

EJEMPLO ELEMENTAL SOBRE COMO ESTABLECER RELACIONES DE PARENTESCO RESUMEN

ELEMENTARY EXAMPLE FOR DETERMINATION OF RELATEDNESS

Claudia Sofía Polo Urrea Ph.D.1

Este artículo tutorial presenta uno de los ejercicios más famosos entre los estudiantes de mi asignatura de Tetrápodos, sobre cómo construir un cladograma que presente las relaciones de parentesco y su interpretación. Este ejercicio explica como trabajar con caracteres doble estado, y tambien ilustra la sistemática molecular y la interpretación biológica tanto del levantamiento de los caracteres como de los resultados.

Palabras clave: Cladograma, Caracteres doble estado, Relaciones de Parentesco

1 Docente, Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias, Universidad Militar "Nueva Granada": claudiap@umng.edu.co

ABSTRACT

This tutorial present's one of the most famous exercises in my Tetrapods course; how to construct a relationship cladogram, and its interpretation. This example explain how work with simple two-state characters, an example on molecular systematics, and biological interpretation.

Keywords: Cladogram, two-state characters, relationships

INTRODUCCIÓN

Los cladogramas son una representación gráfica de las relaciones de parentesco de varios taxa en estudio. La ventaja de los cladogramas, es que reúnen la información existente de varios taxa de manera visual y sencilla.

Los cladogramas están asociados con una de las escuelas sistemáticas, en la cual se busca establecer las relaciones de parentesco de los taxa con base en el análisis de los caracteres. Este método ha sido de una gran tradición en la sistemática, por cuanto no tiene en cuenta los sesgos de las escuelas evolutivas, las cuales son consideradas en el estado actual del conocimiento obsoletas. Las relaciones de parentesco no son sinónimos de relaciones evolutivas, ni tampoco indican si un taxa dio o no origen a otro.

A continuación hago una definición muy concreta de términos sistemáticos, sin entrar en las discusiones propias de la filosofía sistemática.

Carácter: cualquier atributo de un taxon o los taxa, puede ser molecular, comportamiento, fisiológico, ecológico, anatómico, etc. Cualquier atributo que aporte información

Estados de Carácter: las variaciones dentro de los caracteres, por ejemplo un carácter

puede ser la posición en una secuencia, y los estados de carácter pueden ser que aminoácido o que nucleótido esta en esa posición para cada uno de los taxa o un taxon de interés. Los estados de carácter pueden ser doble estado o multiestado, para los propósitos de este tutorial solo usaré doble estado.

Polarización de Estados de Caracteres: para saber el orden de los diferentes estados de un carácter. Esto establece cual estado es el estado primitivo y cual es el estado derivado.

Estado Primitivo o Estado Derivado: hace referencia al nombre que en el desarrollo de la sistemática se le asigna a los diferentes estados después de la polarización. Es importante recalcar y tener muy en claro, que primitivo y derivado NO TIENE RELACIÓN CON EVOLUCIÓN, no quiere decir que el hecho que un estado sea primitivo sea menos evolucionado o que apareció primero.

Grupo Propio (ingroup): el conjunto de los taxa en el cual se esta interesado conocer como son las relaciones de parentesco

Grupo Externo (outgroup): conjunto de los taxa diferentes a los cuales se esta interesado conocer las relaciones de parentesco, que se emplea para polarizar los caracteres. El grupo externo usualmente no es presentado en los cladogramas.

Pleisiomorfia: Estado primitivo

Autoapomorfia: Estado derivado, presente solo en un taxon

Sinapomorfia: Estado derivado compartido en dos o más taxa, pero no en todos los taxa. Estos son los usados para establecer las relaciones de parentesco

Homoplasia: Estado derivado en uno o más taxa que no está en el ancestro común más

cercano. Las homoplasias pueden ser de tres tipos: Convergencia, Paralelismo, o Reversión, establecer cual de estas tres requiere un análisis sistemático detallado, por lo cual lo usual es citar la palabra homoplasia, sin entrar en cual de las tres posibilidades es.

