



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**Contribución al estudio del cráneo de
Ambystoma mexicanum
(Ambystomatidae:Urodela).**

**Tesis para obtener el título de Biólogo presenta:
José Ariel Olvera Ramos.**

Director :

Biol. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez.



Los Reyes Iztacala, julio de 2003.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

Carrera de biología.

Tesis para obtener el título de Biólogo:

**Contribución al estudio del
cráneo de**

***Ambystoma mexicanum* (Ambystomatidae:
Urodela).**

Presenta: José Ariel Olvera Ramos.

No. de cuenta 9603978-0

Director de tesis:

Biol. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez.

Los Reyes Iztacala, julio de 2003.

Agradecimientos:

A toda la gente que me ayudó en la realización de esta tesis:

En especial manera al Biol. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez.

A mis revisores de tesis: la profesora Paty, al profesor Cárdenas, a la profesora Alba y al profesor Atahualpa.

También a mi madre, a mi padre y mis hermanos; porque nunca me abandonaron y por muchas otras obvias razones.

A mis compañeros de laboratorio (Paco, Chio, Mónica, Ana, Katia, Alfredo, Aurora, Gerardo, etc.) que me acompañaron durante este proceso.

A mis amigos Rabín, el Tigre y Miriam.

A la gente del vivario (Amaya, Martha e Isaac).

Gracias.

Índice:

Título	2
O.- Resumen	2
I.- Introducción	3
II.- Antecedentes	7
III.- Objetivos	9
IV.- Material y método	10
V.- Resultados	12
V. 1.- Embriones de 18 días	12
V. 2.- Crías recién eclosionadas	17
V. 3.- Crías de cinco días	21
V. 4.- Crías de dos semanas	25
V. 5.- Crías de dos y media semanas	26
V. 6.- Crías de dos meses	29
V. 7.- Juvenil de cuatro meses	33
V. 8.- Juveniles de cinco meses tres semanas	34
V. 9.- Adultos de dos a cuatro años	36
VI.- Análisis de resultados y discusión	57
VI. 1.- Urodelos	57
VI. 2.- Anuros renacuajos	62
VI. 3.- Anuros adultos	69
VII.- Conclusiones	77
VIII.- Referencias bibliográficas	79

0.- Resumen

Con el fin de realizar un atlas sobre el desarrollo craneal de *Ambystoma mexicanum*, se analizaron 44 cráneos de ejemplares con edades desde embriones de 18 días hasta adultos de 2 a 4 años. Se observó que los principales eventos de osificación se dan en las dos y media semanas desde la eclosión y en adultos. En las primeras clases de edad la dentición pertenece al premaxilar, vómer y dentario, sin que intervenga el maxilar. Las osificaciones contralaterales resultan ser muy dispares, sobre todo en lo que refiere a la fusión del vómer y pterigoides.

Las diferencias en cuanto al patrón de osificación de urodelos y de anuros se explican por la condición pedotípica de esta especie, por sus hábitos acuáticos y de alimentación.

I.- Introducción:

Los anfibios se distinguen de las demás clases de tetrápodos por carecer de escamas, garras, pelo y plumas, por poseer un seno venoso que se incorpora al atrio derecho como en mamíferos y aves, por tener cinco pares de aberturas faríngeas en estado embrionario, y por poseer un solo ventrículo, como ocurre en reptiles, sin embargo la sangre arterial y venosa no se mezcla completamente, debido a que los músculos papilares primarios direccionan la sangre. Su piel está muy vascularizada, generalmente cubierta por glándulas epidérmicas que la mantienen húmeda y le proporcionan una defensa contra microorganismos y depredadores (Porter, 1972; Pirlot, 1976).

La subclase Lissamphibia es la única sobreviviente de la clase Amphibia, en la cual se agrupan los órdenes: Urodela (conocidas comúnmente como salamandras y ajolotes), Anura (ranas y sapos) y Apoda (cecilias) conociéndose todas en México (Porter, op. cit).

La mayor cantidad de géneros y especies endémicos de México corresponden a los caudados, que se han diversificado en el país con muchas especies microendémicas. Los ambistomátidos o ajolotes mexicanos representan el 100% de los géneros y el 54.8% de las especies, que se distribuyen solamente en América del Norte (Flores-Villela, 1993 a, b).

El mantener organismos en cautiverio es una forma de acercarnos a conocimientos que en condiciones naturales difícilmente podríamos tener, fundamentalmente debido a lo inaccesible que resulta hacer observaciones en su hábitat. Particularmente para el caso de la herpetofauna, algunos datos sobre longevidad, reproducción y comportamiento, etc. no se podrían conocer si no fuera por la información obtenida de especímenes en cautiverio, aportando de esta forma gran cantidad de datos valiosos. Para abordar seriamente el trabajo con animales vivos se debe poseer conocimientos de la biología de la especie (Rubio, 1998).

Actualmente en México hay 218 especies de reptiles y anfibios en peligro de extinción. Considerando esta problemática, las colecciones zoológicas institucionales en el mundo ya no solo se dedican a la exhibición de estas especies, sino que se han enfocado en la investigación de campo para su conservación (Flores- Villela, op cit.).

El ajolote o *Ambystoma mexicanum* (fig. 1) es uno de estos animales. El listado de especies de anfibios que se encuentran en la NOM-059-ECOL-1994 lo considera como una especie sujeta a protección especial. Pertenece a la familia Ambystomatidae, es un organismo neoténico obligado del tipo I; es decir, que solo puede transformarse al estado adulto bajo condiciones de laboratorio; que se caracteriza por habitar de manera natural en los lagos volcánicos y demás cuerpos de agua fríos de la zona central de México, como el Lago de Xochimilco. Este puede metamorfosearse a través de un tratamiento con compuestos iodados o con hormonas tiroideas como la DL-tiroxina y la 3,3',5-triiodo-L-tironona, muriendo regularmente en el proceso (Coleman y Hessler, 1997). Durante mucho tiempo ha sido usado en laboratorios de todo el mundo para experimentos sobre aspectos de desarrollo y de regeneración, ya que posee tal capacidad en varias porciones corporales incluyendo los miembros.



Figura 1. Fotografía de *Ambystoma mexicanum*.

Los trabajos que se han llevado a cabo no solo en este anfibio sino en el resto de la herpetofauna endémica de nuestro país han resultado en varias e

importantes contribuciones desde el punto de vista taxonómico, biogeográfico, ecológico y conservacionista, entre otros. En cambio los trabajos sobre morfología no destacan pese a ser una forma de acercarse a su conocimiento de manera más integral (Gordon, 1989), por lo cual el presente trabajo se aboca a tal fin.

El cráneo de cualquier organismo siempre presentará modificaciones debido a las presiones de la selección natural las cuales modelan su forma y por tanto su papel ecológico, pero este también revela estructuras que permanecen a lo largo de la evolución que pueden ser indicadoras del camino filogenético de la especie (Porter, op cit).

Los estudios sobre la filogenia basados en la estructura craneal del grupo Lissamphibia son difíciles debido a que los cráneos de los anfibios modernos tienen una reducción en el número de sus elementos óseos. Además, es claro que la comprensión de las relaciones evolutivas de las familias extintas se ven entorpecidas por la existencia de taxa pedomórficos (Trueb, 1997). Pero gracias a que en muchos casos los estados embrionarios de algunos organismos recapitulan parcialmente estados adultos de sus antepasados, es posible darse una idea de la manera en que estos organismos adaptaron las estructuras originales a un nuevo ambiente.

La estructura craneal podría estar relacionada con la diversidad ecológica y morfológica. Diversos estudios sobre estructuras relacionadas con la alimentación revelan que las salamandras que habitan diferentes zonas poseen distintas adaptaciones en sus modos de alimentación. La manera en que un organismo se alimenta depende principalmente de la presencia de aberturas branquiales, el desarrollo y estructura de la lengua, la estructura del aparato hiobranquial, el acomodo de la articulación mandibular y el patrón de dentición. Gran parte de la variabilidad craneal en salamandras puede estar relacionada con la zona que habita el organismo y su modo de alimentación y respiración (Trueb, op cit).

Para comprender como se abordará el estudio del cráneo, es necesario saber los elementos que lo constituyen. Estos son el condrocráneo, el dermo cráneo y el esplanocráneo. El condrocráneo es aquella porción del cráneo

que está formada de elementos cartilagosos o a partir de estos (mediante un proceso de osificación); se encuentra en la porción más profunda de la región cefálica, donde descansa el cerebro y se encuentra protegiendo a tres estructuras sensoriales pares: los ojos, los órganos olfatorios y el oído medio (Hanken y Thorogood, 1993). Incluye a los elementos del neurocráneo, la cápsula ótica, el oído medio, el palatoc cuadrado, y partes de la cápsula olfatoria. Mientras el dermocráneo incluye a los elementos de osificación directa que se ubican como una cubierta del condrocráneo, y forman la tabla craneal, los elementos dentados y parte del paladar. Por último hay que mencionar al esplacnocráneo, constituido por los elementos branquiales y sus derivados en los organismos adultos; y que se encuentra relacionado con los mecanismos de respiración y de alimentación (Trueb, op cit).

La formación de la porción occipital del neurocráneo está poco comprendida, pero han sido identificados tres centros de osificación en *Ambystoma*: el proótico, el opistoótico y el exooccipital, relacionados con la formación de otras estructuras, y en su estado adulto estos tres huesos se fusionan (Trueb, op cit). Si se profundiza en los estudios sobre el desarrollo del cráneo y su relación con las dimensiones de los diferentes elementos en cada etapa del desarrollo, se podría profundizar en su estudio y despejar incógnitas sobre el desarrollo de organismos neoténicos, de la filogenia de los mismos, así como la posibilidad de utilizar el modelo de desarrollo de *A. mexicanum* como punto de comparación para trabajos posteriores sobre desarrollo teratogénico que se realizan en este organismo.

II.- Antecedentes:

El desarrollo del cráneo ha tenido gran interés por el establecimiento de relaciones entre las diferentes clases de vertebrados, tanto las modernas como las fósiles. Estos incluyen estudios sobre desarrollo, uno de los cuales es el de Hanken y Thorogood de 1993 y que resume la formación de las distintas porciones del cráneo abarcando desde procesos genéticos hasta evolutivos. Otro trabajo, pero que habla sobre desarrollo es el de Sokol, que en 1981 estudió el condrocraqueo de renacuajos de *Pelodytes punctatus* e hizo una revisión de los cráneos de otros renacuajos, usando la tinción con rojo de alizarina "s" y azul de alciano y la descripción de la configuración de diversos elementos óseos. Para 1998 Maglia y Púgener estudian la esqueletogénesis, el desarrollo del condrocraqueo y la osteología del anuro *Bombina orientalis*. Sheil en 1999 estudia el desarrollo craneal y la esqueletogénesis de *Pyxicephalus adspersus*, y Djorović y Kalezić en 2003 estudiaron el desarrollo del cráneo durante la ontogénesis de salamándridos europeos; incluyendo en tal estudio individuos pedotípicos y encontrando que la organización del cráneo correspondía a la de larvas que casi terminaban su metamorfosis.

En lo que respecta a aspectos evolutivos, Haas en el 2001 estudió la musculatura del arco mandibular de renacuajos de anuros y la comparó con la de otros anfibios, obteniendo un punto de vista de la evolución de sus elementos más completa y sencilla. Para el 2003 Čihák y colaboradores estudiaron el desarrollo del frontoparietal de *Bombina variegata*, encontraron que su secuencia de osificación correspondía con la serie supraoccipital de teleosteos y otros organismos, ofreciendo un punto de comparación con respecto a otras clases de vertebrados.

En cuanto a aspectos ontogenéticos, Birch (1999) aplica alometría a cráneos de *Bufo marinus*, encontrando diferencias de este tipo en el incremento de tamaño y cambio de forma; usando dermatostidos para limpiar los cráneos y destacando que el foramen abductor de la mandíbula es más grande conforme

aumenta la edad del sapo, con la finalidad de alojar más músculo y mover una mandíbula más grande, estando asociado también el escamoso en este proceso.

III.- Objetivos:

- Describir anatómicamente diferentes etapas de desarrollo del cráneo de la especie *Ambystoma mexicanum*.
- Elaborar un atlas de diferentes etapas del desarrollo del cráneo de *A. mexicanum*.

IV.- Material y método:

Se seleccionaron 44 individuos de distintas clases de edad, escogidos en base a su grado de desarrollo (presencia de extremidades y otras estructuras) que se adquirieron en la colonia de ajolotes de la FES Iztacala, UNAM. Todos fueron incubados desde huevo y criados a una temperatura aproximada de 18° C:

- ❖ 6 embriones de 18 días.
- ❖ 3 crías recién nacidas.
- ❖ 4 crías de cinco días de nacidas.
- ❖ 3 crías de dos semanas.
- ❖ 4 crías de dos y media semanas.
- ❖ 3 crías de dos meses.
- ❖ 1 juvenil de cuatro meses.
- ❖ 2 juveniles de cinco meses tres semanas.
- ❖ 18 adultos de dos a cuatro años.

Los organismos subadultos y adultos se sacrificaron mediante la aplicación de un medicamento tópico con benzocaina de uso odontológico, y las larvas con formol al 4%. Posteriormente los adultos se fijaron en formol neutralizado con bórax para conservarlos hasta el momento de trabajar con ellos.

A las larvas se les aplicó la tinción diferencial azul de alciano y rojo de alizarina "s" la cual procedió con los siguientes pasos (Hollister, 1929; Dingerkus y Uhler, 1977):

- Deshidratación de las larvas en un tren de alcoholes (40, 60, 80, 90, 90, 96%)
- Tinción de cartílago con solución de azul de alciano en alcohol-ácido acético por 24-48 hrs.
- Rehidratación en un tren de alcoholes (98, 90, 90, 80, 60, 40% agua).
- Tinción de tejidos óseos con rojo de alizarina "s" al 0.04% en una solución de KOH al 2%.
- Digestión alcalina en KOH al 2%.

- Diafanización de los especímenes mediante tren de soluciones de KOH-glicerina (20, 40, 60, 80, 90, 100%)

Los adultos se desollaron y se obtuvo la porción cefálica a partir de los miembros pectorales cortando el cuerpo transversalmente con un bisturí en el segundo surco costal para posteriormente aplicarles la tinción de rojo de alizarina “s” que posee los siguientes pasos (Hollister, 1929; Dingerkus y Uhler, 1977):

- Lavado del exceso de formol con agua corriente por 24 hrs.
- Tinción de tejidos óseos con rojo de alizarina “s” al 0.04% en una solución de KOH al 4%.
- Digestión alcalina en KOH al 4%.
- Diafanización de los especímenes mediante tren de soluciones de KOH-glicerina (20, 40, 60, 80, 90, 100%)

Se tomaron fotografías de todos los cráneos en tres vistas (dorsal, lateral y ventral) mediante un microscopio intelplay, en el caso de algunos individuos y de todos los adultos se separaron los distintos elementos y también se fotografiaron. Estas fueron editadas para delimitar los distintos elementos utilizando el programa Adobe Photoshop 6.0.

Asimismo se realizaron esquemas de los cráneos de cada clase de edad, algunos de los cuales se realizaron mediante una cámara lúcida, para facilitar la comparación. Una vez realizada la descripción de estos se compararon con los cráneos de otros anfibios: *Bufo marinus* (Bufonidae), especies del género *Triturus* (Salamandridae), renacuajos y adultos de *Pyxicephalus adspersus* (Ranidae), *Pelodytes punctatus* (Pelodytidae) y *Bombina orientalis* (Discoglossidae), cuyas descripciones se obtuvieron de diferentes autores (Čihák y col., 2003; Djorović y Kalezić, 2003; Haas, 2001; Maglia y Púgener, 1998; Sheil, 1999; Sokol, 1981; y Trueb, 1997).

V.- Resultados:

Se describieron los cráneos transparentados para cada clase de edad, iniciando desde la porción más rostral del cráneo, pasando por las regiones más centrales a las más laterales y terminando con la descripción de los elementos de las regiones más occipitales; y de la porción dorsal a la ventral, terminando con la mandíbula y los elementos que la conforman.

Para este fin el cráneo se dividió en las siguientes zonas: esfenoidea-etmoidea, frontoparietal, ótica-occipital, maxilar, articular, mandibular y branquial.

Para el caso de algunas clases de edad, varios de los elementos no se habían formados, por lo que se omitió la descripción del área o se realizaron las observaciones pertinentes; y en otros no se describió el área porque no consideré que hubiera cambios significativos respecto a las clases de edad ya estudiadas.

V. 1.- Embriones de 18 días.

Los embriones de esta clase de edad presentan un cráneo cartilaginoso, elongado y deprimido. Las branquias y los ojos están perfectamente diferenciados, aunque carecen por completo de extremidades (fig. 2).

El cráneo es una sola pieza con la porción rostral más engrosada. Presenta regiones pre, supra y sub ocular, las cápsulas óticas están ligeramente comprimidas, y la porción occipital del maxilar y la mandíbula correspondiente al cartílago de Meckel. Las diferentes porciones del cráneo así como los puntos de condricación se infirieron a partir de los esquemas de Hanken y Thorogood (1993) y de Kardong (1999).

