

## MUSCULATURA CRANEAL DE TRES ESPECIES DEL GENERO *LIOPHIS* (SERPENTES: COLUBRIDA)

SILVIA A. MORO

CONICET - Instituto de Herpetología - Fundación Miguel Lillo,  
Miguel Lillo 251, 4000 - San Miguel de Tucumán. Argentina.

**SUMMARY:** The cranial muscles of three argentinian species of the genus *Liophis* is described. They present a typical colubroid anatomy, with some interspecific variations. A new muscle of the group of *Constrictores dorsalis* is described in *Liophis sagittifer* and *L. poecilogyrus*. Their cranial anatomy has been compared with that of other species near *Liophis*, leading to the proposal that they are closely related to of *Lystrophis*, *Xenodon* and *Waglerophis*.

**Key words:** Cranial muscles; *Liophis*; Xenodontini.

**RESUMEN:** Se describe la musculatura craneal de tres especies argentinas del género *Liophis*. Presentan una anatomía típicamente colubroidea, con algunas variaciones interespecíficas. Un nuevo músculo del grupo de los *Constrictores dorsales* es descrito para *Liophis sagittifer* y *L. poecilogyrus*. La anatomía craneal es comparada con la de otras especies de géneros cercanos a *Liophis* (*Lystrophis*, *Xenodon* y *Waglerophis*), sumándose nueva evidencia que puede contribuir a la dilucidación de las relaciones entre los Xenodontini.

**Palabras claves:** Musculatura; *Liophis*; Relaciones; Xenodontini.

### Introducción

El género *Liophis* Wagler, 1830 está compuesto por aproximadamente 40 especies (Dixon, 1980) que se caracterizan por tener hemipenes bilobados y espinosos, sin cálices. El cráneo es típico de colúbridos con un proceso medio dorsal sobre el prefrontal, y el proceso anterolateral del parietal sin formar parte de la órbita (Dixon, 1980). Son principalmente terrestres aunque también se encuentran algunas especies semifosoriales y semiacuáticas.

El estudio de estos colúbridos neotropicales ha sido dificultoso debido a la gran variación de las características externas exhibida por la mayoría de las especies, que ha llevado a un gran número de descripciones de las mismas, con la consecuente aparición de varios casos de sinonimia (Dixon, 1980). La mayoría de estas descripciones así como las clasificaciones propuestas en base a las mismas, se realizaron de acuerdo a caracteres considerados tradicionales para los ofidios: hemipenes, osteología craneal, cromosomas, células visuales, escutelación, etc., dejándose de lado otros tipos de estructuras de la anatomía interna como la musculatura. Es un

hecho comprobado la utilización de caracteres de la musculatura mandibular como fuente de datos utilizables en un análisis cladista de filogenia (Liem et al., 1971; Varkey, 1979). El género *Liophis* en particular no ha sido analizado de acuerdo a una base filogenética estricta, que permita establecer las relaciones de parentesco entre las especies de *Liophis* entre sí y con otros géneros afines.

En este trabajo se describe comparativamente por primera vez la musculatura mandibular de tres especies argentinas de *Liophis*. Esto representa una parte preliminar de un estudio más completo del género, a fin de establecer la presencia de caracteres polarizables para un posterior análisis para determinar la filogenia del mismo.

### Materiales y Métodos

Se estudiaron ejemplares representativos de cada uno de los grupos en que se dividen artificialmente las especies de *Liophis* de acuerdo a características de morfología externa y coloración (Dixon, 1980): "verdes", representado por *L. guentheri*, "de cola larga", representado por *L. sagittifer modesta*, y "manchadas", represen-

tado por *L. poecilogyrus*.

Se disectaron también ejemplares de especies pertenecientes a otros géneros considerados afines a *Liophis*, miembros de la subfamilia Xenodontinae, para una mejor comparación y caracterización de la musculatura.

Se utilizó material de la Fundación Miguel Lillo de Tucumán (FML) y del Instituto Butantán (IBH) de Brasil, y se encuentra depositado en las respectivas colecciones herpetológicas.

Argentina: *Liophis guentheri*: FML 02137 - Dto. Pellegrini, Santiago del Estero (2 ejemplares); *L. poecilogyrus*: FML 01575 - Dto. Capital, Córdoba; *L. sagittifer*: FML 02187 - Dto. Anta, Salta; FML 01288 - Los Toldos, Dto. Sta. Victoria, Salta; *L. sagittifer modesta*: FML 01987 - El Galpón, Dto. Metán, Salta; *Lystrophis semicinctus*: FML 00993 - Rodeo Grande, Dto. Trancas, Tucumán; FML 02221 - Los Colorados, Dto. Anta, Salta; *L. dorbignyi*: FML 02400 - Corrientes; *Waglerophis merremii*: FML 01384 - Tucumán; FML 01989 - Tucumán; *Philodryas baroni*: FML 02257 - Dto. Pellegrini, Santiago del Estero; FML 02299 - Dto. Anta, Salta; FML 02256 - Dto. Pellegrini, Santiago del Estero; *P. burmeisteri*: FML 01772 - Dto. Tinogasta, Catamarca; FML 01792 - Dto. Tinogasta, Catamarca; *P. psammophideus*: FML 02220 - Dto. Famatina, La Rioja; FML 02323 (sin datos).

Brasil: *Lystrophis dorbignyi*: IBH 8300, Brasil.

La metodología usada es la tradicional para estudios macroscópicos de anatomía muscular: una vez quitada la piel de la cabeza y de la región cervical, se procede a la observación de la musculatura, retirándola en capas a fin de ir visualizando los elementos subyacentes. En los casos en que fue necesario un mejor contraste entre los músculos se procedió a una ligera coloración con lugól (Bock & Shear, 1972).

De cada músculo se tuvo en cuenta: forma, tamaño relativo, sitio de origen y tipo del mismo, sitio de inserción y tipo de la misma, ubicación con respecto a músculos adyacentes y con respecto a elementos óseos del cráneo.

Se realizaron paralelamente gráficas en cámara clara.

## Resultados

Para un mejor ordenamiento de cada conjun-

to muscular se siguió el propuesto por Albright & Nelson (1959) agrupándolos de acuerdo a la innervación que presentan. La terminología utilizada corresponde a Haas (1952).

### Musculatura Trigeminal: Adductores Mandibulae:

- *Adductor externus superficialis* (AES: figs. 1 y 9): Se origina en la depresión latero-anterior del parietal y borde posterior del postorbital. Está limitado dorsalmente por la cresta del primero. Cubre la mitad anterior de la glándula de Harder, bien desarrollada en este género. Es un músculo plano y ligeramente curvado hacia adelante.

El *add. superficialis* rodea el ángulo de la boca y se adhiere al tejido del mismo en *L. sagittifer* y *L. poecilogyrus*, mientras que en *L. guentheri* no lo hace. No hay un músculo *levator anguli oris* diferenciado, por lo tanto el *add. superficialis* está totalmente simplificado de acuerdo a la clasificación de Underwood (1967 b).

