
DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DEL CONDROCRÁNEO EN
LARVAS DE *HYLA RANICEPS* (COPE, 1862), *SCINAX*
GRANULATUS (PETERS, 1871) Y *SCINAX SQUALIROSTRIS*
(A. LUTZ, 1925) (ANURA: HYLIDAE)*

LEANDRO ALCALDE & SERGIO DANIEL ROSSET

Instituto de Limnología Platense «Dr. Raúl A. Rínguelet», CC 712 (1900), La Plata, Argentina.
alcalde@ilpla.edu.ar

*Contribución científica N° 744 del Instituto de Limnología Platense «Dr. Raúl A. Rínguelet»

R E S U M E N. — Se describe el condrocráneo en larvas de 3 especies de hílidos neotropicales, *Hyla raniceps*, *Scinax granulatus* y *S. squalirostris*, las cuales presentan larvas de charca, tipo IV, con desarrollo exotrófico, nectónicas (*Scinax* spp.) o bentónicas (*H. raniceps*). Los datos obtenidos fueron comparados con la información conocida acerca de *Hyla andina*, *H. arborea*, *H. cinerea*, *H. geographica*, *H. lanciformis*, *H. microcephala*, *H. nana*, *H. pulchella*, *H. rosenbergi*, *Scinax acuminatus*, *S. fuscovarius*, *S. nasicus* y *S. ruber*.

Las especies de *Scinax* se diferencian de las de *Hyla*, en forma independiente del tipo ecológico que presentan sus larvas, por la presencia de un proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial (ausente en *Hyla* spp.). No ha sido posible dilucidar si este proceso es una sinapomorfía de *Scinax* o de las especies que componen el clado *rubra*.

Diecisiete caracteres varían entre especies independientemente del ambiente y la dieta de las larvas: cinco de ellos son del neurocráneo, cinco del arco mandibular y siete del *hiobranquium*. El grado de desarrollo del proceso anterohial lateral del ceratohial muestra asociación con el mecanismo de alimentación de las larvas.

Tres caracteres soportan grupos de especies en el género *Hyla*. *Hyla lanciformis* e *H. raniceps* (grupo *allopunctata*) presentan la comisura cuadrado craneal con la mitad del ancho que presenta el proceso muscular en su base y la *pars reuniens* con forma de «V». *Hyla geographica* (grupo *geographica*) presenta la *pars reuniens* de forma cuadrada. *Hyla nana* (grupo *microcephala*) carece de seno hipobranquial posterior y proceso cuadrado etmoidal.

El grupo *rostrata* del género *Scinax* está soportado por la presencia de una conexión sindesmótica entre cuerpo y ala del cartilago suprarrostral.

La existencia de diferencias en las estructuras del condrocráneo relacionadas con la dieta en aquellas larvas que presentan el mismo mecanismo de alimentación micrófago, indican que este tipo de alimentación puede ocurrir mediante una serie de estructuras y no por una única morfología en particular.

Palabras clave: *Hyla*, *Scinax*, larvas, condrocráneo.

A B S T R A C T. — The larval chondrocranium of 3 species of neotropical hylids, *Hyla raniceps*, *Scinax granulatus* and *S. squalirostris* is described, which present pond type, type IV, with exotrophic development, nektonic (*Scinax* spp.) or benthic (*H. raniceps*) tadpoles. The obtained data were compared with known information about *Hyla andina*, *H. arborea*, *H. cinerea*, *H. geographica*, *H. lanciformis*, *H. microcephala*, *H. nana*, *H. pulchella*, *H. rosenbergi*, *Scinax acuminatus*, *S. fuscovarius*, *S. nasicus* and *S. ruber*.

The species of *Scinax* are differentiated from those of *Hyla* independently of the ecological type of their tadpoles by the presence of a process lateral to the ceratohyal's *condilus articularis* (which is absent in *Hyla* spp.). The question about if this process is a sinapomorphy either for *Scinax* or the species that compound the *rubra* clade, could not be dilucidated.

Seventeen characters vary among species independently of the environment and the diet of tadpoles: five of them are from the neurocranium, five from the mandibular arch and seven from the *hiobranquium*. The grade of development of the anterolateral process of the ceratohyale shows association with the feeding mechanism of tadpoles.

Three characters support species groups on genus *Hyla*. *Hyla lanciformis* and *H. raniceps* (*albopunctata* group) have the *commissura quadrato-cranialis* anterior a half of wide compared with the wide of the *processus muscularis quadrati* at its base, and a V-shaped *pars reuniens*. *Hyla geographica* (*geographica* group) presents a square-shaped *pars reuniens*. In *Hyla nana* (*microcephala* group), the sinus posterior hypobranchialis and the *processus quadrato-ethmoidale* are missing.

The *rostrata* group from genus *Scinax* appears supported by the presence of a syndesmotic connection between *corpus* and *ala* of the cartilago *suprarostrale*.

The existence of differences in the chondrocranial structures related whit diet in tadpoles that present the same microphagous feeding mechanism, indicates that this type of diet occurs by a series of structures and do not with a single particular morphology.

Keywords: *Hyla*, *Scinax*, tadpoles, chondrocranium.

INTRODUCCIÓN

La utilización de larvas de anuros en la macrosistemática del grupo comenzó a tenerse en cuenta en la segunda mitad del siglo pasado a partir de los estudios de Orton (1953), Starrett (1973) y Sokol (1975, 1981). No obstante el impulso inicial, aún son escasos los estudios sobre morfología de larvas en general y de anatomía del condrocráneo en particular. La familia Hylidae no es una excepción, se conocen datos del condrocráneo para 12 géneros y 45 especies.

En la última década del siglo pasado, el estudio del condrocráneo en larvas de anuros se propagó hacia la microsistemática del grupo, utilizándose en estudios comparativos para discriminar especies (D'Heursel y de Sá, 1999), estudios filogenéticos (Larson y de Sá, 1998) y análisis para discriminar los patrones estructurales debidos a ancestralidad común, de aquellos causados por convergencia (Haas y Richards, 1998).

En adición, existen una serie de problemas además del relativo vacío de conocimiento mencionado. Por ejemplo, muchas de las características morfológicas de las larvas están asociadas a tipos ecológicos en particular. En ciertos casos, larvas muy similares pertenecen a

familias diferentes y larvas muy distintas pertenecen a la misma familia (Orton, 1953). La correspondencia entre patrones de condrocráneo y hábito de vida, ambiente y tipo de desarrollo se ha descrito en larvas de varias especies y diferentes géneros (Ruibal y Thomas, 1988; Lavilla, 1991; Hanken *et al.*, 1992; Fabrezi y Lavilla, 1992; Lavilla y Fabrezi, 1992; Haas y Richards, 1998; Lavilla y de Sá, 2001). Muchas veces, debido a la existencia de patrones de condrocráneo convergentes, el uso de éste como fuente de caracteres para buscar relaciones entre taxa, resulta dificultoso. A pesar de ello, se ha utilizado al condrocráneo en estudios de sistemática basados sobre larvas con idéntico tipo ecológico y de desarrollo en los géneros *Leptodactylus* (Larson y de Sá, 1998), *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* (Wild, 1999).

Altig y Mc Diarmid (1999a) resaltaron la necesidad de dirigir y concentrar los esfuerzos en el sentido de superar las limitaciones que actualmente existen a partir del poco conocimiento que se tiene sobre las larvas, la ausencia de información morfo-ecológica integrada y la general inexistencia de filogenias que

sirvan de contexto a dicha información.