V. 1. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

El incipiente cráneo posee trabéculas laterales en su porción rostral, las cuales presentan prolongaciones anteriores con forma de gancho cuya curvatura se dirige hacia la porción central. Ambos bordes de la curvatura en su porción más

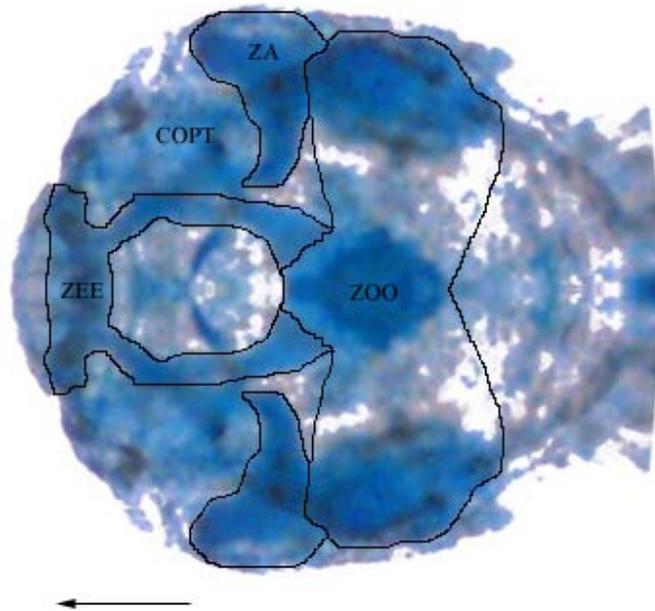


Figura 2. Cráneo de embrión de 18 días (X60). Vista dorsal. La flecha indica la dirección de la porción rostral (cabeza) y de la porción occipital (cola). La figura 3 muestra un esquema de sus diferentes elementos craneales. Abreviaciones: COPT: cápsula óptica, ZA: zona articular, ZEE: zona esfenoidea-etmoidea y ZOO: zona ótico-occipital.

medial se encuentran unidos a través de la placa etmoidea, la cual se presenta como una delgada capa cartilaginosa con poca afinidad por el azul de alciano (los primordios del planum internasale). De ahí sus extremos se dirigen lateroventralmente (los primordios de los tecti nasi) (fig. 3). También se prolongan hacia la porción occipital, aproximándose a las paracordales, los palatocuadrados y hacia las porciones donde se desarrollarán las cápsulas ópticas.

Ambas trabéculas se fusionan en una sola barra cartilaginosa que se une a la región occipital. La placa basal es típica, con las cápsulas ópticas bien delimitadas. En su porción lateral interna hay paredes que delimitan las cavidades oculares, así como a la futura caja cerebral. Tales paredes no forman una base cartilaginosa, sino que en su lugar hay una enorme ventana frontoparietal que

abarca todo el centro del cráneo, tanto por la porción ventral como por la dorsal (fig. 3).

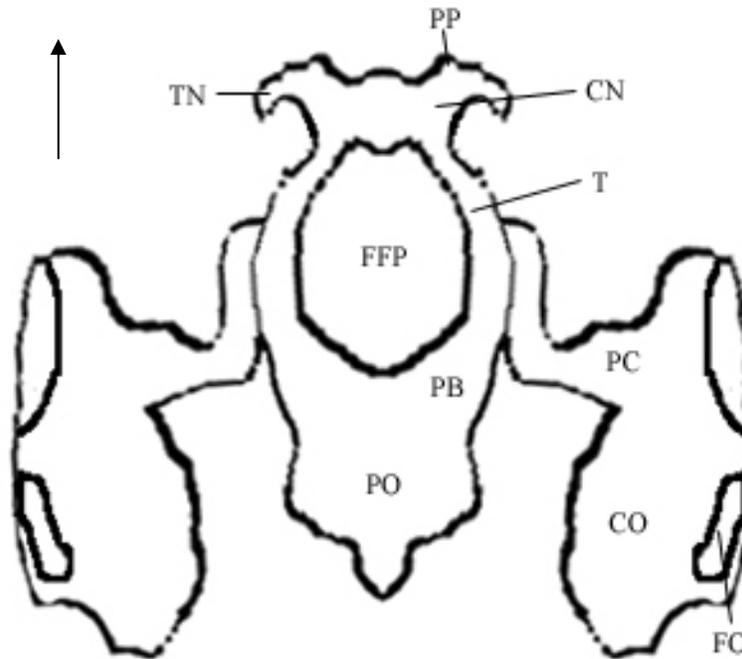


Figura 3. Condrocraqueo de embrión de 18 días. Vista dorsal. Abreviaciones: CN: cápsula nasal, CO: cápsula ótica, FFP: fenestra frontoparietal, FO: fenestra ovalis, PB: placa basal, PC: palatocuadrado, PO: porción occipital, PP: proceso prenasal, T: trabécula y TN: tectum nasi.

V. 1. 2.- Zona ótico-occipital

Hacia la porción occipital de la placa se encuentra la zona occipital, que muestra un cartílago de mayor grosor. La región occipital crece y se prolonga hacia la porción dorsal a manera de un arco occipital, delimitando la porción occipital a manera de una placa gruesa, y formando posteriormente dos procesos laterales. La porción más occipital termina en un adelgazamiento, siendo el sitio en donde se formarán los cóndilos occipitales (fig. 3).

Las cápsulas óticas son alargadas, casi rectangulares en vista lateral. Tienen forma semicircular, y son delgadas en su porción rostral, lo son aún más hacia la porción medial en donde apenas comienza a formarse cartílago y en su

porción occipital son gruesas, cubriendo toda la región. En la pared externa se encuentra la fenestra ovalis, de bordes irregulares. Los bordes superior e inferior internos son casi rectos. En la porción occipital existe un pequeño proceso (fig. 3).

V. 1. 3.- Zona articular

El borde occipital de la órbita está delineando el palatocuartado, que se une a la placa en la porción dorsal y a la cápsula en su porción posteroventral (fig. 3).

V. 1. 4.- Zona mandibular

El cartílago de Meckel forma una estructura continua con el arco mandibular, el cual no se encuentra separado en dos elementos laterales como ocurre entre los dentarios, elementos que se formarán posteriormente sobre el mismo. Su porción occipital es ancha, comprimida en la región que corresponde al proceso articular. La porción anterior a este proceso también presenta una cresta con forma similar aunque de menor tamaño, que corresponde al proceso coronoide del prearticular, que sin embargo no se osifica en ningún individuo de las diferentes clases de edad posteriores. En cambio, en su porción dorsal se encuentran articulados con los palatocuartados, y rostral a ellos existe tejido conjuntivo que limita los bordes del maxilar.

V. 1. 5.- Zona branquial

El aparato branquial está bien desarrollado. Presenta un solo basibranchial delgado, el cual en su porción más rostral posee dos elementos laterales: los hipohiales fusionados a su vez en su porción distal con los ceratohiales; no se distingue la separación entre ambos ni con el basibranchial, de manera que forman un elemento continuo. Describen una ligera sigmoide, y su porción más distal forma una curvatura hacia la porción dorsal articulándose por detrás del arco mandibular. Detrás de los hiales y ligeramente separado se encuentra la unión del basibranchial con los hipobranquiales y los ceratobranquiales I en la porción distal,

su condición corresponde con los elementos anteriores, solo que la sigmoide se encuentra más pronunciada, sobre todo en la región donde se originará la articulación entre ambos elementos. De la porción más occipital del basibranquial pero en un plano más dorsal divergen los hipobranquiales II. También se encuentran fusionados y forman una sigmoide semejante a la del elemento anterior, aunque los elementos son más delgados; y en su porción distal solo se alcanza a diferenciar el ceratobranquial II. Todos los arcos terminan en su extremo distal en una punta orientada en dirección occipital, zona en donde se unen por medio de tejido conjuntivo el ceratobranquial II al III (fig. 4).

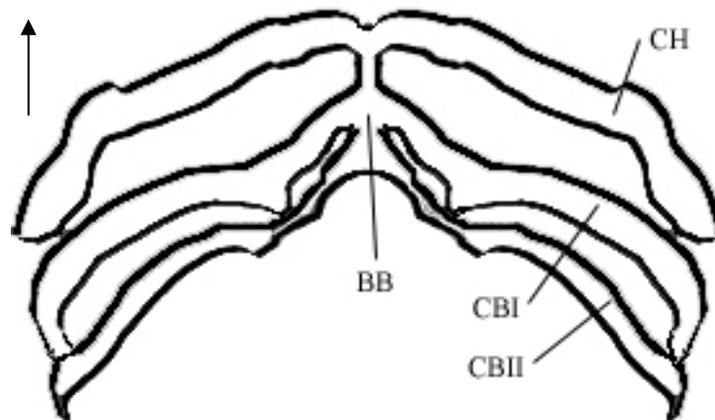


Figura 4. Aparato branquial de un embrión de 18 días. Vista ventral. Todos los elementos se encuentran fusionados. Abreviaciones: BB: basibranquial, CBI-II: ceratobranquial I-II y CH: ceratohial.

Aparentemente los ceratobranquiales III y IV se encuentran separados de la canasta branquial, solo se distinguen sus porciones distales afines al azul de alciano a nivel de las branquias, en la porción posterolateral del cráneo.

V. 2.- Crías recién eclosionadas.

La mayoría de los elementos continúan siendo cartilagosos en esta clase de edad, y generalmente bien diferenciados. La cápsula nasal es incompleta (fig. 5).

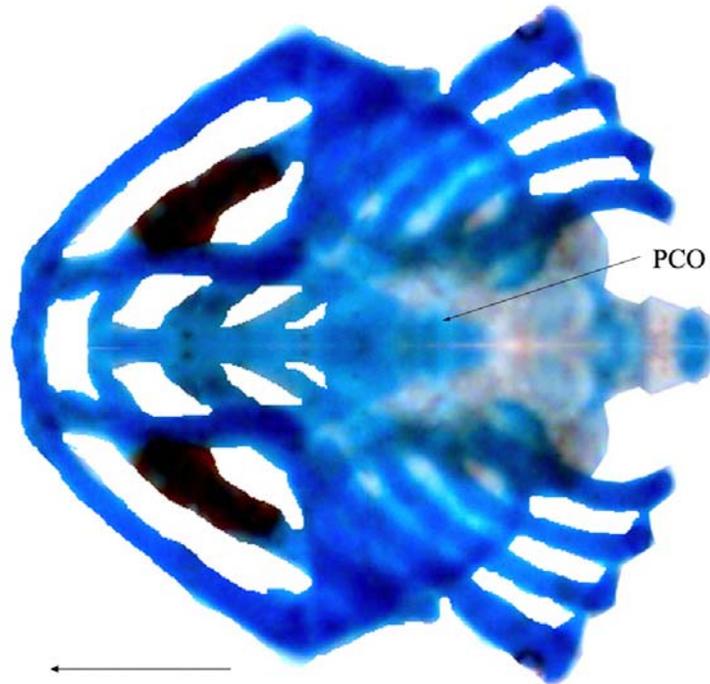


Figura 5. Cráneo de cría recién eclosionada (X60). Vista dorsal. Las zonas son homólogas a las de la figura 2. Abreviaciones: PCO: paracordales.

V. 2. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

En la porción rostral hay dos cartílagos con extensiones laterales externas, los del tectum nasi. Las placas trabeculares de donde surgen se unen a través de una barra medial delgada y alargada, el planum internasale, cuyos extremos son poco afines al azul de alciano. No se observa ninguna fenestra (fig. 5).

Hacia la porción occipital, sobre la órbita, se encuentran dos paredes cartilagosas que corren a todo lo largo alcanzando la porción occipital de las órbitas, parte de las cuales darán origen al orbitosfenoides, formando los límites del condrocráneo (fig. 5).

V. 2. 2.- Zona frontoparietal

Entre las barras cartilaginosas que delimitan la porción central y superior de las órbitas, no se observa ningún elemento, por lo que hay una gran fenestra frontoparietal. En cambio, existe una membrana con poca afinidad a la alizarina en toda la porción central del neurocráneo. Ya se pueden observar algunos puntos de osificación correspondientes a los frontales además de otros huesos de osificación directa (fig. 5).

La osificación del frontal abarca la región anterior del ojo, sin reunirse con los primordios del maxilar. Las osificaciones correspondientes al frontal se encuentran en la porción dorsal del cráneo, constituido por varios centros: el más grande se encuentra en la porción posterocentral del conjunto, y varias más pequeñas junto a él.

V. 2. 3.- Zona ótico-occipital

Recorriendo hacia la porción occipital, hay dos elementos triangulares cartilaginosos con uno de sus ángulos (el más abierto en este caso) dirigido hacia la porción central y fusionado a través de este con su homonimia. Estas son las paracordales (fig. 5). Su ángulo rostral se une con el ángulo que forma la placa basal con el palatoc cuadrado, confluyendo en este punto la porción occipital de la placa basal, el borde dorsal del palatoc cuadrado; el cual forma el borde occipital de la órbita; y el cartílago paracordal. En este punto se halla el cartílago polar. Cada paracordal se une con su homónimo en la porción medial, donde son más anchos. El borde anterior de ambos forma un arco que limita la fenestra frontoparietal, dando en conjunto con el resto de los elementos que la circundan una forma oval. Los procesos occipitales terminan en punta y se elongan hasta una posición muy cercana a la porción occipital de las cápsulas óticas, y señalan una dirección hacia los primordios de los cuerpos vertebrales.

La cápsula ótica en su porción rostral, correspondiente al proótico, es casi recta, y en la porción central no se observa claramente la fenestra ovalis que probablemente ya está cubierta por el opérculo; en cambio, se observa un

elemento denso en el centro de las paredes de la cápsula, el otolito. El borde interno también es recto, así como la porción más occipital a la cual llega el cartílago, pero no alcanza los cóndilos occipitales. De aquí el cartílago se dirige a la porción interna.

La porción occipital correspondiente a los exoccipitales se encuentra calcificada, y cada una posee un cóndilo marcado por la cápsula. De la misma manera, la porción que recorre las paredes laterales de la caja craneal se encuentra calcificada, la cual corresponde al proótico (Trueb, 1997). Esta es la más notoria. El recubrimiento interno de las cápsulas óticas también se encuentra calcificado. La correspondiente a las cápsulas se encuentra en la porción rostral e inferior de la misma, definiendo sus límites con el escamoso el cual se ve como una franja que va de la porción dorsal del cráneo hasta casi alcanzar el límite del maxilar (fig. 5). Todos ellos se observan en vista lateral, en los organismos más desarrollados.

V. 2. 4.- Zona maxilar-palatina

A ambos lados de la porción medial, en donde se desarrollarán los premaxilares hay dos zonas densas que identificamos como los centros de osificación del premaxilar; y otros dos se encuentran en el punto de unión con los cartílagos del tectum nasi. Ya se pueden observar también osificaciones difusas del paraesfenoides en la región medial del paladar.

V. 2. 5.- Zona articular

El palatoc cuadrado surge de la unión mencionada anteriormente, formando el borde occipital de la órbita aun cuando no se observe ningún elemento diferenciado en la porción dorsal o ventral que limite la bóveda cerebral. Se ensancha hacia la porción media occipital, adelgazándose, aunque no tan fuertemente como en la porción dorsal, hacia su articulación con el cartílago de Meckel.

Los cartílagos del palatocuadrado se unen al borde dorsal y más occipital de los cartílagos paracordales. Estos se unen al cartílago de Meckel en su porción rostroventral; y en su posición occipito-lateral se une el ceratohial I.

V. 2. 6.- Zona mandibular

El cartílago de Meckel forma dos elementos laterales, unidos en la porción medial por la sínfisis mandibular. La porción occipital es ensanchada, y la dorsal se articula con el palatocuadrado. La porción rostral del dentario ya se encuentra osificada.

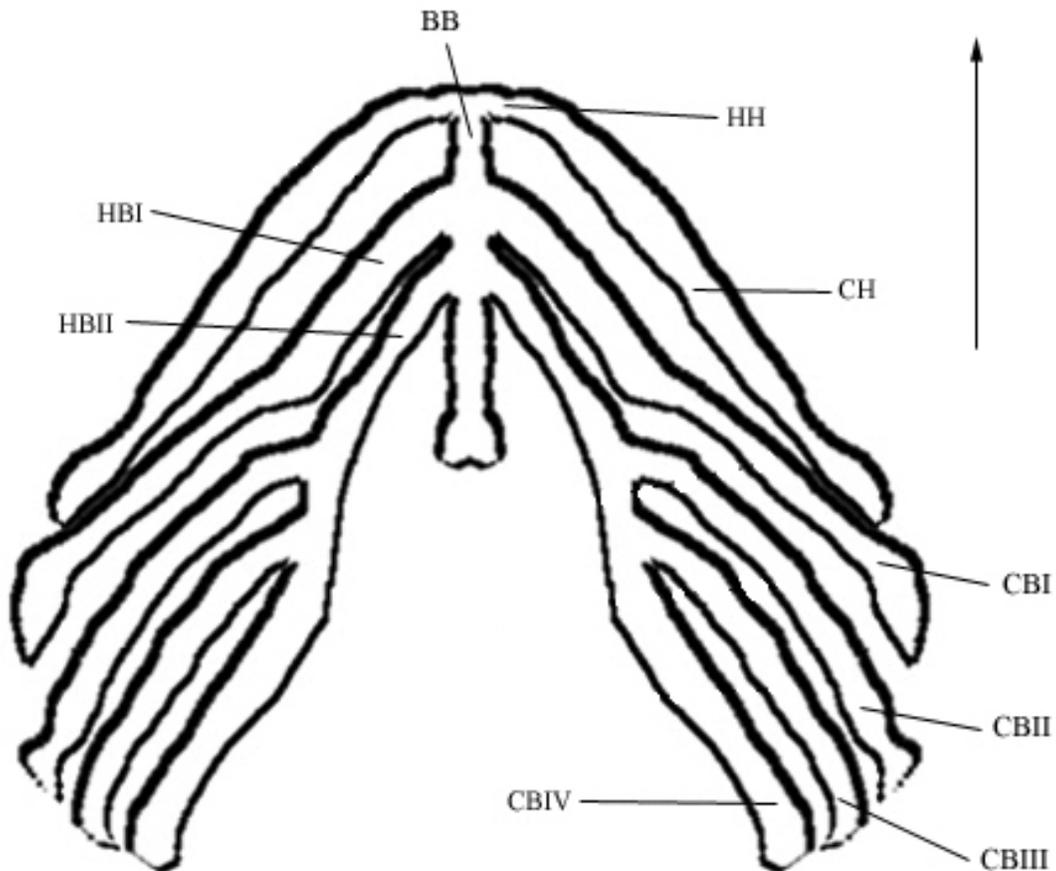


Figura 6. Aparato branquial de cría recién eclosionada. Vista ventral. Aunque todos los elementos continúan fusionados, se puede vislumbrar a que elementos darán origen al separarse. Abreviaciones: CBIII-IV: ceratobranquial III-IV, HBI-II: hipobranquial I-II y HH: hipohial.

