fecha aún existen larvas que no han sido descritas y no se ha realizado un estudio comparado de la morfología larval como contribución a la sistemática de nuestros anuros. Basándose en el análisis de toda la información disponible:

- a) se propondrá un conjunto de relaciones intra e intergenéricas en la Subfamilia Telmatobiinae, que constituyan un marco de referencia para estudios posteriores de relaciones particulares entre los taxa.
- b) se elaborarán algunas proposiciones taxonómicas derivadas del estudio biosistemático realizado, por ejemplo, una Clasificación filogenética de los Anfibios Chilenos.
- c) se evaluará comparativamente el aporte de los caracteres morfológicos, ecológicos, y moleculares, a la sistemática de los anuros chilenos.

El propósito general de establecer relaciones filogenéticas entre las especies se orientará tomando como referencia las siguientes hipótesis:

1. Los Telmatobiinae de Chile son un grupo monofilético.
2. Caudiverbera es un género tempranamente divergente de los restantes Leptodactylidae; se repostula la opinión de Reig (1960) de incluirlo como género monotípico en una Subfamilia distinta de Telmatobiinae; esto implica rechazar su inclusión en la Tribu Calyptocephalellini (Lynch 1978) junto a Telmatobufo.
3. Considerando la proposición de Gallardo (1970), en cuanto a que Alsodes es un género válido de Telmatobiinae; se postula la hipótesis que sus relaciones son más estrechas con Telmatobius que con Eupsophus, género en el cual algunas de sus especies han sido incluidas en trabajos previos de Cei (1962) y Lynch (1971).
4. La condición firmisterna de Insuetophrynus y Rhinoderma es una convergencia que debe destacarse para establecer las relaciones de estos géneros; esto contribuiría a precisar la opinión de Barrio (1970), quien descarta la inclusión de Insuetophrynus en Rhinodermatinae; se postula que Insuetophrynus está relacionado con Alsodes y/o Telmatobius.
5. El género Eupsophus y probablemente Hylorina pertenecen a una línea evolutiva distinta de Alsodes, Telmatobius e Insuetophrynus, lo que implica que no pueden ser ubicados en una misma agrupación tribal con estos últimos géneros (Telmatobiinae; Lynch 1978).
6. Los Leptodactylidae de Chile son un grupo faunístico parcialmente relictual, en que coexisten géneros originados en una radiación preeocénica (Lynch 1971) con géneros de diversificación más reciente.

Los propósitos de la Tesis se han proyectado a través del siguiente esquema de trabajo:

1. Siguiendo las proposiciones de Mayr (1981), a partir de un estudio comparado de caracteres se distinguirán y agruparán las unidades (especies y géneros) que servirán de base para estudiar sus relaciones filogenéticas, lo que, en el caso de esta Tesis es una etapa previa ineludible por cuanto las unidades (géneros) reconocidos en la obra de Cei (1962) son criticables (como ejemplo el caso Eupsophus-Alsodes ya mencionado); son incompletas en su contenido de especies por la descripción de un alto número de especies y aún de géneros nuevos con posterioridad a 1962 (como es el caso de Atelognathus (Lynch) 1975); tampoco se conocen los caracteres utilizados por el autor, lo que permitiría evaluar sus conclusiones.

En esta etapa es factible plantear la utilización de los caracteres morfológicos clásicos, y la utilización de nuevos caracteres, de tipo molecular u otros.

2. A partir de un análisis de los caracteres:

a) se propondrán relaciones naturales entre los taxa (especies y géneros).

b) se agruparán las especies previamente reconocidas sobre la base de las relaciones establecidas a partir del análisis de los distintos caracteres y se tratará de ubicarlas en categorías sistemáticas mayores; eventualmente se propondrá una Clasificación de los Leptodactílicos Chilenos, y una Clave para el reconocimiento de los géneros.

c) se propondrá(n) la(s) filogenia(s) compatible(s) con el estudio sistemático realizado.

3. Se evaluará el aporte que cada uno de los tipos de caracteres biosistemáticos utilizados ha significado desde el punto de vista de los propósitos de esta Tesis.

2. MATERIALES Y METODOS

Se recolectaron adultos y larvas pertenecientes a 24 especies de Leptodactylidae. La obtención de muestras numéricamente adecuadas de animales vivos implicó una extensa actividad de terreno a lo largo del país. Los animales se utilizaron para experimentos en bioquímica, para realizar observaciones sobre su morfología, estado reproductivo, y para obtener mediciones corporales; luego se incorporaron a una colección herpetológica personal. Para completar observaciones morfológicas se utilizaron además ejemplares de colecciones del Instituto de Zoología de la Universidad Austral de Chile, del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción y del Departamento de Biología Celular y Genética, Facultad de Medicina de la Universidad de Chile. Los individuos utilizados se indican luego al describir los trabajos realizados.

Las observaciones y experimentos realizados estuvieron orientados a reunir un conjunto de caracteres morfológicos, ecológicos y moleculares, para ser utilizados en la distinción de las especies y como indicadores de relaciones entre los taxa.

2.1 Estudio comparado de la morfología de animales adultos.

Para obtener descripciones comparables de la morfología externa de animales adultos se obtuvo información de 44 caracteres cualitativos. El listado de los estados de caracteres se entrega junto con la Matriz de caracteres de Animales Adultos (Apéndice A). Se obtuvieron además los siguientes datos biométricos: 1. longitud corporal, 2. longi-

tud de la cabeza, 3.ancho de la cabeza, 4.distancia interorbital, 5.diámetro ocular, 6.distancia del borde anterior del ojo a la punta del hocico, 7.distancia narina a la punta del hocico, 8.longitud del femur, 9.longitud de la tibia, y 10.longitud de la pata. Las mediciones se realizaron con un pie de metro (precisión $\pm 0,5\text{mm}$).

La observación que en las especies de Alsodes, Telmatobius e Insuetophrynus ocurre un dimorfismo sexual en el desarrollo de los brazos, condujo a realizar un estudio comparado para establecer la correspondencia entre el mayor desarrollo de los brazos en los machos y algunas características humerales. Para este propósito se realizaron disecciones en ejemplares machos y hembras de las siguientes especies: Alsodes nodosus (3 machos; 1 hembra); Alsodes tumultuosus (3 machos; 1 hembra); Alsodes vanzolinii (1 macho); Alsodes monticola (1 macho); Telmatobius montanus (3 machos; 1 hembra); Telmatobius peruvianus (3 machos; 1 hembra); Telmatobius marmoratus (3 machos; 1 hembra); Telmatobius halli (1 macho; 1 hembra); Insuetophrynus acarpicus (2 machos; 1 hembra).

Observaciones preliminares de polimorfismo en las características del xifisternum en poblaciones de Eupsophus condujeron a examinar, previa disección, las variaciones de esa estructura en 37 E. roseus y 45 E. migueli adultos.

La información morfológica se utilizó para elaborar descripciones y redescripciones de las especies y géneros y para elaborar una Clave de géneros, que reflejaran el valor de esos caracteres en la distinción de los taxa. La información cualitativa, estructurada en forma de una Matriz de caracteres (Apéndice A) fué la base para

realizar un Análisis Factorial de Correspondencias (Lebart y Fénelon 1973), como una manera de expresar objetivamente la distinción y obtener una agrupación de las especies, puesto que éste es un método de ordenación en que la información básica es transformada para definir "factores" a los cuales se correlacionan las variables morfológicas y los individuos incorporados al análisis.

2.2 Estudio comparado de la morfología larval.

Para obtener descripciones comparables de la morfología externa de las larvas fue necesario elaborar una pauta de descripción, definiendo un conjunto de 25 caracteres, los que se incluyen en el Apéndice B. Este contiene además una Matriz de caracteres larvales en la cual se anotan los estados de caracteres morfológicos y en la que también se agregan algunas características del habitat y la reproducción de las larvas de cada especie. Las observaciones se realizaron en animales fijados, excepto la coloración, que también se observó en animales vivos. Se confeccionaron dibujos en vista lateral y en el caso del disco oral su observación y dibujos se hicieron con lupa estereoscópica y cámara clara, con un aumento de 12,5 veces. La observación de las papilas orales se realizó después de teñirlas con Azul de Bromofenol al 1%. Para elaborar las descripciones y confeccionar los dibujos de las larvas se prefirieron los estados mas avanzados del desarrollo larval (33 al 40 según Gosner 1960). Con el propósito de incorporar información cuantitativa fué necesario definir un conjunto de medidas, las que se ilustran en el esquema del Apéndice C. Todas las mediciones fueron hechas con un pié de metro (precisión $\pm 0,5\text{mm}$) sobre animales fijados en Formalina al 10% y conservados en Alcohol:formalina:agua

(600 ml Etanol absoluto:50 ml formalina 35% P.V.:350 ml agua).

La información que se resume en la Matriz de caracteres larvales (Apéndice B) se utilizó para efectuar el Análisis Factorial de Correspondencias citado en 2.1 y un Análisis de Clasificación Ascendente Jerárquica (Benzécri 1980), con el propósito de agrupar las especies y estimar sus distancias fenéticas puesto que en este último método se utilizan los valores de correlación obtenidos en el análisis factorial de correspondencias para calcular distancias fenéticas entre los distintos grupos de individuos. La homogeneidad de los grupos se mide por la Distancia Ultramétrica (Cuadras, 1981), que es una de las medidas de distancia que cumple la propiedad de desigualdad triangular. Estos análisis se realizaron incluyendo primero las 23 especies analizadas y luego excluyendo algunas de las especies del análisis.

2.3 Ecología Reproductiva.

El conocimiento de algunos aspectos de la reproducción de las especies puede constituir también información aplicable al estudio sistemático. Esta información puede referirse a aspectos característicos de la reproducción de los individuos o a tácticas reproductivas de las especies. Con el propósito de comparar cualitativa y cuantitativamente algunas de esas características y tácticas reproductivas se obtuvieron las siguientes informaciones: tamaño corporal de hembras reproductivas (considerando como tales aquéllas que en época de reproducción tienen oocitos ováricos en algún grado de desarrollo), 2.cantidad de oocitos ováricos u ovulados por hembra, 3.tamaño de los huevos, 4.tipo de puesta, 5.color de los oocitos, 6.lugar de ovipostura, 7.duración del período larval, 8.tamaño larval en estados premetamórfi-

cos, 9.tamaño de los individuos al completar su metamorfosis, y 10.observaciones conductuales: cortejo, amplexo y canto. Las observaciones se realizaron en los sitios reproductivos y durante la época de reproducción de cada especie. Algunos datos cuantitativos como el número de oocitos ováricos y tamaño de los oocitos fueron obtenidos en el laboratorio, los últimos realizando mediciones bajo la lupa y con un ocular calibrado (precisión \pm 0,1mm). Las mediciones del tamaño corporal de las hembras, de las larvas y de los individuos al completar su metamorfosis se realizaron con un pié de metro (precisión \pm 0,5mm).

2.4 Estudios Bioquímicos.

2.4.1 Cromatografía de Intercambio Iónico y Ensayos Enzimáticos para Hexoquinasas Hepáticas.

El número de ejemplares de cada especie utilizados en este tipo de experimentos se indica en el Apéndice H. Los animales recién traídos al laboratorio se sacrificaron por demedulación, obteniéndose el hígado, el cual se pesaba y se colocaba en hielo. Luego se determinaban las hexoquinasas presentes en ese órgano, utilizando técnicas de separación cromatográfica y medición de la actividad hexoquinásica descritas por Ureta y col. (1971): con el hígado se preparaba un homogeneizado al 10% con un amortiguador TRIS (Tris (hidroximethyl) aminomethane):EDTA(Ethylenediaminetetraacetic acid):Glucosa (10mM:1mM:50mM) en un aparato Potter Elvehjem. Los homogeneizados se centrifugaban a 105000 x g por una hora en una ultracentrífuga Spinco y el sobrenadante así obtenido se cromatografiaba en columnas de DEAE (2-(diethylamino)-ethyl)-Celulosa) para separar las enzimas

fosforilantes de glucosa. La elución se realizaba mediante un gradiente lineal de KCl de 0 a 0,5 M, en amortiguador TRIS:EDTA (10mM:1mM). Se colectaban fracciones de igual volumen (0,3 ml) utilizando un microfraccionador Gilson y en éstas se medía la actividad enzimática, espectrofotométricamente y/o a través de un método de radioensayo. El método de radioensayo (Radojkovic y col. 1978) se utilizó para las lecturas de actividad de hexoquinasas de Constante de Michaelis (Km) baja, cuando las actividades eran escasas por el tamaño reducido del hígado de algunos ejemplares; en este caso se utilizaba un sustrato marcado radiactivamente (Glucosa C¹⁴), con lo cual se incrementa la capacidad del método para detectar la presencia de las enzimas por cuanto se detecta la marca en los productos formados en la reacción enzimática. La actividad enzimática se expresó en Unidades de Enzima, que corresponden a la cantidad de enzima que cataliza la fosforilación de 1 micromol de glucosa en un minuto, a 30°C.

2.4.2 Electroforesis en geles de Poliacrilamida para la separación de Lactato deshidrogenasas (LDH) de cristalinos y Hemoglobinas.

Los individuos de las distintas especies utilizados en las determinaciones de LDH se indican en el Apéndice I y aquéllos utilizados para la detección de Hemoglobinas en el Apéndice J.

Para la obtención de sangre y de cristalinos se procedió a demedular los animales, extrayendo primero la sangre por punción cardíaca, directamente en tubos para microhematocrito, micropipetas de 50, 100 o 200 microlitros o jeringas, previamente heparinizadas. La sangre se centrifugaba a 1500 rpm por 5 minutos para separar los elementos figurados. Cuando la muestra era abundante se lavaban los

eritrocitos resuspendiéndolos en una solución fisiológica (NaCl 0,9%); luego se volvía a centrifugar en las condiciones ya señaladas. En seguida se lisaban los glóbulos rojos agregando dos volúmenes de agua bidestilada, obteniéndose una solución de hemoglobina que se sometía a electroforesis.

Los cristalinos se obtenían realizando un corte al globo ocular y presionando la órbita por su parte inferior. Luego se homogeneizaban en una solución de NaCl 0,018% y Urea 0,001M (Schmiel y Guttman 1974).

Tanto las hemoglobinas como las LDH se separaron electroforéticamente utilizando geles de poliacrilamida preparados según el método de Davis (1964), modificando la concentración del gel separador al 6%. En el caso de homogeneizados de cristalinos se colocaba a cada gel el equivalente a 900-1000 microgramos de proteína, basado en determinaciones espectrofotométricas realizadas a longitudes de onda de 280 y 260 nm. Después de cada electroforesis, las actividades enzimáticas se revelaban incubando los geles en una solución de Lactato de Li 0,1 M, Cianuro de Potasio 0,005 M, NAD^+ 0,0005 M, PMS(Phenazine methosulfate) 0,004 mg/ml y NBT(Nitroblue tetrazolium) 0,04 mg/ml, en amortiguador TRIS-Cl 0,25 M pH 7,4 en un baño a 30°C. Después de teñidos, los geles se guardaron en Acido Acético al 7%. Los patrones obtenidos se fotografiaron, se dibujaron y se confeccionaron densitogramas. Estos últimos en un densitógrafo Canalco, con el propósito de cuantificar las proporciones relativas de cada isoenzima.

En el caso de Hemoglobinas se colocaba a cada gel el equivalente a 250 unidades de absorvancia a una longitud de onda de 430 nm en el espectrofotómetro. Después de cada electroforesis las hemoglobinas se

tiñeron utilizando una solución de Benzidina (100 mg de Benzidina: 0,45 ml de H_2O_2 :9,0 ml de Acido Acético:80,55 ml de agua destilada) descrita por Moss e Ingram (1968). Después de teñidos los geles se guardaron en Acido Acético al 7%. Los patrones de hemoglobinas se fotografiaron y se dibujaron.

Los ensayos electroforéticos se realizaron a un amperaje constante de 3 mA por gel. El voltage y el tiempo de electroforesis con doce geles alcanzaban alrededor de 200 V y 3 horas respectivamente.

2.4.3 Electroforesis en geles de almidón para el análisis genético bioquímico de poblaciones.

Se utilizaron especies pertenecientes a 6 géneros de Leptodactylidae; sólo en Eupsophus se utilizaron dos especies por cuanto se precisaba aclarar el estatus específico de una de ellas. Las poblaciones estudiadas fueron: Pleurodema thaul (Lesson) 1826, 10 machos y 9 hembras de La Ligua; Alsodes tumultuosus Veloso y col. 1977, 7 machos y 6 hembras de La Parva; Telmatobius marmoratus Dumeril y Bibrón 1841, 5 machos y 8 hembras de Parinacota; Insuetophrynus acarpicus Barrio 1970, 9 machos y 8 hembras de Mehuín; Eupsophus roseus Dumeril y Bibrón 1841, 1 macho y 14 hembras de Valdivia; Eupsophus migueli Formas 1978, 9 machos y 8 hembras de Mehuín y Caudiverbera caudiverbera (Linnaeus) 1758, 4 machos y 11 hembras de Melipilla.

Los animales, todos adultos, se sacrificaron por demedulación a mas tardar tres días después de ser traídos al laboratorio. Se realizaron disecciones a temperatura ambiente y se extrajo sangre, hígado, riñón y cristalinos. A partir de la sangre se obtenía la fracción de plasma y de los eritrocitos se preparaba una solución de

hemoglobina de acuerdo al procedimiento descrito en 2.4.2. Cuando la electroforesis no se realizaba inmediatamente después de obtener las muestras, el plasma y la fracción de eritrocitos intactos se guardaban a -80°C hasta la realización del experimento; en ese momento se preparaba la solución de hemoglobina. El hígado, riñón y cristalinos de cada animal se congelaban también a -80°C , en este caso en solución salina (NaCl 0,9%). Los homogeneizados para obtener proteínas solubles de estos órganos se preparaban momentos antes de realizar la electroforesis.

Se utilizó electroforesis horizontal en geles de almidón al 12%. Las muestras de proteínas se absorbieron en trozos de papel filtro Whatman N°3 de 9 x 6 mm y se colocaron en los geles. En algunos ensayos se colocó un trozo de papel filtro impregnado en una solución de Azul de Bromofenol al 1%, como marcador de migración. En todos los ensayos se colocó como control un trozo de papel filtro impregnado con la solución de las proteínas correspondientes provenientes de Caudiverbera caudiverbera como patrón comparativo para la migración de bandas proteicas. Durante las corridas, los geles se enfriaban colocando sobre ellos una caja de lucita que contenía hielo. Se aplicaba un amperaje constante de 50 mA por gel, siendo las dimensiones de estos 190x130x10 mm. Después de la electroforesis, el gel se cortaba en tajadas de 2 mm de grosor y en cada una de estas se teñía una enzima o proteína diferente. Las condiciones de electroforesis y las tinciones para cada sistema proteico son las descritas por Selander y col.(1971) y por Ayala y col. (1972). A continuación se anotan los sistemas utilizados describiendo en detalle las tinciones sólo cuando se realiza-

ron modificaciones a las técnicas conocidas.

2.4.3.1 Electroforesis de Hemolizados; se usaron geles preparados con amortiguador TRIS:borato:EDTA pH 9,0 que también se usaba para los electrodos. Se corría hasta que la hemoglobina de C.caudiverbera hubiese migrado 4,5 cm. Las hemoglobinas se teñían con Coomassie Blue R en una solución que contenía 60 mg del colorante por cada 100 ml de una solución fijadora compuesta por Acido Acético:Metanol:Agua (1:5:5), durante una hora. Los geles se desteñían con la misma solución fijadora. También se teñía la hemoglobina utilizando Benzidina, de acuerdo al procedimiento descrito en 2.4.2. También se teñía Máfico Deshidrogenasa (MDH. EC 1.1.1.37).

2.4.3.2 Electroforesis de plasma sanguíneo; se usaban geles preparados con amortiguador TRIS:citrato pH 8,65 y se usaba Acido Bórico:NaOH pH 8,1 como amortiguador de electrodos. Se corría hasta que el frente de Acido Bórico migraba 6,5 cm. Se teñían las proteínas totales con la solución de Coomassie Blue R descrita en 2.4.3.1. También se teñían Esterasas (EST. EC 3.1.1.2).

2.4.3.3 Electroforesis de Cristalinos; se utilizaron los mismos tipos de gel y amortiguadores que para el plasma. Los geles se corrían hasta que el frente de Acido Bórico migraba 6,5 cm. Se teñían las proteínas totales con Coomassie Blue R.

2.4.3.4 Electroforesis de Riñón; se utilizaron los mismos tipos de gel y amortiguadores que para el Plasma y Cristalinos. Los geles se corrían hasta que el frente de Acido Bórico migraba 6,5 cm. Se teñía una actividad enzimática que se visualizaba como bandas blancas o ausencia de precipitación del PMS, puesto que ocurre una oxidación del

NBT (Tetrazolium Oxidase, TO). Esta actividad se detectó en las tinciones de GPD (Alfa Glicerofosfato deshidrogenasa). Para comprobar su actividad sobre el tetrazolium se realizaron tinciones en un medio que contenía 20 mg de NBT en 100 ml de amortiguador TRIS:borato:EDTA pH 9,0. Se incubó una hora a 37°C y luego se agregaron 5 mg de PMS, obteniéndose el mismo resultado descrito. Las tinciones sucesivas se realizaron utilizando una solución de NBT como sustrato. También se teñían Lactato deshidrogenasas (LDH. EC 1.1.1.27).

2.4.3.5 Electroforesis de Hígado; se utilizaron los mismos tipos de gel y amortiguadores que para Plasma, Cristalinos y Riñón. Los geles se corrían hasta que el frente de Acido Bórico migraba 6,5 cm. Se teñía Glutámico Oxaloacético Transaminasa (GOT. EC 2.6.1.1) y Alfa Glicerofosfato deshidrogenasa (GPD. EC 1.1.1.8).

Los geles se guardaban por 24 horas en solución fijadora y sobre los geles fijados se realizaron las mediciones de migración alélica. Los alelos se identificaron con letras minúsculas partiendo de aquéllos de mayor migración. Los loci se numeraron desde aquéllos con alelos de mayor migración. Los loci con alelos catódicos se marcan con asterisco.

La variabilidad genética poblacional se midió por el promedio de la frecuencia de heterocigotos por locus (H) y por la proporción de loci polimórficos en la población, considerando polimórfico un locus cuando la frecuencia del alelo mas común es menor que 0,99. Las relaciones entre poblaciones se estimaron de acuerdo a los índices de Identidad y Distancia Genética propuestos por Nei (1972) y se entregan en forma de dendrogramas construídos utilizando el algoritmo de prome-

dios UPGM (Sneath y Sokal 1973).

2.5 Análisis de Caracteres.

Del conjunto de caracteres obtenidos en el estudio morfológico, ecológico y molecular, se han analizado aquéllos para los cuales puede establecerse una tendencia de cambio y estados ancestral y derivado del carácter. Esto último utilizando los criterios propuestos por Wagner (1961) y Kluge y Farris (1969) y que son citados y analizados por Trueb (1976).

RESULTADOS

3.1 Morfología de los animales adultos.

A continuación se entregan los resultados del análisis multivariado de las características morfológicas de las veintiuna especies que se pudo coleccionar, incluyendo las redescpciones y una Clave de Géneros; se entregan también los resultados del estudio de la morfología del húmero en machos de nueve especies y del estudio de las características del xifisternum en dos especies de Eupsophus.

3.1.1. Redescpciones de las especies y Análisis Multivariado de caracteres de animales adultos.

En el Apéndice D se entregan las redescpciones de las veintiuna especies. Dicha información está codificada en la Matriz de caracteres de animales adultos (Apéndice A), y fue utilizada para el Análisis Factorial de Correspondencias. Este se realizó: 1. incluyendo las 21 especies; 2. excluyendo las dos especies de Rhinoderma; 3. excluyendo además a Pleurodema thaul; 4. excluyendo además a Eupsophus migueli, E. vertebralis y Batrachyla taeniata. Las exclusiones de Rhinoderma y Pleurodema obedecen a que especies de esos géneros se utilizaron como control respecto a los géneros de Telmatobiinae (ver Introducción); la exclusión de E.migueli, E.vertebralis y B.taeniata se justificó para incrementar la potencialidad del método en el análisis de los géneros mas homogéneos (Alsodes y Telmatobius); en los últimos análisis se mantuvo a Eupsophus roseus y Batrachyla leptopus, por ser las especies tipo de sus respectivos géneros. Los resultados de estos análisis se

muestran en la Tabla 1 (A,B,C y D respectivamente). En todos los casos se trabajó con siete factores; el porcentaje de variación explicado por éstos fué 84,7; 86,3; 87,3 y 89,3 % respectivamente. Al factor 1 se asociaron en todos los casos las especies de Telmatobius, excepto T. montanus, que se asoció al factor 7 en los dos últimos análisis; en el primer análisis (1A) también se asociaron a este factor, aunque con correlaciones negativas, las dos especies de Rhinoderma; en 1B,C,D se asociaron con correlaciones negativas especies de Eupsophus y Batrachyla. Al factor 2 se asociaron en todos los casos las cuatro especies de Alsodes y en 1B,C,D se agregó Caudiverbera caudiverbera, aunque con correlación opuesta. Al factor 3 se asociaron en 1A Eupsophus migueli, Batrachyla leptopus e Hylorina sylvatica; en 1B,C no hubo especies asociadas significativamente a este factor y en 1D se asociaron Eupsophus roseus, Batrachyla leptopus e Hylorina sylvatica, especies que en este mismo análisis tuvieron correlaciones iguales o más altas a otros factores. Al factor 4 se asoció en 1A Caudiverbera caudiverbera y en los otros tres casos Telmatobufo venustus. Al factor 5 se asoció esta misma especie en 1A y en los otros tres casos Insuetophrynus acarpicus. Pleurodema thaul se asoció al factor seis en los dos primeros análisis en tanto que a este mismo factor se asoció Hylorina sylvatica en los últimos dos. Al factor 7 se asociaron sucesivamente Insuetophrynus acarpicus, Hylorina sylvatica y Telmatobius montanus en los últimos dos análisis.

3.1.2. Redescrpciones de los Géneros de Leptodactylidae de Chile de acuerdo a las características de los animales adultos.

Para elaborar estas redescrpciones se ha tomado el conjunto de

TABLA 1

ASOCIACION DE LAS ESPECIES A FACTORES, RESULTANTE DE LOS ANALISIS FACTORIALES DE CORRESPONDENCIAS BASADOS EN CARACTERES DE ANIMALES ADULTOS.

Factor	A 21 sp				B 19 sp				C 18 sp				D 15 sp			
1	Th	0,680			Th	0,742			Th	0,736			Th	0,731		
	Tper	0,744			Tper	0,847			Tper	0,837			Tper	0,824		
	Tmar	0,554			Tmar	0,661			Tmar	0,653			Tmar	0,640		
	Tpef	0,769			Tpef	0,822			Tpef	0,816			Tpef	0,835		
	Rd	-0,657 (-0,544)			Er	-0,709 (0,342)			Er	-0,709 (-0,354)			Er	-0,589 (-0,434)		
	Rr	-0,658			Ev	-0,689			Ev	-0,689						
					Em	-0,774			Em	-0,774						
					B1	-0,690			B1	-0,693			B1	-0,592		
2				Bt	-0,555			Bt	-0,559							
	Av	0,532			Av	0,535			Av	0,589			Av	0,600		
	An	0,678			An	0,615			An	0,653			An	0,700		
	At	0,547 (-0,488)			At	0,575 (-0,523)			At	0,671 (-0,445)			At	0,683 (-0,455)		
	Am	0,588			Am	0,624			Am	0,708			Am	0,727		
					Cc	-0,845			Cc	-0,800			Cc	-0,737		
3	Em	-0,576														
	B1	-0,556 (0,526)														
	Hs	-0,540														
	Cc	-0,744 (0,468)			Tv	0,713 (-0,332)			Tv	0,699 (-0,335)			Tv	-0,714 (0,385)		
	Tv	-0,757 (0,336)			Ia	0,677 (-0,409)			Ia	-0,713 (0,332)			Ia	-0,762 (0,362)		
	Pt	0,754 (-0,378)			Pt	-0,696 (0,336)			Hs	-0,701 (0,406)			Hs	-0,635 (0,439)		
	Ia	0,605 (-0,327)			Hs	-0,744 (0,315)			Tmo	0,723 (-0,387)			Tmo	0,750 (-0,428)		
4																
5																
6																
7																

La cifra entre paréntesis indica el valor de correlación siguiente, luego de seleccionar las especies mas altamente correlacionadas con cada factor.

caracteres que en los análisis factoriales de correspondencias mostraron valores más altos de correlación a distintos factores, lo que implica que son los caracteres más relevantes en la distinción de los distintos taxa. Las categorías de tamaño corporal y de huevos a que se hará referencia se encuentran definidas en el Apéndice D. Al elaborar las descripciones genéricas se ha excluído a Telmatobius montanus hasta no decidir sus relaciones ya que se asocia a un factor distinto de las restantes especies de ese género y presenta algunos caracteres propios de las especies de Alsodes. Este caso se analizará en la discusión.

3.1.2.1. Telmatobius

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal; labio superior escotado; sin cantus rostral; sin dientes vomerianos; con membranas interdigitales en las patas; brazos de los machos engrosados, con 5 crestas humerales; hembras mas grandes que los machos; machos con callosidades en el primer dedo de las manos y formando una franja pectoral; huevos pequeños, muy pigmentados; de ambientes acuáticos, en localidades cordilleranas; arcíferos: omosternum cartilaginoso, alargado; esternón parcialmente osificado, xifisternum muy ensanchado y hendido en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; 26 cromosomas; hexoquinazas A,B,D.

3.1.2.2. Alsodes.

Tamaño mediano; cuerpo robusto; extremo cefálico abrupto en vista lateral; cantus rostral marcado; con dientes vomerianos; sin membranas interdigitales en las patas o rudimentarias entre algunos dedos;

brazos de los machos engrosados (con tres crestas humerales); machos con callosidades en los dos primeros dedos de las manos y placas córneas pectorales; huevos poco pigmentados, de tamaño mediano; de ambientes semiacuáticos en quebradas boscosas; arcíferos: esternón cartilaginoso, alargado, con xifisternum expandido y hendido en su extremo posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral; 22, 26 o 34 cromosomas; hexoquinasas C,B,D o A,B,D.

3.1.2.3 Caudiverbera.

Tamaño grande; cuerpo deprimido; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal; con cantus rostral; sin pliegue supratimpánico; área del tímpano visible externamente; oído medio completo; dientes vomerianos presentes; cráneo muy osificado; piel dorsal de la cabeza fuertemente adherida al cráneo; extremidades anteriores sin tubérculos palmares; en las posteriores sólo los tubérculos metatarsales internos; membranas interdigitales en las patas muy desarrolladas; sin pliegue tarsal; hembras mas grandes que los machos; machos con un gran callo córneo en el primer dedo de las patas y ambos lados de la región gular pigmentados oscuro; de aguas profundas y poco corrientosas; arcífero: omosternum y sternum cartilaginosos, este último muy grande, hendido en su parte posterior, sin xifisternum diferenciado; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; piel dorsal muy glandular; 26 cromosomas; hexoquinasas C,B,D.

3.1.2.4. Insuetophrynus.

Tamaño mediano; cuerpo robusto; extremo cefálico abrupto en vista lateral; cantus rostral marcado; dientes vomerianos presentes; brazos de los machos engrosados (con 4 crestas humerales); hembras mas

grandes que los machos; sin caracteres sexuales secundarios; machos y hembras con callosidades córneas en los dos primeros dedos de las manos y en la región pectoral; huevos de tamaño mediano, poco pigmentados; de arroyos correntosos en quebradas boscosas; firmisternio; omosternum cartilaginoso, alargado; esternón cartilaginoso, tan largo como ancho; 26 cromosomas; hexoquinasas A,B,D.

3.1.2.5. Eupsophus.

Tamaño pequeño o mediano; extremo cefálico abrupto en vista lateral; con cantus rostral; con dientes vomerianos; área del tímpano visible externamente; oído medio completo; sin membranas interdigitales; sin pliegue tarsal; hembras mas grandes que los machos; machos con callosidades en el primer dedo de las manos; huevos grandes, poco pigmentados; arcíferos: omosternum cartilaginoso, alargado; esternón cartilaginoso, mas largo que ancho; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; 28 o 30 cromosomas; hexoquinasas C,B,D.

3.1.2.6. Telmatobufo.

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza tan larga como ancha; narinas mas cerca de la punta del hocico que de los ojos; área del tímpano no visible externamente; sin tímpano, anillo timpánico ni columela; dientes vomerianos presentes; un par de glándulas parótidas en la región posterior de la cabeza; sin pliegue supratimpánico; numerosas glándulas prominentes en el dorso del cuerpo; membranas interdigitales en las patas muy desarrolladas; sin tubérculos subarticulares ni metatarsales externos en las patas; machos con callosidades en el primer dedo de las manos; arcíferos: omosternum cartilaginoso, alargado; esternón cartilaginoso, más ancho que largo; epicoracoides

izquierdo sobre el derecho en vista ventral; hexoquinasas A,B,D.

3.1.2.7. Batrachyla.

Tamaño mediano; área del tímpano visible externamente; oído medio completo; dientes vomerianos presentes; falanges terminales de los dedos dilatadas en su extremo libre; sin membranas interdigitales en las patas; pliegue tarsal presente; hembras mas grandes que los machos; machos con callosidades en el primer dedo de las manos; arcíferos: omosternum cartilaginoso, corto y ensanchado; esternón cartilaginoso, mas largo que ancho; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral; 26 cromosomas; hexoquinasas C,B,D.

3.1.2.8. Hylorina.

Tamaño mediano; cuerpo estilizado; cabeza mas larga que ancha; extremo cefálico agudo en vista lateral; cantus rostral marcado; con pliegue supratimpánico; área del tímpano visible externamente; oído medio completo; extremidades largas y delgadas, particularmente los dedos; con pliegue tarsal; machos con callosidades córneas en el primer dedo de las manos y borde interno de los tubérculos metatarsales internos; arcíferos: omosternum cartilaginoso, ensanchado; esternón cartilaginoso, alargado; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; 26 cromosomas; hexoquinasas C,B,D.

3.1.2.9. Pleurodema.

Tamaño pequeño; sin cantus rostral; pliegue supratimpánico presente; área del tímpano no visible externamente; oído medio completo; un par de glándulas lumbares; hembras mas grandes que los machos; machos con callosidades en el primer dedo de las manos y pigmentación oscura en la región gular; arcíferos: omosternum cartilaginoso, alargado;

esternón cartilaginoso, alargado; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral; oocitos pequeños, muy pigmentados; 22 cromosomas; hexoquinasas A,B,D.

3.1.2.10. Rhinoderma.

Tamaño pequeño; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal, terminado en un apéndice cutáneo rostral; cantus rostral marcado; sin pliegue supratimpánico; área del tímpano no visible externamente; oído medio completo; dientes vomerianos ausentes; sin tubérculos subarticulares en ambas extremidades; sin tubérculos metatarsales externos; sin pliegue tarsal; sin dimorfismo sexual evidente; firmisternios: omosternum cartilaginoso, ensanchado; esternón cartilaginoso, tan largo como ancho; oocitos grandes, poco pigmentados; 26 cromosomas; hexoquinasas A,B,D.

Aquellos caracteres que en los distintos análisis mostraron valor en el diagnóstico taxonómico, fueron utilizados para elaborar una Clave para los Géneros de Leptodactylidae Chilenos, la que se entrega en el Apéndice E.

