

## Descripción de la musculatura craneana en larvas de anuros de las familias Hylidae y Leptodactylidae

Leandro Alcalde (\*)

\*Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", CC 712 (1900), La Plata, Argentina.  
E-mail: [alcalde@ilpla.edu.ar](mailto:alcalde@ilpla.edu.ar). Contribución Científica N° 745

**RESUMEN.** Se describe la musculatura mandibular, hioidea y branquial en larvas de 12 especies de anuros: *Hyla andina*, *H. Cordobae*, *H. pulchella*, *H. raniceps*, *Scinax granulatus*, *S. nasicus*, *S. squalirostris*, *Phyllomedusa hypocondrialis* (Hylidae), *Leptodactylus chaquensis*, *L. gracilis*, *L. latinasus* y *L. ocellatus* (Leptodactylidae). La musculatura mandibular posee 10 (Hylidae) o 9 (*Leptodactylus* spp.) músculos. La musculatura hioidea presenta 8 (Hylidae) o 9 (*Leptodactylus* spp.) músculos. La musculatura branquial está compuesta por 15 músculos en todas las especies estudiadas.

La inserción del músculo *Levator mandibulae externus superficialis*, la trayectoria de la rama mandibular del nervio trigémino y la cantidad de cabezas del músculo *Rectus cervicis* presentan variación interespecífica.

Hylidae presenta el músculo *Subarcualis rectus* I con 3 cabezas y posee el músculo *Mandibulolabialis superior*. Hylidae Hylinae (representados en este estudio por *Hyla* y *Scinax*) presenta el músculo *Subarcualis obliquus* II compuesto por 2 cabezas y el músculo *Levator mandibulae internus* con origen en la superficie ventral del proceso ascendente, margen posterior de las trabéculas y cópula anterior de la cápsula ótica. *Scinax* presenta el músculo *Tympanopharyngeus* claramente diferenciado del músculo *Constrictor arcuum branchialium* IV. *Leptodactylus* se caracteriza por presentar el músculo *Subarcualis rectus* I con 2 cabezas, poseer el músculo *Hyoangularis medialis* y carecer del músculo *Mandibulolabialis superior*.

**Palabras claves:** *Hyla*, *Leptodactylus*, *Phyllomedusa*, *Scinax*, larvas, musculatura craneana.

**ABSTRACT.** The mandibular, hyoid and branchial muscles in tadpoles of the following 12 anuran species are described: *Hyla andina*, *H. Cordobae*, *H. pulchella*, *H. raniceps*, *Scinax granulatus*, *S. nasicus*, *S. squalirostris*, *Phyllomedusa hypocondrialis*

(Hylidae), *Leptodactylus chaquensis*, *L. gracilis*, *L. latinasus* and *L. ocellatus* (Leptodactylidae). The Hylidae mandibular musculature is composed by 10 muscles: *Intermandibularis*, *Levator mandibulae articularis*, *L. m. internus*, *L. m. externus profundus*, *L. m. e. superficialis*, *L. m. lateralis*, *L. m. longus profundus*, *L. m. l. superficialis*, *Mandibulolabialis inferior*, and *Mandibulolabialis superior*. *Leptodactylus* presents 9 muscles because it lacks the m. *Mandibulolabialis superior*. The Hylidae hyoid musculature is composed by 8 muscles: *Diaphragmatopraecordialis*, *Hyoangularis lateralis*, *Interhyoideus*, *Interhyoideus posterior*, *Orbitohyoideus*, *Quadratoangularis*, *Suspensorioangularis*, and *Suspensoriohyoideus*. *Leptodactylus* has an additional muscle, the m. *Hyoangularis medialis*. The occurrence of this muscle in *Leptodactylus* spp. and species of *Gastrotheca* (Hemiphractinae: Hylidae) is discussed.

The branchial musculature of all studied species is composed by 15 muscles: *Constrictor branchiales* II, III and IV, *Diaphragmatobranchialis*, *Dilatator laryngis*, *Geniohyoideus*, *Levatorae arcuum branchialium* I, II, III and IV, *Rectus cervicis*, *Subarcualis obliquus* II, *Subarcualis rectus* I, *Subarcualis rectus* II-IV, and *Tympanopharyngeus*.

The insertion of the m. *Levator mandibulae externus superficialis*, the trajectory of the *ramus mandibularis* of the trigeminal nerve and the number of heads that presents the m. *Rectus cervicis* vary interspecifically as follow: 1) the m. *Levator mandibulae externus superficialis* inserts in the *ligamentum Mandibulo-suprarostrale*, near to *processus posterior dorsalis* of the *pars alaris* of the *cartilago suprarostralis* in all studied species except *Scinax nasicus* in which it inserts near to *processus dorsomedialis* of the *cartilago Meckeli*, 2) the *ramus mandibularis* of the trigeminal nerve runs lateral to all mm. *Levatorae mandibulae* in all studied species except in *P. hypocondrialis* in which it runs medial to the mm. *Levator mandibulae externus superficialis*, *L. m. e. profundus*, *Levator mandibulae lateralis*, and penetrates the m. *L. mandibulae longus superficialis* in some specimens, and 3) the m. *Rectus cervicis* is composed by one head in all studied species except *H. raniceps* which possesses 2 heads.

The family Hylidae possesses the m. *Subarcualis rectus* I composed by 3 heads and presents m. *Mandibulolabialis superior*, but these characters are not synapomorphies of Hylidae because they do not agree when other species of this and other groups are taken in comparison.