El cuerpo del *add. superficialis* llega aproximadamente hasta la parte media del *add. profundus* subyacente, y se prolonga desde allí en una aponeurosis delgada que se inserta en forma laxa en la superficie lateral externa del hueso compuesto, a la altura de la inserción del *add. profundus*.

- *Adductor externus medialis* (AEM: figs. 1, 2 y 9): Se origina en la depresión lateroposterior del parietal, por detrás del *add. superficialis*. En *L. poecilogyrus* un grupo de fibras de la parte posterior del músculo se origina sobre el ligamento supratemporal cuadrado. Este tipo de origen, común en otros colúbridos, ha sido observado en *Waglerophis merremii*, *Lystrophis semicinctus* y *L. dorbignyi* (obs. pers.), como también en algunos natricines (Varkey, 1979).

El *add. medialis* se inserta en la superficie interna del tejido del ángulo de la boca y en la superficie dorsolateral del extremo anterior del hueso compuesto, entre los sitios de inserción del *add. superficialis* y del *add. profundus*.

Paralela al borde anterior de la capa profunda del *add. medialis* se observa la rama mandibular (V3) del nervio trigémino.

- *Adductor externus profundus* (AEP: figs. 1, 2,

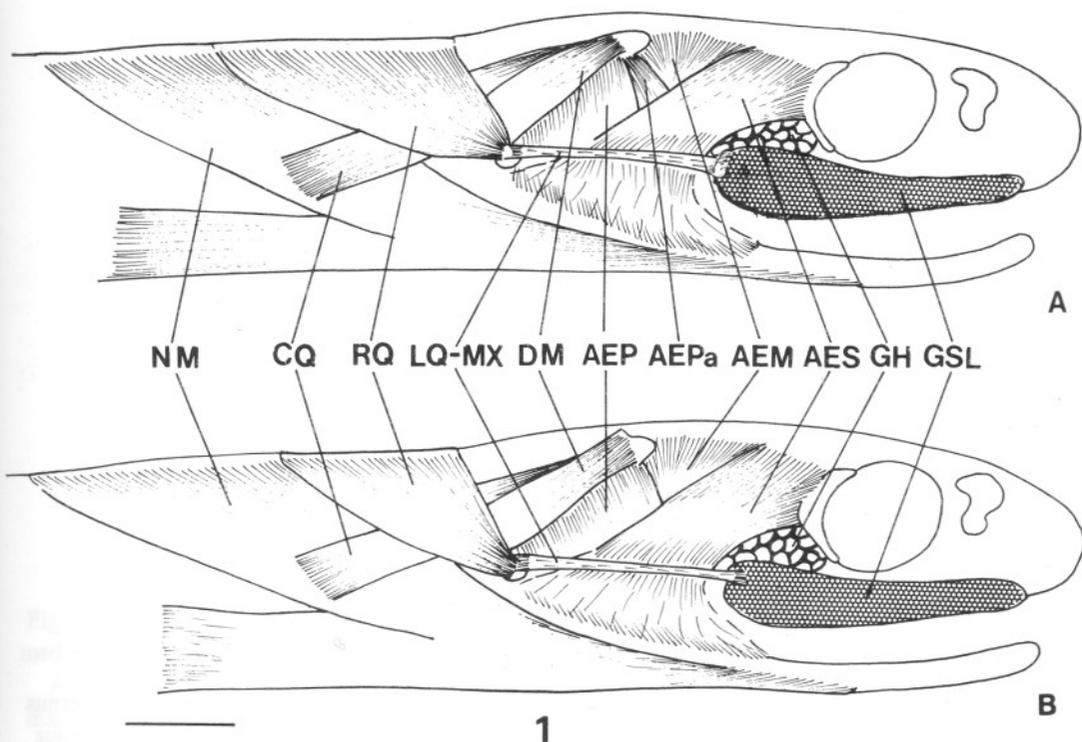


Figura 1a): Musculatura craneal de *Liophis sagittifer* (vista lateral). Abreviaturas: AEM: add. externus medialis; AEP: add. externus profundus; AEPa: add. externus profundus, pars anterior; AES: add. externus superficialis; CQ: cervicoquadratus; DM: depressor mandibulae; GH: glándula de Harder; GSL: glándula supralabial; LQ-MX: ligamento cuadrado-maxilar; NM: neuromandibularis; RQ: retractor quadrati. La línea equivale a 3,4 mm.

Figura 1b): Musculatura craneal de *L. poecilogyrus* (vista lateral). Abrev.: AEM: add. externus medialis; AEP: add. externus profundus; AES: add. externus superficialis; CQ: cervicoquadratus; DM: depressor mandibulae; GH: glándula de Harder; GSL: glándula supralabial; LQ-MX: lig. cuadrado-maxilar; NM: neuromandibularis; RQ: retractor quadrati. La línea equivale a 3,5 mm.

3 y 9): Se origina en la superficie externa del extremo proximal del cuadrado, adhiriéndose a la cresta longitudinal anterior del mismo mediante tejido laxo.

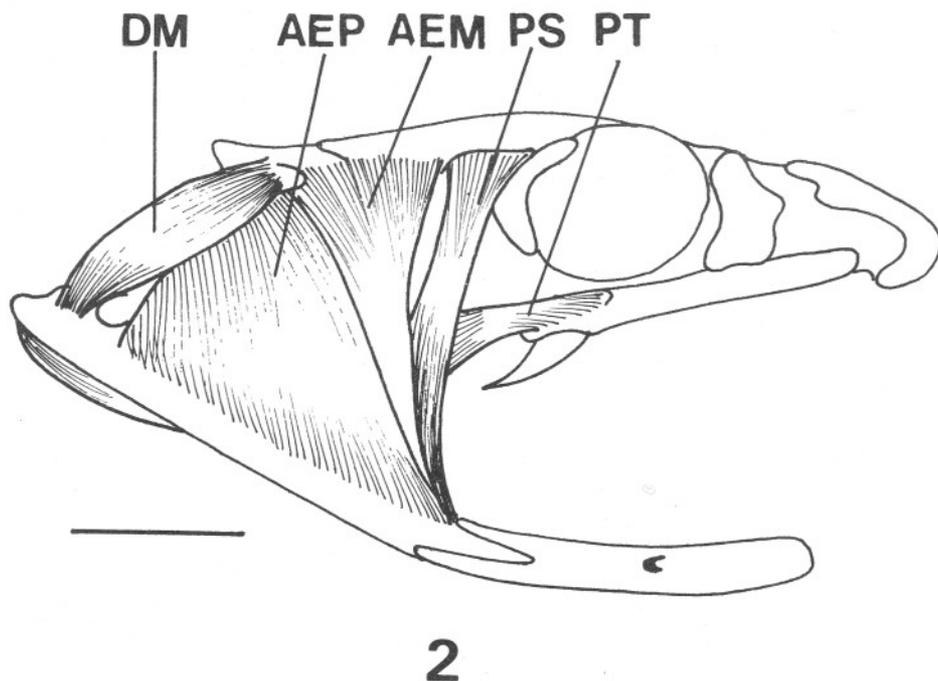
El *add. profundus* se inserta en la superficie lateroventral del hueso compuesto abarcando toda la base de la cresta mandibular. El límite anterior de inserción llega hasta el extremo posterior del dentario. Es un músculo de forma subtriangular, con la parte inferior más larga. Cubre totalmente al *add. posterior*. En todos los casos cubre el extremo posterior de inserción del *add. medialis*.

