

# CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LARVAS DE ANUROS DEL NOROESTE ARGENTINO

MARISSA FABREZI<sup>1</sup> Y ROSA VERA<sup>2</sup>

1. CONICET. Museo de Ciencias Naturales (UNSa), Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina.

2. Museo y Facultad de Ciencias Naturales (UNSa), Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina.

E-mail: museo@ciunsa.edu.ar

**RESUMEN:** Se analizan caracteres morfológicos en larvas de catorce especies de anuros. Las especies analizadas son *Bufo arenarum*, *B. paracnemis*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. latinasus*, *Odontophrynus americanus*, *O. lavillai*, *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. cuqui*, *Pleurodema borellii*, *P. tucumana*, *Scinax fuscovaria* y *S. nasica*. Estas especies se desarrollan en charcas temporarias del Noroeste de Argentina. Se caracterizan las larvas de cada especie por el análisis de la morfología externa e interna, caracteres de la cavidad oral, condrocáneo y arcos viscerales. Algunos de estos aspectos morfológicos se discuten con las hipótesis propuestas acerca de larvas generalizadas.

Palabras clave: morfología, larvas, Bufonidae, Leptodactylidae, Hylidae.

**ABSTRACT:** We have analyzed morphological characters in tadpoles of fourteen anuran species. The species considered are *Bufo arenaum*, *B. paracnemis*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. latinasus*, *Odontophrynus americanus*, *O. lavillai*, *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. cuqui*, *Pleurodema borellii*, *P. tucumana*, *Scinax fuscovaria* and *S. nasica*. They develop in similar temporary ponds of Northwestern of Argentina. We characterized the larvae of each species by the analyses on external morphology, internal oral features, chondrocranium and visceral archs. Some of these morphological aspects have been discussed with proposal hypotheses about generalized tadpoles.

Key words: morfología, larvas, Bufonidae, Leptodactylidae, Hylidae.

## Introducción

Los caracteres más usados para distinguir larvas de anuros se refieren a la morfología externa. Tamaño absoluto y coloración no aportan elementos útiles pues dependen de factores ambientales.

Duellman & Trueb (1986) definen las características morfológicas de una larva generalizada, perteneciente al tipo IV y ecológicamente relacionada con cuerpos de agua temporarios ("pond type"). Estas larvas presentan: cuerpo ovoide, cola tan larga como dos

veces la longitud del cuerpo, aletas dorsal y ventral de altura similar, boca de posición anteroventral, disco oral bordeado lateral y ventralmente por pequeñas papilas, labio superior con dos o tres hileras de denticulos córneos, labio inferior con tres o cuatro hileras de denticulos y picos córneos queratinizados con bordes aserrados.

Duellman & Wassersug (1984) plantean a partir del análisis de caracteres internos de la cavidad oral de embriones y larvas de hílidos hemiphractinos que existen estructuras cuya diversidad taxonómica no

puede ser predecida a partir del análisis morfológico externo. Los caracteres internos de la cavidad oral aportan otro conjunto de información de la diversidad específica que deben ser sumados a la caracterización de una especie y al establecimiento de relaciones interespecíficas.

Al igual que los caracteres internos de la cavidad oral, los caracteres del esqueleto larval (en especial condrocáneo y esqueleto hiobranquial) constituyen otro conjunto de elementos que debe ser considerado en el análisis morfológico de una especie. Estos caracteres han sido utilizados en la macrosistemática de los Anuros (Sokol, 1975, 1977, 1981) y en hipótesis de monofilia a nivel de familia (Haas, 1995).

El presente trabajo comprende la revisión de algunos aspectos de la morfología externa y el análisis de las estructuras de la cavidad oral, condrocáneo y esqueleto hiobranquial de larvas de especies frecuentes en el Noroeste de Argentina. Once de las catorce especies consideradas (*Bufo paracnemis*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. latinasus*, *Odontophrynus lavillai*, *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. cuqui*, *Pleurodema tucumana*, *Scinax fuscovaria* y *S. nasica*) habitan en ambientes de Chaco seco y pueden encontrarse hacia el oeste en los pisos más bajos de las selvas subtropicales. Mientras que las otras (*Bufo arenarum*, *Odontophrynus americanus* y *Pleurodema borellii*) habitan el Chaco serrano hacia el oeste.

La información obtenida fue sintetizada con el objeto de destacar las principales diferencias entre los taxa. Se analizan los resultados con información existente sobre características presentes en larvas "pond type" e hipótesis sobre la diversidad morfológica en los anuros.

## Materiales y métodos

Se analizaron especímenes larvales en estadios comprendidos entre el 31 y 37 de la tabla de Gosner (1960) de las siguientes es-

pecies: *Bufo arenarum*, *B. paracnemis*, *Leptodactylus chaquensis*, *L. latinasus*, *Odontophrynus americanus*, *O. lavillai*, *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Physalaemus biligonigerus*, *P. cuqui*, *Pleurodema borellii*, *P. tucumana*, *Scinax fuscovaria* y *S. nasica*. En el Apéndice I se listan los datos de colección para cada especie.

Para el análisis de la morfología externa se seleccionaron 10 especímenes de cada especie y se tuvieron en cuenta las características sobresalientes.

Para el análisis de los caracteres internos de la cavidad oral se tomaron un mínimo de 5 especímenes de cada especie. Se practicaron cortes dorsoventrales para separar techo y piso bucal (desde la comisura labial hacia atrás) y se colorearon las estructuras con Azul de Metileno. Las observaciones se realizaron en lupa binocular y se consideraron solamente la morfología general de los pliegues laterales, distribución y características de las pústulas y papilas y número de papilas linguales, ya que un análisis detallado de la cavidad oral exige microscopía electrónica.

Para el análisis del condrocáneo y esqueleto hiobranquial se obtuvieron preparados esqueléticos de un mínimo de 7 especímenes por especie mediante la técnica de coloración diferencial para cartílago y hueso (Wassersug, 1976). Las observaciones y esquemas se realizaron con lupa binocular y cámara clara.

## Resultados

### HYLIDAE:

**Morfología externa.** Las características morfológicas sobresalientes de *Phrynohyas venulosa*, *Scinax nasica* y *Phyllomedusa sauvagii* han sido señaladas en trabajos previos (Duellman, 1970; Cei, 1980; Kehr & Dure, 1995; Schiesari, Grillitsch & Vogl, 1996) y se pueden resumir de la siguiente manera; cuerpo comprimido lateralmente, ojos laterales, cola tan o más larga que el doble de la longitud del cuerpo, extremo de la cola en forma de látigo, disco oral con claro rostral

reducido y claro mental ausente.