The hylids Hylinae (represented in this study by *Hyla* and *Scinax*) presents the m. *Subarcualis obliquus* II composed by 2 heads (only one in *P. hypocondrialis* and *Leptodactylus* spp.) and the m. *Levator mandibulae internus* originated at the ventral side of the *processus ascendens*, posterolateral margin of *trabecula cranii* and anterior copula of the *capsula auditiva*. In *P. hypocondrialis* and *Leptodactylus* spp. it originates at the ventral side of the *processus ascendens* and posterolateral margin of *trabecula cranii* only. However, these characters should not be considered synapomorphies of the Hylinae because others species of this subfamily do not present them.

*Scinax* possesses the m. *Tympanopharyngeus* clearly distinguishable from the m. *Levator arcuum branchialium* IV. This character state may be a synapomorphy either *Scinax* or the species of this genus included in the clade *rubra*.

*Leptodactylus* is characterized by the m. *Subarcualis rectus* I composed by 2 heads, the presence of m. *Hyoangularis medialis* and the lack of m. *Mandibulolabialis superior*. These features do not occur only in this genus but they are common to all species of *Leptodactylus* for which the cranial muscles were described. As consequence, they should be keep into account for future works about *Leptodactylus* relationships.

**Key words:** *Hyla*, *Leptodactylus*, *Phyllomedusa*, *Scinax*, tadpoles, cranial muscles.

## Introducción

El número de géneros y especies de anuros reconocidos según el primer listado mundial de anfibios realizado por Frost (1985) era 301 y 3483 respectivamente. Posteriormente, la actualización de esos datos realizada por Duellman (1993) demostró un claro incremento: 334 géneros y 3967 especies. La lista más actualizada (Frost, 2002) indica una aceleración en el proceso de descripción de nuevos taxones: 352 géneros y 4837 especies. El proceso de descubrimiento de nuevos taxones está disociado respecto a la acumulación de información biológica y morfológica que se tiene sobre ellos, con lo cual se torna compleja la reconstrucción de sus relaciones.

Los caracteres procedentes de la morfología larval han contribuido largamente, desde la segunda mitad del siglo pasado, al conocimiento de la macro y micro-sistemática de anuros (Orton, 1953; Sokol, 1975, 1981; Starret, 1973; Wassersug & Heyer, 1988; Larson & de Sá, 1998; Haas, 2003). Los caracteres larvales, si bien muchas veces reflejan convergencias de tipo ecológico, otras indican parentesco y en ese sentido, diversos análisis filogenéticos basados sobre morfología larval han arrojado resultados congruentes con hipótesis previas basadas sobre caracteres de formas adultas (Larson & de Sá, 1998; Haas, 2003).

El presente trabajo es un aporte al conocimiento de la diversidad morfológica de las familias Hylidae y Leptodactylidae desde el punto de vista de la musculatura craneana de las larvas. Los resultados obtenidos serán discutidos de acuerdo con las hipótesis de relaciones filogenéticas planteadas por Ford & Cannatella (1993), Larson & de Sá (1998), Faivovich (2002) y Haas (2003).

## Materiales y métodos

Los ejemplares fueron fijados con formol 10 % neutralizado 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 de anfibios de la Sección Herpetología del Museo de La Plata (MLP). Para la observación de la musculatura craneana el material fue teñido para cartílago y hueso siguiendo la técnica de Taylor & Van Dyke (1985), interrumpiendo el proceso previo a la diafanización. Posteriormente, el material fue pasado por una serie de alcoholes (70, 96 y 100) para que cada paquete muscular quede bien marcado. Las observaciones y dibujos se realizaron en un estereomicroscopio Zeiss equipado con cámara clara. Para la nomenclatura referida al condrocraáneo se siguió a Cannatella (1999), mientras que para la musculatura hioidea y branquial se siguió a Haas & Richards (1998) y Haas (2003) y para musculatura mandibular a Haas (2001). La inervación se determinó siguiendo los esquemas de Schlosser & Roth (1995). A fin de verificar la identidad específica de las larvas estudiadas se procedió a criar algunos ejemplares hasta completar la metamorfosis. Las larvas de *Phyllomedusa hypocondrialis* fueron determinadas según Ceí (1980).

**Material examinado:** *Hyla andina* MLP 2432: Tumbaya, Jujuy, Argentina (estadio 37, N=1). MLP 3336: Salta Capital, Salta, Argentina (estadio 38, N=1). *Hyla cordobae* MLP 3337: Arroyo Tánti, Tánti, Córdoba, Argentina (estadio 30, N=3). *Hyla pulchella* MLP 3338: Sierra Bachicha, Balcarce, Buenos Aires, Argentina (estadio 35, N=1). MLP 3339: Punta Lara, Buenos Aires, Argentina (estadio 30, N=1). MLP 2415: Arroyo Ventana, Sierra de la Ventana, Buenos Aires, Argentina (estadios 30, 31 y 33, N=3). *Hyla raniceps* MLP 3493: Ituzaingo, Corrientes, Argentina (Estadios 26, 30, 31, 34, N=5). *Scinax granulatus* MLP 3494: Ignacio Correa, Buenos Aires, Argentina (estadios 36, 37, 38 y 39, N=5). *Scinax nasicus* MLP 3495: Simóca, Tucumán, Argentina (estadios 34 y 36, N=2). *Scinax squalirostris* MLP 3496: Ignacio Correa, Buenos Aires, Argentina (estadios 31, 34 y 36, N=3). *Phyllomedusa hypocondrialis* MLP 891: Resistencia, Chaco, Argentina (estadios 37, 38 y 39, N=5). *Leptodactylus chaquensis* MLP 3319: Simóca, Tucumán, Argentina (estadios 34 Y 36, N=2). *Leptodactylus gracilis* MLP 3429: Parque Sicárdi, La Plata, Buenos Aires, Argentina (estadios 34 y 35, N=2). *Leptodactylus latinasus*

**MLP 3427:** Los Porteños, La Plata, Buenos Aires, Argentina (estadio 35, N=1). *Leptodactylus ocellatus* **MLP 3424:** Tánti, Córdoba, Argentina (estadio 35, N=4). **MLP 3425:** Colón, Entre Ríos, Argentina (estadios 30 a 34, N=5).