En *L. sagittifer* las fibras de la parte anterior del *add. profundus* están diferenciadas del resto, formando una rama muscular aproximadamente cilíndrica y muy gruesa. Esta rama está

claramente separada del *add. profundus* principal, y queda adosada a su borde anterior, insertándose por delante de éste (AEPa: figs. 1a y 3). Presenta inervación propia proveniente de ramas secundarias que acompañan al V3.

Esta rama anterior del *add. profundus* no está diferenciada en *L. guentheri* ni en *L. poecilogyrus*. También ha sido observada en *Lystrophis semicinctus*, *L. dorbignyi* y *Waglerophis merremii*.

- *Adductor posterior* (AP: fig. 4): Este músculo está dividido en dos capas diferenciadas, con distintos sitios de inserción. Se las denomina corrientemente *pars superficialis* y *pars profunda*. En *L. sagittifer* y *L. guentheri* las dos capas se originan sobre el borde externo anterior del cuadrado, mesial a la cresta longitudinal del



**Figura 2: Musculatura craneal de *L. guentheri* (vista lateral), retirados los músculos add. externus superficialis, cervicoquadratus, neuromandibularis y retr. quadrati. Abrev.: AEM: add. externus medialis; AEP: add. externus profundus; DM: depressor mandibulae; PS: pseudotemporalis; PT: pterygoideus. La línea equivale a 3,8 mm.**

mismo (fig. 4a). En *L. poecilogyrus* se origina sobre la superficie mesial del cuadrado (fig. 4b).

El *add. posterior* queda cubierto totalmente por el *add. profundus*, siendo bien notable entre ambos músculos la rama V3 del trigémino.

La capa superficial es la de menor tamaño, de forma subtriangular. La arteria mandibular pasa anteriormente a esta capa. La profunda es también subtriangular pero mucho más amplia que la anterior.

El sitio de inserción es diferente para cada una de las capas del músculo:

- la *pars superficialis* (figs. 4a y 4b) se inserta en la fosa mandibular sobre la superficie externa de la cresta.

- la *pars profunda* (fig. 4c) tiene una doble inserción, una parte de las fibras lo hacen en la fosa mandibular, mesial a la *pars superficialis*. El V3 cruza sobre esta capa antes de penetrar a la mandíbula. El resto de las fibras insertan en la superficie mesial de la cresta.

- *Pseudotemporalis* (PS: figs. 2, 3 y 4): Se origina en la depresión lateroanterior del parietal, por debajo del origen del *add. superficialis*. Es plano, angosto y aproximadamente rectan-

gular. A la mitad de su longitud algunas fibras anteriores se adhieren al tejido del ángulo de la boca.

El *pseudotemporalis* queda cubierto totalmente por el *add. medialis*, y a su vez cubre el extremo anterior del *levator pterygoidei* y parte del *protractor pterygoidei*. La rama maxilar del trigémino (V2) lo cruza en su parte media. Se inserta en el borde dorsolateral de la mandíbula, por delante de la cresta y mesial a la inserción del *add. medialis*.

- *Pterygoideus* (PT: figs. 2, 3, 4, 5, 7a y 7c): Se origina en el proceso externo del extremo distal del ectopterigoides mediante un tendón que se extiende aproximadamente hasta la mitad de la longitud del músculo, sobre su superficie ventromedial. Se inserta en la superficie ventral del proceso retroarticular de la mandíbula.

El *pterygoideus* cubre totalmente al *pterygoideus accesorio*. Es piriforme, con la mitad posterior abultada. Corre paralelo a la superficie ventral del hueso pterigoides, adosado a la misma.

- *Pterygoideus accesorio* (PAC: fig. 8): Se origina en la superficie ventral del pterigoides.

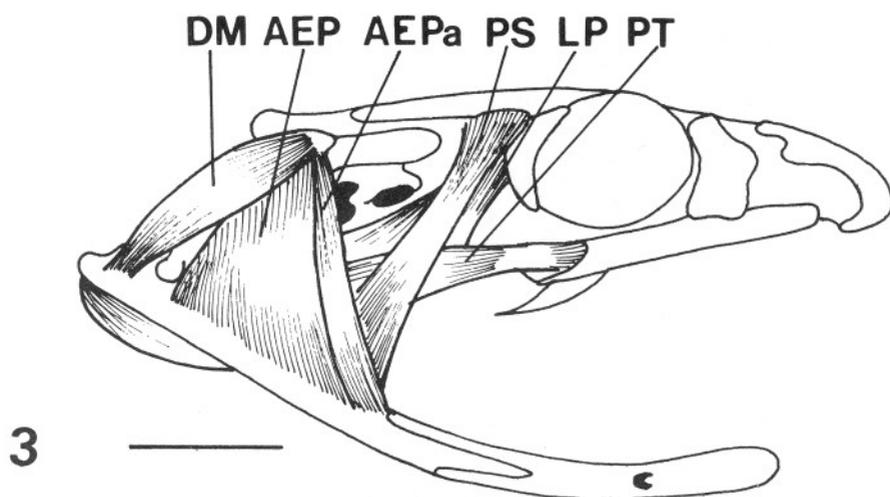


Figura 3: Musculatura craneal de *L. sagittifer* (vista lateral), retirados los músculos add. externus medialis, add. externus superficialis, neuromandibularis, cervicoquadratus y retr. quadrati. Abrev.:

AEP: add. externus profundus; AEPa: add. externus profundus, pars anterior; DM: depressor mandibulae; LP: levator pterygoidei; PS: pseudotemporalis; PT: pterygoideus. La línea equivale a 3,6 mm.

desde la articulación con el ectopterigoides hasta el extremo posterior del primero. Se inserta en la superficie ventromesial del proceso retroarticular.

El *pterygoideus accesorio* es un músculo corto, angosto, de forma irregular. Está adosado a la superficie ventral de la parte posterior del pterigoides. No presenta variaciones en las especies estudiadas.

### Constrictores Dorsalis

- *Levator pterygoidei* (LP: figs. 3 a 6): Se origina en la depresión postorbital del parietal, mesial al origen del *pseudotemporalis*.

