



Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas

**Validez del Chaco Húmedo en el contexto de los Bosques
Secos Estacionales Neotropicales (BSEs): Un análisis
basado en comunidades de anfibios**

Tesinista: José Manuel Sánchez

Director: Nicolás Pelegrin

Validez del Chaco Húmedo en el contexto de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSENs): Un análisis basado en comunidades de anfibios

Palabras clave: Batracofauna, Provincia Chaqueña, Núcleo de Misiones

Tribunal Examinador

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Nombre y Apellido:..... Firma:.....

Calificación:.....

Nota:.....

Validez del Chaco Húmedo en el contexto de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSENs): Un análisis basado en comunidades de anfibios

Palabras clave: Batracofauna, Provincia Chaqueña, Núcleo de Misiones

1 INTRODUCCIÓN

La Biogeografía es una ciencia que tiene como principio identificar los patrones de distribución de los organismos y analizar los procesos y eventos que condujeron y conducen a la formación de dichos patrones (Brown & Lomolino 2006; Crisci *et al.* 2006). Tradicionalmente, la biogeografía se estudia desde un enfoque histórico (biogeografía histórica) o ecológico (biogeografía ecológica), siendo actualmente necesario integrar ambas disciplinas para abordar estudios biogeográficos (Crisci *et al.* 2006). Un importante método para detectar patrones en biogeografía es el análisis de las áreas de endemismos, las que además permiten inferir la historia evolutiva de la región a través del estudio de las relaciones entre ellas (De Carvalho & Almeida 2011). Las áreas de endemismos se emplean muchas veces para definir áreas biogeográficas, y pueden variar según los taxones que se empleen y la metodología que se use para delimitar las áreas de endemismos (De Carvalho & Almeida 2011).

En Latinoamérica se han propuesto diversas clasificaciones biogeográficas (Cabrera & Willink 1973; Ringuélet 1975; Rivas-Martínez & Navarro 1994; Morrone 2002, entre otros) en las cuales se emplean distintas denominaciones para precisar grandes áreas y/o biomas, como ser “provincias”, “ecorregiones”, “regiones”, “dominios”, “distritos”, etc. Esto puede llevar a confusiones tanto por denominar de manera distinta a una misma área (Distrito Chaqueño Oriental para Cabrera (1976) y Ecorregión del Chaco Húmedo para Burkart *et al.* (1999)), como por utilizar los mismos nombres para categorías jerárquicas distintas (en Morrone (2002) las “subregiones” agrupan a las “provincias” biogeográficas, mientras que en Naumann (2006) las “subregiones” representan divisiones dentro de la “Provincia Chaqueña”). A pesar de estos inconvenientes, unidades biogeográficas como la Provincia Chaqueña (llamada comúnmente “Gran Chaco”), presentan coincidencias en cuanto a sus límites y los taxa que las definen en la mayoría de los trabajos que la analizan (Cabrera 1976; Burkart *et al.* 1999; Naumann 2006). En este trabajo adoptaremos la clasificación biogeográfica propuesta por Cabrera (1976), refiriéndonos al “Chaco” como equivalente a la “Provincia Chaqueña”.

La Provincia Chaqueña se extiende por el sur de Bolivia, oeste de Paraguay, sur de Brasil y centro norte de Argentina (Fig. 1) (Cabrera 1976; Morrone 2002). Esta Provincia conforma una planicie de aproximadamente 1.000.000 km², constituyendo la segunda unidad biogeográfica boscosa más grande de Sudamérica después del Amazonas (Provincia Amazónica *sensu* Cabrera & Willink 1973) (Bucher 1982). Dentro de la Argentina, la Provincia Chaqueña abarca poco más de 600.000 km², lo que corresponde al 60% de la superficie total de la misma, (Bucher 1982; Bucher & Huszar 1999, Dirección de Bosques. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable 2004), mientras que 25 % se encuentra en Paraguay, 14 % en Bolivia y el 1% en Brasil (Ginzburg *et al.* 2005).

La variaciones en el nivel de precipitación y en la temperatura ambiental, existentes a lo largo de la toda la extensión de la Provincia Chaqueña, ha llevado a su división en cuatro Distritos: el Distrito Chaqueño Oriental, Distrito Chaqueño Occidental, Distrito Chaqueño de las Sabanas y Distrito Chaqueño Serrano, principalmente en base a las características de la vegetación, suelos y clima (Cabrera 1976). Otros autores han propuesto divisiones distintas para la Provincia Chaqueña: en cuatro “subregiones” (Chaco Húmedo, Chaco Árido, Chaco Semiárido y Chaco Serrano; Naumann 2006); o en dos “subregiones”, donde por un lado se agrupan al Chaco Árido y Semiárido propuesto por Naumann (2006) como una subregión única conocida como el Chaco Seco y por otro se mantiene la denominación y los límites para el Chaco Húmedo propuesto por este mismo autor (Burkart *et al.* 1999). En este estudio se emplea la clasificación Chaco Seco y Chaco Húmedo. Para esto se obviarán al Chaco Árido, Chaco Serrano y Chaco Semiárido como entidades separadas, y se las considerará como parte de la unidad biogeográfica Chaco Seco, mientras que el Chaco Húmedo conserva los límites propuestos por la mayoría de los autores (Cabrera 1976; Burkart *et al.* 1999; Naumann 2006).

La provincia Chaqueña se encuentra dentro de la Diagonal de Formaciones Abiertas (DFA) (Vanzolini 1963, Prado & Gibbs 1993), también llamada “Subregión Chaqueña” (Morrone 2002), la cual incluye, además de la provincia Chaqueña, a otras cuatro unidades biogeográficas: el Cerrado, la Caatinga, el Monte y la Pampa (Morrone 2002). La DFA se define principalmente en base a sus características fitofisionómicas y a patrones de endemismos de taxones de plantas, vertebrados e invertebrados (Vieira Zanella 2011). Sin embargo, Vieira Zanella (2011) plantea que las unidades que componen la DFA, principalmente la Caatinga, el Cerrado y el Chaco, podrían tener una historia evolutiva independiente, apoyándose en el hecho de que estas tres provincias biogeográficas muestran endemismos propios (Morrone 2000). También existen diferencias en cuanto a las condiciones climáticas y a la composición general de los suelos entre estas tres áreas, ya que el

Cerrado posee los mayores valores de precipitaciones y suelos con menor cantidad de nutrientes y mayor acidez que la Caatinga y el Chaco (Vieira Zanella 2011).

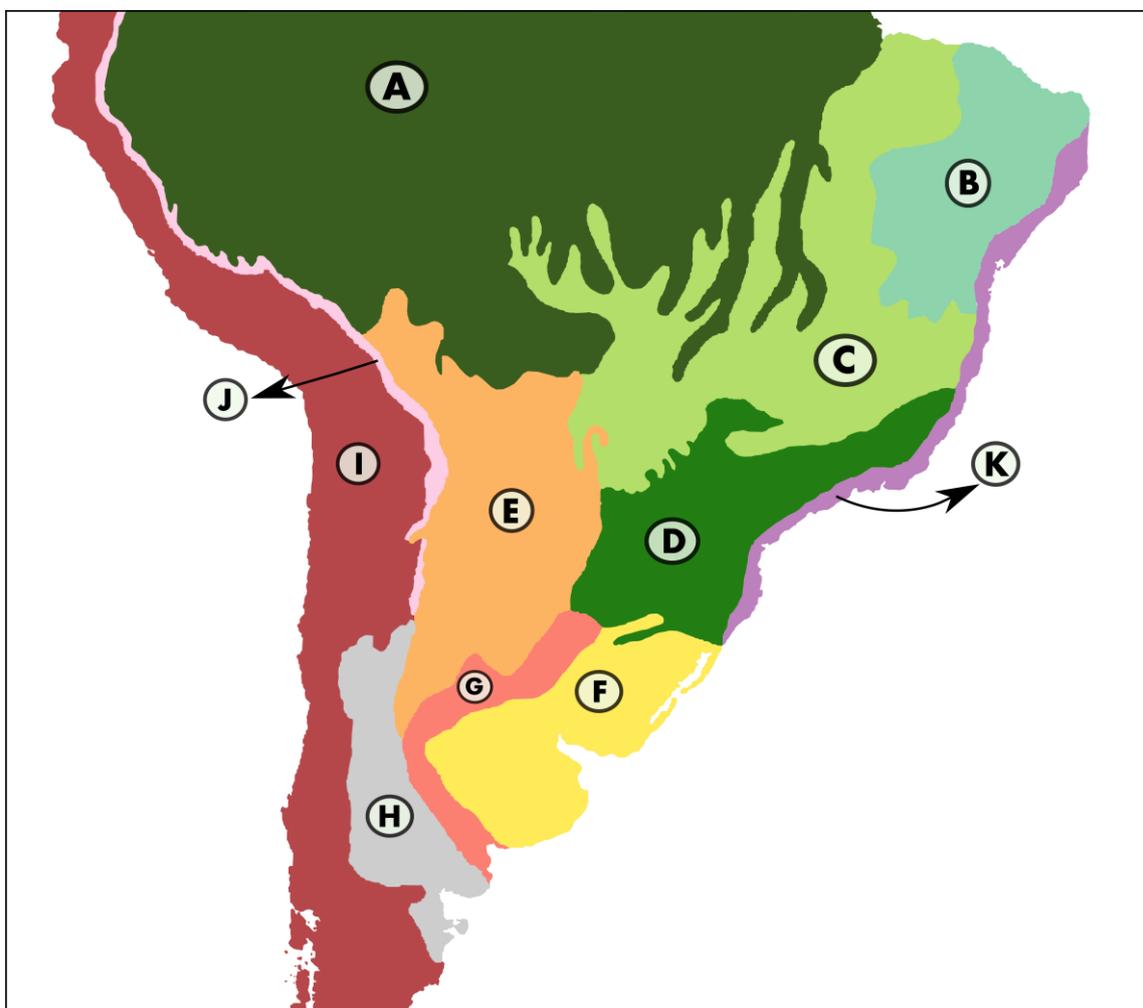


Fig. 1. Mapa de Sudamérica mostrando las provincias fitogeográficas según Cabrera & Willink (1973). **A**: Provincia Amazónica; **B**: Provincia de Caatinga; **C**: Provincia del Cerrado; **D**: Provincia Paranaense; **E**: Provincia Chaqueña; **F**: Provincia de la Pampa; **G**: Provincia del Espinal; **H**: Provincia del Monte; **I**: Otras Provincias fitogeográficas no empleadas en este estudio; **J**: Provincia de las Yungas; **K**: Provincia Atlántica.

La identidad de la provincia biogeográfica Chaqueña se ha puesto en duda debido a que la composición florística del Chaco Seco estaría más relacionada con la del Monte y las formaciones andinas de pre-Puna que con la del Chaco Húmedo (Pennington *et al.* 2000). A estos resultados se suman estudios recientes que revelan patrones de distribución de especies de plantas que permiten reconocer una unidad biogeográfica distinta, los “Bosques tropicales estacionalmente secos” (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000), propuesto como Dominio por Prado (2000) bajo la denominación de “Bosques Secos Estacionales Neotropicales” (BSEN). Los BSENs presentan una distribución disyunta a lo largo de gran parte de la región Neotropical, con enclaves dentro de la

Diagonal de Formaciones Abiertas y de otras unidades biogeográficas del Neotrópico (Pennington *et al.* 2000).

Se pueden reconocer tres grandes áreas de BSENs en América del Sur: el núcleo de Caatinga, el núcleo de Misiones y el núcleo de Piedemonte (Fig. 2). Además de estos núcleos principales, existen áreas más pequeñas de BSENs que se distribuyen en Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia y Brasil, y llegan inclusive hasta el estado Mexicano de Sonora en América del Norte (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000). La Teoría del Arco Plesitocénico plantea que la distribución disyunta actual fue parte de un continuo boscoso durante las épocas más frías y secas del Pleistoceno, en especial los núcleos principales, produciéndose posteriormente especiación alopatrica por la retracción de estas áreas durante el período interglacial húmedo actual (Prado & Gibbs 1993; Pennington *et al.* 2000). El núcleo de Caatinga es el de mayor extensión y se ubica en el noreste de Brasil, en la región tradicionalmente conocida con el mismo nombre (Fig. 2). Tanto el núcleo de Misiones como el de Piedemonte se encuentran más al sur. El primero ocupa un área que se extiende desde el norte en Puerto Suárez-Corumbá (Brasil), hacia el sur, en un recorrido paralelo al río Paraguay, hasta Resistencia-Corrientes. Desde allí, por el borde del río Uruguay, hasta Santa Catarina en Brasil, uniéndose este último punto con Puerto Suárez-Corumbá (Fig. 2). El núcleo de Piedemonte abarca desde Santa Cruz de la Sierra hacia el sur de Tucumán y las sierras del este de Catamarca en Argentina, situándose en un área coincidente con las zonas de transición entre el Chaco Seco y las Yungas en sentido estricto (Prado & Gibbs 1993) (Fig. 2).

El núcleo de Misiones abarca áreas pertenecientes al Dominio Amazónico, como la Selva Paranaense y el Cerrado, y elementos propios del Dominio Chaqueño, más precisamente, el Chaco Húmedo (Prado & Gibbs 1993, Cabrera & Willink 1973). El área de transición entre el núcleo de Misiones y el Chaco Húmedo posee una composición florística muy heterogénea que va desde especies de linaje amazónico hasta especies típicamente chaqueñas (Biani *et al.* 2005, Prado 1993a), en las que se mezclan elementos propios de los BSEN (Oakley & Prado 2011, Prado 1993a). Estudios llevados a cabo en la Reserva el Bagual, al este de Formosa, muestran esta heterogeneidad en la composición florística, reflejando el carácter transicional de la región (Maturó *et al.* 2005). Otros trabajos realizados tanto en el este de Formosa (Placci 1995, Placci & Holz 2005) como en el Chaco Húmedo y Chaco Seco de Paraguay (Oakley & Prado 2011) han llegado a conclusiones similares. En base a estas evidencias, resulta difícil categorizar y otorgarle una identidad fitogeográfica a esta región, lo que dificulta entre otras cosas la definición de una fauna propia.

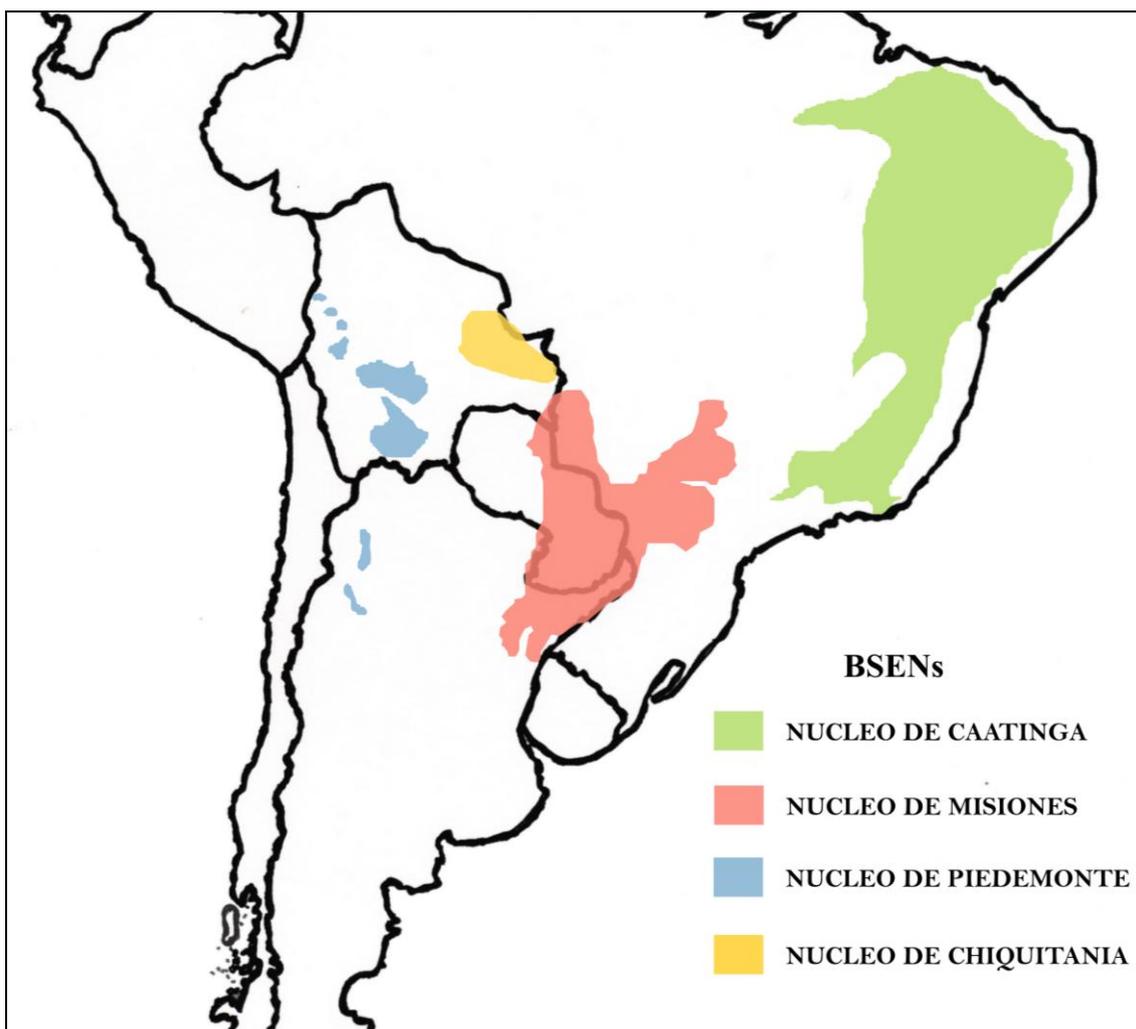


Fig 2. Distribución de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) (modificado de Pennigton *et al.* 2000).

Otra dificultad relacionada a los BSENs consiste en que la mayoría de las especies utilizadas en los análisis de distribución histórica y actual de los mismos han sido vegetales, siendo escasos los datos acerca de la fauna de los BSENs (Vieira Zanella 2011). Una de estas investigaciones identificó a *Lygodactylus klugei* (Squamata, Geckkota) como endémica de los Bosques Secos Estacionales Neotropicales al comparar los lagartos de un enclave de BSENs del Cerrado con los de otras unidades biogeográficas de América del Sur (Werneck & Colli 2006). Otros trabajos mencionan unas pocas especies de abejas, dos especies de aves y una de mamífero como endémicos de un enclave de BSEN de Caatinga (Vieira Zanella 2011).

En relación a los anfibios, si bien son muy escasos los trabajos que abordan este grupo, algunas especies (*Crossodactylus schmidtii*, *Boana curupi* y *Proceratophrys avelinoi*) fueron identificadas como endémicas del núcleo de Misiones (Iop *et al.* 2011). Sin embargo, las comunidades de anfibios chaqueños no han sido considerados en este trabajo. Los únicos trabajos

que han realizado análisis zoogeográficos de la batracofauna chaqueña son los estudios de Cei (1980) y Bridarolli & Di Tada (1994). Sin embargo, aún cuando en estos trabajos se incluyen anfibios chaqueños, presentan problemas al utilizar información desactualizada, especialmente en cuanto a distribución, identidad taxonómica y descripción de taxa nuevos. Cei (1980) define regiones zoogeográficas para Argentina basadas en la composición de anfibios, y que coinciden de manera parcial con las regiones fitogeográficas. Un ejemplo de esto es la región batracofaunística Chaqueña, la cual excluye en parte a la subregión del Chaco Húmedo, quedando esta última incluida también dentro de la región batracofaunística Litoral-Mesopotámica (Cei 1980).

El análisis de los patrones de diversidad y distribución de las especies de anfibios y su relación con las variables ambientales resulta de fundamental importancia no sólo de manera descriptiva, si no también, para entender la dinámica, los procesos ecológicos y evolutivos de las comunidades, y la manera en que los fenómenos de escala global pueden afectarlos (Oliveira Pereira 2012). Las variables ambientales y los procesos ecológicos (competición, predación, nicho espacial, etc.) suelen ser considerados como uno de los principales modeladores de la composición de las comunidades (Pianka 1973; Wiens 1977). Sin embargo, aún cuando los factores ecológicos son importantes en la estructura de las comunidades, estos pueden estar influenciados por la filogenia, reflejando las interacciones pasadas entre las especies y su historia evolutiva (Losos 1994; Webb *et al.* 2002). En este sentido, diversos investigadores han evaluado la influencia de la filogenia en la composición de las comunidades de distintos taxa (Mesquita *et al.* 2006; Werneck *et al.* 2009; Colston *et al.* 2010; Bellini *et al.* 2015), sugiriendo la necesidad de considerar tanto la influencia de la ecología como de la historia en los análisis de comunidades.