3.1.3. Características de los Húmeros.

El estudio de la morfología de los húmeros de nueve especies puede resumirse así: los machos de las nueve especies que evidencian dimorfismo en el desarrollo de los brazos poseen, además de un mayor desarrollo de la musculatura (que aquí no fué estudiado), un desarrollo de estructuras óseas (crestas humerales) que no se observa en las hembras. En la Figura 1 se muestran vistas medias y laterales de los húmeros de seis especies, como representativas de las situaciones encontradas. Cualitativamente se encontraron especies que poseen sólo

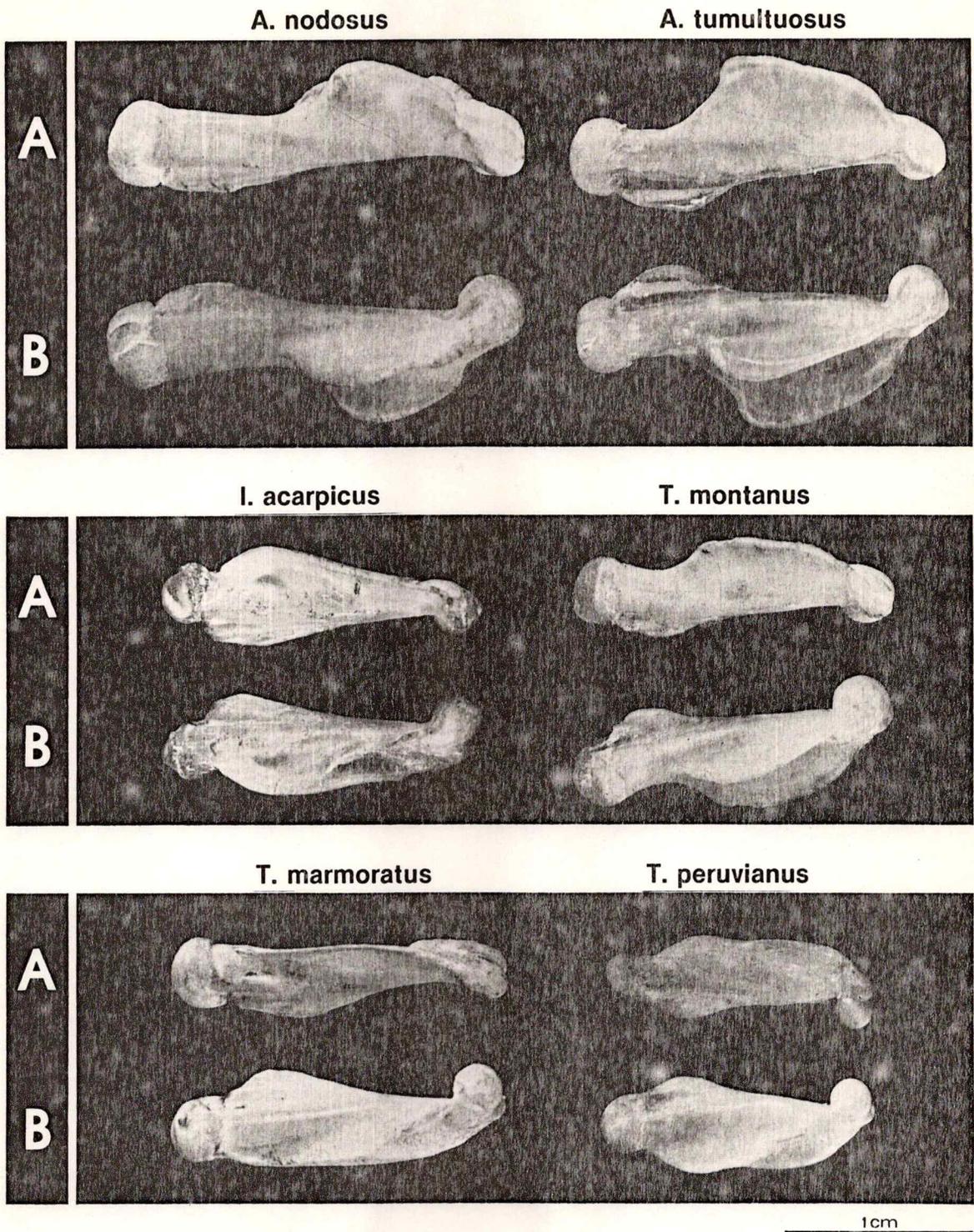


FIGURA 1

Vistas Media (A) y Lateral (B) de húmeros de 6 especies de Leptodactylidae de Chile.

las crestas posteroinferior (1), posterosuperior (2) y anterior (3) y estas son las especies de Alsodes; especies que poseen además las crestas posteroexterna (4) e inferior (5) y son las especies de Telmatobius, con excepción de T. montanus que posee las crestas 1,2,3 y 5; Insuetophrynus acarpicus posee las crestas 1,2,3 y 4. Para comparar el desarrollo cuantitativo de las crestas humerales se efectuaron con un pie de metro (precisión $\pm 0,5$ mm) mediciones de su longitud y altura. Las comparaciones cuantitativas, utilizando aquéllas especies en que se midió el húmero de más de un individuo, se entregan en la Tabla 2. Las crestas posterosuperior y posteroinferior tienen un mayor desarrollo en las especies de Alsodes y en Telmatobius montanus respecto a las restantes especies de Telmatobius; lo inverso ocurre con la cresta anterior.

3.1.4. Características de Xifisternum en dos especies de Eupsophus.

La observación del esternón en 37 E. roseus y 45 E. migueli permitió distinguir cuatro estados en la forma del extremo posterior del xifisternum, los que se anotan a continuación señalando en cada caso el número de individuos de E. roseus y E. migueli que los presentaron: 1.xifisternum hendido (0;5), 2.xifisternum semihendido (2;6), 3.xifisternum redondo (33;19), 4.xifisternum puntiagudo (2;3). Se constata así el polimorfismo del carácter siendo el xifisternum redondo el estado más frecuente.

3.2. Morfología Larval.

A continuación se entregan los resultados del estudio de la morfología larval y las conclusiones del análisis comparado de los caracteres, incluyendo descripciones y una Clave de géneros, y un

TABLA 2

INDICES MORFOMETRICOS DE LA MORFOLOGIA DEL HUMERO DE CINCO ESPECIES DE LEPTODACTYLIDAE*

ESPECIE	CRESTA			INDICE					
	1	2	3	1	2	3			
	AcLc/LH	AcLc/LH	AcLc/LH	Ac/LH	Ac/LH	Ac/LH			
	Lc/LH	Lc/LH	Lc/LH	Lc/LH	Lc/LH	Lc/LH			
Telmatobius peruvianus	1,77	0,75	1,43	0,27	0,14	0,22	0,90	0,76	0,91
Telmatobius marmoratus	2,00	1,05	1,70	0,27	0,15	0,24	0,87	0,79	0,81
Telmatobius montanus	4,13	2,84	0,85	0,37	0,27	0,18	1,21	1,17	0,50
Alsodes tumultuosus	4,44	2,33	1,06	0,35	0,20	0,15	1,07	0,96	0,60
Alsodes nodosus	3,57	2,55	1,39	0,31	0,21	0,17	0,87	0,90	0,63

Cresta 1 = posteroinferior; Cresta 2 = posterosuperior; Cresta 3 = anterior.

AcLc/LH = Alto cresta x Longitud cresta/Longitud húmero; Ac/LH = Alto cresta/Longitud húmero; Lc/LH = Longitud cresta/Longitud húmero.

* Todos los índices están basados en medidas del húmero derecho de los machos y están normalizados por la longitud corporal de los respectivos animales; se entregan los promedios de los índices, multiplicados por 100.

esquema de agrupación jerárquica entre las especies. En las Figuras 2 y 3 se entregan los dibujos de vistas laterales y de los discos orales de las larvas de trece especies.

3.2.1. Descripciones de las larvas y Análisis Multivariado de los caracteres larvales.

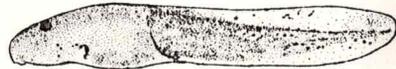
En el Apéndice F se entregan las descripciones de las larvas de trece especies. Dicha información está codificada en la Matriz de Caracteres Larvales (Apéndice B) que incluye además las características de otras larvas para las cuales existe buena información en la literatura, totalizando 23 especies. El Análisis Factorial de Correspondencias se realizó: 1.incluyendo las 23 especies; 2.excluyendo las dos especies de Rhinoderma; 3.excluyendo además a Pleurodema thaul y 4.excluyendo además a Eupsophus vertebralis, E. migueli, Batrachyla taeniata, B. antartandica y Telmatobufo australis. Las exclusiones que se realizaron en los casos 2, 3 y 4 se justifican por las mismas razones señaladas a propósito de los análisis con animales adultos (ver sección 3.1.1.). Los resultados de estos análisis se muestran en la Tabla 3(A,B,C y D respectivamente). En todos los casos se trabajó con siete factores; el porcentaje de variación explicado por estos factores fué 85,2; 88,2; 89,6 y 93,9 % respectivamente. En los tres primeros casos (3A,B y C) al factor 1 se asocian las especies de Telmatobufo y en el último análisis (3D) Eupsophus roseus. Al factor 2 se asocian en 3A,B,C especies de Eupsophus y en 3D las especies de Telmatobufo. En los cuatro análisis, al factor 3 se asocia inequívocamente Insuetophrynus acarpicus y al factor 4 Caudiverbera caudiverbera. En el primer análisis (3A) C. caudiverbera aparece también asociada al



Telmatobius montanus



Alsodes tumultuosus



Telmatobius pefauri



Alsodes nodosus



Telmatobius marmoratus



Alsodes barrioi



Telmatobius halli



Alsodes monticola



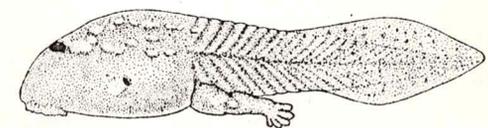
Telmatobius peruvianus



Insuetophrynus acarpicus



Caudiverbera caudiverbera



Telmatobufo venustus

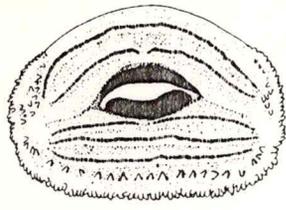


Pleurodema thaul

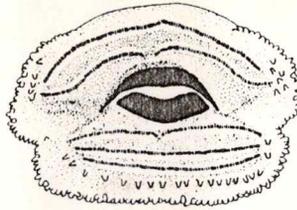
10 mm

FIGURA 2

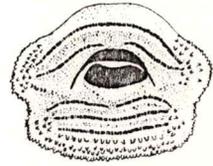
Vistas laterales de larvas de trece especies de Leptodactylidae de Chile.



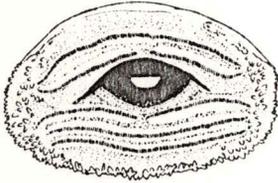
Telmatobius montanus



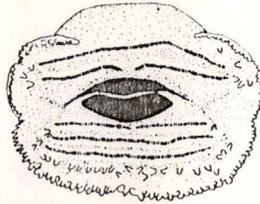
Alsodes tumultuosus



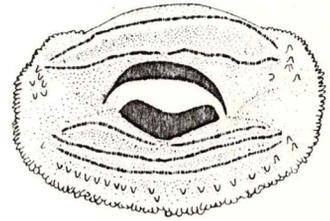
Alsodes nodosus



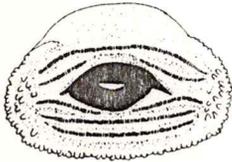
Telmatobius pefauri



Alsodes barrioi



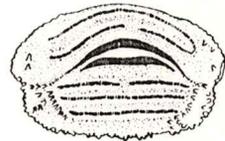
Alsodes monticola



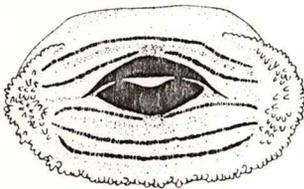
Telmatobius marmoratus



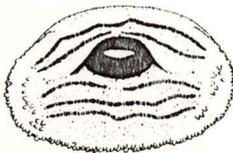
Insuetophrynus acarpicus



Caudiverbera caudiverbera



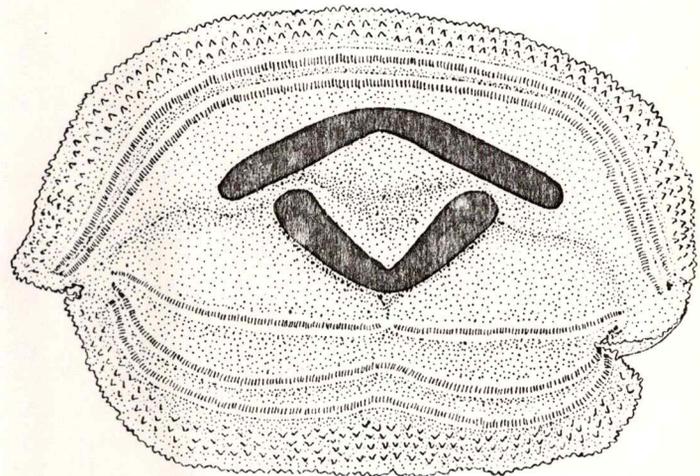
Telmatobius halli



Telmatobius peruvianus



Pleurodema thaul



Telmatobufo venustus

1mm

FIGURA 3

Discos Orales de larvas de trece especies de Leptodactylidae de Chile.

TABLA 3

ASOCIACIONES DE LAS ESPECIES A FACTORES, RESULTANTES DE LOS ANALISIS FACTORIALES DE CORRESPONDENCIAS BASADOS EN CARACTERES LARVALES.

Factor	A 23 sp	B 21 sp	C 20 sp	D 15 sp
1	Tv 0,852 Ta 0,890 Er -0,505 (-0,447)	Tv -0,912 Ta -0,941 (0,421)	Tv -0,887 Ta -0,919 (0,487)	Er -0,952 (0,420)
2	Er 0,654 Rd 0,593 Th -0,588 Tper -0,581 (-0,486) Tmar -0,530	Er 0,772 Ev 0,580 Em 0,772 Tper -0,580 Th -0,568 (-0,495)	Er 0,770 Ev 0,577 Em 0,772 Tper -0,564 Th -0,552 (-0,488)	Tv 0,979 (-0,350)
3	Ia 0,847 (0,356) Cc 0,623 (0,544) Cc 0,632 (-0,483)	At -0,568 Am -0,523 Ia 0,940 (-0,375) Cc -0,815 (0,431) Bl 0,544	At -0,537 Am -0,510 Ia 0,925 (-0,394) Cc -0,875 (-0,357) Bl 0,675	Ia 0,951 (-0,353) Cc -0,895 (0,367) Bl 0,556
4		Bt 0,485 (-0,483) Ba 0,544	Bt 0,563 (-0,431) Ba 0,675	Tpef 0,535 (-0,471) Tmar 0,509
5		Pt 0,697 (0,413)	Th -0,546 (-0,441) Tmar -0,520 Tper -0,664	Hs 0,707 Bl 0,599 (-0,472)
6		Th 0,538 (0,466) Tpef 0,577	An 0,631 (-0,427)	An 0,662 (0,485)
7	Pt -0,558 (0,344)			

La cifra entre paréntesis indica el valor de correlación siguiente, luego de seleccionar las especies con correlaciones superiores a 0,5.

factor 5, sin embargo, en 3B,C,D a este factor se asocian especies de Batrachyla. El factor 6, que no tiene especies asociadas significativamente en el primer análisis, asocia en 3B a Pleurodema thaul; en 3C se asocian tres especies de Telmatobius pero no se asocia significativamente T. peruvianus y T. montanus se opone a los restantes Telmatobius mostrando una correlación positiva a ese factor. Al factor 7 se asocian en 3A Pleurodema thaul y en 6B dos especies de Telmatobius, repitiéndose lo ocurrido en el factor anterior con T. montanus; en 3C y D sólo se asocia a éste factor Alsodes nodosus.

3.2.2. Agrupación jerárquica de las larvas analizadas.

El Análisis de Clasificación Ascendente Jerárquica fue realizado con la información de la matriz de caracteres larvales (Apéndice B), incluyendo las mismas quince especies que se incluyeron en la última modalidad de Análisis factorial descrita en 3.2.1. El dendrograma resultante se entrega en la Figura 4, y muestra, en unidades de distancia ultramétrica (Cuadras, 1981), la separación entre las distintas especies. Los géneros mas divergentes en este conjunto son Eupso-phus y Telmatobufo, luego Insuetophrynus y Caudiverbera y por último dos grupos: uno que reúne a las especies de Alsodes, a Telmatobius montanus y a Hylorina sylvatica y otro que reúne a las restantes especies de Telmatobius.

Como resultado de los análisis realizados, se entregan a continuación las descripciones genéricas, basadas en toda la información disponible para estas larvas.

3.2.3. Descripciones de los Géneros de Leptodactylidae Chilenos, según las características de larvas.

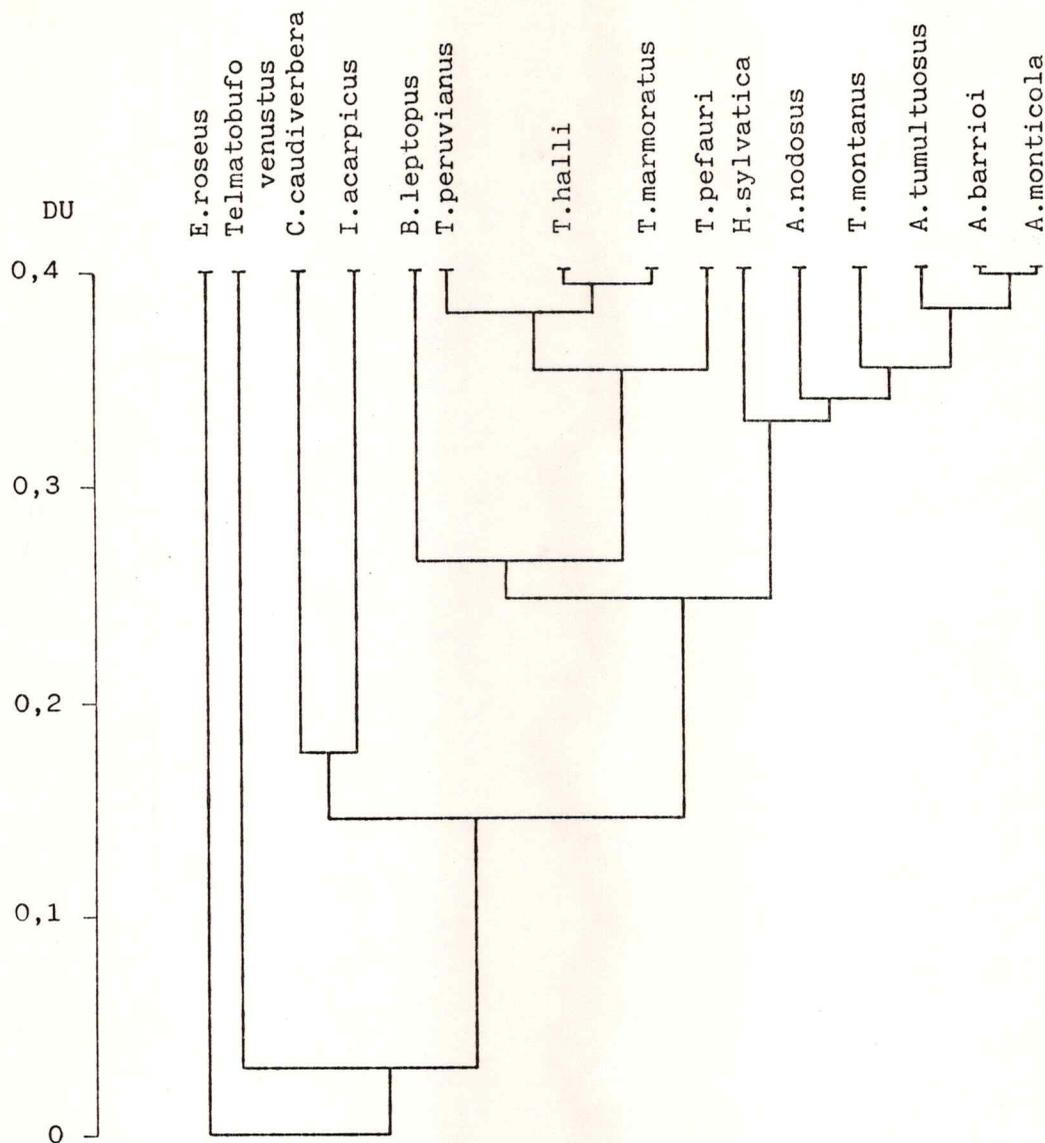


FIGURA 4

Agrupación jerárquica de quince especies de Leptodactylidae de Chile, de acuerdo a las características larvales. DU=Distancia Ultramétrica.

Se consideraron las características de larvas entre los estados 30-35 de Gosner (1960). Las categorías que se mencionan respecto a tamaños larvales, tamaños de los discos orales o ancho de la base de la cola están definidas en el Apéndice F.

3.2.3.1. Telmatobius

Larvas de tamaño grande; forma corporal ovoídea o aplanada; base de la cola delgada; aletas caudales completas, la dorsal mas alta que la ventral; tamaño del disco oral mediano; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales en ambos labios, incluyendo las zonas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, con tubo anal; tubo espiracular en posición media o medioventral al costado izquierdo del cuerpo; habitat en pozas en arroyos de aguas mas o menos rápidas; desarrollo lento.

3.2.3.2. Alsodes.

Larvas de tamaño grande; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, la dorsal igual o mas alta que la ventral; tamaño del disco oral grande; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales en ambos labios, excluyendo las zonas comisurales; 1 o 2 corridas de papilas en el labio inferior; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, con tubo anal; tubo espiracular en posición media o mediodorsal al costado izquierdo del cuerpo; habitat en pozas en arroyos de aguas mas o menos rápidas; desarrollo lento.

3.2.3.3. Caudiverbera.

Larvas muy grandes; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, la dorsal mas alta que la ventral;

tamaño del disco oral pequeño; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales en ambos labios, excluyendo las zonas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, sin tubo anal; tubo espiracular en posición medioventral del costado izquierdo del cuerpo; habitat en lagunas y aguas de poca corriente y muy profundas; desarrollo muy lento.

3.2.3.4. Insuetophrynus.

Larvas de tamaño grande; forma corporal aplanada; base de la cola gruesa; musculatura caudal robusta; aletas caudales completas, ambas de altura similar; tamaño del disco oral mediano; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral y en las regiones laterales de los labios; fórmula de dientecillos 1,2/2,1, la primera corrida superior ubicada sobre el borde anterior del disco oral; ano al lado derecho del cuerpo, con tubo anal; tubo espiracular en posición anterior y ventral del costado izquierdo del cuerpo; habitat en cuevas laterales en arroyos de aguas mas o menos rápidas; desarrollo lento.

3.2.3.5. Eupsophus.

Larvas de tamaño mediano o pequeño; depigmentadas; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, ambas de altura similar; tamaño del disco oral pequeño; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales de los labios ausentes; fórmula de dientecillos 1,2/2,1; ano medial, con tubo anal; tubo espiracular ausente o en posición medioventral al costado izquierdo del cuerpo; habitat en cuevas o bajo troncos o piedras; desarrollo muy rápido; alimentación por vitelo.

3.2.3.6. Telmatobufo.

Larvas muy grandes; forma corporal ovoídea o aplanada; base de la cola gruesa; cola con musculatura robusta; aletas caudales sólo en el tercio posterior de la cola, ambas de altura similar; tamaño del disco oral muy grande; papilas en todo el borde del disco oral y mas de dos corridas en los labios superior e inferior; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, sin tubo anal; tubo espiracular en posición medioventral al costado izquierdo del cuerpo; habitat en cursos de aguas muy rápidas.

3.2.3.7. Batrachyla.

Larvas de tamaño mediano; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, ambas de altura similar; tamaño del disco oral pequeño; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales en ambos labios, incluyendo las zonas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, con tubo anal; tubo espiracular en posición media del costado izquierdo del cuerpo; habitat en aguas temporales; desarrollo rápido.

3.2.3.8. Hylorina.

Larvas de tamaño mediano; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, la dorsal mas alta que la ventral; tamaño del disco oral mediano; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales en ambos labios, excluyendo las zonas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano al lado derecho del cuerpo, con tubo anal; tubo espiracular en posición media del costado izquierdo del cuerpo; habitat en aguas temporales poco corrientosas y poco profundas; desarrollo rápido.

3.2.3.9. Pleurodema.

Larvas de tamaño mediano; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, la dorsal mas alta que la ventral; tamaño del disco oral pequeño; papilas ausentes en el borde anterior del disco oral; papilas laterales solo en el labio superior; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; ano medial, con tubo anal; tubo espiracular en posición medioventral del costado izquierdo del cuerpo; habitat en aguas poco profundas y poco correntosas, a veces pozas temporales, el borde de ríos u otros cursos de agua, con o sin vegetación acuática, vegas en sectores costeros, del valle central o cordillera; desarrollo rápido.

3.2.3.10. Rhinoderma.

Larvas de tamaño mediano o pequeño; forma corporal ovoídea; base de la cola delgada; aletas caudales completas, ambas de altura similar; tamaño del disco oral mediano o pequeño; papilas en todo el borde del disco oral o ausentes en su parte anterior; papilas laterales de los labios ausentes; sin dientecillos ni pico córneo o con pico córneo y dientecillos según fórmula 1,2/2,1,1; ano medial o dextral, con tubo anal; sin tubo espiracular o con tubo espiracular ubicado en posición media del costado izquierdo del cuerpo; habitat en la bolsa gutural del macho o en aguas temporales; desarrollo rápido; alimentación paterna y por vitelo o según el modo generalizado (vegetación acuática).

Aquéellos caracteres larvales que en los distintos análisis mostraron valor en el diagnóstico taxonómico fueron utilizados para elaborar una Clave para los géneros de Leptodactylidae Chilenos, la que se entrega en el Apéndice G.

3.3. Ecología Reproductiva.

La información básica de características reproductivas de nueve especies se resume en la Tabla 4; de cada especie se tomó un número mínimo de 5 hembras para obtener los valores promedios de los caracteres cuantitativos. En el caso de los géneros politípicos se ha obtenido además información parcial para algunas de sus restantes especies de modo de poder estimar las características genéricas.

En el género Batrachyla las hembras de B.leptopus y B.antartandica tienen tamaños corporales promedios (39,3 y 37,5 mm) similares a B.taeniata (37,1 mm), sin embargo, los números promedios de oocitos ováricos son menores (71 y 53 versus 380) y los diámetros promedios de los oocitos son mayores (3,20 y 3,53 versus 2,10 mm). En las tres especies se trata en todo caso de oocitos con una marcada pigmentación oscura en el polo animal, que son depositados entre la vegetación húmeda o baja troncos caídos, en forma de racimos; las larvas son de tamaño mediano (ver 3.2) y al completar la metamorfosis originan individuos de tamaño pequeño (menores que 16 mm de longitud corporal).

En el género Telmatobius desconocemos el tipo de puesta y el lugar de ovipostura de todas las especies; los tamaños promedios de las hembras son similares en T.peruvianus, T.halli y T. montanus (47,2; 51,2 y 51,0 mm) y significativamente mayores en T.marmoratus (58,6 mm) y T.pefauri (74,2 mm). El número promedio de oocitos ováricos en las hembras de estas especies es 285, 348, 628, 961 y 910 y los tamaños promedios de oocitos en T. halli, T. montanus y T. marmoratus son 2,21; 2,21 y 2,30 mm respectivamente. Todas las especies tienen huevos con una marcada pigmentación oscura en el polo animal,

TABLA 4

VALORES PROMEDIOS DEL TAMAÑO DE LA PUESTA, TAMAÑO DE LOS HUEVOS, DURACION DEL PERIODO LARVAL Y TAMAÑO AL ALCANZAR LA METAMORFOSIS EN NUEVE ESPECIES DE LEPTODACTYLIDAE.

<u>Especie</u>	Longitud		tamaño		período		tamaño metamorfosis, (mm)
	X, (mm)	puesta	oocitos, (mm)	larval, (meses)			
<i>Eupsophus roseus</i>	43,5	129	3,0	1	8		
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	44,9	101	2,5	12	23		
<i>Hylorina sylvatica</i>	65,0	480	2,0	12	21		
<i>Caudiuverbera caudiverbera</i>	124,0	2824	2,2	24	58		
<i>Batrachyla taeniata</i>	37,1	380	2,1	2	8		
<i>Telmatobius marmoratus</i>	58,6	961	2,3	12	32		
<i>Alsodes tumultuosus</i>	61,0	276	2,4	12	22		
<i>Pleurodema thaul</i>	42,0	688	1,6	3	12		
<i>Rhinoderma darwini</i>	26,0	35	4,0	1,4	12		

excepto T. montanus cuyos huevos son blanco amarillentos; las larvas son grandes (ver 3.2) y de desarrollo lento, alrededor de un año (se desconoce el caso de T. pefauri); el tamaño de los individuos al completar la metamorfosis es mayor que 30 mm (T. peruvianus 31,2; T. marmoratus 31,0 y T. pefauri 33,7).

En el género Alsodes todas las especies tienen hembras de tamaños corporales promedios similares (A. nodosus 63,8; A. tumultuosus 61,0; A. barrioi 61,5; A. monticola 63,0 y A. vanzolinii 51,9 mm). Los números promedios de oocitos ováricos fueron: A. nodosus 408; A. tumultuosus 276; A. monticola 264 y A. vanzolinii 134; todos son oocitos blanco amarillentos, de tamaño mediano (A. nodosus 2,43; A. tumultuosus 2,40 y A. vanzolinii 2,33 mm), que originan larvas grandes (ver 3.2), de desarrollo lento, alrededor de un año (A. nodosus, A. tumultuosus y A. monticola). Los individuos recién metamorfoseados tienen un tamaño promedio grande (A. nodosus 21,8; A. tumultuosus 23,0 y A. monticola 24,0 mm). El tipo de puesta es una masa de huevos depositados al borde del agua, entre o bajo piedras o en cuevas al borde de arroyos.

En el género Eupsophus, dos especies (E. roseus y E. migueli) son muy similares en los parámetros que se analizan; una tercera especie (E. vertebralis) es de mayor tamaño que éstas (promedios 43,5; 41,0 y 57,1 mm de longitud corporal); los números promedios de huevos por puesta son 129, 69 y 232 y los tamaños promedios de los huevos son 3,00 mm en E. roseus y 4,59 mm en E. vertebralis. Los huevos, de color blanco amarillento, son depositados en forma de racimos en sitios húmedos bajo piedras, troncos y al interior de cuevas; de éstos se originan larvas pequeñas (ver 3.2), depigmentadas, que se alimentan de

vitelo hasta etapas muy avanzadas de su desarrollo, que alcanzan la metamorfosis en menos de 90 días y dan origen a individuos recién metamorfoseados de tamaño pequeño (menor que 10 mm de longitud corporal).

En Pleurodema la información más completa corresponde a P. thaul. En esta especie las hembras tienen un tamaño corporal promedio de 42 mm, ponen en promedio unos 688 huevos, de 1,6 mm de diámetro; los huevos son muy pigmentados y son depositados directamente en el agua en forma de masas de huevos que se adhieren a la vegetación acuática para mantenerse en la superficie. De los huevos se originan larvas de tamaño mediano (entre 20 y 60 mm de longitud total), que demoran hasta tres meses en alcanzar la metamorfosis; los individuos recién metamorfoseados son menores que 12 mm de longitud corporal.

Las dos especies de Rhinoderma son indistinguibles en tamaño promedio de las hembras, tamaño de la puesta y de los huevos, forma y lugar de la postura (racimos de huevos depositados entre la vegetación húmeda), coloración de los huevos (blanco crema con leve pigmentación café en un área pequeña del polo animal). Una característica exclusiva del género es que los machos cogen a los embriones en etapas tempranas de su desarrollo, para ser incubados en una bolsa gular ubicada ventralmente y que se abre al exterior a través de la boca. En R. darwini, los embriones permanecen allí hasta la metamorfosis completa, en un tiempo promedio de 34 días (Formas 1979). En R. rufum el tiempo de incubación es menor, 14 días, siendo las larvas devueltas al medio acuático donde completan su metamorfosis al cabo de unos 120 días (Formas 1979).

La Figura 5 representa las relaciones entre el tamaño corporal de las hembras, el número promedio de oocitos ováricos y el diámetro promedio de los oocitos en cada especie. La Figura 6 representa las relaciones entre el tamaño corporal de las hembras, la duración del período larval y el tamaño de los individuos recién metamorfoseados en cada especie.

Un análisis global de esta información permite observar que en la mayor parte de los géneros existen notorias similitudes intragenéricas, particularmente en Telmatobius y Alsodes. Esto dificulta la caracterización de cada especie por un patrón reproductivo particular pero hace posible la caracterización y distinción de patrones reproductivos a nivel de géneros. Independiente de las particularidades señaladas para cada género, algunas de las cuales se agregaron al diagnóstico genérico (ver secciones 3.1.2 y 3.2.3), el patrón reproductivo más común consiste en la postura de huevos y el desarrollo embrionario y larval en el agua, como ocurre en Caudiverbera, Pleurodema, Alsodes, Telmatobius, Insuetophrynus e Hylorina. Otros patrones pueden considerarse especializados y entre éstos incluiríamos la postura de huevos en ambientes terrestres húmedos, desarrollo embrionario en ambientes húmedos o bolsas gulares y el desarrollo larval en bolsas gulares, como ocurre en Eupsophus, Batrachyla y Rhinoderma de acuerdo a las descripciones previas. En este sentido, los últimos tres géneros muestran patrones reproductivos especializados, diferentes entre sí y que permiten su caracterización respecto a los géneros restantes.