Las características distintivas de *Phyllo-medusa sauvagii* son; el espiráculo en posición ventral, la aleta caudal dorsal originada en la base de la cola y reducida, el disco oral con constricción ventral, dos hileras de denticulos córneos (la inferior discontinua) en el labio superior y tres hileras (la superior discontinua) en el labio inferior.

*Phrynohyas venulosa*, *Scinax nasica* y *S. fuscovaria* se reconocen por el espiráculo de posición lateral, las aletas caudales dorsal y ventral de desarrollo similar y el disco oral sin constricciones. En *P. venulosa* el origen de la aleta dorsal es en el tronco y el disco oral presenta tres hileras de denticulos córneos (la inferior discontinua) en el labio superior y cinco hileras (la superior discontinua) en el labio inferior. En *S. nasica* y *S. fuscovaria* la aleta caudal dorsal nace en la cabeza y el disco oral presenta dos hileras de denticulos córneos (la inferior discontinua) en el labio superior y tres hileras continuas en el labio inferior. Ambas especies se diferencian por la separación de las narinas; en *S. nasica* la distancia internarinal es menor al 50% de la distancia interocular y en *S. fuscovaria* es mayor al 50%.

**Morfología de la cavidad oral.** La cavidad oral de *Phrynohyas venulosa* ha sido descrita con detalle en un trabajo reciente (Schiesari, Grütllisch & Vogl, 1996). De las restantes especies no se ha reportado información sobre este aspecto.

El techo de la cavidad oral presenta pustulación abundante en las cuatro especies. Los pliegues laterales son simples en *P. venulosa* y *Scinax* spp. y bifidos en *P. sauvagii*. Las papilas laterales son escasas y cortas en *P. venulosa* y *P. sauvagii* o están ausentes en las especies de *Scinax*.

El piso de la cavidad oral presenta papilas laterales distribuidas en forma de V, las más desarrolladas y menos numerosas (7 pares) se encuentran en *S. fuscovaria*. Las pústulas se encuentran en *P. venulosa*, *S. nasica* y *P. sauvagii*. Las papilas linguales están ausen-

tes en *Scinax* spp. y presentes, en número de dos, en *P. venulosa* y *P. sauvagii*.

**Condrocráneo y esqueleto visceral** (Ver Figuras 1a-d y 2a-d). El condrocráneo y esqueleto visceral de *Phyllomedusa sauvagii* ha sido descrito por Fabrezi & Lavilla (1990).

Las especies consideradas presentan cuernos trabeculares cortos (menos del 20% de la longitud del cráneo). En *P. venulosa* y *P. sauvagii* son de ancho uniforme y en *Scinax* se expanden hacia el extremo. Los cuernos trabeculares divergen en su nacimiento en *Scinax* spp. y *P. sauvagii* y son paralelos en *P. venulosa*.

Las cápsulas óticas están proporcionalmente más desarrolladas (con respecto a la longitud total del cráneo) en *P. sauvagii*. En todas las especies presentan el proceso anterolateral fusionado al palatoc cuadrado.

El palatoc cuadrado se caracteriza por el ancho uniforme del arco subocular, la ausencia de comisura cuadrado-nasal y de proceso pseudopterigoideo. El borde externo del arco subocular es irregular en *P. venulosa* y *Scinax* spp. y presenta tres proyecciones laterales notables en *P. sauvagii*. El proceso muscular es vertical y bajo en *Scinax* spp. y está muy desarrollado y cierra parcialmente el túnel muscular en *P. sauvagii*.

El suprarrostral es una pieza única, con una escotadura dorso-medial vestigial en *P. venulosa*. En las restantes especies las alas y el cuerpo se encuentran definidos claramente. El cuerpo suprarrostral de las especies de *Scinax* exhibe una amplia escotadura dorso-medial y está fusionado dorsalmente a las alas (*S. fuscovaria*) o unido sindesmóticamente (*S. nasica*). El cuerpo del suprarrostral de *P. sauvagii* presenta una amplia escotadura dorsomedial en forma de U y se fusiona dorsalmente con las alas. En las cuatro especies las alas del suprarrostral presentan el proceso dorsal posterior.

El esqueleto hiobranquial presenta canastillas branquiales muy desarrolladas, con hipobranquiales unidos entre sí por tejido conectivo y ceratobranquiales II y III sin co-