En este trabajo se describe el condrocáneo en larvas de tres especies de hílidos neotropicales: *Hyla raniceps*, *Scinax granulatus* y *S. squalirostris*, las cuales presentan larvas con desarrollo exotrófico que habitan en el necton (*Scinax* spp.) o el bentos (*Hyla raniceps*) de cuerpos de agua permanentes o temporarios. El resultado de las descripciones será comparado con datos de morfología y ecología reportados para *Hyla andina*, *H. arborea*, *H. cinerea*, *H. geographica*, *H. lanciformis*, *H. microcephala*, *H. nana*, *H. pulchella*, *H. rosenbergi*, *Scinax acuminatus*, *S. fuscovarius*, *S. nasicus* y *S. ruber* (Lavilla y Fabrezi, 1987; de Sá, 1988; Fabrezi y Lavilla, 1992; Haas, 1996; Fabrezi y Vera, 1997; D'Heursel y de Sá, 1999; Alcalde, 2001). Las observaciones se discutirán en los contextos filogenéticos dados por Faivovich (2002) y Haas (2003).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares observados fueron fijados y conservados en formol 10% alcalinizado con carbonato de calcio. Los estadios larvales fueron determinados siguiendo la tabla de desarrollo propuesta por Gosner (1960). El material estudiado fue depositado en la colección herpetológica del Museo de La Plata (MLP), la procedencia, los estadios y sus datos de colección se consignan en el Apéndice 1. Para la observación de hueso y cartílago se siguió la técnica de Taylor y Van Dyke (1985). Las observaciones y dibujos se realizaron en un estereomicroscopio Zeiss equipado con cámara clara. Las mediciones del neurocráneo fueron hechas en una lupa Reichert Wien equipada con gradilla de medición de error 0,1 mm. Las 9 medidas se detallan en el Apéndice 2. Para las descripciones se siguió la nomenclatura utilizada por Cannatella (1999) a excepción de la tenia *tecti marginalis*, la cual fue considerada siguiendo a de

Beer (1937). La determinación del tipo de vida de las larvas utilizadas en este estudio se realizó según la clasificación en gremios ecológicos de Altig y Johnston (1989).

RESULTADOS

A fin de evitar la reiteración de información, las tres especies serán descritas en forma simultánea y comparada.

Neurocráneo. — Las 3 especies presentan neurocráneo más largo que ancho. *S. granulatus* es la que lo tiene más ancho (AMC / LTC= 0,909-0,981) seguida por *H. raniceps* (AMC / LTC= 0,872-0,956) y *S. squalirostris* (AMC / LTC= 0,727-0,822). Las 3 poseen neurocráneo más ancho que alto, donde *S. squalirostris* lo tiene más alto (ALMC / AMC= 0,432-0,545), seguida por *S. granulatus* (ALMC / AMC= 0,375-0,481) e *H. raniceps* (ALMC / AMC= 0,366-0,392). En todos los casos, el ancho y altura máximos ocurrieron a nivel del proceso ascendente del palatoc cuadrado.

El cartílago suprarrostral (Figs. 1 y 2), en las tres especies estudiadas, está compuesto por dos cuerpos mediales y dos alas lateroposteriores a ellos. Cada cuerpo presenta forma de varilla, ubicada frontal y verticalmente, uniéndose a su simétrico mediante un puente cartilaginoso distal. Las alas presentan el proceso posterolateral desarrollado. La articulación entre cuernos trabeculares y cartílago suprarrostral ocurre sindesmóticamente al nivel de la unión entre el cuerpo y el ala del mismo. A ese nivel se proyecta anterolateralmente un pequeño proceso de cartílago. La existencia de este proceso se infiere en los esquemas presentados en las descripciones de *Atelophryniscus* spp., *Atelopus* spp., *Bufo* spp., *Hyla* spp., *Leptodactylus* spp., *Odontophrynus* spp., *Phyllomedusa* spp. y *Scinax* spp. (Fabrezi y Vera, 1997; Larson y de Sá, 1998; Lavilla y de Sá, 2001). Dado que ningún músculo

ni ligamento se unen a él y considerando su posición, este proceso parece intervenir en la articulación del cartílago suprarrostral con los cuernos trabeculares. Los cartílagos adrostrales están ausentes. Se observan diferencias interespecíficas en la unión entre cuerpo y ala, la cual es de tipo sindesmótica en *H. raniceps* y sincondrótica (mediante un puente cartilaginoso proximal) en

Scinax spp. En el ejemplar de *S. squalirostris* de Punta Indio se observa también una débil unión cartilaginosa distal entre cuerpo y ala (Fig. 2 C).

El piso craneal es variable. En un ejemplar de *S. squalirostris* y en todos los de *S. granulatus* se observa el piso craneal completamente condricado (fenestra hipofisaria cerrada) y con forámenes carotídeos y craneopalatinos presen-

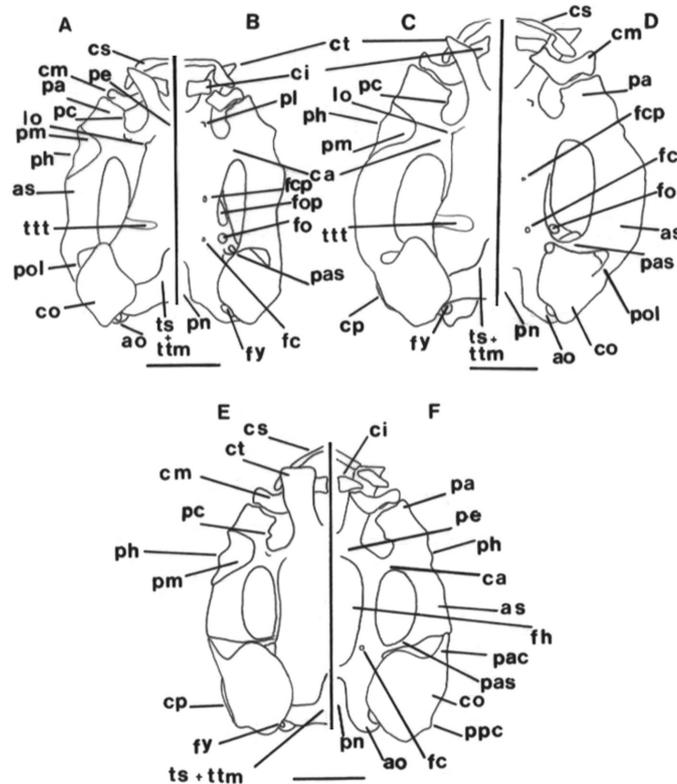


Figura 1. A) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax squalirostris* (estadio 34) en vista dorsal. B) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax squalirostris* (estadio 34) en vista ventral. C) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax granulatus* (estadio 34) en vista dorsal. D) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax granulatus* (estadio 34) en vista ventral. E) Neurocráneo y arco mandibular de *Hyla raniceps* (estadio 34) en vista dorsal. F) Neurocráneo y arco mandibular de *Hyla raniceps* (estadio 34) en vista ventral. **Referencias:** ao: arco occipital, as: arco subocular, ca: comisura cuadrado craneal anterior, ci: cartílago infrarrostral, cm: cartílago de Meckel, co: cápsula ótica, cp: cresta parótica, cs: cartílago suprarrostral, ct: cuernos trabeculares, fc: foramen carotídeo, fcp: foramen craneopalatino, fh: fenestra hipofisaria, fo: foramen oculomotor, fop: foramen óptico, fy: foramen yugular, lo: lámina orbitonasal, pa: proceso articular del palatocuadrado, pac: proceso anterolateral de la cresta parótica, pas: proceso ascendente del palatocuadrado, pc: proceso cuadrado etmoidal del palatocuadrado, pe: placa etmoidea, ph: proceso hiocuadrado, pl: proceso lateral de los cuernos trabeculares, pn: penetración de la notocorda, pol: proceso ótico larval, ppc: proceso posterolateral de la cresta parótica, ts + ttm: techo sinótico y tenia tecti medial, ttt: tenia tecti transversal. Barra de escala = 1 mm.

tes. En *H. raniceps* y en los restantes ejemplares de *S. squalirostris* el piso craneal es abierto y los forámenes craneopalatinos no están definidos. La notocorda penetra en el cráneo hasta aproximadamente el nivel de los tres cuartos anteriores de la cápsula ótica (Fig. 1 B, D, F). La placa etmoidea es más ancha que larga en las tres especies, pero resulta marcadamente más ancha en *H. raniceps* (APE / LPE= 2,6-3,3) mientras que en *Scinax* spp. la proporción ocurre entre valores de 1,5-2,6 (Fig. 1 A, C, E).

Los cuernos trabeculares son más cortos con relación a la longitud total del cráneo en las especies de *Scinax* (LCT / LTC= 0,16-0,19). En *H. raniceps* estos son comparativamente más largos (LCT / LTC= 0,215-0,245). Los cuernos trabeculares de ambas *Scinax* spp. presentan el margen anterior oblicuo, mientras que en *H. raniceps* su borde anterior es recto. (Fig. 1).