## Resultados

En la tabla 1 se presenta la información referida a la musculatura mandibular, hioidea y branquial de las larvas de *Hyla pulchella* detallando el origen y la inserción de cada músculo. La misma información se esquematiza en la figura 1. La variación hallada en la musculatura craneana de las restantes 11 especies, respecto al patrón de *Hyla pulchella*, se expone en el texto a continuación y se esquematiza en las figuras 2 y 3.

**Tabla 1.** Origen e inserción de los músculos del cráneo larval de *Hyla pulchella*.

Músculo	Origen	Inserción
Nervio trigémino (nervio craneal V), musculatura mandibular		
<i>Submentalis</i>	Ausente en los estadios observados	
<i>Levator mandibulae externus superficialis</i>	Proceso muscular	Ligamento <i>Mandibulo-suprarrostrale</i> cerca del ala suprarrostral
<i>Levator mandibulae externus profundus</i>	Proceso muscular	Ala del cartílago suprarrostral mediante un tendón común con el m. <i>L. m. longus profundus</i>
<i>Levator mandibulae articularis</i>	Proceso muscular	Cartílago de Meckel
<i>Levator mandibulae lateralis</i>	Proceso articular	Ala suprarrostral
<i>Levator mandibulae longus profundus</i>	Arco subocular y proceso ascendente	Ala suprarrostral mediante un tendón común con el m. <i>L. m. externus profundus</i>
<i>Levator mandibulae longus superficialis</i>	Arco subocular y proceso ascendente	Proceso dorsomedial del cartílago de Meckel por medio de un tendón
<i>Levator mandibulae internus</i>	Cápsula ótica, proceso ascendente y margen trabecular posterior	Cartílago de Meckel por medio de un largo tendón
<i>Intermandibularis</i>	Cartílago de Meckel	Aponeurosis media
<i>Mandibulolabialis inferior</i>	Proceso ventromedial del cartílago de Meckel	Disco oral a nivel de la segunda y tercera hileras de denticulos córneos
<i>Mandibulolabialis superior</i>	Proceso ventromedial del cartílago de Meckel	Región dorsolateral del disco oral
Nervio facial (nervio craneal VII), musculatura hioidea		
<i>Suspensorioangularis</i>	Proceso muscular	Proceso retroarticular
<i>Quadratoangularis</i>	Área anterior a la fosa hio cuadrada	Proceso retroarticular
<i>Hyoangularis lateralis</i>	Lateral al cóndilo del ceratohial	Proceso retroarticular
<i>Hyoangularis medialis</i>	Ausente	
<i>Orbitohyoideus</i>	Proceso muscular	Ceratohial
<i>Suspensoriohyoideus</i>	Arco subocular y proceso muscular	Ceratohial
<i>Interhyoideus</i>	Ceratohial	Aponeurosis media
<i>Interhyoideus posterior</i>	Capa difusa de fibras en la pared de la cámara peribranchial	
<i>Diaphragmatopraecordialis</i>	Haz de fibras originado en el extremo medial de las fibras del m. <i>Interhyoideus posterior</i> e inserto medialmente en tejido conectivo dorsal al pericardio	

continúa en página siguiente

continúa de página anterior

Músculo	Origen	Inserción
<b>Nervio glosofaríngeo (nervio craneal IX), musculatura branquial</b>		
<i>Constrictor branchialis I</i>	Ausente	
<i>Levator arcuum branchialium I</i>	Arco subocular	Ceratobranquial I
<i>Subarcualis rectus I</i>	Ceratobranquial I (cabeza dorsal) y ceratobranquial II (cabezas ventrales)	Las 3 cabezas insertan en la pared posterior del ceratohial
<b>Nervio vago (nervio craneal X), musculatura branquial</b>		
<i>Subarcualis obliquus IV</i>	Ausente	
<i>Tympanopharyngeus</i>	En el m. <i>L. a. branchialium IV</i>	Conectivo relacionado al pericardio
<i>Constrictor branchialis II</i>	Ceratobranquial II	Ceratobranquial II
<i>Constrictor branchialis III</i>	Ceratobranquial III	Ceratobranquial II
<i>Constrictor branchialis IV</i>	Ceratobranquial III	Ceratobranquial III
<i>Diaphragmatobranchialis</i>	Pared peritoneal lateralmente al m. <i>Rectus cervicis</i>	Extremo distal del ceratobranquial III
<i>Levator arcuum branchialium II</i>	Arco subocular, proceso ótico larval y cresta parótica	Ceratobranquiales I y II
<i>Levator arcuum branchialium III</i>	Lateroposterior en la cápsula ótica	Comisura distal de los ceratobranquiales II y III
<i>Levator arcuum branchialium IV</i>	Posterolateral en la cápsula ótica	Margen posterior del ceratobranquial IV
<i>Subarcualis rectus II-IV</i>	Margen anterior y proximal del ceratobranquial IV	Base del ceratobranquial II
<i>Subarcualis obliquus II</i>	Dos cabezas en los ceratobranquiales II y III	Proceso urobranquial
<i>Dilatator laryngis</i>	Posterolateral en la cápsula ótica	Cartilago aritenoides
<i>Constrictor laryngis</i>	Ausente en los estadios observados	
<i>Transversus ventralis IV</i>	Ausente	
<b>Nervio hypogloso (nervio espinal II), musculatura hipobranquial</b>		
<i>Geniohyoideus</i>	Hipobranquial	Cartilago infrarrostral
<i>Rectus cervicis</i>	Pared peritoneal	Base ceratobranquial III