Monofilético: todos los taxa del grupo propio comparten el mismo ancestro.

Parafilético: el estado pleisiomorfico no esta en todos los descendientes del grupo propio.

Polifilético: el ancestro común se asigno a otros grupos diferentes al grupo propio.

Ortología (Orthology): homología sin duplicación de genes.

Paralogía (Paralogy): homología por duplicación de genes.

Xenología (Xenology): homología por transferencia de genes.

Polarización de caracteres doble estado

Presento un ejemplo con base en caracteres doble estado, que es lo más fácil. Para multiestados, es necesario un software por cuanto esto es realizado con diferentes tipos de algoritmos. Por regla general, el estado que esta tanto en el grupo propio como en el externo, es considerado el estado primitivo. Si bien todo carácter es informativo, para establecer relaciones de parentesco solo se usan las sinapomorfías. Toda ramificación o clado en un cladograma, debe estar sustentado por sinapomorfías.

EJEMPLO DE LAS RELACIONES DE PAREN-TESCO EN NUEVE ESPECIES DEL PLANETA X

El grupo propio son nueve especies que habitan en un planeta X. Ver Tabla 1con el listado de caracteres y sus estados tanto en el grupo

propio como en el grupo externo. La mayoría de los estados figuran con letras, mayúsculas y minúsculas, por facilidad para esta publicación, no quiere decir que tiene que ser siempre indicado de esta manera, o que las letras mayúsculas deben ser para indicar el estado derivado, esta presentado en este tutorial de esta manera, para facilidades en la publicación.

Polarización de caracteres conocidos para las especies del Planeta X

Aminoácido en la posición 10: en el planeta X hay dos aminoácidos, la Todacina y la Nadacina, el estado derivado compartido por las mismas especies de los caracteres terrestre, mercurio, y temperaturas bajo cero. Las especies A, E, F, e I tienen el estado derivado.

Aminoácido en la posición 5: estado derivado compartido para las mismas especies de los caracteres azufre, temperatura 40° y vuelan. El estado derivado es compartido por las especies C, D, G, y H.

Comen la especie A: esta es una autopomorfia, estado derivado en solo una especie, la especie I.

Comen terrícolas: al igual que los caracteres, norte, y 100 pares de nervios, no se puede polarizar y determinar cual es el estado derivado. De manera simple, no podemos polarizar, no se puede saber cual es el estado derivado y cual el primitivo. El hecho que halla más minúsculas que mayúsculas, tampoco puede ser usado como criterio para polarizar. Este es precisamente la función de polarizar, y las diferencias con las escuelas evolutivas.

Come W y Z: la z minúscula presenta el estado derivado. Las especies E y F, comparten que comen a las especies W y Z. Habita en lugares con Pendientes 50°: estado derivado compartido para las especies E, F, e I.

Lugar que Habita: si esta en el norte o en el sur. El estado N y n esta tanto en el grupo propio como en el externo.

Necesitan Azufre: El estado derivado es compartido por las especies C, D, G, y H

Necesitan Mercurio: el estado derivado es la mayúscula, y esta compartido para las especies A, E, F, e I

No son radioactivos: estado derivado compartido por las mismas especies del carácter son lentos.

Nucleótido en la posición 35: En el planeta X hay solo dos nucleótidos, la Zetacina y la Nsina. Estado derivado compartido para las mismas especies de los caracteres rápido y poco uranio

Poseen 100 pares nervios: este carácter es similar al 1. no se pueden establecer los estados de carácter.

Rápido. El estado derivado, que son rápidos, se comparte en las especies A, D, E, G, e I.

Se comen a la especie B: autopomorfia para la especie C

Se comen lo que tienen forma de rombos: estados derivados igual que carácter, pendientes 50° y cola plana.