V. 2. 7.- Zona branquial

Los arcos branquiales tienen un basibranquial único. En la porción más rostral se articula al hipohial y al ceratohial I a ambos lados. Occipital a esta estructura se encuentran los hipobranquiales, fusionados al basibranquial. El hipobranquial I se articula al ceratobranquial I, que es el elemento más grueso de los arcos (fig. 6).

En una rama del basibranquial que se bifurca en vista lateral, y que se encuentra parcialmente formada por cartílago, se encuentra fusionado el hipobranquial II. Este lleva en su extremo distal al ceratobranquial II, que a su vez se articula en su extremo proximal al ceratobranquial III y este en la misma posición al ceratobranquial IV. A diferencia de la forma que tenían estos elementos en la clase de edad anterior, en estos son casi rectos, curvados y orientados hacia arriba y con el ápice hacia atrás; por lo que terminan en una punta. Todas ellas se unen a través de tejido conjuntivo. Ninguno de los elementos posee dentículos. El basibranquial II en su porción occipital presenta dos proyecciones laterales (fig. 6).

V. 3.- Crías de cinco días.

Los organismos de esta clase de edad presentan primordios de los miembros pectorales, y su cráneo es más alto que ancho. El cuerpo de las vértebras ya se encuentra osificado, aunque las uniones entre ellas están bastante separadas. Se pueden observar los primeros centros de osificación. Los elementos relacionados con la mandíbula excepto, los maxilares, son los que muestran un grado de osificación más evidente (fig. 7).

V. 3. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

La porción rostral de las trabéculas presenta diversas modificaciones, ya que se prolonga y forma proyecciones laterales. Las que se orientan hacia la porción lateral forman la pared occipital de la cápsula nasal; mientras que las

proyecciones laterales internas, más delgadas y rostrales que las proyecciones, forman los primordios del tectum internasale.

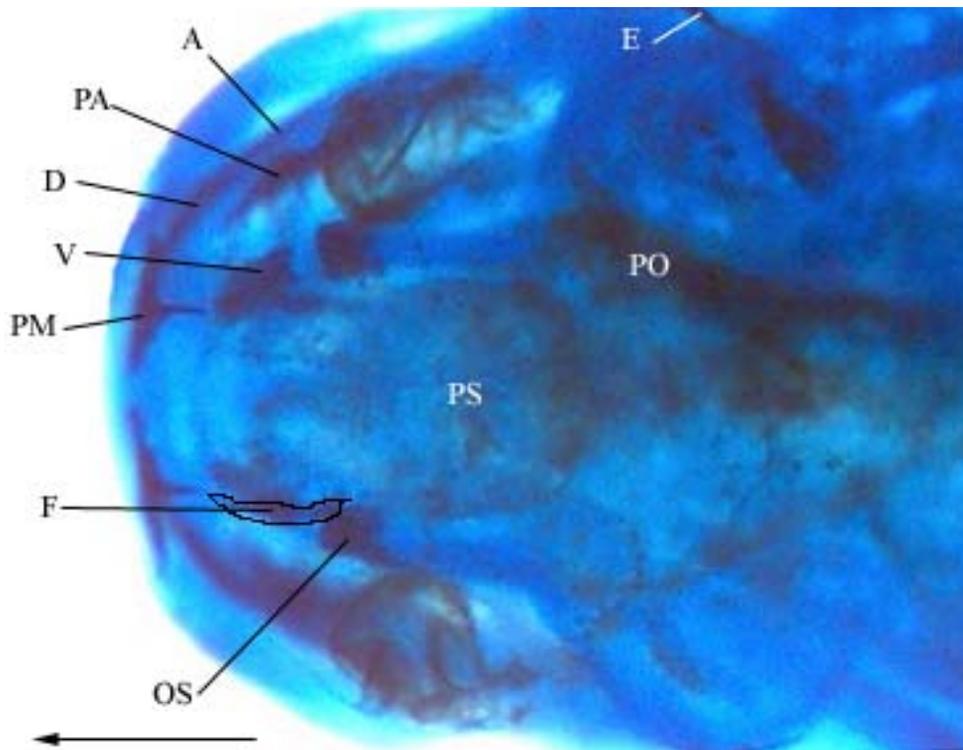


Figura 7. Cráneo de cría de cinco días (X60). Vista dorsal. Abreviaciones: A: articular, D: dentario, E: escamoso, F: centros de osificación del frontal, OS: orbitosfenoides, PA: prearticular, PM: premaxilar, PO: proótico, PS: centros de osificación del paraesfenoides y V: vómer.

La osificación de los frontales comienza como una delgada línea ósea, se localiza en la porción rostral, a ambos lados de las trabéculas, en las porciones laterales externas de las porciones dorsales del premaxilar y se dirigen de aquí hacia regiones occipitales quedando muy rostrales a la altura del vértice de los ojos (fig. 7).

La parte osificada de las trabéculas que se halla por detrás del ojo representa al orbitosfenoides. Tal elemento en su porción rostral tiene una forma casi cúbica, y forma una estructura continua con la trabécula, constituyendo las paredes laterales del neurocráneo; pero hacia su porción occipital y lateral a los

ojos la osificación posee un proceso aguzado y cuyo ápice alcanza la altura occipital del ojo (fig. 7). Tiene una fenestra por donde pasa el nervio óptico. Hacia la porción occipital los elementos cartilagosos se prolongan hasta alcanzar las cápsulas óticas.

V. 3. 2.- Zona ótico-occipital

En las cápsulas óticas se puede distinguir algunos centros de osificación en su porción lateral externa. La porción lateral interna de la cápsula ótica se encuentra osificada a lo largo de toda su pared, y la porción lateral externa solo lo está en su porción más distal (fig. 7).

Las osificaciones internas corresponden al opistoótico y exoccipital, así como a los parietales ya que algunos centros de osificación del mismo marcan la zona intermedia de las cápsulas óticas (tectum synoticum). El borde que rodea a la fontanela frontoparietal en su porción occipital también presenta marcados primordios de osificación. El opérculo es cartilaginoso, y cubre gran parte de la fenestra ovalis, sobre todo su porción ventral y no alcanza a cubrirla totalmente.

La osificación que va de la cápsula ótica a la altura del maxilar y que es rostral a la osificación del palatoc cuadrado en vista lateral parece corresponder al escamoso (fig. 7), aunque tiene la forma de un trazo delgado. No parece articularse con ningún elemento más que con la cápsula ótica.

V. 3. 3.- Zona maxilar-palatina

Los elementos que se encuentran en la punta del morro de los especímenes son los premaxilares. Son pares y tienen forma de "T", con la extensión occipito-medial más corta que las laterales y rostrales. Todas terminan en punta, y la porción distal del proceso lateral interno de cada elemento se une con su homotipia en la porción central por medio de una articulación fija (fig. 7). La porción medial corta que se prolonga desde el corpus hacia atrás, es decir, la pars dorsalis, parece terminar en el sitio donde se debiera cerrar la unión entre los frontales y los nasales. La porción distal externa del corpus es casi recta.

La pars dorsalis del premaxilar alcanza a imbricarse en la porción rostral de las trabéculas. El punto en donde rematan anteriormente las trabéculas y sobre los cuales se sostienen los premaxilares son los prenasales inferolaterales.

En la región anterior del paladar se distinguen las osificaciones correspondientes a los vómeres, los cuales son ovalados y paralelos a la curvatura de la maxila, además que están dentados. En el centro del cráneo, al igual que en la región palatina, se puede observar en los ejemplares una zona más densa, la cual corresponde a los centros de osificación del paraesfenoides. Es más denso hacia los bordes occipitales, y menos denso en dirección rostral, sin alcanzar el límite rostral de los ojos. El paraesfenoides no alcanza a los vómeres (fig. 7).

V. 3. 4.- Zona articular

El borde occipital del palatocadrado presenta una osificación, que parece corresponder al cuadrado y a su pars quadrata dorsalis. Abarca desde la porción ventral de la cápsula ótica hasta la articulación con el articular. La porción dorsal de la osificación está redondeada, mientras que la inferior, correspondiente al cuadrado, termina en punta.

V. 3. 5.- Zona mandibular

El palatocadrado se une al cartílago de Meckel formado por el arco mandibular, que es una barra cartilaginosa a cada lado unida en su porción rostromedial con su homonimia. Este sostiene al elemento articular en su porción interna, el cual es un elemento alargado y delgado. Occipitalmente se prolongan a manera de punta, casi alcanzando la región ventral de la articulación con el palatocadrado. En el borde externo se hallan los dentarios, delgados, con sus extremos rostral y occipital aguzados y provistos de dientes. Sin embargo, los dientes se encuentran separados del dentario, se osifican de manera independiente sobre una base comprimida y larga. No se articulan con su homonimia en la porción central del arco mandibular, ya que su osificación no alcanza la porción rostral. Es alargado y delgado en dirección occipital, terminando

donde se forma la articulación con el articular. En dirección rostral es grueso, aplanado y es la única porción que lleva dientes. Durante esta edad parece corresponderse con el prearticular (fig. 7).

V. 4.- Crías de dos semanas (fig. 8).

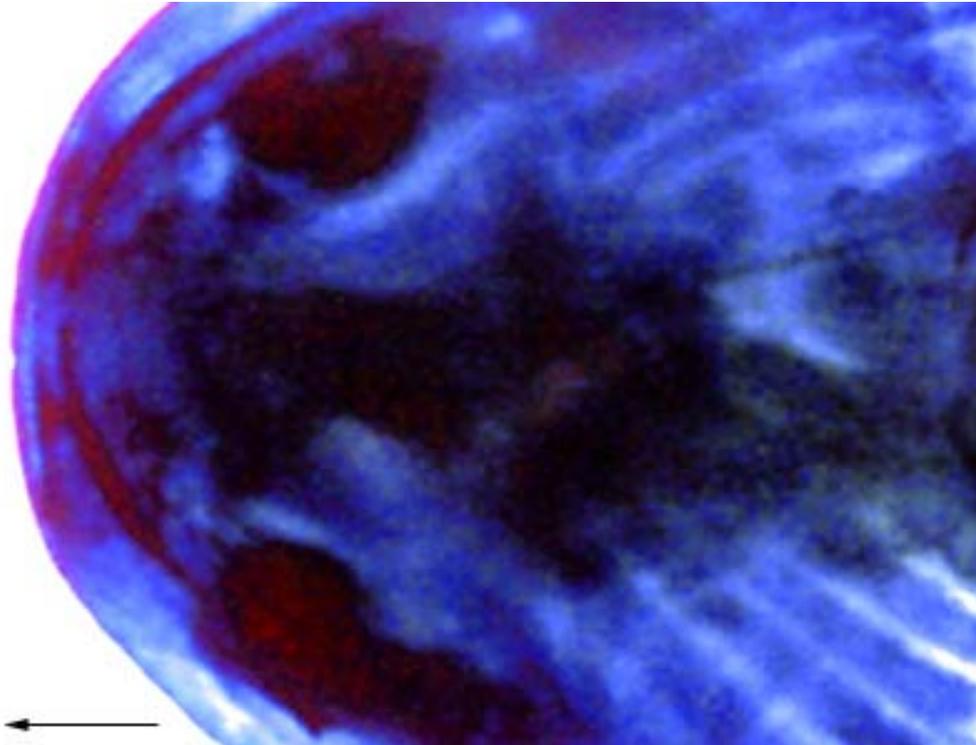


Figura 8. Cráneo de cría de dos semanas (X60). Vista dorsal.

V. 4. 1.- Zona frontoparietal

El borde occipital de la fontanela frontoparietal y la porción central de los parietales también muestra osificación, formando los límites de las cápsulas óticas y alcanzando la región occipital, pero terminando en punta. Se puede observar que los parietales desde su origen son pares. La porción central de los parietales posee procesos laterales, a una altura rostral a las cápsulas.

V. 4. 2.- Zona ótico-occipital

La porción occipital de la cápsula ótica correspondiente a los exoccipitales ya se encuentra osificada excepto en el área de los cóndilos; estos tienen forma triangular sin bordes definidos (fig. 8).

V. 4. 3.- Zona maxilar-palatina

Los premaxilares presentan pars dorsalis cortos, y los bordes laterales del corpus terminan en punta. En la región palatina se observa el paraesfenoides, elongado, abarcando la región entre las trabéculas y es del mismo ancho en toda su longitud. La articulación entre los vómeres en la porción medial está separada por la osificación del paraesfenoides (fig. 8).

V. 4. 4.- Zona mandibular

Los dentarios se encuentran más cercanos entre sí en su porción lateral, aunque no se articulan aún en esta clase de edad. Su osificación termina en punta, a la altura de la porción occipital de la órbita. El articular se encuentra en la parte interna del cartílago de Meckel, y termina en punta en ambos extremos. Abarca de la porción occipital de la cápsula nasal hasta la porción postorbital.

V. 5.- Crías de dos y media semanas (fig. 9).

V. 5. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

La cápsula nasal es de mayor tamaño; las proyecciones laterales externas forman el cartílago tectum nasi, y hacia la porción occipital de este se forman los primordios de los bordes de la fenestra olfatoria, formados por extensiones de la trabécula. Hacia la parte media de las trabéculas, los cartílagos laterales internos también se unen para constituir la placa etmoidal, la cual une a las cápsulas terminando de formar el tectum internasale. El borde anterior del mismo es poco afín al azul de alciano, al igual que el intersticio entre ambos flancos de la placa. La región por detrás de los premaxilares, entre las pars dorsalis, presenta una

fenestra anteromedial cuya porción occipital se encuentra limitada por la porción rostral del tectum internasale (fig. 9).

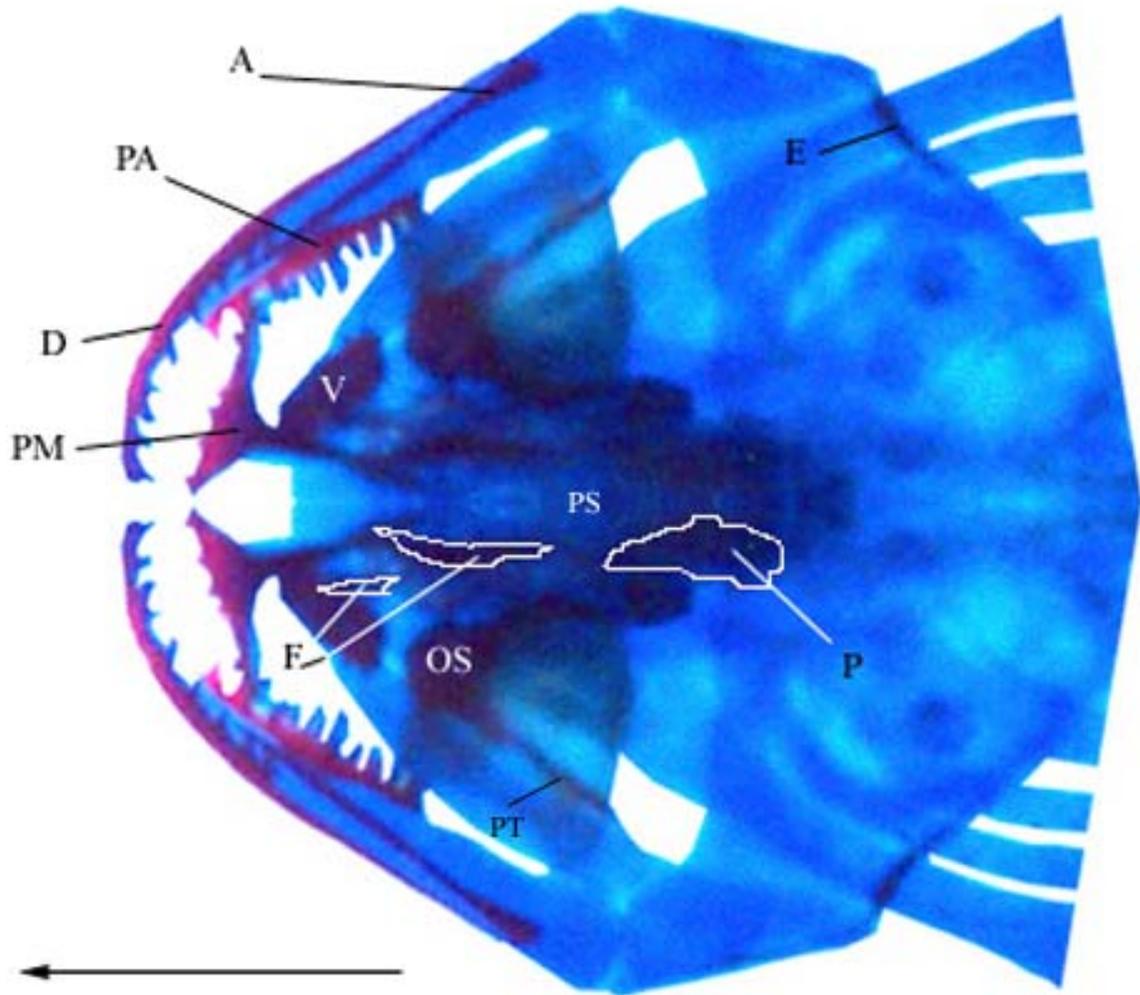


Figura 9. Cráneo de cría de dos y media semanas (X60). Vista dorsal. Abreviaciones: P: parietal.

La osificación del orbitosfenoides está por detrás del ojo, en su porción rostral. Tiene forma cuadrada, y en la porción occipito-ventral tiene un proceso que termina en una punta que se prolonga hasta la porción occipital de la órbita (fig. 9).

V. 5. 2.- Zona ótico-occipital

Se encuentra delimitada por el borde occipital de las cápsulas óticas y de los occipitales, formando un solo elemento que contiene al proótico y al opistoótico.

La osificación del escamoso ondulada, y va de la porción occipito-dorsal de la cápsula ótica hasta la articulación del palatocadrado con el articular sin llegar al techo del cráneo (fig. 9).