El proceso lateral de los cuernos trabeculares falta en *H. raniceps* a pesar del buen desarrollo que presenta el proceso cuadrado etmoidal. En ambas *Sci-*

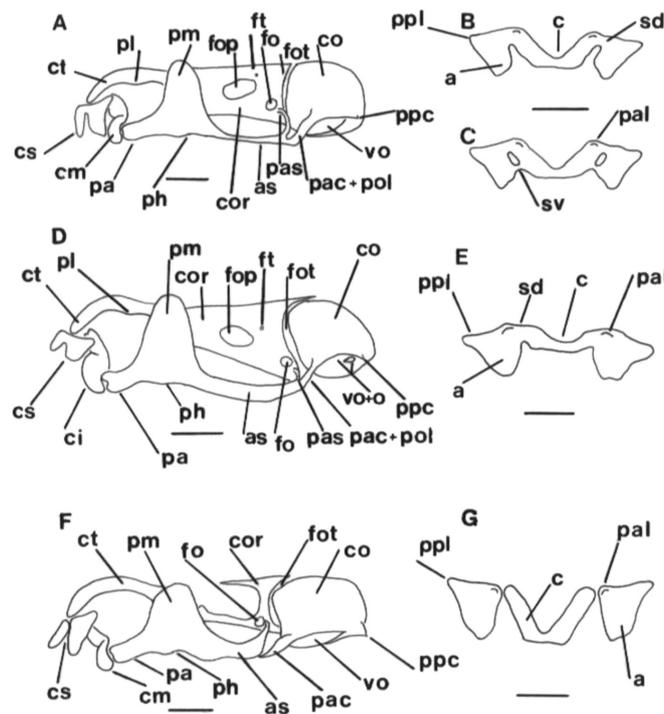


Figura 2. A) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax squalirostris* (estadio 34) en vista lateral. B) Cartílago suprarrostral de *Scinax squalirostris* (estadio 34) en vista frontal mostrando su estructura característica. C) Cartílago suprarrostral de *Scinax squalirostris* (estadio 35) en vista frontal, mostrando la estructura atípica. D) Neurocráneo y arco mandibular de *Scinax granulatus* (estadio 34) en vista lateral. E) Cartílago suprarrostral de *Scinax granulatus* (estadio 34) en vista frontal. F) Neurocráneo y arco mandibular de *Hyla raniceps* (estadio 34) en vista lateral. G) Cartílago suprarrostral de *Hyla raniceps* (estadio 34) en vista frontal. **Referencias:** a: ala del cartílago suprarrostral, c: cuerpo del cartílago suprarrostral, cor: cartilago orbital, fot: foramen ótico, ft: foramen troclear, pal: proceso anterolateral del cartílago suprarrostral, ppl: proceso posterolateral del ala del cartílago suprarrostral, sd: sincondrosia proximal, sv: sincondrosia distal, vo: ventana oval, vo + o: ventana oval y opérculo. Las restantes referencias en Figura 1. Barra de escala = 0,5 mm.

nax spp., el proceso lateral es conspicuo y de posición ventral, no siendo visible en una vista dorsal (Fig. 1 B, D).

De la región nasal, el esbozo de la lámina orbitonasal fue observado sólo en algunos ejemplares de las tres especies estudiadas (Fig. 1 A, C, E).

La región lateral del cráneo presenta mayor condricificación en *Scinax* spp. que en *H. raniceps* (Fig. 2 A, D, F). En todos los ejemplares de *S. granulatus* y en uno de *S. squalirostris* (estadio 34), la región lateral del neurocráneo (cartílago orbital) está completamente condricificada. Sus componentes en sentido anteroposterior son: el pilar etmoideo, el pilar preóptico, el pilar metóptico y el pilar antótico. Posterodorsalmente al foramen óptico, en *Scinax* spp. se observa un pequeño foramen troclear. La región lateral en *H. raniceps* presenta el pilar preóptico y el pilar etmoideo en desarrollo incipiente, en consecuencia existe un gran área sin condricificar lo cual hace imperceptible al foramen óptico. Esta especie, en el estadio 34, presenta bien definidos los forámenes oculomotor y proótico más los pilares metóptico y antótico.

El techo del cráneo presenta techo sinótico (todos los ejemplares de las tres especies), un esbozo de *tenia tecti medial* y *tenia tecti transversal* (algunos ejemplares de las tres especies). La *tenia tecti marginalis* se halla ausente en las tres especies estudiadas (Fig. 1 A, C, E).

La cápsula ótica es más larga que ancha y más ancha que alta (las proporciones ALCO / LCO y ACO / LCO toman valores superpuestos en las tres especies) y ocupan aproximadamente el 30-35% de la longitud total del cráneo, presentando un contorno irregular. Presentan una cópula anterior bien desarrollada y una cópula posterior de tamaño menor. En *Scinax* spp., la cópula anterior está ampliamente solapada dorsalmente al proceso ascendente del palatoc cuadrado, incluso sobrepasándolo anteriormente; mientras que en *H. raniceps*

este solapamiento no ocurre. En las tres especies, la cresta parótica guarda escaso desarrollo lateral y forma un proceso posterolateral pequeño (relativamente más desarrollado en *H. raniceps*) y uno anterolateral masivo. El proceso anterolateral de la cresta parótica corre en forma vertical y oblicua descendente en *H. raniceps* y se solapa ventralmente al margen posterolateral del palatoc cuadrado, siendo agudo en su extremo anterior. El proceso anterolateral de la cresta parótica de *Scinax* spp. presenta una disposición igual al de *H. raniceps*, pero formando proceso ótico larval.

Bajo la cresta parótica, se encuentra la ventana oval, ésta es amplia y redondeada, sin opérculo condricificado (*S. squalirostris* e *H. raniceps*) o condricificado en *S. granulatus* (Fig. 2 D).

La pared medial de la cápsula ótica de *S. granulatus* presenta celdas de cartílago, el que sin embargo no tomó el Alcian Blue, por lo cual no se pudo corroborar el patrón de sus forámenes. En *S. squalirostris* la pared medial de la cápsula ótica está perforada por un pequeño foramen endolinfático dorsal, un foramen perilinfático superior en posición ventral y posterior y un foramen acústico único en los estadios previos al 34 y dividido en anterior y posterior a partir de este estadio (Fig. 4 A, B). El foramen perilinfático inferior abre posteroventralmente a la cápsula ótica y en algunos ejemplares proyecta un pequeño proceso desde su margen medial (Fig. 4 A, B). En *H. raniceps* se repite el patrón de *S. squalirostris*, a excepción que el foramen acústico es indiviso y el proceso del foramen perilinfático inferior falta en todos los ejemplares. Ningún ejemplar de *S. granulatus* presenta el proceso del foramen perilinfático inferior.

Arco mandibular. — El cartílago de Meckel presenta sus tres procesos desarrollados en las tres especies: proceso retroarticular, proceso dorsomedial y proceso ventromedial. El cartílago de

Meckel es sigmoideo en vista lateral y en forma de «C» en vista dorsal. Articula con el proceso articular del palatoc cuadrado mediante un masivo cóndilo posterior y un proceso retroarticular corto y romo (Figs. 1, 2 A, D, F y 4 C-E). El cóndilo articular y el proceso retroarticular no muestran diferencias entre las especies estudiadas.

Los procesos dorsomedial y ventromedial articulan con el cartílago infra-rostral y guardan desarrollo equivalente en *H. raniceps*, mientras que en *Scinax* spp. el proceso dorsomedial es mayor que el proceso ventromedial (Fig. 4 C-E). El cartílago infrarrostral tampoco muestra diferencias entre las especies. Se trata de una estructura de cartílago reunida medialmente con su simétrico mediante una sínfisis mandibular sindesmótica sin cópula mandibular. Los infrarrostrales se disponen verticalmente, en forma oblicua y presentan su área medial ensanchada respecto al área lateral.