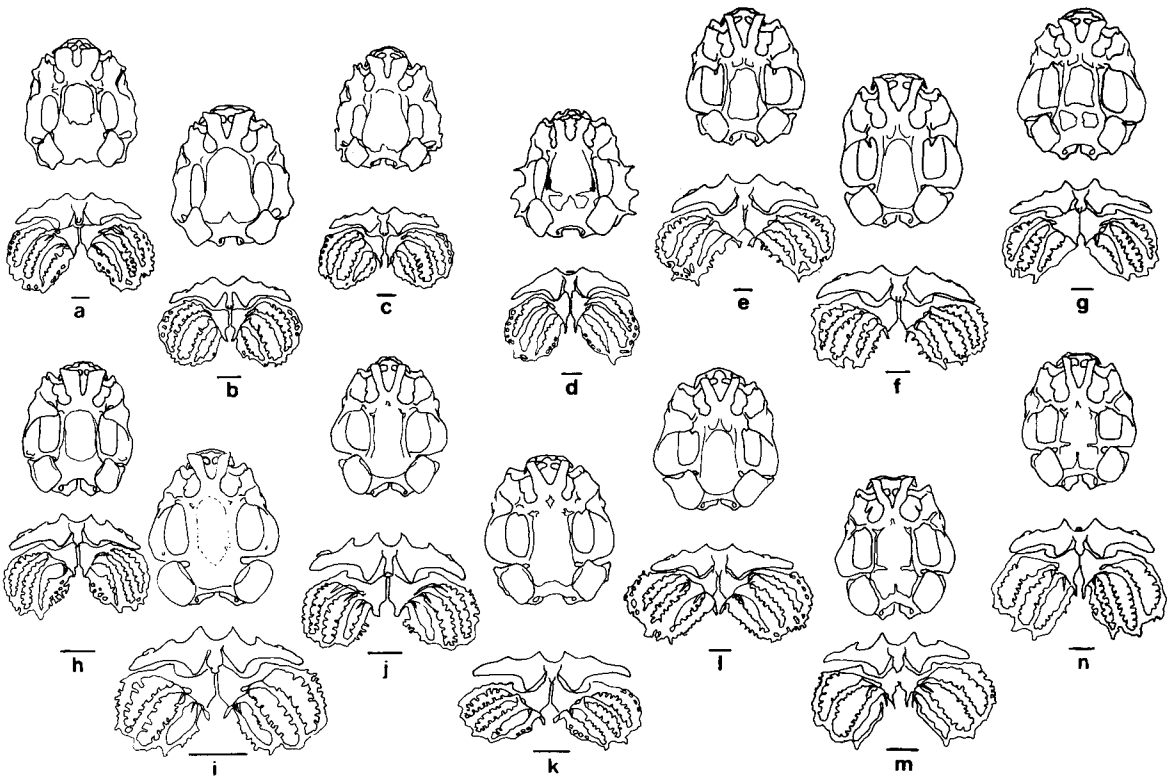


Figura 1: Vista dorsal del condrocráneo y vista ventral del esqueleto hiobranchial. a- *Phrynohyas venulosa*, b- *Scinax fuscovaria*, c- *S. nasica*, d- *Phyllomedusa sauvagii*, e- *Odontophrynus lavillai*, f- *O. americanus*, g- *Leptodactylus chaquensis*, h- *L. latinasus*, i- *Physalaemus cuqui*, j- *Physalaemus biligonigerus*, k- *Pleurodema tucumana*, l- *P. borellii*, m- *Bufo paracnemis*, n- *B. arenarum*. La barra equivale a 1mm.

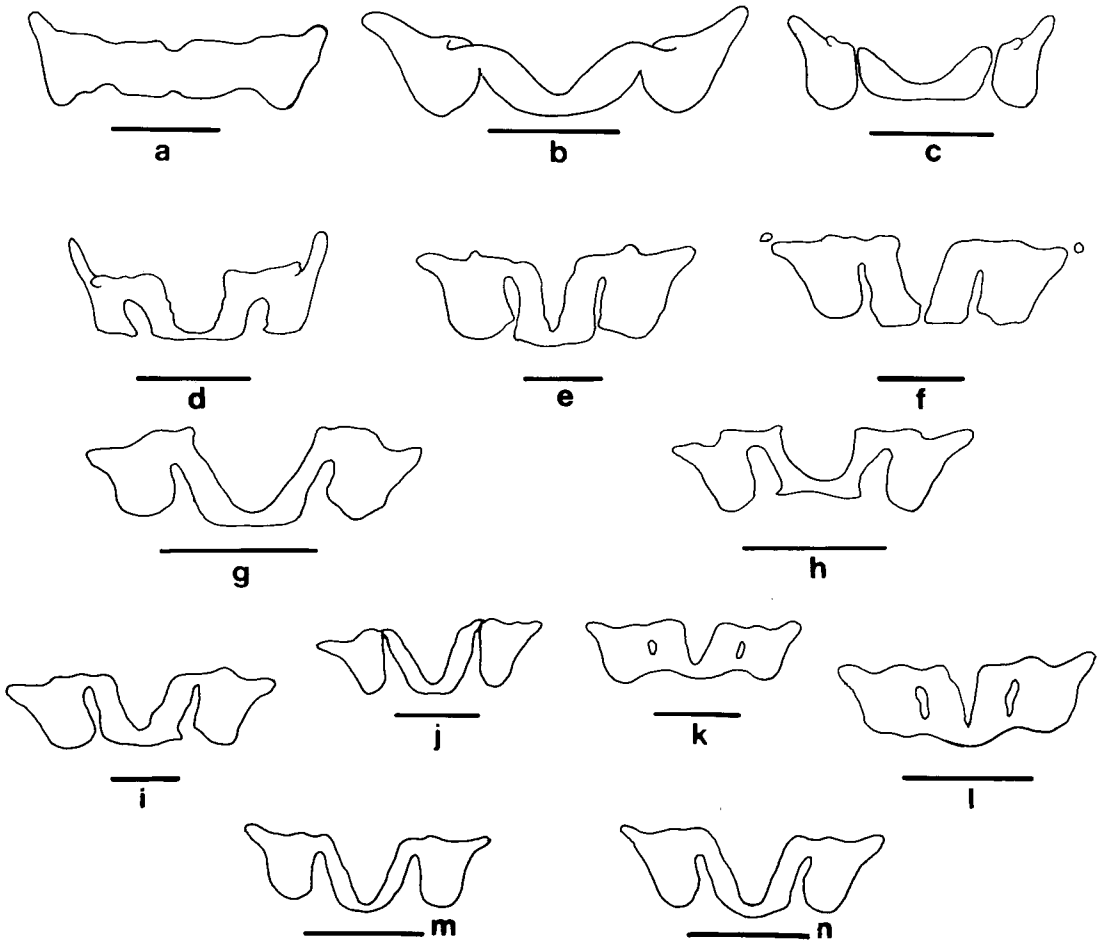


Figura 2: Vista frontal del cartilago suprarostral. a- *Phrynosomas venulosa*, b- *Scinax fuscovaria*, c- *S. nasica*, d- *Phyllomedusa sauvagii*, e- *Odontophrynus lavillai*, f- *O. americanus*, g- *Leptodactylus chaquensis*, h- *L. latinasus*, i- *Physalaemus biligonigerus*, j- *P. cuqui*, k- *Pleurodema tucumana*, l- *P. borellii*, m- *Bufo paracnemis*, n- *B. arenarum*. La barra equivale a 1mm.

nexión cartilaginosa proximal (puente branquial). La cópula I cartilaginosa se encuentra presente sólo en *P. sauvagii*.

#### LEPTODACTYLIDAE:

**Morfología externa.** Las características morfológicas sobresalientes de las especies analizadas han sido señaladas en trabajos previos (Ceí, 1980; 1987) y se pueden resumir de la siguiente manera; cuerpo ovoide, ojos dorsales, espiráculo lateral, cola menor o igual al doble de la longitud del cuerpo, extremo de la cola aguzado y disco oral con

claro rostral amplio.

La aleta caudal ventral es menor que la dorsal en *Odontophrynus* spp. y *Physalaemus* spp.; mientras que en *Leptodactylus* spp. y *Pleurodema* spp. ambas presentan un desarrollo similar. La aleta caudal dorsal se origina en el tronco en *O. lavillai*, *Physalaemus* spp. y *Pleurodema* spp. y en las restantes especies se origina en la base de la cola.

El disco oral exhibe claro mental solo en *P. cuqui*. Las constricciones laterales y ventrales están presentes en *Odontophrynus* spp. y *Physalaemus* spp; solo laterales en

*Pleurodema* spp. y están ausentes en *Leptodactylus* spp. En el labio superior, todas las especies exhiben dos hileras de denticulos córneos y la hilera inferior es discontinua. En el labio inferior, *P. tucumana* y *P. biligonigerus* presentan dos hileras de denticulos (continuas en *P. tucumana*); las restantes especies presentan tres; en *P. cuqui* y *L. chaquensis* son continuas y en las restantes especies la superior es discontinua.