3.4. Hexoquinazas hepáticas. Los perfiles isoenzimáticos correspondientes a cada una de las especies estudiadas se muestran en la

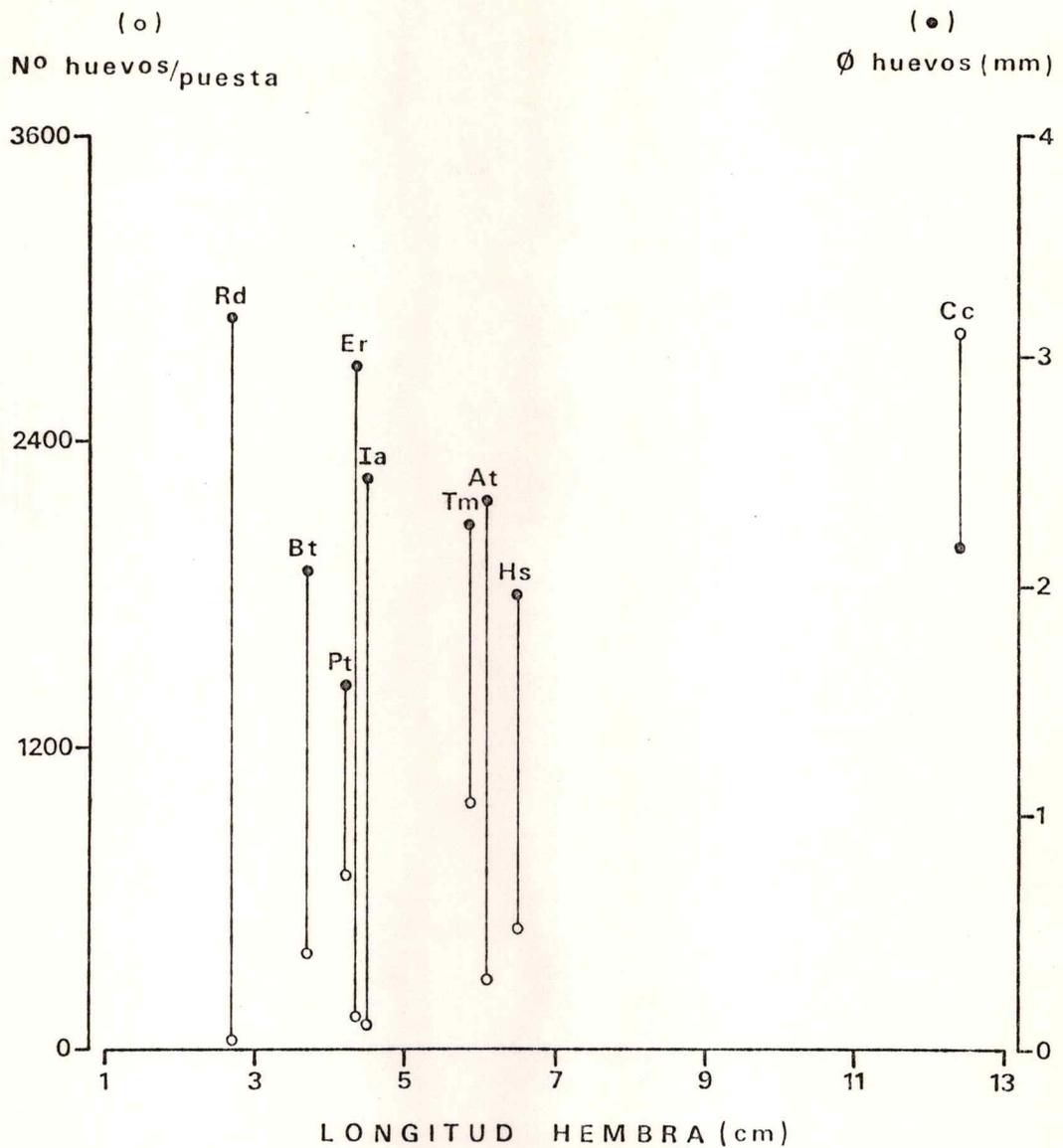


FIGURA 5

Relaciones entre tamaño y número de huevos y tamaño de las hembras en nueve especies de Leptodactylidae de Chile. (Cc=Caudiverbera caudiverbera; Rd=Rhinoderma darwini; Bt=Batrachyla taeniata; Pt=Pleurodema thaul; Er=Eupsophus roseus; Ia=Insuetophrynus acarpicus; Tm=Telmato-
bius marmoratus; At=Alsodes tumultuosus; Hs=Hylorina sylvatica.)

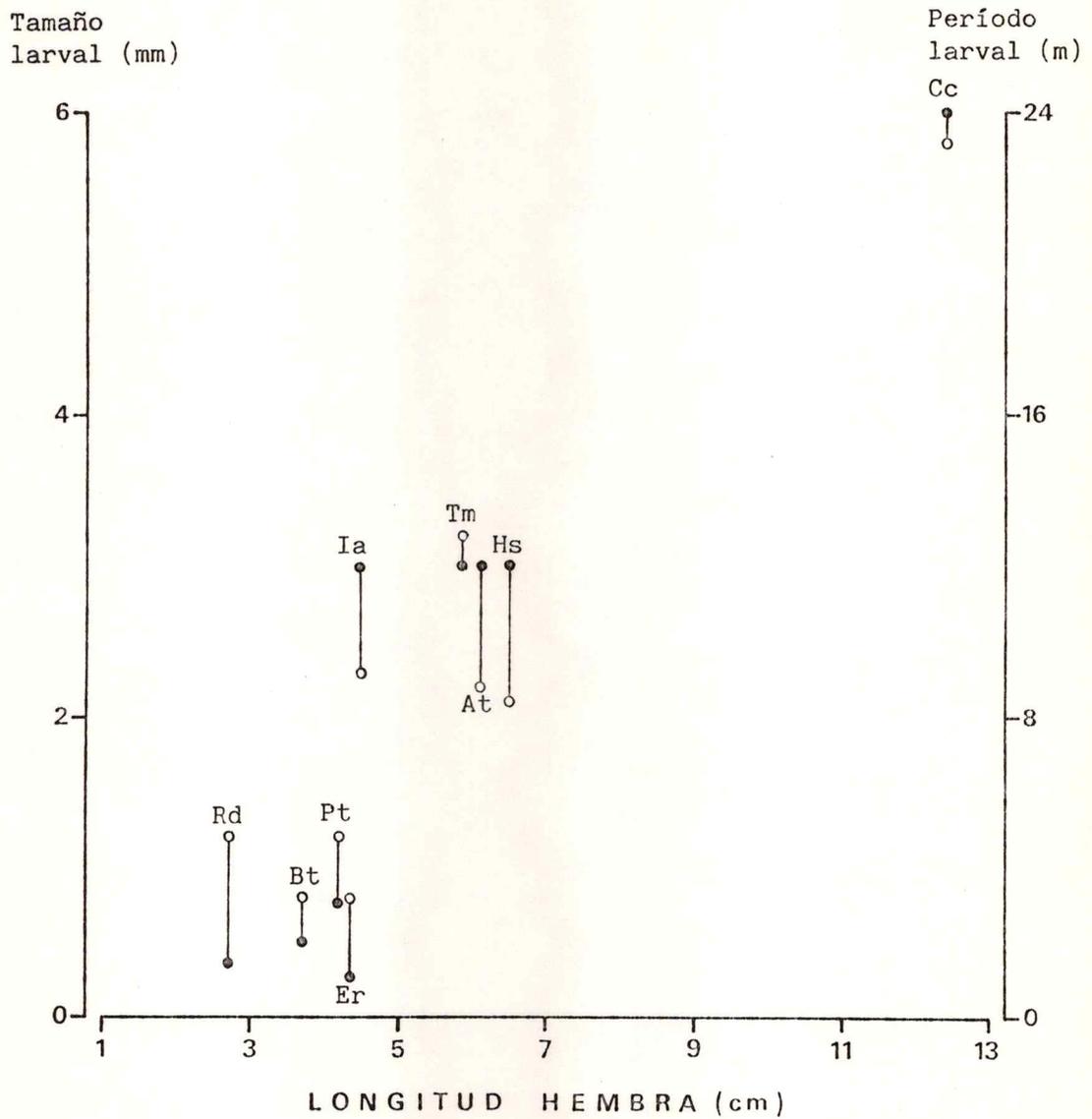


FIGURA 6

Relaciones entre la duración del período larval, tamaño al completar la metamorfosis y tamaño de las hembras en nueve especies de Leptodactylidae de Chile. Identificación de las especies igual que en la Figura 5.

Figura 7. Utilizando la nomenclatura propuesta por Ureta y col (1978), que identifica como A,B,C,D las cuatro hexoquinasa presentes en Vertebrados, las especies de Caudiverbera, Batrachyla, Eupsophus e Hylorina tienen un patrón isoenzimático del tipo C,B,D y las especies de Telmatobius, Pleurodema, Rhinoderma, Insuetophrynus, Alsodes y Telmatobufo un patrón isoenzimático del tipo A,B,D con excepción de Alsodes barrioi que presenta isoenzimas C,B,D. La figura 8, modificada de Ureta y col. (1978), incluye todas las especies de anfibios a las cuales se ha estudiado las hexoquinasa hepáticas, en la forma de un resumen comparativo de los dos tipos de patrones encontrados. En la Figura 7 se advierte que entre las especies hay diferencias en la proporción relativa de las isoenzimas. La isoenzima D o Glucoquinasa, que se identifica por su Km alta para glucosa, experimenta variaciones en sus niveles en relación con la dieta (Ureta y col. 1971); la isoenzima C se caracteriza porque es inhibida por exceso de sustrato (Ureta 1976), pero no existe un estudio comparativo de las características de la inhibición en distintas especies. Las isoenzimas A y B son de Km baja para glucosa y no son inhibidas por exceso de sustrato: aunque no se conocen evidencias de variaciones en las isoenzimas A o B por efectos de dieta o exceso de sustrato, no parece aconsejable utilizar las variaciones cuantitativas del sistema para obtener conclusiones comparativas aplicables a la sistemática. En consecuencia, este sistema proteico no es utilizable para el propósito de identificar las especies analizadas. Sin embargo, Ureta y col. (1978) han postulado que el sistema es útil en términos evolutivos puesto que se puede establecer una tendencia de cambio entre los patrones isoenzimáticos

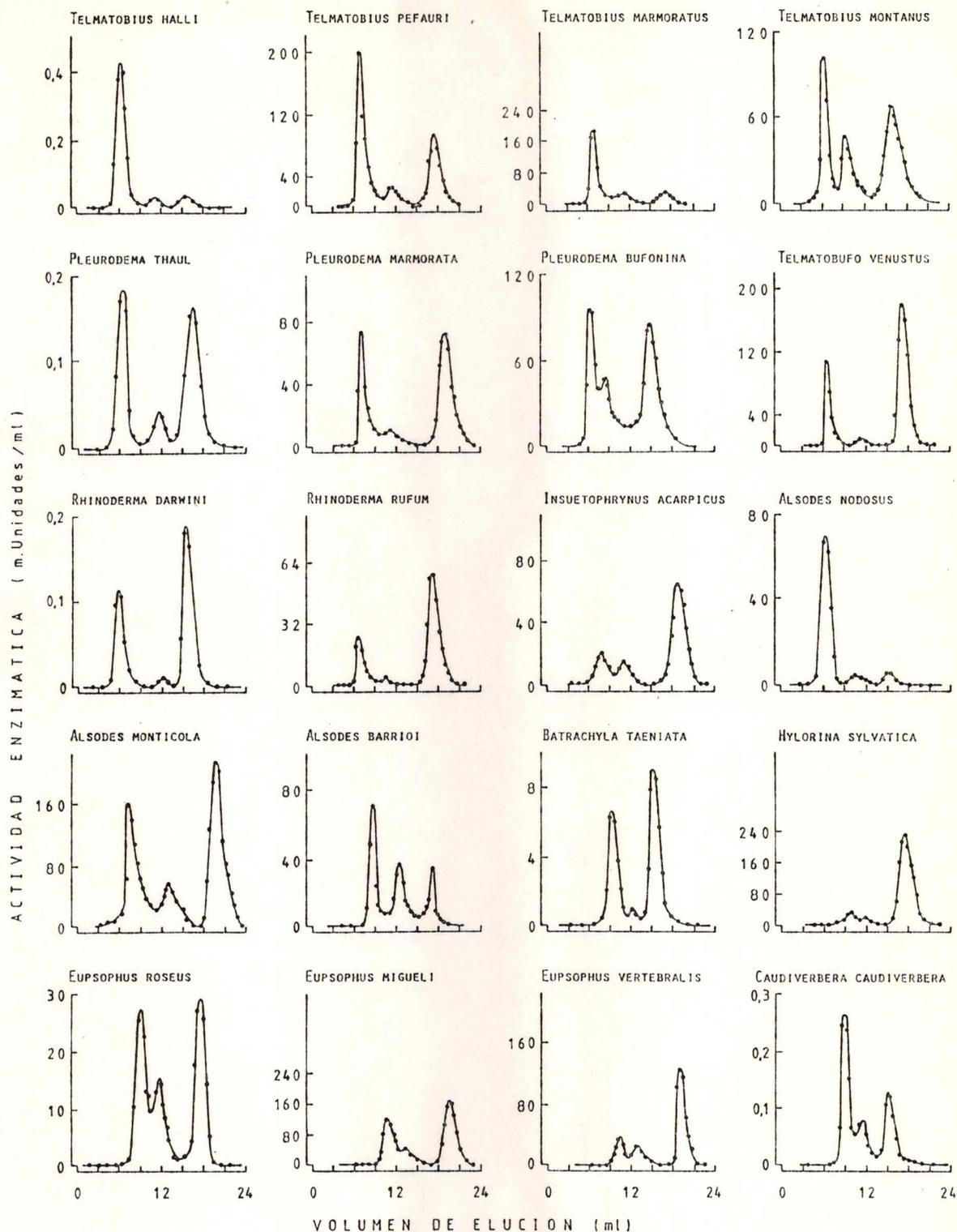
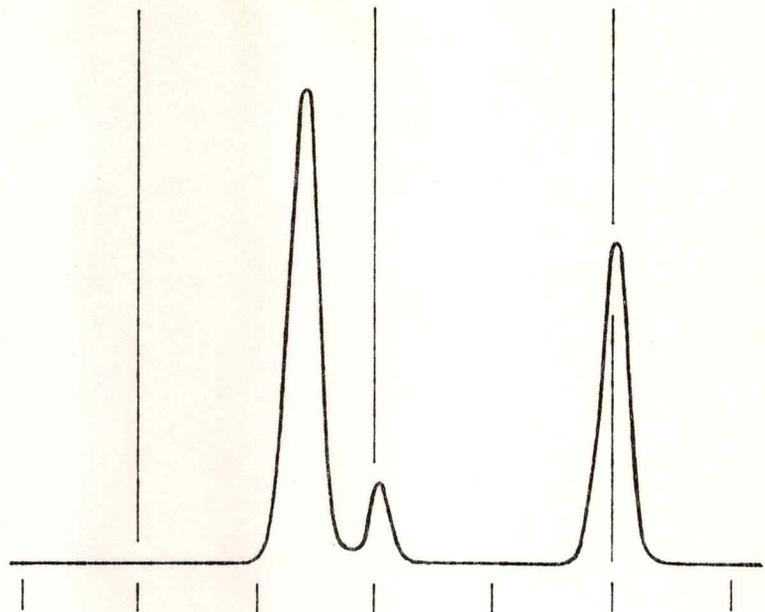


FIGURA 7

Heoquinasas hepáticas de veinte especies de Leptodactylidae de Chile.

C B D

*T.torosa***
*A.mexicanum***
*X.laevis***
*C.ornata***
*L.chaquensis***
*L.bolivianus**
*R.pipiens***
*H.punctata***
*H.pulchella***
*C.caudiverbera**
*B.leptopus**
*B.taeniata**
*E.roseus**
E.vertebralis
E.migueli
A.barrioi
H.sylvatica



A B D

*O.americanus***
*B.arenarum***
*B.marinus***
*B.paracnemis***
*B.rubropunctatus**
*B.variegatus**
*B.atacamensis**
*B.spinulosus**
B.chilensis
*R.darwini**
R.rufum
*P.bufoina**
P.marmorata
*P.thaul**
*A.nodosus**
*A.monticola**
A.tumultuosus
T.pefauri
T.marmoratus
T.montanus
*T.halli**
*T.peruvianus**
I.acarpicus
T.venustus

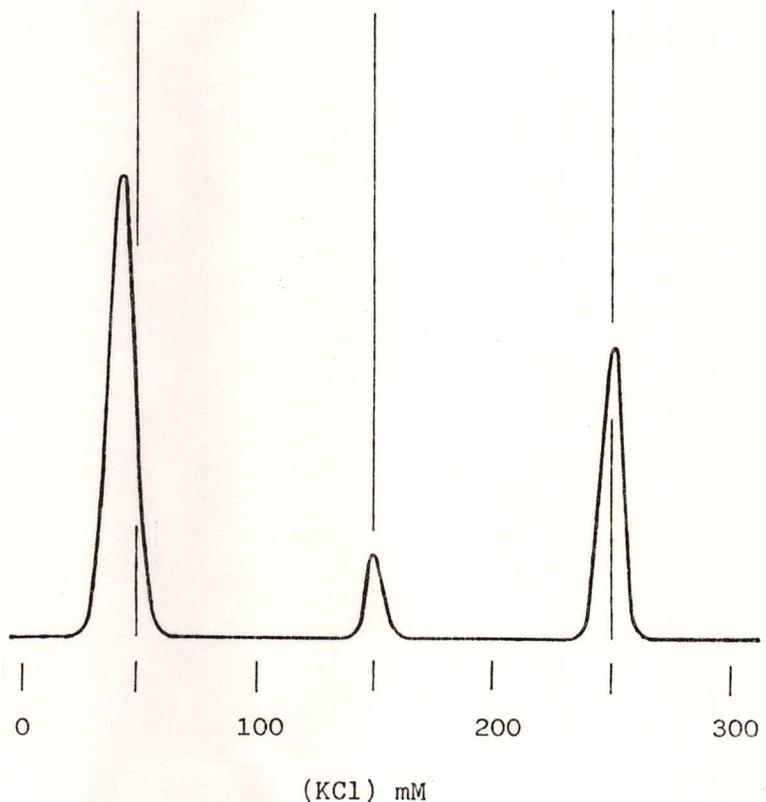


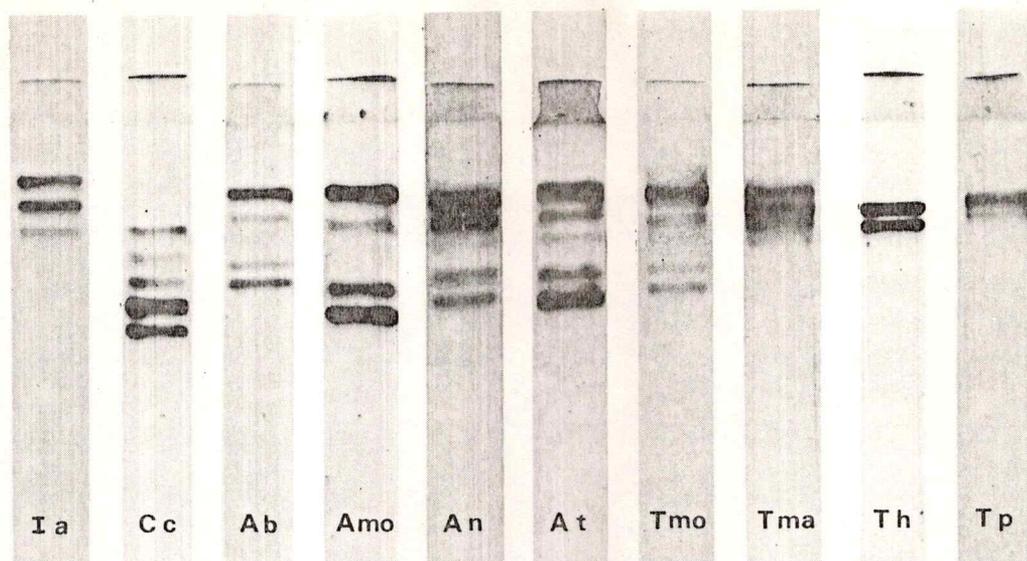
FIGURA 8

Patrones de hexoquinasas en Amphibia. *especies incluidas en el trabajo de Ureta y col. 1978. **especies que no se distribuyen en Chile

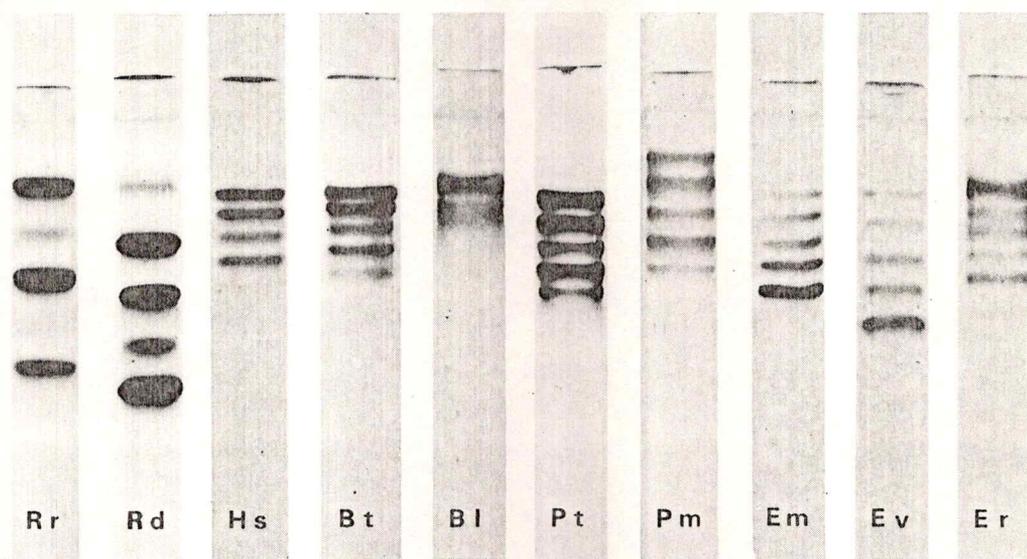
encontrados, y considerar al patrón C,B,D como el más primitivo. Se conocen las hexoquinasas de 23 especies chilenas de Leptodactylidae; en los casos de Batrachyla leptopus, Telmatobius peruvianus y Alsodes tumultuosus se caracterizaron las isoenzimas pero no se dibujaron los perfiles; no se conocen las hexoquinasas de Telmatobufo australis, Telmatobufo bullocki, Eupsophus coppingeri, Eupsophus vanzolinii, Batrachyla antartandica, Telmatobius laevis, T.zapahuirensis y Atelognathus grandisonae. Sólo en Alsodes se ha encontrado una especie con hexoquinasas C,B,D y otras con hexoquinasas A,B,D. Los géneros restantes son homogéneos respecto al patrón isoenzimático de sus especies. Las interpretaciones evolutivas que pueden extraerse de esta información se expondrán en la discusión.

3.5. Lactato deshidrogenasas de cristalinos (LDH). La Figura 9 corresponde a las fotografías tomadas a geles representativos de los ensayos electroforéticos realizados para cada una de veinte especies. La Figura 10 contiene los trazados densitográficos representativos de igual número de especies y la Figura 11 incluye dibujos esquemáticos de los polimorfismos de LDH en algunos individuos de la muestra.

El número de isoenzimas encontrado en los individuos de las distintas especies varía entre dos y cinco y existen grandes diferencias en sus proporciones relativas. Insuetophrynus acarpicus y Caudiverbera caudiverbera presentan patrones característicos diferentes a las demás especies. Hylorina sylvatica tiene un patrón difícilmente diferenciable de aquél de Batrachyla taeniata excepto por la proporción relativa de las últimas isoenzimas. Las tres especies de Pleurodema son muy similares entre sí, excepto por leves diferencias en la



(Ia=Insuetophrynus acarpicus; Cc=Caudiverbera caudiverbera; Ab=Alsodes barrioi; Am=A. monticola; An=A. nodosus; At=A. tumultuosus; Tmo=Telmatobius montanus; Tma=T. marmoratus; Th=T. halli; Tp=T. peruvianus)



(Rr=Rhinoderma rufum; Rd=R. darwini; Hs=Hylorina sylvatica; Bt=Batrachyla taeniata; Bl=B. leptopus; Pt=Pleurodema thaul; Pm=P. marmorata; Em=Eupsophus migueli; Ev=E. vertebralis; Er=E. roseus)

FIGURA 9

Lactato deshidrogenasas de cristalinos de veinte especies de Lepto-dactylidae de Chile.

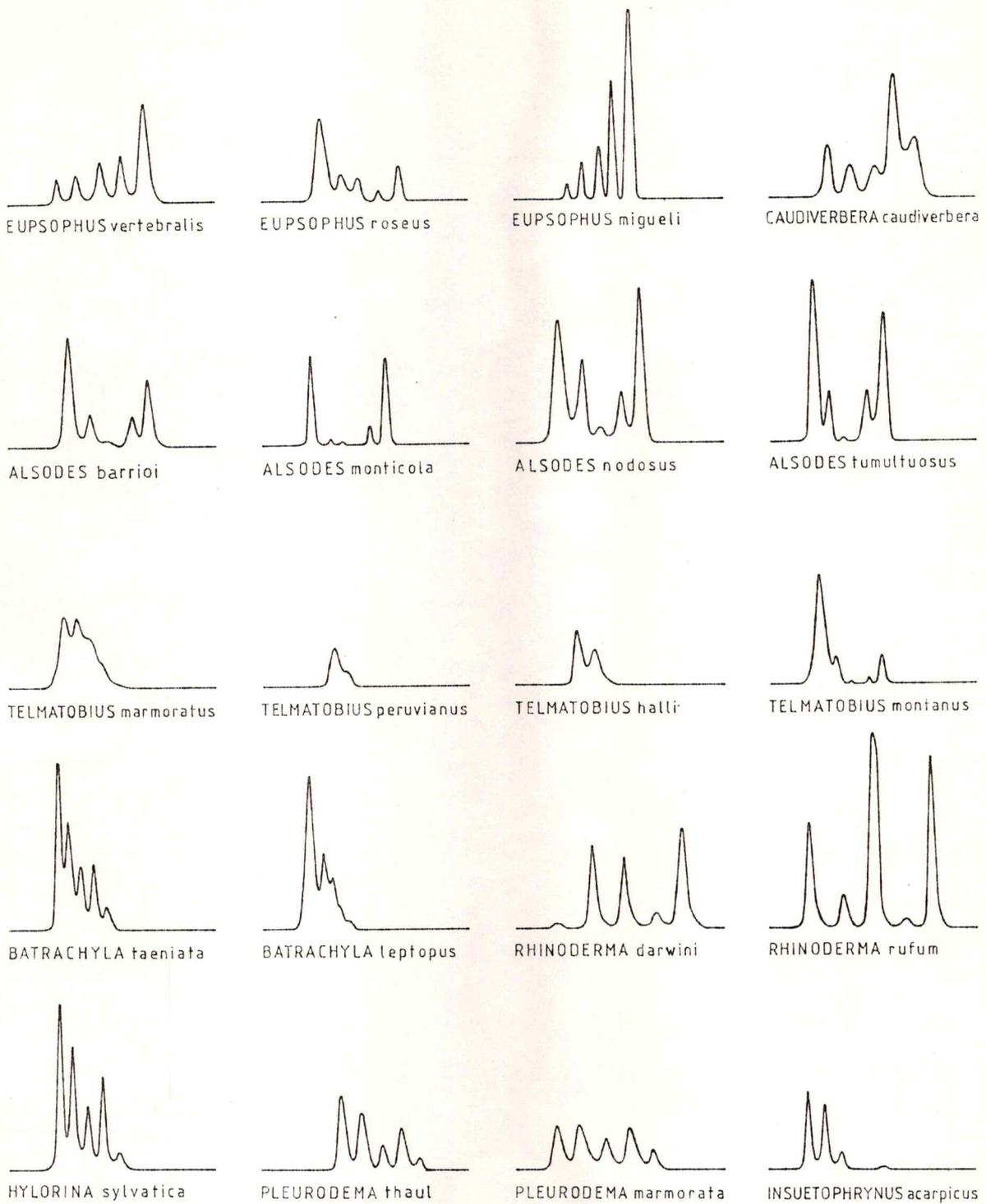


FIGURA 10

Densitogramas de geles de Lactato deshidrogenasas de cristalinicos de veinte especies de Leptodactylidae de Chile.

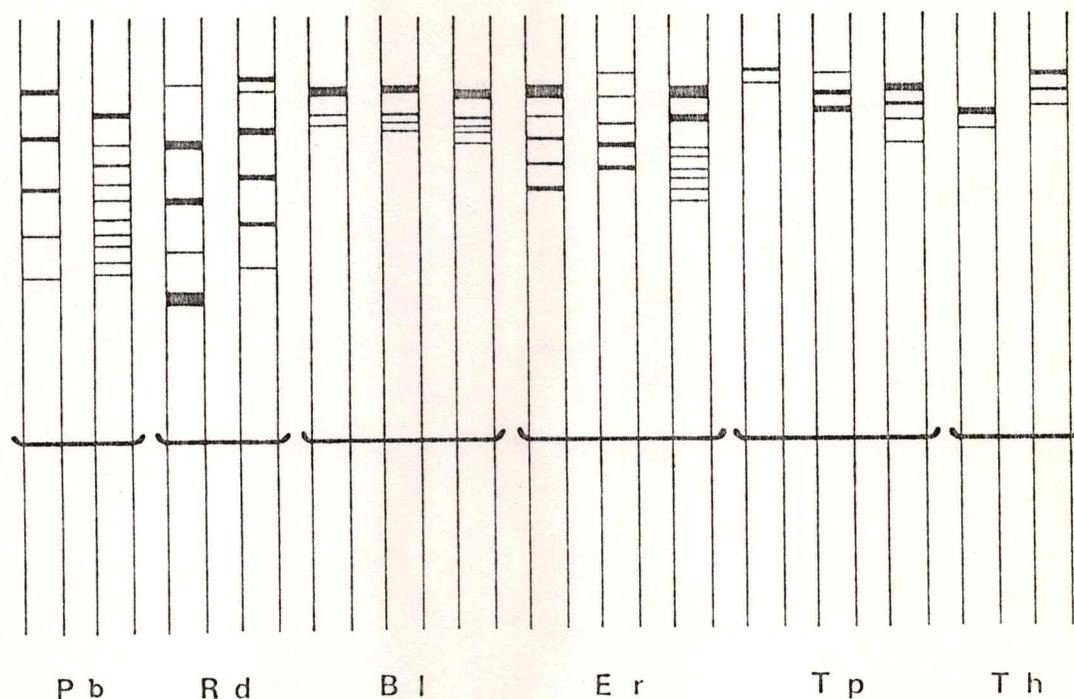


FIGURA 11

Esquemas de polimorfismos electroforéticos de Lactato deshidrogenasas de cristalinis de seis especies de Leptodactylidae de Chile.

(Pb=Pleurodema bufonina; Rd=Rhinoderma darwini; Bl=Batrachyla leptopus; Er=Eupsophus roseus; Tp=Telmatobius peruvianus; Th=Telmatobius halli).

expresión cuantitativa de las isoenzimas; sólo en P. bufonina se detectó polimorfismo (Fig.11). Las dos especies de Rhinoderma tienen entre sí diferencias cuantitativas importantes en todas y cada una de las isoenzimas y éstas tienen movilidades electroforéticas diferentes al resto de las especies; en R. darwini se detectó polimorfismo (Fig.11). Dos especies de Batrachyla muestran notable diferencia en cuanto al número y proporción relativa de sus isoenzimas y en B. leptopus ocurre además un polimorfismo (Fig.11). Las especies de Eupsophus estudiadas tienen entre sí patrones similares, especialmente Eupsophus migueli y Eupsophus vertebralis. Eupsophus roseus posee el patrón mas divergente si se considera aquél que se obtiene con mayor frecuencia, puesto que se ha observado la ocurrencia de polimorfismo (figura 11), encontrándose un individuo cuyo patrón es similar al de los Eupsophus precitados. Las cuatro especies de Alsodes revelan notable uniformidad electroforética excepto por diferencias en las proporciones relativas de las isoenzimas. Las especies de Telmatobius muestran gran heterogeneidad: Telmatobius halli y Telmatobius peruvianus sólo tienen dos isoenzimas, aunque en ambas especies se ha observado individuos que presentan tres y cuatro (Fig.11). En Telmatobius pefauri (del que no se muestran fotografía ni densitograma) se encontraron cuatro isoenzimas en cada uno de dos individuos analizados. Telmatobius marmoratus y Telmatobius montanus tienen cinco isoenzimas pero T. montanus diverge notablemente dentro del género mostrando gran similitud con las especies de Alsodes. Habiéndose analizado las características de LDH de cristalinos de veintidos especies, observamos que dieciseis son monomórficas respecto a un patrón que les es

característico. Sólo seis especies son polimórficas, considerándose como tales aquéllas en que es posible detectar más de un patrón electroforético. Como explicaciones para la variabilidad interespecífica observada pueden descartarse efectos de ayuno o modificaciones en los homogeneizados puesto que, al igual que para las hexoquinazas, los animales se sacrificaban inmediatamente después de colectados y llevados al laboratorio. La repetición de algunas electroforesis con homogeneizados que se guardaron a -80°C tampoco mostró cambios en los patrones isoenzimáticos. Los polimorfismos observados en seis especies de la muestra pueden agruparse del modo siguiente:

1a. variantes cualitativas, que afectan al número de isoenzimas presentes, siendo este menor que 5: Batrachyla leptopus y Telmatobius halli.

1b. variantes cuantitativas, en que sin alteración del número, existen diferencias en la cantidad relativa de las isoenzimas: Eupsophus roseus, con algunos individuos en los que hay predominio de la isoenzima 5 y uno con las isoenzimas 1 y 2 predominantes.

1c. variación cuali y cuantitativa en que en algunos individuos ocurre lo descrito en 1a y en otros lo descrito en 1b: Telmatobius peruvianus.

En el primer tipo de polimorfismo (1a) parece muy factible que la variación en el número de isoenzimas esté influenciado por las cantidades de cada isoenzima en el tejido; puesto que las isoenzimas que desaparecen son aquéllas que se encuentran en menor cantidad, puede postularse que estaríamos en el límite de la capacidad del método de tinción para detectar su actividad. Esta situación no implica que estas especies no puedan ser individualizadas ya que aún considerando el máximo de isoenzimas en cada una aún son distinguibles de las

restantes especies congénicas.

En Telmatobius peruvianus, respecto a las variaciones en el número de isoenzimas pueden hacerse las mismas consideraciones del párrafo precedente, pero además ocurre una variación en la proporción relativa de las isoenzimas de menor movilidad electroforética. Este tipo de polimorfismo podría explicarse por acción de mecanismos reguladores de la cantidad de cada isoenzima pero la magnitud y significado de este tipo de polimorfismo sólo podría evaluarse con una muestra mayor de individuos de esta especie.

2. variaciones cualitativas, en las que se presentan mas de cinco isoenzimas de LDH: Pleurodema bufonina, Rhinoderma darwini y Eupsophus roseus. Este tipo de variación puede tener una explicación genética partiendo de la base que en un sistema molecular en que los productos de dos genes se combinan para formar una molécula tetramérica, el número máximo de isoenzimas posibles es 5. Números mayores sólo pueden explicarse por aparición de alelos en uno o ambos genes. Este tipo de polimorfismo ocurre con frecuencia entre 15 y 20% en las tres especies citadas.

Al analizar los resultados obtenidos para este sistema proteico en relación a su utilidad en la identificación de las especies y para evidenciar sus relaciones evolutivas, es evidente que el primer propósito es muy factible. Practicamente todas las especies pueden ser individualizadas por un patrón de LDH de cristalinos y mas aún, a través de estos puede evidenciarse un mayor o menor grado de homogeneidad genérica. Es particularmente importante insistir en la inequívoca distinción de Caudiverbera caudiverbera, de las especies de Alsodes, y

de la mayor similitud de Telmatobius montanus con las especies de Alsodes que con otros Telmatobius. Puesto que no es posible establecer tendencias de cambio entre los distintos patrones isoenzimáticos detectados, este sistema proteico carece de importancia en cuanto a establecer relaciones filogenéticas entre las especies.