V. 5. 3.- Zona maxilar

El corpus del premaxilar es más grueso y de forma triangular. Los procesos laterales internos se encuentran próximos, y sus extremos son romos a diferencia de las anteriores clases de edad, que son puntiagudos. Sus pars dorsalis son largas y puntiagudas, y alcanzan las osificaciones de los frontales. La porción anterior de estos es más gruesa en comparación con las clases de edad anteriores, y su punta occipital alcanza la altura de la mitad de la órbita. Los bordes anteriores son rectos, no siguen la curvatura de la boca a diferencia de los dentarios y articulares, que si la siguen. El proceso lateral externo del corpus del premaxilar se halla asociado con el cartílago tectum nasi. La dentición de los premaxilares es prominente, y sobresale hacia la porción rostral (fig. 9). En la porción rostral del paladar se hallan los vómeres, con forma ovalada y el borde occipital truncado, presentan dentición en toda su longitud paralela a la del arco maxilar. El paraesfenoides cubre la región del paladar que se encuentra entre las trabéculas, y su grosor se conserva hasta la altura de los vómeres y cápsulas nasales y occipitalmente hasta las paracordales, aunque su borde rostral es difuso. De ahí se adelgaza, presentando a cada lado un hueco a manera de medio círculo por lo que no está limitado por las paredes laterales externas, lo cual corresponde a algún tipo de foraminas. De ahí continúa la osificación hasta terminar en punta (fig. 9).

En las porciones laterales a los orbitosfenoides, y en la porción palatina, también se encuentran los pterigoides, uno a cada lado. Su porción rostral es más

ancha que el resto del elemento, desde donde se adelgaza terminando en punta en su porción occipital en la porción medial de los palatopterigoides. Posee poca osificación (fig. 9).

V. 5. 4.- Zona articular

Por debajo de las osificaciones trabeculares y paracordales, a ambos lados de la porción occipital del paladar, hay osificaciones horizontales alargadas y delgadas con la punta orientada hacia la porción dorsal. Estas corresponden a los pterigoides, en la porción interna del palatoc cuadrado.

V. 5. 5.- Zona mandibular

La mandíbula se encuentra constituida por tres huesos. Uno es el articular, cuya porción occipital y más próxima a la articulación con el palatoc cuadrado es gruesa y plana, con un pequeño proceso en la porción dorsal. Se encuentra en la porción ventral del cartílago, aunque el proceso mencionado se dirige por la porción lateral hacia la región dorsal. Hacia la porción rostral cubre la región ventral interna del cartílago, terminando en punta. El dentario es un elemento grueso que cubre la porción lateral del cartílago. Hacia la porción occipital termina en punta y está aplanado; hacia la región rostral se observa la articulación entre ambos dentarios. Por la cara rostral interna, a lo largo del arco, se encuentra el prearticular que posteriormente se fusiona con el dentario, de manera que el articular queda en la región ventral entre ambos elementos. Los elementos del cartílago de Meckel están curvados hacia atrás (fig. 9).

V. 6.- Crías de dos meses.

V. 6. 1.- Zona frontoparietal

Por detrás del pars dorsalis del premaxilar todavía se observan los centros de osificación de los frontales, que abarcan la zona entre las trabéculas, siendo más definidos en la cara interna de la pared formada por los cartílagos

trabeculares y paracordales. Los frontales son más gruesos que en las anteriores clases de edad. También se aprecia la osificación de los prefrontales, cubriendo una porción que va desde la pars dorsalis hasta el maxilar, pero solo alcanzando el ápice occipital (fig 10).

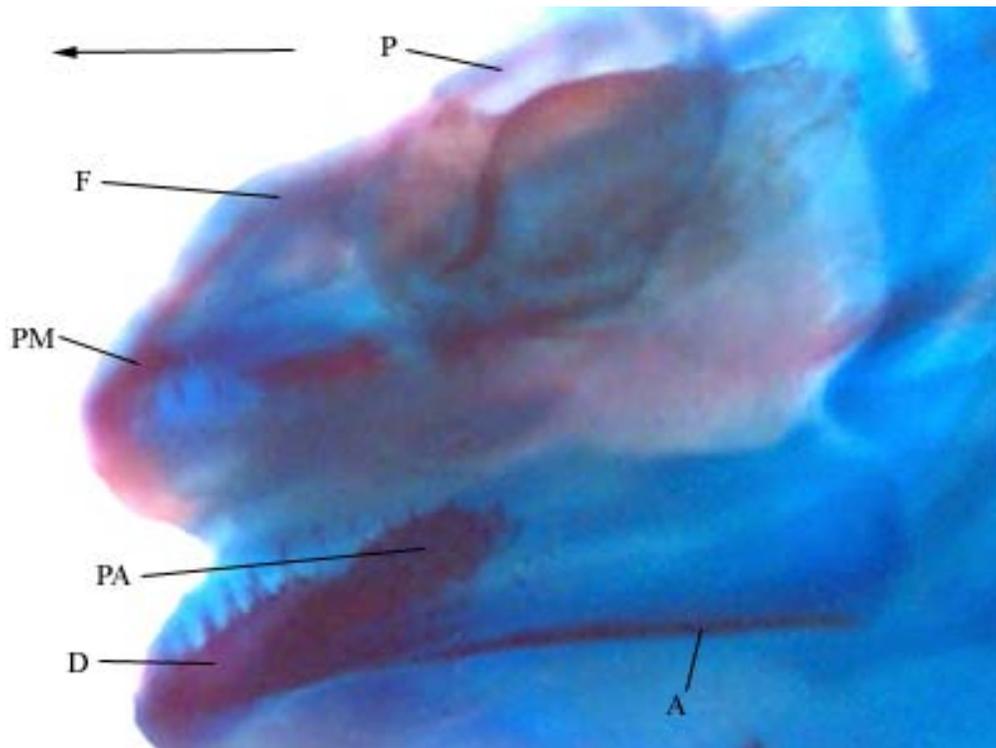


Figura 10. Cráneo de cría de dos meses (X60). Vista lateral.

V. 6. 2.- Zona ótico-occipital

La porción occipital mediolateral de cada cápsula posee dos procesos cartilaginosos con forma triangular a manera de cóndilos, ya que se asocian con la zona articular de los primordios de la primera vértebra. Estos se interpretan como los exoccipitales, y se forman separados de las cápsulas mencionadas.

La cápsula ótica es ovalada y comprimida, sobre la pared del cráneo; parece descansar directamente sobre los arcos. Medial en la cápsula ótica se encuentra el otolito, de forma arriñonada. Entre ambas cápsulas óticas se observan bandas de tejido conectivo que las unen. La cápsula ótica presenta una forma intermedia, entre ovalada y rectangular. La porción rostral y la lateral interna

de la cápsula óptica presentan indicios de osificación, los cuales la recorren en conjunto teniendo forma de "L". La osificación del escamoso está en posición dorsal a la cápsula ótica y en posición ventral al palatoc cuadrado.

V. 6. 3.- Zona maxilar-palatina

Se aprecia que el maxilar tiene dos centros de osificación alargados: uno anterior, que se forma sobre el cartílago invadiendo la porción ventral dentada y terminando antes de alcanzar la porción central; y otro occipital el cual cubre todo el ápice así como la dentición correspondiente. Tanto la dentición del premaxilar como la del maxilar comienzan su osificación en su ápice, para unirse posteriormente con el elemento que la portará.

Los premaxilares presentan pars dorsalis muy largas, los cuales se imbrican sobre los frontales. Presentan forma de "T", ambas articuladas en la porción interna de la línea transversal la cual es más larga que en su porción lateral. La línea longitudinal es bastante larga, y alcanza la altura rostral de los ojos y termina en punta. En algunos organismos la osificación que involucra a los premaxilares es más extensa en la porción lateral externa del corpus (fig. 10).

Presentan vómeres, con forma ovalada y su curvatura es paralela a la mandibular. Su posición es muy rostral. En vista lateral, por detrás de la órbita en la porción rostral se observa un centro de osificación correspondiente al orbitosfenoides.

Se observa también el paraesfenoides, el cual cubre la porción media-occipital de la región palatina. Es más bien largo aunque abarca el espacio existente entre las cápsulas y mantiene su anchura en toda su longitud; aunque sus bordes osificados no se encuentran bien definidos. En su extremo occipital, en la porción central, lleva dos prolongaciones; por lo que el borde final tiene la forma de una horquilla (fig. 11). Los pterigoides son similares a los mencionados para la clase de edad anterior.

V. 6. 4.- Zona articular

Rostral a la articulación del palatocuadrado y del articular, hay una banda de tejido que se une a ambos elementos.

Algunos ejemplares comienzan a presentar osificación en la porción interna del palatocuadrado, lo que da origen al pterigoides. Algunos ejemplares presentan un frontal bien definido, el cual corre desde la porción rostral del maxilar en formación hasta la porción occipital de la órbita; imbricándose sobre ellos el extremo occipital del pars facialis.

El palatocuadrado va desde la porción occipital de las paracordales hacia el arco mandibular, con una pars quadrata dorsalis delgada. Esta se ensancha hacia la porción ventral en su unión con el articular a través de lo que será el cuadrado, y corre hacia la zona occipital involucrando la unión con las cápsulas óticas en su margen anterior; mientras que todo el borde anterior está desprovisto de procesos y es liso y ligeramente curvado, sin proceso pterigoideo aparente (fig. 13).

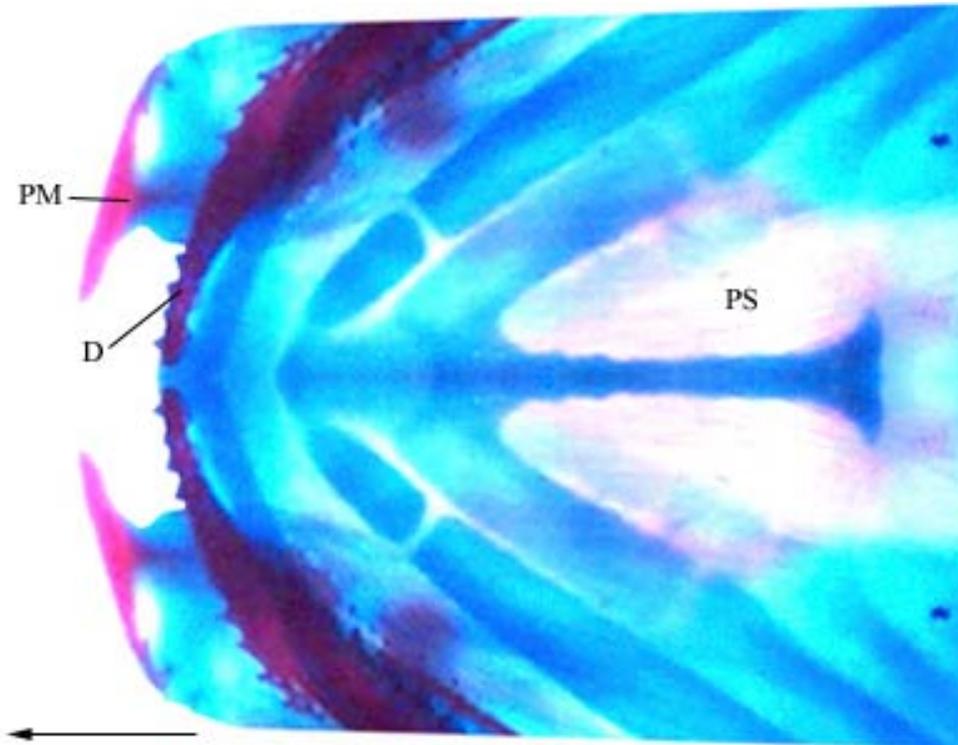


Figura 11. Cráneo de cría de dos meses (X60). Vista ventral. Se puede observar al dentario y parte del aparato branquial.

V. 6. 5.- Zona mandibular

El articular se observa como una espina ósea que corre desde la porción medioventral del arco mandibular cartilaginoso, cuyo extremo occipital como corre desde la articulación con el palatocadrado, mientras que la anterior no alcanza la porción medial del arco mandibular.

En la porción lateral de tal arco, y articulado con su homonimia en la porción mediarostral de la mandíbula, se encuentra el dentario; un elemento robusto y dentado cuyo ápice occipital no alcanza la articulación mandibular, sino que queda como espinas difusas sin cubrir en la vista lateral del articular (fig. 11).

V. 6. 6.- Zona branquial

La articulación entre el hipohial y el ceratohial es más clara que en las clases de edad anteriores. Las articulaciones de cada uno de los elementos de los arcos branquiales también se observan claramente; excepto la rama del basibranquial la cual aparece aún difusa; pero cuyos ceratobranquiales (II-IV) se distinguen claramente al formar las branquias. Son elementos más bien robustos.

La porción occipital del basibranquial es muy larga, llega hasta la porción rostral de las cápsulas óticas y es bifurcado en su porción occipital (fig. 11).

V. 7.- Juvenil de cuatro meses.

V. 7. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

Los orbitosfenoides ya son más grandes y largos, presentan forma rectangular y sobresalen de la osificación de los frontales. Forma las paredes laterales de la bóveda cerebral junto con las cápsulas óticas.

V. 7. 2.- Zona frontoparietal

Los elementos frontal y parietal se encuentran bien osificados. En su extremo occipital hay dos procesos que bien podrían ser parte de los occipitales.

La porción occipital de los parietales son dos espinas gruesas dirigidas hacia la porción occipital, que terminan a la altura de la porción rostral de la osificación de los exoccipitales (fig. 12).

Los frontales están más osificados y son más gruesos aunque aún no se alcanzan a articular en la porción medial. Tienen sus bordes externos prolongados hacia la porción rostral, y alcanza la altura de los vómeres. Sobre ellos se imbrica el ápice occipital del pars dorsalis de los premaxilares (fig. 12).

V. 7. 3.- Zona ótico-occipital

Las partes occipitales de las cápsulas óticas que corresponden a los exoccipitales tienen forma triangular, con uno de los ángulos dirigido hacia la porción occipital, y están bien osificados. El escamoso es más ancho, y su porción dorsal redondeada se une al dorso de la cápsula ótica. Ventralmente se une al cuadrado (fig. 12).

V. 7. 4.- Zona maxilar

Los vómeres son más grandes en su porción rostral-interna, terminando en punta (fig. 12).

V. 7. 5.- Zona articular

Se presenta el pterigoides, colocado en la porción interna del palatocadrado y cuyo límite rostral se encuentra poco después del límite occipital de la órbita (fig. 12).

V. 7. 6.- Zona mandibular

El articular presenta un proceso dorsal prominente (fig. 12).

V. 8.- Juveniles de cinco meses tres semanas

Todos los elementos son más densos en esta clase de edad (fig. 12).

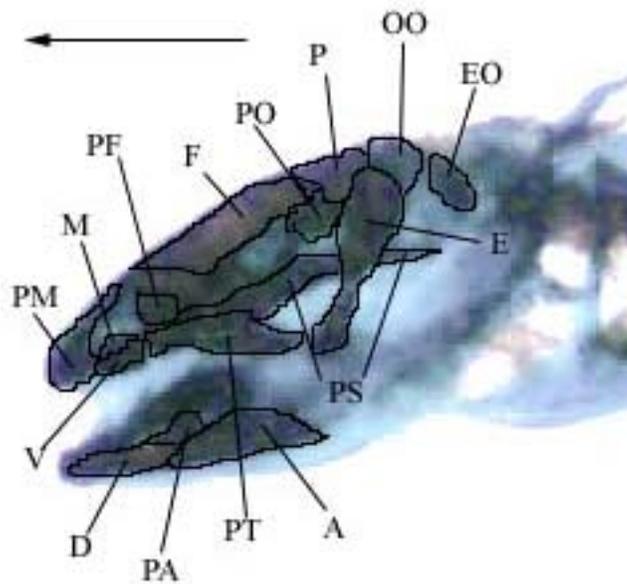


Figura 12. Cráneo de juvenil (X10). Abreviaciones: EO: exoccipital, OO: opistoótico y PF: prefrontal.

V. 8. 1.- Zona frontoparietal

Los parietales están bien formados y se articulan entre ellos en su porción medial. Su borde occipital es redondeado.

Los frontales siguen la misma tendencia de desarrollo, con la diferencia de que solo se articulan entre si en su porción occipital dejando un espacio en la porción rostromedial.

V. 8. 2.- Zona ótico-occipital

Los exoccipitales son mayores: la porción occipital se redondea y crece hacia la porción rostral, y la parte lateral interna de la cápsula ótica, sobre todo en la porción dorsal. Todo el borde anterior hasta la mitad de la cápsula ótica también está osificado, tanto por la porción lateral interna como por la externa, correspondiendo al proótico (fig. 12).

El atlas tiene un proceso anteroventral bien definido que se dirige y articula con el foramen magnum, el tubérculo interglenoidal.

V. 9.- Adultos de dos a cuatro años.

El cráneo de estos posee una cápsula cartilaginosa continua subyacente a todos los elementos, y que forma la estructura de las fosas nasales, los elementos laterales de las órbitas y de la bóveda cerebral así como la unión del cráneo con las cápsulas óticas. Sobre esta se ubican todos los huesos dérmicos, y los de cartilago se encuentran formando parte de la misma cápsula continua, los cuales serán descritos a continuación.

V. 9. 1.- Zona esfenoidea-etmoidea

En la porción rostral se encuentran las cápsulas nasales, unidas en su porción dorsal a través de un puente cartilaginoso, el tectum internasale. Su mitad rostral es afín al azul de alciano y tiene forma de media dona, forma una concavidad en la porción central: el cavum internasale, el cual se encuentra dirigido hacia la porción rostral. A ambos lados de esta, se encuentra una zona con una intensidad de tinción diferente y de apariencia fina, y que son interpretados como los procesos prenasales. En la mitad occipital hay una porción central a manera de corpus con dos proyecciones caudolaterales finas que alcanzan la porción occipital de las trabéculas, siendo toda esta estructura afín al azul de alciano, pero se encuentra sobre un fondo de tejido no afín al azul de alciano. Sin embargo, sus bordes están bien definidos y delimitan la lamina precerebralis, la cual, al igual que la concavidad del plano basal que tampoco se tiñe con el azul de alciano forman el cavum crani (fig. 13).