### **Musculatura mandibular**

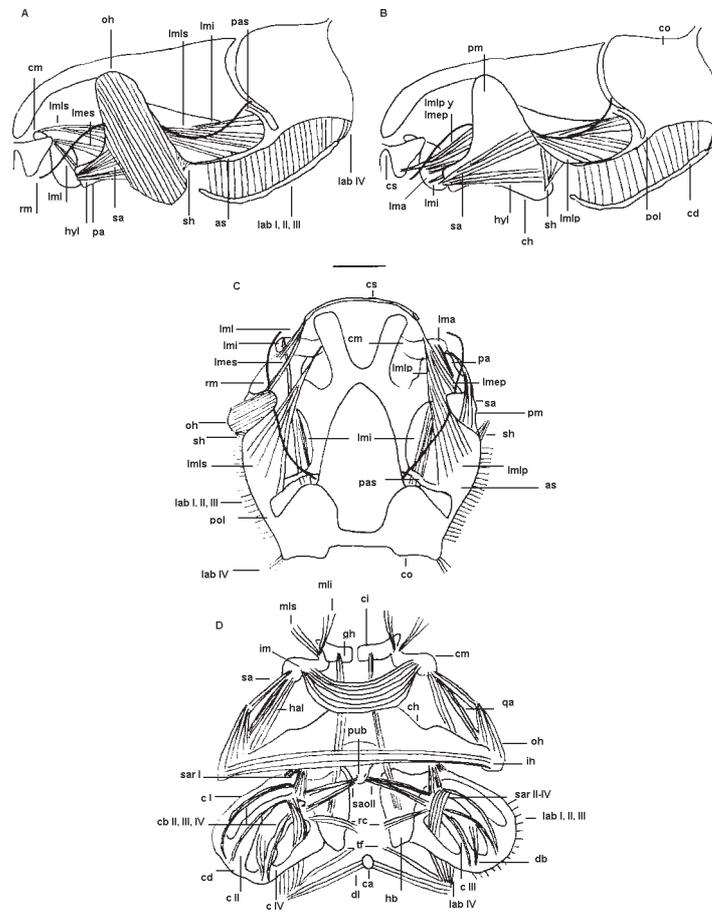
Las especies de Hylidae estudiadas, al igual que *Hyla pulchella*, poseen 10 músculos mandibulares, pero en *Leptodactylus* spp. hay 9 debido a la ausencia de músculo *Mandibulolabialis superior*.

Los músculos *levatorae mandibulae* de la mayoría de las especies estudiadas tienen una trayectoria interna a la rama mandibular del nervio trigémino. Solo en *Phyllomedusa hypocondrialis* esta rama presenta una trayectoria interna a los músculos *Levator mandibulae externus profundus*, *Levator mandibulae externus superficialis* y *Levator mandibulae lateralis* (Fig. 2 d), pudiendo incluso atravesar al músculo *Levator mandibulae longus superficialis*.

Se observaron dos sitios de inserción del músculo *Levator mandibulae externus superficialis*. En la mayoría de las especies analizadas, al igual que en *Hyla pulchella*, este músculo se inserta en el ligamento *Mandibulo-suprarostrale* cerca del proceso posterior dorsal del ala del cartilago suprarrostral (Fig. 2 b). En *Scinax nasicus* se inserta en el ligamento *Mandibulo-suprarostrale* en las adyacencias del proceso dorsomedial del cartilago de Meckel (Fig. 2 c).

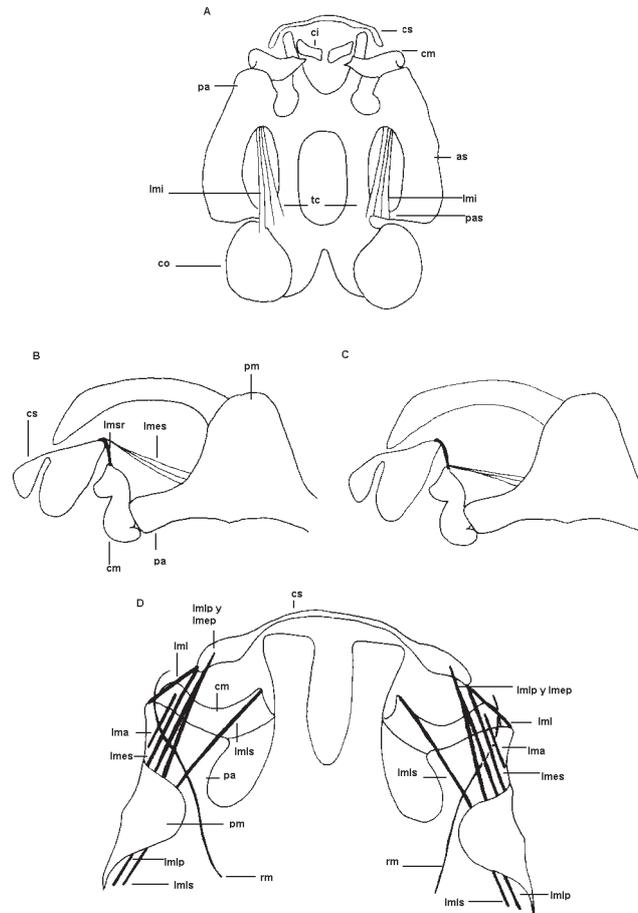
El origen del músculo *Levator mandibulae internus* de *Hyla andina*, *H. Cordobae*, *H.*