**Morfología de la cavidad oral.** Wassersug & Heyer (1988) realizaron las descripciones de la morfología interna de la cavidad oral de *Odontophrynus americanus* y *Leptodactylus chaquensis* y formularon consideraciones para casi la mayoría de los géneros de la familia.

El techo de la cavidad oral presenta pliegues laterales bifidos en la mayoría de las especies excepto *L. latinasus* y *P. borellii* en las que son simples. Las pústulas y las papilas laterales son escasas en *P. cuqui*, a diferencia de las otras especies en las que las pústulas son abundantes y las papilas laterales están bien desarrolladas (en *Odontophrynus* spp. y *L. chaquensis* son más largas y numerosas).

En el piso de la cavidad oral el número de papilas linguales varía entre cuatro (*Odontophrynus* spp., *L. latinasus* y *Pleurodema* spp.), tres (*L. chaquensis* y *P. cuqui*) y uno (*P. biligonigerus*). Las pústulas son numerosas en todas las especies y las papilas se distribuyen en áreas laterales. Las papilas son largas y numerosas en *Odontophrynus* spp. y están reducidas y son escasas en *P. cuqui*.

**Condrocráneo y esqueleto visceral.** (Ver Figuras 1e-1 y 2e-1). El condrocráneo y esqueleto hiobranquial de *Odontophrynus americanus* y *Pleurodema borellii* ha sido analizado en dos trabajos previos (Fabrezi, 1984; 1988).

Los cuernos trabeculares son largos (más del 20% de la longitud del cráneo) en *Odontophrynus* spp. y cortos en las restantes especies. En su nacimiento, los cuernos trabecu-

lares divergen anteriormente y son de ancho uniforme en casi todas las especies. En *L. latinasus* son expandidos en el extremo.

Las cápsulas óticas son cortas (no alcanzan el 26% de la longitud del cráneo) y presentan un proceso anterolateral que no alcanza el palatoc cuadrado. En *P. cuqui* este proceso está ausente.

El arco subocular se encuentra ensanchado posteriormente y su borde externo es liso. La comisura cuadrado-nasal siempre está presente, aunque en *P. tucumana* no alcanza a fusionarse al proceso muscular. El proceso muscular está muy desarrollado y cierra parcialmente el túnel muscular. El proceso pseudopterigoideo aparece en las especies de *Odontophrynus* y *Pleurodema*.

El suprarrostral muestra en todas las especies su condición tetrapartita, con el proceso dorsal posterior de las alas bien desarrollado. El cuerpo lleva una escotadura dorsal profunda en forma de una V más o menos cerrada o de U en las distintas especies. En *O. americanus* cada mitad del cuerpo se une a su opuesta por tejido conjuntivo. En todas las especies el cuerpo está fusionado dorsalmente con las alas, excepto en *P. cuqui* en la cual la unión es sindesmótica. En *Pleurodema* spp. existe una fusión ventral entre cuerpo y ala suprarrostral. Los adrostrales cartilagosos aparecen en larvas de estadios avanzados (mayores al 37) de *O. americanus*.

El esqueleto hiobranquial presenta canastillas branquiales bien desarrolladas, con hipobranquiales unidos entre si por tejido conectivo. Los ceratobranquiales II y III presentan conexión cartilaginosa proximal (puente branquial) sólo en *L. chaquensis* y *Pleurodema* spp. La cópula I cartilaginosa se encuentra ausente.

#### BUFONIDAE:

**Morfología externa.** Cei (1980) describe las larvas de las dos especies consideradas, las cuales son muy similares. Sus características principales son: cuerpo deprimido dorso-lateralmente, ojos dorsolaterales, cola casi tan larga como el doble de la longitud

del cuerpo y originada en la base de la cola; aletas dorsal y ventral de desarrollo similar; disco oral con claro mental y constricciones laterales y ventrales; dos hileras de denticulos córneos en el labio superior (la inferior discontinua) y tres hileras en el labio inferior, continuas en *Bufo paracnemis* y discontinua la superior en *B. arenarum*.

**Morfología de la cavidad oral.** El techo de la cavidad oral se encuentran pliegues laterales bífidos en *B. paracnemis* y complejos (muy desarrollados y con tres brazos principales) en *B. arenarum*. Las pústulas están limitadas al área central; las papilas laterales son escasas (tres a cuatro pares) y cortas en *B. paracnemis* y más numerosas (cinco a siete pares) y largas en *B. arenarum*.

En el piso de la cavidad oral hay cuatro papilas linguales. En *B. paracnemis* las pústulas y las numerosas papilas laterales se encuentran distribuidas en forma de V. Mientras que en *B. arenarum* las pústulas están prácticamente ausentes y las papilas laterales, muy numerosas y desarrolladas cubren la arena posterior del piso de la boca.

**Condrocráneo y esqueleto hiobranquial** (Ver Figuras 1m-n y 2m-n). Los aspectos del condrocráneo y esqueleto visceral de *Bufo regularis* han sido detallados en trabajos anteriores (Sedra, 1951)

Los cuernos trabeculares son cortos (menos del 25% de la longitud del cráneo), divergen en su nacimiento y presentan ancho uniforme.

Las cápsulas óticas son proporcionalmente grandes (más del 25% de la longitud del cráneo) y llevan un proceso anterolateral apenas evidente.

El arco subocular se encuentra ligeramente ensanchado posteriormente y su borde externo es liso. El proceso muscular es alto y cubre parcialmente el túnel muscular. La comisura cuadrado-nasal está presente.

El suprarrostral es similar en ambas especies. El cuerpo esta formado por dos brazos en forma de V muy abiertos, fusionados dor-

salmente con las alas. Estas últimas presentan un proceso dorsal posterior bien desarrollado.

El esqueleto hiobranquial presenta canastillas bien desarrolladas con ceratobranquiales delgados. Los hipobranquiales se encuentran fusionados entre sí en *B. paracnemis*. La cópula I cartilaginosa aparece en el esqueleto hiobranquial de *B. arenarum*.

## Discusión

**Morfología externa.** Las larvas de Anuros se diferencian en cuatro tipos morfológicos principales que reflejan y son congruentes con la filogenia de los grandes grupos: larvas tipo III, *Leiopelmatanura* + *Discoglossanura*; larvas tipo IV, *Pipanura*; larvas tipo I, *Pipoidea* y larvas tipo II, *Microhyloidea* (Sokol, 1977; Ford & Cannatella, 1993). Duellman & Trueb (1986) definen en líneas generales las características de una larva generalizada, perteneciente al tipo IV y ecológicamente relacionada con cuerpos de agua temporarios ("pond type"). A partir de esta definición, entre las larvas analizadas en este trabajo, *Leptodactylus chaquensis* es un excelente ejemplo de larva "pond type". Otras especies de leptodactílidos y bufónidos se apartan por ligeras diferencias de la definición (por ejemplo, aleta ventral más baja que la dorsal, presencia de claro mental, solo dos hileras de denticulos córneos en el labio inferior, etc.). Sin embargo las especies de Hylidae analizadas se alejan notablemente del "pond type".