A cada lado de la pared medial inferior, en la porción rostral, hay una extensión lateral que sobresale y termina formando un ángulo, de ahí se adelgaza hacia la porción central de la pared para engrosarse nuevamente hacia la porción occipital. Aquí existe una pequeña muesca, y por detrás de ella se forma un proceso alargado terminado en una punta roma, la lamina orbitonasalis (aunque en algunos casos la punta es bastante elongada y mas ornamentada), que forma el borde anterior de la órbita por la porción ventral (fig. 13). Por la porción dorsal,

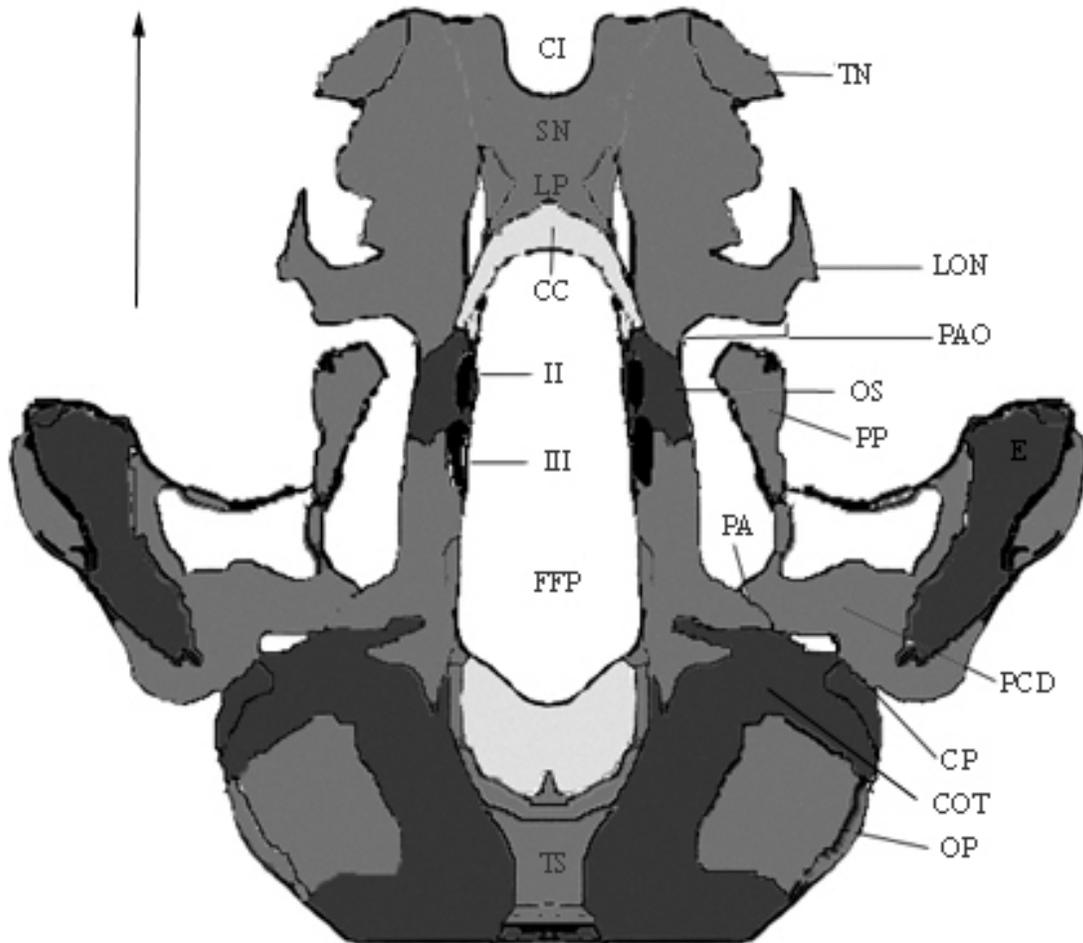


Figura 13. Condrocraqueo de organismo adulto. Se retiraron los elementos dermocraqueales, excepto los escamosos. Abreviaciones: CC: cavum crani, CI: cavum internasale, COT: cápsula ótica, CP: crista parotica, LON: lamina orbitonasalis, LP: lamina precerebralis, OP: opérculo, OS: orbitosfenoides, PA: pila antotica, PAO: planum anteorbitale, PCD: pars quadrata dorsal, PP: proceso pterigoideo, SN: septum nasi, TS: tectum synoticum, II: foramen del nervio óptico y III: foramen del nervio oculomotor.

la región laterorostral carece de proyecciones, y solo en la porción central y hacia la región occipital hay proyecciones de las trabéculas al tectum internasale lo cual le da una forma cóncava a la porción anterior que podría interpretarse como el homólogo de la fenestra narial dorsal. No se observa que estas proyecciones se

unan con su homonimia en la porción ventral, por lo que los flancos de la cápsula nasal se encuentran totalmente abiertos. Tal proyección sólo se aproxima a la porción dorsal más distal de la pared media ventral, y en la porción occipital estas forman el canal orbitonasal. En la región occipital las proyecciones laterodorsales forman el planum antorbitale (fig. 13).

Tanto la parte basal de la lamina orbitonasalis como la del planum antorbitale se unen al orbitosfenoides, una osificación que se ubica al fondo de la órbita, por detrás de esta y que lleva las fenestras para los nervios oculomotor y óptico (fig. 13). El orbitosfenoides se presenta como una barra ósea orientada verticalmente, dando la apariencia de ser plano en vista dorsal. Su forma es semejante a un paralelogramo. La porción rostral tiene un borde con forma de diagonal invertida, que se encuentra unida a la trabécula. Presenta una mezcla de tejido óseo y cartilaginoso, manera en la cual constituyen las paredes rostrales de la placa basal. Pero hacia la porción occipital, en la región medial de este margen, hay una concavidad. Esta, junto con la del cartílago occipital adyacente forma los márgenes de un foramen, el del nervio óptico (II). Hay otro foramen casi del mismo tamaño por detrás de este, que atraviesa la pared del cartílago trabecular, y que corresponde al oculomotor (III). En algunos ejemplares la osificación puede abarcar hasta la mitad anterior del foramen oculomotor (III). Cabe señalar que la porción dorsal es alargada, a manera de un proceso terminado en diagonal, mientras el que define el límite inferior de la foramina es más corto y con una forma semejante (fig. 13).

V. 9. 2.- Zona frontoparietal

El prefrontal usualmente está libre y sostenido por los cartílagos de la cápsula nasal, pero en algunos ejemplares el borde interno del proceso dorsal se une a un corto proceso lateral truncado del frontal de manera que existe una articulación permanente entre ambos, y el proceso rostroventral lateral externo se articula con el ápice de la pars facialis del maxilar. Está rodeado por el nasal rostralmente, por el maxilar (elemento al cual se halla más próximo por la

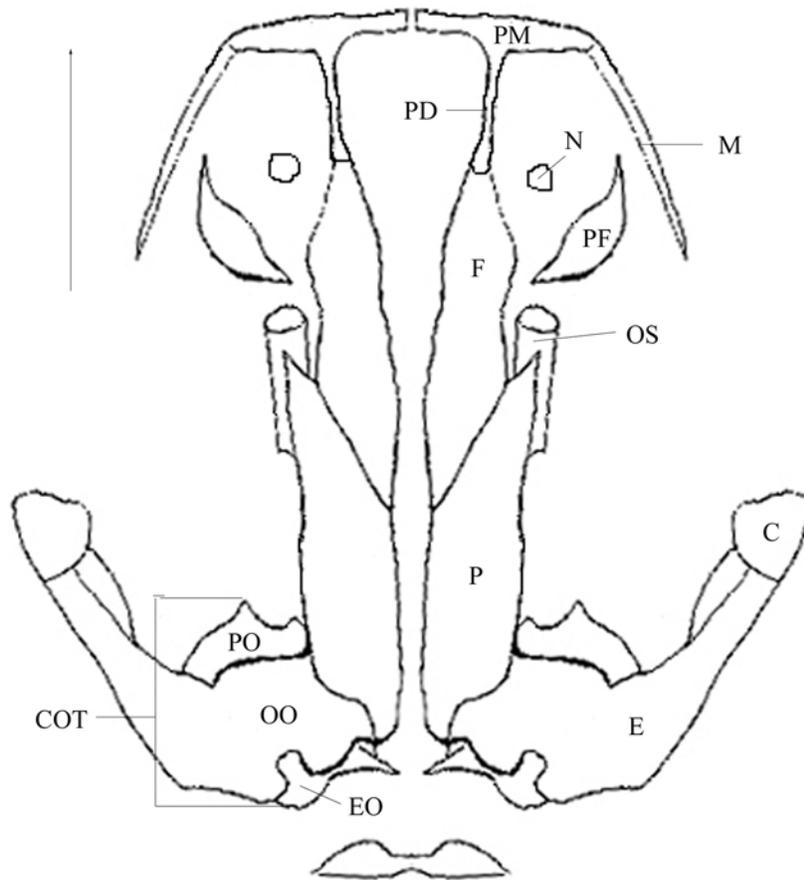


Figura 14. Cráneo de adulto (elementos afines a la alizarina). Vista superior. Abreviaciones: C: cuadrado, F: frontal, M: maxilar, N: nasal, P: parietal, PD: pars dorsalis del premaxilar y PF: prefrontal.

prolongación del pars faciales) lateroventralmente, por el frontal laterodorsalmente y por el tejido preorbital occipitalmente. Tiene forma arriñonada y alargada, pero con un proceso aplanado amplio terminado en punta en la porción dorso-occipital. Su ápice se encuentra orientado hacia la porción lateral y la región más rostral posee un proceso corto. En la porción rostral hay una osificación muy visible del mismo elemento, que tiene forma de gota alargada; de igual forma hacia la porción media occipital hay otra osificación del mismo tipo, con forma rectangular que une uno de sus lados con el límite lateral externo del nasal, y con una espina que surge del lado superior del rectángulo prolongándose hacia la porción

dorsooccipital. En otros especímenes, aunque conserva una forma semejante, la osificación occipital se alarga por todo el margen; e incluso forma un pequeño proceso lateral externo. Del lado contrario y casi a la misma altura hay un proceso terminado en punta y es más largo que el del lado externo, que se encuentra relacionado con la misma osificación. Los procesos ventromediales forman un área articular para el nasal, aún cuando en ningún momento tales elementos se articulan (fig. 14).

El nasal se encuentra en la porción lateral externa del pars dorsalis del premaxilar, y su forma es ovoide y alargada con bordes regulares o poligonales e irregulares, pudiendo tener una u otra forma en cada lado de un mismo espécimen. Su tamaño es pequeño, e incluso algunos organismos no lo presentan. No se une a ningún elemento, pero está rodeado por el maxilar hacia su región ventral y por los frontales en su porción dorsal. El elemento occipital a él es el prefrontal, cuya relación ya se ha mencionado. En otros organismos los nasales son rectangulares, se encuentran sostenidos por la cápsula nasal poseyendo zonas cartilaginosas en su porción occipital. Con la edad van presentando una forma más definida y simétrica (fig. 15).

El espacio que se encuentra entre las cápsulas nasales y el cavum cranii, los orbitosfenoides, los puentes cartilaginosos que unen las cápsulas óticas y las porciones ótico-parietales y occipitales de las mismas incluyendo los cartílagos del tectum synoticum, no posee ningún recubrimiento cartilaginoso.

Hay una membrana formando la bóveda cerebral, la fontanela frontoparietal (la cual es afín a la alizarina) en la porción dorsal, y la del paraesfenoides en la región ventral.

Los frontales son pares y alargados y se articulan entre si mediante una articulación fija ; cubren la porción rostral de la fontanela frontoparietal ; e



Figura 15. Nasales, ambos pertenecientes a un mismo organismo (X60).

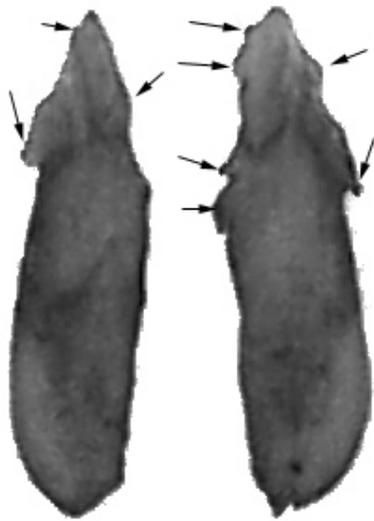


Figura 16. Frontales.

Nótense las ornamentaciones en la porción rostral del elemento (X60).

se relacionan con el borde donde se une a la pars dorsalis, e incluso se nota la cicatriz de dicha unión.

Los parietales, pares, se encuentran unidos entre sí por suturas; continuándose con la articulación de los frontales. Visto desde una posición dorsal, se aprecia que falta gran parte de la porción rostral interna, por lo cual este elemento comienza en una punta elongada que descansa a cada lado sobre el orbitosfenoides y que se va ensanchando hacia la porción central y limita los bordes de la fontanela frontoparietal. En la porción central interna, que corresponde a la porción más occipital de este espacio, puede presentarse un proceso, el cual también participa en la articulación entre los parietales y que aparentemente solo se presenta en individuos más jóvenes. Hacia la porción occipital de cada elemento existe una expansión lateral la cual se orienta hacia la porción ventral, y forma parte del margen occipital de la órbita. El borde occipital y ventral se une al escamoso (como en hinobiidos, criptobránquidos y *Amphiuma* (Trueb, 1997). Finalmente, el margen occipital del corpus se imbrica con la porción

igualmente delimitan la región dorsal de la órbita. Corren desde las cápsulas nasales hasta imbricarse con los parietales en la porción occipital. Poseen cierto aguzamiento en su porción rostral, el cual se dirige hacia la porción lateral dando la apariencia de un corte oblicuo en esta región. La separación que entonces existe entre ambos elementos, junto con los premaxilares los cuales forman el borde anterior de la mandíbula y cuyas partes dorsalis se unen a los frontales, definen una fenestra (la precerebralis). En otros ejemplares la porción rostral se encuentra más ornamentada, con algunas proyecciones laterales que se prolongan hacia la porción occipital (fig. 16). Las más visibles son las ubicadas hacia la porción lateral. Las que se hallan en la parte interna

rostral de las cápsulas óticas (fig. 14). La articulación entre ambos es sincondrótica. En la porción del techo de la órbita hay un foramen que se presenta en el borde exterior de la porción anterior del elemento. Alrededor existen centros de osificación más notorios los cuales se dirigen hacia la porción occipital, aunque rostralmente rodean un área más amplia del foramen. Se vuelve más definida conforme la edad. Podría ser el foramen troclear, por la posición semejante que guardan con relación al cráneo de los renacuajos (fig. 17).

V. 9. 3.- Zona ótico-occipital

La cápsula ótica forma un cartílago continuo con la placa basal, este posee una forma casi cúbica pero alargada. En la porción occipital hay un puente cartilaginoso que une ambas cápsulas por la porción dorsal a la altura del tectum synoticum: su mitad anterior no es afín a las tinciones, mientras que la occipital lo es a ambos. La primera osificación que se presenta a la altura de la cápsula está en posición rostral, y va desde la pared del neurocráneo en el lugar donde se une con la cápsula, justo donde termina la fontanela frontoparietal. Según Trueb (1997), esta osificación corresponde al proótico; mientras que la cápsula está constituida por la osificación que corre hacia el margen occipital, el opistoótico. La osificación del cóndilo occipital que rodea a esta altura al foramen magnum corresponde al exoccipital. Los tres elementos se hallan fusionados, y de todos, la cápsula ótica (el opistoótico) es la que ocupa el mayor espacio. La fenestra ovalis se halla cubierta por el opérculo cartilaginoso, sobre todo en su porción occipital, el cual tiene forma de media luna; y entre la porción rostral de la fenestra y la pared anterior de la misma se encuentra la columnela. Esta última abarca gran parte de lo que queda de la fenestra, y se mantiene fija mediante

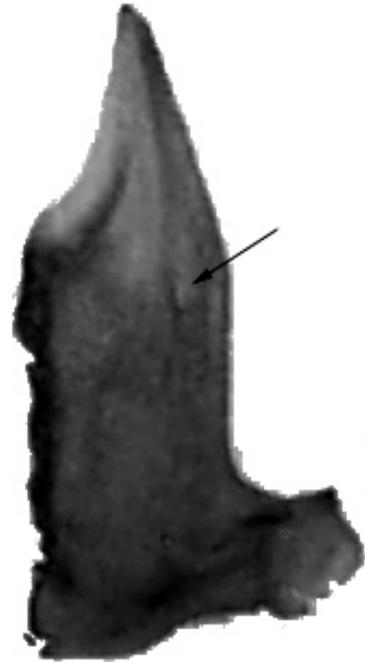


Figura 17. Parietal. Nótese el foramen? de la porción lateral (X60).

tejido conjuntivo en la superficie de la cavidad. Es bastante notoria, ya que ocupa casi toda la porción rostralateral de la misma. Por detrás de esta se halla la fenestra rotunda, casi dorsal y muy próxima al cóndilo (fig. 18).

En vista dorsal, se aprecia el punto de unión entre ambas cápsulas, dado por un proceso en la porción media occipital a manera de placa con el borde ligeramente ondulado, del cual sobresalen las alas de la región ventral.

En la cara rostral de la estructura total hay hasta cinco procesos a manera de láminas unidos con la placa basal, y en la cara occipital hay un cóndilo por cápsula en donde se articula el atlas.

En la cara ventral hay dos foraminas que señalan hacia la porción occipital, cerca de la base del cóndilo. Posee a la altura de la cápsula ótica una fenestra rotunda anterior y una fenestra ovalis occipital. La fenestra ovalis es evidentemente más grande (fig. 18).