1



**Figura 1.** Musculatura craneana de *Hyla pulchella*. **a)** Vista lateral del neurocraneo y arco mandibular mostrando los músculos superficiales (los mm. *Levator mandibulae articularis*, *L. m. externus profundus* y *L. m. longus profundus* fueron removidos); **b)** Vista lateral del neurocraneo y arco mandibular mostrando los músculos profundos (los mm. *Levator mandibulae externus superficialis*, *L. m. lateralis*, *L. m. longus superficialis* y *Orbitohyoideus* fueron removidos); **c)** Vista dorsal del neurocraneo y arco mandibular mostrando la musculatura superficial (lado izquierdo, los mm. *Levator mandibulae articularis*, *L. m. externus profundus*, *L. m. longus profundus* y *Suspensorioangularis* fueron removidos) y la profunda (lado derecho, los mm. *Levator mandibulae externus superficialis*, *L. m. lateralis*, *L. m. longus superficialis* y *Orbitohyoideus* fueron removidos); **d)** Vista ventral del arco mandibular (porción ventral), arco hioideo y arcos branquiales mostrando sus músculos asociados (los mm. *Diaphragmatopraecordialis* e *Interhyoideus posterior* fueron removidos en ambos lados, los mm. *Levatorae arcuum branchialium* I, II y III fueron removidos del lado izquierdo). Referencias: as= arco subocular, c I= ceratobranquial I, c II= ceratobranquial II, c III= ceratobranquial III, c IV= ceratobranquial IV, ca= cartilagos aritenoides, cb II= m. *Constrictor branchialis* II, cb III= m. *Constrictor branchialis* III, cb IV= m. *Constrictor branchialis* IV, cd= comisura distal, ch= ceratohial, cm= cartilago de Meckel, co= cápsula ótica, cs= cartilago suprarrostral, db= m. *Diaphragmatobranchialis*, dl= m. *Dilatator laryngis*, gh= m. *Geniohyoideus*, hb= hipobranquial, hyl= m. *Hyoangularis lateralis*, ih= m. *Interhyoideus*, im= m. *Intermandibularis*, lab I, II, III= mm. *Levatorae arcuum branchialium* I, II, y III, lab IV= m. *Levator arcuum branchialium* IV, lma= m. *Levator mandibulae articularis*, lmp= m. *L. m. externus profundus*, lmes= m. *L. m. e. superficialis*, lmi= m. *L. m. internus*, lml= m. *L. m. lateralis*, lmlp= m. *L. m. longus profundus*, lmls= m. *L. m. l. superficialis*, mli= m. *Mandibulolabialis inferior*, mls= m. *Mandibulolabialis superior*, oh= m. *Orbitohyoideus*, pa= proceso ascendente, pm= proceso muscular, pol= proceso ótico larval, pub= proceso urobranquial, qa= m. *Quadratoangularis*, rc= m. *Rectus cervicis*, rm= rama mandibular del nervio trigémino, sa= m. *Suspensorioangularis*, sao II= m. *Subarcualis obliquus* II, sar I= m. *Subarcualis rectus* I, sar II-IV= m. *Subarcualis rectus* II-IV, sh= m. *Suspensoriohyoideus*, tf= m. *Tympanopharyngeus*. Escala 1 mm.

## 2



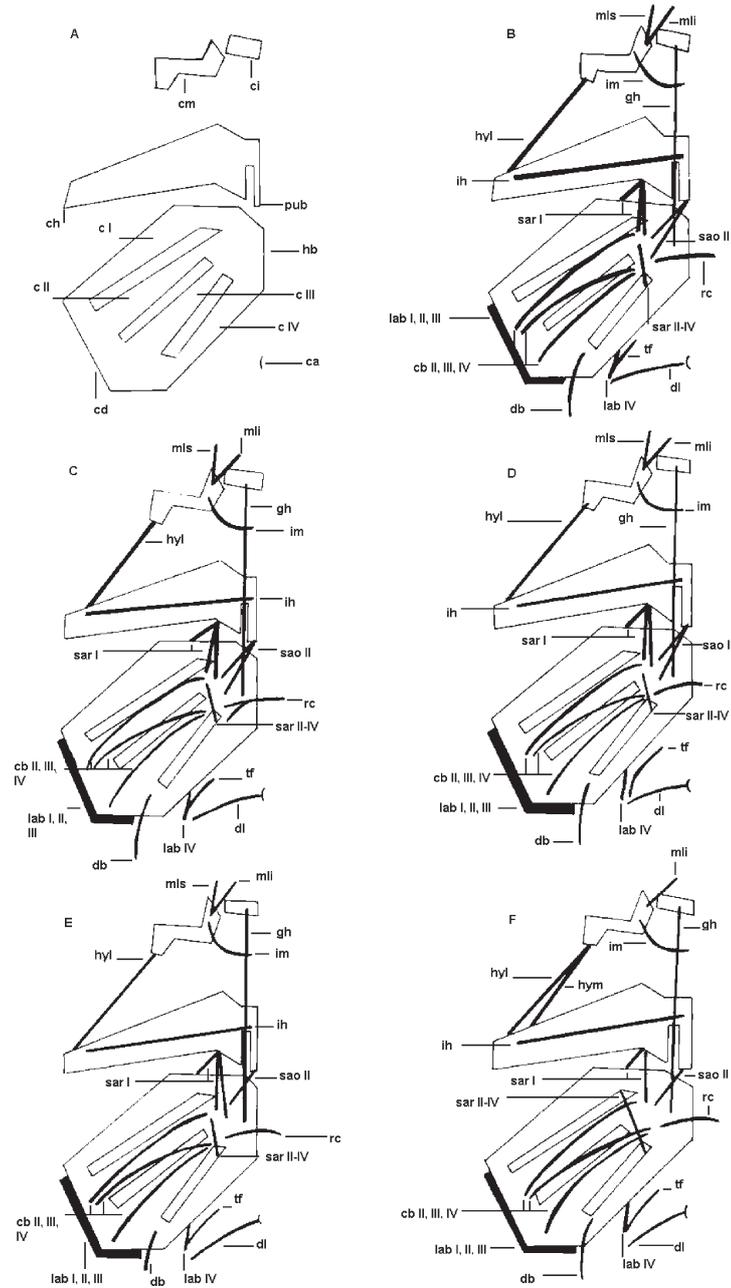
**Figura 2.** Variación relativa al origen, inserción y posición respecto a la rama mandibular del nervio trigémino en los músculos *levatorae mandibulae* de las especies estudiadas. **a)** Vista ventral del neurocráneo y arco mandibular de un cráneo esquemático mostrando el origen del músculo *Levator mandibulae internus* en *Hyla* spp. y *Scinax* spp. (lado izquierdo) y *Phyllomedusa hypocondrialis* y *Leptodactylus* spp. (lado derecho); **b)** Vista lateral anterior del neurocráneo y arco mandibular de un cráneo esquemático mostrando la inserción del músculo *Levator mandibulae externus superficialis* en todas las especies estudiadas (excepto *Scinax nasicus*, ver **2 c)**; **d)** Vista dorsal anterior del neurocráneo y arco mandibular mostrando la trayectoria de la rama mandibular del nervio trigémino respecto de la musculatura *levatorae mandibulae* en la mayoría de las especies estudiadas (lado izquierdo) y en *Phyllomedusa hypocondrialis* (lado derecho). Referencias: lmsr= ligamento *Mandibulo-suprarostrale*, tc= trabéculas craneales. El resto de las referencias como en la Figura 1. Esquemas sin escala.