La escasez de trabajos ecológicos y biogeográficos sobre la anurofauna de los BSENs y del Chaco Húmedo, se acentúa si consideramos la destrucción de estos bosques debido a la actividad agrícola y a las cercanías de los mismos a zonas urbanizadas (Pennington *et al.* 2000, 2006; Gasparri & Grau 2005). Así, las estrategias de conservación diseñadas para otras áreas, podrían no funcionar para organismos de ensambles pertenecientes a los BSENs y/o al Chaco Húmedo, aumentando la necesidad de definir con precisión los límites de estas unidades biogeográficas y conocer la diversidad de las mismas (Colli & Werneck 2006). Estudios sobre patrones de distribución de especies de anfibios en áreas de ocupadas por los BSENs no sólo podría revelar patrones de endemismos y aportar información sobre el origen de esta unidad biogeográfica, si no que permitiría realizar un mejor manejo de estas áreas, más aún si consideramos que la pérdida y degradación del hábitat son las principales amenazas para los anfibios en la actualidad (Stuart *et al.* 2004, 2006; Becker *et al.* 2007; Wells 2007). Sumado a esto, la situación de los anfibios es preocupante a nivel

mundial. El número de especies amenazadas es aproximadamente un tercio del total, a lo que se suma que un 43 % de los anfibios muestran tendencias poblacionales decrecientes (Stuart *et al.* 2006). En Argentina, de 175 taxones conocidos 51 se encuentran en la Lista Roja (8 En Peligro, 11 Amenazadas, 32 Vulnerables) y 21 taxones entrarían la categoría de Insuficientemente Conocidas (Vaira *et al.* 2012).

Con base en la problemática planteada sobre la identidad del Chaco Húmedo, surge la pregunta: ¿Tiene el Chaco Húmedo una composición de anfibios típicamente chaqueña o puede ser considerada más representativa del núcleo de Misiones (BSENs) o de alguna de las otras unidades biogeográficas limítrofes?

En busca de responder esta pregunta, en este trabajo comparamos comunidades de anfibios de localidades pertenecientes a distintas unidades biogeográficas de Sudamérica, poniendo a prueba la hipótesis de que el Chaco Húmedo no pertenece a la provincia Chaqueña si no al Dominio de los BSENs.

1.1 OBJETIVOS:

- Determinar las relaciones entre las diferentes unidades biogeográficas en función de la similitud en la composición de especies de anfibios en un contexto filogenético.
- Analizar la influencia de la filogenia en la composición de las comunidades de los anfibios Sudamericanos.

1.2 PREDICCIONES:

En base a esto se formulan las siguientes predicciones:

- Los ensambles de anfibios del Chaco Húmedo mostrarán una identidad propia, diferenciándose significativamente de otros ensambles de la Provincia Chaqueña.
- La batracofauna del Chaco Húmedo mostrará relaciones más cercanas con comunidades del Bosque Atlántico, en especial las situadas dentro del Núcleo de Misiones.

2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El área de estudio en este trabajo abarca una gran porción de Sudamérica, extendiéndose a lo largo de la Región Neotropical (Cabrera 1976) entre los 0° y 40° de Latitud y los 35° y 70° de Longitud. Este estudio incluye datos de provenientes de Provincias Fitogeográficas del Dominio

Amazónico (Provincia del Cerrado, Provincia Atlántica, Provincia Paranaense) y del Domino Chaqueño (Provincia Chaqueña, Provincia del Espinal, Provincia de la Pampa, Provincia de Caatinga, Provincia del Monte) (Cabrera & Willink 1973), así como de localidades asociadas a los BSENs (Prado 2000; Pennington *et al.* 2000). En este estudio la Provincia Paranaense y la Provincia Atlántica se consideran como una única unidad bajo de la denominación de “Bosque Atlántico”. Las condiciones ambientales varían ampliamente dentro del área de estudio, desde climas tropicales y subtropicales en latitudes menores hasta climas templados en latitudes mayores. El área de estudio presenta también una gran variabilidad en la fisonomía de la vegetación, pudiendo encontrarse zonas con una vegetación densa y de dosel cerrado como la Selva Amazónica, áreas de bosque abierto como la provincia Chaqueña, Caatinga y los BSENs, y zonas de pastizales como la provincia Pampeana (Cabrera & Willink 1973; Cabrera 1973; Viera Zanella 2011).

El Chaco Húmedo (Fig. 1) comprende el sector noreste de la Provincia Chaqueña, ocupando áreas del noreste de Argentina, centro de Paraguay y una pequeña área en el Sudoeste de Brasil (Cabrera 1976; Prado *et al.* 1992; Souza *et al.* 2010; Oakley *et al.* 2011; Mereles *et al.* 2013). El paisaje del Chaco Húmedo es una gran planicie con una suave pendiente hacia el este, donde se alternan tierras altas boscosas con zonas bajas de esteros y cañadas (Naumann 2006). El clima es subtropical húmedo, con ciclos de intensas precipitaciones y períodos de déficits hídricos no siempre previsible, que siguen un marcado gradiente longitudinal y que oscilan entre los 750 mm en el oeste y 1300 mm (con máximas de hasta 2200 mm) al este (Biani *et al.* 2005, Ginzburg & Adámoli 2005).

Los Bosques Secos Estacionales Neotropicales poseen una distribución disyunta en Sudamérica, formado islas de vegetación desde el norte de Venezuela hasta el norte de Brasil, distribuidas a lo largo de un arco que incluye a Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia, Argentina y Paraguay (Fig. 2). Los suelos de los BSENs son fértiles, con pH moderado a alto (Pennington *et al.* 2000). Estos bosques crecen en zonas con un clima marcadamente estacional con precipitaciones anuales cercanas a los 1600 mm y con 5 a 6 meses con precipitaciones menos a 100 mm. Los BSENs están representados en general por bosques que tienen una menor altura, área basal y productividad que los bosques tropicales. La vegetación es predominantemente decidua (dominados por Leguminosae y Bignoniaceae) y de dosel cerrado en las zonas más húmedas, pudiendo variar hasta presentar formaciones arbustivas con abundancia de cactus en las zonas más secas (Vieira Zanella 2011).

En este estudio se utilizó información bibliográfica sobre registros de distribución de taxa de anfibios, haciendo foco en el Chaco Húmedo. Además se empleó registros correspondientes a las unidades biogeográficas limítrofes de esta área, como el Monte, Espinal, Pampa (según Cabrera &

Willink 1973; Cabrera 1976), Bosque Atlántico, Cerrado, Chiquitania y Pantanal (según Olson *et al.* 2001). Además se consideraron en algunos análisis registros de unidades no limítrofes como la Selva Amazónica, Selva Pedemontana y la Caatinga (según Olson *et al.* 2001).

2.2 Análisis de Datos

La comparación entre las distintas unidades biogeográficas se realizó empleando tres análisis: UPGMA (Unweighted Pair Group Average Method; Manly 1994) o análisis de clusters; PAE (Parsimony Analysis Endemicity; Rosen 1988) y BPA (Brooks Parsimony Analysis; Brooks 1990). El uso de varios métodos (UPGMA, PAE, BPA, NMDS, Biogeografía cladística, etc.) para realizar análisis de endemismos y de relaciones de área, es una estrategia habitualmente empleada en muchos estudios (Morrone & Carpenter 1994; Szumik & Goloboff 2004; Contreras-Medina 2006; Díaz Gómez 2007; Nori *et al.* 2012; Gomes de Carvalho *et al.* 2013; Rivero & Lopez Rojas 2013). Los tres métodos empleados en este estudio tienen diferencias, principalmente en relación al número de áreas que se identifican y a los taxa que soportan cada una de las áreas (Morrone 2014). Además, cada uno de ellos emplea un set de datos diferente:

- 1) Comunidades de anfibios: se emplearon los listados de anfibios disponibles en bibliografía que cumplieran con los siguientes criterios:
 - El muestreo debía ser hecho en anfibios adultos.
 - Los puntos de colecta debían estar separados por 50 km o más.
 - La metodología de colecta tenía que contemplar preferentemente tanto captura activa como pasiva (trampas), pudiendo incluirse comunidades muestreadas con una sola de estas técnicas siempre y cuando el tiempo de muestreo se incluya el período reproductivo.
- 2) Registros de anfibios por unidad biogeográfica: se utilizaron listados y registros puntuales de especies de anuros para elaborar una matriz de presencia/ausencia para las unidades biogeográficas antes mencionadas.

Las especies de taxonomía dudosa, clasificadas como “aff.”, “cf.”, “sp.” y “gr.” Fueron excluidas del análisis, empleándose sólo las especies confirmadas en los trabajos. En caso de trabajos publicados en una misma área, pero en años diferentes, el listado del lugar resulta de la suma del total de las publicaciones.

Además se utilizó un CPO (Canonical Phylogenetic Ordenation; Giannini 2003) para evaluar si la filogenia tiene influencia en la composición de las comunidades de anfibios bajo estudio.

UPGMA: Se realizó un UPGMA para revelar las relaciones entre las diferentes unidades biogeográficas en función de la similitud en la composición de anfibios. El análisis de clusters agrupa las comunidades más similares en su composición de especies, empleando una matriz (119x299) de presencia/ausencia, donde las filas corresponden a las comunidades y las columnas a las especies. Para la confección de esta matriz se utilizaron listados de comunidades de anfibios dentro de las áreas bajo estudio obtenidos en bibliografía (Fig. 3). Las unidades empleadas en este análisis y el número de comunidades correspondientes a cada una de ellas (entre paréntesis) son: Chaco Húmedo (15), Chaco Seco (12), Pampa (9), Espinal (2), Bosque Atlántico (35), Cerrado (21) y Pantanal (12). También se incluyeron comunidades de la Caatinga (11) y la Chiquitanía (2) por formar parte de los BSENs, mientras que las comunidades de la Selva Pedemontana y núcleos más pequeños de los BSENs no fueron tenidos en cuenta en este estudio debido a la falta de registros a nivel de comunidad para estas áreas. Teniendo en cuenta todas las comunidades utilizadas, se incluyeron en el análisis 299 especies repartidas en 17 familias (Anexo 1). Para este test se empleó el coeficiente de similitud de Bray Curtis, mediante el cual se generó una matriz de distancias y un árbol enraizado (dendrograma) (Fig. 6).

Las comunidades empleadas en este análisis, las unidades biogeográficas a las que pertenecen, sus coordenadas geográficas y la fuente bibliográfica de cada una de las listas empleadas se detallan en el Anexo 1.

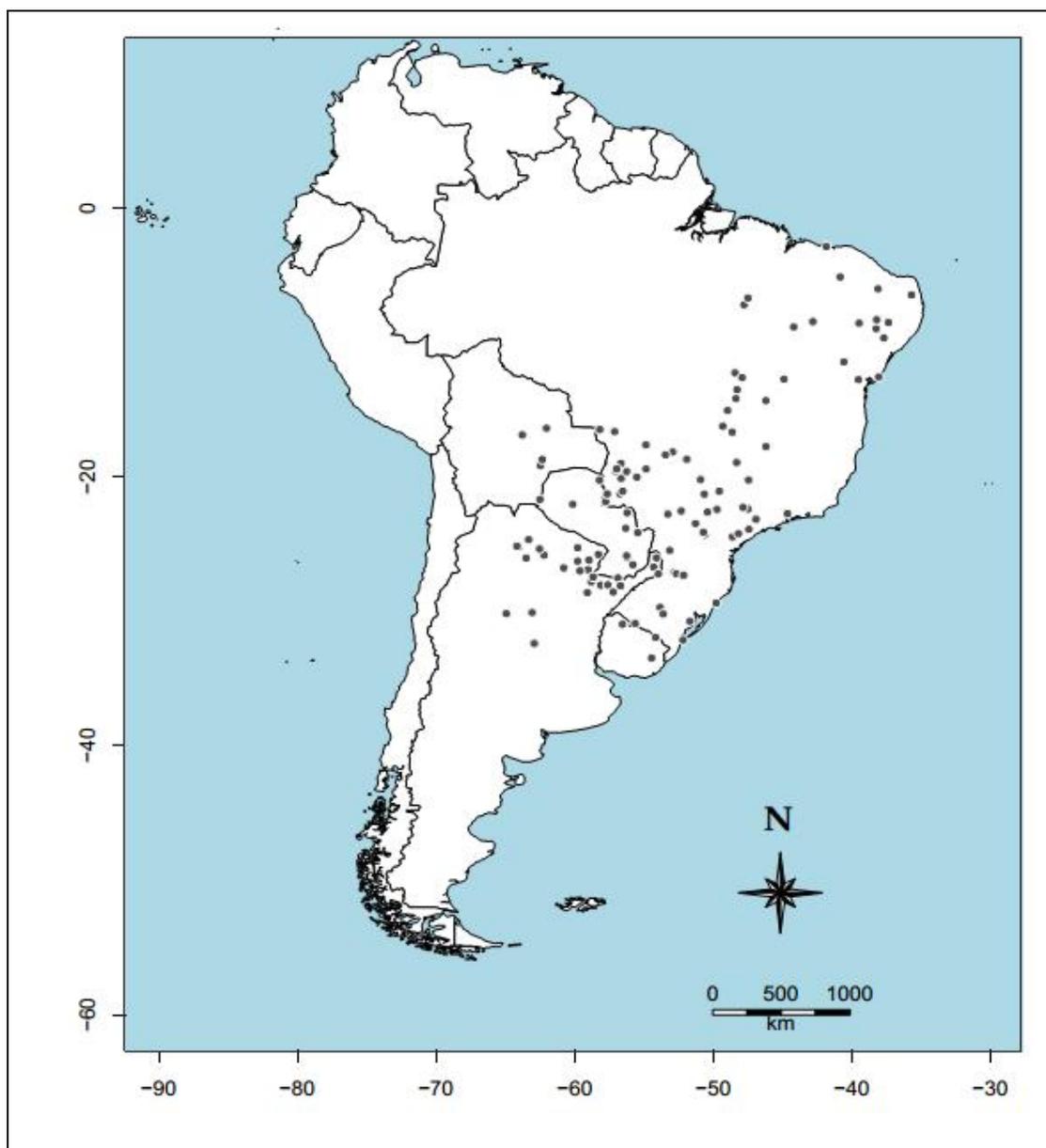


Fig 3. Mapa de América del Sur mostrando las comunidades empleadas en el UPGMA y el CPO.

A pesar de que el UPGMA ha sido un método ampliamente empleado para evaluar la similitud en la composición de anfibios entre localidades y áreas (Vasconcelos & Rossa-Feres 2005; Bertoluci *et al.* 2007; Zina *et al.* 2007; Lucas & Fortes 2008; Serafim *et al.* 2008; Oliveira Araujo *et al.* 2009; De Bastiani & Lucas 2013), es considerado como el método menos efectivo para representar las relaciones entre áreas (Nori *et al.* 2012; Morrone 2014). Esto se debe a que el UPGMA impone una estructura jerárquica sobre el conjunto de datos (De Queiroz & Good 1997) e identifica áreas sin especies exclusivas y con pocos registros, otorgándole a las agrupaciones un escaso soporte (Nori *et al.* 2012). En relación a este problema, Morrone (2014) propone que el PAE y el BPA son más efectivos que los análisis de clusters (UPGMA) para detectar áreas de endemismos y

mostrar las relaciones de áreas, pero de menor efectividad si se los compara con los análisis de endemidad (Szumik *et al.* 2002; Szumik & Goloboff 2004).

PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) y BPA (Brooks Parsimony Analysis): Al igual que el UPGMA, estos análisis buscan evaluar las relaciones de área de las unidades biogeográficas empleando datos de presencia/ausencia de especies de anfibios. Sin embargo, a diferencia del UPGMA, el PAE y el BPA presentan relaciones de áreas definidas por especies compartidas (sinapomorfias) (Watanabe 1998) y por el uso de análisis de parsimonia para definir las agrupaciones (Morrone 2014).

El **PAE** construye cladogramas mediante análisis de parsimonia sobre la distribución de los taxa, empleando matrices de presencia-ausencia de especies, ubicándose en filas las áreas (unidades biogeográficas) y en columnas los taxa (Morrone 2009). Las áreas se agrupan en función de los taxa compartidos, donde la ausencia de un taxón es considerada como un carácter “primitivo” y la presencia del mismo como un carácter “derivado”, actuando estos como sinapomorfias (Rosen 1988, 1992; Crisci *et al.* 2000). De esta forma, el cladograma resultante de un PAE permite inferir diferentes procesos biogeográficos, considerando las sinapomorfias como eventos vicariantes, los paralelismos como eventos de dispersión y las reversiones como eventos de extinción (Morrone 2014). Las inferencias que se hacen sobre el cladograma dependen también de las unidades biogeográficas que se emplean en el test, pudiendo ser **localidades, cuadrantes y áreas de endemismos predefinidas** (Crisci *et al.* 2000). En este estudio se emplearon áreas de endemismos predefinidas (Chaco Húmedo, Chaco Seco, Monte, Espinal, Pampa, Selva Pedemontana, Bosque Atlántico, Cerrado, Chiquitanía, Pantanal, Selva Amazónica y Caatinga), ya que son las recomendadas cuando el objetivo es evaluar las relaciones de área (Morrone 2014). Con las áreas de endemismos y la información bibliográfica sobre la distribución de los taxa se confeccionó la matriz de “unidades de área x especies” (las 12 unidades de área se ubican en las filas y los 74 taxa en las columnas) y sobre la cual se realiza un análisis de parsimonia. Se incluyen en este análisis 74 especies de anuros distribuidas en 6 familias (Anexo 1).

A pesar de las diferencias entre el PAE y el UPGMA, ninguno de ellos incluye información filogenética en sus análisis (Morrone 2014), lo que impide distinguir si las agrupaciones se deben a la similitud ecológica entre las unidades empleadas o si son un reflejo de una historia geológica común (Rosen 1988, 1992). El PAE es considerado un método “a priori” (Brooks *et al.* 2003), debido a que asume que no es necesaria conocer la filogenia de los taxa involucrados para entender la relaciones de área, y que la vicarianza es el proceso predominante que regula la distribución

geográfica de las especies. Esto deja fuera de consideración eventos necesarios para explicar la historia biogeográfica de las especies, como lo son las extinciones locales y especiación simpátrica, y que no son explicados por los procesos vicariantes (Brooks *et al.* 2003). Brooks *et al.* (2003) agrega que el PAE impide inferir historias reticuladas de las relaciones de área, ya que los cladogramas resultantes del mismo muestran sólo patrones divergentes de relaciones de área. Debido a esto, el PAE en comparación a los métodos usados en biogeografía cladística, se reconoce como un método menos exacto a la hora de revelar las relaciones históricas de un área y sus taxa (Rosen 1988; Morrone 2005, 2014). Sin embargo, Morrone (2014) destaca que muchos autores encuentran útil el uso del PAE en caso de que la información filogenética falte o resulte incompleta, constituyendo además un paso preliminar en un análisis biogeográfico, al cual debe ser testeado mediante un análisis biogeográfico cladístico.

En vista de las críticas que recibe el PAE y de la necesidad de incorporar al análisis de las relaciones de área el componente filogenético, se empleó en este estudio el BPA. Brooks *et al.* (2003) explica que los métodos “a posteriori”, como el BPA, permiten que procesos como la especiación periférica, dispersiones post-especiación y extinciones sean incluidos en la explicación de la historia biogeográfica. El **BPA** se reconoce entonces, como un test más preciso que el PAE para encontrar las relaciones de área y las áreas de endemismos (Brooks and Van Veller 2003; Morrone 2014), diferenciándose principalmente del PAE, debido a que tiene en cuenta las relaciones históricas y es capaz de encontrar asociaciones por descendencia (eventos vicariantes) y por colonización (eventos de colonización) (Brooks 1990). Al igual que el PAE, el BPA utiliza una matriz de presencia-ausencia entre las especies (columnas) y las áreas (filas), y un algoritmo de parsimonia para generar un cladograma de áreas. En ambos tests se utiliza como grupo externo una categoría (área) ficticia con valores de “0” en la matriz a fin de enraizar el cladograma. La diferencia fundamental entre los dos análisis radica en que el BPA agrega un componente filogenético al tener en consideración los ancestros de los taxa que habitan el área de estudio. Para ello se emplea la filogenia de las especies, identificando los nodos del cladograma (cladogénesis) y considerándolo como ancestro común a los taxa que agrupa. Los ancestros son incluidos a la matriz de presencia-ausencia y son tratados de forma similar a las especies reales, asignando “1” si está presente en una determinada unidad de área o un “0” si está ausente. Con la matriz así confeccionada (unidades de áreas x “especies+ancestros”; 12x146), y mediante un análisis de parsimonia, se genera un cladograma de áreas y se identifican las áreas de endemismos bajo el criterio de estar soportada por dos o más taxa (Crother & Murray 2011, 2013), mismo criterio usado en el PAE. En este análisis son empleadas las mismas 74 especies que son utilizadas en el PAE (Anexo 1).

Dado que no se dispone de una filogenia completa de todas las especies de anfibios incluidas en este trabajo, se generó una hipótesis filogenética (superárbol; Sanderson *et al.* 1998, Fig. 4) basada en filogenias parciales disponibles en bibliografía (Ver en la sección final de la Bibliografía). Los taxones que poseen relaciones de parentesco poco conocidas se agruparon en clados politómicos (por ejemplo, especies de *Melanophryniscus* agrupadas en grupos fenéticos). El superárbol fue creado con el programa Mesquite versión 2.75, build 564 (Maddison & Maddison 2011), mientras el PAE y el BPA se realizaron con el programa TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.* 2000).