El palatoc cuadrado muestra variación en sus componentes y en el desarrollo de sus partes en las tres especies, fundamentalmente entre *Scinax* spp. e *H. raniceps*. El proceso articular del palatoc cuadrado no varía entre las tres entidades estudiadas. Presenta una cavidad para el cóndilo del cartílago de Meckel y un surco donde recibe al proceso retroarticular del mismo. El proceso cuadrado etmoidal se encuentra muy poco desarrollado en *Scinax* spp., en las cuales es difícil de distinguir del contorno del proceso articular; mientras que se halla bien desarrollado en *H. raniceps*, en la cual es fácilmente distinguible del mismo (Fig. 1). El proceso muscular está bien desarrollado en las tres especies estudiadas y alcanza la altura del margen dorsal de los cuernos trabeculares (Fig. 2 A, D, F). La relación de tamaño entre la comisura cuadrado craneal anterior y el proceso muscular presenta diferencias entre las especies estudiadas (Fig. 1). En *H. raniceps* la comisura cuadrado craneal anterior, en

una vista dorsal, tiene aproximadamente la mitad del ancho que el proceso muscular en su base, mientras que en *Scinax* spp., el ancho de dichas estructuras es equivalente. En las tres especies, el área dorsal y proximal de la comisura cuadrado craneal anterior, cerca de su unión con la placa etmoidea, presenta un muñón de cartílago (Fig. 1 A, C, E). La comisura cuadrado orbital se halla ausente en las tres especies.

Ventralmente al proceso muscular existe una fosa hiocuada bien desarrollada para articular con el cóndilo del ceratohial.

El arco subocular no presenta particularidades y el proceso pseudopterigoideo está ausente en las tres especies estudiadas. El proceso ascendente es de unión intermedia en *H. raniceps*, (se fusiona al pilar antótico justo por detrás del foramen oculomotor) mientras que en *Scinax* spp. la unión es baja (en el margen inferior del foramen oculomotor) (Fig. 2 A, D, F).

El proceso ótico larval se halla presente y bien condricado en *Scinax* spp., pero falta en *H. raniceps* (Figs. 1 y 2 A, D, F).

Hiobranquium. — Basihial ausente en *S. squalirostris*, levemente condricado en *H. raniceps* y bien condricado en *S. granulatus* en forma de varilla orientada transversalmente al eje axial (Fig. 3). *Pars reuniens* más ancha que larga, compuesta por cartílago difuso y continúa sincondróticamente con el ceratohial y la cópula II. La *pars reuniens* de *H. raniceps* es en forma de «V» mientras que en *Scinax* spp. presenta forma rectangular (Fig. 3).

Ceratohiales reunidos medialmente por la *pars reuniens* y con todos sus procesos desarrollados. Proceso anterohial ubicado medialmente respecto al posterohial. El proceso anterohial lateral presenta diferencias a nivel de género. En *Scinax* spp. su extremo nunca alcanza anteriormente el nivel del extremo anterior del proceso anterohial. En *H. rani-*

ceps, el proceso anterohial lateral alcanza el nivel del extremo anterior del proceso anterohial (Fig. 3). El ceratohial de *Scinax* spp. presenta un proceso adicional, el cual no se observa en *H. raniceps*. Este proceso es lateral al cóndilo articular, presentando en *S. granulatus* mayor desarrollo relativo que en *S.*

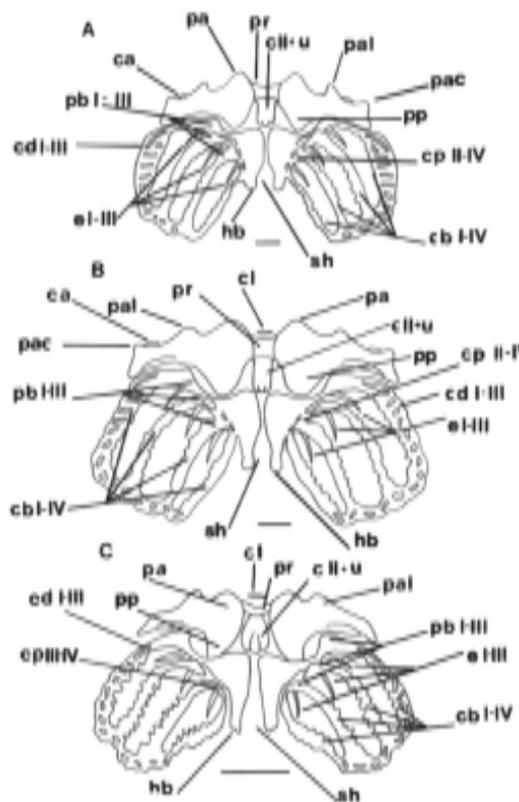


Figura 3. A) Hiobranquium de *Scinax squalirostris* (estadio 34). B) Hiobranquium de *Scinax granulatus* (estadio 34). C) Hiobranquium de *Hyla raniceps* (estadio 34). **Referencias:** ca: cóndilo articular del ceratohial, c I: cópula I, c II + u: cópula II y proceso urobranquial, cb I - IV: ceratobranquiales I - IV, cd I - III: comisura distal I - III, cp II - IV: comisura proximal II - IV, cp III - IV: comisura proximal III - IV, e I - III: espículas I - III, hb: hipobranquial, pa: proceso anterohial del ceratohial, pac: proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial, pal: proceso anterohial lateral del ceratohial, pb I - III: procesos branquiales I a III, pp: proceso posterohial del ceratohial, pr: *pars reuniens*, sh: seno hipobranquial. Barra de escala = 0,5 mm.

squalirostris (Fig. 3). El cóndilo articular guarda buen desarrollo. Cópula II ovoide y alargada axialmente con proceso urobranquial poco desarrollado, apenas superando el extremo posterior de la misma.

Hipobranquiales unidos entre sí, con la cópula II y los ceratohiales mediante sindesmosis. Ceratobranquiales I-IV presentes, con radios branquiales de desarrollo variable según los ejemplares. La comisura distal reúne a todos los ceratobranquiales formando una serie de aberturas irregulares entre ella y éstos (Fig. 3).

Las tres especies poseen la 4ª espícula ausente y las espículas I a III presentes y bien desarrolladas. Las espículas se relacionan a sus respectivos ceratobranquiales mediante sindesmosis. Los ceratobranquiales I a III presentan el proceso branquial desarrollado, pero sin formar puente branquial en ninguna de las especies estudiadas. En todas ellas, el primer ceratobranquial se relaciona sincondróticamente con el hipobranquial, sin embargo, las uniones de los restantes ceratobranquiales muestran diferencias entre *Scinax* spp. e *H. raniceps*. En *Scinax* spp., los ceratobranquiales II, III y IV están reunidos en su base por una comisura proximal y cada uno de ellos se une sincondróticamente al hipobranquial. En *H. raniceps*, sólo los ceratobranquiales III y IV están reunidos por la comisura proximal y mediante ésta contactan al hipobranquial por sindesmosis. El segundo ceratobranquial de esta especie queda excluido de la comisura proximal y también se une al hipobranquial por sindesmosis (Fig. 3).

En *Scinax* spp., el seno hipobranquial presenta forma de «U» o «V» alargada, invertida y angosta, mientras que en *H. raniceps* el seno hipobranquial presenta sus márgenes casi rectos y se diferencia poco respecto al espacio inter-hipobranquial anterior (Fig. 3).

El ápice distal del hipobranquial nunca es bífido en *Scinax* spp., pudiendo ser dilatado (*S. granulatus*) o redondeado sin dilatación (*S. squalirostris*). En

H. raniceps el extremo distal de cada hipobranquial es bifido (Fig. 3).

Osificaciones. — Algunos ejemplares de las especies estudiadas presentan paraesfenoides, exoccipital y frontoparietal (*S. squalirostris*), frontoparietal y paraesfenoides (*H. raniceps*) o paraesfenoides y exoccipital (*S. granulatus*).

DISCUSIÓN

La Tabla 1 presenta un conjunto de 27 caracteres con sus respectivos estados para las especies de *Hyla* y *Scinax* en las cuales se ha descrito la estructura del condrocraqueo. *Hyla armata* no fue incluida debido a poseer una larva torrentícola (Haas y Richards, 1998). La descripción de los caracteres y sus estados se consigna en el Apéndice 3.

Variación observada en los caracteres. — La variación de los caracteres

se clasificó en 4 clases: I) variación cronológica en la aparición de algunas estructuras del neurocráneo (heterocronías) independientemente de los otros tipos de variación, II) variación a nivel poblacional, III) variación a nivel específico, y IV) variación a nivel genérico.