El *lev. pterygoidei* se inserta en la superficie dorsal del pterigoides a la altura de la articulación con el ectopterigoides.

Es un músculo plano y relativamente amplio. Está cubierto parcialmente por el *retractor quadrati*. No presenta variaciones en las especies estudiadas.

- *Protractor pterygoidei* (PP: fig. 7): En *L. sagittifer* y *L. guentheri* se origina sobre el basisfenoides, por detrás del proceso basipterigoideo (figs. 7a y 7b); en *L. poecilogyrus* se origina mesialmente a dicho proceso (fig. 7c). En todos los casos queda por detrás del sitio de ori-

gen del *retractor vomeris* y mesial al del *retractor pterygoidei*.

El *protractor pterygoidei* se inserta en la superficie dorsal del extremo posterior del pterigoides. Es un músculo fusiforme, ensanchado en la parte central. Se adosa a la superficie dorsal de la parte posterior del pterigoides.

Retirado el *protr. pterygoidei* se observa por debajo y paralelo al mismo, adosado a su superficie dorsal, un músculo largo, aproximadamente rectangular, más angosto que el anterior (fig. 7b). Está presente en *L. sagittifer* y *L. poecilogyrus*, pero no en *L. guentheri*. Se origina sobre la superficie lateral del basisfenoides y la superficie ventrolateral del proótico, por detrás del sitio de origen del *protr. pterygoidei* y del proceso basipterigoideo del basisfenoides. Se inserta en la superficie dorsal del extremo posterior del pterigoides, por arriba de la inserción de dicho músculo.

- *Retractor pterygoidei* (RP: fig. 7): Se origina sobre una depresión lateral del basisfenoides, por delante del proceso basipterigoideo del mismo, casi sobre la unión con el proótico. Es externo y posterior al origen del *retractor vomeris*, al que cubre parcialmente.

El *retr. pterygoidei* se inserta mediante tejido

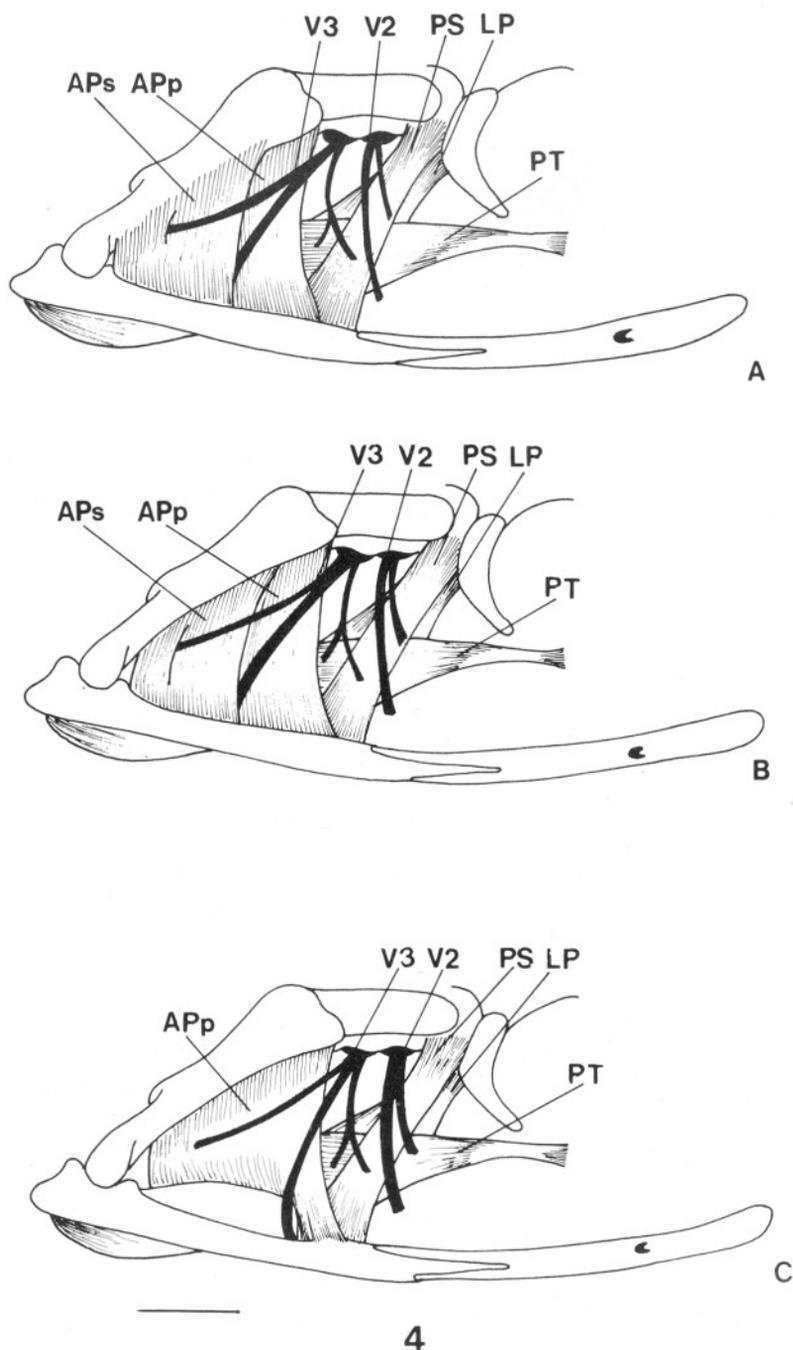
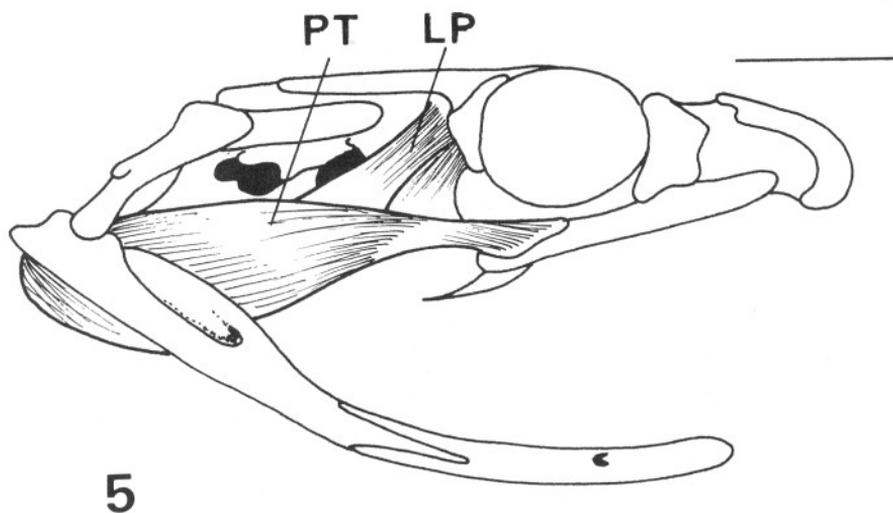
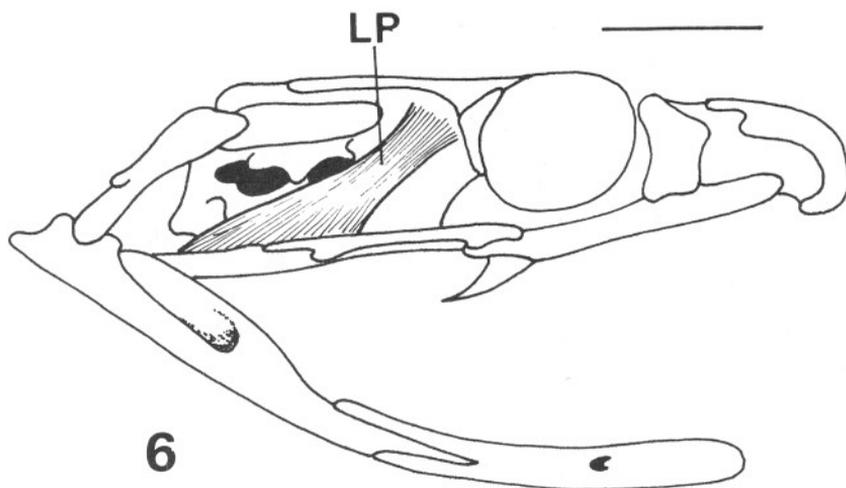