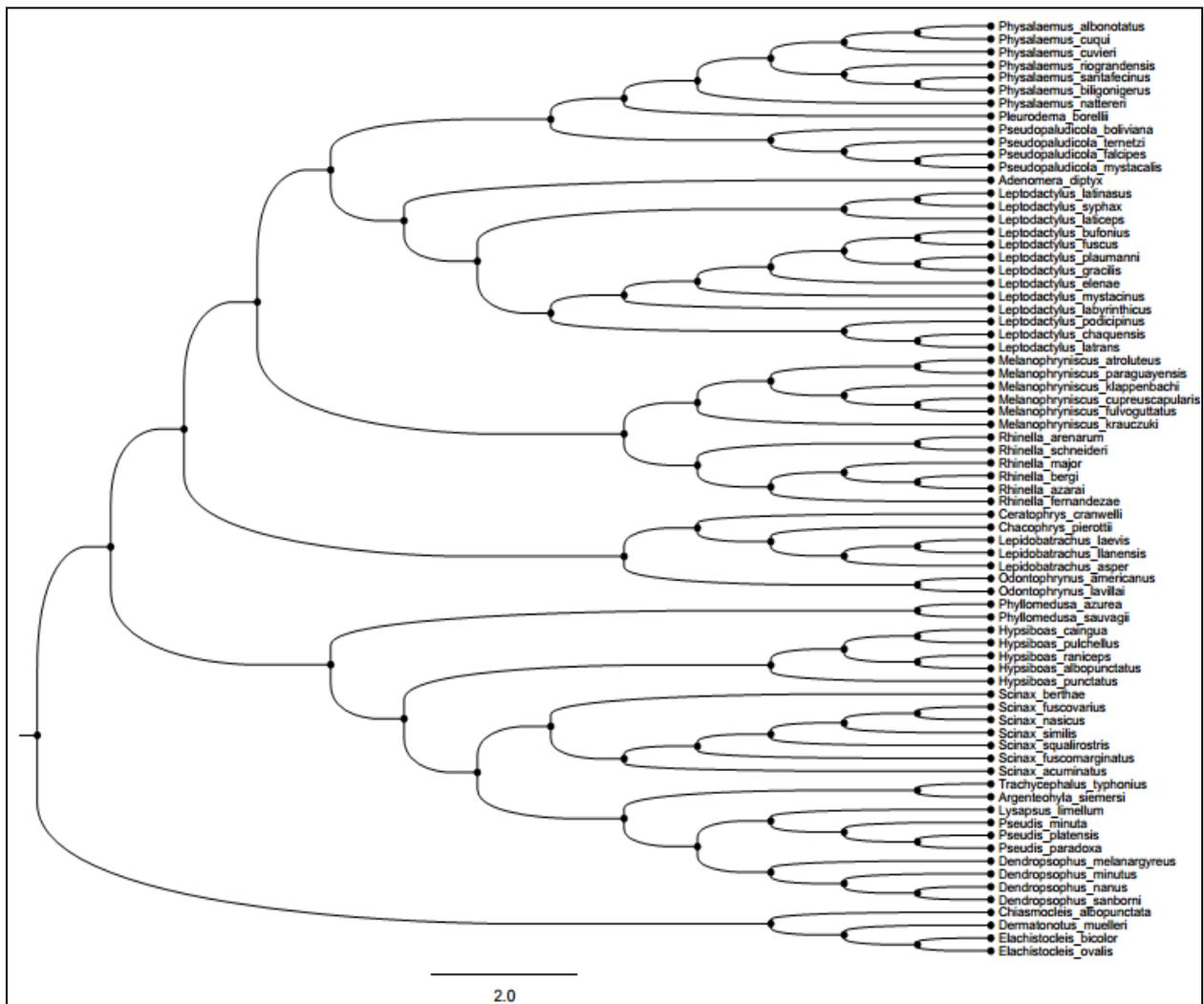


Fig. 4. Superárbol que muestra la Filogenia de las 74 especies tenidas en cuenta en el análisis del BPA (los mismos taxa fueron empleados en el PAE)

Test de MANTEL: Una vez realizado el UPGMA, se evaluó la autocorrelación espacial entre las áreas, es decir si las asociaciones obtenidas entre comunidades mediante el UPGMA se deben únicamente al número de especies compartidas, o si hay una influencia significativa de la cercanía geográfica entre los sitios. Para ello se realizó una correlación entre matrices por medio del

Test de Mantel (Mantel 1967), utilizando una matriz de distancias geográficas y la matriz de distancias calculada mediante el UPGMA. La matriz de distancias geográficas (km), el UPGMA y el test de Mantel se llevaron a cabo con el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2015) para R (R Core Team 2015).

CPO (Canonical Phylogenetic Ordenation): El CPO es una modificación del CCA (Canonical Correspondence Analysis), en donde se busca maximizar la asociación entre dos matrices de datos, una matriz de datos ecológicos y otra de información filogenética (Giannini 2003). Este análisis se emplea en general para evaluar el rol de la historia en un ensamble de taxones (Mesquita *et al.* 2006; Bellini *et al.* 2015), limitándose a estudios a nivel comunitario. En este estudio, se usó del CPO para poner a prueba la influencia de la filogenia en los patrones de distribución de las especies y determinar la importancia relativa de la filogenia y de las variables ambientales en la composición de anfibios de las comunidades incluidas en este estudio. Se empleó una matriz A de “especies x comunidades” (matriz transpuesta de la matriz de presencia/ausencia empleada en el UPGMA; 299x119), una matriz B de “especies x variables ambientales” (299x19) y una matriz filogenética C de “especies x ancestros” (299x279). El análisis implica encontrar el subgrupo de variables ambientales (columnas) de la matriz B que mejor explica la variación en la matriz A condicionada por la matriz filogenética C. La matriz filogenética se basa en un superárbol (Sanderson *et al.* 1998) generado para todas las especies registradas (299) en las comunidades bajo estudio (Fig. 5) y que sigue la misma metodología empleada para el BPA. Luego se emplea el método de codificación binaria, en donde las filas de la matriz C corresponden a las especies y las columnas se corresponden con los ancestros (nodos del superárbol), siendo codificadas como “1” las especies que pertenecen a un mismo clado y como “0” las que no. Para generar la matriz B, se extrajeron los valores de 19 variables ambientales (Tabla 1) para cada una de las 119 comunidades empleadas. Las variables detalladas en la tabla 1 se obtuvieron del proyecto WorldClim 1.4, disponible en <http://www.worldclim.org/>. La influencia de las variables ambientales sobre los patrones de distribución de las especies en las comunidades estudiadas se evaluó adicionando las variables de una siguiendo el procedimiento “paso a paso” (*stepwise*) al CPO. Para esto, se creó un modelo completo (con todas las variables ambientales y condicionadas por la matriz filogenética) y un modelo vacío (sin variables ambientales, solo la condicionante filogenética). En cada paso se evaluó la significancia de las variables, agregando una variable del modelo completo al modelo vacío siguiendo el criterio de Akaike (menor valor de AIC). Las variables ambientales fueron agregadas

hasta que ninguna fue significativa, o hasta que no hubiera más variables para agregar. El CPO se realizó usando el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2015) para R (R Core Team 2015).

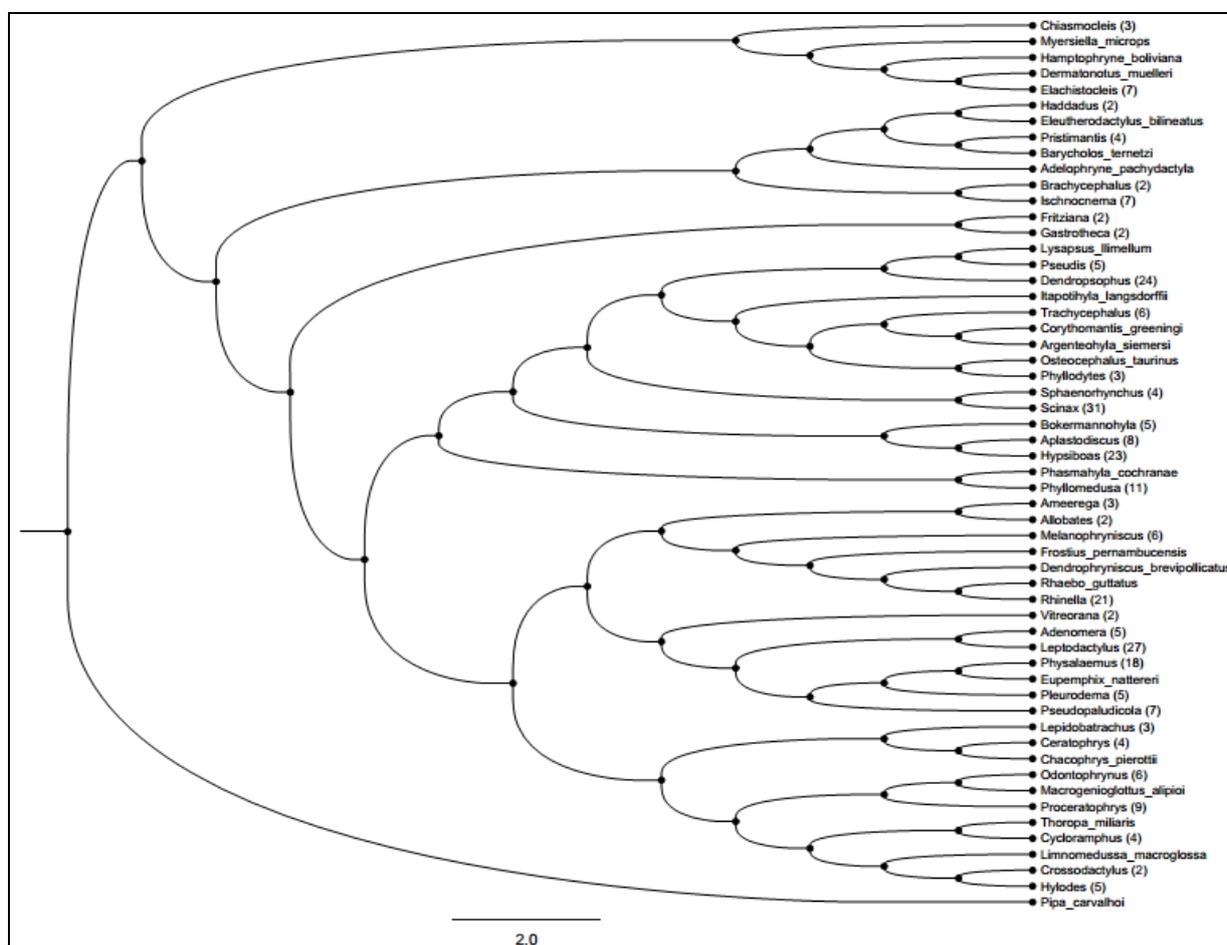


Fig. 5. Superárbol que muestra la Filogenia de las 299 especies tenidas en cuenta en el análisis del CPO. Se muestra entre paréntesis el número de especies para aquellos géneros que contaron con más de un representante a fin de no hacer muy extenso al superárbol.

3 RESULTADOS

El Chaco Húmedo mostró diferencias en las asociaciones con las demás unidades biogeográficas obtenidas mediante los 3 análisis empleados en este estudio, en especial entre el UPGMA y el PAE y entre el UPGMA y el BPA.

El dendrograma que se obtiene mediante el UPGMA (Fig. 6) muestra una estrecha relación de las 15 comunidades del Chaco Húmedo entre sí junto a dos comunidades del Pantanal, una del Espinal y 2 del Bosque Atlántico (Cluster 1). En segundo término, 6 sitios del Pantanal se asocian al cluster 1 (formando el Cluster 2). En tercer término, 2 comunidades del Pantanal, 2 del Cerrado, 2 de la Chiquitanía y una del Bosque Atlántico se asocian al Cluster 2 (Cluster 3). Las 12 comunidades

del Chaco Seco y una del Espinal, se muestran asociadas al Cluster 3 formando el Cluster 4. Este último grupo conforma el Cluster 5 junto con un gran número de comunidades del Bosque Atlántico y el Cerrado y 2 del Pantanal. Las comunidades de la Pampa y algunas del Bosque Atlántico se asocian a las comunidades del Cluster 5 (Cluster 6). Finalmente, este último cluster se relacionaba con todas las comunidades de la Caatinga y algunas de la del Bosque Atlántico.

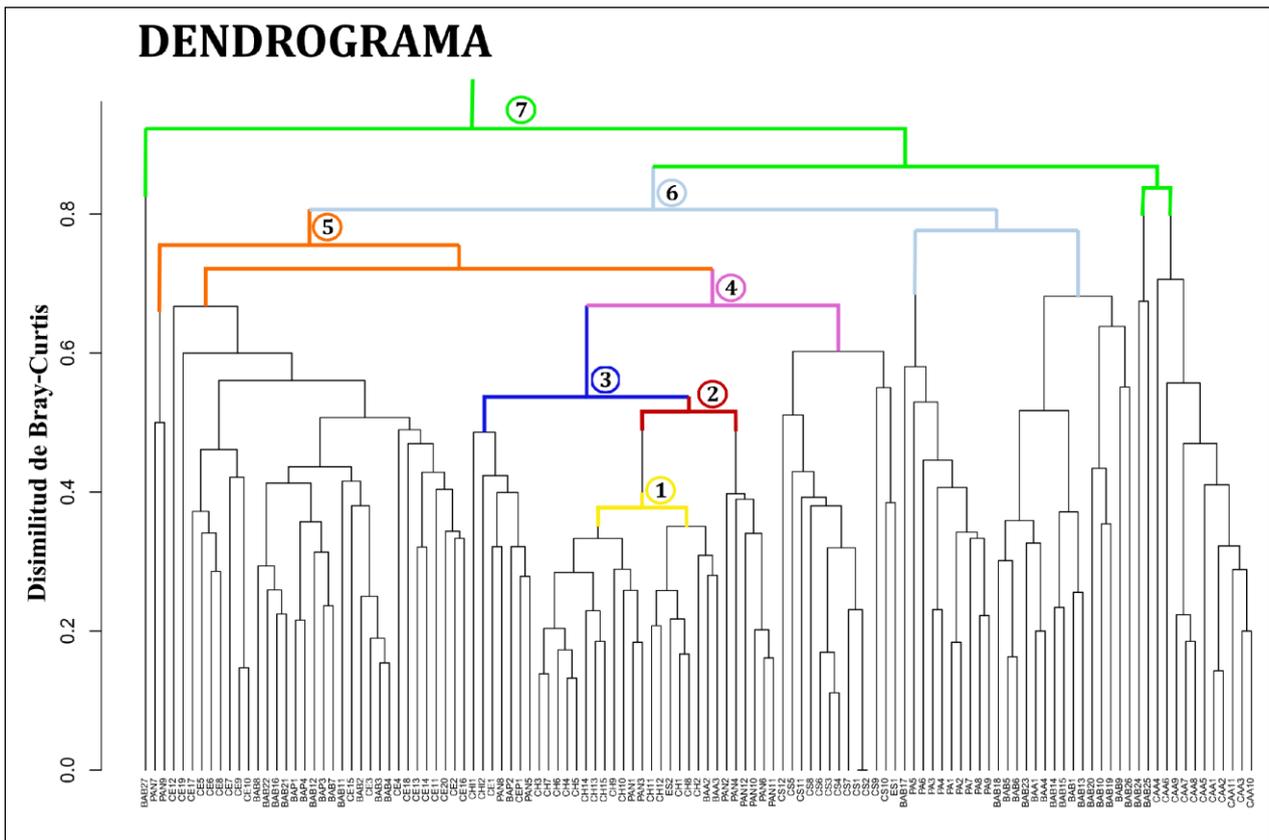


Fig. 6. Dendrograma obtenido mediante el UPGMA. Cluster 1 (Amarillo); Cluster 2 (Rojo); Cluster 3 (Azul); Cluster 4 (Violeta); Cluster 5 (Naranja); Cluster 6 (Celeste); Cluster 7 (Verde). BA (Bosque Atlántico); CAA (Caatinga); CE (Cerrado); CH (Chaco Húmedo); CHI (Chiquitania); CS (Chaco Seco); ES (Espinal); PA (Pampa); PAN (Pantanal).

A diferencia del UPGMA, el PAE y BPA, muestran una estrecha relación entre el Chaco Húmedo y el Chaco Seco. Por un lado, el PAE tiene como resultado un único cladograma de área consenso con 180 pasos, un índice de consistencia de 0.411 y un índice de retención de 0.562 (Fig. 7). La topología del cladograma muestra 11 nodos agrupando 12 áreas en 8 clados. La separación más basal se da entre el Monte y el resto de las unidades biogeográficas. El clado hermano del Monte se divide en dos, uno clado formado por el Amazonas y la Caatinga y otro con las unidades faltantes. En este último clado se ve una primera separación por parte del Espinal y la Pampa, seguida de la Selva Pedemontana, luego la Chiquitania, luego el Cerrado junto con el Bosque

Atlántico, luego el Pantanal y por último el clado conformado por el Chaco Húmedo y el Chaco Seco (Fig. 7).

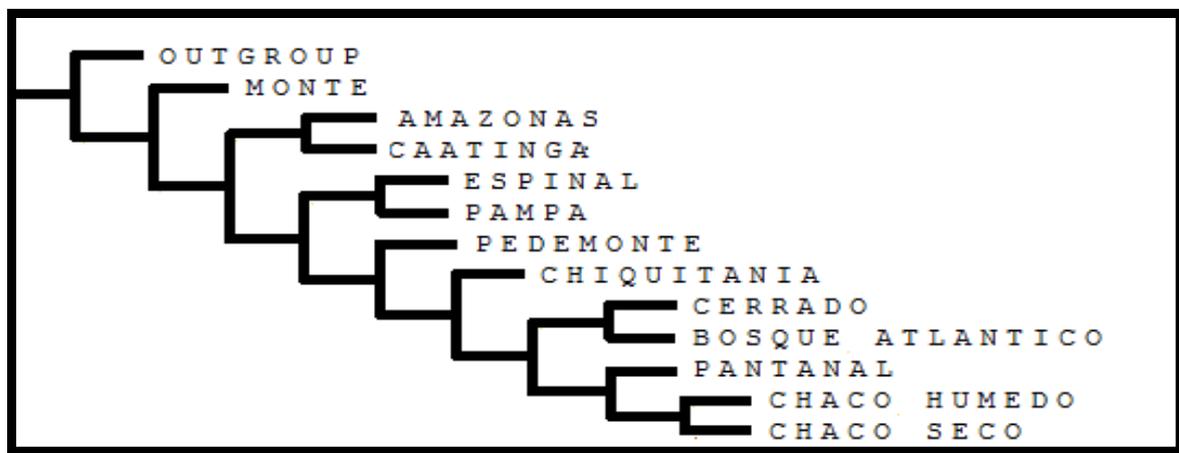


Fig. 7. Cladograma de área consenso del PAE (180 pasos) obtenido como resultado del análisis de parsimonia llevado a cabo en el programa TNT.

El BPA, arroja 5 árboles igualmente parsimoniosos, con 303 pasos y un índice de consistencia de 0.482 y de retención de 0.575. Debido a esto, se realizó un árbol consenso con 324 pasos y un índice de consistencia de 0.482 y de retención de 0.575 (Fig. 8). La topografía del árbol consenso muestra al Monte como el clado más basal, seguido por el Amazonas y la Caatinga. La Selva Pedemontana, el Pantanal, la Chiquitania y el clado “Espinal+Pampa” no muestran relaciones claras por lo que se agrupan como clados politómicos. Finalmente el clado (Cerrado (Bosque Atlántico (Chaco Seco + Chaco Húmedo)) se repitió en todos los árboles obtenidos quedando reflejado en el árbol consenso (Fig. 8).

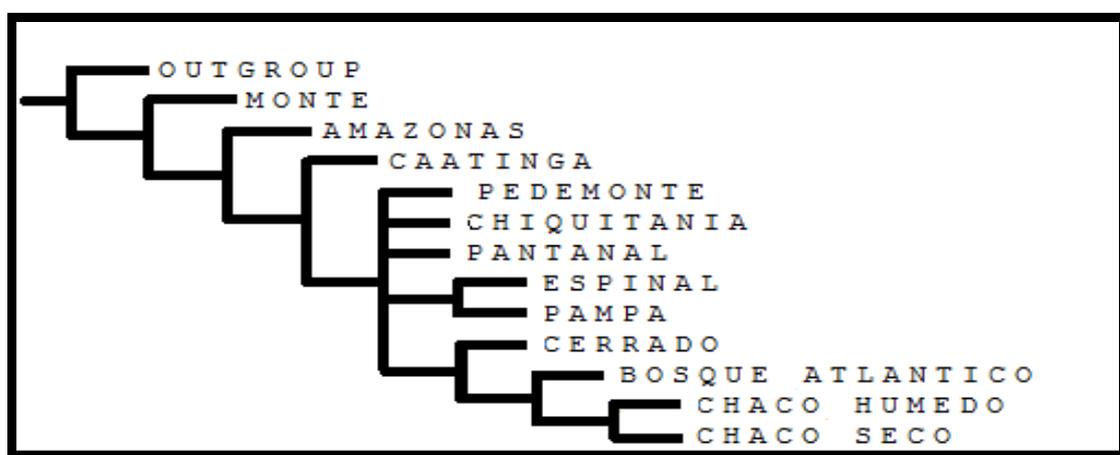


Fig. 8. Cladograma de área consenso del BPA (324 pasos) obtenido como resultado del análisis de parsimonia llevado a cabo en el programa TNT.

La distancia geográfica y la disimilitud en la composición de especies de anfibios de las áreas estudiadas estuvieron positivamente correlacionadas (Test de Mantel, $r = 0,6107$; $P < 0.0001$), siendo las comunidades más cercanas las que presentan mayores semejanzas en la composición de sus especies (Fig. 9).