Sobre la base de la comparación del tiempo relativo de aparición de una misma estructura en las 3 especies estudiadas y datos de bibliografía respecto al opérculo y la tabicación del foramen acústico (Sokol, 1981; de Sá, 1988; de Sá y Hill, 1998; D'Heursel y de Sá, 1999), 3 de los caracteres consignados en la Tabla 1 fueron ubicados dentro de la variación de clase I: la conformación de la región lateral del neurocráneo (carácter 5), la presencia-ausencia de opérculo (carácter 8) y la presencia-ausencia de tabicación en el foramen acústico (carácter 9).

Sobre la base de información proveniente de la literatura (Haas, 1995; Alcalde, 2001) se ha determinado que el

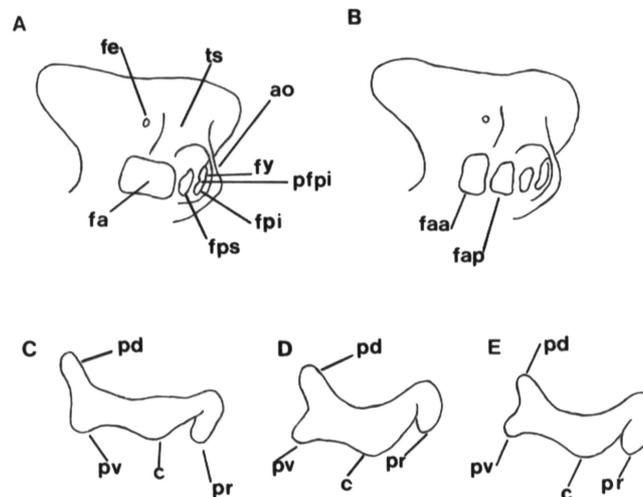


Figura 4. **A)** Pared medial de la cápsula ótica de *Scinax squalirostris* (estadio 34). **B)** Pared medial de la cápsula ótica de *Scinax squalirostris* (estadio 35). **C)** Vista ventral del cartílago de Meckel de *Scinax granulatus* (estadio 34). **D)** Vista ventral del cartílago de Meckel de *Scinax squalirostris* (estadio 34). **E)** Vista ventral del cartílago de Meckel de *Hyla raniceps* (estadio 34). **Referencias:** **c:** cóndilo, **fa:** foramen acústico, **faa:** foramen acústico anterior, **fap:** foramen acústico posterior, **fe:** foramen endolinfático, **fpi:** foramen perilinfático inferior, **fps:** foramen perilinfático superior, **pd:** proceso dorsomedial, **pfpi:** proceso del foramen perilinfático inferior, **pr:** proceso retroarticular, **pv:** proceso ventromedial, **ts:** techo sinótico. Las restantes referencias como en la Figura 1. Esquemas sin escala.

carácter 17 (presencia-ausencia de basi-hial) y el carácter 27 (configuración del extremo posterior del hipobranquial) caen dentro de la clase II.

Se optó por no utilizar los caracteres 4, 10 y 11 en las comparaciones y análisis a causa de que los autores no determinan su estado (4 y 10) o no especifican el método de medición utilizado (11).

Finalmente, dieciocho caracteres se encuentran dentro de la clase III (caracteres 1-3, 6, 7, 12-16, 18, 19 y 21-26) y el carácter 20 (presencia de un proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial) cae dentro de la clase IV.

Relación entre la morfología y el ambiente que ocupan las larvas en los cuerpos de agua. — Según Altig y Mc Diarmid (1999b), el género *Hyla* presenta larvas de tipo IV de Orton (1953) con desarrollo exotrófico y diversos tipos ecológicos: bentónicas (lénticas y lóaticas), adherentes (lóaticas), torrentícolas suctoras (lóaticas) y nectónicas (lénticas). Según estos autores, para el género *Scinax* se conocen larvas de tipo IV de Orton (1953), con desarrollo exotrófico, que habitan en el bentos o el necton de ambientes lénticos.

Teniendo en cuenta las descripciones

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Caracteres procedentes del neurocráneo																
1	B		A			C		B	C		A	ne	C	A	ne	
2	A	A*	B	B*	A*	B	A*	B	A*	B	ne	A*	ne	B*	ne	
3	B	B*	ne		B*	A	B			ne		B*	ne	B*	ne	
4	A	ne				B		ne								
5	A	ne	B	ne		B	A*	A	B	A	ne	A	ne			
6	C	C*	C	C*		A	B*	C*	B	C*	ne	C*	ne	C*	ne	
7	A	A*	ne	B*	A*	A	B*	A*	B	ne		A*	ne	B*	ne	
8	A	B	ne			A	B*	B	A	ne		A	ne			
9	A	i	ne			B	ne	A	A/B	ne		ne	ne			
10	A	B	ne			B	ne									
11	A	nc		ne	nc	B	nc			ne						
Caracteres procedentes del arco mandibular																
12	A	ne				B	ne					A*	ne			
13	B	B*	A	A*		B			A	ne	B	ne	B*	ne		
14	A	C*	A*	C*		B	B*	A*	A	A*	ne	A*	ne	A*	ne	
15	A	ne	A	ne		B	B*	B		A	ne	A				
16	B	B*	B	B*		A	B			A	B					
Caracteres procedentes de los arcos hioideo y branquiales																
17	A	B	A*	B	A*	B	A*	B	A/B	A	B	A				
18	A	C	A*	A	A*		B	B*	A		ne	C*	ne	A*	ne	
19	B	B*	B	B*		C	C*	B*	B	A*	ne	B*	ne	B*	ne	
20	B	B*				A	A*			ne		A*	ne	A*	ne	
21	B	ne	C	B	ne	C	A	C		A	D	A				
22	A		B	A*	A		B	A			ne	A	A*			
23	A	ne	B	ne		B	A	B*	B	A	ne	B	A			
24	A	ne	B	A	ne	B	A	B*	B		ne	B	A			
25	A	ne	B	ne		B	A	B*	B		ne	A	A			
26	A	A*				B	A*		B*	C*	ne	B*	ne	A*	ne	
27	B	C	D*	C*	D*	B*	E	B*	E*	B/E	A	ne	E*	ne	C*	ne

Tabla 1. Caracteres y estados de carácter para las especies *Scinax squalirostris* (grupo *staufferi*, 1), *S. granulatus* (grupo *rubra*, 2), *S. fuscovarius* (grupo *rubra*, 3), *S. acuminatus* (grupo *rubra*, 4), *S. ruber* (grupo *rubra*, 5), *S. nasicus* (grupo *rostrata*, 6), *Hyla raniceps* (grupo *albopunctata*, 7), *H. lanciformis* (grupo *albopunctata*, 8), *H. andina* (grupo *pulchella*, 9), *H. pulchella* (grupo *pulchella*, 10), *H. nana* (grupo *microcephala*, 11), *H. microcephala* (grupo *microcephala*, 12), *H. geographica* (grupo *geographica*, 13), *H. arborea* (14), *H. cinerea* (15) y *H. rosenbergi* (grupo *boans*, 16). **Referencias:** * = inferido de los esquemas de la literatura, i = estado de carácter indeterminado, nc = dato de literatura no comparable por causas metodológicas, ne = dato no especificado en la literatura.

de algunas de las larvas consignadas en la Tabla 1 (Cei, 1980; Lavilla, 1990; Mercolli *et al.*, 1994; Kehr y Duré, 1995; Langone y Cardoso, 1997), otros datos de bibliografía (Lavilla, 1977, 1983; Lajmanovich, 2000) y observaciones personales, se ha podido determinar el tipo ecológico que ellas presentan. *Hyla andina*, *H. geographica*, *H. nana* e *H. pulchella*, presentan larvas de tipo léntico bentónico, mientras que *Scinax acuminatus*, *S. granulatus*, *S. fuscovarius*, *S. nasicus* y *S. squalirostris* presentan larvas lénticas nectónicas.

La comparación entre cada uno de los dieciocho caracteres que presentan variación interespecífica (caracteres 1-3, 6, 7, 12-16, 18, 19 y 21-26) y el tipo ecológico (nectónico o bentónico) muestra que no existe relación entre el ambiente que ocupan las larvas y la morfología. Las larvas bentónicas comparten estados de carácter con aquellas nectónicas y ningún carácter presenta un estado que sea propio de las larvas bentónicas o nectónicas analizadas.