Se reproducen cada 100 años: estado derivado para las especies E e I

Secuencia en la posición: es la secuencia conocida de los dos nucleótidos en la posición. Este carácter es para mostrar como se manejan las secuencias, no se incluye en las opciones de relaciones de parentesco, por cuanto esto requiere explicar los diferentes algoritmos y métodos usados en sistemática molecular, tema que sale de los objetivos de este tutorial. **Son lentos:** estado derivado compartido por las especies C, F, e H

Terrestre. Las especies A, E, F, e I, son terrestres, es el estado derivado. Para la especie B, no se sabe el estado de caracter

Tienen cola plana: estado derivado compartido por las mismas especies que es carácter habita en pendientes de 50°, y el carácter, come a los que tienen forma de rombos.

Tienen forma de rombo: al igual que los caracteres norte, y 100 pares de nervios, no se puede saber el estado derivado o primitivo, el hecho que para los propósitos de este tutorial, las mayúsculas representan los estados derivados, no significa que es para todos los caracteres de este grupo. Para los propósitos de interpretación biológica de este tutorial, se asumirá que este es el estado pleisiomórfico.

Tienen Membranas: estado derivado compartido para las especies C y H.

Tienen plumas: estado derivado compartido para las especies D y G.

Tienen un garfio: estado derivado para las mismas especies del carácter come W y Z.

Tienen un metabolismo alto: estado derivado compartido para las especies D, E, G, e I

Toleran poco uranio: estados derivados compartido para las mismas especies del carácter rápido.

Viven en hábitats acuáticos: autopomorfia para la especie B.

Viven en temperaturas bajo cero: estado derivado compartido para las mismas especies de los caracteres terretre, y necesitan mercurio.

Viven en temperaturas mayores a 40°: estado derivado para las mismas especies que el carácter azufre, y vuelan.

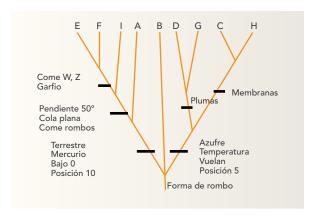


Figura 1. Posibilidad 1 para las relaciones de parentesco de nueve especies del Planeta X.

Vuelan: estados derivados para las mismas especies de los caracteres azufre, y temperatura mayor a 40°.

Datos moleculares

Con base en los dos nucleótidos, Zetacina y la Nsina. Los análisis se hicieron con base en software. La explicación de los algoritmos usados va más allá de los objetivos del presente tutorial y por lo tanto no se presentan en esta oportunidad.

Cladogramas posibles y escogencia

En los primeros años de la sistemática, la escogencia del cladograma que representaba las relaciones de parentesco se hacia con base en la regla de la parsimonia. La regla de parsimonia en sistemática hace referencia a la escogencia del cladograma más resuelto, generalmente en el menor número de pasos. Desde el comienzo de la sistemática, esta regla tuvo muchos problemas y contradicciones, y fue el principal punto de acuerdo entre los sistamáticos, la crítica a la parsimonia. Esta regla ya no es prácticamente usada, no es aceptado justificar la escogencia de un cladograma con base

en que es el más parsimonioso, actualmente se presentan varios cladogramas y se hace la escogencia con base en el algoritmo empleado y el sentido biológico. Si bien no es aceptado justificar una relación de parentesco únicamente con base en la parsimonia, es el método que se encuentra más frecuente en los software, en particular los software gratuitos.

Los posibles cladogramas para las relaciones de parentesco del Planeta X son:

Posibilidad 1:

Esta posibilidad presenta un grupo parafilético, por cuanto no están todos los descendientes. Con base en que se puede asumir que las especies W y Z, tienen forma de rombos, y si asumimos que la "forma de rombos" es el estado pleisiomorfico, indicaría que las especies W y Z, deberían estar incluidas dentro del grupo propio.

Otra pequeña variación en esta opción es el clado E,I sustentado por la sinapomorfia "se reproducen cada 100 años", y el grupo hermano de este clado sigue siendo la especie F.