*raniceps*, *Scinax granulatus*, *S. nasicus* y *S. squalirostris* ocurre como en *H. pulchella*, en la copula anterior de la cápsula ótica, cara ventral del proceso ascendente y margen trabecular a nivel posterior (Fig. 2 a). En *Phyllomedusa hypocondrialis* y *Leptodactylus* spp. lo hace solo en la cara ventral del proceso ascendente y margen trabecular a nivel posterior (Fig. 2 a).

### Musculatura hioidea

Los restantes Hylidae analizados poseen, igual a *Hyla pulchella*, 8 músculos hioideos. En cambio, en *Leptodactylus* spp. hay 9 músculos hioideos debido a la presencia del músculo *Hyoangularis medialis*. En *Phyllomedusa hypocondrialis* hay una tendencia a dividir el músculo *Hyoangularis* que, por no presentar origen doble, debe considerarse que está compuesto por un único elemento.

3



**Figura 3.** Esquemas del arco mandibular (porción ventral), arco hioideo y arcos branquiales y sus músculos asociados en vista ventral derecha. **a)** Modelo general sin la musculatura; **b)** *Hyla andina*, *H. cordobae* e *H. pulchella*; **c)** *Hyla raniceps*; **d)** *Scinax* spp.; **e)** *Phyllomedusa hypocondrialis*; **f)** *Leptodactylus* spp. Referencias: hym= *m. hyoangularis medialis*. El resto de las referencias como en la Figura 1. Esquemas sin escala.

### Musculatura branquial

Todas las especies analizadas presentan 15 músculos branquiales. El número de cabezas que componen el músculo *Subarcualis rectus* I varía entre las especies de Hylidae y las del género *Leptodactylus*. En los Hylidae analizados se observa la misma composición que en *Hyla pulchella* donde está compuesto por 3 cabezas, una dorsal que se origina en el ceratobranquial I y dos ventrales originadas en el ceratobranquial II (en algunos ejemplares de *Hyla raniceps* y *Scinax*

*squalirostris* se originan en el tejido conectivo entre los ceratobranquiales II y III) (Fig. 3 b-e). En *Leptodactylus* spp., está compuesto por 2 cabezas, la dorsal que se origina en el ceratobranquial I y la ventral que lo hace entre los ceratobranquiales II y III (Fig. 3 f).

En *Hyla andina*, *H. Cordobae*, *H. raniceps*, *Scinax granulatus*, *S. nasicus* y *S. squalirostris* el músculo *Subarcualis obliquus* II muestra las mismas características que en *H. pulchella* donde está compuesto por dos cabezas separadas por más del 50 % de la longitud total del músculo (Fig. 3 b-d). En cambio, en las especies de *Leptodactylus* y en *Phyllomedusa hypocondrialis*, la separación entre ambas cabezas es siempre menor al 50 % de la longitud total del músculo (Fig. 3 e-f). En *P. hypocondrialis* se inserta en el ceratobranquial II y en *Leptodactylus* spp. en los ceratobranquiales II y III.

El músculo *Subarcualis rectus* II-IV inserta en el ceratobranquial I solo en *Leptodactylus* spp. (Fig. 3 f). En las especies de Hylidae analizadas, la inserción ocurre del mismo modo que en *Hyla pulchella*, en el ceratobranquial II (Fig. 3 b-e).

El músculo *Tympanopharyngeus* de *Scinax* spp. difiere de aquel de las restantes especies estudiadas a causa de su mayor desarrollo e independencia del músculo *Levator arcuum branchialium* IV (Fig. 3 d). *Hyla raniceps* presenta el músculo *Rectus cervicis* con 2 cabezas insertas en los ceratobranquiales III y IV (Fig. 3 c).