Figura 4: Músculos aductores posteriores y nervio trigémino. 4a) y 4c) *L. sagittifer*. La línea equivale a 1,9 mm. 4b) *L. poecilogyrus*. La línea equivale a 2 mm. Abrev.: APp: add. posterior profundo; APs: add. posterior superficial; LP: levator pterygoidei; PS: pseudotemporalis; PT: pterygoideus; V2: rama maxilar del nervio trigémino; V3: rama mandibular del nervio trigémino.



5



6

Figura 5: *L. sagittifer* (vista lateral), mostrando los músculos levator pterygoidei y pterygoideus.

Abrev.: LP: lev. pterygoidei; PT: pterygoideus. La línea equivale a 3,8 mm.

Figura 6: *L. sagittifer* (vista lateral), mostrando el músculo levator pterygoidei (LP). La línea equivale a 3,8 mm.

conectivo laxo sobre el borde posteromesial del palatino, abarcando desde la articulación con el pterigoides, hasta el borde posterior del proceso vomeriano. La inserción del cuerpo muscular llega sólo hasta la altura del 4º diente palatino (contando desde atrás).

Es un músculo corto, trapezoidal, con el extremo de origen angosto y el de inserción ensanchado. No presenta variaciones en las especies estudiadas.

- *Protractor quadrati* (PQ: figs. 7a y 7c): Se

origina en la región cervical ventral sobre la superficie posterior del basioccipital y los músculos subyacentes. En *L. sagittifer* y *L. guentheri* los músculos de cada lado se unen entre sí mediante tejido conectivo laxo. Son músculos planos y subrectangulares. En *L. guentheri* son mucho más delgados que en las otras dos especies.

El *protr. quadrati* se inserta sobre la superficie dorsal del proceso retroarticular, casi sobre la articulación con el cuadrado.

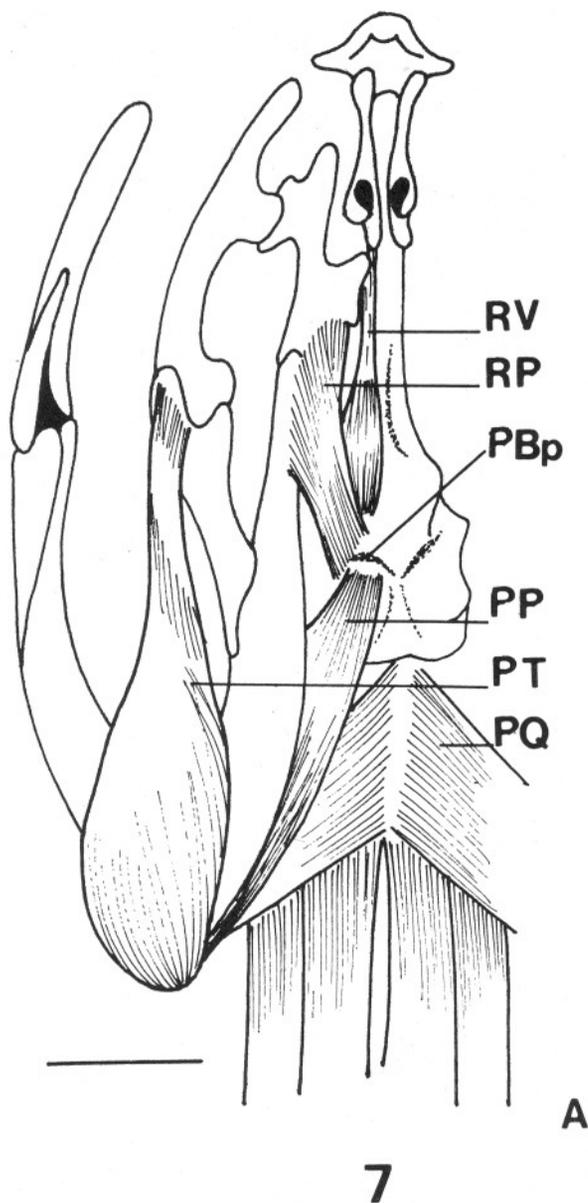


Figura 7a): Musculatura craneal ventral. *L. sagittifer*. La línea equivale a 3,4 mm. Abrev.: PBp: proceso basipterigoideo; PP: protr. pterygoidei; PQ: protr. quadrati; PT: pterygoideus; RP: retr. pterygoidei; RV: retr. vomeris.

- *Retractor vomeris* (RV: fig. 7): Se origina por delante del proceso basipterigoideo del basisfe-noides a ambos lados de la línea media ventral. Los músculos de cada lado son paralelos entre sí. El cuerpo muscular es piriforme y abultado en su región de origen, luego se adelgaza formando un tendón largo, de aproximadamente una vez y media la longitud del cuerpo muscular.

El *retr. vomeris* se inserta en el extremo posterior interno del prevómer.