En una larva "pond type" el disco oral presenta papilas marginales lateral y ventralmente. La presencia de un claro mental ha sido destacada en varias especies de *Bufo* y *Melanophryniscus* (Ceí, 1980; Lavilla & Vaira, en prensa), *Physalaemus cuvieri*, *P. fernandezae* y *P. henseli* (Langoné, 1989), *Pleurodema marmorata* y *Pseudopaludicola falciipes* (Ceí, 1980). La ausencia de papilas en el borde ventral del disco oral ha sido considerada como una de las reducciones de estructuras orales que se observan en determina-

dos linajes (Wassersug & Heyer, 1988).

El elevado número de hileras de denticulos córneos del disco oral de *Phrynohyas venulosa* y otras especies del género ha sido interpretado por Schiesari, Grillitsch & Vogl (1996) en un análisis comparado con larvas de *Osteocephalus* spp., como la persistencia en larvas de ambientes lénticos de un patrón ancestral de larvas de ambientes lóticos.

**Caracteres de la cavidad oral.** Con respecto a los caracteres internos de la cavidad oral la información todavía es limitada aunque para la familia Leptodactylidae (+ *Heleophryne* y formas australianas), Wassersug & Heyer (1988) realizaron un exhaustivo análisis comparado que refleja la diversidad morfológica en numerosos géneros. A partir de este análisis establecieron que la presencia de cuatro papilas linguales en leptodactílicos neotropicales es una condición frecuente, y a nivel genérico encontraron constancia en las estructuras orales, a excepción de *Leptodactylus* y *Pleurodema* que presentan cierta heterogeneidad. Entre las especies de *Leptodactylus* que describieron, *L. fuscus*, *L. gracilis* y *L. mystacinus* son similares entre sí y sus rasgos coinciden con los que se señalaron en *L. latinasus*. La presencia de tres papilas linguales (la central con el extremo dividido como signo de una fusión incompleta) en *L. chaquensis* es un carácter también presente en *L. knudensi* y *L. pentadactylus* y la ausencia de estas papilas fue descrita en *L. wagneri*. Estas diferencias llevaron a los autores a sostener la necesidad de estudiar el reagrupamiento de las especies. En *Pleurodema* diferenciaron tres grupos de especies integrados por; *P. borellii*, *P. brachyops* y *P. bufonina* el primero; *P. cinerea* el segundo; y *P. nebulosa* el tercero. De acuerdo con este agrupamiento, *P. tucumana* presenta cuatro papilas linguales como el primero y tercer grupo pero la condición de la papila del borde lateral es compleja como en la especie del segundo grupo. Además, la mayor abundancia de pústulas y papilas en el piso y techo de la cavidad oral distinguen a *P. tucumana* de

*P. borellii*. En *Physalaemus petersi* y *P. pustulosus* observaron la presencia de cuatro papilas linguales, carácter diferente a lo observado en *P. cuqui*, que tiene tres y *P. biligoni-gerus* que presenta una sola. Estos datos reafirman la complejidad de los géneros *Pleurodema* y *Physalaemus*. Con respecto a *Odontophrynus* nuestras observaciones coinciden con las descripciones presentadas en *O. americanus* y *O. occidentalis*.

Wassersug & Heyer (1988) plantearon en Leptodactylidae dos tendencias evolutivas en los caracteres orales internos; 1) la elaboración (proliferación y/o elongación de estructuras) como una característica de larvas de ambientes lóticos y 2) la simplificación, que ocurrió en una variedad de linajes, por ejemplo en larvas carnívoras, larvas que no se alimentan o en especies con desarrollo directo. En líneas generales, todas las especies de Leptodactylidae y Bufonidae analizadas en este trabajo responden al patrón "pond type" en los caracteres orales internos.

En las larvas de Hylidae analizadas, se deben destacar dos aspectos principales de la cavidad oral: 1) el número de papilas linguales es dos en *Phrynohyas venulosa* y *Phyllomedusa sauvagii*. El mismo número fue descrito en *Osteocephalus* spp., *Phrynohyas* spp. (Schiesari, Grillitsch & Vogl, 1996) e *Hyla pulchella andina* (Lavilla & Fabrezi, 1987) y se generalizó para la familia, excepto *Gastrotheca* que presenta cuatro (Wassersug & Duellman, 1984). La ausencia de papilas linguales en *Scinax fuscovaria* y *S. nasica* aumenta la información sobre la diversidad morfológica de las estructuras de la cavidad oral en Hylidae; 2) en las cuatro especies analizadas, en el techo de la boca las papilas del pliegue lateral son cortas y simples, las papilas son escasas o están ausentes (en *Scinax* spp.) y predominan las pústulas. Las papilas también se encontraron reducidas en *Osteocephalus* spp., *Phrynohyas* spp. (Schiesari, Grillitsch & Vogl, 1996) e *Hyla pulchella andina* (Lavilla & Fabrezi, 1987).

Aunque la información para la familia Hylidae todavía es reducida, algunos comen-



tarios se pueden formular a partir del trabajo de Wassersug & Duellman (1984) sobre características de la cavidad oral en larvas y embriones de Hemiphractinae (*Cryptobranchus*, *Hemiphractus*, *Fritziana*, *Stephania*, *Amphignathodon*, *Flectonotus* y *Gastrotheca*). En estas ranas existen variantes entre una cavidad oral "pond type", presente en *Gastrotheca riobambae* y la cavidad oral con extrema reducción de las estructuras de las especies con desarrollo directo estricto. Esta reducción fue interpretada como la pérdida de caracteres larvales que ocurrió en las distintas vías de la evolución del desarrollo directo (Wassersug & Duellman, 1984). Aunque la condición primitiva de las estructuras orales entre los hemiphractinos sea reconocida en la presencia de un conjunto completo de caracteres, esta no es necesariamente la condición primitiva para Hylidae, ya que en especies de otras subfamilias, los renacuajos de vida libre presentan reducciones en las papilas linguales y papilas laterales.

A partir de esta discusión se desprende que entre las especies analizadas, leptodactylidos y bufónidos presentan características de la cavidad oral que responden al "pond type", del cual se alejan notablemente los hílidos. Los géneros *Leptodactylus*, *Pleurodema* y *Physalaemus* presentan heterogeneidad en algunos caracteres que exigen profundizar los análisis.