## Discusión

Las especies de Hylidae empleadas en el presente trabajo pertenecen a 2 de las 5 subfamilias reconocidas para esa familia por Duellman (2001). *Phyllomedusa hypocondrialis* pertenece a Phyllomedusinae, un grupo neotropical cuya monofilia está ampliamente comprobada (Ford & Cannatella, 1993; Haas, 2003; Burton, 2004). Las observaciones de la musculatura craneana de *P. hypocondrialis* son concordantes con la información dada para otras especies del género por Haas (1996, 2003) y no aporta nuevos caracteres para la definición del grupo.

Por otro lado, de los dos géneros de la subfamilia Hyalinae estudiados, *Hyla* y *Scinax*, solo el segundo es monofilético (Duellman, 2001; Faivovich, 2002). Hasta el momento, la musculatura craneana de larvas de *Scinax* se conoce solo en *S. ruber* (Haas, 2003). Faivovich (2002) estableció la monofilia de *Scinax* sobre la base de 10 caracteres osteológicos, miológicos, de morfología externa de adultos y morfología de la cavidad oral de las larvas. Posteriormente, Alcalde & Rosset (2003) estudiaron el condrocraáneo de 2 especies de *Scinax* y documentaron la existencia de un proceso del ceratohial el cual se presenta solo en este género de Hylidae. Haas (2003) mencionó que el músculo *Tympanopharyngeus* claramente separado del músculo *Levator arcuum branchialium* IV constituye una característica distintiva de *Scinax ruber* pero también puede ocurrir en algunas especies de *Hyla* y *Phyllomedusa*. El hecho de que las 3 especies de *Scinax* estudiadas en el presente trabajo también presenten el músculo *Tympanopharyngeus* totalmente diferenciado del músculo *Levator arcuum branchialium* IV refuerza la importancia de este carácter en el soporte del género. Sin embargo, por el momento no es posible distinguir si la presencia de músculo *Tympanopharyngeus* claramente separado del músculo *Levator arcuum branchialium* IV es una sinapomorfía del género *Scinax* o de las especies que componen el clado *rubra* (*sensu* Faivovich, 2002), debido a que las 4 especies de *Scinax* para las que se conoce la musculatura craneana de la larva y que presentan el mencionado estado de carácter pertenecen a ese clado.

Las larvas de la mayoría de las especies presentan músculo *Hyoangularis lateralis* (Haas & Richards, 1998; Haas, 2003) y la presencia adicional de músculo *Hyoangularis medialis* se describió para los géneros *Leptodactylus* y *Gastrotheca* (Hylidae: Hemiphractinae) (Starret, 1968; Haas, 1996; Palavecino, 1997, 2000, 2002). Según Ford & Cannatella (1993) dichos géneros no estarían relacionados, con lo cual el músculo *Hyoangularis* se habría originado independientemente en esos grupos. Pero también es necesario remarcar que a pesar de ser un grupo monofilético, las relaciones de los Hemiphractinae con los restantes Neobatrachia no está

resuelta y su inclusión dentro de Hylidae depende solo de la presencia de elementos intercalares entre las falanges y falanges terminales en garra (ver Haas, 2003). Por el momento, no es posible conocer el significado de la presencia de músculo *Hyoangularis medialis* en larvas de *Gastrotheca* y de *Leptodactylus*, pero el hecho de que sólo ellas lo presenten resulta interesante.

Al comparar los resultados aquí obtenidos con la información publicada para otras especies de *Leptodactylus* por Starret (1968), Palavecino (1997, 2000, 2002), Cannatella (1999) y Haas (2003) se evidencia que la presencia de 2 músculos *Hyoangularis (medialis et lateralis)* ocurre en *L. albilabris*, *L. fuscus*, *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L. mystacinus* (grupo *fuscus*), *L. chaquensis* y *L. ocellatus* (grupo *ocellatus*), pero no en *L. bufonius* (grupo *fuscus*), *L. melanonotus* (grupo *melanonotus*) y *L. pentadactylus* (grupo *pentadactylus*). Al comparar estos datos con los resultados del análisis filogenético del género *Leptodactylus* realizado por Larson & de Sá (1998) se observa que la presencia de este músculo no es consistente dentro de los 2 clados reconocidos por esos autores (*melanonotus-ocellatus* y *fuscus-pentadactylus*) dado que el músculo *Hyoangularis medialis* ocurre en la mayoría de las especies del grupo *fuscus*, en todas las del grupo *ocellatus* y en ninguna de los grupos *melanonotus* y *pentadactylus*.

Haas (2001) indicó que en diversas familias de Neobatrachia (excluido Microhylidae) el músculo *Levator mandibulae externus superficialis* inserta en el proceso dorsomedial del cartílago de Meckel directamente, o indirectamente por medio del ligamento *Mandibulo-suprarrostrale*. Palavecino (2000) indicó que la inserción de este músculo en diversas especies de *Leptodactylus*, *Physalaemus* y *Pleurodema* es en el proceso posterior dorsal del ala del cartílago suprarrostral. El músculo *Levator mandibulae externus superficialis* de la mayoría de las especies estudiadas en este trabajo presentó el tipo de inserción reportada por Palavecino (2000), mientras que en *S. nasicus* mostró la inserción reportada por Haas (2001). Sin embargo esto último difiere del sitio de inserción, en el proceso posterior del ala del cartílago suprarrostral, reportado por Vera-Candioti *et al.* (2004) para esta misma especie. Teniendo en cuenta esa información es evidentemente que tal caracter presenta variabilidad intraespecífica.

A continuación se presentan algunas consideraciones respecto a ciertas características observadas como autapomórficas para algunas especies dentro de la muestra empleada en este trabajo. Respecto a la inserción doble en los ceratobranquiales III y IV observada para el músculo *Rectus cervicis* de *Hyla raniceps*, este tipo de inserción también existe en otras especies de diversas familias de anuros, pero sólo es sinapomórfico para Dendrobatidae (Haas & Richards, 1998; Haas, 2003). La variación hallada aquí respecto a la trayectoria de la rama mandibular del nervio trigémino y la musculatura *levatorae mandibulae* es consistente con la variabilidad, incluso intraespecífica señalada por otros autores para este caracter (Palavecino, 2000; Haas, 2001), lo que invalida el empleo de la disposición relativa de dicha rama como elemento de homología.