#### Musculatura Facial

- *Depressor mandibulae* (DM: figs. 1, 2, 3 y 9): Se origina en la superficie externa del extremo proximal del cuadrado. Un grupo de fibras del borde posterior del músculo se originan sobre el borde superior del extremo distal del supra-

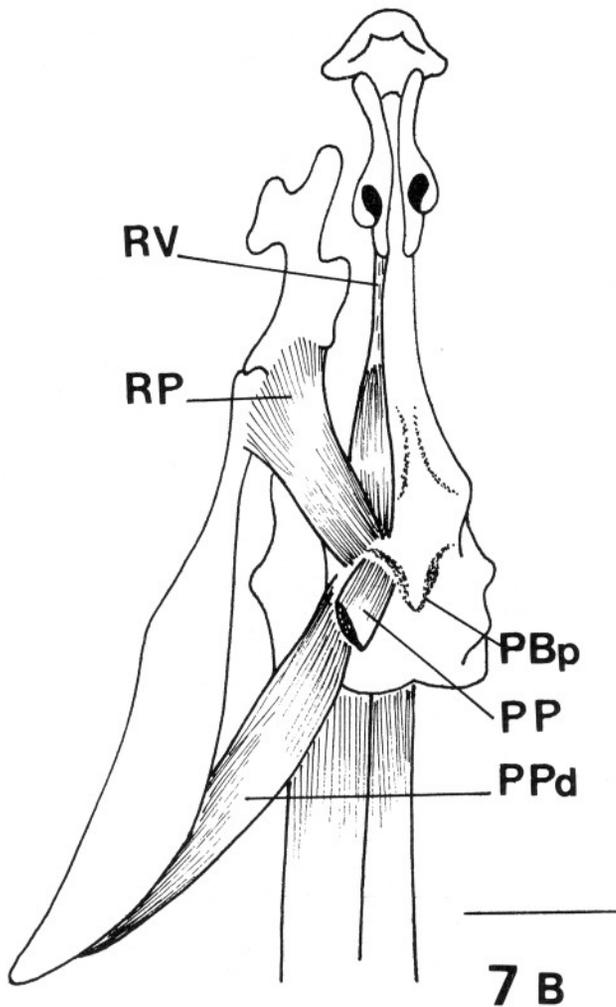


Figura 7b): Musculatura craneal ventral. *L. sagittifer*, cortado el músculo protractor pterygoidei. La línea equivale a 3,4 mm. Abrev.: PBp: proceso basipterygoideo; PP: protr. pterygoidei; PQ: protr. quadrati; PT: pterygoideus; RP: retr. pterygoidei; RV: retr. vomeris.

pratemporal, por encima de su articulación con el cuadrado. Cubre al cuadrado en toda su extensión por sus caras lateral externa y posterior. El extremo proximal rodea al tendón de origen del *cervico quadratus*.

El *depr. mandibulae* se inserta en la superficie dorsal del proceso retroarticular de la mandíbula.

- *Retractor quadrati* (RQ: fig. 1): Se origina sobre una fascia sobre la musculatura cervical dorsal, a la altura de las vértebras 4° a 7°.

El *retr. quadrati* se inserta en la superficie externa del extremo distal del cuadrado en su

articulación con la mandíbula, ventralmente a la inserción del *depr. mandibulae*. Cruza sobre el *cervico quadratus* y sobre el extremo posterior del *depr. mandibulae*.

### Musculatura Cervical

- *Neuromandibularis* (NM: figs. 1 y 9): Presenta tres sitios de origen:

a) costal: sobre la superficie lateral de las seis o siete primeras costillas. Las fibras se agrupan en haces claramente diferenciados que luego se unen en una sola masa muscular a la altura de la parte ventral de la región cervical.

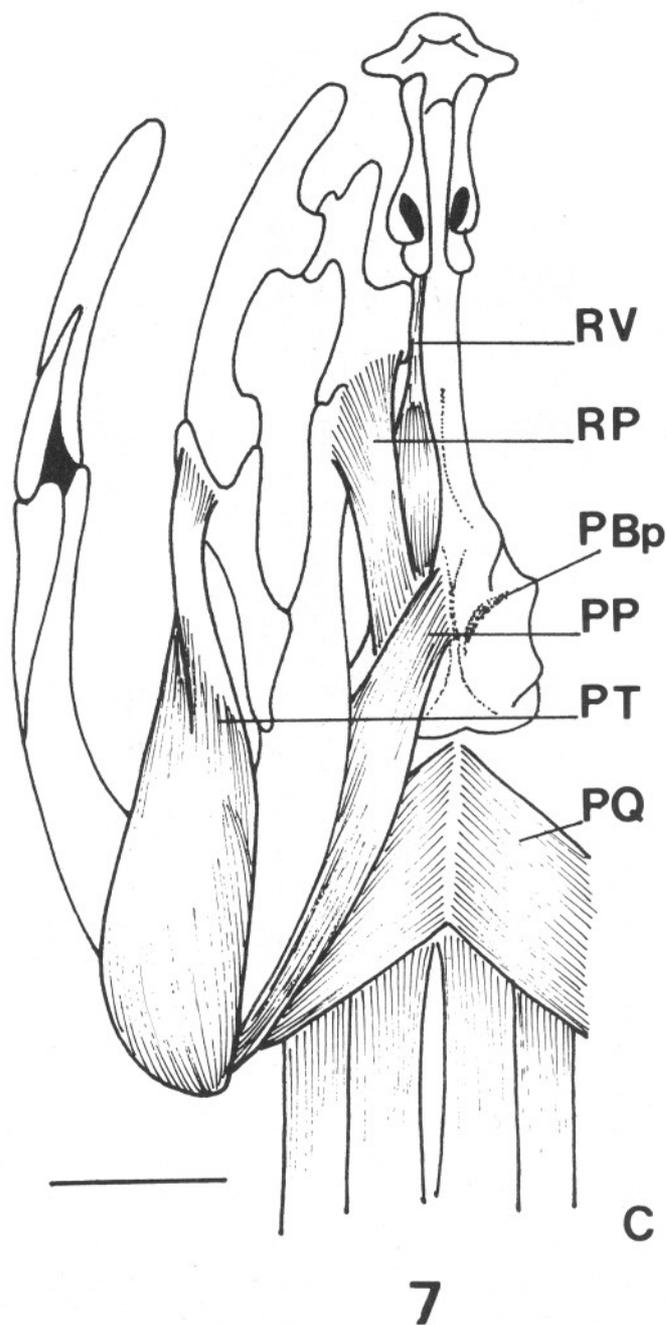


Figura 7c): Musculatura craneal ventral. *L. poecilogyrus*. La línea equivale a 3,5 mm. Abrev.: PBp: proceso basiapterigoideo; PP: protr. pterygoidei; PQ: protr. quadrati; PT: pterygoideus; RP: retr. pterygoidei; RV: retr. vomeris.

Similar en las especies estudiadas.

b) vertebral: sobre la línea media dorsal a la altura de las vértebras 7°, 8° y 9° en *L. sagittifer* y *L. guentheri*, y de la 7° a la 10° en *L. poecilogyrus*, por detrás del retr. quadrati.

c) hioidea: sobre los bordes laterales del

basihial.

Las tres ramas se unen en un solo cuerpo muscular que se dirige hacia adelante y abajo hasta su inserción. Cubre lateralmente toda la región cervical.