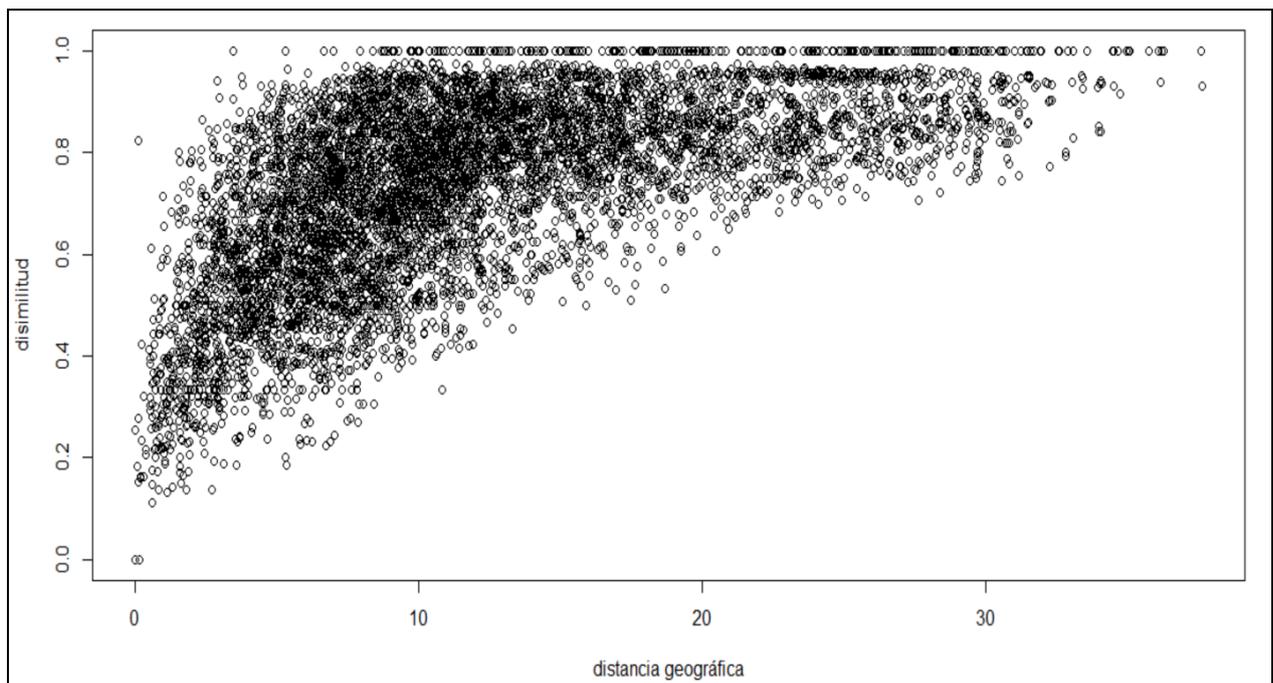


Fig. 9. Gráfico resultante del Test de Mantel que muestra la correlación entre las distancias geográficas entre las comunidades y la disimilitud en la composición de anfibios de las mismas.

La distribución de los taxa de anfibios entre las comunidades fue influenciada por la mayoría de las variables climáticas consideradas en el CPO (Tabla 1; Fig. 10). Únicamente la estacionalidad de la temperatura y el rango de temperatura anual no mostraron un efecto significativo. La filogenia, por su lado, no fue un factor determinante de la composición de las especies en las comunidades.

La “temperatura media de los tres meses más cálidos” (Bio 10) y la “temperatura máxima del mes más cálido” (Bio 5) fueron las variables ambientales que mejor explicaron la variabilidad en el Eje 1, mientras que la “temperatura mínima del mes menos cálido” (Bio 6) y la “la temperatura media de los tres meses más secos” (Bio 9) explicaron mejor la variabilidad en el Eje 2 (Tabla 1).

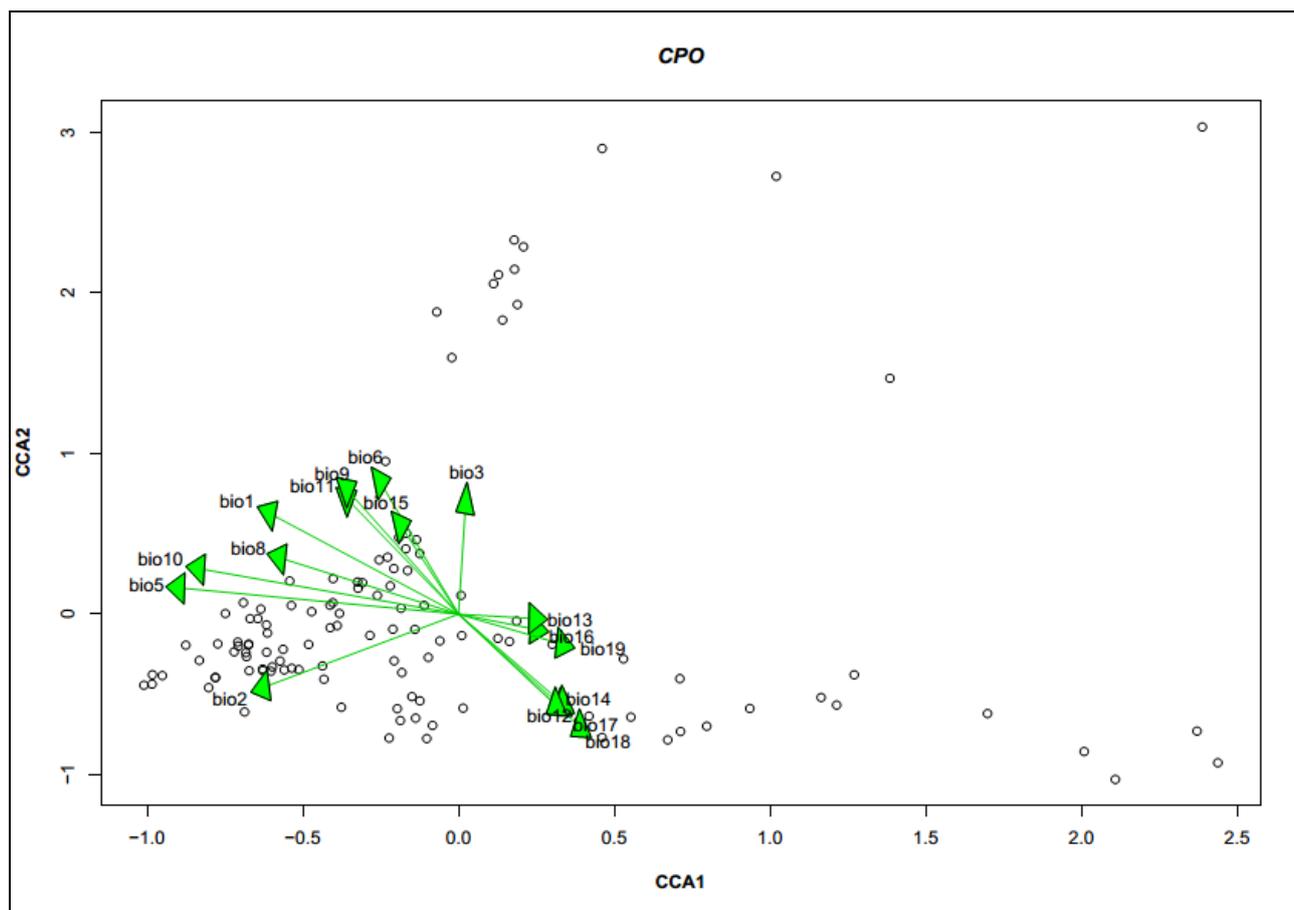


Fig. 10. Gráfico resultante del CPO que muestra los dos Ejes (“CCA1” y “CCA2”) que mejor explican la distribución de las comunidades bajo estudio (119). Los círculos vacíos corresponden a cada una de las comunidades y las flechas muestran cada una de las variables que tuvieron efectos significativos.

Tabla 1. Variables ambientales obtenidas a través del WorldClim y la variabilidad relativa explicada para el EJE 1 y EJE 2 del CPO. Las variables Bio 4 y Bio 7 resultaron ser no significativas ($p < 0.05$).

Variabes	EJE 1	Variabilidad explicada	EJE 2	Variabilidad explicada
Bio 5 “Temperatura máxima de los meses más cálidos”	-0.910	0.129	0.166	0.020
Bio 6 “Temperatura mínima de los meses menos cálidos”	-0.259	0.037	0.847	0.101
Bio16 “Precipitación de los tres meses más húmedos”	0.260	0.037	-0.099	0.012
Bio 8 “Temperatura media de los tres meses más húmedos”	-0.586	0.083	0.358	0.043
Bio 15 “Estacionalidad de lluvias”	-0.194	0.027	0.575	0.069
Bio 17 “Precipitación de los tres meses más secos”	0.339	0.048	-0.589	0.070
Bio 2 “Rango diurno medio”	-0.638	0.090	-0.464	0.055
Bio 13 “Precipitación del mes más cálido”	0.256	0.036	-0.029	0.003
Bio 1 “Temperatura media anual”	-0.618	0.087	0.639	0.076
Bio 12 “Precipitación anual”	0.345	0.049	-0.573	0.068

Bio 18 "Precipitación de los tres meses más cálidos"	0.400	0.056	-0.722	0.086
Bio 3 "Isotermalidad"	0.024	0.003	0.724	0.086
Bio 10 "Temperatura media de los tres meses más cálidos"	-0.846	0.120	0.287	0.034
Bio 11 "Temperatura media de los tres meses menos cálidos"	-0.368	0.052	0.737	0.088
Bio 14 "Precipitación del mes más seco"	0.322	0.045	-0.585	0.070
Bio 9 "Temperatura media de los tres meses más secos"	-0.368	0.052	0.797	0.095
Bio 19 "Precipitación de los tres meses menos cálidos"	0.344	0.049	-0.194	0.023

4 DISCUSION

Los resultados obtenidos mediante el UPGMA difieren considerablemente de los del PAE y el BPA. Tanto en el PAE como en el BPA las comunidades del Chaco Húmedo se agrupan básicamente con comunidades del Chaco Seco, situación que no se da en el UPGMA (Fig. 4). Este resultado apoyaría la hipótesis inicial de este estudio, que afirma que las comunidades de anfibios del Chaco Húmedo se asemejan más a las de otras unidades biogeográficas en comparación con las del Chaco Seco.

La similitud entre las comunidades del Chaco Húmedo y las del Pantanal puede deberse a la continuidad geográfica y ambiental que existe entre ambas áreas. Tanto en el Pantanal como en el Chaco Húmedo predominan las zonas anegadas, correspondiendo con el sector norte (Pantanal) y occidental (Chaco Húmedo) del sistema de humedales sudamericanos (Adámoli 1999). Aún cuando el Pantanal presenta una estacionalidad más marcada y un rango de temperaturas menor al Chaco Húmedo, las condiciones climáticas generales son similares (Adámoli 1999). Las comunidades del Pantanal que se agrupan con las del Chaco Húmedo fueron las ubicadas más al Sur de la distribución, lo cual coincide con una mayor influencia en esta área de componentes chaqueños y viceversa (Adámoli 1999).

De igual forma, la similitud entre las comunidades del Chaco Húmedo y el Bosque Atlántico Argentino se podrían entender desde una continuidad geográfica y ambiental. Esto se refleja en el hecho de que son las comunidades del Distrito de los Campos (Cabrera 1976) las que se agrupan junto con las comunidades del Chaco Húmedo y Pantanal, no así las comunidades del Distrito de las Selvas Mixtas (Cabrera 1976). La similitud entre las comunidades de anfibios del Chaco Húmedo y del Distrito de los Campos puede deberse fundamentalmente al carácter ecotonal del área, mientras que los sitios ubicados en el Distrito de las Selvas Mixtas muestra características fisionómicas y climáticas más similares a las Selvas del Bosque Atlántico de Brasil (Cabrera 1976).

Las comunidades de anfibios del Chaco Seco son los siguientes en agruparse con las comunidades antes nombradas (UPGMA, Fig. 4), lo que podría estar reflejando la gran diferencia entre este y el Chaco Húmedo. Ambas unidades biogeográficas difieren no sólo en las especies vegetales que las definen, sino también en las condiciones climáticas y edáficas. El Chaco Seco presenta una estación seca más marcada y niveles de precipitación inferiores a los del Chaco Húmedo, lo que lleva a que posea una menor oferta de humedales y condiciones de mayor estrés hídrico (Ádamoli 1999). Además, las temperaturas mínimas disminuyen considerablemente con la latitud (Bucher 1982). Un estrés hídrico mayor podría ser el motivo principal del cambio en la composición de especies entre las dos áreas. Las especies del género *Lepidobatrachus* y *Pleurodema* poseen adaptaciones específicas para vivir en condiciones de estrés hídrico, siendo muy comunes en el Chaco Seco y Monte y con escasa o nula presencia en las regiones más húmedas. Por el contrario, algunas especies de hílidos como las del género *Scinax* (*S. squalirostris*, *S. berthae*, *S. fuscomarginatus*), *Boana* (*B. pulchellus*, *B. albopunctatus*), *Dendropsophus* (*D. minutus*, *D. sanborni*) y *Lysapsus limellum* no se encuentran en el Chaco Seco ya que están más asociadas a lugares húmedos como el Chaco Húmedo, el Bosque Atlántico y el Pantanal. Únicamente aquellas especies de hílidos que poseen adaptaciones para el clima seco se distribuyen en el Chaco Seco, como *Phyllomedusa sauvagii*, que deposita sus huevos en cartuchos de hojas en la vegetación sobre cuerpos de agua temporarios (Lescano *et al.* 2015).

El resto de las agrupaciones entre las comunidades del Cerrado, Bosque Atlántico (en especial las de Brasil) y la Caatinga se pueden entender también desde la cercanía geográfica y del carácter ecotonal que existe entre muchas de ellas. En este sentido, el papel fundamental de la proximidad geográfica y la continuidad ambiental en los patrones observados en el dendrograma se corrobora con el Test de Mantel, el cual prueba una correlación positiva entre la disimilitud entre las comunidades y la distancia geográfica (Fig. 7). En muchos trabajos que analizan las relaciones entre áreas, el Test de Mantel revela la influencia de la distancia geográfica (Iop *et al.* 2011; Anderson & Walsh 2013; Oliveira Neves 2015; Xavier *et al.* 2015), mostrando en la mayoría de los casos una relación inversamente proporcional entre la similitud en la composición de especies y la distancia geográfica (Bertolucci *et al.* 2007; Santos *et al.* 2009; Iop *et al.* 2011). El uso de este test y variantes como el Test de Mantel Parcial son discutidos actualmente, principalmente porque tendrían un bajo poder para detectar correlación, lo que limitaría el alcance de nuestras conclusiones. Sin embargo, Diniz-Filho *et al.* (2013) destacan que una cuidadosa aplicación de este test y la correcta interpretación de los resultados, transforma a este análisis en una herramienta sencilla y útil.

A pesar de lo explicado antes, el resultado del test de Mantel pone de manifiesto la importancia de abarcar de la manera más completa y homogénea un análisis de área, evitando emplear solamente comunidades muy cercanas entre sí, dejando grandes superficies sin datos (lagunas de información) y. Sitios como el Chaco Seco, Espinal y Chaco Húmedo muestran extensas áreas submuestreadas (Campilongo 2017) (Fig. 3).

En contraste con los resultados del UPGMA, el PAE y el BPA mostraron una estrecha relación entre el Chaco Húmedo y el Chaco Seco. De estos dos análisis, es el PAE el que mostró más coincidencias con el UPGMA, siendo la más evidente de estas, la cercanía entre el Pantanal y el Chaco Húmedo (Fig. 8). Esta situación no se observa en el BPA (Fig. 10), lo que podría representar que la cercanía entre estas dos áreas se debe a la similitud en las condiciones ambientales y no a una historia compartida.

La cercanía entre la Provincia Chaqueña y el Bosque Atlántico y el Cerrado se observa tanto en el PAE como en el BPA (Fig. 8 y 10), reflejando una historia compartida entre estas tres áreas. En particular, la provincia Chaqueña y el Cerrado forman, junto con la Caatinga, la Diagonal de Formaciones Abiertas (Vanzolini 1968, Werneck 2011), área sobre la cual se han realizado diversos estudios para determinar las relaciones entre las provincias que la componen y las unidades biogeográficas limítrofes (Morrone 2000; Porzeczanski & Cracraft 2005; Aguiar & Melo 2008; Werneck *et al.* 2012). La similitud entre el Cerrado y el Chaco obtenida en el BPA y el PAE, es también encontrada en los trabajos de Sigrist & Carvalho (2009) y Porzeczanski & Cracraft (2005). En el primero de estos estudios se empleó el BPA para evaluar las relaciones históricas entre las áreas de endemismos de Sudamérica, encontrando una estrecha relación entre las regiones del Chaco, Cerrado y el Bosque Atlántico. Porzeczanski & Cracraft (2005) evaluaron las relaciones históricas entre las regiones que forman la Diagonal y las restantes áreas de endemismos de América del Sur en función de la distribución de especies de aves. Estos autores hipotetizaron una relación histórica más cercana entre el Chaco y el Cerrado con respecto a la Caatinga, y si bien utilizaron grupos taxonómicos muy distintos a los de este trabajo, la metodología empleada en ambos casos es muy similar (CADE en el caso de Porzeczanski & Cracraft (2005) y el PAE y el BPA en este estudio) siendo el análisis de parsimonia y la distribución de los taxa la base de todos ellos.

Existen evidencias que muestran una temprana divergencia de los linajes del Chaco de los del Cerrado y la Caatinga (7-5 millones de años) y una posterior divergencia de los linajes del Cerrado y la Caatinga (5-3 millones de años), basándose en estudios filogeográficos y modelados de distribución de *Phyllopezus pollicaris* (Werneck *et al.* 2012). Si bien esta teoría no explica el hecho de que el BPA muestre una relación cercana entre los taxa del “Cerrado+Bosque Atlántico” y los del

“Chaco Seco+Chaco Húmedo” si es congruente con la estrecha relación entre los taxa de ambas subregiones del Chaco. Contrario a esto, un exhaustivo análisis sobre la Diagonal destaca que muchos trabajos encuentran una historia más cercana entre el Chaco y el Cerrado, que entre estas dos regiones y la Caatinga (Vieira Zanella, 2011). Uno de los posibles motivos sería el prolongado aislamiento que presentaron el Chaco y la Caatinga durante los últimos períodos glaciales del Cuaternario. En relación a esto, si bien autores como Prado (2000) y Pennigton *et al.* (2000), proponen que las distribuciones disyuntas (en Chaco y Caatinga por ejemplo) de especies de leñosas serían evidencia de una distribución conjunta en el pasado, Vieira Zanella (2011) discute esto y propone una hipótesis alternativa donde este patrón es explicado por la existencia de corredores de vegetación abierta o de bosques secos estacionales (como los BSNEs). Esto es coincidente con el hecho de que la zona de contacto más próxima entre el núcleo de Caatinga y el núcleo de Misiones es a través del sureste de Brasil (Prado 2000).