3.6. Hemoglobinas. Los patrones de hemoglobinas fueron analizados en individuos de 17 especies. Un esquema de los resultados obtenidos se muestra en la Figura 12, que incluye todos los patrones obtenidos en cada especie. En Pleurodema thaul se incluyen individuos de distinta procedencia altitudinal: los dos primeros patrones en la parte superior de la figura se obtuvieron en individuos colectados al nivel del mar (Aguas Claras-Zapallar) y los cuatro siguientes en individuos colectados en Farellones (2.700 m altitud); estos resultados muestran que las poblaciones que proceden de distintos niveles de altitud pueden tener patrones diferentes en cuanto al número de bandas electroforéticas. En Caudiverbera caudiverbera se analizaron adultos y larvas; los últimos patrones en la parte inferior de la Figura 12 corresponden a dos patrones distintos encontrados en adultos y el último es el patrón típico de las larvas, siendo la movilidad electroforética de las hemoglobinas la principal diferencia entre adultos y larvas. Independientemente de estos dos casos, las comparaciones intraespecíficas muestran además que en la mayor parte de las especies existe polimorfismo, tal como este fué definido en 3.5. La comparación de estos patrones electroforéticos no permite distinguir inequívocamente a las especies y lo mismo ocurre al hacer comparaciones intergenéricas, por lo que no es posible utilizar los resultados obtenidos con este

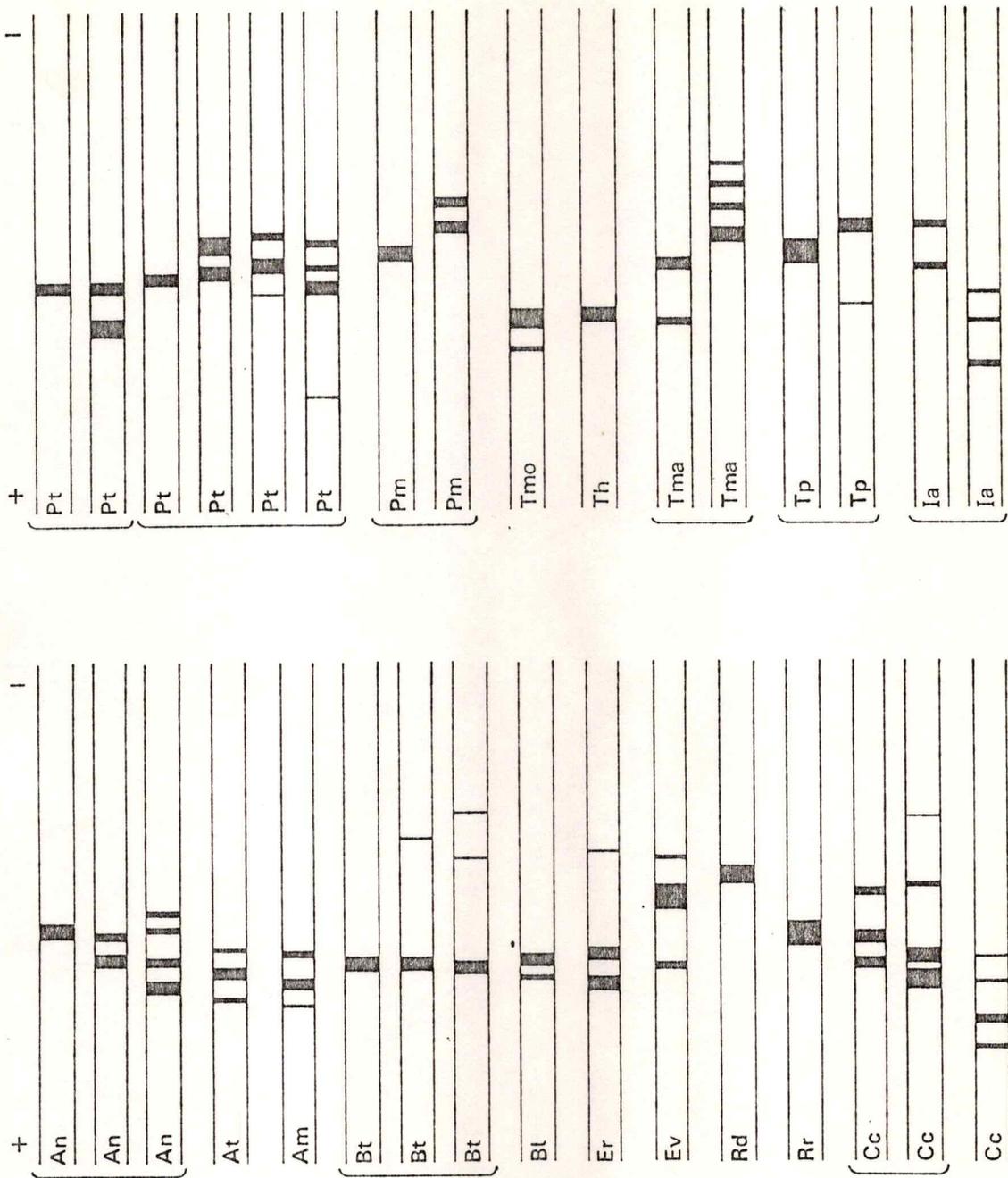


FIGURA 12

Hemoglobinas de diecisiete especies de Leptodactylidae de Chile.

(Identificación de las especies igual que en la Figura 9).

sistema proteico para obtener caracteres útiles en la sistemática de los leptodactílidos.

3.7. Polimorfismo bioquímico poblacional. En la Tabla 5 se enumeran las bandas proteicas detectadas por electroforesis en geles de almidón para los distintos sistemas proteicos en las diferentes especies y la frecuencia de cada proteína. De la información contenida en la tabla puede concluirse que: 1. no existe ningún alelomorfo que esté presente en todos los géneros, 2. existen alelomorfos que son propias de un solo género, y 3. existen alelomorfos que son compartidas por algunos géneros de la muestra. Interpretando genéticamente los resultados de estos experimentos, la situación descrita da validez a la estimación de similitudes y divergencias genéticas interespecíficas e intergenéricas. En este sentido se aplicaron los métodos propuestos por Nei (1972) para estimar distancias genéticas en las siguientes situaciones: A. comparación entre Eupsophus roseus y E. migueli, que muestran polimorfismos alélicos muy similares, y B. comparación intergenérica, considerando a Eupsophus roseus como especie representativa de ese género, por ser la especie genotípica; la comparación se realizó incluyendo y excluyendo a Pleurodema thaul por ser este un género de una Subfamilia diferente (Leptodactylinae) de Telmatobiinae, a la cual pertenecen los géneros restantes; también se realizó la comparación intergenérica excluyendo los loci detectados al analizar proteínas de cristalinos con el propósito de analizar la influencia de ese conjunto de proteínas, que resultaron ser monomórficas en todas las poblaciones, excepto por un caso de polimorfismo de la proteína dos de cristalinos de Insuetophrynus acarpicus. Estas corresponden a un total de 16

TABLA 5

FRECUENCIA DE ALELOS DETECTADOS POR ELECTROFORESIS EN GELES DE ALMIDON,
PARA ONCE SISTEMAS PROTEICOS DE ANFIBIOS[#].

	1	2	3	4	5	6
CAUDIVERBERA	EUPSOPHUS	INSUETOPHRYNUS	PLEURODEMA	TELMATOBIOUS	ALSODES	
caudiverbera	roseus	acarpicus	thaul	marmoratus	tumultuosus	
MDH						
5	5/5	14				
4				4/4	18	
3	3/3		3/3	0		3/3
2			3/1	1	2/2	13
1			1/1	15		
EST						
5	5/5					1
4		4/4				15
3	5/2			3/3	18	3/3
2	2/2		2/2	17		
1					1/1	13
GOT						
4			4/4	14		
3		3/3				16
2	2/2			2/2	10	2/2
1				1/1	2	
GOT*						
4			4/4	14		
3				3/3	12	3/3
2		2/2			13	3/3
1	1/1					12
ALB 2						
2	2/2					15
1		1/1	15	1/1	17	1/1
				1/1	18	1/1
					13	1/1
						12

Los números en la primera columna indican los alelos; *alelos catódicos.

TABLA 5. Continuación....

	1	2	3	4	5	6
TO 2						
3						3/3 12
2					2/2 12	
1 1/1 15						
TO 1						
5		5/5 4				
4					4/4 12	
3 3/2 1		3/3 12		2/2 5		
2 2/2 14				2/1 11		
1			1/1 14	1/1 4		1/1 12
LDH 1						
6						6/6 12
5			5/5 16			
4					4/4 12	
3		3/3 14				
2 2/2 15				2/2 17		
1				1/1 1		
LDH 2						
4						4/4 12
3			3/3 16			
2					2/2 12	
1 1/1 15		1/1 14		1/1 18		
GPD						
6			6/6 14			
5				5/5 17		
4 4/4 1		4/4 1				
3 4/2 7		4/2 2			3/3 13	3/3 1
2 2/2 2		2/2 13				3/1 10
1						1/1 1
CRIST 2						
2		2/2 17	2/2 15		2/2 13	
1 1/1 13			1/1 2			

proteínas distintas, aunque no todas fueron detectadas simultáneamente en ninguna especie; las proteínas detectadas en cada especie se señalan en el esquema de la Figura 13, con sus respectivas movilidades electroforéticas.

Las distancias genéticas resultantes de estas comparaciones se resumen en la Tabla 6. Los dendrogramas construidos con esas distancias y utilizando el algoritmo de promedios (UPGM) se muestran en la Figura 14. Se comprueba que la omisión de los loci de proteínas de cristalinos modifica notoriamente los valores de distancia y las relaciones entre las especies en los dendrogramas. Al analizar estos últimos destacan los siguientes hechos: en todos los análisis se evidencia una relación muy cercana entre Alsodes tumultuosus y Telmatobius marmoratus y este par de especies se ubica en la mayoría de los casos en los niveles de menor divergencia temporal; la omisión de Pleurodema thaul modifica las relaciones de las especies restantes, particularmente de Caudiverbera caudiverbera que aparece ahora agrupada con Eupsophus roseus; la posición de Insuetophrynus acarpicus es variable y tiende a ubicarse en niveles de divergencia temporal mayores que las demás especies.

Puesto que los valores de distancia de Nei pueden utilizarse para estimar tiempos de divergencia entre taxa, este método es particularmente importante para obtener estimaciones temporales de su filogenia. Por ejemplo, a partir de los valores obtenidos en la Tabla 6:D y que producen el dendrograma de la figura 14:d se obtiene que C. caudiverbera diverge de E. roseus alrededor de 32 millones de años atrás y la divergencia más reciente, entre Telmatobius marmoratus y Alsodes tumultuosus habría ocurrido alrededor de 19 millones de años atrás; a

Origen	Caudiverbera caudiverbera	Eupsophus roseus	Insuetophrynus acarpicus	Pleurodema thaul	Telmatobius marmoratus	Alsodes tumultuosus
0,7 —	0,5 —	0,7 —	0,5 —	0,5 —	0,5 —	0,9 —
1,1 —					1,0 —	
1,6 —	1,6 —	2,0 —	1,5 —	1,8 —		
2,1 —	2,4 —		1,9 —			2,2 —
2,5 —			2,9 —			
3,7 —	3,4 —	3,2 —	3,4 —	3,4 —	3,4 —	3,4 —
	3,6 —	3,5 —	3,8 —	3,8 —	3,9 —	3,9 —
	4,2 —	4,5 —	4,3 —		4,3 —	4,5 —
4,7 —	4,5 —	4,7 —			4,6 —	4,8 —
5,4 —	5,2 —	5,2 —			4,9 —	
5,9 —		5,4 —			5,2 —	5,9 —

FIGURA 13

Proteínas de cristalinos en seis especies de Leptodactylidae de Chile.
(los números al lado de cada banda corresponden a la movilidad electroforética, en cm).

TABLA 6

DISTANCIAS GENÉTICAS ENTRE SEIS GÉNEROS DE LEPTODACTYLIDAE

A						B				
1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Cc	Er	Ia	Pt	Tm	At	Cc	Er	Ia	Tm	At
1	1.2877	1.6906	1.1837	2.1774	1.1890	1	1.2877	1.6906	1.7719	1.1890
2		2.1779	1.3593	1.7197	2.8034	2		2.1779	1.7197	2.8034
3			2.7525	2.1927	1.7014	3			1.7667	1.7014
4				1.4167	1.4018	4				1.1135
5					1.3142					

C						D				
1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5
Cc	Er	Ia	Pt	Tm	At	Cc	Er	Ia	Tm	At
1	1.7020	2.2237	0.7836	2.2371	1.4898	1	1.7020	2.2237	2.2371	1.4898
2		2.1654	1.4236	2.1929	2.1958	2		2.1654	2.1929	2.1958
3			2.1418	2.2180	1.5122	3			2.2180	1.5122
4				1.1278	0.8285	4				0.9956
5					0.9956					

(Cc=Caudiverbera caudiverbera; Er=Eupsophus roseus; Ia=Insuetophrynus acarpicus; Pt=Pleurodema thaul; Tm=Telmatobius marmoratus; At=Alsodes tumultuosus). En A y B se analizaron 26 loci; en C y D se analizaron 10 loci.

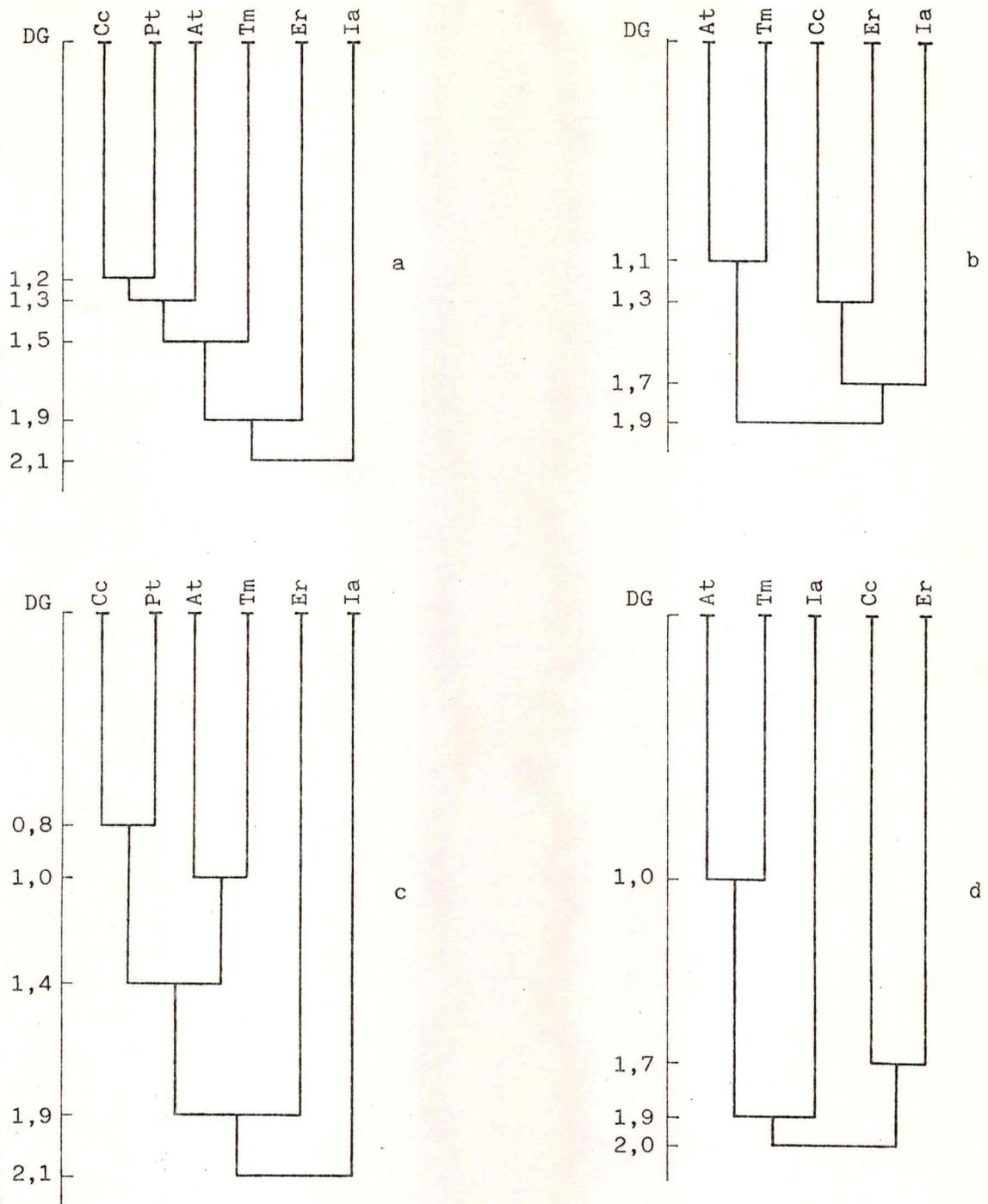


FIGURA 14

Relaciones genéticas entre seis géneros de Leptodactylidae de Chile.

(Cc=Caudiverbera caudiverbera; Pt=Pleurodema thaul; Er=Eupsophus roseus; At=Alsodes tumultuosus; Tm=Telmatobius marmoratus; Ia=Insuetophrynus acarpicus). En a y b se analizaron 26 loci; en c y d se analizaron 10 loci. DG=distancia genética.

partir de la misma Tabla (6:D), la mayor divergencia temporal (42 millones de años) corresponde al par de Caudiverbera caudiverbera - Telmatobius marmoratus.

En las comparaciones intergenéricas realizadas no se incluyó la hemoglobina por cuanto se desconoce la determinación genética de los alelos observados. Tampoco se utilizó la hemoglobina en las comparaciones entre las dos especies de Eupsophus pero en ese caso se agregaron al análisis un total de ocho proteínas plasmáticas (además de la albúmina) y dos loci de esterasas detectadas en riñón y cuyos alelos tienen movilidades diferentes a las esterasas detectadas en el plasma. Por lo tanto, se compararon las dos especies de Eupsophus respecto a nueve proteínas plasmáticas (PP) de las cuales tres (PP4, PP5 y PP8) resultaron polimórficas en E. roseus y sólo dos (PP4 y PP8) en E. migueli; a ocho proteínas de cristalinos todas las cuales resultaron monomórficas en ambas especies; a MDH, EST1, EST2, EST3, GOT1* y GOT2, enzimas que resultaron monomórficas en ambas especies; y a GPD y TO, enzimas que resultaron polimórficas en ambas especies. Un cálculo de la proporción de loci polimórficos en cada especie para el total de proteínas (Pt) y para proteínas no enzimáticas (Pp) y enzimas (Pe) arroja los siguientes resultados: Pp=0,263 y 0,222; Pe=0,250 y 0,250; Pt=0,259 y 0,230 en E. roseus y E. migueli respectivamente. En la Tabla 7 se anotan las frecuencias alélicas en loci polimórficos en cada especie. Para cada locus polimórfico se analizaron estadísticamente la desviación respecto al equilibrio de Hardy-Weimberg (D) y la diferencia en frecuencias génicas y genotípicas entre ambas especies: los valores de D (con su correspondiente X^2) se muestran en la Tabla

TABLA 7

FRECUENCIAS ALELICAS EN LOCI POLIMORFICOS EN Eupsophus roseus y
Eupsophus migueli.

Locus	Alelo	<u>E.roseus</u>	<u>E.migueli</u>
PP4	a	0,900	0,970
	b	0,100	0,030
PP5	a	0,067	0,000
	b	0,933	1,000
PP8	a	0,101	0,059
	b	0,899	0,941
GPD	a	0,875	0,974
	b	0,125	0,026
TO	a	0,750	0,805
	b	0,250	0,195
Ho		0,0274	0,0119
He		0,0464	0,0228
D		0,403	0,478

Ho=heterocigosis observada; He=heterocigosis esperada; D=desviación
respecto al equilibrio de Hardy Weimberg.

8; GPD en E.roseus y GPD y TO en E.migueli muestran valores de heterocigosis menores que lo esperado. En la comparación de las frecuencias génicas y genotípicas estos mismos loci muestran las diferencias mas apreciables. Sin embargo, de acuerdo al cálculo propuesto por Nei (1972), entre ambas especies se obtiene un valor de Identidad Genética = $0,9961 \pm 0,0129$. $ES = 0,007$. Esta comparación entre dos especies de Eupsophus es la única comparación intragenérica que se realizó, debido a que estas dos especies resultaron difícilmente identificables por los caracteres morfológicos larvales (Tabla 3), por sus características reproductivas (ver sección 3.3) y por sus patrones de LDH de cristalinos (ver sección 3.5).

3.8 Análisis de caracteres y relaciones entre los taxa.

En el análisis de los caracteres se han recopilado y aplicado a las especies en estudio, las proposiciones que respecto a evolución de caracteres de leptodactílidos han hecho Lynch (1971,1973,1978) y Heyer (1975). Se ha reunido así un conjunto de doce caracteres que se describen a continuación. Lynch (1973) establece una jerarquía de los caracteres considerados primitivos en anfibios, distinguiendo tres grupos (de primer, segundo y tercer grado). Los caracteres primitivos de primer grado tienen el mas alto grado de confianza y cumplen el requisito de distribución amplia en todos o en la mayoría de los grupos de anfibios; entre éstos se cita la cintura escapular arcífera y las larvas acuáticas.

I - Cintura pectoral arcífera. Respecto al tipo de cintura pectoral, ocho de los géneros analizados en esta Tesis son arcíferos y sólo dos, Insuetophrynus y Rhinoderma, tienen una firmisternia que de

TABLA 8

ESTADISTICOS DE LOCI ESPECIFICOS DE Eupsophus roseus (E.r.) Y Eupsophus migueli (E.m.)

Locus	sp.	Ho	He	D	X ²	D*	X ²	G Génico (Genotípico)
PP4	E.r.	0,200	0,186	0,075	0,124			1,397
						0,050	0,105	(1,495)
	E.m.	0,059	0,059	0,000	0,000			
PP5	E.r.	0,133	0,129	0,031	0,003			3,100
						0,0163	0,016	(3,180)
	E.m.	0,000	0,000	0,000	0,000			
PP8	E.r.	0,200	0,186	0,075	0,123			0,375
						0,068	0,181	(0,410)
	E.m.	0,118	0,114	0,035	0,033			
GPD	E.r.	0,125	0,226	-0,446	4,200 ¹			2,660
						-0,363	5,86 ¹	(2,280)
	E.m.	0,053	0,053	0,000	0,000			
TO	E.r.	0,000	0,387	-1,000	17,930 ²			0,304
						-0,916	28,65 ²	(1,566)
	E.m.	0,055	0,322	-0,823	13,942 ²			

D=desviación de Hardy-Weimberg entre Ho y He.

D* =diferencia en frecuencias génicas y genotípicas entre ambas especies.

1: P < 0,05; 2: P < 0,001

acuerdo a las definiciones mas aceptadas (Griffths 1963; Trueb 1973) es una firmisternia secundaria, y que debe considerarse un estado derivado respecto a la condición arcífera que sería la condición primitiva de acuerdo a Lynch (1973) y Heyer (1975). Trueb (1973) describe en Rhinoderma una firmisternia funcional derivada de una condición arcífera por fusión de los procoracoides y epicoracoides; Lynch (1971; 1978) menciona que Insuetophrynus tiene una pseudofirmisternia funcional y posee cuernos epicoracoídeos libres, lo que es típico de las cinturas arcíferas.

II - Larvas acuáticas. La presencia de larvas estrictamente acuáticas es parte de un patrón reproductivo generalizado en anfibios anuros, en el cual los huevos son depositados en el agua y en que el desarrollo embrionario y larval ocurren también en el agua hasta alcanzar la metamorfosis. Una de las proposiciones que se desprenden es considerar como caracter primitivo la presencia de larvas libres y como condición derivada el desarrollo larval fuera del agua (bolsas marsupiales, sacos vocales modificados). Tal proposición ha sido aplicada por Lynch (1971) y Heyer (1975). Entre nuestros géneros de Leptodactílidos sólo en Rhinoderma una de sus dos especies, R. darwini, tiene desarrollo larval fuera del agua.

El conjunto de caracteres denominados de segundo y tercer grado, son aquéllos que están asociados o correlacionados con la distribución de los caracteres primitivos de grado superior. Entre estos, se aplican al presente estudio los siguientes:

III - Ausencia de tubérculo metatarsal externo. Esta condición, propia de las familias primitivas de anuros, es considerada primitiva

respecto a la presencia del tubérculo (Lynch 1971, 1973, 1978). Entre nuestros leptodactílidos sólo Caudiverbera, Telmatobufo y Rhinoderma carecen de tubérculo metatarsal externo.

IV - Tímpano visible. De acuerdo a Heyer (1975) la condición primitiva por el criterio de distribución es la presencia de tímpano visible, en tanto que el tímpano parcialmente oculto, oculto o ausente son condiciones derivadas. Los géneros chilenos de Leptodactylidae con tímpano visible son Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla e Hylorina.

V - Presencia de callosidades córneas en los dedos de los machos. Heyer (1975) establece que los estados del carácter que implican presencia de parches o espinas córneas en los dedos de los machos son primitivos respecto a la carencia de estos caracteres. Entre los géneros aquí analizados sólo Rhinoderma carece de formaciones córneas en los dedos. Insuetophrynus representa una situación particular, puesto que tanto machos como hembras tienen espinas córneas en los dedos de las manos, haciendo dudar de su significado como carácter sexual secundario. Sin embargo, se ha considerado que en esta especie el estado del carácter es derivado.

VI - Ausencia de formaciones córneas pectorales. Lynch (1978) considera como un carácter independiente a las formaciones córneas pectorales de los machos, asignando valor de carácter primitivo a la ausencia de placas o espinas córneas en la región pectoral y a su presencia el valor de carácter derivado. De acuerdo a este criterio sólo los géneros Alsodes, Telmatobius e Insuetophrynus presentan la condición derivada. En este último género vale la misma consideración que para el carácter precedente, puesto que tanto machos como hembras

presentan espinas córneas formando placas circulares bilaterales en la región pectoral.

VII - Presencia de membranas interdigitales en las patas. Heyer (1975) considera tres estados del carácter: el estado primitivo es la presencia de membranas interdigitales, el estado derivado es su ausencia en algunas o en todas las especies de un género, y un estado intermedio es el poseer un reborde membranoso en los dedos. Entre nuestros leptodactílidos, Caudiverbera, Telmatobius y Telmatobufo tienen membranas interdigitales, además de Rhinoderma rufum y Telmatobius montanus.

VIII - Presencia de dientes vomerianos. Heyer (1975) describe tres estados del carácter, siendo primitivo la presencia de dientes vomerianos, derivado su ausencia y un estado intermedio la variación intragenérica. Entre los géneros de leptodactílidos chilenos sólo Telmatobius y Rhinoderma carecen de estas estructuras.

IX - Presencia de una placa esternal cartilaginosa. Heyer (1975) reconoce una extensa variación en la forma del esternón. El estado más primitivo es una placa esternal cartilaginosa, ensanchada en su parte posterior, sin xifisternum diferenciado, hendida o no en su extremo libre, tal como se observa en Caudiverbera. Otros estados del carácter, todos derivados, incluyen: 1. esternón con deposiciones minerales, como ocurre en el género Telmatobius, y 2. esternón cartilaginoso, delgado, con un xifisternum reconocible, hendido o no en su extremo libre, como ocurre en los ocho géneros restantes de los diez aquí analizados.

X - Ausencia de glándulas. En leptodactílidos existen diversos

tipos de glándulas, que incluyen las parótidas, las glándulas lumbares y las glándulas dorsales. Heyer (1975) propone que la condición primitiva es la ausencia de glándulas y que la presencia de cualquier tipo de ellas es independientemente derivada. Entre los géneros analizados Caudiverbera posee glándulas dorsales, Telmatobufo posee glándulas parótidas y dorsales y Pleurodema posee glándulas lumbares. Los géneros restantes carecen de cualquier tipo de glándulas.

XI - Falanges terminales de los dedos simples. Tanto Heyer (1975) como Lynch (1978) coinciden en reconocer como condición primitiva la presencia de falanges terminales simples y como condición derivada las falanges terminales expandidas en forma de T en su extremo distal, que entre los leptodactílidos chilenos sólo ocurren en Batrachyla.

XII - Ano larval en posición media. Lynch (1971) establece que la posición media del ano larval es una condición primitiva en oposición al ano que se abre al lado derecho del cuerpo. Entre nuestros leptodactílidos sólo Eupsophus, Pleurodema y Rhinoderma darwini tienen la condición primitiva.

Si se asigna a la posesión del estado primitivo de cada caracter el valor 0 y al estado derivado el valor 1, y se obtiene una sumatoria de los valores asignables a cada género utilizando los doce caracteres arriba descritos, se obtienen los valores anotados en la Tabla 9. En ésta se ha incluido además el caracter hexoquinasas hepáticas aportado en esta Tesis, considerando primitivo la posesión de hexoquinasas C,B,D de Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla e Hylorina, y derivado el patrón A,B,D propio de los géneros restantes. La consideración del patrón C,B,D como primitivo está basada en el criterio de mas amplia

TABLA 9

VALORES PARA ESTADOS PRIMITIVOS Y DERIVADOS DE TRECE CARACTERES EN DIEZ GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE DE CHILE.

CARACTER*	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	TOTAL
TELMATOBIUS	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	7
ALSODES	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	7
CAUDIVERBERA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2
INSUETOPHRYNUS	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	8
EUPSOPHUS	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	3
BATRACHYLA	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	5
HYLORINA	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	4
TELMATOBUFO	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	5
PLEURODEMA	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	6
RHINODERMA	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	7

* ver sección 3.8 para identificación de los caracteres

distribución a nivel de Familias de Anfibios. Como se observa en la Figura 8 dicho patrón isoenzimático se encuentra en Familias de Urodela y al menos en cuatro Familias de Anura. El patrón A,B,D en cambio está restringido a un par de Familias de Anura. El segundo criterio aplicado refleja el hecho que el patrón C,B,D ha sido encontrado en especies pertenecientes a géneros con un registro fósil conocido y antiguo como Ceratophrys, Leptodactylus, Rana, Caudiverbera y Eupsophus, en tanto que ninguno de los géneros que exhiben el patrón A,B,D tienen una conexión fósil.

4. DISCUSION

Como se señaló en la Introducción, sin desconocer que un par de monografías recientes sobre la Familia Leptodactylidae (Lynch 1971; Heyer 1975) incorporan algunos Leptodactílicos Chilenos, la última revisión global sobre este grupo local es el trabajo de Cei (1962). En esa monografía el autor entrega una actualización al conocimiento de la diversidad del grupo, y la mayor parte de su contenido se refiere a la descripción de géneros y especies siguiendo el orden de una Clasificación de los Batracios Chilenos. Sin embargo, no están explicitados los criterios sistemáticos aplicados ni existe un análisis de caracteres que permita postular relaciones entre los taxa y dar a la clasificación propuesta un carácter filogenético, motivo por el que pareció importante abordar el tema de las relaciones filogenéticas de los anuros de Chile.

Desde la Introducción se ha planteado también que se considerarían diversos enfoques de estudio, incluyendo la morfología de animales adultos, la morfología larval, la ecología e historia vital de las especies y caracteres bioquímicos. Esto en concordancia con el enfoque de la Biosistemática desarrollada a partir de 1930, que entre otros aspectos se caracteriza por la utilización creciente de nuevas clases de caracteres en desmedro del uso de caracteres claves y de clasificaciones basadas en un sólo carácter. La incorporación de nuevos caracteres debe considerarse en el marco de incrementar las correlaciones de

caracteres que ayuden a distinguir los taxa, con la posibilidad que algunos de estos nuevos caracteres adquiriera posteriormente un valor preponderante en la sistemática del grupo. En este sentido, el estudio de la morfología larval, de la ecología e historia vital de las especies y de los caracteres bioquímicos son contribuciones potencialmente útiles al estudio sistemático de los anfibios Chilenos, por cuanto ninguno de éstos ha sido utilizado previamente para el conjunto de estas especies.

A continuación se analizará la contribución de esta Tesis en cuanto a encontrar nuevos caracteres sistemáticos y a proponer un conjunto de relaciones filogenéticas entre los anuros Chilenos. En la discusión se seguirá el enfoque biosistemático, las etapas de trabajo y las hipótesis planteadas en la Introducción.

4.1 Distinción de las especies.

Tomando como base la publicación de Cei (1962), el número de especies de Leptodactylidae allí descritas es 17. Entre 1962 y 1982 se han descrito las siguientes especies nuevas: Batrachyla antartandica Barrio 1967; Insuetophrynus acarpicus Barrio 1970; Telmatobufo australis Formas 1972; Alsodes vanzolinii (Donoso-Barros) 1974; Atelognathus grandisonae (Lynch) 1975; Telmatobius pefauri Veloso y Trueb 1976; Alsodes tumultuosus Veloso, Iturra y Galleguillos 1978; Alsodes barrioi Veloso, Díaz, Iturra y Penna 1981 y Telmatobius zapahuirensis Veloso, Sallaberry, Navarro, Iturra, Valencia, Penna y Díaz 1982. Dos especies descritas por Philippi e ignoradas en trabajos posteriores han sido revalidadas: Rhinoderma rufum (Philippi) 1902, que corresponde a una nueva combinación propuesta por Formas y col. (1975) para Heminectes

rufus Philippi 1902, y Telmatobufo venustus (Philippi) 1899, que corresponde a una nueva combinación propuesta por Formas y Veloso (1982) para Bufo venustus Philippi 1899. Incluyendo además a Alsodes monticola Bell 1843 y Telmatobius marmoratus Dumeril y Bibrón 1841, que no fueron consideradas por Cei (1962), componen nuestra fauna de Leptodactylidae un total de 31 especies. El trabajo de recolección en terreno permitió contar con la mayor parte de estas especies para obtener la información de sus diversos caracteres. La mayor parte de las especies que no fué posible incorporar corresponden a especies de las que sólo se conoce el material tipo y en algunos casos algunos ejemplares más, y de las cuales no se han colectado ejemplares recientemente; por ejemplo: Eupsophus coppingeri Günther 1881; Telmatobius laevis Philippi 1902; Telmatobufo bullocki Schmidt 1952; Telmatobufo australis Formas 1972; Atelognathus grandisonae (Lynch) 1975. De esta última especie a modo de ejemplo, sólo se conoce el ejemplar tipo depositado en el British Museum y no haber contado con ejemplares implica carecer de información respecto a ese género ya que es la única especie del género en Chile. Nuestra discusión se orientará en primer lugar a considerar la distinción de las especies incorporadas en este estudio.

Una situación merecía "a priori" una atención particular. Es el caso de Eupsophus migueli Formas 1978, descrita como especie endémica de Mehuín, localidad incluida en el área de distribución de Eupsophus roseus Dumeril y Bibrón 1841; el autor distingue ambas especies por el color diferente del iris y del vientre del cuerpo, el Número fundamental de brazos cromosómicos (NF) que sería 46 en E. roseus y 44 en E.

migueli, y agrega que esta última sería la única especie Chilena de Eupsophus con xifisternum hendido. Observaciones propias en ejemplares de Eupsophus de Mehuín han permitido encontrar un polimorfismo en las características del xifisternum y estudios cromosómicos de Iturra y Veloso (1981) y de Iturra (1983) revelan que también el cariotipo es polimórfico en poblaciones de Eupsophus del sur de Chile, incluido Mehuín. Por estas razones se prestó atención particular a los caracteres de E. migueli.

4.1.1 La contribución de los estudios morfológicos.

Recapitulando el estudio fenético de la morfología de animales adultos, la inspección de la Matriz de caracteres de animales adultos (Apéndice A) y los resultados del análisis factorial de correspondencias (Tabla 1) revelan que, aún cuando en algunos géneros como Telmatobius, Alsodes y Eupsophus existe notable uniformidad en las características de las especies, es factible encontrar caracteres o combinaciones de caracteres que permiten el diagnóstico de cada una de ellas. En Telmatobius por ejemplo, es posible identificar a T. halli por la posición anterior de las narinas o el labio superior sin escotadura media; a T. marmoratus por poseer el tímpano oculto bajo la piel, poseer anillo timpánico y columela, o xifisternum cuadrangular; a T. montanus por poseer cuatro crestas humerales, dientes vomerianos, callosidades en los tres primeros dedos de las manos, o placas córneas pectorales circulares; a T. peruvianus por ausencia de tubérculos supernumerarios palmares y a T. pefauri por poseer coanas circulares y extremidades posteriores cortas. Entre las especies más difíciles de distinguir están precisamente E. roseus - E. migueli, que difieren en

sólo un caracter: en E. roseus la cabeza es más ancha que larga en tanto que en E. migueli ambas dimensiones no son significativamente diferentes. Las diferencias específicas que se observan en la Matriz de caracteres se confirman en los Análisis Factoriales de Correspondencias; aún cuando no se tuvo éxito en cuanto a aumentar la discriminación entre las especies en los géneros más homogéneos por exclusión de otras especies en algunos análisis (Tabla 1:D), cada una de las 21 especies involucradas puede ser individualizada, al menos en uno de los análisis. Puede concluirse que el análisis fenético de los caracteres morfológicos es adecuado para realizar la distinción de las especies de leptodactílidos Chilenos y que el conjunto de caracteres reunidos en el Apéndice A es una pauta que debería aplicarse con éxito en la distinción de las especies que no pudieron ser incorporadas en esta Tesis.