Analizar el proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial (carácter 20), presente sólo en *Scinax* spp., es más complejo, dado que todas las larvas analizadas de este género son nectónicas. Al explorar la anatomía del condrocraqueo de otras larvas nectónicas, como la de *Pseudis minutus*, se observa que falta el proceso lateral al cóndilo del ceratohial (Lavilla y de Sá, 1999). Del mismo modo su presencia ha sido verificada en larvas bentónicas de los géneros *Batrachyla* y *Alsodes* (Alcalde, obs. pers.) y un proceso de características similares fue reportado para *Dendrobates auratus* (de Sá y Hill, 1998) y *D. tinctorius* (Haas, 1995). Entonces, debe considerarse que el carácter 20 no guarda relación con el espacio que ocupan las larvas en la columna de agua.

Relación entre la morfología y el mecanismo de alimentación de las larvas. — Para responder la pregunta de si existe asociación entre los 18 ca-

racteres que varían interespecíficamente y el mecanismo de alimentación, se realizó una comparación entre aquellas especies para las cuales se conoce la dieta de sus larvas. *Hyla andina*, *H. pulchella*, *Scinax acuminatus* y *S. nasicus* son micrófagas raspadoras, siendo *H. nana* macrófaga (Lavilla, 1983; Fabrezi y Lavilla, 1992; Lajmanovich, 1997, 2000). Las especies con un mismo mecanismo de alimentación deberían presentar la misma estructura en las partes del neurocráneo y arcos viscerales que intervienen en el mismo. Al comparar el complejo cuernos trabeculares-cartílago suprarrostral (caracteres 1 y 2) en las 5 especies mencionadas se ve que las especies micrófagas raspadoras no presentan todas el mismo estado de carácter. *Hyla andina*, *H. pulchella* y *Scinax nasicus* muestran cuerpos y alas totalmente separados, mientras que *S. acuminatus* presenta cuerpos separados por una escotadura y alas totalmente fusionados a ellos. *Hyla nana* presenta un cartílago suprarrostral con cuerpos y alas formando una estructura continua, lo cual está evidentemente asociado a una desviación de los mecanismos micrófagoraspadores (en este caso hacia la macrofagia). Una situación similar se ha reportado para otras larvas que se apartan considerablemente del tipo de alimentación micrófaga raspadora: larvas carnívoras de *Ceratophrys* spp. y *Lepidobatrachus* spp. (Ruibal y Thomas, 1988; Lavilla y Fabrezi, 1992; Wild, 1997).

En el caso de los cuernos trabeculares, el extremo anterior de los mismos es oblicuo en *Scinax nasicus* e *Hyla pulchella* (micrófagas raspadoras), mientras que es recto en *S. acuminatus*, *H. andina* (micrófagas raspadoras) e *H. nana* (macrófaga).

Las diferencias observadas en el complejo cuernos trabeculares-cartílago suprarrostral de las larvas micrófagas raspadoras, sugieren que esta estrategia de alimentación se puede dar con un abanico de estructuras, debiéndose buscar explicación a la diversidad observada

desde un punto de vista evolutivo y no ecológico.

Si bien para ciertos caracteres del neurocráneo, palatoc cuadrado e *hiobranquium* no se conoce exactamente su rol durante el proceso de alimentación, siguiendo el mismo tipo de razonamiento, encontramos que los caracteres 6, 7, 13-16, 21, 22, 24-26 varían en forma independiente del tipo de alimentación. Para los caracteres 3 y 12, por falta de datos bibliográficos, no fue posible ningún análisis. Los caracteres 18 (forma de la *pars reuniens*) y 23 (tipo de unión entre el ceratobranquial II y el hipobranquial) presentan el mismo estado en las larvas micrófagas raspadoras de *Hyla andina*, *H. pulchella*, *Scinax acuminatus* y *S. nasicus*, el cual a su vez difiere del de *H. nana* (macrófaga). Sin embargo, el carácter 18 presenta el mismo estado en las larvas carnívoras de *Lepidobatrachus* spp. (Ruibal y Thomas, 1988; Lavilla y Fabrezi, 1992) y en las larvas micrófagas raspadoras de *Scinax* spp. e *Hyla* spp., descartándose entonces su asociación con el mecanismo de alimentación.

El carácter 23 presenta el mismo estado en las larvas micrófagas raspadoras de *Hyla andina*, *H. pulchella*, *Scinax acuminatus* y *S. nasicus* que en larvas carnívoras de *Lepidobatrachus* spp. y *Ceratophrys* spp. (Ruibal y Thomas, 1988; Lavilla y Fabrezi, 1992). Del mismo modo, este carácter presenta el mismo estado en la larva macrófaga de *Hyla nana* que en las larvas micrófagas raspadoras de *Bufo arenarum* (Alcalde, obs. pers.; Lajmanovich, 2000), *Leptodactylus ocellatus* y *L. latinasus* (Larson y de Sá, 1998). En consecuencia debe descartarse la asociación entre este carácter y el mecanismo de alimentación.

El único carácter que aparece asociado con el tipo de alimentación es el carácter 19 (desarrollo del proceso anterohial lateral del ceratohial). Este carácter presenta estados diferentes entre especies con larvas macrófagas (*Hyla nana*), micrófagas raspadoras (*Hyla andina*, *H. pulchella*, *Scinax acuminatus* y *S. nasicus*), micrófagas filtradoras (*Elachistocleis bicolor*) (Lavilla y Langone, 1995) y carnívoras (*Ceratophrys* spp. y *Lepidobatrachus* spp.) (Lavilla y Fabrezi, 1992).

Análisis de los caracteres en un contexto sistemático filogenético. — El género *Scinax* constituye un grupo natural dividido a su vez en dos clados, el clado *catharinae* y el clado *rubra* (Faivovich, 2002). Las cinco especies de *Scinax* estudiadas en el presente trabajo comparten una única sinapomorfía, la presencia de un proceso lateral al cóndilo del ceratohial (carácter 20, estado B). Dada la limitada cantidad de especies con que se dispuso y a que ellas representan sólo al clado *rubra*, por el momento es imposible discernir si este carácter es una sinapomorfía del clado o del género.

En *Scinax nasicus*, la unión entre ala y cuerpo del cartílago suprarrostral es sindesmótica (carácter 1, estado C), lo cual no es compartido por las restantes especies de *Scinax*. Fabrezi y Vera (1997) han interpretado que la unión sindesmótica es producto de un desarrollo heterocrónico, inferido a partir de que en *Scinax nasicus*, el cartílago orbital y el techo del cráneo muestran un menor grado de diferenciación en estadios comparables a los que en otras especies presentan mayor desarrollo. La información proveniente del estudio de secuencias completas de desarrollo de diversas especies en *Chacophrys*, *Dendrobates* e *Hyla* (de Sá, 1988; de Sá y Hill, 1998; D'Heursel y de Sá, 1999; Wild, 1999) muestran que la estructura del cartílago suprarrostral se define tempranamente en el desarrollo (estadios 29-31 de Gosner, 1960) y desaparece durante la crisis metamórfica. Esa estructura, en general, no es susceptible de sufrir retrasos en el desarrollo justamente porque es crítica durante la vida larval. Entonces, nosotros interpretamos que la unión sindesmótica entre cuerpo y ala del cartílago suprarrostral debe ser considerada un estado de carácter propio de *Scinax nasicus*.

Dado que el grupo *rostrata* es monofilético (Faivovich, 2002), la unión sindesmótica entre cuerpo y ala del cartílago supra-rostral observada por Fabrezi y Vera (1997) en *Scinax nasicus*, podría ser una sinapomorfía de este grupo, lo cual deberá verificarse analizando más especies del mismo. Respecto a los restantes grupos de especies de *Scinax* aquí considerados, para ninguno de ellos se observaron sinapomorfias procedentes del condrocáneo larval.

No se encontraron caracteres del condrocáneo larval que representen una sinapomorfía para el género *Hyla*. En consecuencia, este género queda definido por la ausencia del proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial (carácter 20, estado A).