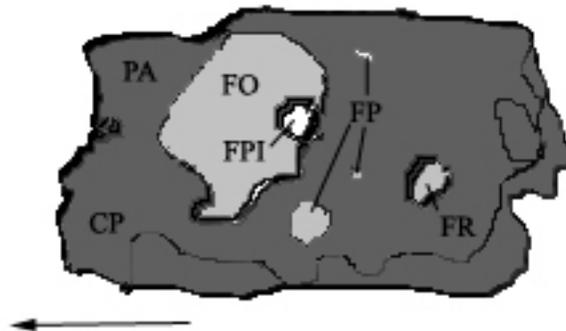


Figura 18. Vista lateral de la cápsula ótica. Se retiraron el opérculo, el estribo y las porciones anexas del condrocráneo. Abreviaciones: CP: crista parotica, FO: fenestra ovalis, FP: fenestras perilinfáticas, FPI: fenestra perilinfática interna (foramina acústica) y FR: fenestra rotunda.

El estribo posee un proceso o estilete que se proyecta rostralmente, y otro proceso en la región dorsal. El proceso dorsal tiene la cúspide aplanada con una pequeña proyección en la porción rostral que se orienta en este sentido. La porción caudoventral bien pudiera pertenecer a un opérculo reducido y fusionado con el estribo. Ambos supuestos elementos cubren a la fenestra ovalis, en

conjunto con el borde caudoventral cartilaginoso que cubre tal parte de la fenestra y que la une con el elemento, rodeando todo el borde.

La cápsula tiene en su porción rostral un proceso que penetra en la porción occipitoventral del cartílago postorbital (crista parotica) (fig. 18).

V. 9. 4.- Zona maxilar

El premaxilar se une al cráneo a través de una articulación con la porción que se encuentra entre el proceso prenasal y el tectum nasi de la cápsula nasal. Tiene un corpus que se extiende hacia la parte más rostral del morro; este posee dentición en su porción más externa y rostral. El proceso que se une al premaxilar contralateral es más bien ancho en comparación con el que une al maxilar, que también es más largo. La orientación que presenta es vertical, con una ligera curvatura dirigida hacia la porción occipital. En la zona occipital se extiende la pars dorsalis, larga, más ancha hacia la porción occipital e imbricada sobre el límite externo del frontal, ya que su orientación se continúa con la curvatura que va presentando hacia la región occipital el corpus. Aunque las referencias marcan que se imbrica sobre la articulación del frontal y el nasal, la condición que aquí se presenta podría deberse a que el nasal es un elemento pequeño, y que no se une con el frontal en ningún caso.

La pars dorsalis es incluso más larga que el corpus y los procesos laterales del premaxilar en conjunto, y hay una osificación distintiva en la porción lateral del premaxilar y que se continúa por toda la longitud del pars dorsalis dando la apariencia de una articulación entre la parte interna y externa de este elemento. Esta no es verdadera, ya que desde su formación durante las primeras clases de edad todo el elemento se presenta como único.

La dentición que se presenta es distinta a otras clases de edad, ya que no surge directamente desde el hueso sino que cada diente posee un alveolo.

Se observa también una osificación del corpus diferente de la pars dorsalis, por ser la primera más gruesa y por tanto un poco más densa, la cual señala el lugar donde comienza la osificación durante las primeras etapas de desarrollo.



Figura 19. Maxilar.

Abreviaciones: C: corpus, y
PD: pars dorsalis (X60).

Occipital al premaxilar, se encuentra el maxilar. Este es un elemento pequeño, apenas curvado, que se prolonga occipitalmente, el cual apenas contribuye con la arcadia maxilar pero sin embargo define los límites anteriores de la base de la órbita. Su extremo rostral es romo en su unión con el premaxilar. Desde ese punto y en toda su longitud posee dientes (que son del mismo tipo que los del premaxilar) excepto en su porción más occipital, la cual termina en punta. Tiene una ligera curvatura en su porción dorsal. En la porción central dorsorostral lleva un proceso aplanado y ancho que se proyecta verticalmente sin terminar en punta, y no se une con ningún otro elemento (fig. 19). Este elemento se fija al cráneo uniéndose a los cartílagos derivados de la placa trabecular que son occipitales a la cápsula nasal: el planum antorbitale dorsalmente y la lamina orbitonasalis ventralmente (Trueb, 1997).

En la porción más occipital, a la altura en donde termina la dentición, existe una proyección pequeña y ancha hacia la porción dorsal: la pars facialis. Algunos organismos adultos carecen de ella (fig. 19).

En otras especies, la porción dorsal de este proceso está dirigida hacia la región occipital, formando un ángulo con la región más ventral del mismo. Tal condición se encuentra en los *A. mexicanum* más viejos, y por tanto parece haber una relación entre la edad de este organismo y la aparición de este proceso.

El vómer y su proceso se encuentran sujetos al paladar a través de cartílago, ya que al menos en subadultos estos elementos no se encuentran articulados ni unidos a los elementos óseos adyacentes.

En subadultos y juveniles suele presentarse una condición donde el pterigoides, el proceso postvomeriano y el vómer están separados; mientras que en los más viejos suelen fusionarse. Sin embargo, puede ocurrir que solo los de un lado se fusionen, pero los contralaterales no, e igualmente varía en lo que respecta a que elementos se fusionan (fig. 20).

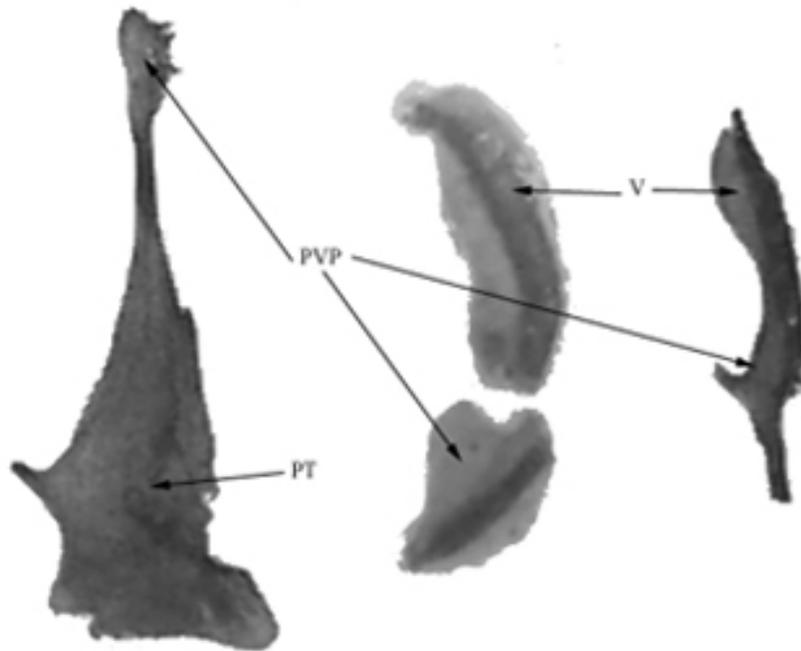


Figura 20. Las diferentes formas en que se pueden encontrar fusionados o separados el vómer (V), la porción vomeriana posterior (PVP) y el pterigoides (PT) (X60).

El margen exterior siempre lleva los dientes. Cabe señalar que la placa que lleva los dientes a veces se encuentra parcialmente separada de su base que es el vómer, pudiéndose observar huecos en las porciones donde no coinciden la placa dental recta con la curvatura del elemento. Todos estos caracteres se relacionan con la edad del organismo, estando separados en los más jóvenes pero unidos en los más viejos.

Los vómeres son pares, no se articulan entre ellos, y en su porción rostral tiene forma arriñonada pero alargada (con la porción anterior más ensanchada y la occipital más delgada), con dientes en su porción exterior, paralelos al maxilar. Hacia la porción occipital hay un proceso bien desarrollado, parecido al que existe en salamánderos y plethodóntidos; también presentan dientes los cuales están orientados hacia la porción lateral del elemento y paralelos al maxilar (fig. 21).

En algunos ejemplares tanto la porción rostral del vómer como el proceso occipital forman elementos separados, que se osifican en diferentes momentos; mientras que en otros especímenes se fusionan a través de un puente óseo. Incluso en algunos de ellos, los vómeres se articulan con el pterigoides mediante puentes óseos delgados.

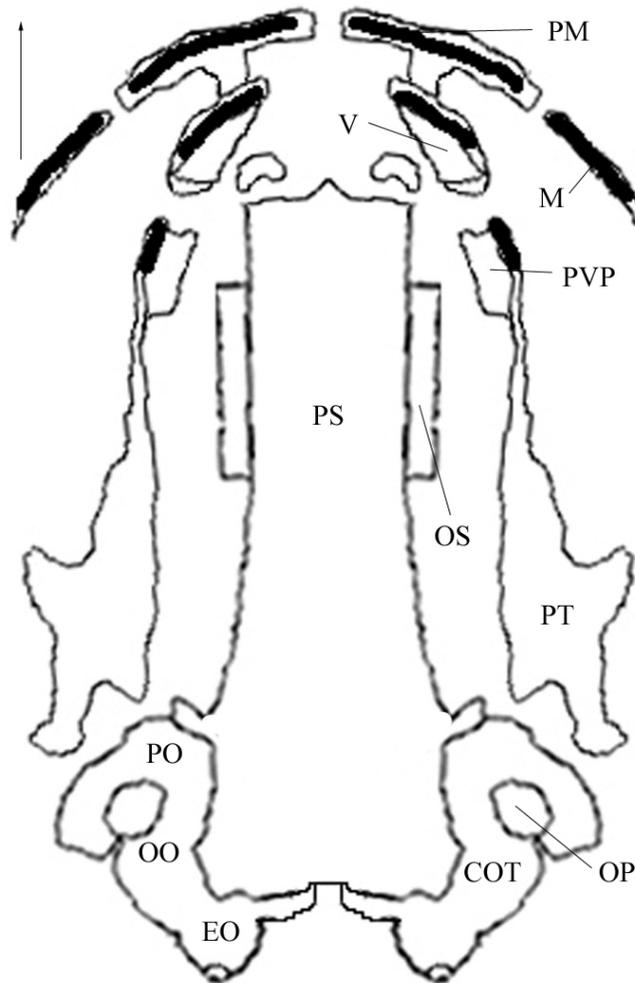


Figura 21. Cráneo de adulto, vista palatina. Abreviaciones: PS: paraesfenoides, PT: pterigoides, PVP: porción vomeriana posterior y V: vómer.

Cuando los vómeres y/o sus procesos están separados, no se unen a ningún otro elemento, y se mantienen fijos en el paladar unidos a los cartílagos de la lamina orbitonasalis (figs. 20 y 21).

De la porción media occipital del proceso postvomeriano surge un proceso lateral interno, dirigido hacia la porción rostral que puede o no terminar en punta, el cual es rostral al puente óseo que lo une al pterigoides. Toda esta zona representa el límite occipitolateral medial de la coana.

El paraesfenoides es un elemento impar que forma la mayor parte del paladar en la región centro-occipital. Al cubrir la enorme fontanela frontoparietal, se prolonga desde la región rostral a las órbitas encargándose de delimitar al condrocráneo y servir de soporte al sistema nervioso central. A los lados de la porción occipital, se presentan varios procesos laterales terminados en punta rodeando a uno principal con los cuales se une a la porción ventral de las cápsulas óticas. Su límite occipital tiene una forma casi ovalada, y termina antes de alcanzar los cóndilos de las cápsulas óticas. Mantiene casi el mismo ancho en toda su longitud. En la parte que corresponde al piso de los orbitosfenoides que se encuentra rostral a los procesos laterales mencionados (los cuales se unen a las cápsulas óticas) se presentan ensanchamientos que les dan sostén, y que en los organismos subadultos está constituido por cartílago. Es notable la cicatriz que se presenta como resultado de esta unión, y que forma una depresión dentro de la cual se encuentra el proceso (fig. 21). En algunos individuos la porción anterior no termina como un borde liso, sino que tiene forma de un triángulo truncado, con bordes irregulares.

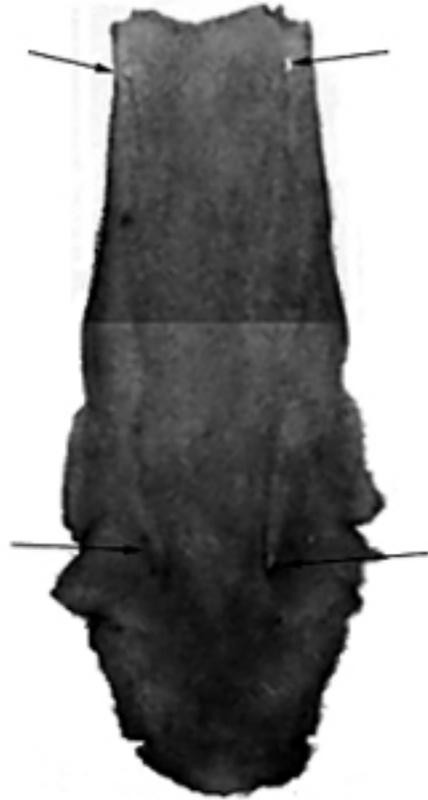


Figura 22. Paraesfenoides, en el que se señalan las foraminas mencionadas en el texto (X60).

En los espacios laterales que le anteceden, donde debería completarse el margen rostral, hay dos osificaciones simétricas separadas que parecen estar sostenidas por los cartílagos del planum internasale. En la porción donde se da la unión entre las osificaciones preparaesfenoideas y del elemento, se observa la presencia de una fenestra a ambos lados (correspondiente a cada unión). Está adornada por espinas osificadas relacionadas con la fenestra por su lado interno. De igual manera, a la altura de los procesos laterales occipitales principales, también hay dos forámenes en el corpus, uno a cada lado. Se hallan marcados por largas concavidades rostrales, además están rodeados en su borde occipital de osificaciones más notorias (fig. 22).

En los organismos maduros, la base de los orbitosfenoides presenta prolongaciones óseas laterales a manera de alas, dentro de los huecos de las cicatrices de los orbitosfenoides.

En los organismos que presentan un mayor grado de osificación existen dos pequeños procesos occipitales pares terminados en punta, entre ambos queda un espacio pequeño.

V. 9. 5.- Zona articular

Los escamosos son pares y alargados, a cada lado del cráneo. La porción dorsal es más ancha, pero sus bordes son difusos. Cubren la porción dorso-lateral externa de las cápsulas óticas, sin llegar a unirse. Se proyectan ventralmente, bajan por la porción caudolateral en un ángulo que les permite conservar la depresión del cráneo. La porción occipital al cráneo, aproximadamente del mismo ancho en toda su longitud, cubre al palatocadrado y forma junto con el proceso superior del cuadrado (la parte osificada) una estructura cilíndrica.

Con lo que respecta al corpus del cuadrado, la parte proximal al proceso es una estructura circular y plana con orientación vertical que alcanza la región palatina, y de esta se presenta una proyección lateral externa plana la cual termina en una concavidad, con un diámetro menor que su base. En la porción central transversal de la zona plana se presentan restos de una sutura, posiblemente

producto de la fusión con una osificación del proceso ascendente del palatopterigoides.

En otros especímenes de más edad, el cuadrado, su proceso y el escamoso se fusionan, quedando sobrelapados el proceso y el escamoso; alcanzándose a diferenciar ambos pero sin poderse separar. Sin embargo, en los más jóvenes no se presenta un proceso del cuadrado, o esta muy reducido, o está formado por un cartílago con la misma forma, y el cuadrado está más reducido.

El borde inferior del cuadrado es cartilaginoso, y es el punto de unión con el cartílago articular embebido en el hueso articular de la mandíbula.

El eje principal del proceso del cuadrado está notablemente osificado en especímenes de más edad.

El escamoso se presenta como un elemento poroso, con huecos longitudinales en su porción dorsal. Puede ocurrir que uno de los elementos en un mismo espécimen sea poroso mientras que el contralateral no lo sea e incluso presente bordes bien definidos.

Los dos pterigoides se encuentran separados por el paraesfenoides y ambos forman gran parte de la porción posterolateral del paladar, cubriendo los procesos pterigoideo y basal del palatocuadrado, con los cuales se mantiene fijo en su posición. La porción rostral tiene forma de un triángulo escaleno. El proceso que se elonga hacia el frente se afila de manera que termina en una punta dirigida hacia la región lateral del orbitosfenoides. En posición ventral y hacia la región medial externa, hay un hueco a manera de medio círculo, cuyo borde occipital forma un proceso orientado hacia la región externa del paladar y forma parte de los bordes de la mandíbula superior. Hacia el borde occipital se presenta un proceso grueso, el cual puede ser más estilizado en otros individuos; y hacia la porción más externa lo acompañan otros dos procesos más delgados. El pterigoideo se une al cuadrado a través del cartílago de los procesos que cubre, quedando el palatopterigoideo entre la parte interna del cuadrado y el proceso occipital formando una articulación fija.

V. 9. 6.- Zona mandibular

El articular se une con el cuadrado, y forma la suspensión mandibular. Este se forma por osificación endocondral de la porción posterolateral exterior del cartílago de Meckel, la cual es más evidente en la porción caudoventral del elemento el cual termina en punta. El cartílago de Meckel persiste durante toda la vida del organismo, formando la barra cartilaginosa interna que soporta todos los elementos de la mandíbula y la articulación con el cuadrado. El articular presenta en su porción dorsooccipital el proceso coronoide, el cual es una elevación amplia a manera de cúspide que asciende desde la porción central para terminar en punta en su porción rostral. La curvatura que presenta el articular sigue a la del arco mandibular, al cual envuelve.

El dentario se sitúa en la porción lateral de la mandíbula; sin embargo, la porción rostral alargada y afilada se une al articular. Menos de dos tercios anteriores del dentario están provistos de dientes; sin embargo, tienen una posición más elevada que la porción occipital. Es un elemento robusto en comparación con otros, aunque su forma aplanada sigue rodeando al arco mandibular.

Hacia la porción rostral se presentan tres foraminas, cerca del borde dentado, en la porción central del elemento. En algunos ejemplares es más notoria una de las foraminas, y es para el paso de nervios y vasos. En su extremo más rostral se encuentra la unión de ambos elementos por cartílago (la sínfisis mandibular).

Inicialmente se presenta solo un foramen grande, pero con la edad se va cerrando hasta dejar solo el espacio suficiente para el paso de nervios y vasos sanguíneos.