Posibilidad 2:

Esta posibilidad la presento para indicar como las que son sinapomorfias en una posibilidad, pueden ser las homoplasias en otra posibilidad. Por ejemplo, en la posibilidad 1, los caracteres "rápidos" y "poco uranio", eran homoplasias; en la posibilidad 2, estos dos caracteres son sinapomorfias. Esta posibilidad indica un grupo parafilético.

Interpretación biológica

Suponiendo para los propósitos de este tutorial que el Planeta X tiene una historia similar a la conocida por nosotros, las relaciones de parentesco pueden interpretarse con un sentido biológico.

	Grupo Propio								Grupo Externo				
CARÁCTER	Α	В	С	D	E	F	G	н	ı	J	к	L	М
Amino ácido en la posición 10	Cua	Tod	Tod	Tod	Cua	Cua	Tod	Tod	Cua	Tod	Tod	Tod	Tod
Amino ácido en la posición 5	Cua	Cua	Tod	Tod	Cua	Cua	Tod	Tod	Cua	Cua	Cua	Cua	Cua
Comen A	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Comen terrícolas	*	+	*	+	*	+	*	+	*	+	*	+	*
Come w y z	z	z	z	Z	Z	Z	z	z	z	z	z	z	z
Pendientes 50°	р	р	р	Р	Р	Р	р	р	Р	р	р	р	р
Norte	N	n	n	N	Ν	n	N	n	N	N	n	n	n
Azufre	а	а	А	А	а	а	А	А	а	а	а	а	а
Mercurio	Н	ż	h	Н	Н	Н	h	h	Н	h	h	h	h
100 pares nervios	3	3	3	8	8	8	3	3	3	8	8	8	3
Rápido	R	Ė	r	R	R	r	R	r	R	r	r	r	r
Come B	6	6	9	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Come rombos	d	d	d	D	D	D	d	d	D	d	d	d	d
No son radioactivos	f	f	σ	f	f	σ	f	ω	f	f	f	f	f
Nucleótico en la posición 35	Z	Ν	Ν	Z	Z	Ν	Z	Ν	Z	N	Ν	Ν	Ν
Se reproducen cada 100 años	i	i	i	I	1	i	i	i	I	i	i	i	i
Secuencia nucelótidos	NZN		ZZN	ZNN	ZZZ	NNZ	ZNZ	NNZ	NZZ				
Lentos	∇	∇	≈	∇	∇	~	∇	≈	∇	∇	∇	∇	∇
Terrestre	Т	ż	t	Т	Т	Т	t	t	Т	t	t	t	t
Cola plana	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С	С
Forma de rombo	F	F	F	F	F	F	F	F	F	f	f	f	f
Membranas	m	m	М	М	m	m	m	М	m	m	m	m	m
Plumas	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	s	S	s
Garfio	g	g	g	G	G	G	g	g	g	g	g	g	g
Metabolismo alto	Ω	Ω	Ω	γ	γ	Ω	γ	Ω	γ	Ω	Ω	Ω	Ω
Poco uranio	U	u	u	U	U	u	U	u	U	u	u	u	u
Acuáticos	q	Q	q	Q	q	q	q	q	q	q	q	q	q
Temperaturas bajo cero	В	ż	b	В	В	В	b	b	В	b	b	b	b
Temperatura mayor a 40°	е	е	Е	Е	е	е	Е	Е	е	е	е	е	е
Vuelan	<	<	٧	V	<	<	٧	٧	<	<	<	<	<

Tabla 1. Lista de caracteres estudiados para algunas especies del Planeta X, con los estados para su polarización.

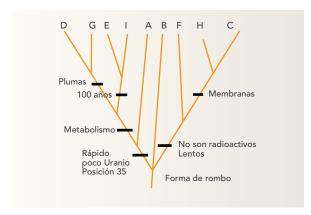


Figura 2. Posibilidad 2 para las relaciones de parentesco de nueve especies del Planeta X.