A pesar de que el Chaco Húmedo posee especies de anfibios compartidas con algunas áreas de los BSENs (*M. atroluteus*, *H. punctatus*, *H. albopunctatus*, *C. albopunctata*, entre otras especies), en este trabajo no se encontraron evidencias que apoyen la existencia de una batracofauna propia de los BSENs. Una de las principales diferencias con los patrones observados por los autores que apoyan esta teoría (Prado 2000, Pennigton *et al.* 2000) consiste en la similitud que existe entre las especies de plantas del Chaco Húmedo y el Chaco Seco, resultados obtenidos en el PAE y el BPA. Contrario a esto, los taxa de leñosas de zonas semiáridas (como el Chaco Seco) empleados por Pennigton *et al.* (2000), tenían una mayor afinidad con los taxa propios de la provincia del Monte que con aquellos correspondientes a zonas más húmedas como el Chaco Húmedo, Bosque Atlántico, etc. Si se tiene en cuenta solo los resultados del UPGMA, los anfibios del Chaco Seco muestran menor afinidad con los del Chaco Húmedo en comparación con los del Pantanal, del Distrito de los Campos y la Chiquitanía. Este resultado se aproxima a lo esperado para una batracofauna propia de los BSNEs y es congruente con las regiones batracofaunísticas propuestas por Cei (1980), donde la fauna de anfibios del Chaco Húmedo se diferencia de la Chaqueña y se agrupa con las comunidades situadas en el Distrito de los Campos formando la región batracofaunística LitoralMesopotámica. Además, Iop *et al.* (2011), empleando una metodología similar al análisis de clusters usado en este trabajo, encuentra tres especies propias del Núcleo de Misiones (*Crossodactylus schmidti*, *Boana curupí* y *Proceratophrys avelinoi*). Iop *et al.* (2011) destacan que si bien Santos *et al.* (2009) no encuentran evidencia que apoye la hipótesis de los BSNEs, esto podría deberse a que en este último estudio sólo se emplearon comunidades de anfibios ubicadas en la periferia del Núcleo de Misiones, mientras que Iop *et al.* (2011) incluyen en el análisis comunidades que se encuentran cercanas al

centro del núcleo. Este trabajo amplía aún más las comunidades dentro del núcleo de Misiones, llegando inclusive a su margen occidental como lo es el Chaco Húmedo y sumando comunidades de los límites oriental y sur (Bosque Atlántico de Rio Grande do Sul y Pampa brasileira). Por otro lado, este estudio aumenta el número de especies tenidas en cuenta (299) en relación a los trabajos de Iop *et al.* (2011) (48 especies) y Santos *et al.* (2009), siendo comparable con el trabajo de Oliveira Araujo *et al.* (2009) el cual emplea 66 comunidades y 425 especies. Este último estudio emplea también un análisis de clusters y obtiene resultados similares a este trabajo, ya que el grupo “D” que se diferencia en Oliveira Araujo *et al.* (2009) es coincidente con el agrupamiento resultante del UPGMA entre comunidades del Cerrado (Pavan 2007; Kopp *et al.* 2010; Morais *et al.* 2012; Dal Vechio *et al.* 2013; etc.) y varias de los BSNEs (Santos *et al.* 2009; Paiva Affonso *et al.* 2013; Cacciali *et al.* 2015; etc.). Estos resultados llevan a Oliveira Araujo *et al.* (2009) a proponer una batracofauna propia de “sabanas” o de formaciones vegetales abiertas, siendo coincidente con la distribución de la Diagonal de Formaciones Abiertas y con la separación de los BSENs del Bosque Atlántico. Esto último implica que la Mata Atlántica no debe ser considerada como una unidad biogeográfica, si no que debería ser separada en “Bosque tropical Atlántico” y “Bosque Estacional” en base a diferencias florísticas y en la composición batracofaunística (Oliveira Araujo *et al.* 2009). El presente estudio apoyaría la existencia de una batracofauna propia de formaciones vegetales abiertas (tanto el PAE, BPA como el UPGMA) e incluye además a las especies chaqueñas (faltantes en el trabajo de Oliveira *et al.* 2009 y el de Iop *et al.* 2011) y excluye a las especies de Caatinga, aun cuando su fitofisonomía es similar con la del Cerrado y el Chaco. Esta hipótesis cobra fuerza si tenemos en cuenta que los Ríos Paraguay y Paraná, los cuales actúan como corredores fluviales, atraviesan en gran parte las áreas antes nombradas. Los márgenes de estos ríos cuentan con vegetación selvática (selvas en galería) de linaje amazónico (Cabrera 1976) y varios subtipos de hábitats abiertos, lo que permiten a especies típicas de estos ambientes ocupar estos ambientes ecotonales y alcanzar latitudes mayores siguiendo el curso de estos ríos (Rabinovich & Rapoport 1975; Cei 1993; Ringuelet 1975; Gallardo 1979; Giraudo 2001; Sandoval & Barquez 2013; Arzamendia *et al.* 2015). De esta forma, los corredores fluviales formados por el Rio Paraguay, Río Paraná y sus afluentes, podrían explicar la afinidad entre las formaciones vegetales abiertas del Bosque Atlántico, Cerrado y Chaco.

La gran similitud entre las comunidades de anfibios que se encuentran en las áreas de formaciones vegetales abiertas, podría estar relacionada también con las condiciones climáticas que gobiernan estas regiones, en especial aquellas que determinan una fuerte estacionalidad, como ser la precipitación y la temperatura. Oliveira *et al.* (2009) destacan que la similitud entre la batracofauna

del Cerrado y los bosques semidecídus del Bosque Atlántico (incluidos en los BSNEs) está relacionada con el déficit hídrico de los meses de otoño e invierno. La temperatura y precipitación, imponen fuertes restricciones a la actividad reproductiva de los anfibios, lo que se traduce en adaptaciones fisiológicas y comportamentales (Duellman 1999; Pough *et al.* 2004; Buckley & Jetz 2007). La temperatura y las precipitaciones del Chaco Húmedo presentan una marcada estacionalidad al igual que las demás áreas de formaciones vegetales abiertas, exigiendo a los taxa restringir su actividad reproductiva a los meses de mayores precipitaciones. Esto podría explicar la gran similitud entre las comunidades Chaqueñas y las del Cerrado, de los BSNEs e inclusive las del Pantanal. En este sentido el CPO pone de manifiesto la importancia de las variables ambientales (en especial las relacionadas con la temperatura extremas de los meses más cálidos y fríos y de los meses más secos; Tabla 1) en la composición de las comunidades de anfibios empleadas en este estudio. De esta forma se puede apreciar que la combinación de las variables de temperaturas extremas y períodos prolongados de sequías influye considerablemente en los taxa bajo estudio. Buckley & Jetz (2007) resaltan el rol de las condiciones del ambiente como factor determinante de los patrones de riqueza de anfibios observados en la actualidad, tanto a escala global como dentro de una región. Si bien la historia es un factor fundamental en la comprensión de los gradientes de riqueza de anfibios (Zimmermann & Simberloff 1996; Smith *et al.* 2005), esta variable cobra mayor importancia en la determinación de la riqueza absoluta, mientras que las condiciones del ambiente se muestran como un mejor predictor de los patrones de riqueza dentro de cada región considerada, e indican la posición relativa de los ensambles a lo largo de los gradientes de riqueza establecidos (Buckley & Jetz 2007).

Finalmente, es importante tener en cuenta el bajo nivel de fauna endémica que posee la provincia Chaqueña (51 especies de vertebrados, Morrone 2000) al momento de realizar análisis biogeográficos de esta área. El número de especies endémicas puede variar según el grupo taxonómico, siendo considerablemente bajo para especies de aves (Straube & DiGiacomo 2007) y de murciélagos (Sandoval & Barquez 2013). En su estudio, Straube & DiGiacomo (2007) destacan que la provincia Chaqueña registra cerca de 62 especies/subespecies de aves de un total aproximado de 600 especies, siendo la mayoría de ellas de amplia distribución en Sudamérica. Algo similar ocurre con los murciélagos, donde no se registran especies endémicas del Chaco, siendo la mayoría de amplia distribución a excepción de 8 especies que muestran una distribución coincidente con la del Chaco (Sandoval & Barquez 2013). Para los anfibios y serpientes el nivel de endemismo es más alto que los grupos anteriores (Gallardo 1979), encontrándose cerca de 21 especies de anfibios endémicas para el Chaco lo que representa más del 20% del total de especies (90 en total) (Campilongo 2017).

De esta forma los anfibios resultan un buen grupo para definir áreas de endemismos y realizar análisis de relaciones de áreas, principalmente porque, al contrario que las aves y murciélagos (vertebrados voladores en general), los anfibios tienen una menor vagilidad y distribuciones menos amplias (Straube & DiGiacomo 2007).

CONCLUSIONES FINALES

Si bien el Chaco Húmedo presenta un carácter ecotonal en cuanto a las especies vegetales que la componen, en especial con los BSEs, en este estudio no se encontró evidencias que apoyen esto desde la composición de su batracofauna. El Chaco Húmedo posee una batracofauna muy similar al Chaco Seco y distinguible de la del resto de las unidades biogeográficas consideradas, por lo que podría referirse a una “batracofauna chaqueña” que incluye a ambas áreas fitogeográficas. Así, el Chaco Húmedo y el Chaco Seco tendrían una historia compartida. Si bien el UPGMA no refleja los mismos resultados que el PAE y el BPA, este test sería un reflejo de las adaptaciones de las especies a las condiciones ambientales que presenta cada comunidad. Esto mismo es apoyado por los resultados del CPO, que muestran la dependencia de la composición de las comunidades de anfibios a las variables ambientales. De esta forma, este estudio pone de manifiesto que la distribución de los anfibios se encuentra determinada fuertemente por las condiciones ambientales actuales, en especial la anurofauna que ocupa las áreas de formaciones vegetales abiertas. Sin embargo, el factor histórico revelado por el BPA agrupa anfibios que habitan áreas morfoclimáticamente diferentes (Chaco Seco y Chaco Húmedo) y muestra la necesidad de realizar estudios de biogeografía cladística y filogeografía para entender mejor los patrones de distribución de las especies de anfibios de Sudamérica.

Hay que destacar que este trabajo aporta información importante acerca de los patrones de distribución de los anfibios sudamericanos abarcando una gran proporción del continente. Amplía además el área de consideración de trabajos previos, incluyendo regiones ubicadas en latitudes mayores, como los son el Chaco Húmedo, Chaco Seco o la Pampa. Esto permitió realizar un análisis más completo sobre las áreas de formaciones vegetales abiertas de América del Sur (en especial sobre los Bosques Secos Estacionales Neotropicales) y realizar una comparación con regiones vecinas. El análisis de las áreas bajo estudio realizado mediante distintos tests permitió una comparación más completa de las regiones, teniendo en cuenta tanto los procesos ecológicos e históricos que influyen sobre la distribución de las especies. Además, los resultados obtenidos en el

UPGMA y la comparación con otros trabajos revalorizan el uso de este test, en especial como una primera aproximación al entendimiento de los patrones de distribución.

Por último, este estudio pone de manifiesto la necesidad de realizar muestreos en áreas con bajo número de registros, como las que existen en grandes extensiones del Chaco Seco (en especial en la provincia de Santiago del Estero y el oeste de Paraguay), la región de la Chiquitanía, el Bosque Atlántico Argentino y de Paraguay. Esto permitiría mejorar la precisión de los análisis empleadas en este trabajo y la utilización de otros tests como el NDM-VNDM o de biogeografía cladística, aproximando de una manera más precisa las relaciones existentes entre las regiones de Sudamérica.

BIBLIOGRAFIA

- Adámoli, J. 1999. Los humedales del Chaco y del Pantanal; pp. 87-95, in: A.I. Malvárez (ed.). Tópicos sobre Humedales Subtropicales y Templados en Sudamérica. Universidad de Buenos Aires. Montevideo: ORCYT.
- Aguiar, A.J.C. and G.A.R. Melo. 2008. Biogeografía de áreas abertas da América do Sul, com ênfase em abelhas da tribo Tapinotaspidini (Hymenoptera, Apidae). Anais do VIII Encontro sobre Abelhas 218-223.
- Almeida Prado, C.P. 2003. Estratégias reprodutivas em uma comunidade de anuros no Pantanal, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. [Tese de Doutorado]. Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. 150 pp.
- Almeida Prado, C.P., M. Uetanabaro and C.F. Haddad. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26(2): 211-221.
- Álvarez, B.B., J.A. Céspedes, R.H. Aguirre and E.F. Schaefer. 2000. Inventario de anfibios y reptiles del Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. *FACENA* 16: 127-139.
- Álvarez, B.B., R.H. Aguirre, J.A. Céspedes, A.B. Hernando and M.E. Tedesco. 2003. Herpetofauna del Iberá; pp. 101-180, in: B.B. Álvarez (ed.). Fauna del Iberá. Corrientes: EUDENE.
- Álvarez, B.B., J.A.R. García, J.A. Céspedes, A.B. Hernando, V.H. Zaracho, C.C. Calamante and R.H. Aguirre. 2009. Herpetofauna, provinces of Chaco and Formosa, Chaco Oriental region, north-eastern Argentina. *Check List* 5(1): 74-82.
- Anderson, M.J. and D.C. Walsh. 2013. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: what null hypothesis are you testing?. *Ecological Monographs* 83(4): 557-574.

- Arzabe, C., G. Skuk, G.G. Santana, F.R. Delfim, Y.C.C. Lima and S.H.M. Abrantes. 2005. Herpetofauna da area de Curimataú, Paraíba; pp. 259-273, in: F.S. Araujo, M.J.N. Rodal and M.R.V. Barbosa (eds.). Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Arzamendia, V., A.R. Giraudo and G.P. Bellini. 2015. Relaciones biogeográficas de los grandes ríos de la cuenca del Plata basadas en ensambles de serpientes. *Revista mexicana de biodiversidad* 86(3): 674-684.
- Bairos Moreira, L.F., D.S. Knauth and L. Maltchik. 2014. Checklist of amphibians in a rice paddy area in the Uruguayan savanna, southern Brazil. *Check List* 10(5): 1014-1019.
- Barroso de Andrade, E., J.R.S.A. Leite and G.V. de Andrade, 2014. Anurans from the municipality of Ilha Grande, Paraíba River Delta, Piauí, northeastern Brazil. *Herpetology Notes* 7: 219-226.
- Becker, C.G., C.R. Fonseca, C.F. Haddad, R.F. Batista and P.I. Prado. 2007. Habitat split and the global decline of amphibians. *Science* 318(5857): 1775-1777.
- Bellini, G.P., A.R. Giraudo, V. Arzamendia and E.G. Etchepare. 2015. Temperate snake community in South America: is diet determined by phylogeny or ecology?. *PLOS ONE* 10(5): e0123237.
- Bernarde, P.S. and L.D. Anjos. 1999. Distribuição espacial e temporal da anurofauna no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia: Anura). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Série Zoologia* 12: 111-140.
- Bernarde, P.S. and M.D.C. Kokubum. 1999. Anurofauna do Município de Guararapes, Estado de São Paulo, Brasil (Amphibia: Anura). *Acta Biologica Leopoldensia* 21(1): 89-97.
- Bernarde, P.S. and R.A. Machado. 2001. Riquezas de espécies, ambientes de reprodução e temporada da vocalização anurofauna em três barras do Paraná, Brasil (Amphibia: anura). *Cuadernos de Herpetología* 14(12): 93-104.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic rainforest anurans. *Journal of Herpetology* 32(4): 607-611.
- Bertoluci, J., R.A. Brassaloti, J.W. Ribeiro Júnior, V.M. Faria Nasser Vilela and H.O. Sawakuchi. 2007. Species composition and similarities among anuran assemblages of forest sites in southeastern Brazil. *Scientia Agricola* 64(4): 364-374.
- Biani, N.B., J.L. Vesprini and D.E. Prado. 2005. Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX; pp. 1-24, in: J.F. Goya, J.L. Frangi and M.F. Arturi. (eds.). *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. La Plata: Editorial da la Universidad de La Plata.
- Borges-Nojosa, D.M. and P. Cascon. 2005. Herpetofauna da área Reserva da Serra das Almas, Ceará; pp. 243-258, in: F.S. Araujo, M.J.N. Rodal and M.R.V. Barbosa (eds.). Análise das variações da

biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

- Borges-Nojosa, D.M. and E.M. dos Santos. 2005. Herpetofauna da área de Betânia e Floresta, Pernambuco; pp. 275-289, in: F.S. Araujo, M.J.N. Rodal and M.R.V. Barbosa (eds.). Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Brasileiro, C.A., R.J. Sawaya, M.C. Kiefer and M. Martins. 2005. Amphibians of an open Cerrado fragment in southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 5(2): 93-109.
- Brassaloti, R.A., D.C. Rossa-Feres and J. Bertoluci. 2010. Anurofauna da Floresta Estacional Semidecidual da Estação Ecológica dos Caetetus, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 10(1): 275-291.
- Bridarolli, M.E. and I.E. Di Tada. 1994. Biogeografía de los anfibios anuros de la región central de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 8(1): 63-82.
- Briguera, V., D. Tamburini, M.B. Kufner, G. Gavier, L. Giraud, R. Torres and V. Bechara. 2005. Herpetofauna en relictos de bosque chaqueño de la región de Mar Chiquita, Córdoba. *Cuadernos de Herpetología* 20(1): 25-31.
- Brooks, D.R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39(1): 14-30.
- Brooks, D.R. and M.G. Van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30(6): 819-825.
- Brown, J.H. and M.V. Lomolino. 2006. *Biogeografía*, 2 edition. Ribeirão Preto: Funpec. 691 pp.
- Bucher, E.H. 1982. Chaco and Caatinga-South American arid savannas, woodlands and thickets; pp. 48-79, in: B.J. Huntley and B.H. Walker (eds.). *Ecological studies: analysis and synthesis*. New York: Springer-Verlag.
- Bucher, E. and P.C. Huszar. 1999. Sustainable management of the Gran Chaco of South America: Ecological promise and economic constraints. *Journal of Environmental Management* 57(2): 99-108.
- Buckley, L.B. and W. Jetz. 2007. Environmental and historical constraints on global patterns of amphibian richness. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274(1614): 1167-1173.
- Burkart, R., N.O. Bárbaro, R.O. Sánchez and D.A. Gómez. 1999. *Ecorregiones de Argentina*. Buenos Aires: Administración de Parques Nacionales. 43 pp.
- Cabrera, A.L. and A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Washington: OEA. 120 pp.

- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Buenos Aires: Acme. 85 pp.
- Cacciali, P., F. Bauer and N. Martínez. 2015. Herpetofauna de la Reserva Natural del bosque Mbaracayú, Paraguay. *Kempffiana* 11(1): 29-47.
- Campilongo, J.E. 2017. Riqueza, diversidad filogenética y diversidad funcional de los anfibios del Gran Chaco. [Tesis de Grado]. Córdoba: Universidad Nacional de Córdoba. 37 pp.
- Cano, P.D. and G.C. Leynaud. 2010. Effects of fire and cattle grazing on amphibians and lizards in northeastern Argentina (Humid Chaco). *European Journal of Wildlife Research* 56(3): 411-420.
- Carvalho Pedrosa, I.M.M.D., T.B. Costa, R.G. Faria, F.G.R. França, D.O. Laranjeiras, T.C.S.P.D. Oliveira, C.N. Silva Palmeira, S. Torquato, T. Mott, G.H. Calazans Vieira and A.A. Garda. 2014. Herpetofauna of protected areas in the Caatinga III: The Catimbau National Park, Pernambuco, Brazil. *Biota Neotropica* 14(4): 1-12.
- Cei, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano. Nuova Serie, Monographia* 2:1-609.
- Cei, J.M. 1993. Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina : Herpetofauna de las selvas subtropicales, Puna y Pampas. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali. 949 pp.
- Céspedes, J.A., M.L. Lions, B.B. Álvarez and E.F. Schaefer. 2001. Inventario de anfibios y reptiles del Parque Nacional Chaco, Argentina. *Natura Neotropicalis* 32(2): 163-169.
- Cintra, C.E.D., H.L.R. Silva and N.J. Silva Jr. 2009. Herpetofauna, Santa Edwiges I and II hydroelectric power plants, state of Goiás, Brazil. *Check list* 5(3): 570-576.
- Colombo, P., A. Kindel, G. Vinciprova and L. Krause. 2008. Composição e ameaças à conservação dos anfíbios anuros do Parque Estadual de Itapeva, município de Torres, Rio Grande do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 8(3): 229-240.
- Colston, T.J., G.C. Costa and L.J. Vitt. 2010. Snake diets and the deep history hypothesis. *Biological Journal of the Linnean Society* 101(2): 476-486.
- Condez, T.H., R.J. Sawaya and M. Dixo. 2009. Herpetofauna dos remanescentes de Mata Atlântica da região de Tapiraí e Piedade, SP, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9(1): 157-185.
- Contreras-Medina, R. 2006. Los Métodos de análisis biogeográfico y su aplicación a la distribución de las Gimnospermas en México. *Interciencia* 31(3): 176-182.
- Costa Corrêa, L.L., D.E. Silva, D.M.M. Pazinato, V.S. Fraga and S.V. de Oliveira. 2014. Levantamento preliminar herpetofaunístico no Parque Ambiental Galeno Santos Mota, São Sepé, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Eletrônica em Gestão, Educação e Tecnologia Ambiental* 18(1): 92-98.

- Crisci, J.V., L. Katinas and P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica. 169 pp.
- Crisci, J.V., O.E. Sala, L. Katinas and P. Posadas. 2006. Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany* 19(1): 1-10.
- Crother, B.I. and C.M. Murray. 2011. Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography* 38(6): 1009-1015.
- Crother, B.I. and C.M. Murray. 2013. Parsimony analysis of endemism under the “areas of endemism as individuals” thesis. *Cladistics* 29(6): 571-573.
- Cruz, F.B., M.G. Perotti and L.A. Fitzgerald. 1992. Lista de anfibios y reptiles colectados en una localidad del chaco salteño. *Acta Zoológica Lilloana* 42(1): 101-107.
- Curi, L.M., J.A. Céspedes and B.B. Álvarez. 2014. Composición, distribución espacial y actividad de vocalización de un ensamble de anuros dentro de la región fitogeográfica del Chaco Oriental. *Revista mexicana de biodiversidad* 85(4): 1197-1205.
- Dal Vechio, F., R. Recoder, M.T. Rodrigues and H. Zaher. 2013. The herpetofauna of the Estação Ecológica de Uruçuí-Una, state of Piauí, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 53(16): 225-243.
- De Bastiani, V.I.M. and E.M. Lucas. 2013. Anuran diversity (Amphibia, Anura) in a Seasonal Forest fragment in southern Brazil. *Biota Neotropica* 13(1): 255-264.
- De Carvalho, C.J.B. and E.A.B. Almeida. 2011. *Biogeografia da América do Sul: padrões & processos*. São Paulo: ROCA. 306 pp.
- De Queiroz, K. and D.A. Good. 1997. Phenetic clustering in biology: a critique. *Quarterly Review of Biology* 72(1): 3-30.
- Díaz Gómez, J.M. 2007. Endemism in *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae) from the Argentinian Puna. *South American Journal of Herpetology* 2(1): 59-68.
- Diniz-Filho, J.A.F., T.N. Soares, J.S. Lima, R. Dobrovolski, V.L. Landeiro, M.P.D. Campos Telles, T.F. Rangel and L.M. Bini. 2013. Mantel test in population genetics. *Genetics and molecular biology* 36(4): 475-485.
- Dorado-Rodrigues, T.F., V.M.G. Layme, F.H.B. Silva, C. Nunes da Cunha and C. Strüssmann. 2015. Effects of shrub encroachment on the anuran community in periodically flooded grasslands of the largest Neotropical wetland. *Austral Ecology* 40(5): 547-557.
- Duellman, W.E. 1999. *Patterns of distribution of amphibians: a global perspective*. Baltimore: JHU Press. 633 pp.
- Duré, M.I., A.I. Kehr, E.F. Schaefer and F. Marangoni. 2008. Diversity of amphibians in rice fields from northeastern Argentina. *Interciencia* 33(7): 523-527.