En la porción interna hay una osificación que da origen a un elemento dentado, que va de muy delgado a grueso y abarca toda la región interna de la mandíbula, paralelo a la dentición del dentario. Es el prearticular. Posee dientes en toda su porción dorsal, excepto en el ápice occipital, el cual se proyecta en una

punta. Tanto el dentario como este elemento rodean y recubren al cartílago de Meckel.

En los ejemplares de mayor edad tanto el dentario como el prearticular se fusionan en la porción rostral firmemente, sin alcanzar el punto de articulación de ambos dentarios. Antes de alcanzar la sínfisis mandibular el dentario se curva más que en toda su extensión, y es junto antes de este punto que se fusiona el prearticular.

V. 9. 7.- Zona branquial

El basibranquial sigue como un elemento único. La porción rostral es ancha, casi cilíndrica pero con punta roma y se articula a los lados con dos elementos que se describirán. Posteriormente le surgen dos prolongaciones laterales que se dirigen occipital y lateralmente, ensanchándose y terminando a manera de un corte oblicuo con dirección hacia la porción medial. Occipital a ellas, pero en posición dorsal, surgen dos procesos que mantienen el mismo grosor en toda su longitud. Separados de la base que sostiene a estos últimos y en la porción dorsal el cartílago se adelgaza, y después de un trecho se observa una osificación en todos los adultos la cual tiene forma de “Y” invertida, con los procesos posterolaterales reducidos y cuyos ápices son cartílago, la cual corresponde al os thyroideum (fig. 23).

Los procesos laterorostrales del basibranquial corresponden a los hipobranquiales I y II en otros urodelos, pero en esta especie se encuentran formando una estructura cartilaginosa continua. El basibranquial diverge hacia la porción ventral a la altura del hipobranquial I para formar el homólogo del basibranquial II, el cual presenta la osificación del os thyroideum.

La punta roma que se ubica en la porción rostral lleva a ambos lados dos cartílagos cortos de forma cilíndrica, los hipohiales. Se encuentran articulados en ambos extremos, y el elemento que a continuación se les articula es el ceratohial.

Este elemento es casi recto, con la porción occipital curvada y dirigida hacia la porción lateral terminando en punta roma pero con la porción distal más ancha.

Se articula occipital a la articulación mandibular, colocándose a un lado de la cápsula ótica.

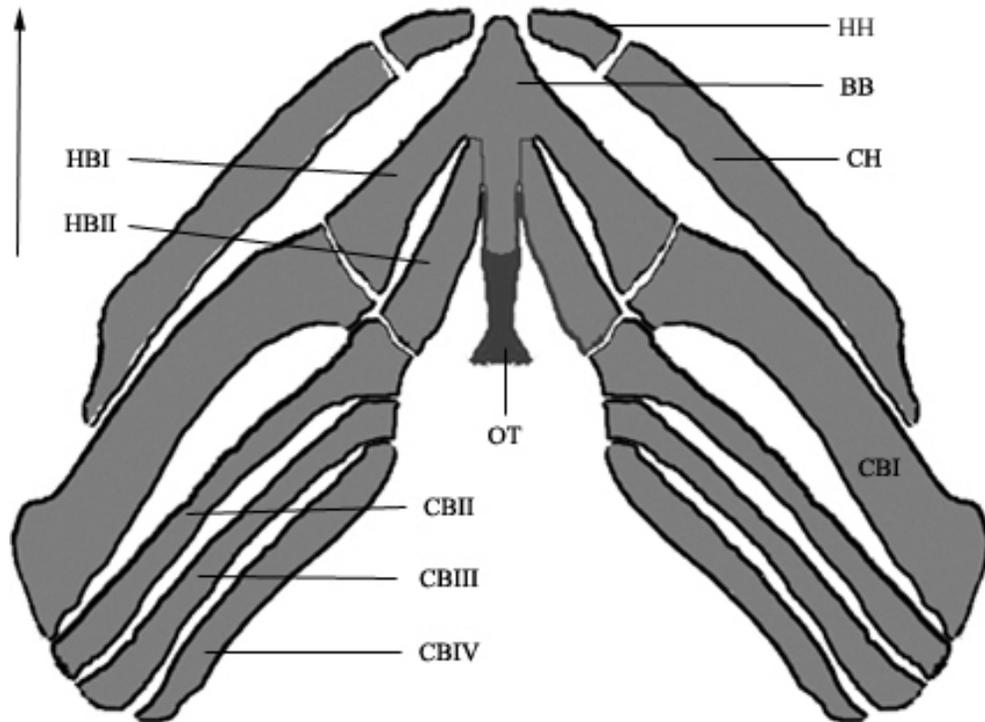


Figura 23. Aparato branquial de adulto. Vista ventral. Abreviaciones: OT: os thyroideum.

Al hipobranquial I fusionado se le articula el ceratobranquial I, que es un elemento plano y también el más grueso. Al hipobranquial II se le articula el ceratobranquial II; pero a este elemento se le articula, en la porción occipital de su región proximal a la articulación, el ceratobranquial III; y a este a su vez el ceratobranquial IV. Las porciones proximales a los hipobranquiales de los ceratobranquiales I y II también se articulan entre ellas (fig. 23).



Figura 24.
Cartílagos
laríngeos
(X60)

Los cartílagos laríngeos (fig. 24) son pares, cartilaginosos, alargados, gruesos y poseen proyecciones en punta hacia la porción rostral. Son paralelos, formando hacia la porción interna dos paredes rectas, las cuales quedan una frente a otra; y hacia

la porción occipital se engrosan. Hacia la porción media rostral presentan dos procesos laterales con forma triangular, que se proyectan hacia la porción occipital pero sin rebasar los límites de sus bases. Más occipitales, en la parte interna, hay otro par de procesos triangulares y delgados, cuya base se encuentra justo en el lugar donde estos cartílagos se unen en la región ventral mediante una capa delgada de cartílago.

En la figura 25 se pueden observar resumidas las figuras para cada clase de edad en diferentes vistas, hasta los juveniles de cinco meses tres semanas.

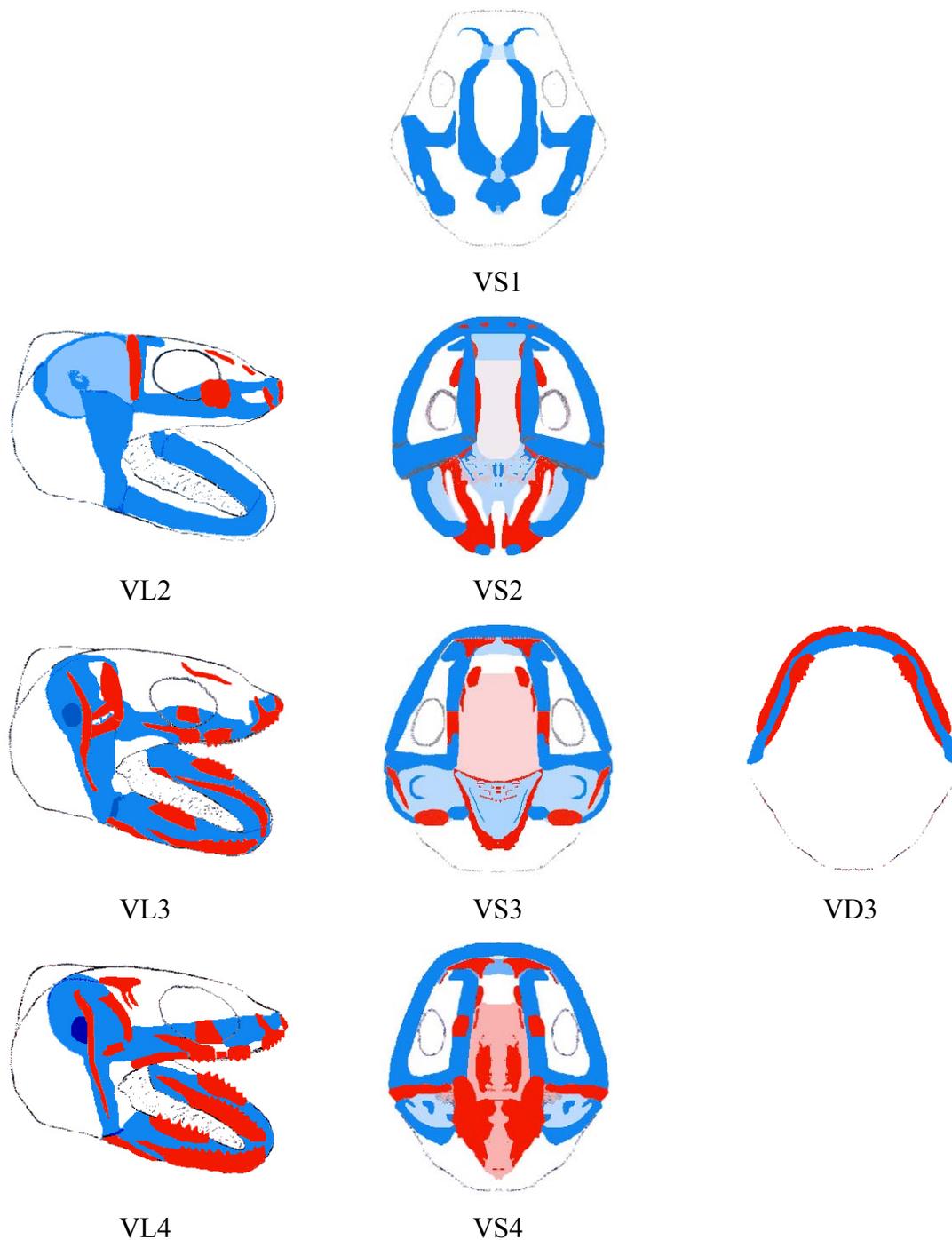


Figura 25. Esquemas que muestran el desarrollo del cráneo de *Ambystoma mexicanum*. Abreviaciones: VS1: vista superior de embrión de 18 días; VL2: vista lateral de cría recién eclosionada, VS2: vista superior de la misma; VL3: vista lateral de cría de cinco días, VS3: su vista superior, VD3: vista de la mandíbula; VL4 y VS4: vistas de cría de dos semanas.

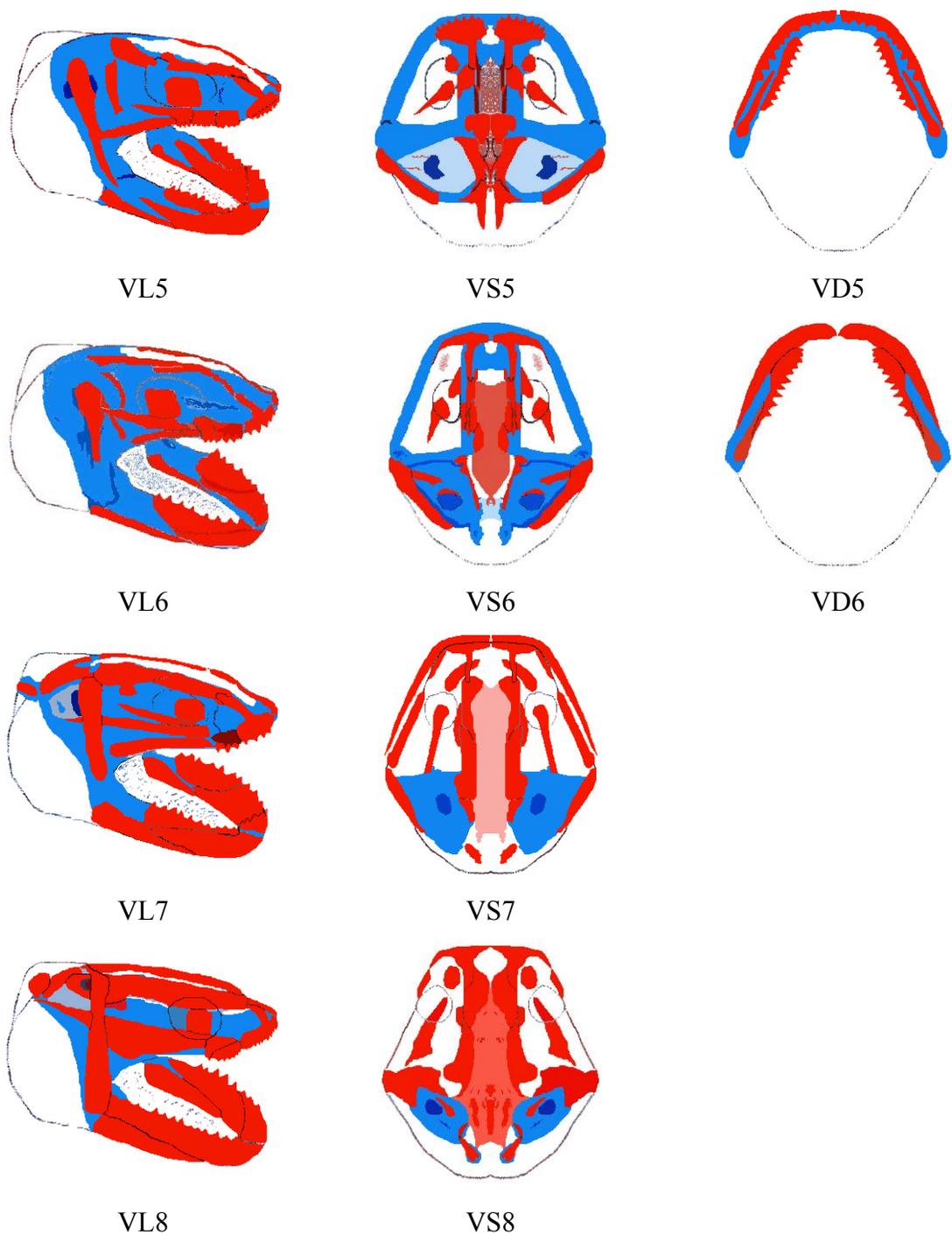


Figura 25. (Continuación) Esquemas que muestran el desarrollo craneal de *A. mexicanum*. VL5, VS5 y VD5: vistas de cría de dos y media semanas; VL6, VS6 y VD6: vistas de cría de dos meses; VL7 y VS7: vistas de juvenil de cuatro meses; VL8 y VS8: vistas de juvenil de cinco meses tres semanas.

VI.- Análisis de resultados y discusión

A continuación se compara el cráneo de *A. mexicanum* con las características craneales de:

- Urodelos en general (incluyendo especies del género *Triturus* pedotípicas europeas) (Trueb, 1997; Djorović y Kalezić, 2000).
- Anuros renacuajos de: *Pelodytes punctatus* (Pelodytidae), *Pyxicephalus adpersus* (Ranidae), *Bombina orientalis* y de *Bombina variegata* (Bombinatoridae) (Sokol, 1981; Hass, 2001).
- Anuros adultos: *Pyxicephalus adpersus* (Ranidae) y *Bombina orientalis* (Bombinatoridae) (Hass, 2001).

Algunas otras especies se usaron para comparaciones específicas, y se indica en cada caso.

VI. 1.- Urodelos.

Para comparar el cráneo de *A. mexicanum* con el de urodelos en general, se usaron las descripciones que Trueb (1997) hizo de estos organismos. La osificación del orbitosfenoides se da alrededor del foramen óptico y del foramen oculomotor; sin embargo, en *A. mexicanum* solo la mitad rostral del foramen oculomotor se halla rodeado de cartílago en la mayoría de los ejemplares, y en ocasiones solamente la mitad rostral del foramen óptico.

La cápsula nasal de *A. mexicanum* se diferencia por carecer de cartílago alar o cupular, lo cual se infiere por la carencia de los cartílagos que constituyen la porción que va de la parte frontal a la lateral. Por tanto no hay un foramen apical anterior para el ramus medialis nasi delimitado como se reporta para las cápsulas nasales de urodelos en general. Al encontrarse totalmente abiertos los flancos no se encuentran limitadas: la fenestra narinal dorsal; por la parte inferior la fenestra endonarina comunis para la narina externa y el conducto nasal; y en la lateral

externa, donde debería encontrarse el cartílago ectoconal, tampoco se encuentra la fenestra narinal lateral.

Además de estas diferencias a nivel condrocralear, también hay diferencias dermocraneales que son reflejo de la forma particular de la cápsula nasal sobre todo en lo que al sostén de la porción rostral del cráneo se refiere.

El soporte lateral del morro lo provee la cápsula nasal, aún cuando su margen lateral es incompleto. De la misma forma, la unión del maxilar con el prefrontal da soporte a la porción rostral al articularse este último con el frontal; sin embargo, estos no se asocian con el cartílago alar debido a la ausencia del mismo en *A. mexicanum*; sino que se fijan por la unión entre sí y con el tectum y el planum de la cápsula nasal. No presenta septomaxilar, o debe estar muy relacionado o fusionado con el nasal. Los nasales participan muy poco en el sostén de esta región debido a su reducido tamaño, contrario a lo esperado; pero mantienen una posición propia de los taxa avanzados: ampliamente separados por los frontales y laterales a las porciones dorsales de los premaxilares.

La aparición del maxilar hasta edades avanzadas, habla de un desarrollo pobre del palatocadrado, pero el desarrollo y especialización del premaxilar hace notar la importancia de la dentición para la alimentación desde las primeras clases de edad. El desarrollo de los vómeres desde edades tempranas explica el pobre desarrollo que tienen las maxilas, ya que durante un largo período de tiempo la dentición vomeriana parece reemplazar a la maxilar, cuyo elemento que los porta aparecen hasta alcanzar el estadio juvenil; y la pars fascialis de los mismos no aparece sino hasta que son adultos. Esto corresponde con las descripciones hechas para otros grupos que carecen de maxilar, tales como proteidos y sirénidos. El maxilar está unido por ligamentos con los elementos próximos como se reporta para los demás grupos, formando el borde inferior de la órbita.

La rápida formación de los arcos branquiales se obvia por la necesidad de branquias, las cuales no solo son indispensables para la respiración; sino para la locomoción; que evidencia la necesidad de un sostén para las mismas.

A. mexicanum presenta articulación del proceso posteroventral del parietal con el escamoso como ocurre en hinobiidos, criptobránquidos y *Amphiuma*, y no separado como se reporta para otras especies de *Ambystoma*.