La existencia de 2 cabezas en el músculo *Subarcualis obliquus* II y el origen del músculo *Levator mandibulae internus* en la cara ventral del proceso ascendente, cápsula ótica y margen trabecular posterior constituyen caracteres compartidos por las especies de *Hyla* y *Scinax* estudiadas en este trabajo, aunque no deben ser considerados sinapomorfias para ambos géneros, debido a que otras especies de ellos no muestran esos estados de carácter (Haas, 2003). De la misma manera, la presencia de 3 cabezas en el músculo *Subarcualis rectus* I y la inserción en el ceratobranchial II del músculo *Subarcualis rectus* II-IV son rasgos compartidos por los Hylidae estudiados en este trabajo pero esos estados de caracter no son útiles al incorporar la información existente para otras especies de la familia (Haas, 1996; Haas & Richards, 1998; Haas, 2003).

La presencia de solo 2 cabezas en el músculo *Subarcualis rectus* I y la inserción del músculo *Subarcualis rectus* II-IV en el ceratobranchial I son características compartidas por todas las especies de *Leptodactylus* para las que se conoce la musculatura branquial (Haas 2003, presente trabajo). Aunque estos estados de caracter no son exclusivos de *Leptodactylus* (Haas, 2003) su posible importancia en el reconocimiento filogenético del género deberá ser probada con la inclusión de un mayor número de especies, en lo posible aquellas que pertenecen a los grupos *melanonotus* y *pentadactylus*.

## Referencias

- Alcalde, L. & Rosset, S. D. 2003. Descripción y comparación del condrocáneo en larvas de *Hyla raniceps* (Cope, 1862), *Scinax granulatus* (Peters, 1871) y *Scinax squalirostris* (A. lutz, 1925)(Anura: Hylidae). *Cuadernos de Herpetología* 17 (1-2): 33-50.
- Burton, T. C. 2004. Muscles of the pes of hylid frogs. *Journal of Morphology* 260: 209-233.
- Cannatella, D. C. 1999. Architecture. Cranial and Axial Musculoskeleton, pp. 52-91. in: Altig, R., McDiarmid, R. W. (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.) 2: 1-609.
- Duellman, W. E. 1993. Amphibian species of the world: additions and corrections. *Spec. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 21: 1-372.
- Duellman, W. E. 2001. The Hylid Frogs of Middle America, Volume 2. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, pp. 695-1159.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics* 18: 367-393.
- Ford, L. S. & Cannatella, D. C. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological monographs* 7: 94-117.
- Frost, D. R. 1985. Amphibian species of the world: a taxonomic and geographical reference. Ass. Syst. Collns. & Allen Press, Inc. 732 pp.
- Frost, D. R. 2002. Amphibian species of the world: An online reference. Electronic database available at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- 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. 2001. Mandibular arch musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology* 247: 1-33.
- Haas, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia: Anura). *Cladistics* 19: 23-89.
- Haas, A. & Richards, S. J. 1998. Correlations of cranial morphology, ecology, and evolution in Australian suctorial tadpoles of the genera *Litoria* and *Nyctimystes* (Amphibia: Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *Journal of Morphology* 238: 109-141.
- Larson, P. M. & de Sa, R. O. 1998. Chondrocranial morphology of *Leptodactylus* larvae (Leptodactylidae: Leptodactylinae): its utility in phylogenetic reconstruction. *Journal of Morphology* 238: 287-305.
- Orton, G. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Systematics Zoology* 2: 63-75.
- Palavecino, P. 1997. La musculatura mandibular e hioidea de *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae). *Cuadernos de Herpetología* 11 (1-2): 1-6.
- Palavecino, P. 2000. Desarrollo de la musculatura mandibular e hioidea en Leptodactylinae del noroeste argentino. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, 132 pp. (Inedito).
- Palavecino, P. 2002. Desarrollo de la musculatura mandibular e hioidea en Leptodactylinae del noroeste argentino. *Boletín de la Asociación Herpetológica Mexicana* 10 (2): 55-56.
- Schlosser, G & Roth, G. 1995. Distribution of cranial and rostral nerves in tadpoles of the frog *Discoglossus pictus* (Discoglossidae). *Journal of Morphology* 226: 189-212.

- Sokol, O. M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: a new look. *Copeia* 1: 1-24.
- Sokol, O. M. 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a review of tadpole chondrocrania. *Journal of Morphology* 169: 161-183.
- Starrett, P. H. 1968. The phylogenetic significance of the jaw musculature in anurans amphibians. Unpubl. PhD. Thesis, Univ. Michigan.
- Starrett, P. H. 1973. Evolutionary Patterns in Larval Morphology, pp. 251-271. En: J. L. Vial (Ed) Evolutionary Biology of the Anurans. Contemporary Research on Major Problems. Columbia, University of Missouri Press.
- Taylor, W. R. & Van Dyke, G. C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybiurn* 9 (2): 107-119.
- Vera-Candioti, M. F.; Lavilla, E. O. & Echeverría, D. D. 2004. Feeding mechanism in two tree frogs, *Hyla nana* and *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae). *Journal of Morphology* 261: 206-224.
- Wassersug, R. J. & Heyer, W. R. 1988. A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contributions to Zoology* 457: 199.

**Aceptado: 14 - 06 - 04**

**Recibido: 20 - 12 - 04**