En lo que se refiere al xifisternum, en el Apéndice A se ha anotado que las tres especies de Eupsophus tienen xifisternum redondo. De acuerdo a los resultados descritos en la sección 3.1.4. existe un polimorfismo para el carácter: en E. roseus hay tres estados y en E. migueli cuatro estados distintos del xifisternum. Sin embargo, en ambos casos el estado más frecuente es el xifisternum redondo. Este polimorfismo invalida el uso del xifisternum como caracter diagnóstico en estas especies; lo que Formas (1978) ha señalado como caracter diagnóstico de E. migueli es el estado menos frecuente en la muestra estudiada.

En lo que se refiere a la morfología larval, la proposición que la morfología e historia vital de las larvas puede proveer información

significativa para incorporar a la Sistemática de los anuros ha sido planteada por Orton (1953; 1957), quien realizó una Clasificación de los Anuros basada en los caracteres larvales, para lo cual definió cuatro grandes grupos larvales (I al IV), en los cuales ubicó todas las Familias de Anuros. Starret (1973) incorporó nuevos caracteres, redefinió y nominó los cuatro tipos larvales de Orton y propuso un esquema de las relaciones evolutivas entre dichos grupos. Una contribución al estudio de caracteres de la morfología larval, aplicables a la diagnosis a nivel genérico y específico ha sido hecha por Wassersug (1976) al describir una serie de caracteres de la cavidad oral de las larvas, lo que ha sido utilizado por otros autores con posterioridad (Viertel 1982).

Todas las larvas de leptodactílidos consideradas en esta Tesis corresponden a un mismo tipo larval (IV de Orton 1953 = Acosmanura de Starret 1973). El estudio comparado de caracteres de la morfología externa que se ha realizado en esta Tesis es equivalente a la exhaustiva descripción de la morfología oral de Wassersug y la hipótesis de trabajo ha sido que entre estos caracteres sería posible encontrar algunos que contribuyesen a la distinción de especies y géneros. De la inspección de la Matriz de caracteres larvales (Apéndice B) y de los Análisis Factoriales de Correspondencias (Tabla 3), se constata que la distinción de las especies en base a estos caracteres es más difícil que la distinción utilizando los caracteres de los animales adultos. A pesar de esta mayor dificultad, los caracteres larvales permiten identificar, al menos por un carácter, a la mayor parte de las especies analizadas; sólo Eupsophus roseus - Eupsophus

migueli y Batrachyla leptopus - Batrachyla antartandica son pares de especies en las que no fué posible reconocer caracteres diferenciadores. En los Análisis Factoriales de Correspondencias, en ambos pares las especies tienen valores de correlación idénticos cuando se asocian a un determinado factor. Se observa además que Telmatobius montanus, Alsodes barrioi y Rhinoderma rufum no se identifican por una correlación significativa (mayor que 0,5) a ningún factor, en ningún análisis, lo que estaría indicando la dificultad de definir sus caracteres diagnósticos cuando se analiza el conjunto de las 23 larvas. Esto no significa que intragenéricamente no puedan ser distinguidas; como se verifica de la inspección de la Matriz de caracteres larvales (Apéndice B), estas tres especies pueden ser distinguidas por al menos un carácter o por combinaciones de éstos. Telmatobius montanus por ejemplo, es la única entre las especies de Telmatobius que posee una línea lateral muy visible. Se concluye que, aún advirtiéndose una mayor dificultad para encontrar caracteres que identifiquen a las especies, los caracteres larvales reunidos en el Apéndice B pueden agregarse a los caracteres de los adultos, aportando información útil en la identificación de la mayoría de las especies de anuros Chilenos.

4.1.2. La contribución de los caracteres bioquímicos.

El esclarecimiento de las relaciones taxonómicas y evolutivas de los organismos ha recibido un aporte importante del estudio comparado de proteínas (Leone 1964). Para los propósitos señalados, los métodos y técnicas de la Bioquímica Comparada han sido aplicados al estudio de proteínas de la sangre, de cristalinos, de músculo, etc., en distintos grupos de plantas y animales. Las bases de la aplicación del enfoque

bioquímico comparado han sido resumidas recientemente por Schmiel y Guttman (1974), con análisis de técnicas y ejemplos pertinentes. En lo que se refiere a Anfibios, se han realizado estudios electroforéticos de Hemoglobinas, proteínas plasmáticas, transferrinas, albúminas, proteínas de cristalinos, de músculo, etc. Se han realizado estudios cromatográficos en aminas biógenas y polipéptidos de la piel así como de secreciones glandulares. Estudios inmunológicos han incluido proteínas plasmáticas totales, láctico deshidrogenasas, albúminas, etc. Para una revisión sobre estos enfoques y técnicas aplicados al estudio de diversos grupos de anfibios véase Guttman (1973). La mayor parte de los estudios comparados entre taxa han estado orientados a la definición de especies y géneros. Trabajos que apliquen los métodos y técnicas moleculares al estudio de las relaciones entre los anfibios Chilenos son escasos (Ureta y col., 1978; Díaz y Veloso, 1979); otros abarcan un número reducido de estas especies (Cei 1965,1970; Formas y col.,1983; Maxon and Heyer, 1982). De los análisis realizados como parte de esta Tesis puede destacarse lo siguiente:

Descartado el sistema de hexoquinasas hepáticas por su escaso valor discriminativo al encontrarse sólo dos patrones distintos en 22 especies analizadas, deben comentarse los resultados obtenidos con hemoglobinas y Láctico deshidrogenasas. Como se señaló en la sección 3.6, los patrones electroforéticos de hemoglobinas se modifican en una misma especie dependiendo de la procedencia altitudinal de los individuos, a lo que se agrega un alto grado de polimorfismo. Por estas razones no es posible utilizar dichos caracteres en la identificación de especies. Respecto al polimorfismo y valor taxonómico de este

sistema, dos publicaciones recientes son coincidentes con la conclusión precedente. De Smet (1978) realizó una extensa comparación de patrones de hemoglobinas de 300 especies de Vertebrados (incluyendo 23 especies de Anfibios de siete Familias diferentes); concluye que, en relación a la distinción taxonómica de especies y géneros, la movilidad electroforética de las hemoglobinas es de valor muy limitado. Muir (1981) realizó un estudio electroforético comparado de 14 especies y subespecies de Xenopus y concluyó que las diferencias en número y movilidad de las hemoglobinas permiten reconocer algunas diferencias relativas entre las especies pero no la identificación confiable o inequívoca de todas ellas.

Un aporte significativo en la distinción de las especies se obtiene con el sistema de Lactato deshidrogenasas de cristalinos. Se ha demostrado (ver sección 3.5.) que, excepto por un polimorfismo que dificulta distinguir las tres especies de Eupsophus, la mayor parte de las 22 especies analizadas pueden distinguirse por las diferencias cualitativas y cuantitativas de esos patrones (Figuras 9,10 y 11). En sólo seis especies se observaron polimorfismos isoenzimáticos; considerando los individuos con variantes isoenzimáticas en esas seis especies, el grado de polimorfismo de este sistema proteico fué menor que 20 %. Vonwyl (1980) ha publicado un resultado similar a éste utilizando también patrones electroforéticos de Lactato deshidrogenasas; después de analizar 13 especies y subespecies de Xenopus, concluyó que cada especie posee un patrón electroforético distinto. Sin embargo, seis de los trece taxa exhiben patrones con más de cinco bandas electroforéticas. El autor explica esta variabilidad por un polimorfismo alélico en

el gen que codifica la subunidad B; esto permite que en algunas especies de Xenopus ocurran hasta 15 bandas de Lactato deshidrogenasa. Este caso valida al mismo tiempo la explicación dada en la sección 3.5. a algunos casos de polimorfismos encontrados entre los leptodactílicos Chilenos, caracterizados por un número de isoenzimas de Lactato deshidrogenasa mayor que cinco.

En conclusión, sólo los estudios morfológicos de adultos y larvas y los patrones de Lactato deshidrogenasas de cristalinos han sido útiles en la diferenciación de las especies. Estos caracteres permiten reconocer la mayor parte de las especies incorporadas al estudio. La especie más difícil de reconocer como distinta es Eupsophus migueli; respecto a la especie genotípica E. roseus es difícilmente distinguible por los caracteres de adultos (debe recordarse que en la sección 4.1.1 se demostró un polimorfismo en la forma del xifisternum en ambas especies, invalidando ese carácter como elemento diagnóstico entre ambas) y es indistinguible en los análisis de la morfología larval y de lactato deshidrogenasas de cristalinos. Formas y col. (1983) realizaron un análisis discriminante con caracteres morfológicos utilizando 174 individuos de cuatro especies de Eupsophus, incluidas E. roseus y E. migueli. La diferenciación morfológica, medida por la distancia de Mahalanobis, ubica a ese como el par de especies más próximas y significativamente divergentes de E. vittatus y E. calcaratus; del análisis discriminante resulta, según estos autores que un 5,8% de los especímenes previamente identificados como E. roseus son "mal clasificados" como E. migueli y un 7% de individuos previamente identificados como E. migueli son "mal clasificados" como E. roseus. No ocurren

clasificaciones erróneas con las otras dos especies involucradas en el análisis. Esto demuestra que entre estas dos especies pueden ocurrir errores de diagnóstico por la similitud de sus caracteres morfológicos. En el citado trabajo de Formas y col (1983) se analizó también la diferenciación de alozimas en Eupsophus, utilizando 18 loci enzimáticos y uno de proteína, obteniéndose un resultado coincidente con los de esta Tesis en cuanto E. migueli es menos polimórfica y tiene una heterocigosis media menor que E. roseus. Cabe recordar aquí que en el contexto del enfoque molecular de esta Tesis se obtuvo información de la variabilidad proteica que caracteriza a ambas especies (ver sección 3.7) como una forma de estimar sus relaciones genéticas. Analizadas 25 proteínas, ambas especies comparten 20 loci monomórficos y la proporción de loci polimórficos y la heterocigosis media son menores en la población de Mehuín. Sin embargo, la similitud genética entre ambas especies fué superior al 99%; este valor de identidad genética y los restantes antecedentes obtenidos del análisis genético bioquímico realizado podrían utilizarse para argumentar que ambas entidades podrían pertenecer a un mismo acervo genético: E. migueli podría considerarse como una población local de E. roseus. Puesto que a partir de los valores de distancia genética obtenidos del análisis electroforético de proteínas pueden estimarse tiempos de divergencia entre taxa, se han utilizado valores de distancia genética entre estas dos especies obtenidos en esta Tesis y en el trabajo de Formas y col., (1983), y la relación 1 unidad de distancia genética de Nei=19 millones de años de divergencia (Vawter y col. 1980); de ese modo se ha calculado que el tiempo de divergencia de E. migueli respecto a E. roseus sería un

valor entre $0,4 \times 10^6$ y $3,7 \times 10^6$ años respectivamente. Estas estimaciones sólo pueden ser evaluadas en el conjunto de otras estimaciones de divergencia temporal que se hacen más adelante (ver sección 4.3) para varios taxa y que alcanzan valores entre 19 y 40×10^6 años.

Sin embargo, respecto al estatus taxonómico de E. migueli, el antecedente más concluyente es el estudio cromosómico realizado por Iturra (1983), que aporta una diferencia cualitativamente significativa, cual es que en la población de Eupsophus de Mehuín (migueli) existe un mecanismo de determinación cromosómica del sexo que representa un "avance evolutivo" respecto a lo que ocurre en E.roseus, en que un heteromorfismo de cromosomas sexuales no es evidente. Este antecedente se juzga aquí más importante que la leve divergencia morfológica que pudiera establecerse para identificar a E.migueli; sobre esta divergencia cromosómica y el dato de divergencia temporal recién estimado, podría aceptarse que esa población corresponde a una especie incipiente con estrecha relación genética con E.roseus. Esta es la conclusión taxonómica que se propone después de analizar las relaciones de E.migueli.

4.2. Agrupación fenética de las especies.

4.2.1. El aporte de los caracteres morfológicos.

La agrupación de las especies en géneros involucra un ejercicio fenético de la misma naturaleza que aquél realizado para distinguir las especies. Para lograr una mejor utilización de la información morfológica en relación con ese propósito, se aplicó el método de Análisis Factorial de Correspondencias (Lebart y Fénelon, 1973), corroborando con este método de ordenación distinciones de géneros que

podrían hacerse a partir de una inspección de la matriz de caracteres. En todos los análisis la posición de cada grupo de especies en el caso de géneros politípicos y la de los géneros monotípicos, es netamente distinguible por su correlación a un determinado factor. Cuando más de un género se asocia a un mismo factor, son distinguibles por la magnitud y/o signo de los valores de correlación al factor (Tabla 1). Aparte que permite proponer agrupaciones genéricas que se pueden comparar con los géneros conocidos en la literatura previa, este tipo de análisis permite seleccionar sobre bases cuantitativas los caracteres más importantes en la identificación de especies y géneros. En efecto, mediante el cálculo de las correlaciones entre las variables y los factores, puede detectarse qué variables tienen una mayor correlación con un determinado factor, al cual se asocia una especie o grupo de especies. Este tipo de información ha sido aplicado para corroborar las descripciones genéricas que se entregan en la sección 3.1.2. y para seleccionar los caracteres más significativos para la elaboración de la Clave de Géneros que se entrega en el Apéndice E. La selección de los caracteres según este procedimiento otorga evidentemente una mayor objetividad y mayor valor a las descripciones genéricas y a la clave propuestas.

Un comentario particular merecen los resultados de la morfología humeral. Esta ha sido observada por Lynch (1971, 1975) en un número reducido de especies de Leptodactylus, Alsodes y Telmatobius; este autor ha notado variación de las crestas humerales y sugerido su posible valor taxonómico en Leptodactylus, género que incluye unas 60 especies. En esta Tesis se ha realizado el estudio de estas estructu-

ras, determinándose que entre los leptodactílidos Chilenos sólo tienen un desarrollo notable en los machos de Alsodes, Telmatobius e Insuetophrynus y que las variaciones sólo ocurren a nivel intergenérico. Por lo tanto, tenemos en estas estructuras óseas valiosos caracteres para reforzar el diagnóstico genérico al menos en estos tres casos.

Al revisar la ubicación de las distintas especies, y del análisis de la Matriz de caracteres de animales adultos (Apéndice A) llaman la atención las relaciones fenéticas de Telmatobius montanus. Esta comparte con las especies de Telmatobius y Alsodes, alrededor de 30 estados de caracteres; comparte sólo con especies de Telmatobius 4 caracteres; comparte sólo con especies de Alsodes 9 caracteres y sólo un carácter, la presencia de las crestas humerales 1,2,3 y 5 es exclusivo de esta especie. Más importante que el número de caracteres compartidos con cada género, lo que sugiere una posición taxonómica intermedia, es analizar cualitativamente los caracteres que lo acercan a una u otra agrupación genérica. Entre los caracteres compartidos con Telmatobius está el epicoracoides izquierdo, que en vista ventral se encuentra sobre el derecho (en tanto que en las especies de Alsodes es a la inversa); como carácter propio, T. montanus carece de la cresta humeral 4, semejando cualitativamente a las especies de Alsodes, donde las crestas 1 y 2 no se fusionan (Fig. 1). En la mayor parte de los casos, el desarrollo de las crestas humerales tiende a ser más similar a las especies de Alsodes o adquiere características propias, pero no hay concordancia con el desarrollo que estas estructuras alcanzan en los Telmatobius (Tabla 2). En la sistemática de Anuros, las características del esqueleto, incluidas las del aparato esternal, han sido

consideradas por diversos autores (Cei 1962; Lynch 1971, 1978; Heyer 1975) como caracteres de alto valor en la diagnosis de los géneros; por lo tanto, la situación de T. montanus respecto a esos caracteres debe ser considerada como muy importante para juzgar su ubicación taxonómica. Algo similar ocurre con los caracteres sexuales secundarios de esta especie. El estudio comparado que se ha realizado, demuestra que Alsodes y Telmatobius difieren en la forma de sus caracteres sexuales secundarios y que los machos de la especie montanus poseen callosidades córneas pectorales que están ausentes en las especies de Telmatobius en tanto que están presentes en las de Alsodes. Desde el punto de vista de la morfología de adultos, T. montanus debe ser excluido del género Telmatobius, considerándose para esta especie las siguientes alternativas:

- a. inclusión en el género Alsodes.
- b. inclusión en un género nuevo, relacionado con Alsodes y Telmatobius.

El análisis fenético multivariado de los caracteres de adultos favorece la segunda alternativa. Como se deduce del estudio de la Tabla 1, cuatro especies de Telmatobius y cuatro de Alsodes forman sendos grupos asociándose a factores distintos; T. montanus no se incorpora a ninguno de estos grupos y tiene una posición independiente asociada al factor 7 sólo en los dos últimos análisis. La información obtenida puede ser la base para definir un conjunto de caracteres relevantes en esta especie y estudiarlos desde el punto de vista de su valor sistemático.

El análisis global de la información de la morfología larval es también un aporte a la identificación de los géneros. La información

de la Matriz de caracteres larvales (Apéndice B) podría ser suficiente para distinguir inequívocamente los géneros en base a combinaciones de caracteres. También en este caso es cierto que los análisis multivariados confirman objetivamente los conjuntos de caracteres que se han utilizado en las definiciones genéricas de la sección 3.2.3. y en la Clave del Apéndice G.

La utilización de la información para esos dos propósitos, particularmente las características del disco oral de las larvas, constituye un aporte al estudio de la taxonomía de estos anuros y así por ejemplo, por primera vez se elaboran descripciones de los géneros basadas en la información larval y una Clave donde tienen un valor relevante los caracteres del disco oral. Este resultado confirma el aporte del estudio fenético de la información larval.

En el caso de la ubicación taxonómica de Telmatobius montanus, el resultado de analizar la morfología larval es altamente coincidente con el análisis de la información obtenida de animales adultos. De la Matriz de caracteres larvales (Apéndice B), la larva de T. montanus tiene numerosos caracteres compartidos simultáneamente con larvas de Alsodes y Telmatobius; 4 caracteres compartidos sólo con larvas de Alsodes y 2 caracteres que la diferencian de ambos géneros. El análisis multivariado de la información larval no aporta a la discusión de este problema puesto que, como se comentó precedentemente, T. montanus es una de tres especies que no muestran asociación significativa a ningún factor en estos análisis. Sin embargo, aplicando a la información larval el método de Clasificación Ascendente Jerárquica (Benzécri, 1980) se obtiene (Figura 4) una asociación de T. montanus

junto a las especies de Alsodes, lo que se interpreta como consecuencia de los caracteres que la especie comparte con las de ese género. Cabe destacar que, más que la obtención de un fenograma que exprese las relaciones jerárquicas entre las larvas involucradas, en este último análisis interesa destacar que el conjunto de caracteres estudiados permite estimar divergencias fenéticas entre las larvas, lo que indirectamente demuestra que aún en los géneros más homogéneos las larvas de las distintas especies pueden ser reconocidas con los caracteres que se han utilizado. De todo lo anterior se desprende además que la información larval favorece la alternativa de incluir a montanus en el género Alsodes.

Debe recordarse que la información respecto a características reproductivas (sección 3.3) también corrobora la similitud de montanus con las especies de Alsodes. De este modo, considerando toda la información morfológica (adultos y larvas) y de la reproducción aportada al caso, en las Claves (Apéndices E y G) se ha optado por ubicar a montanus en el género Alsodes, revalidando una proposición de Gallardo (1970). En todo caso, esta decisión debe considerarse transitoria ya que deberán realizarse comparaciones con las especies de Alsodes de Argentina como paso previo para definir las afinidades más estrechas de montanus. Sin embargo, como resultado de los análisis realizados en esta Tesis se postula la existencia de una línea filética en la que podría ubicarse un género ancestral a Alsodes y/o Telmatobius y en el que montanus sería una de sus especies sobrevivientes.

4.2.2. El aporte de los caracteres moleculares.

El sistema de Lactato deshidrogenasas de cristalinos, como se analizó anteriormente (sección 3.5), muestra similitudes cuali y cuantitativas que permiten agrupar las especies previamente identificadas por sus patrones isoenzimáticos, en conjuntos mayores. Las especies de Alsodes comparten un predominio de las isoenzimas extremas y es clara su distinción de las especies de Eupsophus, género al cual algunas de sus especies estuvieron incorporadas. Este es otro resultado que corrobora lo acertado de insistir en la proposición de Gallardo (1970), que reconoce la validez de Alsodes. En Eupsophus hay tendencia a una mayor expresión de las isoenzimas rápidas, excepto por E.roseus donde se ha detectado un polimorfismo incluyendo patrones diferentes a esa tendencia. Las isoenzimas de Rhinoderma difieren notablemente por movilidad y proporciones relativas. En Batrachyla y Pleurodema existe predominio de las isoenzimas electroforéticamente más lentas y ambos géneros se distinguen claramente de los restantes. Los géneros monotípicos Insuetophrynus, Caudiverbera e Hylorina son también distintos entre sí e identificables del resto de los géneros, siendo Hylorina cualitativamente similar a Batrachyla taeniata.

El caso más interesante, sin embargo, es nuevamente el de Telmato-
bius montanus, cuya similitud electroforética con las especies de Alsodes (con las que comparte un patrón con cinco isoenzimas y con predominio de las isoenzimas extremas) es un nuevo argumento para agruparle con esas especies y señala una interesante concordancia entre la información morfológica y la molecular.

Como conclusión respecto a la distinción de los géneros y a la

asignación de especies a géneros, se propone reconocer como distintos los 10 géneros que han estado involucrados en este estudio, incluido Alsodes. Este género fué creado por Bell en 1843 designando a Alsodes monticola como especie tipo. La validez del género fué rechazada (y la especie tipo incluida en Eupsophus) hasta que Gallardo (1970) propuso su revalidación. A partir de esa fecha, autores como Lynch (1971) han impugnado la validez del género en tanto otros como Cei (1976, 1980), Veloso y col. (1981) han aportado nuevas evidencias que favorecen la proposición de Gallardo. Los resultados obtenidos en esta Tesis agregan numerosa información nueva que avala la existencia de Alsodes como género claramente distinto de Eupsophus y de los restantes géneros de Leptodactílidos Chilenos. Los resultados referidos permiten también confirmar como correcta la ubicación genérica de las especies aquí consideradas, con la sola excepción de Telmatobius montanus, respecto a la cual ya se ha fundamentado su inclusión transitoria en Alsodes.

4.3 Relaciones genéticas y divergencia temporal entre los taxa.

Habiéndose realizado un análisis genético bioquímico, se propuso en la sección 3.7. que su principal aporte sería la estimación de las relaciones genéticas entre los géneros y estimación del tiempo de su divergencia. Sin embargo, primero debe decidirse sobre el uso del conjunto de proteínas de cristalinos. Estas resultaron monomórficas en las seis especies analizadas, excepto por una proteína que presentó dos alelos en Insuetophrynus acarpicus (Figura 13). Establecer cuantas proteínas diferentes se detectan de acuerdo a dicha Figura implica una decisión que está sujeta a cierto error por variaciones en la movilidad y error en su medición; esto y el hecho inesperado de un alto

monomorfismo conducen a examinar el efecto que en los cálculos de distancia genética entre las especies tendría la incorporación de este conjunto de proteínas. Al comparar los dendrogramas resultantes en análisis incluyendo y excluyendo el conjunto de proteínas monomórficas (Figura 14), se ha observado que las relaciones entre las especies se modifican, lo que es consecuencia de las modificaciones en los valores de distancia genética entre los taxa (Tabla 6). Para obtener estimaciones de la divergencia temporal entre los taxa se preferirán los análisis en que se han excluido los loci proteicos monomórficos. Esto por cuanto se desconocen las razones que influyen en la presencia de un alto número de proteínas monomórficas en los cristalinos, lo que no sería (una) esperable si se tratase principalmente de proteínas estructurales; no existiendo antecedentes previos en la literatura de alto monomorfismo en proteínas de un órgano particular, es más confiable la información derivada de las restantes proteínas. En la Figura 14.c la inclusión de Pleurodema thaul genera un grupo de esta especie con Caudiverbera caudiverbera, obteniéndose un tiempo de divergencia entre ambas especies que equivaldría a alrededor de 15 millones de años. Insuetophrynus acarpicus tiene la mayor divergencia, de alrededor de 40 millones de años respecto a las restantes especies, lo que es similar a la divergencia que tendría con Caudiverbera caudiverbera tomando los valores de la Tabla 8:C. En 14.d la exclusión de P. thaul permite la asociación de C. caudiverbera con Eupsophus roseus, con un tiempo de divergencia entre ambas especies de alrededor de 32 millones de años. I. acarpicus mantiene una divergencia temprana, de alrededor de 36 millones de años respecto al par Alsodes tumultuosus - Telmato-

bius marmoratus (de los valores de la Tabla 6:D los tiempos de divergencia respecto a cada uno de esas especies serían 28 y 42 millones de años respectivamente). Alsodes tumultuosus y Telmatobius marmoratus tienen entre sí un tiempo de divergencia de alrededor de 19 millones de años. Los tiempos de divergencia obtenidos en este conjunto de especies están en el orden de magnitud esperado de acuerdo a la información fósil conocida para estos leptodactílidos. En efecto, las únicas especies de Leptodactylidae fósiles relacionadas con leptodactílidos Chilenos pertenecen a los géneros Caudiverbera y Eupsophus y que se conocen desde el Eoceno-Oligoceno (alrededor de 37 millones de años atrás).

De los resultados recién comentados llama la atención que en los dendrogramas de la Figura 14 P. thaul no se relaciona con Eupsophus, como podría esperarse si se tiene en cuenta que Lynch (1971) ha considerado a Pleurodema como el género leptodactilino más antiguo, cercano (filogenéticamente) a Eupsophus. Este punto se retomará luego en esta discusión. También debe destacarse, que aún cuando las especies involucradas en este tipo de análisis y en el análisis fenético de la morfología larval no son exactamente las mismas, existe una concordancia global entre los dendrogramas producidos en ambos casos (Figuras 14 y 4 respectivamente) en el sentido que E. roseus, C. caudiverbera e I. acarpicus tienen una divergencia evolutiva bastante anterior al origen de las especies de Alsodes y Telmatobius. Por último, la información genético poblacional sugiere que todas las especies involucradas en este análisis tienen estrechas relaciones genéticas, y deberían considerarse un grupo monofilético.

4.4 Análisis de caracteres y relaciones entre los taxa.

Los fósiles de Leptodactylidae son escasos. Las revisiones más recientes de la paleontología de la Familia confirman esta afirmación (Báez y Gasparini 1977; Estes y Reig 1973), destacando que asociados a leptodactílidos sudamericanos sólo se conocen fósiles de cuatro géneros. Por esta razón, el registro fósil es de poco valor para deducir la filogenia de los leptodactílidos y cobra mucho valor el estudio de caracteres de las especies actuales para inferir su filogenia a partir de sus caracteres ancestrales y derivados.

El análisis de caracteres de adultos y larvas en la Familia Leptodactylidae está muy avanzado por contribuciones recientes de Lynch (1971, 1973, 1978) y Heyer (1975), que han incluido algunas de nuestras especies. De entre los caracteres utilizados en esta Tesis al menos doce, provenientes de la morfología y de la ecología reproductiva, son coincidentes con los utilizados por los autores citados y tienen tendencias de cambio conocidas, por lo que son útiles para analizar relaciones filogenéticas. Se ha agregado además un carácter molecular proveniente del enfoque bioquímico aplicado. De dicha información (Tabla 9) se obtiene que Caudiverbera y Eupsophus son los géneros que reúnen mayor cantidad de caracteres primitivos; luego y en orden decreciente están Hylorina; Batrachyla-Telmatobufo; Pleurodema; Telmatobius-Alsodes; Insuetophrynus-Rhinoderma.

Entre el análisis de estados de caracteres (Tabla 9) y el análisis genético-bioquímico existen las siguientes concordancias y/o discrepancias:

1. En ambos casos, los géneros Caudiverbera y Eupsophus son los más

antiguos y/o primitivos del conjunto de géneros analizados; cabe mencionar que éstos son los únicos géneros que tienen conexiones directas con formas fósiles, el primero con Caudiverbera casamayorensis del Eoceno y C. caudiverbera del Oligoceno y Mioceno, y el segundo con Eupsophus sp. del Oligoceno de la Patagonia (Lynch, 1971). Sin embargo, no se propone agruparlos taxonómicamente puesto que no comparten ninguno de sus estados derivados de caracteres (Tabla 9). Respecto a Caudiverbera, cabe agregar además que Reig (1960) estudió en detalle la osteología de animales adultos, notando numerosas particularidades que le hicieron proponer que ésta debería constituir una Subfamilia (Calyptocephalellinae) independiente. Cei (1965) estudió las relaciones entre algunos géneros de Leptodactylidae (Ceratophrys, Odontophrynus, Caudiverbera, Leptodactylus) mediante reacciones inmunológicas de precipitinas; de sus resultados concluye que no hay relación estrecha entre Caudiverbera y los restantes géneros, lo que es concordante con la divergencia morfológica entre éstos y permite sustentar el estatus de Subfamilia para Caudiverbera. La antigüedad estimada para ese género a partir de las distancias genéticas obtenidas en esta Tesis es mayor que 38 millones de años (ver Tabla 6), lo que es concordante con estimaciones de Maxson y Heyer (1982) a partir de distancias inmunológicas utilizando albúminas, y según las cuales la antigüedad de Caudiverbera remontaría al Eoceno o aún al Cretácico tardío. Considerando la magnitud de su divergencia, el prolongado tiempo de su separación se concluye aquí que este género monotípico constituye una línea filética independiente; por la uniformidad que confiere al resto de la subfamilia su exclusión de Telmatobiinae, se optará por la proposición de

Reig (1960) incluyendo a C. caudiverbera en una subfamilia propia. Esto es discordante con la ubicación tribal que Lynch (1971,1978) otorga al género dentro de Telmatobiinae.

2. En ambos casos los géneros Alsodes y Telmatobius resultan recientes y/o avanzados en el conjunto de géneros analizados y comparten una proporción elevada de estados de caracteres (11 de 13, 6 de ellos derivados; Tabla 9) y varios alelos electroforéticos (Tabla 5). En el género Alsodes la posición adoptada en cuanto a incluir a montanus, deja a esa especie con un carácter primitivo más que los restantes Alsodes (presencia de membranas interdigitales en las patas). A propósito de Telmatobius, en el estudio precedentemente citado de Maxson y Heyer (1982) se propone que la especiación de este género es reciente, remontándose a un tiempo entre el Pleistoceno y Mioceno (3 a 26 millones de años atrás), lo que es concordante con la estimación realizada en esta Tesis para la divergencia temporal entre Alsodes tumultuosus y Telmatobius marmoratus (aproximadamente 19 millones de años; ver sección 4.3).

3. El género Insuetophrynus representa, respecto a las estimaciones temporales, una contradicción entre los dos tipos de información que se intenta conjugar. De acuerdo con los análisis genético bioquímicos, este género se ubicaría en niveles tempranos de divergencia (Tabla 6; Figura 14), en tanto que en el análisis de estados de caracteres morfológicos muestra un nivel evolutivo avanzado compartiendo 12 y 10 estados de caracteres con Alsodes y Telmatobius respectivamente; con Alsodes comparte 7 estados derivados de caracteres, difiriendo sólo en las características de la cintura escapular; esto es concordante

con los resultados anotados en la Tabla 6 (C y D) en la que las menores distancias genéticas para I. acarpicus se obtienen precisamente con A. tumultuosus. Por el momento se considerará a Insuetophrynus como un género relacionado con Alsodes y Telmatobius y debería precisarse su posición temporal en una filogenia por métodos como los inmunológicos utilizando proteínas con tasas de cambio aminoacídico conocidas.

4. Respecto a Pleurodema, de acuerdo con la información morfológica de la Tabla 9 este leptodactilino se aproximaría a los géneros avanzados de Telmatobiinae puesto que posee 6 estados derivados de caracteres, de los que sólo comparte 1 con Caudiverbera, 3 con Eupsophus, Batrachyla e Hylorina, 4 con Telmatobius, Telmatobufo y Rhinoderma, y 5 con Alsodes e Insuetophrynus. Los resultados obtenidos para Pleurodema con la información molecular y morfológica son contradictorios principalmente en lo que respecta a su relación con Caudiverbera, Eupsophus y Alsodes (Tablas 6 y 9). En forma general estas contradicciones pueden interpretarse como indicación que Pleurodema no se relaciona en forma definida con alguno de los géneros aquí considerados, como reflejo de su pertenencia a una Subfamilia diferente. Lynch (1971) propuso que Pleurodema estaría relacionado a Eupsophus, lo que mas tarde también sostienen Duellman y Veloso (1977) agregando argumentos de la cariólogía. Es necesario discutir la proposición original de Lynch recién citada, la que en mi opinión es inexacta. El autor (página 172) dice considerar a Pleurodema externamente similar a Eupsophus y que tal similitud externa refleja la similitud osteológica de ambos géneros. Ante estas afirmaciones se plantean los siguientes problemas:

a. El género Eupsophus tal como lo concibe el autor incluye especies

que posteriormente se han incorporado a Alsodes (illotus, monticola, nodosus) lo que implica que debería redefinir Eupsophus y luego volver a evaluar la relación entre ese género y Pleurodema.

b. Hay una apreciación subjetiva de la similitud externa, que se usa como criterio de relación, y

c. La similitud osteológica invocada no es evidente al comparar los caracteres que el autor atribuye a cada género.

De acuerdo con los resultados de esta Tesis y con los elementos incorporados a esta discusión, se propone que Pleurodema no tiene con Eupsophus, ni con ninguno de los géneros de Telmatobiinae analizados, alguna relación particularmente estrecha y consistente que permita fijar su origen en esa subfamilia. Duellman y Veloso (1977) realizan además un cuadro comparativo de caracteres entre Pleurodema, otros Leptodactylinae y algunos Telmatobiinae, concluyendo que Pleurodema es intermedio entre ambos grupos. Del análisis de la tabla respectiva (página 29) no se deduce que existan caracteres intermedios y en cambio podrían ser más importantes algunos caracteres propios (tipo de cóndilos occipitales y de amplexo), los que podrían utilizarse como argumento para plantear la hipótesis de separar en un taxon propio a Pleurodema dentro de Leptodactylinae.

Las relaciones y posición de Batrachyla, Hylorina, Telmatobufo y Rhinoderma, que no pudieron ser incluidos en el análisis genético-bioquímico, deben juzgarse por la información morfológica. De la Tabla 9 se deduce que Batrachyla e Hylorina comparten 12 de 13 estados de caracteres (4 de ellos derivados); difieren sólo en la posesión de un

estado derivado más en Batrachyla (posesión de falanges terminales de los dedos dilatadas en forma de T). En el estudio de Heyer (1975), este autor encontró que ninguno de los estados derivados conocidos para Hylorina sugería su ubicación en una filogenia de leptodactílidos; menciona que Hylorina comparte 4 estados derivados con Batrachyla, lo que se refuerza con el resultado de esta Tesis, puesto que aquí se han incluido algunos caracteres distintos de los de ese autor.