**Condrocráneo y esqueleto hiobranquial.** Sokol (1981) planteó que en larvas generalizadas ("pond type") los cuernos trabeculares se extienden una longitud equivalente a un tercio de la longitud del cráneo y que esto refleja una condición primitiva. Haas (1995) sostiene que el acortamiento que presentan las larvas de Dendrobatidae (menores al 20% de la longitud del cráneo) es una condición consistente con el grupo y derivada. El acortamiento de los cuernos trabeculares ha sido descrito en varios taxa; *Rana temporaria* (de Jongh, 1968), *Hyla pulchella andina* (Lavilla & Fabrezi, 1987) *Hyla lanciformis* (de Sá, 1988), *Hyla*

*nana*, *Gastrotheca gracilis*, *Phyllomedusa sauvagii*, *P. boliviana*, *Scinax acuminata* (Fabrezi & Lavilla, 1992), *Ceratophrys cranwelli* (Fabrezi & Lavilla, 1992) y la mayoría de las aquí analizadas. Cuernos trabeculares proporcionalmente más largos, aunque no alcancen el tercio de la longitud del cráneo, están presentes en *Telmatobius* spp. (Lavilla & Fabrezi, 1990) y *Odontophrynus* spp. El ancho de los cuernos (uniformes o expandidos en el extremo) y su dirección rostral (divergentes o paralelos) son variables a tener en cuenta. La condición más frecuente la representan los cuernos trabeculares de ancho uniforme y divergentes. Cuernos de ancho uniforme y paralelos, como aparecen en *P. venulosa*, han sido descritos en *Ceratophrys cranwelli* (Lavilla & Fabrezi, 1992) y en *Hyla nana* (Fabrezi & Lavilla, 1990). Mientras que los expandidos y divergentes son característicos de larvas de otras especies de *Leptodactylus* (Fabrezi, observación personal) y *Scinax*.

La extensión relativa de las cápsulas óticas, morfología del arco subocular, orientación del proceso muscular no ofrecen posibilidades de discusión.

El proceso anterolateral de la cápsula ótica varía entre las distintas especies, está prácticamente ausente en *Physalaemus cuqui* y se fusiona al palatoc cuadrado en los hílidos. Haas (1995) sostiene para este carácter un incierto significado filogenético y funcional.

La comisura cuadrado-nasal es una conexión cartilaginosa (denominada por otros autores "comisura cuadrado-orbital", Sedra, 1951) entre el proceso muscular y la comisura cuadrado-craneal anterior que cierra el túnel muscular. Ha sido observada, además de las especies de leptodactylidos y bufoónidos de este trabajo en *Gastrotheca gracilis* (Fabrezi & Lavilla, 1992) y se encuentra ausente en los hílidos analizados, *Telmatobius* spp. (Fabrezi & Lavilla, 1990), *Ceratophrys cranwelli*, *Lepidobatrachus llanensis* (Lavilla & Fabrezi, 1992) y Dendrobatidae (Haas, 1995).

El proceso pseudopterigoideo que aparece en especies de *Pleurodema* y *Odontophry-*

*nus*, también está presente en *Caudiverbera caudiverbera* (Reinbach, 1939), *Rana temporaria* (de Jongh, 1968), poblaciones de *Hyla pulchella andina* (Lavilla & Fabrezi, 1987), *Telmatobius* spp. (Fabrezi & Lavilla, 1990), *Phyllomedusa guttata*, *Gastrotheca gracilis* (Fabrezi & Lavilla, 1992), *Epipedobates anthonyi* (Haas, 1995). La presencia de este proceso no sugiere un significado especial.

Aunque la estructura del suprarrostral es variable, hay cierta constancia a nivel de géneros y Sokol (1975, 1981) ha planteado algunas hipótesis que favorecen una discusión. La completa división de cuerpo y alas, unidos entre sí por tejido conectivo y la presencia de cartílagos adrostrales representarían la condición primitiva del suprarrostral (Sokol, 1975, 1981). Este tipo de suprarrostral ha sido descrito en *Telmatobius* spp. (Fabrezi & Lavilla, 1990), *Cyclorhamphus stegneri* (Lavilla, 1991) y Dendrobatidae (Haas, 1995), a veces acompañados de adrostrales. Durante el desarrollo del suprarrostral de *Pleurodema borellii* (Fabrezi, 1988) se observa una temprana condición tetrapartita y la fusión de las partes del cuerpo precede a la fusión de las alas con el cuerpo. La mayoría de las especies aquí analizadas presentan uniones sincondróticas entre cuerpo y cuerpo-alas. La unión sindesmótica medioventral de las partes del cuerpo del suprarrostral de *Odontophrynus americanus* puede ser entendida como una alteración en la secuencia de fusiones o bien como la retención de la condición doble del cuerpo, que asociada a la presencia de adrostrales representaría una característica primitiva del suprarrostral de la especie. También se observó entre especies de un mismo género (por ejemplo *Scinax* y *Physalaemus*) uniones sincondróticas o sindesmóticas entre cuerpo y ala suprarrostral. En estas especies podría sugerirse que estas diferencias estarían relacionadas con procesos heterocrónicos, ya que tanto *S. nasica* como *P. cuqui* que presentan las uniones sindesmóticas, en estadios de desarrollo equivalentes muestran menor grado de diferenciación de los cartílagos orbitales, techo del

cráneo, etc. que las otras especies de sus géneros. Por otra parte, el suprarrostral de *Phrynohyas venulosa* es el que evidencia la condición fusionada y entre las especies de *Bufo* y *Pleurodema* no se reconocen diferencias marcadas en la morfología suprarrostral.

La cópula I cartilaginosa es un carácter considerado primitivo, presente en *Ascaphus* (Pusey, 1943) y Discoglossidae (Sokol, 1975). Haas (1995) encuentra variabilidad intraespecífica en *Epipedobates anthonyi* y *Phyllobates bicolor*. Se encuentra presente además en *Rana temporaria* (de Jongh, 1968), *Phyllomedusa* spp. y *Scinax acuminata* (Fabrezi & Lavilla, 1992). La presencia del puente branquial completo entre los ceratobranquiales II y III también es un carácter cuya distribución es difícil analizar.

## Conclusiones

En larvas de tipo IV que habitan cuerpos de agua temporarios, los caracteres morfológicos responden a un patrón generalizado y el conjunto de estos caracteres contribuye a precisar con mayor exactitud el reconocimiento de cada especie.

Algunos de estos caracteres ponen de manifiesto la necesidad de profundizar los estudios de la cavidad oral y esqueleto pues insinúan ideas acerca de la evolución independiente de los distintos taxa en los mismos ambientes.