Ecología

Para la posibilidad 1, se puede establecer que hay tres adaptaciones al medio en el Planeta X, al medio terrestre, al medio acuático, y al medio aéreo. De las especies del medio terrestre, se pueden establecer relaciones de parentesco, con base en que comen. En el medio aéreo, se ven adaptaciones en anatomía, si tienen membranas o plumas. También si alguno son rápidos, lentos, o resistencia a radiación.

Evolución

Recalcando que las relaciones que se presentan son relaciones de parentesco y no implican que una especie o clado dio origen a otro, la interpretación biológica de la posibilidad 1, nos puede sugerir un evento de vicarianza, dado que hay tres tipos de ambientes. Podría explicarse el origen de ciertos clados por el tipo de especiación, pero no se puede deducir cuál fue el grupo que lo originó. Podría hablarse de especiación alopatrica en el Planeta X por el evento vicariante.

Geográficos

Si para los propósitos de este tutorial asumimos una tectónica, y otros procesos geológicos similares a los del Planeta Tierra, se podría sustentar que en el Planeta X por eventos de vulcanismo hay tres ambientes, uno de mercurio, uno de azufre y otro acuático. Si hay aspectos de tectónica similar a los de la Tierra, se puede establecer que por orogénesis hay diferentes pendientes y temperaturas en el Planeta X.

Esto permite hacer una representación visual del Planeta X, que hay volcanes, montañas, diferentes temperaturas. También se puede tener una representación gráfica de las posibles formas externas de las especies del Planeta X, "forma de rombos", "cola", "garfios", "membranas", "alas".

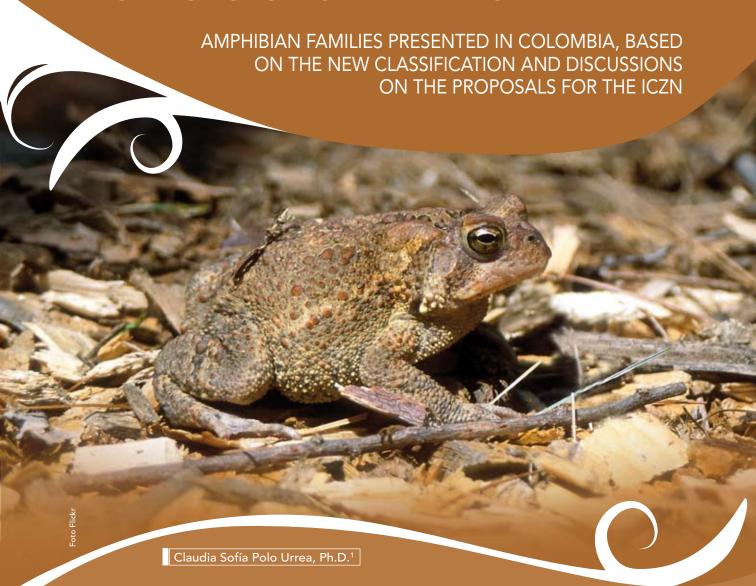
Futura investigación

También se pueden establecer preguntas de investigación más concretas. Por ejemplo, conocer más sobre la especie B es importante, por cuanto esta especie es la que lleva a que el grupo no sea monofilético. Se pueden hacer preguntas de investigación específicas, por ejemplo, como son los estados de carácter para los que se tiene un interrogante, como lo son los caracteres, "terrestre", "rápido", "mercurio" y "temperaturas bajo cero". Suponiendo que no se pudiera estudiar la especie B por alguna razón, es posible conocer de manera indirecta estos estados de carácter, estudiando a la especie C, la cual se alimenta de la especie B.

BIBLIOGRAFÍA

- 1- Hillis DM, Moritz C, Mable BK. 1996. Molecular Systematics. Sinauer Associates Inc. Second Edition
- 2- Page RDM, Holmes EC. 1998. Molecular Evolution: a phylogenetic approach. Blackwell Science Ltd.