El neuromandibularis se inserta mediante a-

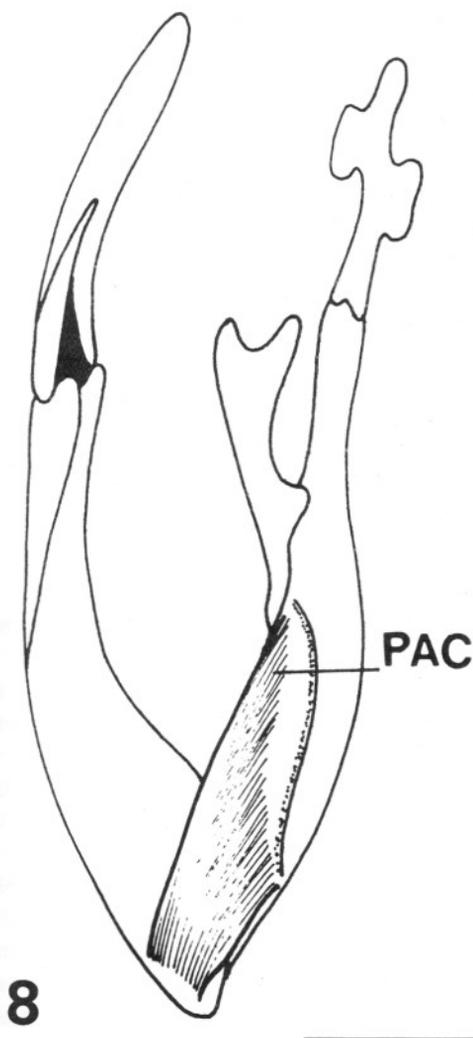


Figura 8: Complejo pterigo-palatino y mandíbula de *L. poecilogyrus*, mostrando el músculo pterigoideo accesorio (PAC). La línea equivale a 3,3 mm.

poneurosis en la superficie ventrolateral externa del hueso compuesto y se prolonga hasta casi el extremo anterior del mismo.

Es un músculo plano, con gran extensión en superficie.

- *Cervico quadratus* (CQ; fig. 1): Se origina en la región lateral cervical, adosado a la musculatura subyacente y a la piel de esa región. Cruza sobre la parte central del *neuromanibularis*.

El *cerv. quadratus* se inserta en el proceso

posterior del extremo proximal del cuadrado, mediante un tendón delgado que penetra entre las fibras del *depr. mandibulae*.

### Discusión y Conclusiones

La musculatura mandibular de las especies estudiadas de *Liophis* responde en general a la de otros Colubridae, con algunas particularidades que le son propias y otras que lo relacionarían con otros grupos.

En los ofidios en general, los *adductores mandibulae* son los que muestran una variación más significativa dentro de la musculatura craneal. Dentro de este grupo, el *adductor externus superficialis* es considerado de gran importancia para los estudios sistemáticos. La ausencia en *Liophis* de una rama anterior diferenciada (*levator anguli oris*), correspondería a la condición "totalmente simplificada" de Underwood (1967), presente en la mayoría de los colúbridos. Algunos investigadores coinciden en aceptar esta condición como "derivada" (Haas, 1962; Underwood, 1967). Sin embargo su significado filogenético está aún en duda, ya que pueden aparecer variaciones intragenéricas e intraespecíficas en grupos taxonómicos reducidos (Varkey, 1979).

La presencia de un doble origen del *adductor externus medialis*, como el encontrado en *L. poecilogyrus*, sería una condición primitiva (Varkey, 1979); pero es necesario contar con los datos de todo el género para establecer la secuencia de cambios sufridos por este músculo y la condición, primitiva o avanzada, de cada una.

La diferenciación de las fibras de la parte anterior del *adductor externus profundus* observada en *L. sagittifer* podría estar indicando un comienzo de división del músculo. Kochva (1962) encuentra en *Natrix tessellata* (Colubridae) un *add. profundus* dividido en dos partes, diferenciables por sus fibras divergentes. Esta parte recibe su propia terminal nerviosa, proveniente del V3. Albright & Nelson (1959) al describir la musculatura de *Elaphe obsoleta* (Colubridae) sólo mencionan que el *add. profundus* está inervado por varias ramas provenientes del V3, sin indicar posibles divisiones del músculo.

Una división similar se observó en algunas especies de *Lystrophis* y *Waglerophis*. En este

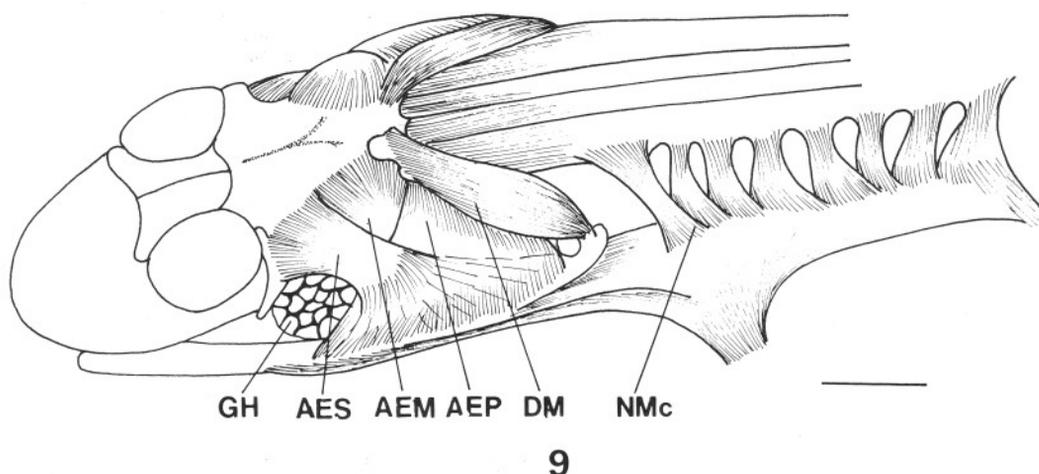


Figura 9: Musculatura craneal de *L. guentheri* (vista laterodorsal). Abrev.: AEM: add. externus medialis; AEP: add. externus profundus; AES: add. externus superficialis; DM: depressor mandibulae; GH: glándula de Harder; NMc: neuromandibularis costal. La línea equivale a 3,5 mm.

trabajo se decidió denominar a esta rama muscular como *adductor externus profundus, pars anterior*.

Un carácter interesante es la presencia de una división dorsal del *protractor pterygoidei*. Weaver (1965) analizando la anatomía craneal de *Heterodon* y *Xenodon*, encuentra en el grupo de constrictores dorsales, un músculo delgado ubicado dorsalmente al *protractor pterygoidei*, considerándolo una división del mismo. También se observó en *Lystrophis semicinctus*, *L. dorbignyi* y *Waglerophis merremii*. En esta última especie se visualizó claramente la inervación propia, mediante una rama pequeña que sale del cráneo junto al V3. Es similar en sus características al observado en *L. sagittifer* y *L. poecilogyrus*. Tentativamente se lo ha denominado *protractor pterygoidei, pars dorsalis*, hasta tener una información más completa del mismo, para establecer si se trata efectivamente de una rama del *protractor pterygoidei* o si es un músculo de origen independiente.