Ciertos caracteres (13, 14, 18, 26) presentan estados que aparecen como propios de algunos de los grupos de especies de *Hyla*, lo cual deberá ser verificado observando una mayor cantidad de especies de cada grupo. Las especies *Hyla lanciformis* e *H. raniceps* (grupo *albopunctata*) son las únicas que presentan la comisura cuadrado craneal con la mitad del ancho que presenta el proceso muscular en su base (carácter 14 B) y la *pars reuniens* con forma de «V» (carácter 18 B). La única especie del grupo *geographica*, *Hyla geographica*, para la cual se conoce el condrocáneo, se caracteriza por presentar la *pars reuniens* de forma cuadrada (carácter 18 C). La ausencia de proceso cuadrado etmoidal (carácter 13 A) y la ausencia de seno hipobranquial posterior (carácter 26 C) caracterizan a *Hyla nana* (grupo *microcephala*). No se pudo determinar la situación de esos caracteres en *Hyla microcephala*.

Según Fabrezi y Lavilla (1992), el proceso ótico de *Hyla nana*, *Phasmahyla guttata*, *Phyllomedusa boliviana*, *P. savagii* y *Scinax acuminatus* está compuesto por una parte anterior, inferior y horizontal, una parte media bruscamente ascendente y una parte posterior, superior y horizontal. Esto coincide con

lo observado en este trabajo para *Hyla raniceps*, *Scinax granulatus* y *S. squalirostris*, donde el proceso anterolateral de la cresta parótica está muy bien desarrollado (independientemente de que se forme o no el proceso ótico larval) y desciende en forma casi vertical desde la cápsula ótica hacia el palatocuartado. Tal disposición se deduce de los esquemas en donde se describe el condrocáneo de *Hyla geographica* e *H. lanciformis* (de Sá, 1988; D'Heursel y de Sá, 1999) y fue verificado en *H. andina* e *H. pulchella* (Alcalde, obs. pers.). En las descripciones de *Gastrotheca* spp. y *Anotheca* spp. (Hemiphractinae), *Nyctimystes* spp. y *Litoria* spp. (Pelodyadinae) no fue posible verificar la disposición del proceso anterolateral de la cresta parótica (Fabrezi y Lavilla, 1992; Haas, 1996; Haas y Richards, 1998). En *Flectonotus goeldii* (Hemiphractinae) el proceso anterolateral de la cresta parótica está muy reducido a diferencia de lo que se observa en el condrocáneo de otros Hylidae. Finalmente, *Rana temporaria* (de Jongh, 1968) y *Pseudis minutus* (Lavilla y de Sá, 1999) muestran el proceso anterolateral de la cresta parótica vertical y muy desarrollado. En *Pseudis minutus*, ésto es interesante dado que los pséuidos son considerados como una subfamilia dentro de Hylidae (Duellman, 2001) y en el análisis de Haas (2003) Pseudidae queda incluida en un mismo clado dentro de Hylinae.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los integrantes del Grupo Anfibio (G. Agostini, G. Natale, J. Meriggi, L. Ammassari, M. L. Arellano, R. Herrera y R. Cajade), del cual somos parte, por facilitar algunos de los ejemplares estudiados de *Scinax granulatus* y *S. squalirostris*. A G. Finarelli porque algunas vacaciones se transformaron en muestreos. A M. Fabrezi por las sugerencias realizadas en la primer revisión del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- ALCALDE, L. 2001. Descripción del condrocráneo prometamórfico de *Hyla pulchella cordobae* (Anura: Hylidae). IV Congreso Argentino de Herpetología, Salta, Noviembre de 2001.
- ALTIG, R. & G. F. JOHNSTON. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetological Monographs* 3: 81-109.
- ALTIG, R. & R. W. MCDIARMID. 1999a. Body plan. Development and morphology: 24-51. *En*: ALTIG, R., y R. W. MCDIARMID (eds.), Tadpoles, The Biology of Anuran Larvae. Chicago and London, University of Chicago Press.
- ALTIG, R. & R. W. MCDIARMID. 1999b. Diversity. Familial and generic characterizations: 295-337. *En*: ALTIG, R., y R. W. MCDIARMID (eds.), Tadpoles, The Biology Of Anuran Larvae. Chicago and London, University of Chicago Press.
- CANNATELLA, D. 1999. Architecture. Cranial and axial musculoskeleton: 52-91. *En*: ALTIG, R., y R. W. MCDIARMID (eds.), Tadpoles, The Biology of Anuran Larvae. Chicago and London, University of Chicago Press.
- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zool. Ital. (N.S.)*. Monogr. 2: XII + 609 pp.
- DE BEER, G. R. 1937. The Development of the Vertebrate Skull. The University of Chicago Press. Chicago & London, 554 pp.
- DE JONGH, H. D. 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. *Netherlands J. Zool.* 18 (1): 1-103.
- D'HEURSEL, A. & R. O. DE SÁ. 1999. Comparing the tadpoles of *Hyla geographica* and *Hyla semilineata*. *J. Herpetol.* 33 (3): 353-361.
- DE SÁ, R. O. 1988. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. *J. Morphol.* 195: 345-355.
- DE SÁ, R. O. & S. HILL. 1998. Chondrocranial anatomy and skeletogenesis in *Dendrobates auratus*. *J. Herpetol.* 32 (2): 205-210.
- DUELLMAN, W. E. 2001. Hylid Frogs of Middle America, expanded ed.. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, N.Y.
- FABREZI, M. & E. O. LAVILLA. 1992. Estructura del condrocráneo y esqueleto hiobranquial en larvas de algunos hílidos neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta zool. lilloana*, 41: 155-164.
- FABREZI, M. & R. VERA. 1997. Caracterización morfológica de larvas de anuros del Noroeste Argentino. *Cuad. Herpetol.* 11 (1-2): 37-49.
- FAIVOVICH, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics* 18: 367-393.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- HAAS, A. 1995. Cranial features of dendrobatid larvae (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *J. Morphol.* 224: 241-264.
- HAAS, A. 1996. Das larvale Cranium von *Gastrotheca riobambae* und seine Metamorphose (Amphibia: Anura: Hylidae). *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 36: 33-162.
- HAAS, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- HAAS, A. & S. J. RICHARDS. 1998. Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodryadinae). *J. Morphol.* 238: 109-141.
- HANKEN, J.; M. W. KLYMKOWSKY; C. H. SUMMERS; D. W. SEUFERT & N. INGEBRIGTSEN. 1992. Cranial ontogeny in the direct-developing frog, *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Lepto-

- dactylidae), analyzed using whole-mount immunohistochemistry. *J. Morphol.* 211: 95-118.
- KEHR, A. I. & M. I. DURÉ. 1995. Descripción de la larva de *Scinax nasica* (Cope, 1862) (Anura: Hylidae). *Fa-cena* 11: 99-103.
- LAJMANOVICH, R. C. 1997. Alimentación de larvas de anuros en ambientes temporales del sistema del Río Paraná, Argentina. *Doñana Acta Vertebrata* 24 (1-2): 191-202.
- LAJMANOVICH, R. C. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia* 25 (2): 71-79.
- LANGONE, J. A. & A. J. CARDOSO. 1997. Morfología externa de *Scinax eringiphila* (Gallardo, 1961) (Amphibia: Anura: Hylidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo* 187 (XII): 1-10.
- LARSON, P. M. & R. O. DE SÁ. 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *J. Morphol.* 238: 287-305.
- LAVILLA, E. O. 1977. Ecología de larvas de *Hyla pulchella andina* (Anura: Hylidae) de la Sierra de Metán (Salta, Argentina): notas preliminares sobre su hábitat y comportamiento. I Reunión Iberoamer. Zool. Vert., La Rábida, 1977: 473-491.
- LAVILLA, E. O. 1983. Consideraciones sobre el régimen ileóforo en larvas de *Hyla pulchella andina* de la Sierra de Metán. *Boletín Asociación Herpetológica Argentina* 1 (2): 1-3.
- LAVILLA, E. O. 1990. The tadpole of *Hyla nana* (Anura: Hylidae). *J. Herpetol.* 24 (2): 207-209.
- LAVILLA, E. O. 1991. Condrocáneo y esqueleto visceral en larvas de *Cycloramphus stejnegeri* (Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* (12): 33-38.
- LAVILLA, E. O. & R. O. DE SÁ. 1999. Estructura del condrocáneo y esqueleto visceral de larvas de *Pseudis minuta* (Anura: Pseudidae). *Alytes* 16 (3-4): 139-147.
- LAVILLA, E. O. & R. O. DE SÁ. 2001. Chondrocranium and visceral skeleton of *Atelopus tricolor* and *Atelophryniscus chrysophorus* tadpoles (Anura: Bufonidae). *Amphibia-Reptilia* 22: 167-177.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1987. Anatomía de larvas de *Hyla pulchella andina* (Anura: Hylidae). *Physis* (Bs. As.), secc. B, 45 (109): 77-82.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1992. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta zool. lilloana* 42: 4-5.
- LAVILLA, E. O. & J. A. LANGONE. 1995. Estructura del condrocáneo y esqueleto visceral de larvas de *Elachistocleis bicolor* (Valenciennes, 1838) (Anura: Microhylidae). *Cuad. herpetol.* 9 (1): 45-49.
- MERCOLLI, C.; J. R. DIXON & A. A. YANOSKY. 1994. Spawning and larval development of *Scinax acuminata* Cope, 1862 (Anura: Hylidae). *Bull. Chicago Herp. Soc.* 29 (12): 271-274.
- ORTON, G. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Systematics Zoology* 2: 63-75.
- RUIBAL, R. & E. THOMAS. 1988. The obligate carnivorous larvae of the frog *Lepidobatrachus laevis* (Leptodactylidae). *Copeia* 3, 1988: 591-604.
- SOKOL, O. M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: a new look. *Copeia* 1975 (1): 1-24.
- SOKOL, O. M. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *J. Morphol.* 169: 161-183.
- STARRETT, P. H. 1973. Evolutionary Patterns in Larval Morphology: 251-271. *En*: VIAL, J. L. (ed.), Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. Columbia: University of Missouri Press.