FAMILIAS DE AMPHIBIA PRESENTES EN COLOMBIA, CON BASE EN LA NUEVA CLASIFICACIÓN Y DISCUSIONES DE LAS PROPUESTAS PARA EL ICZN



1 Docente, Programa de Biología Aplicada, Facultad de Ciencias, Universidad Militar "Nueva Granada": claudiap@umng.edu.co

RESUMEN

En el 2006 se planteo una nueva revisión de la clase Amphibia (Frost et al. 2006). Esta nueva clasificación, propone un arreglo por encima de la categoría de familia, que se debe considerar dentro del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) para todos los taxa animales. Para este artículo tutorial, presento un esquema para los Amphibia presentes en Colombia.

Palabras clave: Amphibia, Anura, Caudata, Gymnophiona, ICZN.

ABSTRACT

Frost et al. (2006), proposed a new classification of the class Amphibia. This new classification proposed a new taxonomical arrangement above the family level, that should be considered for the International Code of Zoological Nomenclature (ICZN). In this tutorial article, there is an outline of the Amphibia presented in Colombia

Key words: Amphibia, Anura, Caudata, Gymnophiona, ICZN.

INTRODUCCIÓN

En este artículo, se hace un esquema de la nueva clasificación de la Clase Amphibia, con énfasis en las familias presentes en Colombia. Se presentan las discusiones más relevantes, generadas para la nueva propuesta de arreglo en nomenclatura para el International Code of Zoological Nomenclature (ICZN).

Kluge (2005) propone una nueva propuesta de taxonomía animal con base en sus propios argumentos y reuniendo muchos de los argumentos que Kevin de Queiroz ha formulado durante

años sobre sistemática y nomenclatura. Propone un sistema de nomenclatura uninominal, con base en grupos monofiléticos. Por su parte, Frost et al. (2006), hicieron una revisión muy extensa, que incluye los expertos en anfibios de los cinco continentes, en el cual esta reflejado, la experiencia v conocimiento de cada uno de ellos. Esta clasificación es con base en caracteres tanto anatómicos, como moleculares. Dado que las revisiones de los últimos años en anfibios (y en otros grupos) han sido principalmente con base en caracteres moleculares, el mayor peso de esta nueva clasificación de Frost et al (2006) es con base en sistemática molecular, los detalles de métodos y algoritmos usados son detallados en el artículo de Frost et al. (2006).

La propuesta de Frost et al. (2006) a nivel de taxonomía, es sobre la falta de claridad en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN), sobre las categorías arriba de Familia, y sigue las propuestas de Kluge (2005) sobre nomenclatura filogenética. En Frost et al. (2006) no esta establecido las categorías taxonómicas entre familia y orden; por ejemplo no se puede saber si esta hablando de una superfamilia, infraorden etc, ni tampoco establecen las terminaciones para estos nombres; esto es por que el método de Kluge en uninominal. Las dos terminaciones mas usadas en la nueva clasificación de anfibios, por encima de familia son: -batrachia, y -anura, pero no es explicado la definición para usar estas terminaciones.

Dado que la revisión de Frost et al (2006) es con base en Kluge (2005) y de Queiroz, todas las divisiones son dobles, por que corresponden a clados monofiléticos. Los grupos se dividen en dos opciones, que generalmente son una familia y un grupo por encima de familia, y cada uno de