## Agradecimientos

Este trabajo es parte de los Proyectos N°375 y 633 del Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta que dirige Marissa Fabrezi. Los autores agradecen la lectura crítica del trabajo a los Doctores Raymond Laurent y Rafael de Sá.

## Literatura citada

CEI, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zool. ital.* (N.S.). Monogr. 2: XII + 609pp.

- CEI, J.M. 1987. Additional notes to "Amphibians of Argentina": un update, 1980 - 1986. *Monitore Zool. ital.* (N.S.). 22: 209-272.
- DE JONGH, H. J. 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval metamorphosing *Rana temporaria*. *Neth. J. Zool.* 18: 1-103.
- DE SÁ, R. O. 1988. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. *J. Morphol.* 195: 345-355.
- DUELLMAN, W. E. 1970. The hylids frogs of Middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.* 1: 1-753.
- DUELLMAN, W. E. & L. Trueb. 1986. Biology of the Amphibians. New York. Mc Graw-Hill, 670 pp.
- FABREZI, M. 1984. Anatomía del condrocra-  
neo de larvas de *Odontophrynus ameri-  
canus* (Dumeril & Bibron, 1841) (Anura:  
Leptodactylidae). Trabajo de Licenciatura.  
Universidad Nacional de Tucumán.
- FABREZI, M. 1988. Metamorfosis en *Pleuro-  
dema borellii* (Anura: Leptodactylidae).  
Estudio del neurocráneo, esqueleto visce-  
ral y musculatura asociada. Tesis de Ma-  
gister. Universidad Nacional de Tucumán.
- FABREZI, M. & E. O. LAVILLA. 1990. Ana-  
tomía del condrocra-  
neo en larvas de tres  
especies de *Telmatobius* del grupo meri-  
dional (Anura: Leptodactylidae). *Physis*,  
*Secc B.* 48: 39-46.
- FABREZI, M. & E. O. LAVILLA. 1992. Es-  
tructura del condrocra-  
neo y esqueleto  
hiobranquial en larvas de algunos hílidos  
neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta  
Zool. Lill.* 41: 155-164.
- FORD, L. & D. C. CANNATELLA. 1993.  
The major clados of frogs. *Herpetol. Mo-  
nogr.* 7: 94-117.
- 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 Dendro-  
batid larvae (Amphibia: Anura: Dendro-  
batidae). *J. Morphol.* 224: 241-264.
- KEHR, A. I. Y M. I. DURE. 1995. Descripción  
de la larva de *Scinax nasica* (Cope, 1862)  
(Anura, Hylidae). *Facena* 11: 99-103.
- LANGONE, J. A. 1989. Descripción de la lar-  
va de *Physalaemus gracilis* (Boulenger,  
1883) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae).  
*Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*,  
171: 1-11.
- LAVILLA, E. O. 1991. Condrocra-  
neo y esqueleto visceral en larvas de *Cycloram-  
phus stejnerti* (Leptodactylidae). *Amphi-  
bia-Reptilia* 12: 33-38.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1987. Ana-  
tomía de larvas de *Hyla pulchella andina*  
(Anura: Hylidae). *Physis. Secc B.* 45: 77-  
82.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1992. Ana-  
tomía craneal de larvas de *Lepidobatra-  
chus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli*.  
(Anura: Leptodactylidae). *Acta Zool. Lill.*  
42: 5-11.
- LAVILLA, E. O. & M. VAIRA. En prensa. La  
larva de *Melanophryniscus rubriventris*  
*rubriventris* (Vellard, 1947). *Alytes*.
- PUSEY, H. K. 1943. On the head of the leiopel-  
mid frog, *Ascaphus truei*. I. The chon-  
drocranium jaws, arches, and muscles of  
a partly - grown larva. *Q. J. Microsc. Sci.*,  
84: 105-185.
- SCHIESARI, L. C., B. GRILLITSCH & C.  
VOGL. 1996. Comparative morphology of  
phytotelmonous and pond-dwelling lar-  
vae of four neotropical treefrog species  
(Anura, Hylidae, *Osteocephalus oophagus*,  
*Osteocephalus taurinus*, *Phrynohyas resi-  
nifictrix*, *Phrynohyas venulosa*). *Alytes*, 13:  
109-139.
- SEDRA, S. N. 1951. The metamorphosis of  
the jaws and their muscles in the toad  
*Bufo regularis* Reuss; correlated with  
changes in the animal feeding habits.  
*Proc. Zool. London*, 120: 405-449.
- SOKOL, O. M. 1975. The phylogeny of anu-  
ran larvae: A new look. *Copeia*, 1975: 1-23.
- SOKOL, O. M. 1977. The free swimming  
*Pipa* larvae, with a review of pipid larvae  
and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). *J.  
Morphol.* 154: 357-426.
- SOKOL, O. M. 1981. The larval chondrocr-

nium of *Pelodytes punctatus* with a review of tadpole chondrocrania. *J. Morphol.* 169: 161-183.

WASSERSUG, R. J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Technol.* 51: 131-134.

WASSERSUG, R. J. & W. E. DUELLMAN. 1984. Oral structures and their development in egg-brooding Hylid frog embryos and larvae: Evolutionary and ecological implications. *J. Morphol.* 182: 1-37.

WASSERSUG, R. J. & W. R. HEYER. 1988. A survey of internal oral features of Lep-todactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smith. Contrib. Zool.*, 457: 1-96.

## Apéndice I

### Especímenes analizados

#### ● *Bufo arenarum*

MCN 093, Quitilipi, Dto. La Caldera, Salta; García y otros cols.; 22/10/91. 15 para morfología externa y cavidad oral.

MCN 023, San Miguel de Tucumán, Dto. Capital, Tucumán; Fabrezi col.; 26/12/91. 8 especímenes destinados a análisis de esqueleto.

#### ● *Bufo paracnemis*

MCN 395, Las Lajitas, Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 02/01/96. 15 especímenes para morfología externa y cavidad oral.

FML 4369, 18 especímenes destinados a análisis de esqueleto.

#### ● *Leptodactylus chaquensis*

MCN 396, A. Saravia, Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 01/12/1991. 25 especímenes para morfología externa y esqueleto.

#### ● *Leptodactylus latinasus*

MCN 026, Tartagal, Dto. Gral. San Martín, Salta; Fabrezi col.; 05/12/1991. 27 especímenes para morfología externa, cavidad oral y esqueleto.

#### ● *Odontophrynus americanus*

MCN 215, Gallinato, Dto. La Caldera, Salta; G. Monasterio col.; 20/12/94. 7 especímenes para morfología externa y cavidad oral.