En las tres especies de *Liophis* estudiadas el *depressor mandibulae* presenta un doble sitio de origen. Esto es común en varios colúbridos y otros ofidios. Un origen similar a éste se observó en *Philodryas*, *Lystrophis semicinctus*, *L. dorbignyi* y *Waglerophis merremii*. En *Xenodon* y *Heterodon* (Weaver, 1965) un grupo

de fibras se origina en el supraoccipital y el resto del borde posterior del cuadrado. Varkey (1979) observa también un doble origen en Natricines: sobre el extremo proximal del cuadrado y sobre el ligamento que cubre la articulación supratemporal-cuadrado.

Kochva (1962) describe el origen doble (double-headed) del *depressor mandibulae* en algunos Vipéridos y Crotálicos, encontrando incluso tres divisiones del músculo en algunas especies. En otras está marcadamente dividido en dos músculos independientes con diferentes sitios de origen e inserción (*depressor mandibulae cranealis* y *depressor mandibulae lateralis*).

Phisalix (1922), Haas (1930a, 1931a, 1938, 1955, 1962), Radovanovic (1935), Anthony & Serra (1950, 1951), también describen un doble origen para el *depressor mandibulae*.

Aún se desconoce el significado funcional de la división de este músculo como así también cuál condición es primitiva y cuál derivada. Con un estudio más profundo del mismo será posible establecer la secuencia en que se producen estas variaciones.

Si bien el número de especies estudiadas hasta ahora es insuficiente, de la descripción de la anatomía muscular craneal de algunos representantes del género, surgen caracteres intere-

santes que pueden ser utilizados para análisis más completos de las especies restantes de *Liophis*.

Hasta ahora, y en base a los caracteres antes mencionados, podemos decir que *L. sagittifer* y *L. guentheri*, son más parecidos entre sí miológicamente (origen similar del *add. medialis*, origen similar del *add. posterior*, origen similar del *protr. pterygoidei*, *protr. quadrati* unidos entre sí, origen costal del *neuromandibularis* similar), que cualquiera de ellos con *L. poecilogyrus*.

Dowling & Duellman (1978) agrupan bajo el status de tribu a seis géneros de Xenodontinae, reafirmados luego por Dixon (1980): *Erythrolamprus*, *Liophis*, *Lystrophis*, *Umbrivaga*, *Waglerophis* y *Xenodon*. El carácter común a todos ellos, denominados Xenodontini, sería la presencia de hemipenes con disco apical; pero Myers (1986) considera errada esta caracterización y propone el comportamiento defensivo como sinapomorfía del grupo.

Las semejanzas que presentan algunas de las especies de los géneros *Liophis*, *Lystrophis* y *Waglerophis* (origen del *add. medialis* sobre el parietal y el ligamento supratemporal-cuadrado; división anterior del *add. externus profundus*; la presencia de un *protr. pterygoidei, pars dorsalis*; origen doble del *dep. mandibularae*), constituyen caracteres que podrían confirmar la monofilia del grupo. Esta hipótesis puede verificarse o no con el análisis de los restantes géneros de la tribu Xenodontini.

### Agredecimientos

Al Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo por permitirme utilizar el material depositado en su colección. Al Dr. Gustavo Scrocchi por la lectura crítica del manuscrito.

### Literatura citada

- ALBRIGHT, R. G. & E. M. NELSON. 1959a. Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadrivittata* I: Descriptive morphology. *J. Morphol.*, 105: 193-239.
- ANTHONY, J. & R. G. SERRA. 1950. Anatomie de l'appareil de la morsure chez *Eunectes murinus* (Boidae). *Ostéologie, myologie, vaisseaux et nerfes. Rev. Bras. Biol.*, 10: 23-44.
- ANTHONY, J. & R. G. SERRA. 1951. Particularités anatomiques de l'appareil de la morsure chez *Constrictor constrictor* et chez *Epicrates crassus* (Boidae). *Rev. Bras. Biol.*, 11: 203-210.
- BOCK, W. J. & C. R. SHEAR. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.*, 130: 222-227.
- DIXON, J. R.. 1980. The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. *Milwaukee Publ. Mus., Contr. Biol. & Geol.*, 31: 1-40.
- DOWLING, H. G.. 1978. Colubridae 112.1 - 112d.4. In: *Systematic Herpetology: a Synopsis of Families and Higher Categories*. H. G. Dowling and Duellman, W.E (Eds.), New York: Hiss Pub.
- HAAS, G.. 1930a. Über die Kaumuskulatur und die Schädelmechanik einiger Wühschlangen. *Zool. Jahrb. Anat.*, 52: 95-218.
- HAAS, G.. 1931A. Über die Morphologie der Kiefermuskulatur und die Schädelmechanik einiger Schlangen. *Zool. Jb (Anat.)*, 54: 333-416.
- HAAS, G.. 1938. A note on the origin of solenoglyph snakes. *Copeia*, 1938: 73-78.
- HAAS, G.. 1952. The head muscles of the genus *Causus* (Ophidia, Solenoglypha) and some remarks on the origin of the Solenoglypha. *Proc. Zool. Soc. London*, 122: 573-592.
- HAAS, G.. 1962. Remarques concernant les relations phylogéniques des diverses familles d'ophidiens fondus sur la différentiation de la musculature mandibulaire. *Colloq. Int. Cent. Nat. Rech. Sci.*, 104: 215-241.
- KOCHVA, E.. 1962. On the lateral jaw musculature of the Solenoglypha with remarks on some other snakes. *J. Morph.*, 110: 227-284.
- LIEM, K. F.; H. MARX & G. B. RABB. 1971. The viperid snake *Azemiops*: its comparative cephalic anatomy and phylogenetic position in relation to

- Viperinae and Crotalinae. *Fieldiana Zool.* 59: 67-126.
- MYERS, Ch.. 1986. An enigmatic new snake from the peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). *Am. Mus. Nov.*, 2853: 1-12.
- PHISALIX, M.. 1922. Animaux Venimeux et Venins. Tomo II. Masson & Cie. Ed., Paris: 864 pp.
- RADOVANOVIC, M.. 1935. Anatomische studien an schangenkopf. *Jen. Z. Naturw.*, 69: 321-422.
- UNDERWOOD, G.. 1967. A Contribution to the Classification of Snakes. *Brit. Mus. Nat. Hist.*, London : 179 pp.
- VARKEY, A.. 1973. Comparative cranial myology of North American natricien snakes. *Milwaukee Publ. Mus., Contr. Biol. & Geol.*, 4: 1-71.
- WEAVER, W. G.. 1965. The cranial anatomy of the hog-nosed snakes (*Heterodon*). *Bull. Florida State Mus.*, 9: 275-304.