- Filho, P.L. 2009. Padrões reprodutivos de anfíbios anuros em um agroecossistema no estado de Mato Grosso do Sul. [Dissertação de Mestrado]. Campo Grande: Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 30 pp.
- Funk, A. and K. Koláčková. 2012. Obojživelníci a plazi rezervace Laguna Blanca (Paraguay) a vědecké a environmentální aktivity nadace Para la Tierra a projektu FAUNA Paraguay. Herpetologické informace 11(1): 10-12.
- Gallardo, J.M. 1979. Composición, distribución y origen de la herpetofauna chaqueña; pp. 299-307, in: W.E. Duellman (ed.). The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Kansas: Monograph of the University of Kansas Museum of Natural History.
- Gambale, P.G., M. Woitovicz-Cardoso, R.R. Vieira, V.G. Batista, J. Ramos and R.P. Bastos. 2014. Composição e riqueza de anfíbios anuros em remanescentes de Cerrado do Brasil Central. Iheringia 104(1): 50-58.
- Gasparri, N.I. and H.R. Grau. 2005. Patrones regionales de deforestación en el subtrópico argentino y su contexto ecológico y socioeconómico; pp. 442-446, in: A. Brown, U. Martinez Ortiz, M. Acerbi and J. Corcuera (eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Giannini, N.P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. Systematic Biology 52(5): 684-695.
- Giaretta, A.A., M. Menin, K.G. Facure, M.N.D.C. Kokubum and J.C.D. Oliveira Filho. 2008. Species richness, relative abundance, and habitat of reproduction of terrestrial frogs in the Triângulo Mineiro region, Cerrado biome, southeastern Brazil. Iheringia 98(2): 181-188.
- Gini, A.C., K.A. Wood, M.F. Riveros and L.R. Nardelli. 2011. Anfíbios de la Bahía de Asunción (Distrito de la Capital, Paraguay). Reportes Científicos FACEN 2(1): 38-44.
- Ginzburg, R. and J. Adámoli. 2005. Situación ambiental en el Chaco Húmedo; pp. 103-129, in: A. Brown, U. Martinez Ortiz, M. Acerbi and J. Corcuera (eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Ginzburg, R., J. Adámoli, P. Herrera and S. Torrella. 2005. Los humedales del chaco: Clasificación, inventario y mapeo a escala regional. Misceláneas 14: 121-138.
- Giraudó, A.R. 2001. La diversidad de serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo (Argentina) Taxonomía, biogeografía y conservación. Corrientes: LOLA. 281 pp.
- Gobel, N., S. Cortizas, J.M. Mautone, C. Borteiro and G. Laufer. 2013. Predation of *Pseudis minuta* Günther 1858, by *Lethocerus annulipes* (Heteroptera: Belostomatidae). Cuadernos de herpetología 27(1): 63-63.

- Goloboff P.A., S. Farris and K. Nixon. 2000. TNT (Tree analysis using New Technology) (BETA). Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- Gomes de Carvalho, A.L., M. Ribeiro de Britto and D.S. Fernandes. 2013. Biogeography of the Lizard Genus *Tropidurus* Wied-Neuwied, 1825 (Squamata: Tropiduridae): Distribution, Endemism, and Area Relationships in South America. PLOS ONE 8(3): 1-14.
- Gomes dos Santos, T., D.C. Rossa-Feres and L. Casatti. 2007. Diversidade e distribuição espaço-temporal de anuros em região com pronunciada estação seca no sudeste do Brasil. Iheringia 97(1): 37-49.
- Gomes dos Santos, T., K. Kopp, M.R. Spies, R. Trevisan and S.Z. Cechin. 2008. Distribuição temporal e espacial de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. Iheringia, Série Zoologia 98(2): 244-253.
- Gonzales, L.A. 1998. La herpetofauna del Izozog. Ecología en Bolivia 31: 45-52.
- Gonzales, L.A., A. Muñoz and E. Cortéz. 2006. Primer reporte sobre la herpetofauna de la reserva natural “El Corbalán”, Tarija, Bolivia. Kempffiana 2(1): 72-94.
- Gordo, M. and Z. Campos. 2003. Listagem dos anuros da Estação Ecológica Nhumirim e arredores, Pantanal sul. Corumbá: Embrapa Pantanal. 21 pp.
- Gordo, M. and Z. Campos. 2004. Lista dos anuros da Estação Ecológica Nhumirim e das serras de entorno do Pantanal Sul. IV Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal.
- Gouveia, S.F. and R.G. Faria. 2015. Effects of Habitat Size and Heterogeneity on Anuran Breeding Assemblages in the Brazilian Dry Forest. Journal of Herpetology 49(3): 442-446.
- Guix, J.C., G. Llorente, A. Montori, M.A. Carretero and X. Santos. 2000. Una nueva área de elevada riqueza de anuros en el bosque lluvioso atlántico de Brasil. Boletín de la Asociación Herpetológica Española 11(2): 100-105.
- Ingaramo, M.D.R., E.G. Etchepare, B.B. Álvarez and E. Porcel. 2012. Riqueza y composición de la fauna de anuros en la región oriental de la Reserva Natural Provincial Esteros del Iberá, Corrientes, Argentina. Revista de Biología Tropical 60(2): 759-769.
- Ingaramo, M.D.R., F. Marangoni and R. Cajade. 2015. Herpetofauna de la Reserva Paleontológica del Arroyo Toropí, Bella Vista, Corrientes, Argentina. Cuadernos de herpetología 29(1): 69-75.
- Iop, S., V.M. Caldart, T.G. dos Santos and S.Z. Cechin. 2011. Anurans of Turvo State Park: testing the validity of Seasonal Forest as a new biome in Brazil. Journal of Natural History 45(39-40): 2443-2461.

- Jansen, M., A. Schulze, L. Werding and B. Streit. 2009. Effects of extreme drought in the dry season on an anuran community in the Bolivian Chiquitano region. *Salamandra* 45(4): 233-238.
- Juncá, F.A. 2006. Diversidade e uso de hábitat por anfíbios anuros em duas localidades de Mata Atlântica, no norte do estado da Bahia. *Biota Neotropica* 6(2): 1-8.
- Justo, C., M. Nieves, A. Pezzolano, A. Suárez, C. Quintana and R. Maneyro. 2013. Datos preliminares de los anuros (Amphibia, Anura) de la cuenca alta del arroyo Cuñapirú (Rivera, Uruguay). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 22(2): 72-83.
- Kacoliris, F.P., I. Berkunsky and J. Williams. 2006. Herpetofauna of the Argentinean Impenetrable Great Chaco. *Phyllomedusa* 5(2): 149-157.
- Kopp, K., L. Signorelli and R.P. Bastos. 2010. Distribuição temporal e diversidade de modos reprodutivos de anfíbios anuros no Parque Nacional das Emas e entorno, estado de Goiás, Brasil. *Iheringia* 100(3): 192-200.
- Lavilla, E.O., F.B. Cruz G.J. Scrocchi. 1995. Amphibiens et reptiles de la station biologique Los Colorados dans la province de Salta, Argentine (II). *Revue française d'aquariologie* 22(3-4): 117-128.
- Lavilla, E.O. 2005. Anfíbios de la Reserva El Bagual. *Temas de Naturaleza y Conservación- Monografías de Aves Argentina* 4: 119-153.
- Lescano, J.N., M.F. Bonino and M.S. Akmentins. 2013. Composición y riqueza de anfíbios y sus relaciones con las características de los sitios de reproducción en un sector de la Selva Atlántica de Misiones, Argentina. *Cuadernos de herpetología* 27(1): 35-46.
- Lescano, J.N., L.M. Bellis, L.E. Hoyos and G.C. Leynaud. 2015. Amphibian assemblages in dry forests: Multi-scale variables explain variations in species richness. *Acta Oecologica* (65-66): 41-50.
- Leynaud, G.C., N. Pelegrin and J.N. Lescano. 2006. Anfíbios y Reptiles; pp. 219-235, in: E.H. Bucher (eds). *Bañados del río Dulce y Laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina)*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias.
- Lipinski, V.M. and T.G. Santos. 2014. Estrutura e organização espacial de duas comunidades de anuros do bioma Pampa. *Iheringia* 104(4): 462-469.
- López, C.A. and W. Prado. 2008. Relevamiento *in situ* de la herpetofauna del Refugio Privado de Vida Silvestre El Cachapé, Provincia de Chaco (Argentina). *Aprona Boletín Científico* 40: 14-25.
- López, C.A. and S.J.E. Nazer. 2009. Anfíbios y Reptiles de la Reserva Privada Yaguaroundí (Misiones, Argentina). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 18: 13-34.

- Losos, J.B. 1994. Historical contingency and lizard community ecology; pp. 319–333, in: L.J. Vitt and E.R. Pianka (eds). *Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives*. New Jersey: Princeton University Press.
- Lucas, E.M. and V.B. Fortes. 2008. Frog diversity in the Floresta Nacional de Chapecó, Atlantic Forest of southern Brazil. *Biota Neotropica* 8(3): 51-61.
- Machado, R.A., P.S. Bernarde, S.A.A. Morato and L.D. Anjos. 1999. Análise comparada da riqueza de anuros entre duas áreas com diferentes estados de conservação no município de Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Zoologia* 16(4): 997-1004.
- Machado, R.A. 2004. *Ecologia de assembléias de anfíbios anuros no Município de Telemaco Borba, Paraná, Sul do Brasil*. [Tese de Doutorado]. Curitiba: Universidade Federal do Paraná. 128 pp.
- Maddison W. and D. Maddison. 2011. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 2.75, build 564.
- Magalhães Junior, A.J.C. 2009. *Anurofauna de áreas da Caatinga de Pernambuco*. [Dissertação de Mestrado]. Recife: Universidade Federal de Pernambuco. 112 pp.
- Maneyro, R. 2008. Checklist of anurans (Amphibia, Anura) from “Campo del Abasto” and surroundings, Rivera department, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 17: 34-41.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate statistical methods: a primer*. London: Chapman & Hall.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer research* 27(1): 209-220.
- Martori, R., L. Aun, F.L. Gallego and C. Rozzi Giménez. 2005. Temporal variation and size class distribution in a herpetological assemblage from Córdoba, Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 19(1): 35-52.
- Maturo, H.M., L.J. Oakley and D.E. Prado. 2005. Vegetación y posición fitogeográfica de la Reserva El Bagual. *Temas de Naturaleza y Conservación-Monografías de Aves Argentina* 4: 61-96.
- Mereles, F., J.L. Cartes, R.P. Clay, P. Cacciali, C. Paradedá, O. Rodas and A. Yanosky. 2013. Análisis cualitativo para la definición de las ecorregiones de Paraguay occidental. *Paraquaria Natural* 1(2): 12-20.
- Mesquita, D.O., G.R. Colli, F.G. França and L.J. Vitt. 2006. Ecology of a Cerrado lizard assemblage in the Jalapão region of Brazil. *Copeia* 2006(3): 460-471.
- Morais, A.R., R.P. Bastos, R. Vieira and L. Signorelli. 2012. Herpetofauna of the Floresta Nacional de Silvânia, a Cerrado remnant in Central Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 7(2): 114-121.

- Morrone, J.J. and J.M. Carpenter. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10(2): 99-153.
- Morrone, J.J. 2000. What is the Chacoan subregion? *Neotropica* 46: 51-68.
- Morrone, J.J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe; pp. 267-275. in: C. Costa, S.A. Vanin, J.M. Lobo and A. Melic. Proyecto de Red Iberoamérica de Biogeografía y Entomología Sistemática, PRIBES.
- Morrone, J.J. 2005. Cladistic biogeography: identity and place. *Journal of Biogeography* 32(7): 1281-1284.
- Morrone, J.J. 2009. *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press. 304 pp.
- Morrone, J.J. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41(5): 842-854.
- Motte, M., M.E. Tedesco, J.A. Céspedes, N. Martínez, V. Zaracho and V. Yanosky. 2015. Contribución al conocimiento de la herpetofauna de Bahía Negra y sus alrededores, Departamento Alto Paraguay, Paraguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 24(1): 11-21.
- Naumann, M. 2006. *Atlas del Gran Chaco Sudamericano*. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Buenos Aires: ErreGé & Asoc. 92 pp.
- Nori, J., J.M. Diaz Gomez and G.C. Leynaud. 2012. Biogeographic regions of Central Argentina based on snake distribution: evaluating two different methodological approaches. *Journal of Natural History* 45(17-18): 1005-1020.
- Núñez, K. 2012. La herpetofauna de un fragmento de Bosque Atlántico en el Departamento de Itapúa, Paraguay. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 23(2): 47-52.
- Núñez, K. and A. Weiler. 2015. Ensamble de anuros de la Estancia Montaña en el Chaco Seco (Boquerón, Paraguay). *Comunicación* 6(1): 41-44.
- Oakley, L.J. and D.E. Prado. 2011. El dominio de los bosques secos estacionales neotropicales y la presencia del arco Pleistocénico en la República del Paraguay. *Rojasiana* 10(1): 55-75.
- Oda, F.H., R. Pereira Bastos and M.A.C.S. Lima. 2009. Taxocenose de anfíbios anuros no Cerrado do Alto Tocantins, Niquelândia, Estado de Goiás: diversidade, distribuição local e sazonalidade. *Biota Neotropica* 9(4): 219-232.

- Oksanen, J.F., G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O'Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens and H. Wagner. 2015. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2-1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliveira Araujo, C.D., T.H. Condez and R.J. Sawaya. 2009. Anfíbios Anuros do Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus, sudeste do Brasil, e suas relações com outras taxocenoses no Brasil. *Biota Neotropica* 9(2): 77-98.
- Oliveira Araujo, C.D., T.H. Condez, R.P. Bovo, F.D.C. Centeno and A.M. Luiz. 2010. Amphibians and reptiles of the Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), SP: an Atlantic Forest remnant of southeastern Brazil. *Biota Neotropica* 10(4): 257-274.
- Oliveira Neves, M. D. 2015. Anfíbios da Serra Negra, Zona da Mata de Minas Gerais, e padrões de distribuição dos anuros da Serra da Mantiqueira e sul do Espinhaço. [Mestrado Dissertação]. Minas Gerais: Universidade Federal de Viçosa. 76 pp.
- Oliveira Pereira, T.C.S. 2012. Ecologia trófica em uma taxocenose de anfíbios: estrutura, filogenia e especialização individual [Mestrado Dissertação]. Natal: Universidade Federal do Rio Grande do Norte. 57 pp.
- Olson, D.M., E. Dinerstein, E.D. Wikramanayake, N.D. Burgess, G.V. Powell, E.C. Underwood, J.A. D'Amico, I. Itoua, H.E. Strand, J.C. Morrison, C.J. Loucks, T.F. Allnutt, T.H. Ricketts, Y. Kura, J.F. Lamoreux, W.W. Wettengel, P. Hedao and K.R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51(11): 933-938.
- Paiva Affonso, I., P.G. Gambale, F.H. Oda and B.R. Pereira. 2013. Anurans from a degraded area in a seasonally semi-deciduous forest in Southern Brazil/Anuros de una zona degradada en un bosque estacional semideciduo del sur de Brasil. *Herpetotropicos* 9(1-2): 69-79.
- Pansonato, A., T. Mott and C. Strüssmann. 2011. Anuran amphibians' diversity in a northwestern area of the Brazilian Pantanal. *Biota Neotropica* 11(4): 77-86.
- Pavan, D. 2007. Assembléias de répteis e anfíbios do Cerrado ao longo da bacia do rio Tocantins e o impacto do aproveitamento hidrelétrico da região na sua conservação. [Tese de Doutorado]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 414 pp.
- Pennington, R.T., D.E. Prado and C.A. Pendry. 2000. Neotropical Seasonally Dry Forests and Quaternary Vegetation Changes. *Journal of Biogeography* 27(2): 261-273.
- Pennington, R.T., G.P. Lewis and J.A. Ratter. 2006. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of neotropical savannas and seasonally dry forests; pp. 1-29, in: R.T.

- Pennington, G.P. Lewis and J.A. Ratter (eds.). Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography and conservation. Boca Raton: CRC Press Taylor.
- Perotti, M.G. 1994. Aportes preliminares sobre la reproducción en una comunidad de anuros Chaqueños en Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 8(1): 39-50.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics* 4(1): 53-74.
- Pinto-Viveros, M.A., D.M. García-Durán, K. Mano-Cuellar and J.N. Pinto-Ledezma. 2015. Listado de anfibios y reptiles de la propiedad Juan Deriba, Santa Cruz-Bolivia. *Kempffiana* 11(1): 70-75.
- Placci, L. 1995. Estructura y comportamiento fenológico en relación a un gradiente hídrico en bosques del Este de Formosa, Argentina. [Disertación Doctoral]. La Plata: Universidad Nacional de La Plata.
- Placi, G. and S. Holz. 2005. Patrón de paisajes de bosque del Chaco Oriental; pp. 1-31, in: J.F. Goya, J.L. Frangi and M.F. Arturi. (eds.). *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*. La Plata: Editorial da la Universidad de La Plata.
- Porzecanski, A.L. and J. Cracraft. 2005. Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the South American aridlands. *Journal of Biogeography* 32(2): 261-275.
- Pough, F.H., R.M. Andrews, J.E. Cadle, M.L. Crump, A.H. Savitzky and K.D. Wells. 2004. *Herpetology*. Pearson Prentice-Hall: New Jersey. 690 pp.
- Prado, D.E., P.E. Gibbs, A. Pott and V.J. Pott. 1992. Chaco-Pantanal transition in Southern Mato Grosso (Brazil); pp. 451-470, in: P.A. Furley, J. Proctor and J.A. Ratter (eds.). *Nature & Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*. London: Chapman & Hall.
- Prado, D.E. 1993a. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I: A review. *Contribution to the study of flora and vegetaion of the Chaco.V. Candollea* 48(1): 145-172.
- Prado, D.E. 1993b. What is the Gran Chaco vegetation in South America? II: A redefinition. *Contribution to the study of the flora and vegetation of the Chaco. VII. Candollea* 48(2): 615-629.
- Prado, D.E. and P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80(4): 902-927.
- Prado, D.E. 2000. Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57(3): 437-461.

- Prigioni, C., C. Borteiro and F. Kolenc. 2011. Amphibia and Reptilia, Quebrada de los Cuervos, Departamento de Treinta y Tres, Uruguay. *Check List* 7(6): 763-767.
- Quintela, F.M., R.P. Martins and D. Loebmann. 2010. Composição e uso do habitat pela herpetofauna em uma área de mata paludosa da Planície Costeira do Rio Grande do Sul, extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências* 9(1): 6-11.
- R Core Team. 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Rabinovich, J.E., and E.H. Rapoport. 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *Journal of Biogeography* 2(3): 141-157.
- Ribeiro, R.D.S., G.T.B.T.D. Egito and C.F.B. Haddad. 2005. Chave de identificação: anfíbios anuros da vertente de Jundiá da Serra do Japi, Estado de São Paulo. *Biota Neotropica* 5(2): 235-247.
- Ribeiro-Júnior, J.W. and J. Bertoluci. 2009. Anuros do cerrado da Estação Ecológica e da Floresta Estadual de Assis, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 9(1): 207-216.
- Ringuélet, R.A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2 (3): 1-122.
- Rivas-Martinez, S. and G. Navarro. 1994 Mapa biogeográfico de Suramérica. Madrid: Publicados por los autores.
- Rivero, A.L.B. and H. López Rojas. 2013. Análisis biogeográfico de los peces characiformes de Venezuela. *Acta Biológica Colombiana* 18(1): 69-86.
- Roberto, I.J., S.C. Ribeiro and D. Loebmann. 2013. Amphibians of the state of Piauí, Northeastern Brazil: a preliminary assessment. *Biota Neotropica* 13(1): 322-330.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography; pp. 437-481, in: A.A. Myers and P.S. Giller (eds.). *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London: Chapman and Hall.
- Rosen, B.R. 1992. Empiricism and the biogeographical black box: concepts and methods in marine palaeobiogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 171-205.
- Sanderson, M.J., A. Purvis and C. Henze. 1998. Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life. *Trends in Ecology & Evolution* 13(3): 105-109.
- Sandoval, M.L. and R.M. Barquez. 2013. The Chacoan bat fauna identity: patterns of distributional congruence and conservation implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 86: 75-94.
- Santana, D.J., S. Mângia, R.R.D. Silveira-Filho, L.C.D. Silva Barros, I. Andrade, M.F. Napoli, F. Juncá and A.A. Garda. 2015. Anurans from the Middle Jaguaribe River Region, Ceará State, Northeastern Brazil. *Biota Neotropica* 15(3): 1-8.