Descripción condrocráneo y esqueleto

hiobranquial en Fabrezi (1984)

#### ● *Odontophrynus lavillai*

MCN 230, Ruta Prov. 5 (entre A. Saravia y Las Lajitas), Dto. Anta, Salta; Hongn y Fabrezi cols.; 08/04/95. 15 especímenes destinados a análisis de esqueleto.

MCN 244, Ruta Prov. 5 (entre A. Saravia y Las Lajitas), Anta, Salta; Hongn y Fabrezi cols.; 08/04/95. 15 especímenes para morfología externa y cavidad oral.

#### ● *Phrynohyas venulosa*

MCN 403, A. Saravia, Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 01/12/95. 8 especímenes para morfología externa y cavidad oral.

MCN 237, Ruta Prov. 5 (entre Las Lajitas y A. Saravia), Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Hongn cols., 11/02/95. 10 especímenes para esqueleto.

#### ● *Phyllomedusa sauvagii*

MCN 399, Las Lajitas, Dto. Anta, Salta; Fabrezi col.; 26/02/96. 27 especímenes para morfología externa, cavidad oral y esqueleto.

#### ● *Physalaemus biligonigerus*

MCN 400, Ruta Prov. 5 (entre Las Lajitas y A. Saravia) Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 08/03/96. 12 especímenes para cavidad oral y esqueleto.

MCN 401, A. Saravia, Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 16/12/95. 6 especímenes para morfología externa.

#### ● *Physalaemus cuqui*

MCN 402, Ruta Prov. 5 (entre Las Lajitas y A. Saravia), Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 14/02/96. 23 especímenes para morfología externa, cavidad oral y esqueleto.

#### ● *Pleurodema borellii*

MCN 199, Ruta Nac. 9, (camino de cornisa), Dto. La Caldera, Salta; Fabrezi y otros cols.; 13/12/94. 12 especímenes para morfología externa y cavidad oral.

Descripción de condrocráneo y esqueleto hiobranquial en Fabrezi (1988)

#### ● *Pleurodema tucumana*

MCN 397, A. Saravia, Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 01/12/95. 7 especímenes para morfología externa y esqueleto.

MCN 030, Km 50, Ruta Prov 41, Dto. Anta, Salta; Fabrezi col.; 20/02/92. 4 especí-

- CEI, J.M. 1987. Additional notes to "Amphibians of Argentina": un update, 1980 - 1986. *Monitore Zool. ital.* (N.S.). 22: 209-272.
- DE JONGH, H. J. 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval metamorphosing *Rana temporaria*. *Neth. J. Zool.* 18: 1-103.
- DE SÁ, R. O. 1988. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. *J. Morphol.* 195: 345-355.
- DUELLMAN, W. E. 1970. The hylids frogs of Middle America. *Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.* 1: 1-753.
- DUELLMAN, W. E. & L. Trueb. 1986. Biology of the Amphibians. New York. Mc Graw-Hill, 670 pp.
- FABREZI, M. 1984. Anatomía del condrocra-  
neo de larvas de *Odontophrynus americanus* (Dumeril & Bibron, 1841) (Anura: Leptodactylidae). Trabajo de Licenciatura. Universidad Nacional de Tucumán.
- FABREZI, M. 1988. Metamorfosis en *Pleurodema borellii* (Anura: Leptodactylidae). Estudio del neurocráneo, esqueleto visceral y musculatura asociada. Tesis de Magister. Universidad Nacional de Tucumán.
- FABREZI, M. & E. O. LAVILLA. 1990. Anatomía del condrocra-  
neo en larvas de tres especies de *Telmatobius* del grupo meridional (Anura: Leptodactylidae). *Physis, Secc B.* 48: 39-46.
- FABREZI, M. & E. O. LAVILLA. 1992. Estructura del condrocra-  
neo y esqueleto hiobranquial en larvas de algunos hílidos neotropicales (Anura: Hylidae). *Acta Zool. Lill.* 41: 155-164.
- FORD, L. & D. C. CANNATELLA. 1993. The major clados of frogs. *Herpetol. Monogr.* 7: 94-117.
- 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.
- KEHR, A. I. Y M. I. DURE. 1995. Descripción de la larva de *Scinax nasica* (Cope, 1862) (Anura, Hylidae). *Facena* 11: 99-103.
- LANGONE, J. A. 1989. Descripción de la larva de *Physalaemus gracilis* (Boulenger, 1883) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 171: 1-11.
- LAVILLA, E. O. 1991. Condrocra-  
neo y esqueleto visceral en larvas de *Cyclorampus stejneri* (Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia* 12: 33-38.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1987. Anatomía de larvas de *Hyla pulchella andina* (Anura: Hylidae). *Physis. Secc B*, 45: 77-82.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1992. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli*. (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zool. Lill.* 42: 5-11.
- LAVILLA, E. O. & M. VAIRA. En prensa. La larva de *Melanophryniscus rubriventris rubriventris* (Vellard, 1947). *Alytes*.
- PUSEY, H. K. 1943. On the head of the leio-  
pelmid frog, *Ascaphus truei*. I. The chondrocranium jaws, arches, and muscles of a partly - grown larva. *Q. J. Microsc. Sci.*, 84: 105-185.
- SCHIESARI, L. C., B. GRILLITSCH & C. VOGL. 1996. Comparative morphology of phytotelmonous and pond-dwelling larvae of four neotropical treefrog species (Anura, Hylidae, *Osteocephalus oophagus*, *Osteocephalus taurinus*, *Phrynohyas resinifictrix*, *Phrynohyas venulosa*). *Alytes*, 13: 109-139.
- SEDRA, S. N. 1951. The metamorphosis of the jaws and their muscles in the toad *Bufo regularis* Reuss; correlated with changes in the animal feeding habits. *Proc. Zool. London*, 120: 405-449.
- SOKOL, O. M. 1975. The phylogeny of anuran larvae: A new look. *Copeia*, 1975: 1-23.
- SOKOL, O. M. 1977. The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae). *J. Morphol.* 154: 357-426.
- SOKOL, O. M. 1981. The larval chondrocr-

menes para cavidad oral.

● *Scinax fuscovaria*

MCN 404, Ruta Prov. 5 (entre Las Lajitas y A. Saravia), Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 08/03/96. 18 especímenes para morfología externa, cavidad oral y esqueleto.

● *Scinax nasica*

MCN 405, Ruta Prov 5 (entre Las Lajitas y A. Saravia), Dto. Anta, Salta; Fabrezi y Vera cols.; 08/03/96. 19 especímenes para morfología externa, cavidad oral y esqueleto.

MCN 247, Las Lajitas, Dto. Anta, Salta; Fabrezi col.; 11/02/95. 5 especímenes para cavidad oral.