Telmatobufo tiene un nivel de primitividad similar a los géneros precedentes (Tabla 9) pero el número de estados de caracteres compartidos con ambos es sólo 7 y sólo 2 son estados derivados, lo que implicaría una línea evolutiva independiente. Utilizando información inmunológica de precipitinas aportada por Cei (1970) se puede agregar que Telmatobufo tiene una mayor afinidad con especies de Telmatobius (T.hauthali, T.somuncurensis) y de Alsodes (A.nodosus) que con Caudiverbera, lo que es concordante con los resultados de esta Tesis. En la Tabla 9 se observa que Telmatobufo comparte 9 estados de caracteres con Alsodes y Telmatobius, 4 de los cuales son estados derivados.

Respecto a Rhinoderma, debe considerarse en primer lugar que las dos especies actualmente conocidas difieren en el estado de tres caracteres. En la Tabla 9 se han anotado los estados de caracteres que corresponden a R. rufum; en relación al carácter II, en R.rufum el comienzo de la fase larval ocurre en el interior de la bolsa gular pero luego ocurre una fase larval acuática, siendo evidente por lo tanto una transición hacia el estado más avanzado presente en R. darwini, donde el desarrollo es directo. Una situación similar ocurre con las membranas interdigitales de las patas (carácter VII), por

cuanto se ha anotado en la Tabla 9 un estado primitivo (presencia de membranas) propio de R. rufum; en R. darwini faltan las membranas interdigitales (estado derivado), indicando también una precedencia evolutiva. Sin embargo, respecto a la posición del ano larval (carácter XII) ocurre a la inversa: R. darwini presenta ano larval en posición media (estado primitivo) y R. rufum el ano larval al lado derecho del cuerpo (estado derivado). Si se anotaran en la Tabla 9 los valores de los estados de caracteres correspondientes a R. darwini, el valor total sumaría 8 en lugar de 7. En uno u otro caso, el nivel de evolución del género sugiere que éste es avanzado respecto a los nueve géneros restantes. Las relaciones y ubicación taxonómica de Rhinoderma son difíciles de establecer. Al recopilar las principales opiniones al respecto en la literatura, resumidas por Veloso y col. (1973), se observa que cuando el género no ha sido considerado en una Familia independiente, ha sido incluido en diversas Subfamilias (Brachycephaliidae, Dendrobatidae, Leptodactylidae). La inclusión de Rhinoderma como Subfamilia de Leptodactylidae y la proposición de incluirle en una Familia propia (Rhinodermatidae) relacionada a Bufonidae, son las dos alternativas más probables para el género de acuerdo a Lynch (1973). Del análisis de la información aportada por este autor concluyo que la segunda alternativa parece la más acertada en el estado actual de conocimiento del género. Con los datos de esta Tesis no es posible decidir por alguna de esas alternativas; Rhinoderma comparte con Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla e Hylorina sólo un estado derivado de caracteres, comparte 3 con Pleurodema y 4 con Alsodes, Telmatobius, Insuetophrynus y Telmatobufo. Si se acepta considerar a Rhinoderma

como miembro de una Familia independiente, su rol de grupo control afirma la separación de los géneros de Telmatobiinae incluidos en la Tabla 9 en dos grupos: 1. Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla e Hylorina y 2. Alsodes, Telmatobius, Insuetophrynus y Telmatobufo, los que corresponderían a dos grupos filéticos divergentes. El reconocimiento de la ubicación de Rhinoderma en una Familia independiente implica además que la firmisternia de este género y de Insuetophrynus son sólo una convergencia.

Del análisis realizado se proponen las relaciones que se ilustran en la Figura 15. En dicha Figura se propone una escala temporal tomada de los cálculos realizados a partir del análisis genético bioquímico; la confiabilidad que se asigna a ésta deriva de su concordancia con la antigüedad fósil que se conoce para Caudiverbera y Eupsophus, con estimaciones temporales derivadas de otros métodos moleculares como las distancias inmunológicas (Maxon and Heyer, 1982), y la concordancia con la posición relativa de los taxa de acuerdo al análisis de sus caracteres ancestrales y derivados, con la sola excepción de Insuetophrynus acarpicus.

El esquema separa a los géneros Caudiverbera, Eupsophus, Batrachyla e Hylorina, los que se consideran de mayor antigüedad; los tres últimos comparten 3 de un máximo de 5 estados derivados de caracteres (III, VII y IX); estos tres géneros constituyen la Tribu Alsodini (ver sección 4.5). El resto de los géneros constituyen una agrupación filética relacionada por un ancestro hipotético de origen más reciente que los géneros anteriores y comparten 4 estados derivados de caracteres (IV, IX, XII y XIII), de un máximo de 8.; estos géneros constituyen

la Tribu Telmatobiini (ver sección 4.5). El género hipotético mencionado se ha postulado al discutir las relaciones de Telmatobius montanus (ver sección 4.2.1), se postula como base de una radiación que entre otros caracteres se expresa en la diversidad que se observa en Alsodes respecto a hexoquinasas (esta Tesis) y a cariotipos (Formas, 1983). A continuación se entrega también una Clasificación de los Leptodactílicos Chilenos.

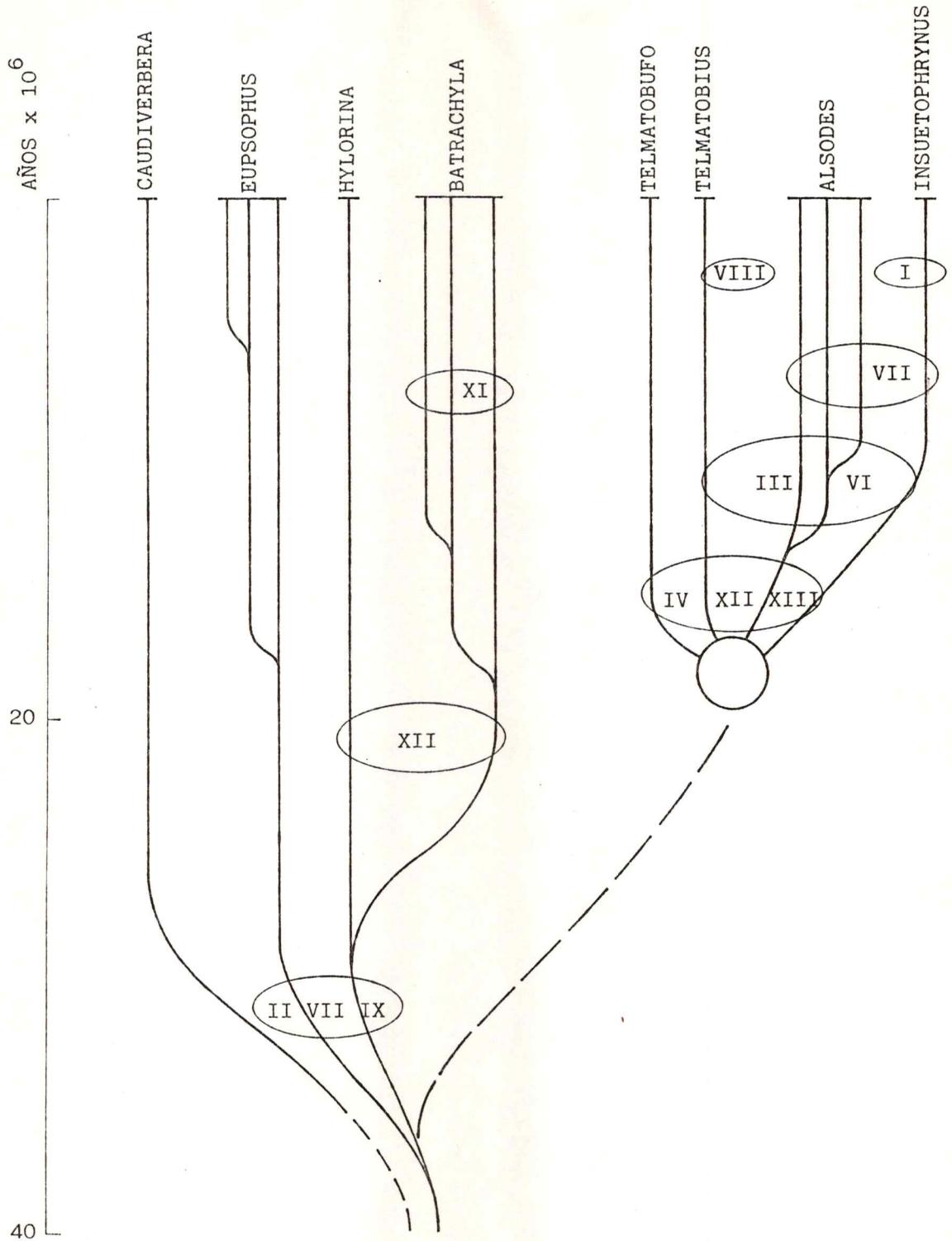


FIGURA 15

Relaciones filogenéticas propuestas para los géneros de Telmatobiinae de Chile. Se indican los caracteres (números romanos; ver sección 3.8) que en las distintas líneas filéticas cambian de estado ancestral a derivado.

4.5 CLASIFICACION DE LOS LEPTODACTILIDOS CHILENOS.

Familia Leptodactylidae	
Subfamilia Calyptocephalellinae	Reig, 1960
Género Caudiverbera	Laurenti, 1768
Caudiverbera caudiverbera	(Linnaeus), 1758
Subfamilia Telmatobiinae	Fitzinger, 1843
Tribu Alsodini	
Género Batrachyla	Bell, 1843
Batrachyla leptopus	Bell, 1843
Batrachyla taeniata	(Girard), 1854
Batrachyla antartandica	Barrio, 1967
Género Eupsophus	Fitzinger, 1843
Eupsophus roseus	Dumeril y Bibrón, 1841
Eupsophus coppingeri	Günther, 1881
Eupsophus vertebralis	Grandison, 1961
Género Hylorina	Bell, 1843
Hylorina sylvatica	Bell, 1843
Tribu Telmatobiini	
Género Telmatobius	Wiegmann, 1835
Telmatobius peruvianus	Wiegmann, 1835
Telmatobius marmoratus	Dumeril y Bibron, 1841
Telmatobius laevis	Philippi, 1902
Telmatobius halli	Noble, 1938
Telmatobius pefauri	Veloso y Trueb, 1976
Telmatobius zapahuirensis	Veloso y col., 1982

Género <i>Alsodes</i>	Bell, 1843
<i>Alsodes monticola</i>	Bell, 1843
<i>Alsodes nodosus</i>	(Dumeril y Bibrón), 1841
<i>Alsodes tumultuosus</i>	Veloso y col., 1977
<i>Alsodes montanus</i>	Lataste, 1897
<i>Alsodes barrioi</i>	Veloso y col., 1981
<i>Alsodes vanzolinii</i>	(Donoso-Barros), 1974
Género <i>Insuetophrynus</i>	Barrio, 1970
<i>Insuetophrynus acarpicus</i>	Barrio, 1970
Género <i>Telmatobufo</i>	Schmidt, 1952
<i>Telmatobufo bullocki</i>	Schmidt, 1952
<i>Telmatobufo venustus</i>	(Philippi), 1899
<i>Telmatobufo australis</i>	Formas, 1972
Género <i>Atelognathus</i>	Lynch, 1975
<i>Atelognathus grandisonae</i>	(Lynch), 1975
Subfamilia <i>Leptodactylinae</i>	Berg, 1896
Género <i>Pleurodema</i>	Tschudi, 1838
<i>Pleurodema thaul</i>	(Lesson), 1826
<i>Pleurodema marmorata</i>	Dumeril y Bibrón, 1841
<i>Pleurodema bufonina</i>	Bell, 1843

5. CONCLUSIONES

En las conclusiones que se anotan a continuación se resume lo que se estima las principales contribuciones de esta Tesis, en relación a los planteamientos hechos en la Introducción.

5.1. Partiendo de la base que la información morfológica de que se disponía era incompleta y heterogénea, se ha contribuido a completar información sobre un conjunto de caracteres de la morfología de adultos y larvas. En ambos casos se han generado matrices de caracteres que pueden completarse a futuro para tener información equivalente para todas las especies, lo cual es básico para estudios comparados y filogenéticos. La información de sistemas moleculares y de ecología reproductiva de las especies constituye información nueva para las especies involucradas, y se ha definido la utilidad que cada tipo de información presta al estudio sistemático de los anuros. En este sentido, es evidente que tanto los sistemas moleculares como la información morfológica y ecológica proveen caracteres aplicables a la distinción y agrupación fenética de los taxa (ver secciones 4.1.2 y 4.2.2) y al reconocimiento de sus relaciones filogenéticas (Tabla 9).

Para los propósitos de esta Tesis no se valoraron "a priori" los caracteres, tratándose indistintamente aquéllos de la morfología, ecología y moleculares. Después de analizar los resultados se comprueba que, así como algunos caracteres morfológicos (forma del xifisternum) debieron descartarse del estudio biosistemático, también hubo caracte-

res moleculares que no resultaron útiles (hemoglobinas); otros en cambio resultaron muy apropiados tanto con propósitos de distinción fenética (lactato deshidrogenasas) como de establecer relaciones filogenéticas (hexoquinasas), sin que esta alternativa de búsqueda de nuevos caracteres pueda considerarse agotada.

Previo análisis de la constitución de cada uno de los géneros y a elaborar descripciones de cada uno, se han propuesto las relaciones entre los géneros y un esquema evolutivo (Figura 15) que refleja esas relaciones. De acuerdo al análisis realizado se pueden resumir las siguientes conclusiones:

i. Caudiverbera debe considerarse una línea filética independiente y ubicarse en una Subfamilia propia como propuso Reig (1960); no se ha encontrado evidencia que justifique incluir a Telmatobufo junto a Caudiverbera como propone Lynch (1978).

ii. Caudiverbera y Eupsophus son los géneros más tempranamente divergentes del resto de los Telmatobiinae Chilenos.

iii. El género Alsodes es un género válido, diagnosticable respecto a cualquier otro género de Telmatobiinae; no existe ninguna evidencia para incluir sus especies en Eupsophus.

iv. Insuetophrynus es un género cuyas relaciones son difíciles de establecer. Su concordancia con Rhinoderma respecto a la cintura escapular firmisterna funcional, no indica relaciones entre ambos géneros. Se postula que sus relaciones más estrechas son con Alsodes, quedando por precisar su ubicación temporal en la filogenia de la subfamilia.

v. Eupsophus, Batrachyla e Hylorina son géneros más antiguos y

tienen relaciones más estrechas entre sí que con Telmatobufo, Insuetophrynus, Alsodes y Telmatobius, que aparentemente tienen un ancestro común reciente (Figura 15); se propone separar ambos grupos en dos tribus, Alsodini y Telmatobiini (ver sección 4.5), discrepando de la proposición de Lynch (1978) que agrupa a Alsodes, Eupsophus, Hylorina, Insuetophrynus, Telmatobius, y otros géneros, en la Tribu Telmatobiini.

vi. La conclusión anterior implica reconocer una composición mixta de la fauna actual de Telmatobiinae Chilenos: Caudiverbera y los géneros incluidos en la Tribu Alsodini (Eupsophus, Batrachyla e Hylorina) serían remanentes de una antigua radiación de la que ya hay fósiles en el Oligoceno. Estos son géneros poco diversificados y los tres incluidos en Alsodini están restringidos al bosque de Notophagus. Estos géneros se relacionan con propiedad con lo que Lynch (1978) denomina "telmatobinos inferiores" y su relación con el resto de la Familia son importantes puesto que, de acuerdo a ese mismo autor (1971) son representativos de un "tronco alsodino" que originaría a otros tres grupos de Leptodactylidae (Eleutherodactylini, Gripiscini y Elosiinae), que en conjunto incluyen 16 géneros y 460 especies. Es decir, estos Alsodini tienen una posición central en la filogenia de la Familia, hoy extendida a toda la Región Neotropical.

La Tribu Telmatobiini incluye al menos dos géneros más diversificados y de más amplia distribución: Alsodes, con 8 especies, algunas del bosque de Notophagus y otras regiones costeras, del valle central y precordillera no boscosa en la zona central de Chile y regiones vecinas de Argentina, y Telmatobius, con 25 especies de distribución andina desde el Ecuador hasta el Norte de Chile y Argentina. Ambos

géneros son representativos de una diversificación más reciente de Telmatobinos más avanzados y con mayor versatilidad ecológica.

vii. Aún cuando no es posible fijar las relaciones de origen de todos los géneros, los Telmatobiinae son un grupo aparentemente monofilético, a juzgar principalmente por las afinidades genéticas demostradas en el análisis genético bioquímico.

5.2. En esta Tesis se ha propuesto una Clasificación avalada en relaciones previamente demostradas (basadas en la información morfológica, ecológica o molecular) que son explícitas y factibles de ser evaluadas.

LISTA DE REFERENCIAS

- AVISE, J. 1975. Systematic value of electrophoretic data. Syst.Zool. 23:705-711.
- AYALA, F., POWELL, J., TRACEY, M., MOURAO, C. and PEREZ-SALAS, S. 1972. Enzyme variability in the Drosophila willistoni group. IV. Genetic variation in natural populations of Drosophila willistoni. Genetics 70:113-139.
- BAEZ, A.M. y GASPARINI, Z. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. Acta Geol.Lilloana 14:149-225.
- BARRIO, A. 1967. Batrachyla antartandica n.sp.(Anura, Leptodactylidae). Descripción y estudio comparativo con la especie genotípica, Batrachyla leptopus Bell. Physis 27:101-109.
- BARRIO, A. 1970. Insuetophrynus acarpicus, un nuevo leptodactílido firmisternio secundario. (Amphibia, Anura). Physis 30:331-341.
- BENZECRI, J. 1980. L'analyse des donnes. 1.La Taxinomie. 3 Ed. DUNOD-Paris.
- BLAIR, F. (Ed) 1972. Evolution in the Genus Bufo. W.F. Blair (Ed). Univ. Texas Press. Austin.
- CAPURRO, L. 1952. Eupsophus taeniatus (Girard). Inv.Zool.Chilenas 1:3-6.
- CEI, J.M. 1962. Batracios de Chile. Ediciones de la Universidad de Chile. Santiago.
- CEI, J.M. 1965. The relationships of some Ceratophryid and Leptodactylid as indicated by precipitin test. Herpetologica 20(4): 217-224.

- CEI, J.M. 1970. La posición filética de Telmatobiinae, su discusión reciente y significado crítico de algunos inmunotest. Acta Zool.-Lilloana. 27: 181-192.
- CEI, J.M. 1976. Remarks on some neotropical amphibians of the genus Alsodes from southern Argentina. (Anura, Leptodactylidae). Atti.Soc. Ital.Sci.Nat. Museo Civ.Stor.Nat. Milano 117: 159-164.
- CEI, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. Monitore Zool.Ital.(N.S.) Monogr.2.
- CUADRAS, C. 1981. Métodos de Análisis Multivariante. EUNIBAR. Barcelona.
- DAVIS, B. 1964. Disc Electrophoresis. II.Method and application to human serum proteins. Ann.N.York Acad.Sci. 121: 404-427.
- DE SMET, W. 1978. A comparison of the electrophoretic haemoglobin patterns of the Vertebrates. Arch.Zool. et Pathol.Antverpiensia 70: 3-13.
- DIAZ, N.F. y VELOSO, A. 1979. Sistemática y evolución de los Anfibios de Chile. Arch.Biol.Med.Exper. 12: 59-70.
- DONOSO-BARROS, R. and CEI, J.M. 1962. The taxonomic position of three common Chilean frogs. Herpetologica 18: 195-203.
- DONOSO-BARROS, R. 1974. Nuevos Reptiles y Anfibios de Chile. Bol.Soc. Biol. Concepción 48: 217-229.
- DUELLMAN, W. and VELOSO, A. 1977. Phylogeny of Pleurodema (Anura-Leptodactylidae): A Biogeographic Model. Occas.Papers Mus.Nat.Hist. U.Kansas 64:1-46.
- ESTES, R. and REIG, O. 1973. The early fossil record of frogs: A review of the evidence. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L.Vial (Ed). Univ. of Missouri Press, Columbia :11-63.

- FORMAS, J.R. 1972. A second species of Chilean frog genus Telmatobufo (Anura, Leptodactylidae). J of Herpet. 6: 1-3.
- FORMAS, J.R., PUGIN, E. y JORQUERA, B. 1975. La identidad del batracio Chileno Heminectes rufus Philippi 1902. Physis 34:147-157.
- FORMAS, J.R. 1978. A new species of leptodactylid frog (Eupsophus) from the coastal range in southern Chile. Stud.Neotr.Fauna and Env. 13: 1-9.
- FORMAS, J.R. 1979. La herpetofauna de los bosques temperados de Sudamérica. En: The South american Herpetofauna: Its origin, evolution, and dispersal. W.E. Duellman (Ed). Mus.Nat.Hist. Univ.Kansas. Monograph 7: 341-370.
- FORMAS, J.R. 1979. Los Anfibios del Bosque temperado del sur de Chile: una aproximación sobre su origen. Arch.Biol.Med.Exper. 12: 191-196.
- FORMAS, J.R. and VELOSO, A. 1982. Taxonomy of Bufo venustus Philippi, 1899 (Anura, Leptodactylidae) from central Chile. Proc.Biol.Soc.-Wash. 95: 688-693.
- FORMAS, J.R., VERA, M.I. and LACRAMPE, S. 1983. Allozymic and morphological differentiation in the south american frogs genus Eupsophus. Comp.Biochem.Physiol. 75 B: 475-478
- FORMAS, J.R. 1983. Karyological relationships among frogs of the genus Alsodes, with description of the karyotypes of A.vanzolinii and A.verrucosus. COPEIA 1983 (4): 1104-1107.
- GALLARDO, J.M. 1970. A propósito de los Telmatobiinae (Anura, Leptodactylidae) patagónicos. Neotropica 16: 73-85.
- GOSNER, K. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica 16: 183-190.

- GRIFFITHS, I. 1963. The phylogeny of the Salientia. Biol.Rev. 38: 241-292.
- GUTTMAN, S.I. 1973. Biochemical techniques and problems in Anuran evolution. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L.Vial (Ed). U.Missouri Press: 183-203.
- HEYER, R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog family Leptodactylidae. Smith.Contr.Zool. 199: 1-55.
- ITURRA, P. and VELOSO, A. 1981. Evidence for heteromorphic sex chromosomes in male amphibians (Anura, Leptodactylidae). Cytogenet. and Cell Genet. 31: 108-110.
- ITURRA, P. 1983. Identificación de un sistema cromosómico de determinación del sexo XY/XX en anuros (Amphibia-Leptodactylidae). Tesis de Magister. U.de Chile. 93 págs.
- LEBART, L. et FENELON, J. 1973. Statistique et informatique appliquées. 2 Ed. DUNOD-Paris.
- LEONE, C. (Ed). 1964. Taxonomic Biochemistry and Serology. The Ronald Press Co. N.York.
- LYNCH, J. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactylid frogs. Univ.Kansas Publ.Mus.Nat.Hist. 53: 1-238.
- LYNCH, J. 1972. Generic partitioning of the south american leptodactylid frog genus Eupsophus Fitzinger, 1843 (sensu lato). Bull.-South.Calif.Acad.Sci. 71: 2-11.
- LYNCH, J. 1973. The transition from archaic to advanced frogs. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L.Vial (Ed). Univ.Missouri Press. Columbia.

- LYNCH, J. 1973. A new Chilean frog of the extraandean assemblage of Telmatobius (Amphibia, Leptodactylidae). Bull.South.Calif.Acad.Sci. 74: 160-161.
- LYNCH, J. 1978. A re-assessment of the Telmatobiine leptodactylid frogs of Patagonia. Occas.Papers Mus.Nat.Hist. The Univ.Kansas 72: 1-57.
- MAXSON, L. and HEYER, R. 1982. Leptodactylid frogs and the Brazilian shield: an old and continuing adaptive relationship. Biotropica 14: 10-15.
- MAYR, E. 1969. Principles of Systematic Zoology. Mc Graw-Hill Book Co.
- MOSS, B. and INGRAM, V. 1968. Hemoglobin synthesis during amphibian metamorphosis. I.Chemical studies on the hemoglobins from the larval and adult stages of Rana catesbiana. J.Molec.Biol. 32:481-492.
- MUIR, A. 1981. Comparison of hemoglobins from the genus Xenopus (Amphibia, Salientia). The J.Exp.Zool. 218: 327-333.
- NEI, M. 1972. Genetic distance between populations. Amer.Nat. 106:283-292.
- ORTON, G. 1953. The systematics of the vertebrate larvae. Syst.Zool. 2: 63-75.
- ORTON, G. 1957. The bearing of larval evolution on some problems in frog classification. Syst.Zool. 6:79-86.
- PHILIPPI, R.A. 1902. Suplemento a los Batraquios Chilenos descritos en la Historia Física y Política de Don Claudio Gay. Imprenta de E. Blanchard-Chesi. Santiago.

- RADOJKOVIC, J., SLEBE, J.C. y URETA, T. 1978. Un radioensayo para la reacción hexokinasa. Arch.Biol.Med.Exper. 11: 73-76.
- REIG, O. 1960. Las relaciones genéricas del anuro Chileno Calyptocephalella gayi (Dum. y Bibr.). Actas y Trab. 1^{er} Cong.Sudamer.Zool. 4: 113-131.
- SCHMIEL, C. and GUTTMAN, S. 1974. An electrophoretic analysis of the lens and muscle proteins of selected anurans. Amer.Nat. 91: 148-159.
- SELANDER, R., SMITH, M., YANG, S., JOHNSON, W. and GENTRY, B. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus Peromyscus. I.Variation in the old field mouse (Peromyscus polionotus). Stud. in Genet. VI. Univ.Texas Publ. 7103: 49-90.
- SNEATH, P. and SOKAL, R. 1973. Numerical taxonomy, the principles and practice on numerical classification. W.H.Freeman and Co. San Francisco.
- STARRET, P. 1973. Evolutionary patterns in larval morphology. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L.Vial (Ed). Univ.Missouri Press. Columbia: 251-271.
- TRUEB, L. 1973. Bones, frogs, and evolution. En: Evolutionary Biology of the Anurans. J.L.Vial (Ed). Univ.Missouri Press. Columbia: 65-132.
- URETA, T., GONZALEZ, C., LILLO, S. and NIEMEYER, H. 1971. Comparative studies on glucose phosphorylating isozymes of Vertebrates. I.The influence of fasting and the nature of the diet on liver glucokinase and hexokinases of rodents. Comp.Biochem.Physiol. B40: 71-80.
- URETA, T. 1976. The allosteric regulation of hexokinase C from Amphibian liver. The J.Biol.Chem. 251: 5035-5042.

- URETA, T., RADOJKOVIC, J., DIAZ, N., SLEBE, J.C. and LOZANO, C. 1978. Comparative studies on glucose phosphorylating isoenzymes of Vertebrates. Identification and characterization of Amphibian liver hexokinases. Arch.Biochem.Biophys. 186: 235-247.
- VAWTER, A., ROSENBLATT, R. and GORMAN, G. 1980. Genetic divergence among fishes of the eastern Pacific and the Caribbean: support for the molecular clock. Evolution 34: 705-711.
- VELOSO, A., DIAZ, N. y GALLEGUILLOS, R. 1973. El cariotipo de Rhinoderma darwini. An.Mus.Hist.Nat.Valparaíso 6: 57-61.
- VELOSO, A. and TRUEB. L. 1976. Description of a new species of telmatobine frog, Telmatobius (Amphibia, Leptodactylidae), from the Andes of northern Chile. Occas.Papers Mus.Nat.Hist. The Univ.Kansas 62: 1-10.
- VELOSO, A., ITURRA, P. y GALLEGUILLOS, R. 1978. Evidencias cromosómicas en el género Alsodes (Amphibia, Leptodactylidae) con la descripción de una nueva especie. Physis C 38: 91-98.
- VELOSO, A., DIAZ, N., ITURRA, P. y PENNA, M. 1981. Descripción de una nueva especie de Telmatobino del género Alsodes (Amphibia, Leptodactylidae) de la Cordillera de Nahuelbuta (Sur de Chile). Medio Ambiente 5: 72-77.
- VELOSO, A., SALLABERRY, M., NAVARRO, J., ITURRA, P., VALENCIA, J. y DIAZ, N. 1982. Contribución sistemática al conocimiento de la herpetofauna del extremo Norte de Chile. En: Volumen de Síntesis. Proyecto MAB6 UNEP-UNESCO 1105-77-01. I: 135-268.
- VIERTTEL, B. 1982. The oral cavities of Central European Anuran larvae (Amphibia). Morphology, Ontogenesis and generic diagnosis. Amphibia-Reptilia 4: 327-360.

VONWYL, E. and FISCHBERG, M. 1980. Lactate dehydrogenase isozymes in the genus Xenopus: species-specific patterns. The J.Exp.Zool. 211: 281-290.

WASSERSUG, R. 1976. Oral morphology of anuran larvae: terminology and general description. Occas.Papers Mus.Nat.Hist. Univ.Kansas 48:1-23.

APENDICE A

Matriz de Caracteres de Animales adultos.

En la Matriz se incorporan los caracteres identificandolos con una combinación de tres letras de acuerdo al listado siguiente:

ALC=Ancho de la cabeza igual al largo de la cabeza; CLA=cabeza mas larga que ancha; CAN=cabeza mas ancha que larga; HAG=hocico agudo; HAB=hocico truncado; CDE=cuerpo deprimido; CRO=cuerpo robusto; CSE=labio superior escotado; LNE=labio superior no escotado; SCR=sin cantus rostral; CCR=con cantus rostral; OAN=ojos en posición anterior; OME=ojos en posición media; NAN=narinas en posición anterior; NME=narinas en posición media; NPO=narinas en posición posterior; TVI=tímpano visible; TNV=tímpano no visible; TOP=tímpano oculto bajo la piel; TAU=tímpano ausente; ATP=anillo timpánico presente; ATA=anillo timpánico ausente; CPR=columela presente; CAU=columela ausente; DVP=dientes vomerianos presentes; DVA=dientes vomerianos ausentes; CCI=coanas circulares; COV=coanas ovales; PAP=parótidas presentes; PAA=parótidas ausentes; GDP=glándulas dorsales presentes; GDA=glándulas dorsales ausentes; GLP=glándulas lumbares presentes; GLA=glándulas lumbares ausentes; MPA=membranas de las patas ausentes; MPD=membranas poco desarrolladas; MMD=membranas muy desarrolladas; SMP=tubérculos subarticulares de las manos presentes; SMA=tubérculos subarticulares de las manos ausentes; SPP=tubérculos subarticulares de las patas presentes; SPA=tubérculos subarticulares de las patas ausentes; MIP=tubérculo metacarpal interno presente; MIA=tubérculo metacarpal interno ausente; MEP=tubérculo metacarpal externo presente; MEA=tubérculo metacarpal externo ausente; TEP=tubérculo metatarsal externo presente; TEA=tubérculo metatarsal externo ausente; NMP=tubérculos supernumerarios palmares presentes; NMA=tubérculos supernumerarios palmares ausentes; NPP=tubérculos supernumerarios plantares presentes; NPA=tubérculos supernumerarios plantares ausentes; PTP=pliegue tarsal presente; PTA=pliegue tarsal ausente; STP=pliegue supratimpánico presente; STA=pliegue supratimpánico ausente; BMR=brazo del macho robusto; BMD=brazo del macho delgado; EPC=extremidad posterior corta; EPL=extremidad posterior larga; CHA=crestas

humerales ausentes; 3CH=tres crestas humerales; 4CH=cuatro crestas humerales; 5CH=cinco crestas humerales; XRP=xifisternum semihendido, recto o puntiagudo; XHE=xifisternum hendido; ARC=arcífero; FIR=firmisternio; CPD=callosidades sólo en el primer dedo de las manos; COD=callosidades en el primero y otros dedos de las manos; CAU=callosidades de los dedos ausentes; PPA=placas o franjas córneas pectorales ausentes; PPP=placas córneas pectorales presentes; FPE=franja de callosidades pectorales presente; TPE=tamaño pequeño; TME=tamaño mediano; TGR=tamaño grande; CDS=con dimorfismo sexual; SDS=sin dimorfismo sexual; MMH=macho mas grande que la hembra; MIH=macho igual tamaño que la hembra; HMM=hembra de mayor tamaño que el macho; XLA=xifisternum mas largo que ancho; XCU=xifisternum cuadrado; XAN=xifisternum mas ancho que largo; EDI=epicoracoides derecho sobre el izquierdo; EID=epicoracoides izquierdo sobre el derecho; HMP=huevos muy pigmentados; HPP=huevos poco pigmentados; HPE=huevos pequeños; HME=huevos medianos; HGR=huevos grandes; AQU=acuático; SAQ=semiacuático; TER=terrestre; EAL=exclusivamente de altura; EVA=exclusivamente de valle; AMB=de altura y valle; MVC=mas que 26 cromosomas; VCR=26 cromosomas; CMV=menos que 26 cromosomas; HAB=hexoquinasas A,B,D; HCB=hexoquinasas C,B,D.

En la Matriz la ausencia de un caracter se anota con el valor 0 y su presencia con el valor 1. Las especies incluídas son las siguientes: Th=Telmatobius halli, Ts=T.peruvianus, Ta=T.marmoratus, Tp=T.pefauri, Tm=T.montanus, Av=Alsodes vanzolinii, An=A.nodosus, At=A.tumultuosus, Am=A.monticola, Cc=Caudiverbera caudiverbera, Ia=Insuetophrynus acarpicus, Er=Eupsophus roseus, Ev=E.vertebralis, Em=E.migueli, Bt=Batrachyla taeniata, Bl=B.leptopus, Hs=Hylorina sylvatica, Tv=Telmatobufo venustus, Pt=Pleurodema thaul, Rd=Rhinoderma darwini y Rr=R.rufum.

MATRIZ DE CARACTERES.

	Th.	Ts.	Ta.	Tp.	Tm.	Av.	An.	At.	Am.	Cc.	Ia.	Er.	Ev.	Em.	Bt.	Bl.	Hs.	Tv.	Pt.	Rd.	Rr.
ALC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1
CLA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
CAN	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0
HAG	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1
HAB	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0
CDE	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0
CRO	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1
LSE	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
LNE	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
SCR	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
CCR	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1
OAN	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
OME	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
NAN	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NME	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
NPO	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
TVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
TNV	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
TOP	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
TAU	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ATP	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
ATA	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
CPR	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
CAU	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
DVP	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
DVA	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
CCI	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
COV	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
PAP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
PAA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
GDP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

MATRIZ DE CARACTERES

Continuación.....

FVA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
AMB	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
MVC	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
VCR	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1
CMV	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
HAB	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
HCB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0

APENDICE B

Matriz de Caracteres Larvales.