- Santos, T.G., T.D.S. Vasconcelos, D.C. Rossa-Feres and C.F. Haddad. 2009. Anurans of a seasonally dry tropical forest: Morro do Diabo State Park, São Paulo state, Brazil. *Journal of Natural History* 43(15-16): 973-993.
- Schalk, C.M., M. Senzano and R.L. Cuellar. 2013. Inventory of the amphibians and reptiles from a locality in the Kaa-Iya of the Gran Chaco National Park, Bolivia. *Kempffiana* 9(1): 26-33.
- Serafim, H., S. Ienne, P.J.P. Cicchi and J. Jim. 2008. Anurofauna de remanescentes de floresta Atlântica do município de São José do Barreiro, estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 8(2): 68-78.
- Sigrist, M.S. and C.J.B. Carvalho. 2009. Historical relationships among areas of endemism in the tropical South America using Brooks Parsimony Analysis (BPA). *Biota Neotropica* 9(4): 79-90.
- Silva Jr, N.J., C.E.D. Cintra, H.L.R. Silva, M.C. Costa, C.A. Souza, A.A. Pachêco Jr and F.A. Gonçalves. 2009. Herpetofauna, Ponte de Pedra Hydroelectric Power Plant, states of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 5(3): 518-525.
- Silveira, A.L. 2006. Anfíbios do município de João Pinheiro, uma área de cerrado no noroeste de Minas Gerais, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 64(2): 131-139.
- Smith, P., P. Cacciali, K. Atkinson, H. Pheasey and M. Motte. 2012. New distributional records of amphibians for departamento San Pedro, Paraguay (Amphibia). *Check List* 8(5): 903-907.
- Souza, F.L., M. Uetanabaro, P. Landgraf-Filho, L. Piatti and C. Prado. 2010. Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 6(3): 470-475.
- Souza, F.L., F.I. Martins and J. Raizer. 2014. Habitat heterogeneity and anuran community of an agroecosystem in the Pantanal of Brazil. *Phyllomedusa* 13(1): 41-50.
- Straube, F.C. and A. Di Giacomo. 2004. Avifauna das Regiões Subtropical e Temperada do Neotropical. *Ciência & Ambiente* 35:137-166.
- Strüssmann, C., C.P. Almeida Prado, M. Uetanabaro and V.L. Ferreira. 2000. Amphibian and Reptile survey of selected localities in the southern Pantanal flood-plains and surrounding Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil; pp. 98-102, in: W.P. Willink, B. Chernoff, L.E. Alonso, J.R. Montambault and R. Lourival (eds.). A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Washington, DC: RAP Bulletin of Biological Assessment 18.
- Stuart, S.N., J.S. Chanson, N.A. Cox, B.E. Young, A.S.L. Rodrigues, D.L. Fischman and R.W. Waller. 2004. Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science* 306(5702): 1783-1786.

- Stuart, S., J. Chanson, N. Cox and B. Young. 2006. El estado global de los anfibios; pp. 19-41, in: A. Angulo, J.V. Rueda-Almonacid, J.V. Rodríguez-Mahecha and E. La Marca (eds.). Técnicas de Inventario y Monitoreo para los Anfibios de la Región Tropical Andina. Bogotá: Serie Manuales de Campo (2), Conservación Internacional.
- Szumik, C.A., F. Cuezco, P.A. Goloboff and A.E. Chalup. 2002. An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology* 51(5): 806-816.
- Szumik, C.A. and P.A. Goloboff. 2004. Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic biology* 53(6): 968-977.
- Thomé, M.T.C. 2006. Diversidade de anuros e lagartos em fisionomias de Cerrado na região de Itirapina, sudeste do Brasil. [Dissertação de Mestrado]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 59 pp.
- Toledo, L.F., J. Zina and C.F. Haddad. 2003. Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anfíbios anuros do município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment* 3(2): 136-149.
- Uetanabaro, M., F.L. Souza, P. Landgraf Filho, A.F. Beda and R.A. Brandão. 2007. Anfíbios e répteis do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Biota Neotropica* 7(3): 279-289.
- Valdujo, P.H., R.S. Recoder, M.M. Vasconcelos and A.S. Portella. 2009. Amphibia, Anura, São Desidério, western Bahia uplands, northeastern Brazil. *Check List* 5(4): 903-911.
- Vaira, M., M. Akmentins, M. Attademo, D. Baldo, D. Barrasso, S. Barrionuevo, N. Basso, B. Blotto, S. Cairo, R. Cajade, J. Céspedes, V. Corbalán, P. Chilote, M. Duré, C. Falcione, D. Ferraro, R.F. Gutierrez, M.d.R. Ingaramo, C. Junges, R. Lajmanovich, J.N. Lescano, F. Marangoni, L. Martinazzo, R. Marti, L. Moreno, G.S. Natale, J.M. Pérez Iglesias, P. Peltzer, L. Quiroga, S. Rosset, E. Sanabria, L. Sanchez, C. Úbeda, E. Schaefer and V. Zaracho. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26(1): 136-159.
- Van-Silva, W., A.G. Guedes, P.L. Azevedo-Silva, F.F. Gontijo, R.S. Barbosa, G.R. Aloísio and F.C.G. Oliveira. 2007. Herpetofauna, Espora hydroelectric power plant, state of Goiás, Brazil. *Check List* 3(4): 338-345.
- Vanzolini, P.E. 1963. Problemas faunísticos do Cerrado; pp. 307-321, in: M.G. Ferri (Ed.). *Simpósio sobre o Cerrado*. São Paulo: Universidade de São Paulo.

- Vasconcelos, T.D.S. and D.C. Rossa-Feres. 2005. Diversidade, distribuição espacial e temporal de anfíbios anuros (Amphibia, Anura) na região noroeste do estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 5(2): 137-150.
- Vaz-Silva, W., A.G. Guedes, P.L. de Azevedo-Silva, F.F. Gontijo, R.S. Barbosa, G.R. Aloísio and F.C.G. de Oliveira. 2007. Herpetofauna, Espora hydroelectric power plant, state of Goiás, Brazil. *Check List* 3(4): 338-345.
- Vieira Zanella, F.C. 2011. Evolução da biota da diagonal de formações abertas secas da América do Sul; pp. 198-220, in: C.J.B. de Carvalho and E.A.B. Almeida (eds.). *Biogeografia da América do Sul: padrões & processos*. São Paulo: Roca.
- Watanabe, K. 1998. Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyological Research* 45(3): 259-270.
- Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck and M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics* 33(1): 475-505.
- Wells, K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press. 1400 pp.
- Werneck, F.P. and G.R. Colli. 2006. The lizard assemblage from Seasonally Dry Tropical Forest enclaves in the Cerrado biome, Brazil, and its association with the Pleistocenic Arc. *Journal of Biogeography* 33(11): 1983-1992.
- Werneck, F.P. 2011. The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews* 30(13): 1630-1648.
- Werneck, F.P., T. Gamble, G.R. Colli, M.T. Rodrigues and J.W. Sites Jr. 2012. Deep diversification and long-term persistence in the South American 'dry diagonal': integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution; international journal of organic evolution* 66(10): 3014-3034.
- Wiens, J.A. 1977. On Competition and Variable Environments: Populations may experience "ecological crunches" in variable climates, nullifying the assumptions of competition theory and limiting the usefulness of short-term studies of population patterns. *American Scientist* 65(5): 590-597.
- Wood, K.A., E.O. Lavilla and B.R. Garcete-Barrett. 2013. Anuros de la Reserva de recursos manejados Ybyturuzú. Un enfoque sobre su estado de conservación. *FACEN* 4(1): 21.33.
- WorldClim - Global Climate Data (1950-2000). Version 1.4. Accessed at <http://www.worldclim.org>, 10 September 2016.

- Xavier, A.L. and M.F. Napoli. 2011. Contribution of environmental variables to anuran community structure in the Caatinga Domain of Brazil. *Phyllomedusa* 10(1): 45-64.
- Xavier, A.L., T.B. Guedes and M.F. Napoli. 2015. Biogeography of anurans from the poorly known and threatened coastal sandplains of eastern Brazil. *PLOS ONE* 10(6): e0128268.
- Zaracho, V.H., M.D.R. Ingaramo, R.V. Semhan, E.G. Etchepare, J.L. Acosta, A.C. Falcione and B.B. Álvarez. 2014. Herpetofauna de la Reserva Natural Provincial Isla Apipé Grande (Corrientes, Argentina). *Cuadernos de Herpetología* 28(2): 153-160.
- Zimmerman, B. and D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. *Journal of biogeography* 23(1): 27-46.
- Zina, J., J. Enns, S.C.P. Pinheiro, C.F.B. Haddad and L.F. de Toledo. 2007. Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do Estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do estado, sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 7(2): 49-57.

Bibliografía empleada en la elaboración del Superárbol del CPO y el BPA:

- Abreu, R.O.D. 2013. Análise filogenética do grupo de *Dendropsophus decipiens* (Lutz, 1925)(Amphibia: Anura: Hylidae). [Mestrado Dissertação]. Salvador: Universidade Federal da Bahia. 86 pp.
- Aguiar, O., M. Bacci, A.P. Lima, D. Rossa-Feres, C.F.B. Haddad and S.M. Recco-Pimentel. 2007. Phylogenetic relationships of *Pseudis* and *Lysapsus* (Anura, Hylidae, Hylinae) inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Cladistics* 23(5): 455-463.
- Beçak, M.L. and W. Beçak. 1974. Studies on polyploid amphibians: karyotype evolution and phylogeny of the genus *Odontophrynus*. *Journal of Herpetology* 8(4): 337-341.
- Berneck, B.V., C.F.B. Haddad, M.L. Lyra, C.A. Cruz and J. Faivovich. 2016. The Green Clade grows: A phylogenetic analysis of *Aplastodiscus* (Anura; Hylidae). *Molecular phylogenetics and evolution* 97: 213-223.
- Bruschi, D.P., C.S. Busin, L.F. Toledo, G.A. Vasconcellos, C. Strussmann, L.N. Weber, A.P. Lima, J.D. Lima and S.M. Recco-Pimentel. 2013. Evaluation of the taxonomic status of populations assigned to *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura, Hylidae, Phyllomedusinae) based on molecular, chromosomal, and morphological approach. *BMC genetics* 14: 70.
- Brusquetti, F., M. Jansen, C. Barrio-Amorós, M. Segalla and C.F.B. Haddad. 2014. Taxonomic review of *Scinax fuscomarginatus* (Lutz, 1925) and related species (Anura; Hylidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 171(4): 783-821.

- Camacho Badani, T. 2013. Sistemática del Complejo *Pristimantis conspicillatus* y *Pristimantis peruvianus* (Anura: Craugastoridae). [Mestrado Dissertação]. Quito: Pontificia Universidad Católica del Ecuador. 128 pp.
- Canedo, C. and C.F.B. Haddad. 2012. Phylogenetic relationships within anuran clade Terrarana, with emphasis on the placement of Brazilian Atlantic rainforest frogs genus *Ischnocnema* (Anura: Brachycephalidae). *Molecular phylogenetics and evolution* 65(2): 610-620.
- Clemente-Carvalho, R.B.G., J. Klaczko, S.I. Perez, A.C. Alves, C.F.B. Haddad and S.F. Dos Reis. 2011. Molecular phylogenetic relationships and phenotypic diversity in miniaturized toadlets, genus *Brachycephalus* (Amphibia: Anura: Brachycephalidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61(1): 79-89.
- de Sá, R.O., J.W. Streicher, R. Sekonyela, M.C. Forlani, S.P. Loader, E. Greenbaum, S. Richards and C.F. Haddad. 2012. Molecular phylogeny of microhylid frogs (Anura: Microhylidae) with emphasis on relationships among New World genera. *BMC Evolutionary Biology* 12: 241.
- de Sá, R.O., T. Grant, A. Camargo, W.R. Heyer, M.L. Ponssa and E. Stanley. 2014. Systematics of the Neotropical Genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the Relevance of Non-molecular Evidence, and Species Accounts. *South American Journal of Herpetology* 9(S1): 1-128.
- Dias, P.H.S., R.C Amaro, A.M.P.T. Carvalho-e-Silva and M.T. Rodrigues. 2013. Two new species of *Proceratophrys* Miranda-Ribeiro, 1920 (Anura; Odontophrynidae) from the Atlantic forest, with taxonomic remarks on the genus. *Zootaxa* 3682(2): 277-304.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics* 18(4): 367-393.
- Faivovich, J., D.P. Ferraro, N.G. Basso, C.F.B. Haddad, M.T. Rodrigues, W.C. Wheeler and E.O. Lavilla. 2012. A phylogenetic analysis of *Pleurodema* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae) based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with comments on the evolution of anuran foam nests. *Cladistics* 28(5): 460-482.
- Faivovich, J., L. Nicoli, B.L. Blotto, M.O. Pereyra, D. Baldo, J.S. Barrionuevo, M. Fabrezi, E.R. Wild and C.F.B. Haddad. 2014. Big, bad, and beautiful: phylogenetic relationships of the horned frogs (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 9(3): 207-227.
- Forlani, M.D.C. 2010. Morfologia do gênero *Chiasmocleis* Méhely, 1904 (Anura, Microhylidae, Gastrophryninae), e suas implicações filogenéticas [Mestrado Dissertação]. São Paulo: Universidade de São Paulo. 138 pp.
- Fouquet, A., B.P. Noonan, M. Blanc and V.G. Dill Orrico. 2011. Phylogenetic position of *Dendropsophus gaucheri* (Lescure and Marty 2000) highlights the need for an in-depth

investigation of the phylogenetic relationships of *Dendropsophus* (Anura: Hylidae). *Zootaxa* 3035: 59-67.

- Fouquet, A., B.L. Blotto, M.M. Maronna, V.K. Verdade, F.A. Junca, R. de Sá and M.T. Rodrigues. 2013. Unexpected phylogenetic positions of the genera *Rupirana* and *Crossodactylodes* reveal insights into the biogeography and reproductive evolution of leptodactylid frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 67(2): 445-457.
- Fouquet, A., C. Santana Cassini, C.F.B. Haddad, N. Pech and M. Trefaut Rodrigues. 2014. Species delimitation, patterns of diversification and historical biogeography of the Neotropical frog genus *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Biogeography* 41(5): 855-870.
- Guayasamin, J.M. 2007. Phylogeny, taxonomy, character evolution, and biogeography of glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae). [Doctoral Dissertation]. Kansas: University of Kansas. 235 pp.
- Köhler, J., D. Koscinski, J.M. Padial, J.C. Chaparro, P. Handford, S.C. Loughheed and I. De la Riva. 2010. Systematics of Andean gladiator frogs of the *Hypsiboas pulchellus* species group (Anura, Hylidae). *Zoologica scripta* 39(6): 572-590.
- Lourenço, L.B., C.P. Targueta, D. Baldo, J. Nascimento, P.C. Garcia, G.V. Andrade, C.F.B. Haddad and S.M. Recco-Pimentel. 2015. Phylogeny of frogs from the genus *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae) inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. *Molecular phylogenetics and evolution* 92: 204-216.
- Medeiros, L.R., L.B. Lourenço, D.C. Rossa-Feres, A.P. Lima, G.V. Andrade, A.A. Giaretta, G.T.B. Tabosa Egito and S.M. Recco-Pimentel. 2013. Comparative cytogenetic analysis of some species of the *Dendropsophus microcephalus* group (Anura, Hylidae) in the light of phylogenetic inferences. *BMC genetics* 14: 59.
- Miranda, N.E.D.O., N. Medeiros Maciel, K. Pêsoa Tepedino and A. Sebben. 2014. Internal larval characters in anuran systematic studies: a phylogenetic hypothesis for *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53(1): 55-66.
- Pereira Pinheiro, P.D. 2013. Filogenia morfológica de *Hypsiboas* (Wagler, 1830) (HYLIDAE: HYLINAE: COPHOMANTINI) com ênfase nos grupos de *H. albopunctatus* e *H. semilineatus sensu* Faivovich et al. (2005). [Mestrado Dissertação]. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 84 pp.
- Pereyra, M.O., D. Baldo, B.L. Blotto, P.P. Iglesias, M.T. Thomé, C.F.B. Haddad, C. Barrios-Amorós, R. Ibáñez and J. Faivovich. 2016. Phylogenetic relationships of toads of the *Rhinella granulosa* group (Anura: Bufonidae): a molecular perspective with comments on hybridization and introgression. *Cladistics* 32(1): 36-53.

- Pinto-Sánchez, N.R., R. Ibáñez, S. Madriñán, O.I. Sanjur, E. Bermingham and A.J. Crawford. 2012. The great American biotic interchange in frogs: multiple and early colonization of Central America by the South American genus *Pristimantis* (Anura: Craugastoridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62(3): 954-972.
- Ponssa, M.L. 2008. Cladistic analysis and osteological descriptions of the frog species in the *Leptodactylus fuscus* species group (Anura, Leptodactylidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(3): 249-266.
- Pyron, R.A., and J.J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61(2): 543-583.
- Nuin, P.A. and F.C. do Val. 2005. Phylogenetic analysis of the subfamily Hylodinae (Anura, Leptodactylidae) based on morphological characters. *Amphibia-Reptilia* 26(2): 139-147.
- Rada García, M.A. 2014. Sistemática filogenética das pererecas das famílias Centrolenidae e Allophrynidae (Amphibia: Anura). [Doutorado Dissertação]. Porto Alegre: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. 214 pp.
- Rivera-Correa, M. and V.G. Orrico. 2013. Description and phylogenetic relationships of a new species of treefrog of the *Dendropsophus leucophyllatus* group (Anura: Hylidae) from the Amazon basin of Colombia and with an exceptional color pattern. *Zootaxa* 3686(4): 447-460.
- Rosset, S.D., D. Baldo, C. Lanzone and N.G. Basso. 2006. Review of the geographic distribution of diploid and tetraploid populations of the *Odontophrynus americanus* species complex (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Herpetology* 40(4): 465-477.
- Van Bocxlaer, I., S.P. Loader, K. Roelants, S.D. Biju, M. Menegon and F. Bossuyt. 2010. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. *Science* 327(5966): 679-682.
- Veiga-Menoncello, A.C., L.B. Lourenco, C. Struessmann, D.C. Rossa-Feres, G.V. Andrade, A.A. Giaretta and S.M. Recco-Pimentel. 2014. A phylogenetic analysis of *Pseudopaludicola* (Anura) providing evidence of progressive chromosome reduction. *Zoologica Scripta* 43(3): 261-272.
- Vieira, K.D.A. 2010. Análise filogenética de *Sphaenorhynchus* Tschudi, 1838 (Anura: Hylidae). [Mestrado Dissertação]. Porto Alegre: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. 170 pp.
- Weber, L.N., V.K. Verdade, L. Salles, A. Fouquet, and S.P. Carvalho-e-Silva. 2011. A new species of *Cycloramphus* Tschudi (Anura: Cycloramphidae) from the Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Southeastern Brazil. *Zootaxa* 2737(1): 19-33.

Wiens, J.J., C.A. Kuczynski, X. Hua and D.S. Moen. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55(3): 871-882.

ANEXO 1

Familias y especies utilizadas en los análisis del UPGMA, PAE, BPA y CPO.