CLASIFICACIÓN DE FAMILIAS FROST et al 2006	CLASIFICACIÓN POR ARRIBA DE FAMILIA CON BASE EN FROST et al. 2006	CLASIFICACIÓN ANTIGUA DE LAS FAMILIAS			
	Amphibia				
Rhinatrematidae	Gymnohiona	Rhinatrematidae			
Caecilidae (incluye la subfamilia Typhlonectinae)	Stegokrotaphia	Caecilidae, Typhlonectidae			
	Batracia				
	Caudata				
Plethodontidae (incluye la subfamilia Bolitoglossinae)	Plethosalamdroidei	Plethodontidae			
	Anura				
	Lalagobatrachia				
Pipidae	Xenoanura	Pipidae			
	Sokoloanura				
Hemiphractidae		Hylidae, en la subfamilia Hemiphractinae, la cual desaparece			
Brachicephalidae (incluye entre otros el género Eleuthrerodactylus)		Leptodactylidae			
Crytobranchidae		Hylidae, en la subfamilia Hemiphractinae, la cual desaparece			
Amphignathodontidae		Hylidae, en la subfamilia Hemiphractinae, la cual desaparece			
Hylidae (incluye entre otras, las subfamilias Hylinae y Phyllomedusinae)	Hyloides	Hylidae, Pseudidae			
Centrolenidae (incluye entre otros el Género Allophryne)		Centrolenidae			
Leptodactylidae		Leptodactylidae			
Ceratophrydae		Leptodactylidae			
Dendrobatidae		Dendrobatidae			
Bufonidae		Bufonidae			
Microhylidae	Ranoides	Microhylidae			
Ranidae	Kanolues	Ranidae			

Tabla 1. Comparación de las familias presentes en Colombia, con base en la nueva clasificación de Frost et al. 2006, y la nueva categoría taxonómica a la que corresponde.

estos a su vez se divide en otros dos grupos, que corresponden a clados de grupos hermanos.

Para el presente tutorial, se presentan los principales grupos por encima de familia a los que corresponden las familias presentes en Colombia, para que esta guía ayude a entender la propuesta de Frost *et al.* (2006) y sus anexos.

Clasificación de los principales grupos vivos de Amphibia

Frost et al. (2006) reconocen los tres ordenes conocidos: Gymnophiona, Caudata, y Anura. Pero, dado que la propuesta es doble, por que es uninominal con base en grupos monofiléticos, no se pueden tener tres o mas grupos; los dos clados para la clases de Amphibia son: Gymnophiona y Batrachia. A su vez los dos grupos de Batrachia son: Caudata y Anura.

Clasificación de las familias de Gymnophiona presentes en Colombia

Para el orden Gymnophiona, las familias presentes en Colombia están representadas en los dos clados propuestos para este orden. Ver Tabla 1.

Clasificación de las familias de Caudata presentes en Colombia

Para el orden Caudata, la familia presente en Colombia esta representada en solo un clado. Ver Tabla 1.

Clasificación de las familias de Anura presentes en Colombia

Para el orden Anura, las familias presentes en Colombia están representadas en los dos clados principales. Dado la complejidad del sistema doble, solo se presentan los principales grupos.

Los dos clados de Anura según Frost et al. (2006) son Leilopelmatidae y Lalagobatrachia. Las familias presentes en Colombia pertenecen al clado de los Lalagobatrachia. Los dos clados de Lalagobatrachia son Xenoanura y Sokolanura; la mayoría de las familias de Colombia están en el grupo de los Sokolanura. En este último grupo, hay varios clados, de categorías por encima de familia, para los propósitos de este tutorial se mustran los dos grupos mas citados actualmente de este grupo, que son Hyloides y Ranoides (ver Tabla 1).

BIBLIOGRAFÍA

- 1- Kluge AG. 2005. Taxonomy in theory and practice, with arguments for a new phylogenetic system of taxonomy. In M.A. Donnelly, B.I. Crother, C. Guyer, M.H. Wake, and M.E. White (editors), Ecology and evolution in the tropics: a herpetological perspective: 7–47. Chicago: University of Chicago Press.
- 2- Frost DR, Grant T. Faivovich J, Bain RH, Haas A, Haddad CFB, De Sa RO; Channing A, Wilkinson M, Donnellan SC, Raxworthy CJ, Campbell JA, Blotto BL,; Moler P, Drewes RC, Nussbaum RA, Lynch JD, Green DM, Wheeler WC. 2006. The Amphibian Tree of Life. Bulletin of the American Museum of Natural History, Number 297, 370 pages.
- 3- Frost DR. 2007. Amphibian Species of the World: an online reference. Version 5.1. http://research.amnh.org/her-petology/amphibia/index.php