En la Matriz se incorporan los caracteres identificándolos con una combinación de tres letras de acuerdo al listado siguiente:

TBP=tamaño de boca pequeño; TBM=tamaño de boca mediano; TBG=tamaño de boca grande; TBR=tamaño de boca muy grande; PBC=papilas en todo el borde del disco oral; PLP=sólo papilas laterales y posteriores; PLS=papilas en el labio superior; PLI=papilas en el labio inferior; PII=una corrida de papilas en el labio inferior; PI2=dos corridas de papilas en el labio inferior; PIM=mas de dos corridas de papilas en el labio inferior; FDO=sin dientecillos ni pico córneo; FD2=con pico córneo y fórmula de dientecillos 2/2; FD3=con pico córneo y fórmula de dientecillos 2/3; 1FB=primera fila de dientecillos en el borde del disco oral; 1FL=primera fila de dientecillos en el labio superior; PPl=presencia de papilas laterales en los labios; PIC=papilas laterales en ambos labios, incluyendo las comisuras; PEC=papilas laterales en ambos labios, excluyendo las comisuras; P1G=papilas laterales sólo en el labio superior; BCD=base de la cola delgada; BCG=base de la cola gruesa; ACP=aleta caudal sólo en el tercio posterior de la cola; ACC=aleta caudal completa; DIV=aletas dorsal y ventral de igual altura; DMV=aleta dorsal mas alta que la ventral; CAC=cuerpo mas alto que la cola; CMC=cola mas alta que el cuerpo; STA=sin tubo anal; TAM=tubo anal medial; TAD=tubo anal al lado derecho; FCO=forma corporal ovoídea; FCA=forma corporal aplanada; TLP=tamaño larval pequeño; TLM=tamaño larval mediano; TLG=tamaño larval grande; TLR=tamaño larval muy grande; NPA=narinas en posición anterior; NPM=narinas en posición media; NPP=narinas en posición posterior; PES=presencia de tubo espiracular; ESA=tubo espiracular anterior; ESM=tubo espiracular medio; ESD=tubo espiracular dorsal; ESC=tubo espiracular medio; ESV=tubo espiracular ventral; LLV=línea lateral muy visible; TAT=tubo anal triangular; TAR=tubo anal romboidal; TAC=tubo anal cilíndrico; HBG=habitat en bolsa gutural; HCU=habitat en cuevas; HAT=habitat en aguas temporales; HAL=habitat en aguas lentas; HAR=habitat en aguas rápidas; HAP=habitat

en aguas profundas; AVI=alimentación por vitelo; DML=desarrollo muy lento; DLE=desarrollo lento; DRA=desarrollo rápido.

En la matriz la ausencia de un caracter se anota con el valor 0 y su presencia con el valor 1. Las especies incluídas son las siguientes: Th=Telmatobius halli, Ts=T.peruvianus, Ta=T.marmoratus, Tp=T.pefauri, Tm=T.montanus, An=Alsodes nodosus, At=A.tumultuosus, Ab=A.barrioi, Am=A.monticola, Cc=Caudiverbera caudiverbera, Ia=Insuetophrynus acarpicus, Er=Eupsophus roseus, Em=E.migueli, Ev=E.vertebralis, Bl=Batrachyla leptopus, Bt=B.taeniata, Ba=B.antartandica, Hs=Hylorina sylvatica, Tv=Telmatobufo venustus, Ta=T.australis, Pt=Pleurodema thaul, Rd=Rhinoderma darwini y Rr=R.rufum.

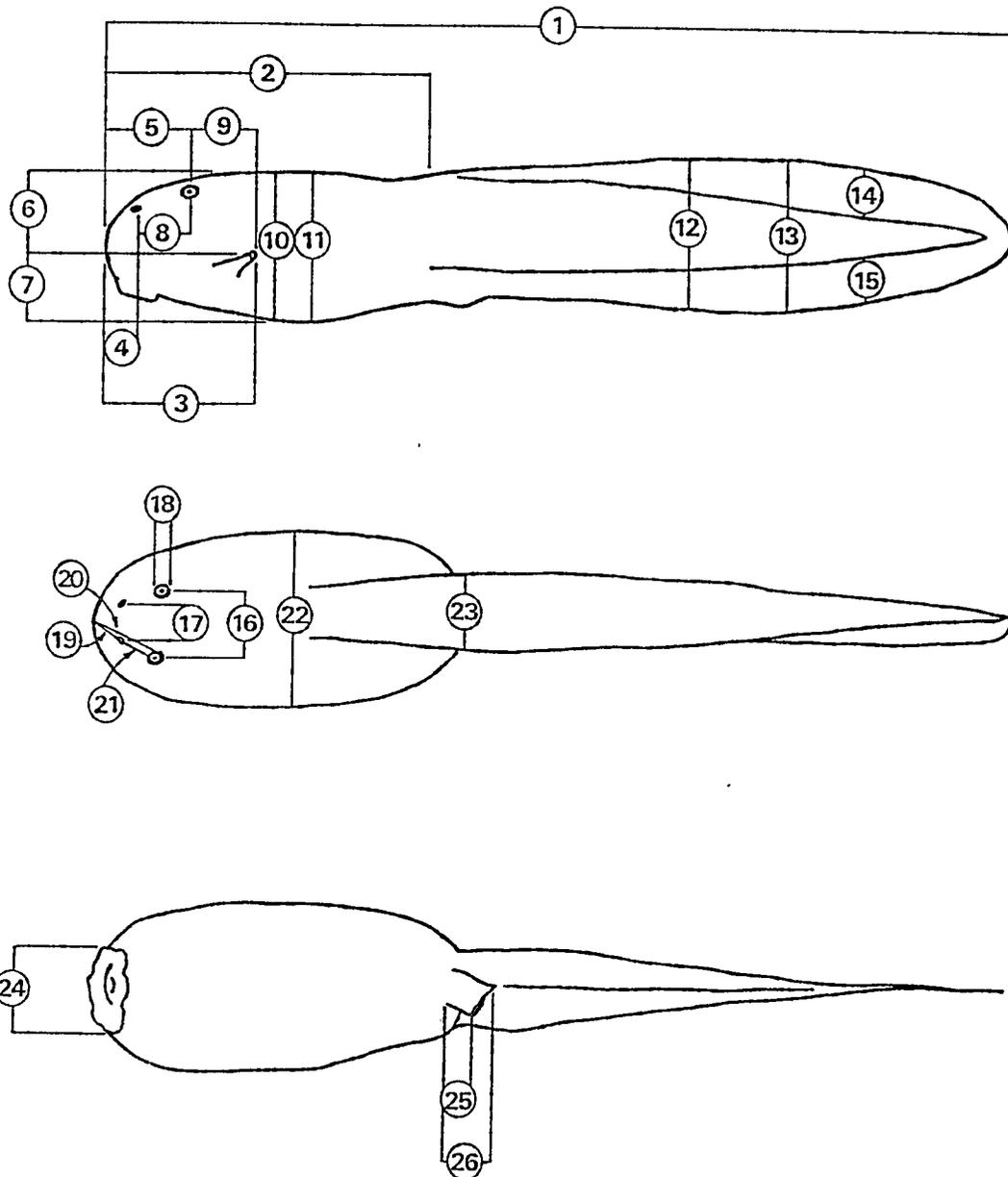
MATRIZ DE CARACTERES.

	Th.	Ts.	Ta.	Tp.	Tm.	An.	At.	Ab.	Am.	Cc.	Ia.	Er.	Em.	Ev.	Bl.	Bt.	Ba.	Hs.	Tv.	Ta.	Pt.	Rd.	Rr.
TBP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0
TBM	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
TBG	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
PBC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
PLP	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1
PLS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
PLI	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
PI1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
PI2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
PIM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
FDO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
FD2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
FD3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
1FB	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1FL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
PPL	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0
PIC	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
PEC	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
PIG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
BCD	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
BCG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
ACP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
ACC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1
DIV	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1
DMV	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
CAC	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0
CMC	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1
STA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
TAM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
TAD	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1

MATRIZ DE CARACTERES

Continuación.....

FCO	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
FCA	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
TLP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
TLM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1
TLG	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TLR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
NPA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
NPM	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
NPP	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
PES	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
ESA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ESM	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
ESD	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ESC	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
ESV	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
LLV	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TAT	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
TAR	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
TAC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
HBG	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
HCU	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
HAT	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0
HAL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0
HAR	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
HAP	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
AVI	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
DML	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
DLE	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
DRA	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1



APENDICE C

Esquema de las medidas tomadas en la morfología externa de larvas de anuros:
 1.Largo total; 2.Largo cuerpo; 3.Espiráculo-punta hocico; 4.Narinas-punta hocico; 5.Ojos-punta hocico; 6.Espiráculo-dorso; 7.Espiráculo-vientre. 8.Narina-ojo; 9.Ojo-espiráculo; Alto cuerpo (región media); 11.Alto máximo del cuerpo; 12.Alto cola (región media); 13.Alto máximo cola; 14.Alto aleta dorsal; 15.Alto aleta ventral; 16.Interocular; 17.Internarinas; 18.Diámetro del ojo; 19.Narinas-punta hocico; 20.Ojos-punta hocico; 21.Narina-ojo; 22.Ancho máximo cuerpo; 23.Ancho base cola; 24.Ancho disco oral; 25.Largo mínimo del tubo anal; 26.Largo máximo del tubo anal.

APENDICE D

Descripciones de veintiuna especies de Leptodactylidae.
(basadas en las características de los animales adultos).

En las descripciones se utilizaron las siguientes categorías de tamaño corporal: Grande (mayor que 100 mm), Mediano (entre 46 y 99 mm) y Pequeño (menor que 45 mm). Las categorías de tamaño de oocitos de acuerdo a su diámetro son: Grandes (mayores que 3,0 mm), Medianos (entre 2,4 y 2,9 mm) y Pequeños (menores que 2,3 mm). Las crestas óseas humerales, que se nominan según su ubicación en el húmero en posición normal son: 1. cresta posteroinferior, 2. cresta posterosuperior, 3. cresta anterior (fusión y prolongación de 1 y 2), 4. cresta posterointerna y 5. cresta inferior.

1. Telmatobius halli Noble 1928.

(Del estudio de 15 adultos: 7 machos y 8 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; cabeza ligeramente mas ancha que larga; extremo cefálico agudo en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; sin cantus rostral; ojos pequeños, dirigidos hacia adelante y arriba; narinas algo mas cerca de la punta del hocico que de los ojos; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; pliegue supratimpánico poco marcado, ausente en algunos animales; regiones supraescapulares muy sobresalientes; sin dientes vomerianos; coanas ovales. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados y prominentes, externos mas pequeños, elípticos y deprimidos; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores largas, delgadas, tubérculos metatarsales externos triangulares, internos pequeños, elípticos y deprimidos; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes; membranas interdigitales entre todos los dedos, alcanzan mas o menos a la mitad de la longitud de estos; pliegue tarsal poco desarrollado. Piel dorsal lisa, costados del cuerpo con abundantes granulaciones, piel ventral lisa; pliegues cutáneos en las regiones posteriores de los muslos; pliegue supracloacal ausente. En fijador, color dorsal gris café con manchas mas claras repartidas uniformemente; vientre mas claro, sin manchas; en algunos ejemplares hay manchas grandes, irregulares en la región ventral de los muslos. Hembras ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callosidades córneas en el primer dedo de las manos y un leve engrosamiento de los brazos por mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2,3,4,5). Cintura escapular arcífera, muy desarrollada y muy osificada; omosternum alargado, rectangular; xifisternum muy osificado, mas ancho que largo, levemente escotado en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño pequeño, intensamente pigmentados. Localidades en Chile: Ollague, Arroyo Vilama, Cercanías del Volcán Tatío (San Pedro de Atacama), Río Loa (Calama). Cariotipo con 26 cromosomas.

2. Telmatobius peruvianus Wiegman 1835.

(Del estudio de 20 adultos: 13 machos y 7 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; cabeza ligeramente mas ancha que larga; extremo cefálico agudo en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; labio superior escotado en la línea media; sin cantus rostral; ojos pequeños, dirigidos hacia arriba, adelante y a los lados; narinas algo mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; pliegue supratimpánico poco marcado, se continua con un pliegue que alcanza hasta la inserción del brazo; sin dientes vomerianos; coanas circulares, pequeñas. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos trapezoidales, externos elípticos, ambos muy desarrollados; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores: muslos y piernas engrosados; tubérculos metatarsales externos pequeños y redondos, internos elípticos y muy grandes; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes; membranas interdigitales entre todos los dedos, alcanzan mas o menos a la mitad de la longitud de estos; pliegue tarsal desarrollado. Piel dorsal lisa o granular, costados del cuerpo y región cloacal granulares; pliegues cutáneos en las regiones posteriores de los muslos; pliegue supracloacal marcado. Piel ventral lisa, bordes posteriores de los muslos granulares. En fijador color dorsal café verdoso, en algunos individuos con manchas oscuras pequeñas y regulares, vientre mas claro; en la región ventral de los muslos, tibias y antebrazos, algunos individuos tienen una coloración blanco amarillenta con manchas oscuras irregulares. Hembras ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callosidades córneas en el primer dedo de las manos y engrosamiento de los brazos por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2,3,4,5). Cintura escapular arcífera; omosternum alargado, rectangular; xifisternum osificado, mas ancho que largo y hendido en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño pequeño, intensamente pigmentados. Localidades en Chile: Putre. Cariotipo con 26 cromosomas.

3. Telmatobius marmoratus Dumeril y Bibrón 1841.

(Del estudio de 16 adultos: 8 machos y 8 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; cabeza ligeramente mas ancha que larga; extremo cefálico agudo en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; labio superior escotado en la línea media; sin cantus rostral; ojos pequeños, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano bajo la piel, anillo timpánico y columela presentes; pliegue supratimpánico marcado; dientes vomerianos ausentes o rudimentarios; coanas elípticas o redondas, grandes. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos elípticos, externos rectangulares mas prominentes; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores cortas y musculosas; tubérculos metatarsales externos pequeños y redondos, internos elípticos y mas grandes; tubérculos subarticulares pequeños en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes; membranas interdigitales bien desarrolladas, alcanzan casi hasta la punta de los dedos; pliegue tarsal marcado. Piel dorsal muy granular, igual que en los costados y región sacral; pliegues cutáneos en las regiones posteriores de los muslos; pliegue supracloacal marcado; piel ventral lisa, granular a ambos lados de la cloaca. En fijador color dorsal gris verdoso oscuro, con manchas oscuras distribuídas irregularmente; vientre mas claro. Las hembras son mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callosidades córneas que forman un parche sobre la base del primer dedo de las manos y por el engrosamiento de los brazos debido a un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2,3,4,5). Cintura escapular arcífera, omosternum alargado y ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, en forma de corazón invertido, ligeramente escotado en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño pequeño, intensamente pigmentados. Localidades en Chile: Río Lauca, Lago Chungará, Quebrada de Lacaya y Portezuelo de Putre. Cariotipo con 26 cromosomas.

4. Telmatobius pefauri Veloso y Trueb 1976

(Del estudio de 4 adultos: 2 machos y 2 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico agudo en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; labio superior escotado en la línea media; sin cantus rostral; ojos pequeños, dirigidos hacia arriba, adelante y a los lados; narinas ubicadas mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; pliegue supratimpánico presente; sin dientes vomerianos; coanas circulares, grandes. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos trapezoidales, externos elípticos; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores delgadas y largas; tubérculos metatarsales externos pequeños y redondos, internos cilíndricos y mas grandes; tubérculos subarticulares pequeños en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes; membranas interdigitales desarrolladas, alcanzan mas o menos a la mitad de los dedos; pliegue tarsal desarrollado. Piel del dorso, de los costados y del vientre lisa; pliegues cutáneos en las regiones posteriores de los muslos; pliegue supracloacal bien marcado. En fijador, color dorsal gris verdoso, con manchas café mas oscuras, grandes, distribuídas irregularmente; superficie ventral mas clara, con tonos amarillentos; manchas mas oscuras en la región de los muslos. Las hembras son mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callosidades córneas que forman un parche en la base del primer dedo de las manos; los brazos son engrosados. Cintura escapular arcífera; omosternum alargado, con su extremo libre romboidal; xifisternum cartilaginoso, mas ancho que largo, escotado en su parte posterior; en vista ventral, epicoracoides izquierdo sobre el derecho en dos machos y una hembra, y el derecho sobre el izquierdo en una hembra. Oocitos de tamaño pequeño, muy pigmentados. Localidades en Chile: Murmuntani, Zapahuira, Socoroma. Cariotipo con 26 cromosomas.

5. Telmatobius montanus Lataste (en Philippi 1902).

(Del estudio de 16 adultos: 9 machos y 7 Hembras).

Tamaño mediano; cuerpo deprimido; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico redondeado en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; sin cantus rostral; ojos pequeños, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas ubicadas ligeramente mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; pliegue supratimpánico marcado; dientes vomerianos en dos grupos entre las coanas; coanas circulares o elípticas, pequeñas. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos rectangulares, externos triangulares y mas grandes; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores largas; tubérculos metatarsales externos pequeños y redondos, internos elípticos y mas grandes; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes; membranas interdigitales bien desarrolladas, alcanzan casi hasta la punta de los dedos; pliegue tarsal desarrollado. Piel dorsal y de los costados del cuerpo lisa; pliegues cutáneos en las regiones posteriores de los muslos; pliegue supracloacal poco marcado; piel ventral lisa. En fijador, color dorsal verdoso, vientre mas claro. Las hembras son de menor tamaño que los machos; estos se distinguen por la presencia de callosidades córneas que forman parches sobre la base de los dos primeros dedos de las manos y placas circulares en la región pectoral; los brazos son engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2,3,5). Cintura escapular arcífera, omosternum corto, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, hendido en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño mediano, con una zona reducida del polo animal pigmentada oscura y el resto blanco amarillento. Localidades en Chile: La Parva, Estero Covarrubias. Cariotipo con 26 cromosomas.

6. Alsodes tumultuosus Veloso y col. 1977

(Del estudio de 16 adultos: 5 machos y 11 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral bien definido; ojos grandes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; dientes vomerianos en dos grupos junto al borde interno de las coanas; coanas circulares, muy separadas de la línea media; pliegue supratimpánico muy marcado, se continúa con un reborde hasta la altura del nacimiento de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos grandes y ovoídeos, externos circulares y mas grandes; tubérculos subarticulares: los proximales mas grandes que los distales; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores largas; tubérculos metatarsales internos ovoídeos, externos cónicos y mas pequeños; tubérculos subarticulares poco prominentes; tubérculos supernumerarios ausentes; membranas interdigitales de escaso desarrollo, sólo entre los dedos 4 y 5; pliegue tarsal poco desarrollado. Piel dorsal con granulaciones pequeñas; piel ventral lisa; pliegue supracloacal poco marcado; regiones ventrales y posteriores de los muslos con granulaciones. En fijador color café, con manchas irregulares muy oscuras; vientre muy claro, sin manchas; extremidades posteriores con manchas oscuras transversales. No hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por los brazos algo mas engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2 y 3), corneificaciones en el primer y segundo dedos de las manos y pequeñas espinas córneas distribuidas apretadamente formando placas circulares a ambos lados del pecho. Cintura escapular arcífera; omosternum corto, triangular; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, hendido en su parte posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño mediano, de color amarillento. Localidades en Chile: La Parva y Farellones (Santiago; localidad tipo). Cariotipo con 26 cromosomas.

7. Alsodes nodosus (Dumeril y Bibrón) 1841.

(Del estudio de 12 ejemplares: 7 machos y 5 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral bien definido; ojos grandes, proyectados hacia adelante y a los lados; narinas equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos por delante de la posición de las coanas; coanas circulares; pliegue supratimpánico marcado. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos y externos elípticos y grandes; tubérculos subarticulares muy desarrollados; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores largas, tubérculos metatarsales internos grandes y elípticos, externos pequeños y circulares; tubérculos subarticulares cónicos, mas pequeños que los de las manos; tubérculos supernumerarios ausentes; pliegue tarsal poco desarrollado; pliegue supracloacal presente. Piel dorsal con granulaciones; piel ventral lisa; regiones ventrales y posteriores de los muslos muy granulares. En fijador color café, con manchas mas oscuras irregulares; vientre mas claro y sin manchas; extremidades posteriores con bandas mas oscuras trasversales. No hay dimorfismo de color entre machos y hembras. Las hembras son mas pequeñas que los machos; estos se distinguen por los brazos muy engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2 y 3), corneificaciones en el primer y segundo dedos de las manos y espinas córneas pectorales que forman áreas circulares a ambos lados del pecho. Cintura escapular arcífera; omosternum corto, romboidal; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, con expansiones laterales en su extremo distal y hendido en su parte posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño mediano, de color amarillento. Localidades en Chile: quebradas en el Valle central, cordilleras y zonas costeras, entre Valparaíso y Talca; cariotipo con 22 cromosomas.

8. Alsodes monticola Bell 1843.

(Del estudio de 10 adultos: 6 machos y 4 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, ligeramente puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral marcado; ojos grandes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; dientes vomerianos en dos grupos, situados por el lado interno de las coanas; coanas circulares, pequeñas, muy separadas de la línea media; pliegue supratimpánico muy marcado, se continúa con un reborde hasta la altura del nacimiento de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos ovoídeos, externos irregulares y más grandes; tubérculos subarticulares poco prominentes; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores largas; tubérculos metatarsales internos alargados, ovoídeos, externos pequeños y cónicos; tubérculos subarticulares poco prominentes; tubérculos supernumerarios ausentes; pliegue tarsal poco marcado, se continúa con el margen dérmico del primer dedo; pliegue supracloacal poco marcado. Piel dorsal granular; piel ventral lisa; regiones ventrales y posteriores de los muslos granulares. En fijador color café, algunos ejemplares con manchas más claras en la parte anterior de la cabeza y/o manchas más oscuras irregulares en el dorso; vientre mas claro y sin manchas. No hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son ligeramente más pequeñas que los machos; estos se distinguen por los brazos mas engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2 y 3); corneificaciones en el primer y segundo dedos de las manos y corneificaciones pequeñas y muy juntas que forman áreas circulares en las regiones pectorales. Cintura escapular arcífera; omosternum corto, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, más largo que ancho, con expansiones laterales en su extremo libre y escotado en su parte posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño mediano, de color amarillento. Localidades en Chile: Cordillera Pelada (Osorno) y Parque Nacional Vicente Pérez Rosales (Llanquihue). Cariotipo con 26 cromosomas.

9. Alsodes vanzolinii (Donoso Barros) 1974.

(Del estudio de 17 adultos: 5 machos y 12 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza más ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, moderadamente puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral bien definido; ojos grandes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, ubicadas más cerca de la punta del hocico que de los ojos; área del tímpano no visible externamente; tímpano bajo la piel, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, cercanos a la línea media y por delante de las coanas; coanas circulares; pliegue supratimpánico muy marcado, se continúa con un cordón glandular. Extremidades anteriores: tubérculos palmares internos largos, elípticos y prominentes, externos ovoídeos y más pequeños; tubérculos subarticulares poco desarrollados; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores delgadas, largas; tubérculos metatarsales externos pequeños y cónicos, internos ovoídeos y aplanados, tubérculos subarticulares largos y cónicos; tubérculos supernumerarios diminutos; membranas interdigitales de escaso desarrollo, sólo entre los dedos 4 y 5. Pliegue tarsal poco marcado. Piel dorsal lisa, con escasas granulaciones diminutas; piel ventral lisa; regiones ventrales y posteriores de los muslos con granulaciones; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal café verdoso, con manchas más claras irregulares; en la cabeza un triángulo de color claro entre los ojos y la punta del hocico; una mancha muy oscura bajo el pliegue supratimpánico y el cordón glandular que lo continúa; vientre gris, en algunos ejemplares es más oscuro y con manchas irregulares mas claras; no hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son ligeramente más grandes que los machos; éstos se distinguen por los brazos ligeramente mas engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2 y 3), corneificaciones en el primer y segundo dedos de las manos y placas córneas pectorales de forma ovoídea. Cintura escapular arcífera; omosternum largo y delgado; xifisternum cartilaginoso, más largo que ancho, con expansiones laterales en su extremo distal y hendido en su parte posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño mediano, de color amarillento. Localidades en Chile: Ramadillas (Arauco; localidad tipo).

10. Caudiverbera caudiverbera Linnaeus 1758.

(Del estudio de 10 adultos: 5 machos y 5 hembras).

Tamaño grande; cuerpo deprimido; cabeza más ancha que larga; región dorsal del cráneo muy osificada; extremo cefálico agudo en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral poco marcado; ojos grandes, muy prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, más cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, por dentro y delante de las coanas; coanas circulares, pequeñas; pliegue supratimpánico ausente. En las extremidades anteriores no existen tubérculos de ningún tipo; los dedos son cónicos y alargados; extremidades posteriores cortas; tubérculos metatarsales externos prominentes; otros tubérculos ausentes; membranas interdigitales desarrolladas, alcanzan más allá de la mitad de la longitud de los dedos; pliegue tarsal ausente. Piel dorsal: en la cabeza lisa, muy adherida a los huesos craneanos; en el cuerpo con gran cantidad de glándulas de forma circular o alargada; piel ventral lisa; pliegue supracloacal marcado. En fijador color dorsal café verdoso oscuro, con manchas más claras irregulares; vientre del cuerpo blanco grisáceo o amarillento, al igual que el piso de la boca; en los machos éste último tiene sus regiones posterolaterales pigmentadas de gris oscuro. Las hembras son más grandes que los machos; éstos se distinguen por la presencia de una placa córnea en el primer dedo de las manos y la coloración mencionada del piso de la boca. Cintura escapular arcífera; omosternum corto y ensanchado en su extremo libre; xifisternum muy grande, cartilaginoso, más largo que ancho y escotado en su parte posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño pequeño, con más de la mitad de su superficie pigmentada oscura. Localidades en Chile: depósitos o cursos de aguas lentas y profundas en localidades costeras y del valle central entre La Serena y Puerto Montt. Cariotipo con 26 cromosomas.

11. Insuetophrynus acarpicus Barrio 1970.

(Del estudio de 18 adultos: 8 machos y 10 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza más ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral poco marcado; ojos muy grandes y prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, más cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, entre las coanas; coanas circulares, pequeñas; pliegue supratimpánico marcado, se continúa con un pliegue que se prolonga por sobre la inserción del brazo. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos circulares, pequeños y con callosidades córneas en su borde interno; tubérculos subarticulares poco evidentes excepto los proximales que son muy marcados; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores cortas y gruesas; tubérculos metatarsales internos alargados, externos cónicos; tubérculos subarticulares prominentes; tubérculos supernumerarios ausentes; membranas interdigitales poco desarrolladas, sólo entre los dedos 3 y 4 y 4 y 5; pliegue tarsal poco desarrollado. Piel dorsal lisa o con escasas granulaciones; una línea glandular a cada lado del dorso parte por detrás de los ojos convergiendo hacia la línea media del cuerpo hasta la altura de las extremidades anteriores, sin llegar a contactarse; piel ventral con granulaciones muy finas; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal café, los pliegues supratimpánicos y zonas inferiores a éstos forman una franja más oscura a cada lado del cuerpo; vientre más claro; extremidades posteriores con bandas trasversales más oscuras; no hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son más pequeñas que los machos; éstos sólo se distinguen por los brazos algo más engrosados por un mayor desarrollo muscular y de las crestas óseas humerales (1,2,3 y 4); las corneificaciones existentes en los dedos 1 y 2, en los tubérculos metacarpales internos y en la región pectoral están presentes tanto en machos como en hembras. Cintura escapular firmisterna; omosternum alargado, ensanchado en su extremo libre; xifisternum parcialmente osificado, de forma cuadrada. Oocitos de tamaño mediano, de color amarillento. Localidades en Chile: Mehuín (Valdivia; localidad tipo). Cariotipo con 26 cromosomas.

12. Eupsophus roseus Dumeril y Bibrón 1841.

(Del estudio de 12 adultos: 4 machos y 8 hembras).

Tamaño pequeño; cuerpo estilizado; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral marcado; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas laterales, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, ubicados por detrás de la posición de las coanas; coanas circulares, pequeñas; pliegue supratimpánico marcado, se continúa con un pliegue que sobrepasa la inserción de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos cónicos, muy pequeños; tubérculos subarticulares regularmente prominentes; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores largas y delgadas; tubérculos metatarsales internos alargados, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios ausentes. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal gris café claro, con manchas oscuras triangular y romboidal en la cabeza y parte anterior del tronco y manchas oscuras irregulares en el resto del dorso y en las extremidades; vientre blanquecino o levemente reticulado de pequeñas manchas oscuras, especialmente el piso de la boca. No hay dimorfismo sexual entre machos y hembras; las hembras son ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callos córneos en el primer dedo de las manos. Cintura escapular arcífera; omosternum alargado, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos grandes, de color blanco amarillento. Localidades en Chile: sectores boscosos entre Pichilemu y Aysén. Cariotipo con 30 cromosomas.

13. Eupsophus vertebralis Grandison 1961.

(Del estudio de 10 adultos: 5 machos y 5 hembras).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza tan larga como ancha; extremo cefálico abrupto en vista leteral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral poco marcado; ojos grandes, prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas algo laterales, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, entre o por detrás de las coanas; coanas circulares; pliegue supratimpánico marcado. Extremidades anteriores: tubérculos metacarcales internos cónicos, externos mas grandes pero menos prominentes; tubérculos subarticulares poco evidentes; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores robustas; tubérculos metatarsales internos cónicos o alargados, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares poco evidentes; tubérculos supernumerarios ausentes. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloucal poco marcado (algunos ejemplares). En fijador color dorsal café rojizo claro, el 75% de los individuos presenta una estría vertebral blanquecina; vientre blanquecino; no hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callos córneos en el primer dedo de las manos y por los brazos algo mas engrosados por un mayor desarrollo muscular. Cintura escapular arcífera; omosternum alargado; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos grandes, de color blanco amarillento. Localidades en Chile: sectores boscosos entre Valdivia y Chiloé. Cariotipo con 28 cromosomas.

14. Eupsophus migueli Formas 1978.

(Del estudio de 16 adultos: 7 machos y 9 hembras).

Tamaño pequeño; cuerpo estilizado; cabeza tan larga como ancha; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral marcado; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas laterales, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, ubicados por detrás de las coanas; coanas circulares, pequeñas, muy separadas de la línea media; pliegue supratimpánico marcado, se continúa con un pliegue hasta la altura de la inserción de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, prominentes, externos irregulares y mas grandes; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores largas y delgadas; tubérculos metatarsales internos ovales, prominentes, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios ausentes. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador, color dorsal café rojizo con manchas mas claras irregulares; vientre mas claro, con manchas irregulares blancas muy marcadas; no hay dimorfismo de color entre machos y hembras; las hembras son ligeramente mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callos córneos en el primer dedo de las manos. Cintura escapular arcífera; omosternum alargado, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, redondeado o hendido en su extremo posterior; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Oocitos de tamaño grande, de color blanco amarillento. Localidades en Chile: Mehuín (Valdivia; localidad tipo). Cariotipo con 30 cromosomas.

15. Batrachyla leptopus Bell 1843.

(Del estudio de 10 ejemplares: 9 machos y 1 hembra.)

Tamaño pequeño; cuerpo estilizado; cabeza tan larga como ancha; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; sin cantus rostral; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas prominentes, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, por dentro y detrás de la posición de las coanas; coanas circulares, pequeñas; pliegue supratimpánico marcado. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos circulares; tubérculos subarticulares pequeños; tubérculos supernumerarios ausentes; dedos largos; falanges terminales de los dedos muy dilatadas en su extremo libre. Extremidades posteriores largas y delgadas; tubérculos metatarsales internos alargados, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares pequeños; tubérculos supernumerarios ausentes; dedos largos. Piel dorsal ligeramente granular; pliegue supracloacal poco marcado; piel ventral lisa. En fijador color dorsal café con manchas mas o menos simétricas a ambos lados de la línea media; bandas trasversales mas oscuras en las extremidades; no hay dimorfismo de color entre machos y hembras; hembras mas grandes que los machos; estos se distinguen por la presencia de callos córneos en el primer dedo de las manos. Cintura escapular arcífera; omosternum cartilaginoso, corto y ancho; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, ensanchado en su extremo posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño grande, con escasa pigmentación. Localidades en Chile: bosques entre Concepción y Puerto Natales. Cariotipo con 26 cromosomas.

16. Batrachyla taeniata (Girard, 1854)

(Del estudio de 13 adultos: 8 machos y 5 hembras).

Tamaño pequeño; cuerpo estilizado; cabeza ligeramente mas ancha que larga; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal; cantus rostral marcado; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, entre las coanas; coanas circulares, pequeñas; pliegue supratimpánico marcado, alcanza hasta la inserción de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos circulares y mas grandes; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes; dedos largos; falanges terminales de los dedos ligeramente dilatadas en su extremo libre. Extremidades posteriores largas y delgadas; tubérculos metatarsales internos alargados, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios ausentes; dedos largos. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal café claro, con una línea oscura que recorre bajo el cantus rostral y el pliegue supratimpánico; en algunos individuos las regiones paravertebrales son mas oscuras y/o existen manchas en las extremidades; vientre muy claro; no existe dimorfismo de color entre machos y hembras; hembras mas grandes que los machos; éstos se distinguen por la presencia de callos córneos en el primer dedo de las manos. Cintura escapular arcífera; omosternum cartilaginoso, corto y ancho; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, ensanchado en su extremo posterior; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Oocitos de tamaño pequeño, muy pigmentados en el polo animal. Localidades en Chile: estepa del valle central en Chile central y bosques costeros y del valle central entre Quintero y Aysén. Cariotipo con 26 cromosomas.

17. Hylorina sylvatica Bell 1843.

(Del estudio de 3 machos adultos).

Tamaño mediano; cuerpo estilizado; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral marcado; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, entre las coanas; coanas circulares; pliegue supratimpánico marcado, se prolonga hasta la altura de la inserción de los brazos. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos elípticos, externos triangulares, de tamaño similar; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios presentes; dedos largos. Extremidades posteriores largas y delgadas; tubérculos metatarsales internos ovoídeos, externos cónicos y muy pequeños; tubérculos subarticulares marcados; tubérculos supernumerarios ausentes; dedos largos. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal gris verdoso, dos ejemplares con líneas simétricas paravertebrales mas claras desde la cabeza hasta la mitad del dorso; vientre muy claro; los machos poseen callosidades córneas en el primer dedo de las manos y en el borde interno de los tubérculos metacarpales internos. Cintura escapular arcífera; omosternum cartilaginoso, corto y ensanchado; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho y ensanchado en su extremo libre; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Localidades en Chile: sectores costeros y del valle central entre Valdivia y Aysén. Cariotipo con 26 cromosomas.

18. Telmatobufo venustus (Philippi) 1899.

(Del estudio de un ejemplar juvenil).

Tamaño mediano; cuerpo robusto; cabeza ligeramente mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; cantus rostral marcado; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela ausentes; dientes vomerianos en dos grupos, ubicados entre las coanas; coanas circulares, grandes; pliegue supratimpánico ausente; parótidas presentes. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos mas pequeños; tubérculos subarticulares poco notorios; tubérculos supernumerarios ausentes. Extremidades posteriores: tubérculos metatarsales internos alargados; otros tubérculos ausentes. Piel dorsal cubierta de numerosas glándulas ovoídeas o circulares; vientre liso; pliegue supracloacal poco marcado. En fijador color dorsal café muy oscuro con manchas amarillo-anaranjadas en los párpados, parótidas, codos y algunas mas en el dorso del cuerpo y puntas de los dedos; vientre café oscuro. Cintura escapular arcífera; omosternum cartilaginoso, largo, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, mas ancho que largo; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral. Localidades en Chile: sectores de la Cordillera de los Andes entre Chillán y Ralco.

19. Pleurodema thaul (Lesson) 1826.

(Del estudio de 14 adultos: 8 machos y 6 hembras).