FAMILIAS Y ESPECIE	UPGMA – CPO (299 sp.)	PAE-BPA (74 sp.)
ALSODIDAE		
<i>Limnomedussa macroglossa</i>	X	-
AROMOBATIDAE		
<i>Allobates goianus</i>	X	-
<i>Allobates olfersioides</i>	X	-
BRACHYCEPHALIDAE		
<i>Brachycephalus ephippium</i>	X	-
<i>Brachycephalus hermogenesi</i>	X	-
<i>Ischnocnema gehrti</i>	X	-
<i>Ischnocnema guentheri</i>	X	-
<i>Ischnocnema henselii</i>	X	-
<i>Ischnocnema hoehnei</i>	X	-
<i>Ischnocnema juipoca</i>	X	-
<i>Ischnocnema parva</i>	X	-
<i>Ischnocnema penaxavantino</i>	X	-
BUFONIDAE		
<i>Dendrophryniscus brevipollicatus</i>	X	-
<i>Frostius pernambucensis</i>	X	-
<i>Melanophryniscus atroluteus</i>	X	X
<i>Melanophryniscus cupreuscapularis</i>	-	X
<i>Melanophryniscus devincenzii</i>	X	-
<i>Melanophryniscus dorsalis</i>	X	-
<i>Melanophryniscus fulvoguttatus</i>	X	X
<i>Melanophryniscus klapenbachi</i>	X	X
<i>Melanophryniscus krauczuki</i>	-	X
<i>Melanophryniscus paraguayensis</i>	-	X
<i>Melanophryniscus sanmartini</i>	X	-
<i>Rhaebo guttatus</i>	X	-
<i>Rhinella achavali</i>	X	-
<i>Rhinella arenarum</i>	X	X
<i>Rhinella azarai</i>	X	X
<i>Rhinella bergi</i>	X	X
<i>Rhinella cerradensis</i>	X	-
<i>Rhinella crucifer</i>	X	-
<i>Rhinella dorbignyi</i>	X	-

<i>Rhinella fernandezae</i>	X	X
<i>Rhinella granulosa</i>	X	-
<i>Rhinella henseli</i>	X	-
<i>Rhinella icterica</i>	X	-
<i>Rhinella jimi</i>	X	-
<i>Rhinella major</i>	X	X
<i>Rhinella margaritifera</i>	X	-
<i>Rhinella mirandaribeiroi</i>	X	-
<i>Rhinella ocellata</i>	X	-
<i>Rhinella orntata</i>	X	-
<i>Rhinella rubescens</i>	X	-
<i>Rhinella schneideri</i>	X	X
<i>Rhinella scitula</i>	X	-
<i>Rhinella veredas</i>	X	-
CENTROLENIDAE		
<i>Vitreorana eurygnatha</i>	X	-
<i>Vitreorana uranoscopa</i>	X	-
CERATOPHRYDAE		
<i>Ceratophrys aurita</i>	X	-
<i>Ceratophrys cornuta</i>	X	-
<i>Ceratophrys cranwelli</i>	X	X
<i>Ceratophrys joazeirensis</i>	X	-
<i>Chacophrys pierottii</i>	X	X
<i>Lepidobatrachus asper</i>	X	X
<i>Lepidobatrachus laevis</i>	X	X
<i>Lepidobatrachus llanensis</i>	X	X
CRAUGASTORIDAE		
<i>Barycholos ternetzi</i>	X	-
<i>Eleutherodactylus bilineatus</i>	X	-
<i>Haddadus aramunha</i>	X	-
<i>Haddadus binotatus</i>	X	-
<i>Pristimantis fenestratus</i>	X	-
<i>Pristimantis paulodutraii</i>	X	-
<i>Pristimantis ramagii</i>	X	-
<i>Pristimantis vinhai</i>	X	-
CYCLORAMPHIDAE		
<i>Cycloramphus acangatan</i>	X	-
<i>Cycloramphus eleutherodactylus</i>	X	-
<i>Cycloramphus lutzorum</i>	X	-
<i>Cycloramphus rhyakonastes</i>	X	-

<i>Thoropa miliaris</i>	X	-
DENDROBATIDAE		
<i>Ameerega braccata</i>	X	-
<i>Ameerega flavopicta</i>	X	-
<i>Ameerega picta</i>	X	-
ELEUTHERODACTYLIDAE		
<i>Adelophryne pachydactyla</i>	X	-
HEMIPHRACTIDAE		
<i>Fritziana fissilis</i>	X	-
<i>Fritziana ohausi</i>	X	-
<i>Gastrotheca fissipes</i>	X	-
<i>Gastrotheca microdiscus</i>	X	-
HYLIDAE		
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	X	-
<i>Aplastodiscus arildae</i>	X	-
<i>Aplastodiscus callipygius</i>	X	-
<i>Aplastodiscus cochranae</i>	X	-
<i>Aplastodiscus ehrhardti</i>	X	-
<i>Aplastodiscus leucopygius</i>	X	-
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	X	-
<i>Aplastodiscus sibilatus</i>	X	-
<i>Argenteohyla siemersi</i>	X	X
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	X	-
<i>Bokermannohyla hylax</i>	X	-
<i>Bokermannohyla luctuosa</i>	X	-
<i>Bokermannohyla oxente</i>	X	-
<i>Bokermannohyla pseudopseudis</i>	X	-
<i>Corythomantis greeningi</i>	X	-
<i>Dendropsophus anataliasiasi</i>	X	-
<i>Dendropsophus anceps</i>	X	-
<i>Dendropsophus berthaltutzae</i>	X	-
<i>Dendropsophus branneri</i>	X	-
<i>Dendropsophus cruzi</i>	X	-
<i>Dendropsophus decipiens</i>	X	-
<i>Dendropsophus elegans</i>	X	-
<i>Dendropsophus elianeae</i>	X	-
<i>Dendropsophus giesleri</i>	X	-
<i>Dendropsophus jimi</i>	X	-
<i>Dendropsophus leucophyllatus</i>	X	-
<i>Dendropsophus melanargyreus</i>	X	X

<i>Dendropsophus microcephalus</i>	X	-
<i>Dendropsophus microps</i>	X	-
<i>Dendropsophus minusculus</i>	X	-
<i>Dendropsophus minutus</i>	X	X
<i>Dendropsophus nanus</i>	X	X
<i>Dendropsophus oliveirai</i>	X	-
<i>Dendropsophus rubicundulus</i>	X	-
<i>Dendropsophus sanborni</i>	X	X
<i>Dendropsophus seniculus</i>	X	-
<i>Dendropsophus soaresi</i>	X	-
<i>Dendropsophus tritaeniatus</i>	X	-
<i>Dendropsophus wernerii</i>	X	-
<i>Boana albomarginatus</i>	X	-
<i>Boana albopunctatus</i>	X	X
<i>Boana bischoffi</i>	X	-
<i>Boana boans</i>	X	-
<i>Boana caingua</i>	X	X
<i>Boana crepitans</i>	X	-
<i>Boana curupi</i>	X	-
<i>Boana faber</i>	X	-
<i>Boana geographicus</i>	X	-
<i>Boana goianus</i>	X	-
<i>Boana guentheri</i>	X	-
<i>Boana leptolineatus</i>	X	-
<i>Boana lundii</i>	X	-
<i>Boana multifasciatus</i>	X	-
<i>Boana paranaiba</i>	X	-
<i>Boana pardalis</i>	X	-
<i>Boana polytaeniatus</i>	X	-
<i>Boana pombali</i>	X	-
<i>Boana prasinus</i>	X	-
<i>Boana pulchellus</i>	X	X
<i>Boana punctatus</i>	X	X
<i>Boana raniceps</i>	X	X
<i>Boana semilineatus</i>	X	-
<i>Itapotihyla langsdorffii</i>	X	-
<i>Lysapsus llimellum</i>	X	X
<i>Osteocephalus taurinus</i>	X	-
<i>Phasmahyla cochranæ</i>	X	-
<i>Phyllodytes acuminatus</i>	X	-

<i>Phyllodytes melanomystax</i>	X	-
<i>Phyllodytes wuchereri</i>	X	-
<i>Phyllomedusa ayeaye</i>	X	-
<i>Phyllomedusa azurea</i>	X	X
<i>Phyllomedusa bahiana</i>	X	-
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	X	-
<i>Phyllomedusa camba</i>	X	-
<i>Phyllomedusa distincta</i>	X	-
<i>Phyllomedusa hypochondrialis</i>	X	-
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	X	-
<i>Phyllomedusa nordestina</i>	X	-
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	X	X
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	X	-
<i>Pseudis bolbodactyla</i>	X	-
<i>Pseudis minuta</i>	X	X
<i>Pseudis paradoxa</i>	X	X
<i>Pseudis platensis</i>	X	X
<i>Pseudis tocantis</i>	X	-
<i>Scinax acuminatus</i>	X	X
<i>Scinax agilis</i>	X	-
<i>Scinax alter</i>	X	-
<i>Scinax aromothyella</i>	X	-
<i>Scinax auratus</i>	X	-
<i>Scinax berthae</i>	X	X
<i>Scinax brieni</i>	X	-
<i>Scinax canastrensis</i>	X	-
<i>Scinax catharinae</i>	X	-
<i>Scinax centralis</i>	X	-
<i>Scinax constrictus</i>	X	-
<i>Scinax crospedospilus</i>	X	-
<i>Scinax Eurydice</i>	X	-
<i>Scinax flavoguttatus</i>	X	-
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	X	X
<i>Scinax fuscovarius</i>	X	X
<i>Scinax granulatus</i>	X	-
<i>Scinax hayii</i>	X	-
<i>Scinax hiemalis</i>	X	-
<i>Scinax humilis</i>	X	-
<i>Scinax nasicus</i>	X	X
<i>Scinax nebulosus</i>	X	-

<i>Scinax pachycrus</i>	X	-
<i>Scinax perereca</i>	X	-
<i>Scinax perpusillus</i>	X	-
<i>Scinax rizibilis</i>	X	-
<i>Scinax ruber</i>	X	-
<i>Scinax similis</i>	X	X
<i>Scinax squalirostris</i>	X	X
<i>Scinax uruguayus</i>	X	-
<i>Scinax x-signatus</i>	X	-
<i>Sphaenorhynchus caramaschii</i>	X	-
<i>Sphaenorhynchus orophilus</i>	X	-
<i>Sphaenorhynchus prasinus</i>	X	-
<i>Sphaenorhynchus surdus</i>	X	-
<i>Trachycephalus atlas</i>	X	-
<i>Trachycephalus imitatrix</i>	X	-
<i>Trachycephalus mambaiensis</i>	X	-
<i>Trachycephalus mesophaeus</i>	X	-
<i>Trachycephalus nigromaculatus</i>	X	-
<i>Trachycephalus venulosus</i>	X	X
HYLODIDAE		
<i>Crossodactylus caramaschii</i>	X	-
<i>Crossodactylus schmidti</i>	X	-
<i>Hylodes asper</i>	X	-
<i>Hylodes cardosoi</i>	X	-
<i>Hylodes heyeri</i>	X	-
<i>Hylodes ornatus</i>	X	-
<i>Hylodes phyllodes</i>	X	-
LEPTODACTYLIDAE		
<i>Adenomera araucaria</i>	X	-
<i>Adenomera diptyx</i>	X	X
<i>Adenomera hylaedactyla</i>	X	-
<i>Adenomera marmorata</i>	X	-
<i>Adenomera martinezi</i>	X	-
<i>Eupemphix nattereri</i>	X	X
<i>Leptodactylus bufonius</i>	X	X
<i>Leptodactylus caatingae</i>	X	-
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	X	X
<i>Leptodactylus elenae</i>	X	X
<i>Leptodactylus flavopictus</i>	X	-
<i>Leptodactylus furnarios</i>	X	-

<i>Leptodactylus fuscus</i>	X	X
<i>Leptodactylus gracilis</i>	X	X
<i>Leptodactylus jolyi</i>	X	-
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	X	X
<i>Leptodactylus laticeps</i>	X	X
<i>Leptodactylus latinasus</i>	X	X
<i>Leptodactylus latrans</i>	X	X
<i>Leptodactylus leptodactyloides</i>	X	-
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	X	-
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	X	-
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	X	X
<i>Leptodactylus natalensis</i>	X	-
<i>Leptodactylus notoaktites</i>	X	-
<i>Leptodactylus petersii</i>	X	-
<i>Leptodactylus plaumannii</i>	X	X
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	X	X
<i>Leptodactylus pustulatus</i>	X	-
<i>Leptodactylus sertanejo</i>	X	-
<i>Leptodactylus syphax</i>	X	X
<i>Leptodactylus troglodytes</i>	X	-
<i>Leptodactylus vastus</i>	X	-
<i>Physalaemus albifrons</i>	X	-
<i>Physalaemus albonotatus</i>	X	X
<i>Physalaemus biligonigerus</i>	X	X
<i>Physalaemus centralis</i>	X	-
<i>Physalaemus cicada</i>	X	-
<i>Physalaemus cuqui</i>	X	X
<i>Physalaemus cuvieri</i>	X	X
<i>Physalaemus fuscomaculatus</i>	X	-
<i>Physalaemus gracilis</i>	X	-
<i>Physalaemus henselii</i>	X	-
<i>Physalaemus kroyeri</i>	X	-
<i>Physalaemus lisei</i>	X	-
<i>Physalaemus maculiventris</i>	X	-
<i>Physalaemus marmoratus</i>	X	-
<i>Physalaemus olfersii</i>	X	-
<i>Physalaemus riograndensis</i>	X	X
<i>Physalaemus santafecinus</i>	X	X
<i>Physalaemus spiniger</i>	X	-
<i>Pleurodema bibroni</i>	X	-

<i>Pleurodema borelli</i>	-	X
<i>Pleurodema diplolister</i>	X	-
<i>Pleurodema guayapae</i>	X	-
<i>Pleurodema nebulosum</i>	X	-
<i>Pleurodema tucumanum</i>	X	-
<i>Pseudopaludicola ameghini</i>	X	-
<i>Pseudopaludicola boliviana</i>	X	X
<i>Pseudopaludicola falcipes</i>	X	X
<i>Pseudopaludicola mystacalis</i>	X	X
<i>Pseudopaludicola pocoto</i>	X	-
<i>Pseudopaludicola saltica</i>	X	-
<i>Pseudopaludicola ternetzi</i>	X	X
MYCROHYLIDAE		
<i>Chiasmocleis albopunctata</i>	X	X
<i>Chiasmocleis leucosticta</i>	X	-
<i>Chiasmocleis mehelyi</i>	X	-
<i>Dermatonotus muelleri</i>	X	X
<i>Elachistocleis bicolor</i>	X	X
<i>Elachistocleis carvalhoi</i>	X	-
<i>Elachistocleis cesarii</i>	X	-
<i>Elachistocleis haroi</i>	-	X
<i>Elachistocleis magnus</i>	X	-
<i>Elachistocleis matogrosso</i>	X	-
<i>Elachistocleis ovalis</i>	X	X
<i>Elachistocleis piauiensis</i>	X	-
<i>Hamptophryne boliviana</i>	X	-
<i>Myersiella microps</i>	X	-
ODONTOPHRYNIDAE		
<i>Macrogenioglottus alipioi</i>	X	-
<i>Odontophrynus americanus</i>	X	X
<i>Odontophrynus carvalhoi</i>	X	-
<i>Odontophrynus cultripes</i>	X	-
<i>Odontophrynus lavillai</i>	X	X
<i>Odontophrynus maisuma</i>	X	-
<i>Odontophrynus salvatori</i>	X	-
<i>Proceratophrys avelinoi</i>	X	-
<i>Proceratophrys bagnoi</i>	X	-
<i>Proceratophrys bigibbosa</i>	X	-
<i>Proceratophrys boiei</i>	X	-
<i>Proceratophrys caramaschii</i>	X	-

<i>Proceratophrys concavitympanum</i>	X	-
<i>Proceratophrys cristiceps</i>	X	-
<i>Proceratophrys goyana</i>	X	-
<i>Proceratophrys schirchi</i>	X	-
PIPIDAE		
<i>Pipa carvalhoi</i>	X	-

ANEXO 2

Sitios	Longitud (decimales)	Latitud (decimales)	Fuente Bibliográfica
CH1	-59,00	-26,88	Lopez and Prado 2008
CH2	-58,08	-28,03	Alvarez et al. 2000; Cano and Leynaud 2009
CH3	-58,93	-26,17	Lavilla 2005
CH4	-59,75	-26,25	Alvarez et al. 2009
CH5	-60,75	-26,75	Alvarez et al. 2009
CH6	-59,75	-25,25	Alvarez et al. 2009
CH7	-58,25	-25,75	Alvarez et al. 2009
CH8	-59,05	-28,58	Ingaramo et al. 2015
CH9	-57,73	-21,82	Souza et al. 2010
CH10	-57,62	-21,25	Gini et al. 2011
CH11	-58,77	-27,78	Duré et al. 2008
CH12	-58,63	-27,43	Curi et al. 2014
CH13	-59,58	-26,97	Cespedez et al. 2001
CH14	-57,57	-28,02	Alvarez et al. 2003
CH15	-56,15	-26,03	Pesci et al. enviado
BA1	-56,22	-25,85	Wood et al. 2013
BA2	-56,18	-22,65	Bauer et al. 2015
BA3	-55,42	-24,13	Cacciali et al. 2015
BA4	-55,77	-26,52	Nuñez 2012
BA5	-54,07	-26,00	Lescano et al. 2013
BA6	-56,85	-27,50	Zaracho et al. 2014
BA7	-56,66	-28,08	Ingaramo et al. 2012
BA8	-54,26	-26,69	Lopez and Nazer 2009
BA9	-53,12	-25,45	Bernarde and Machado 2001
BA10	-47,47	-22,37	Toledo et al. 2003
BA11	-47,55	-22,40	Zina et al. 2007
BA12	-47,47	-22,37	Zina et al. 2007
BA13	-52,78	-27,09	Lucas and Fortes 2008
BA14	-52,62	-27,19	Lucas and Fortes 2008
BA15	-52,28	-22,52	Santos et al. 2009
BA16	-50,88	-20,18	Gomes dos Santos et al. 2007
BA17	-46,88	-23,13	Ribeiro et al. 2005
BA18	-47,40	-23,88	Condez et al. 2009
BA19	-49,70	-22,40	Bertoluci et al. 2007; Brassaloti et al. 2010
BA20	-50,38	-22,60	Bertoluci et al. 2007; Ribeiro-Júnior and Bertoluci 2009
BA21	-51,25	-23,45	Bernarde and Anjos 1999; Machado et al. 1999
BA22	-50,58	-24,28	Machado 2004

BA23	-50,68	-24,10	Machado 2004
BA24	-49,53	-21,05	Vasconcelos and Rossa-Feres 2005
BA25	-49,76	-29,36	Colombo et al. 2008
BA26	-52,11	-27,29	De Bastiani and Lucas 2013
BA27	-48,58	-24,45	Oliveira Araujo et al. 2010
BA28	-48,15	-24,20	Bertoluci 1998; Guix et al. 2000
BA29	-50,62	-21,27	Bernarde and Kokubum 1999
BA30	-53,25	-22,75	Paiva Affonso et al. 2013
BA31	-53,93	-27,20	Iop et al. 2011
BA32	-38,03	-12,55	Juncá 2006
BA33	-39,50	-12,75	Juncá 2006
BA34	-44,66	-22,64	Serafim et al. 2008
BA35	-44,61	-22,72	Serafim et al. 2008
CS1	-64,00	-25,18	Cruz et al. 1992
CS2	-64,13	-25,13	Perotti 1994
CS3	-62,17	-25,80	Kacoliris et al. 2006
CS4	-62,50	-25,33	Kacoliris et al. 2006
CS5	-63,47	-26,02	Kacoliris et al. 2006
CS6	-63,28	-24,65	Lavilla et al. 1995
CS7	-62,43	-19,13	Gonzales 1998
CS8	-62,47	-21,66	Gonzales et al. 2006
CS9	-64,90	-30,15	Lescano et al. 2015
CS10	-63,03	-30,07	Briguera et al. 2005; Leynaud et al. 2006
CS11	-62,30	-18,69	Schalk et al. 2013
CS12	-60,10	-22,02	Nuñez and Weiler 2015
CE1	-56,70	-21,25	Uetanabaro et al. 2007
CE2	-46,17	-17,73	Silveira 2006
CE3	-47,82	-22,25	Brasileiro et al. 2005; Thomé 2006
CE4	-48,61	-16,66	Morais et al. 2012
CE5	-49,28	-16,22	Pavan 2007
CE6	-48,25	-13,50	Pavan 2007
CE7	-48,40	-12,25	Pavan 2007
CE8	-47,88	-12,60	Pavan 2007
CE9	-47,75	-7,18	Pavan 2007
CE10	-47,47	-6,68	Pavan 2007
CE11	-46,17	-14,31	Cintras et al. 2009
CE12	-44,17	-8,83	Dal Vechio et al. 2013
CE13	-54,83	-17,61	Silva Jr et al. 2009
CE14	-52,90	-18,13	Kopp et al. 2010
CE15	-47,42	-20,22	Oliveira Araujo et al. 2009
CE16	-51,88	-18,67	Vaz-Silva et al. 2007
CE17	-48,34	-14,16	Oda et al. 2009

CE18	-44,87	-12,72	Valdujo et al. 2009
CE19	-48,28	-18,92	Giaretta et al. 2008
CE20	-48,93	-15,05	Gambale et al. 2014
CE21	-56,28	-23,80	Funk and Koláčová 2012; Brouard et al. 2014
PA1	-53,75	-29,70	Gomes dos Santos et al. 2008; Lipinski and Gomes dos Santos 2014
PA2	-53,81	-29,68	Lipinski and Gomes dos Santos 2014
PA3	-53,58	-30,17	Costa Corrêa et al. 2014
PA4	-52,15	-32,12	Quintela et al. 2010
PA5	-51,65	-30,72	Bairos Moreira et al. 2014
PA6	-54,13	-31,92	Gobel et al. 2013
PA7	-54,42	-33,45	Priogioni et al. 2011
PA8	-55,60	-30,87	Maneyro 2008
PA9	-56,52	-30,93	Justo et al. 2013
PAN1	-56,62	-20,09	Filho 2009; Leandro Souza et al. 2014
PAN2	-56,63	-18,98	Gordo and Campos 2003, 2004
PAN3	-58,17	-20,23	Motte et al. 2015
PAN4	-57,08	-16,62	Dorado-Rodrigues et al. 2015
PAN5	-58,15	-16,47	Pansonato et al. 2011
PAN6	-57,00	-19,57	Almeida Prado 2003; Almeida Prado et al. 2005
PAN7	-53,42	-18,33	Strüssmann et al. 2000
PAN8	-56,50	-21,05	Strüssmann et al. 2000
PAN9	-54,82	-19,40	Strüssmann et al. 2000
PAN10	-56,22	-19,58	Strüssmann et al. 2000
PAN11	-56,93	-19,38	Strüssmann et al. 2000
PAN12	-55,48	-20,00	Strüssmann et al. 2000
ES1	-62,88	-32,37	Martori et al. 2005
ES2	-57,18	-28,54	Ingaramo et al. 2012
CHI1	-63,75	-16,87	Pinto-Viveros et al. 2015
CHI2	-62,00	-16,37	Jansen et al. 2009
CAA1	-39,45	-8,55	Magalhães Júnior 2009
CAA2	-38,22	-8,97	Magalhães Júnior 2009
CAA3	-38,08	-6,00	Santana et al. 2015
CAA4	-40,55	-11,43	Xavier and Napoli 2011
CAA5	-37,33	-8,50	Carvalho Pedrosa et al. 2014
CAA6	-41,82	-2,85	Barroso de Andrade et al. 2014
CAA7	-40,82	-5,12	Borges-Nojosa y Cascon 2005
CAA8	-35,67	-6,45	Arzabe et al. 2005
CAA9	-38,18	-8,30	Borges-Nojosa and Santos 2005
CAA10	-42,78	-8,43	Roberto et al. 2013
CAA11	-37,67	-9,65	Gouveia and Gomes Faria 2015