- TAYLOR, W. R. & G. C. VAN DYKE. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybius* 9 (2): 107-119.
- WILD, E. R. 1997. Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified Horned Frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura: Leptodactylidae). *J. Morphol.* 232: 169-206.
- WILD, E. R. 1999. Description of the chondrocranium and osteogenesis of the Chacoan Burrowing Frog, *Chacoiphrys pierotti* (Anura: Leptodactylidae). *J. Morphol.* 242: 229-246.

APÉNDICE 1

Material examinado. — *Hyla raniceps*, MLP A 3477: 3 ejemplares, estadios 30 (n= 2) y 34, Ituzaingó, Corrientes. *Scinax granulatus*, MLP A 3478: 3 ejemplares, estadios 34, 35 y 36, Ignacio Correa, La Plata, Buenos Aires. *Scinax squalirostris*, MLP A 3479: 3 ejemplares, estadios 30 (n= 2) y 34, Parque Sicaardi, La Plata, Buenos Aires. *Scinax squalirostris*, MLP A 3490: 1 ejemplar, estadio 35, Punta Indio, Buenos Aires.

APÉNDICE 2

Medidas tomadas al neurocráneo larval. — Longitud total del cráneo (LTC), tomada en vista dorsal, desde el extremo posterior de las cápsulas óticas hasta el extremo anterior de los cuernos trabeculares.

Longitud de los cuernos trabeculares (LCT), tomada en vista dorsal, desde el vértice posterior de los cuernos trabeculares hasta el extremo anterior de los mismos.

Longitud de la cápsula ótica (LCO), tomada en vista dorsal, desde el extremo posterior hasta el anterior de la cápsula ótica.

Ancho de la cápsula ótica (ACO), tomada en vista dorsal, entre los márgenes medial y lateral más distanciados de la cápsula ótica.

Altura de la cápsula ótica (ALCO), tomada en vista lateral, en el punto de mayor altura de la misma.

Longitud de la placa etmoidea (LPE), tomada en vista dorsal, desde el margen posterior de la placa etmoidea hasta el vértice posterior de los cuernos trabeculares.

Ancho de la placa etmoidea (APE), tomada en vista dorsal, en el punto en que ambos márgenes laterales de la placa presentan una mayor distancia entre sí.

Ancho máximo del cráneo (AMC), tomada en vista dorsal, en el punto en que el neurocráneo es más ancho.

Altura máxima del cráneo (ALMC) tomada en vista lateral, en el punto en que el neurocráneo es más alto.

APÉNDICE 3

Descripción de los 27 caracteres consignados en la Tabla 1 y sus respectivos estados

— Carácter 1. Tipo de unión entre las partes del cartílago suprarrostral: A. Cuerpo y ala formando una estructura única; B. Cuerpo y ala separados y unidos mediante una sincondrosis proximal; C. Cuerpo y ala separados y unidos sin-desmóticamente.

— Carácter 2. Disposición del extremo anterior de los cuernos trabeculares: A. Oblicuo; B. Recto.

— Carácter 3. Proceso lateral de los cuernos trabeculares: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 4. Proporción APE / LPE: A. 1,5-2,6; B. 2,6-3,3.

— Carácter 5. Región lateral del neurocráneo al estadio 34: A. Con todos sus forámenes y pilares presentes; B. Falta el pilar preóptico y el etmoideo, los que se hallan en formación.

— Carácter 6. Grado de solapamiento

entre cápsula ótica y proceso ascendente: A. Ausente; B. Presente con la cúpula anterior de la cápsula ótica que no sobrepasa el margen anterior del proceso ascendente; C. Presente con la cúpula anterior de la cápsula ótica que sobrepasa el margen anterior del proceso ascendente.

— Carácter 7. Proceso posterolateral de la cresta parótica: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 8. Presencia de opérculo al estadio 34: A. Ausente; B. Condricado.

— Carácter 9. Estructura del foramen acústico al estadio 34: A. Dividido en anterior y posterior mediante un tabique; B. Indiviso.

— Carácter 10. Proporción AMC / LTC: A. 0,727-0,822; B. 0,872-0,981.

— Carácter 11. Proporción LCT / LTC: A. 0,16-0,19; B. 0,215-0,245.

— Carácter 12. Tamaño de los procesos dorsomedial y ventromedial del cartílago de Meckel: A. Proceso dorsomedial mayor que el proceso ventromedial; B. Subiguales.

— Carácter 13. Proceso cuadrado etmoidal: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 14. Ancho de la comisura cuadrada craneal anterior en relación al ancho del proceso muscular en su base en una vista dorsal: A. De ancho equivalente al del proceso muscular; B. La mitad del ancho que presenta el proceso muscular; C. El doble de ancho que presenta el proceso muscular.

— Carácter 15. Unión entre el proceso ascendente y la pila antótica: A. Baja; B. Intermedia.

— Carácter 16. Proceso ótico larval: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 17. Basihial: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 18. Forma de la *pars reuniens*: A. Rectangular; B. En «V»; C. Cuadrada.

— Carácter 19. Desarrollo del proceso anterohial lateral del ceratohial: A. Ausente; B. Presente pero sin alcanzar el extremo anterior del proceso anterohial; C. Presente y alcanzando el extremo anterior del proceso anterohial.

— Carácter 20. Proceso lateral al cóndilo articular del ceratohial: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 21. Comisura proximal: A. Ausente; B. Presente entre los ceratobranquiales II, III y IV; C. Presente entre los ceratobranquiales III y IV; D. Presente entre los ceratobranquiales II y III.

— Carácter 22. Puente branquial II-III: A. Ausente; B. Presente.

— Carácter 23. Tipo de unión del ceratobranquial II al hipobranquial: A. Sincondrótica; B. Sindesmótica.

— Carácter 24. Tipo de unión del ceratobranquial III al hipobranquial: A. Sincondrótica; B. Sindesmótica.

— Carácter 25. Tipo de unión del ceratobranquial IV al hipobranquial: A. Sincondrótica; B. Sindesmótica.

— Carácter 26. Tipo de unión entre los hipobranquiales: A. Sindesmótica con un amplio seno hipobranquial posterior en forma de «U» o «V»; B. Sindesmótica con el seno hipobranquial posterior reducido sin llegar a formar un espacio en «U» o en «V» entre sus márgenes y diferenciándose poco del espacio anterior; C. Sindesmótica con el seno hipobranquial posterior ausente.

— Carácter 27. Configuración del extremo posterior del hipobranquial: A. Hipobranquiales no alargados posteriormente; B. Hipobranquiales alargados posteriormente en un extremo redondeado; C. Hipobranquiales alargados posteriormente en un extremo dilatado; D. Hipobranquiales alargados posteriormente en un extremo agudo; E. Hipobranquiales alargados posteriormente en un extremo bífido.