Tamaño pequeño; cabeza mas ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral, puntiagudo en vista dorsal; sin cantus rostral; ojos prominentes, dirigidos hacia adelante y a los lados; narinas equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos en dos grupos, ubicados entre las coanas; coanas circulares; pliegue supratimpánico presente. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos mas ovoídeos pero de tamaño similar; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios presentes. Extremidades posteriores: tubérculos metatarsales internos alargados, externos cónicos y mas pequeños; tubérculos subarticulares en todos los dedos; tubérculos supernumerarios ausentes. Piel dorsal lisa; dos glándulas de tamaño y aspecto similar a los ojos en la región lumbar; pliegue supracloacal poco marcado; vientre liso. En fijador color dorsal café, en algunos ejemplares con manchas mas oscuras y/o con una estría vertebral blanquecina; área bajo el pliegue supratimpánico muy oscura; vientre blanco grisáceo; no existe dimorfismo de color entre machos y hembras; hembras mas grandes que los machos; estos se distinguen por una pigmentación muy oscura en la región gular y callosidades córneas en el primer dedo de las manos. Cintura escapular arcífera: omosternum cartilaginoso, mas largo que ancho, ensanchado en su extremo libre; xifisternum cartilaginoso, mas largo que ancho, ancho en la base y delgado en los dos tercios posteriores; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral. Localidades en Chile: ambientes semiacuáticos en sectores abiertos o boscosos desde Copiapó a Aysén. Cariotipo con 22 cromosomas.

20. Rhinoderma darwini Dumeril y Bibrón 1841.

(Del estudio de 11 adultos: 8 machos y 3 hembras).

Tamaño pequeño; cuerpo esbelto; cabeza mas larga que ancha; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal, terminado en un apéndice rostral puntiagudo; cantus rostral marcado; ojos pequeños, dirigidos hacia los lados y adelante; narinas laterales, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos ausentes; coanas circulares; pliegue supratimpánico ausente. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados, externos circulares y algo mas grandes; otros tubérculos ausentes. Extremidades posteriores: tubérculos metatarsales internos cónicos; otros tubérculos ausentes; membranas interdigitales rudimentarias entre los dedos 3-4 y 4-5; una prolongación dérmica en forma de espina se proyecta hacia atrás en las articulaciones tibiotarsales. Piel dorsal y ventral lisa; regiones posteriores de los muslos granulares; pliegue supracloacal ausente. En fijador color dorsal café, en algunos ejemplares con franjas mas claras paravertebrales o líneas en forma de V abiertas hacia atrás; vientre café oscuro con manchas irregulares grandes, blancas y amarillas; no existe dimorfismo de color ni de tamaño entre machos y hembras; no existen caracteres sexuales secundarios. Cintura escapular firmisterna: omosternum cartilaginoso, muy corto, mas ancho que largo; xifisternum cartilaginoso, tan largo como ancho. Localidades en Chile: bosques entre Concepción y Chiloé. Cariotipo con 26 cromosomas.

21. Rhinoderma rufum (Philippi) 1902.

(Del estudio de 9 adultos: 4 machos y 5 hembras).

Tamaño pequeño; cuerpo esbelto; cabeza tan larga como ancha; extremo cefálico agudo en vistas lateral y dorsal, terminado en un apéndice rostral puntiagudo; cantus rostral marcado; ojos pequeños, dirigidos hacia los lados y adelante; narinas laterales, equidistantes de los ojos y de la punta del hocico; área del tímpano no visible externamente; tímpano, anillo timpánico y columela presentes; dientes vomerianos ausentes; coanas circulares; pliegue supratimpánico ausente. Extremidades anteriores: tubérculos metacarpales internos alargados; externos circulares y de tamaño similar; otros tubérculos ausentes. Extremidades posteriores: tubérculos metatarsales internos alargados; otros tubérculos ausentes; membranas interdigitales desarrolladas, alcanzan más allá de la mitad de la longitud de los dedos; una prolongación dérmica en forma de espina se proyecta hacia atrás en las articulaciones tibiotarsales. Piel dorsal y ventral lisa; pliegue supracloacal ausente. En fijador color dorsal café, en algunos ejemplares con bandas más oscuras trasversales en las extremidades; vientre amarillento, con manchas irregulares pequeñas; no existe dimorfismo de color ni de tamaño entre machos y hembras; no existen caracteres sexuales secundarios. Cintura escapular firmisterna: omosternum cartilaginoso, muy corto y ensanchado; xifisternum cartilaginoso, tan largo como ancho. Localidades en Chile: bosques entre San Fernando y Concepción. Cariotipo con 26 cromosomas.

APENDICE E

CLAVE PARA LOS GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE DE CHILE

(basada en caracteres de animales adultos y considerando a montanus como una especie de Alsodes).

1. Extremo cefálico sin apéndice rostral; arcíferos o firmisternios; con callosidades córneas en las extremidades anteriores y/o región pectoral; con dimorfismo sexual evidente.....2

Extremo cefálico agudo, terminado en un apéndice rostral; firmisternios; sin callosidades córneas en las extremidades anteriores ni en la región pectoral; sin dimorfismo sexual evidente.....Rhinoderma.

2. Tamaño mediano o pequeño; extremidades anteriores con tubérculos subarticulares y metacarpales; cráneo poco osificado; piel dorsal de la cabeza poco adherida al cráneo.....3

Tamaño grande; extremidades anteriores sin tubérculos palmares; cráneo muy osificado; piel dorsal de la cabeza fuertemente adherida al cráneo.....Caudiverbera.

3. Tamaño mediano o pequeño; sin glándulas parótidas; sin glándulas dorsales; con tubérculos subarticulares en las patas; con tubérculos metatarsales interno y externo.....4

Tamaño mediano; un par de glándulas parótidas en la región posterior de la cabeza; numerosas glándulas circulares u ovoides, prominentes, en el dorso del cuerpo; tubérculos subarticulares de las patas ausentes; sin tubérculo metatarsal externo.....Telmatobufo.

4. Con o sin cantus rostral; con dientes vomerianos; sin membranas interdigitales; menos que cinco crestas humerales; callosidades córneas pectorales ausentes o presentes en forma de placas circulares bilaterales.....5

Sin cantus rostral; sin dientes vomerianos; con membranas interdigitales en las patas; con cinco crestas humerales; callosidades córneas pectorales en forma de una franja trasversal.....Telmatobius.

5. Ojos prominentes, en posición media de la cabeza en sentido antero-posterior; narinas equidistantes del hocico y de los ojos; menos que cuatro crestas humerales; arcíferos: xifisternum más largo que ancho; sólo los machos tienen callosidades córneas.....6

Ojos muy prominentes y en posición muy anterior; narinas más cerca de los ojos que de la punta del hocico; cuatro crestas humerales; firmisternios: xifisternum tan largo como ancho; machos y hembras con callosidades córneas en los dedos de las manos y en la región pectoral.....Insuetophrynus.

6. Extremidades anteriores de los machos delgadas; sin crestas humerales desarrolladas; xifisternum no hendido; callosidades córneas en el primer dedo de las manos; sin placas córneas pectorales; huevos grandes o pequeños, pigmentados o no.....7

Extremidades anteriores de los machos robustas; tres crestas humerales; xifisternum hendido; callosidades en el primer y segundo dedos de las manos y placas en las regiones pectorales; huevos de tamaño mediano, poco pigmentados.....Alsodes.

7. Area del tímpano visible externamente; sin glándulas lumbares; sin dimorfismo de color entre machos y hembras; más de 22 cromosomas.....8

Area del tímpano no visible externamente; un par de glándulas lumbares ovoideas y prominentes; machos con pigmentación oscura en la región gular; 22 cromosomas.....Pleurodema.

8. Cabeza tan larga como ancha o más ancha que larga; extremo cefálico abrupto en vista lateral; coanas circulares.....9

Cabeza más larga que ancha; extremo cefélico agudo en vista lateral; coanas ovales.....Hylorina.

9. Con pliegue tarsal; epicoracoides derecho sobre el izquierdo en vista ventral; falanges terminales de los dedos dilatados en su extremo libre; 26 cromosomas.....Batrachyla.

Sin pliegue tarsal; epicoracoides izquierdo sobre el derecho en vista ventral; falanges terminales de los dedos no dilatadas en su extremo libre; 28 o 30 cromosomas.....Eupsophus.

APENDICE F

Descripciones de las larvas de trece especies de Leptodactylidae.

Las asignaciones de tamaño se han hecho considerando que las larvas entre los estados 30-37 de Gosner (1960) son pequeñas cuando miden menos de 20 mm, medianas cuando miden entre 20 y 60 mm, grandes cuando miden entre 60 y 90 mm y muy grandes cuando son mayores que 90 mm de longitud total. El tamaño del disco oral se consideró pequeño cuando su ancho era menor que $1/3$ del ancho máximo del cuerpo, mediano cuando era entre $1/3$ y $1/2$ del ancho máximo del cuerpo, grande cuando era mayor que $1/2$ y menor que el ancho máximo del cuerpo y muy grande cuando era igual al ancho máximo del cuerpo. En la Figura 2 se entregan las vistas laterales y en la Figura 3 los dibujos de los discos orales de estas larvas.

1. Telmatobius halli.

(Del estudio de 3 larvas; estados 34-37)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, con una constricción a cada lado del cuerpo en la región anterior al espiráculo, ovoídeo en vista lateral; alto del cuerpo menor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mucho mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba y adelante; distancia narina-ojo igual a la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, separados por una distancia ligeramente mayor que la internarinas, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, por detrás de la línea media del cuerpo en sentido anteroposterior y debajo de la línea media del cuerpo en sentido dorsoventral, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo con dos bordes libres; cola larga (1,8 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales no se extienden sobre el cuerpo, tienen una región mas alta en la parte media de la cola; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola mayor que la altura máxima del cuerpo; disco oral pequeño, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de la corridas de dientecillos, en ambos labios y sin interrupción en las áreas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso, vientre mas claro con manchas oscuras irregulares, incluso en el tubo anal; aletas caudales transparentes, con pocos cromatóforos. Habitat: Río Vilama, en San Pedro de Atacama: curso de agua permanente; profundidad no mayor que 1 metro, con abundante vegetación acuática temporal y vegetación ribereña; fondo fangoso o de piedras grandes; las larvas prefieren el fondo en los sectores mas profundos y menos correntosos o las hoquedades de las orillas; otros anfibios en ese habitat: Bufo spinulosus.

2. Telmatobius peruvianus.

(Del estudio de 10 larvas; estados 32-36)

Cuerpo ovoídeo en vistas dorsal y lateral, sin constricciones laterales; alto del cuerpo mayor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba y adelante; distancia narina-ojo igual a la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, inmediatamente detrás de la línea de la mitad del cuerpo en sentido anteroposterior e inmediatamente debajo de la línea media del cuerpo en sentido dorsoventral, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, con dos bordes libres; cola larga (1,7 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales no se extienden sobre el cuerpo, tienen una zona mas alta en la parte media de la cola; extremo de la cola puntiagudo; altura máxima de la cola similar a la altura máxima del cuerpo. Disco oral pequeño, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios y sin interrupción en las áreas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso, vientre gris; aletas caudales transparentes, con abundantes cromatóforosespecialmente hacia el extremo de la cola, donde también suele ser muy marcado el sistema vascular. Habitat: Río Putre: fondo pedregoso con sectores de fango; 1 a 4 metros de ancho, pendiente variable; pozas cristalinas de hasta 60 cm de profundidad; vegetación acuática abundante, especialmente de los géneros Elodea y Rannunculus; otros anfibios en este habitat son: Bufo spinulosus y Pleurodema marmorata.

3. Telmatobius marmoratus.

(Del estudio de 6 larvas; estados 34-37)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, con una constricción a cada lado en la región anterior al espiráculo, ovoídeo-triangular en vista lateral; alto del cuerpo menor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vista dorsal, puntiaguda en vista lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba; distancia narina-ojo menor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, separados por una distancia que es casi el doble de la internarinas; tubo espiracular al lado izquierdo, en la región media inferior del cuerpo en vista lateral, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, con dos bordes libres; cola larga (1,5 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales no se extienden sobre el cuerpo, tienen una zona mas alta en la mitad posterior de la cola; extremo de la cola puntiagudo; altura máxima de la cola mayor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral pequeño, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios y sin interrupción en las áreas comisurales; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso, vientre mas claro y con segmentación notoria de la musculatura abdominal; aletas caudales transparentes, con cromatóforos. Habitat: Río Lauca, 2Km al Oeste de Parinacota: ancho 2 a 8 metros, hasta 1 metro de profundidad; abundante vegetación acuática y en las vecindades amplios bofedales de Oxychloe andina y Distichia muscoide. Vertiente Mal Paso: ribera Oeste del Lago Chungará: profundidad media 30 cm; ancho 20 a 80 cm; lecho arenoso y con piedras; poca vegetación acuática.

4. Telmatobius pefauri.

(Del estudio de 3 larvas; estados 34-37)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, con una constricción a cada lado en la región anterior al espiráculo, ovoídeo y mas o menos aplanado en vista lateral; alto del cuerpo menor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vista dorsal y puntiaguda en vista lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba; distancia narina-ojo mayor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, separados por una distancia que es casi el doble de la internarinas, dirigidos preferentemente hacia arriba; espiráculo al lado izquierdo en la región media e inferior del cuerpo en vista lateral, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, triangular en vista ventral y con un borde libre; cola larga (1,6 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales no se extienden sobre el cuerpo, bordes rectos; extremo de la cola puntiagudo; altura máxima de la cola similar a la altura máxima del cuerpo. Disco oral pequeño, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de diente-cillos, en ambos labios y sin interrupción en las áreas comisurales; fórmula de diente-cillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café claro con tonos amarillos y verdes en el dorso, vientre gris, con segmentación notoria de la musculatura abdominal; aletas caudales transparentes, con pocos cromatóforos. Habitat: Río Zapahuirá: 2 Km Norte del camino Arica-La Paz; lecho de piedras grandes y fango; terreno de poca pendiente; poca corriente y pozas cristalinas de hasta 1 metro de profundidad; escasa vegetación acuática; las larvas prefieren el fondo y cuevas bajo piedras o en las orillas; otros anfibios en este habitat: Bufo spinulosus.

5. Telmatobius montanus.

(Del estudio de 5 larvas; estados 31-37)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, con una constricción poco marcada a cada lado en la región anterior al espiráculo, ovoídeo y mas o menos aplanado en vista lateral; alto del cuerpo menor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba; distancia narina-ojo menor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, en la región media inferior del cuerpo en vista lateral, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo con dos bordes libres; cola larga (1,6 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales poco desarrolladas, no se extienden sobre el cuerpo, bordes rectos; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola similar a la altura máxima del cuerpo. Disco oral grande, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios, interrumpidas en las zonas comisurales; una corrida de papilas entre la tercera corrida posterior de dientecillos y el borde posterior del disco oral; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado; sistema de la línea lateral muy evidente, tanto en el cuerpo como en la cola. En vivo, la larva es muy pigmentada de negro en el dorso, vientre gris, cromatóforos en la cola. Habitat: arroyos en Farellones y La Parva; pendiente 22,5%; fondo de piedrecillas, roca y fango; agua clara, profundidad máxima 50 cm; escasa vegetación acuática; marcados cambios de caudal y temperatura del agua; durante el invierno se cubren de nieve; las larvas prefieren el fondo fangoso en las pozas y en cuevas a los bordes de los arroyos; otros anfibios en este habitat son: Alsodes tumultuosus y Bufo spinulosus.

6. Alsodes tumultuosus.

(Del estudio de 9 larvas; estados 33-37)

Cuerpo ovoídeo en vistas dorsal y lateral, 2,5 veces mas largo que alto; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba y adelante; distancia narina-ojo igual a la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba, separados por una distancia que es 1,3 veces la internasal; tubo espiracular al lado izquierdo, en la región media superior del cuerpo en vista lateral, dirigido hacia atrás y arriba y pegado al cuerpo en toda su extensión excepto el reborde del orificio espiracular; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, trapezoidal en vista ventral; cola larga (1,7 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales de regular desarrollo, iguales en altura, la dorsal ligeramente curvada en su borde superior, no se extiende sobre el cuerpo; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola menor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral grande, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios, se interrumpen en las zonas comisurales; una corrida de papilas entre la tercera corrida posterior de dientecillos y el borde posterior del disco oral; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso y musculatura caudal, vientre mas claro, aletas caudales transparentes; musculatura y aletas caudales con abundantes cromatóforos. Habitat: el mismo de Telmatobius montanus.

7. Alsodes nodosus.

(Del estudio de 15 larvas; estados 32-37)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, ovoídeo en vista lateral 2,0 veces mas largo que alto; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba y adelante; distancia narina-ojo mayor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, en la región media superior del cuerpo, dirigido hacia atrás y arriba, pegado al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, trapezoidal en vista ventral; cola larga (1,8 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales de regular desarrollo, iguales en altura, la dorsal no se extiende sobre el cuerpo; extremo de la cola mas o menos puntiagudo; altura máxima de la cola mayor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral grande, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, se interrumpen en las zonas comisurales; dos corridas de papilas entre la tercera corrida posterior de dientecillos y el borde posterior del disco oral; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso, flancos mas claros, vientre trasparente; musculatura caudal café claro con cromatóforos. Habitat: arroyos poco correntosos, con fondo de arena y piedras; poca vegetación acuática; profundidad no mayor que 50 cm, en bosques de Peumus boldus, Quillaja saponaria, Maytenus boaria, en Chile Central; las larvas prefieren el fango y cuevas entre piedras del fondo de las pozas mas profundas; otras especies de anfibios en esos habitats son: Bufo chilensis y Pleurodema thaul.

8. Alsodes monticola.

(Del estudio de 2 larvas; estado 36)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, ovoídeo en vista lateral, 2,2 veces mas largo que alto; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba; distancia narina-ojo menor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, en la región media superior del cuerpo en vista lateral, dirigido hacia atrás y arriba y pegado al cuerpo en toda su extensión; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, trapezoidal en vista ventral; cola larga (1,8 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales de regular desarrollo; la dorsal, mas alta que la ventral, no se extiende sobre el cuerpo; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola menor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral grande, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios, ausentes en las zonas comisurales; una corrida de papilas entre la tercera corrida posterior de dientecillos y el borde posterior del disco oral; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado, Color en vivo café oscuro en el dorso, vientre mas claro, semitransparente; musculatura y aletas caudales con algunos cromatóforos. Habitat: arroyos de poca corriente, profundidad máxima 80-90 cm, fondo de fango y piedras y poca vegetación acuática en los márgenes, al interior de bosques de Nothofagus en la Cordillera Pelada (Osorno) y Llanquihue; las larvas prefieren el fondo de las pozas con menos corriente; otros anfibios presentes en estos habitats son Eupsophus roseus, E. vertebralis, Rhinoderma darwini y Batrachyla leptopus.

9. Alsodes barrioi.

(Del estudio de 9 larvas; estados 32-36)

Cuerpo elíptico en vista dorsal, ovoídeo en vista lateral, 2,1 veces mas largo que alto; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital, dirigidas hacia arriba y adelante; distancia narina-ojo igual a la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, por detrás de la línea de la mitad del cuerpo en sentido anteroposterior y por debajo de la línea de la mitad del cuerpo en sentido dorsoventral, dirigido hacia atrás y arriba y pegado al cuerpo en toda su extensión excepto el reborde del orificio espiracular; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, trapezoidal en vista ventral; cola corta (1,2 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal bien desarrollada; aletas caudales de regular desarrollo, iguales en altura, la dorsal no se extiende sobre el cuerpo; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola menor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral grande, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, en ambos labios, ausentes en las zonas comisurales; una corrida de papilas entre la tercera corrida posterior de dientecillos y el borde posterior del disco oral; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café oscuro en el dorso, vientre mas claro que trasparente el intestino; musculatura y aletas caudales con cromatóforos. Habitat: arroyo mas o menos correntoso, con fondo de arena y piedras, 30 a 50 cm de profundidad, poca vegetación acuática, en la Cordillera de Nahuelbuta; las larvas prefieren el fondo de la pozas mas profundas.

10. Caudiverbera caudiverbera.

(Del estudio de 5 larvas; estados 34-37)

Cuerpo elíptico en vistas dorsal y lateral, aplanado dorsoventralmente, 2,3 veces mas largo que alto; narinas dorsales, mas cercanas a la punta del hocico que a los ojos, dirigidas dorsalmente; ojos dorsales, pequeños, separados por una distancia 2,6 veces la interna-sal, dirigidos dorsalmente; tubo espiracular al lado izquierdo, muy cerca del borde ventral del cuerpo, dirigido posterodorsalmente; ano al lado derecho, sin tubo anal; cola corta (1,3 veces la longitud del cuerpo); musculatura caudal de regular desarrollo; aletas caudales bien desarrolladas, la dorsal mas alta que la ventral, curvada en su borde superior, no se extiende sobre el cuerpo. Disco oral pequeño, ventral; contorno del disco oral con papilas que se interrumpen en el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, mas abundantes en el labio inferior, se interrumpen en las zonas comisurales; pico córneo grueso, en forma de medialuna y con bordes finamente dentados; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1. Color en vivo verde claro; tercio terminal de la cola con abundantes cromatóforos. Habitat: grandes pozas, lagunas y áreas de poca corriente en ríos a profundidades de un metro o mas; en estos sitios el fondo es fangoso y abunda vegetación acuática de los géneros Jussiaea, Myriophyllum y Rannunculus; las larvas prefieren el fondo; otros anfibios presentes en estos habitats son Bufo chilensis y Pleurodema thaul.

11. Insuetophrynus acarpicus.

(Del estudio de 5 larvas; estados 27-37)

Forma corporal elíptica en vistas dorsal y lateral; aplanada dorsoventralmente; alto del cuerpo menor que la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vistas dorsal y lateral; narinas dorsales, separadas por una distancia mayor que la mitad de la interorbital; distancia narina-ojo mayor que la rostro-narina; ojos dorsales, pequeños, dirigidos preferentemente hacia arriba; tubo espiracular al lado izquierdo, al comienzo del segundo tercio del cuerpo y mas cerca del vientre que del dorso, dirigido hacia atrás y arriba y adherido al cuerpo en toda su extensión; el reborde del orificio espiracular se completa con la pared del cuerpo; ano al lado derecho del cuerpo, tubo anal largo, con dos bordes libres; cola larga (1,8 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal muy desarrollada, particularmente en la región dorsal del nacimiento de la cola donde el grosor de la musculatura es mayor que la mitad del ancho máximo del cuerpo; aletas caudales poco desarrolladas, la dorsal no cubre la base de la cola y es mas alta en su mitad posterior; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola un poco mayor que la altura máxima del cuerpo. Disco oral de tamaño mediano, ventral, subterminal; contorno del disco oral con papilas, que se interrumpen en el borde anterior, donde se ubica la primera corrida de dientecillos; fórmula de dientecillos 1,2/2,2; dientecillos de las corridas anteriores bien desarrollados, en las posteriores pequeños y escasos, a veces ausentes; ausencia de papilas labiales; pico córneo delgado, dentado. Color en vivo café verdoso claro, piel ventral trasparente, cromatóforos en el dorso y musculatura caudal; aletas caudales transparentes, con cromatóforos; sistema de la línea lateral muy visible tanto en el cuerpo como en la cola en vistas dorsal y lateral. Habitat: arroyo correntoso en un bosque costero de Olivillo en Mehuín (Valdivia); fondo de rocas y arena; profundidad no mayor de 40 cm; las larvas se encuentran bajo piedras o en cuevas al borde del arroyo; otros anfibios en ese habitat son Rhinoderma darwini, Eupsophus roseus y E. vertebralis.

Del estudio de 1 larva; estado 40)

Cuerpo ovoídeo en vistas dorsal y lateral, 1,7 veces mas largo que alto; narinas dorsales, pequeñas, mas cercanas a los ojos que a la punta del hocico, separadas por una distancia mayor que la interorbital; ojos pequeños, muy juntos, dirigidos dorsolateralmente; tubo espiracular al lado izquierdo, en la mitad inferior del cuerpo, mas cerca del extremo anal que de la punta del hocico, dirigido hacia atrás y arriba; ano al lado derecho del cuerpo, cubierto por un repliegue de piel terminado en punta por su extremo posterior y unido a la base de la cola por un repliegue longitudinal de piel; cola larga (1,7 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal muy desarrollada, especialmente en la base de la cola y con segmentación muscular muy marcada; aletas caudales restringidas al tercio posterior de la cola, la dorsal mas alta que la ventral; extremo de la cola redondeado; altura máxima de la cola mayor que la altura máxima del cuerpo. Hocico truncado; disco oral muy grande, ventral, completamente rodeado de papilas de tamaño pequeño; dos o tres corridas de papilas en el labio superior y tres o cuatro en el inferior entre las corridas de dientecillos y el borde del labio; no existen papilas en las zonas comisurales; pico córneo grueso, en forma de medialuna, con bordes internos lisos; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1. Extremidades posteriores con pliegue tarsal y membranas muy desarrolladas entre los dedos. Inmediatamente detrás de los ojos existen dos protuberancias glandulares ovoídeas similares a parotoides, cuyo diámetro es el doble que el de los ojos, separadas por una distancia cuatro veces la interorbital; en el resto del dorso del cuerpo se distribuyen unas 50 protuberancias circulares, mas pequeñas que las parotoides, la mayoría de color anaranjado; las articulaciones tibio-tarsales tienen cada una una protuberancia de tamaño pequeño, circular y de color anaranjado. Color en formalina café oscuro, vientre algo mas claro; manchas anaranjadas en el dorso de los párpados, de los femures y tibias y en los bordes externos de los tarsos; unas pocas manchas amarillas en la superficie posterior de ambos muslos, en el borde interno de ambas patas y en las puntas de los dedos; cromatóforos diminutos en la musculatura y aletas caudales. Habitat: Río Bío-Bío, localidad Ralco (37°59'lat Sur).

13. Pleurodema thaul.

Del estudio de 4 larvas; estados 31-35)

Cuerpo ovoídeo en vistas dorsal y lateral; alto del cuerpo similar a la mitad del largo; punta del hocico redondeada en vistas lateral y dorsal; narinas dorsales, muy juntas, ligeramente mas cerca de los ojos que de la punta del hocico; ojos dorsales, pequeños; separados por una distancia casi tres veces la internasal, dirigidos hacia arriba y a los lados; tubo espiracular al lado izquierdo, ubicado en la región medio-ventral del cuerpo, dirigido hacia atrás y arriba; ano medial, tubo anal medial, trapezoidal, con una abertura longitudinal central; cola corta (1,5 veces el largo del cuerpo); musculatura caudal poco desarrollada; aletas caudales bien desarrolladas, la dorsal, mas alta que la ventral, no se extiende sobre el cuerpo; cola mas alta que el cuerpo; extremo de la cola puntiagudo. Disco oral pequeño, ventral, subterminal; contorno del disco oral rodeado de papilas, excepto el borde anterior; papilas a ambos lados de las corridas de dientecillos, sólo en el labio superior; fórmula de dientecillos 1,2/2,1,1; pico córneo grueso, dentado. Color en vivo café claro, en algunos ejemplares con tonos dorados; aletas caudales transparentes; en fijador color gris oscuro, musculatura y aletas caudales blanquecinas. Habitat: aguas poco profundas y poco corrientosas, a veces pozas temporales, al borde de ríos u otros cursos de agua, con o sin vegetación acuática; vegas en sectores costeros, del valle central o cordilleras, desde Copiapó a Aysén.

APENDICE G

CLAVE PARA LOS GENEROS DE LEPTODACTYLIDAE DE CHILE

(según los caracteres de larvas entre los estados 30-35 de Gosner, 1960)

1. Larvas con aletas caudales completas; tamaño del disco oral grande, mediano o pequeño (ancho menor que $2/3$ del ancho máximo del cuerpo); con 0, 1 o 2 corridas de papilas en el labio inferior; sin corridas de papilas en el labio superior.....2
 - Larvas con aletas caudales restringidas al tercio posterior de la cola; tamaño del disco oral muy grande (ancho mayor que $2/3$ del ancho máximo del cuerpo); con más de dos corridas de papilas en los labios superior e inferior.....Telmatobufo.
2. Dientecillos córneos ausentes o presentes; cuando existen, la 1^a corrida se ubica en el labio superior; base de la cola delgada; tubo espiracular en la región media del costado izquierdo del cuerpo.....3
 - Dientecillos córneos presentes, la 1^a corrida ubicada en el borde anterior del disco oral; base de la cola gruesa; tubo espiracular en posición anterior.....Insuetophrynus.
3. Dientecillos córneos ausentes o presentes; cuando están presentes se distribuyen según la fórmula 1,2/2,1,1; larvas pigmentadas.....4
 - Dientecillos córneos presentes, distribuidos según la fórmula 1,2/2,1; larvas depigmentadas.....Eupsophus.
4. Disco oral sin papilas en el labio inferior.....5
 - Disco oral con papilas en el labio inferior.....9
5. Tamaño larval grande, mediano o pequeño (menores que 90 mm de longitud total); sin tubo anal.....Caudiverbera.
6. Papilas laterales de los labios ausentes o presentes en ambos labios, en el último caso incluyendo las zonas comisurales.....7
 - Papilas laterales de los labios sólo en el labio superior.....Pleurodema.

7. Tamaño larval mediano o pequeño (hasta 60 mm de longitud total); tamaño del disco oral mediano o pequeño (ancho entre $1/3$ y $1/2$ del ancho máximo del cuerpo); aletas caudales de altura similar.....8

Tamaño larval grande (entre 60 y 90 mm de longitud total); tamaño del disco oral mediano (ligeramente menor que $1/2$ del ancho máximo del cuerpo); aleta dorsal más alta que la ventral.....Telmatobius.

8. Tamaño larval mediano o pequeño; tamaño del disco oral mediano o pequeño; sin tubo espiracular o con tubo espiracular al medio del costado izquierdo del cuerpo.....Rhinoderma.

Tamaño larval mediano (20 - 60 mm de longitud total); tamaño del disco oral pequeño (ancho alrededor de $1/3$ del ancho máximo del cuerpo); tubo espiracular en posición medio ventral al costado izquierdo del cuerpo.....Batrachyla.

9. Tamaño larval grande; tamaño del disco oral grande (ancho ligeramente mayor que $1/2$ del ancho máximo del cuerpo.....Alsodes.

Tamaño larval mediano; tamaño del disco oral mediano.....
.....Hylorina.

APENDICE H

Animales utilizados en experimentos de separación de hexoquinasas hepáticas.

Espece	Individuos	Localidad
<u>Telmatobufo venustus</u>	1mj	Alto de Vilches
<u>Eupsophus vertebralis</u>	2h	Mehuín
	1m	Llanquihue
<u>Eupsophus migueli</u>	1m ; 3h	Mehuín
<u>Eupsophus roseus</u>	2m ; 3h	Llanquihue
<u>Hylorina sylvatica</u>	3m	Valdivia-La Saval
<u>Alsodes monticola</u>	1m	Cordillera Pelada
	2h ; 6j	Llanquihue
<u>Alsodes barrioi</u>	4j	Nahuelbuta
<u>Alsodes tumultuosus</u>	1m ; ; 1j	La Parva
<u>Alsodes nodosus</u>	1m ; 3h	Aguas Claras
<u>Telmatobius montanus</u>	2m	La Parva
<u>Telmatobius halli</u>	1m ; 3h	Vilama
<u>Telmatobius marmoratus</u>	1m ; 2h	Lauca
<u>Telmatobius peruvianus</u>	2h	Putre
<u>Telmatobius pefauri</u>	1h	Zapahuiria
<u>Insuetophrynus acarpicus</u>	3m	Mehuín
<u>Pleurodema marmorata</u>	4m	Putre
<u>Pleurodema bufonina</u>	2m ; 1h	Laguna del Maule
<u>Pleurodema thaul</u>	3m ; 5h	Melipilla
<u>Batrachyla leptopus</u>	2m	Llanquihue
<u>Rhinoderma darwini</u>	1m ; 2h	Nahuelbuta
<u>Rhinoderma rufum</u>	4m ; 3h	Pichilemu
<u>Caudiverbera caudiverbera</u>	2m ; 4h	Melipilla

m=macho; h=hembra; j=juvenil.

APENDICE I

Animales utilizados en experimentos de separación de Lactato Deshidrogenasas de cristalinos.

Espece	Individuos	Localidad
<u>Telmatobius peruvianus</u>	1m ; 4h	Putre
<u>Telmatobius halli</u>	2m ; 3h	Vilama
<u>Telmatobius marmoratus</u>	1m ; 4h ; 1j	Lauca
<u>Telmatobius pefauri</u>	2h	Zapahuira
<u>Telmatobius montanus</u>	6m	La Parva
<u>Eupsophus roseus</u>	2m	Llanquihue
	1m ; 1h	Nahuelbuta
	2h	La Saval
<u>Eupsophus vertebralis</u>	2h ; 1j	Mehuín
<u>Eupsophus migueli</u>	2m ; 3h	Mehuín
<u>Batrachyla taeniata</u>	3m	Llanquihue
	2h	Nahuelbuta
	2m	Melipilla
	1m	Quintero
<u>Batrachyla leptopus</u>	2m	Nahuelbuta
	2m ; 2h	Puyehue
	3m	Cordillera Pelada
<u>Alsodes monticola</u>	1m ; 1h ; 1j	Cordillera Pelada
<u>Alsodes nodosus</u>	2m ; 4h	Aguas Claras
	2h	La Dehesa
	1h ; 2j	Quebrada Córdova
<u>Alsodes barrioi</u>	2h ; 3j	Nahuelbuta
<u>Alsodes tumultuosus</u>	1m ; 3h ; 1j	La Parva
<u>Hylorina sylvatica</u>	2m	La Saval
	1m	Pucatrihue
<u>Insuetophrynus acarpicus</u>	4m ; ; 1j	Mehuín
<u>Caudiverbera caudiverbera</u>	13m ; 11h	Melipilla

APENDICE I

Continuación.....

<u>Pleurodema thaul</u>	6m ; 1h	Pajonales
	2m	Laguna de Maule
	2h	Baños Morales
	2m ; 1h	Farellones
<u>Pleurodema marmorata</u>	4m ; 1h	Putre
<u>Pleurodema bufonina</u>	5m	Laguna del Maule
<u>Rhinoderma darwini</u>	1m ; 1h	Llanquihue
	1m	Nahuelbuta
	2m	Contulmo
	1h	Mehuín
<u>Rhinoderma rufum</u>	4m ; 2h	Pichilemu

m=macho; h=hembra; j=juvenil

APENDICE J

Animales utilizados en experimentos de separación de Hemoglobinas.

Especie	Individuos	Localidad
<u>Pleurodema thaul</u>	6m ; 7h	Aguas Claras
	8m ; 10h	Farellones
<u>Pleurodema marmorata</u>	2m	Putre
<u>Telmatobius montanus</u>	2m ; 1h	La Parva
<u>Telmatobius halli</u>	1m ; 1h	Vilama
<u>Telmatobius marmoratus</u>	2m ; 2h	Lauca
<u>Telmatobius peruvianus</u>	3m	Putre
<u>Caudiverbera caudiverbera</u>	8m ; 7h	Melipilla
		71 Leyda
<u>Insuetophrynus acarpicus</u>	2m ; 1h	Mehuín
<u>Alsodes nodosus</u>	1m	Aguas Claras
	5m ; 3h	La Dehesa
	1h	Pichilemu
<u>Alsodes tumultuosus</u>	3m ; 2h	La Parva
<u>Alsodes monticola</u>	1h	Cordillera Pelada
<u>Batrachyla taeniata</u>	4m	Melipilla
	2h	Quintero
<u>Batrachyla leptopus</u>	1m	Cordillera Pelada
<u>Eupsophus roseus</u>	1h	Valdivia
<u>Eupsophus vertebralis</u>	1h	Mehuín
<u>Rhinoderma darwini</u>	1m ; 1h	Mehuín
<u>Rhinoderma rufum</u>	3m ; 2h	Pichilemu

m=macho; h=hembra; l=larva.