El paraesfenoides de *A. mexicanum* es un elemento extenso, que ocupa la mayor parte del paladar abarcando la parte que media entre la unión de los vómeres la cual se señala como una condición común por Trueb (op.cit.), para *Ambystoma* en general (*Ambystoma sp.*). Sin embargo, debido a la extensión del paraesfenoides en la porción anterior del morro, los vómeres no se articulan entre sí, como reporta Trueb (op.cit.) para todo el grupo. Hacia la porción occipital cada vómer presenta un proceso que le da soporte a la región occipital de la coana, y contrario a lo esperado, este se encuentra bien desarrollado en los especímenes viejos de *A. mexicanum* de la misma manera como ocurre en salamánderos y plethodóntidos.

Las cápsulas óticas siguen un desarrollo como el mencionado por Trueb (op. cit.), aunque solamente las osificaciones del proótico y del exoccipital se unen para completar la cápsula, ya que en los adultos jóvenes queda una muesca en la parte media y que incluye la fenestra ovalis, que va de la porción dorsal a la ventral de la cápsula por lo que tiene una orientación vertical. Por lo tanto, la osificación del opistoótico sería discreta o se deriva de la fusión de los elementos proótico y exoccipital en la parte media de la cápsula.

El opérculo en *A. mexicanum* se forma antes que la columnela y no como se reporta para el grupo (formación de la columnela previa al opérculo). En los especímenes más viejos hay un estilete como el reportado para el grupo.

El palatoc cuadrado al estar completamente fusionado también lo está su proceso basal presente en la base del cráneo, como se reporta en salamánderos y el plethodóntido *Pseudotriton*, y no articulado diartrotróticamente como lo está para los demás taxa.

En la porción interna de la mandíbula hay una osificación que se fusiona en los juveniles con el dentario, y que corresponde al prearticular. En los organismos jóvenes, se presenta como un elemento grueso; pero en algunos ejemplares de

edad avanzada tal elemento se adelgaza y deja solo la dentición y una base delgada.

Con respecto a los arcos branquiales, *A. mexicanum* sólo poseen un basibranchial, y las articulaciones de los elementos ceratobranquiales del III al IV no se presentan en su porción medial, sino en su región proximal.

En *A. mexicanum* se observa una osificación heterogénea de los elementos, como la fusión de los vómeres y pterigoides; la forma de la cápsula ótica, que en algunos está completa desde que son adultos jóvenes, mientras que en otros se conserva la muesca intermedia lateral; algunos no presentan columnela; los nasales que pueden estar muy poco desarrollados aún en adultos; la forma de los frontales en adultos puede ser estilizada; y las fusiones del escamoso y el cuadrado (ver descripción de los adultos). Estas variaciones también se reflejan en los elementos cartilagosos: la lamina orbitonasalis puede ser bastante notable solo en algunos individuos, condición independiente de la edad. De la misma forma el proceso pterigoideo del palatocadrado presenta uniones ligamentosas en la porción rostral con la cápsula nasal, pero en la mayoría de los especímenes no se observan (aunque este último puede atribuírsele a la calidad de la tinción individual).

Tales irregularidades en el proceso de osificación y en la formación de los elementos cartilagosos se explican por las variaciones intraespecíficas que se presentan en los organismos pedomórficos, y que son parecidos a los observados por Djorović y Kalezić (2000) para los salamánderos *Triturus vulgaris* y *T. alpestris* en estados pedomórficos. Ellos mencionan que el cráneo de los organismos pedotípicos no tiene diferencias morfológicas con respecto al cráneo del estado larvario, sobre todo, en lo que respecta al aparato hiobranquial (excepto por las osificaciones ceratobranquiales, que no se presentan en *A. mexicanum*), vómeres y pterigoides, siendo el cráneo de los adultos pedotípicos idéntico al presente en estadios larvarios medios. Esto se cumple también para el aparato branquial de *A. mexicanum*, que es idéntico al de las larvas excepto por la osificación del os thyroideum (fig. 26).

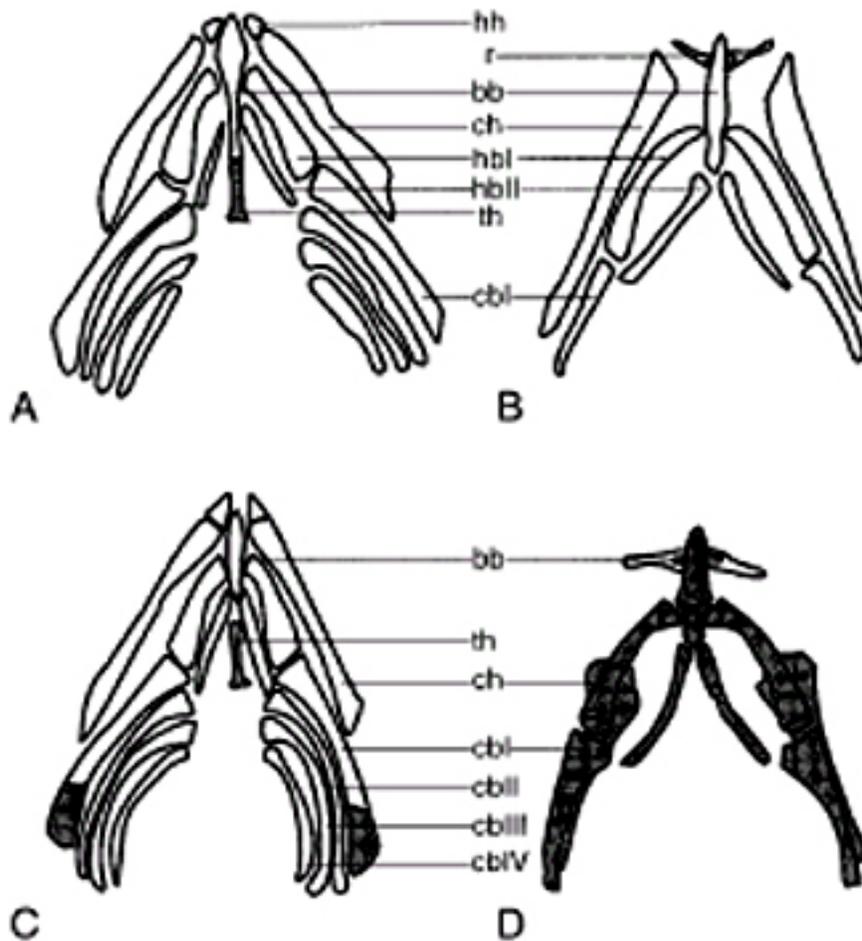


Figura 26. Aparatos branquiales de *Triturus* en diferentes grados ontogenéticos. Abreviaciones: A: larvas, B: juveniles, C: pedotípicos y D: adultos; r: radial y th: os thyroideum. Nótese la semejanza entre los aparatos branquiales de larvas (A), juveniles (B) y adultos de *A. mexicanum*. Tomado de Djorović y Kalezić, 2000.

Las secuencias de formación de los elementos óseos son ligeramente distintas entre estos urodelos: en *A. mexicanum* el primer elemento es la premaxila, le siguen los vómeres, los frontales, los prefrontales y los nasales, careciendo por completo de palatinos; en los salamándridos mencionados (*Triturus vulgaris* y *T. alpestris*), la secuencia de osificación va de la siguiente

manera: prefrontales, maxila y nasales. La diferencia con respecto al primero es obvia, ya que he tenido mucho énfasis en la descripción de la premaxila que en *A. mexicanum*, que en contraste parece muy especializada, mientras que el maxilar reduce su función y tamaño, e incluso retarda su aparición. En *Triturus* parece no haber perdido su función y es uno de los primeros elementos en formarse.

Las variaciones que presenta el cráneo de *A. mexicanum* con respecto al patrón general descrito por Trueb (op. cit) pueden deberse a la condición pedotípica de esta especie, que lo hace parecerse a un modelo de desarrollo más propio de las larvas que de adultos, como lo menciona Djorović y Kalezić (2000) en su comparación entre los individuos pedotípicos de *Triturus vulgaris* y *T. alpestris* y los adultos de estas especies. Esto conduce a un desarrollo incompleto de varios elementos al menos en la especie estudiada, tales como la cápsula nasal y la fusión de elementos como la que se da entre el pterigoides con el vómer y del escamoso con el cuadrado; así como la retención de otros elementos como el aparato hiobranquial durante todo su ciclo de vida (fig. 26). Por tanto la pedogénesis tiene una gran influencia en la ontogenia del cráneo de los organismos pedomórficos estudiados, al menos dentro de los taxa considerados (salamándridos y ambystomátidos).

VI. 2.- Anuros renacuajos.

En el caso de *Pelodytes punctatus*, cuya descripción fue realizada por Sokol (1981), los cuernos trabeculares son homólogos a los procesos prenasales ventrales, pero estos se encuentran mucho menos desarrollados en *A. mexicanum* al grado que son vestigiales. En cambio, en renacuajos de *P. punctatus* estos elementos son alargados y se encargan de sostener al suprarrostral, cuya formación parece ser independiente de los cartílagos nasales y por tanto sus alae laterales no son homólogas a las de la cápsula nasal, de las cuales carece *A. mexicanum*. Este elemento en renacuajos sostiene un pico corneo, el cual usa para raspar algas. Al ser totalmente carnívoras las larvas de *Ambystoma sp.*, no

poseen un pico córneo, y se espera que no haya una especialización de los elementos de la cápsula nasal; condición que se reporta como común para las larvas de urodelos.

La carencia de cuernos trabeculares y de proceso prenasal provee la existencia de una fosa intertrabecular, que en el caso de *A. mexicanum* se traduce en un cavum internasale.

En la cápsula nasal, ambos poseen un septum nasi y una placa trabecular basal idénticas a los originados de los elementos laterales del tectum nasi: en *A. mexicanum* no se desarrollan lo suficiente como para formar el techo de la cápsula nasal, que son pares y laterales al septum nasi y al planum basale; mientras que en *P. punctatus* estos se imbrican sobre el septum nasi formando la cápsula nasal, sin existir separación entre ambas.

La coana tiene una posición semejante en ambos organismos, laterales a la placa trabecular, solo que en renacuajos la cornua trabeculae limita la porción rostral interna y en *A. mexicanum* hay un tectum nasi poco desarrollado.

La fenestra frontoparietal tiene las mismas dimensiones relativas que en renacuajos de *Pelodytes punctatus*, la cual va del tectum anterius hasta la porción occipital del tectum synoticum, formando un arco como el descrito para *A. mexicanum*. Además, *Ambystoma sp.* carece de los taenia transversum y taenia medialis que se presentan en renacuajos en general.

En renacuajos, el homólogo de la lámina precerebralis, el tectum anterius, tiene una forma semejante: se une a las taenia tecti marginales laterales pero en cambio en *Ambystoma sp.* los orbitosfenoides son los elementos más inmediatos. Además, la porción rostral del foramen óptico se encuentra dentro de la osificación del orbitosfenoides en *Ambystoma sp.*, mientras que en renacuajos no existe tal osificación. De la misma forma, el foramen proótico tampoco se observa en *A. mexicanum*.

En *A. mexicanum* el paladar y el piso de la cavidad craneal en las edades más tempranas están constituidos por una fontanela basicraneal delgada, afín a la alizarina; mientras que en renacuajos el piso de la cavidad craneal es grueso, bien

desarrollado y constituido de cartílago. *Pelodytes punctatus* posee dos forámenes para las arterias craneopalatinas próximas, que parecen tener homólogos en *A. mexicanum*. Solo que en este último las primeras foraminas se hallan en la porción rostral del paraesfenoides, en el planum antorbitale, en las porciones laterales al área donde las osificaciones preparaesfenoideas y el resto del elemento se unen; y las foraminas occipitales son posteriores a los orbitosfenoides.

El paraesfenoides es único en ambos organismos; aunque el de *A. mexicanum* es evidentemente más extenso y está constituido por tres puntos de osificación, dos de los cuales son rostrales y se encuentran a la altura de los vómeres en el planum antorbitale; mientras que en los renacuajos de *Pelodytes* la osificación es única. Otra osificación que se presenta en renacuajos es alrededor del foramen yugular (ausentes en *A. mexicanum*) en el caso de *P. punctatus*, y alrededor de los forámenes yugular, perilinfático y del foramen magnum en *P. adspersus*, que se corresponden con las osificaciones de los exoccipitales en *A. mexicanum*. También están las del frontoparietal, que se discutirá más adelante.

En la porción del parietal que forma el techo de la órbita se encuentra un foramen que está delimitado por osificaciones más notables, las cuales se dirigen hacia la porción occipital, aunque rostralmente rodean un área anterior al foramen más amplia. Este parece corresponder al foramen troclear por la posición que guarda en relación al cráneo de los renacuajos.

Caudales a los forámenes óptico y oculomotor se halla la pila antotica. Esta se une con la porción dorsal del palatocuadrado, el proceso ótico. Tal condición se da en ambos organismos; solo que en *Ambystoma sp.* es más largo y el palatocuadrado más caudal. En renacuajos de *Pelodytes* hay un foramen proótico por detrás de la pila antotica, en cambio en *A. mexicanum* no se observa ningún foramen a este nivel. Es probable que en este último exista cuando son embriones, en el punto donde se dará la fusión del palatocuadrado con la cápsula ótica. Sin embargo, en adultos se puede observar el punto de unión del palatocuadrado con la pila antotica, el proceso ascendente de la pars quadrata dorsalis, y la unión con la crista parotica con el proceso ótico. Entre ambos se

observa, cerca de la cápsula ótica, un área que no es afín a los colorantes la cual sin embargo no parece tener relación con la foramina mencionada. Por tanto, la cápsula ótica es continua con el resto del condrocráneo. En la porción occipital de la fenestra ovalis se encuentra la fenestra rotunda en *A. mexicanum*, pero en renacuajos no se observa. En cambio, en la porción ventral del exoccipital se observan dos forámenes, el rostral corresponde al foramen perilinfático inferior y el occipital al foramen yugular. En *A. mexicanum* no se observa ningún foramen en esta posición. La cápsula de renacuajos contiene numerosas foraminas, muchas de ellas perilinfáticas, de las cuales carece *A. mexicanum*. En la pared interna de la cápsula ótica de renacuajo hay numerosas foraminas de este tipo, mientras que en *A. mexicanum* solo se distingue un foramen acústico que perfora la pared interna de la cápsula ótica hacia el cerebro. Hay dos pequeñas foraminas por debajo de la fenestra rotunda, al parecer perilinfáticas (fig 18). Estas se originan por el cierre de las osificaciones proótica y exoccipital, la cual se presenta en organismos jóvenes como una muesca en la parte media transversal de la cápsula. Tanto en larvas de anuros como en las de *A. mexicanum* no se pueden distinguir columnelas, pero en estadíos muy tempranos de ambos existe un opérculo que cubre a la fenestra ovalis parcialmente en el caso de *A. mexicanum* y totalmente en el caso de los renacuajos.

La osificación del orbitosfenoides en *A. mexicanum* se da por detrás de la cápsula óptica en vista lateral; sin embargo en los renacuajos el foramen óptico y el oculomotor se hallan en el cartílago orbital, en la parte dorsal de la órbita. Y aunque el palatocadrado de ambos guarda relación en cuanto a sus fusiones con la pila antotica y la crista parotica, es diferente con respecto a la posición y unión con el cartílago de Meckel. El palatocadrado forma el suspensorium, el arco subocular y el cuadrado, por lo que va de la porción occipitovernal a la rostroventral, en la porción rostral de la órbita; en *A. mexicanum* el palatocadrado es postorbital y solamente su proceso pterigoideo se elonga hacia la región rostral, sin unirse con ningún elemento y proporcionando soporte al hueso pterigoideo por el lado palatino. La porción del cuadrado es ventral a la pars quadrata dorsal. En

cambio, el área articular del cuadrado en los renacuajos (donde se une el cartílago de Meckel) es rostral a la órbita, anclándose a los cornua trabeculae mediante el ligamento circumoralis.

De la misma manera, un processus muscularis quadrati previo a la región articular tampoco se encuentra en *A. mexicanum*.

En conjunto, se puede observar que el cráneo tanto de larvas como de pedotípicos de *A. mexicanum* en comparación con los de renacuajos es más simple, sin especializaciones para la vida ramoneadora propia de los renacuajos de charca como describió Sokol (1981). Tales diferencias se hallan sobre todo en la porción de la cápsula nasal, del suprarrostral y la del palatocadrado, siendo la primera la que dará origen en anuros adultos a los complejos cartilagosos de su cápsula nasal.

Por lo que respecta al palatocadrado, este es propio de renacuajos; siendo una característica exclusiva de su clase de edad la cual no sobrevive a la metamorfosis y no tiene homólogo en las ranas adultas o en cualquier otro grupo de vertebrado (Sokol, 1981). En cambio, el de *A. mexicanum* es idéntico tanto en larvas como en adultos, debido a la condición pedotípica de la especie, y corresponde con las descripciones para otras especies de urodelos realizada por Trueb (op. cit.).

La formación de centros de osificación en los frontales es previa a la de los parietales, como se reporta para el frontoparietal de renacuajos de *Bombina variegata* (Čihák y col., 2003) (fig. 27), aunque en el caso de *A. mexicanum* los centros de osificación del frontal (que aparecen alrededor del día cinco) son más rostrales, abarcando su porción más occipital solo un ápice de la porción dorsal de la órbita, por lo que no alcanza la altura de la pila antotica como en *Bombina variegata*. Las osificaciones que pertenecen al parietal son difusas en *A. mexicanum*, y aparecen tardíamente en su desarrollo, pero tanto estas como las del frontal dan como resultado elementos pares y separados a diferencia de anuros, en los cuales tanto los centros de osificación rostrales como occipitales se fusionan en un solo elemento par: el frontoparietal. Pero aún con esta diferencia,

los centros de osificación iniciales se corresponden, apoyando la idea de Čihák y col. (2003), que los considera homólogos tanto en *B. variegata* como en urodelos y peces óseos, con la diferencia de que esta última tendencia evolutiva posee numerosas series supraoculares (Čihák y col., 2003).

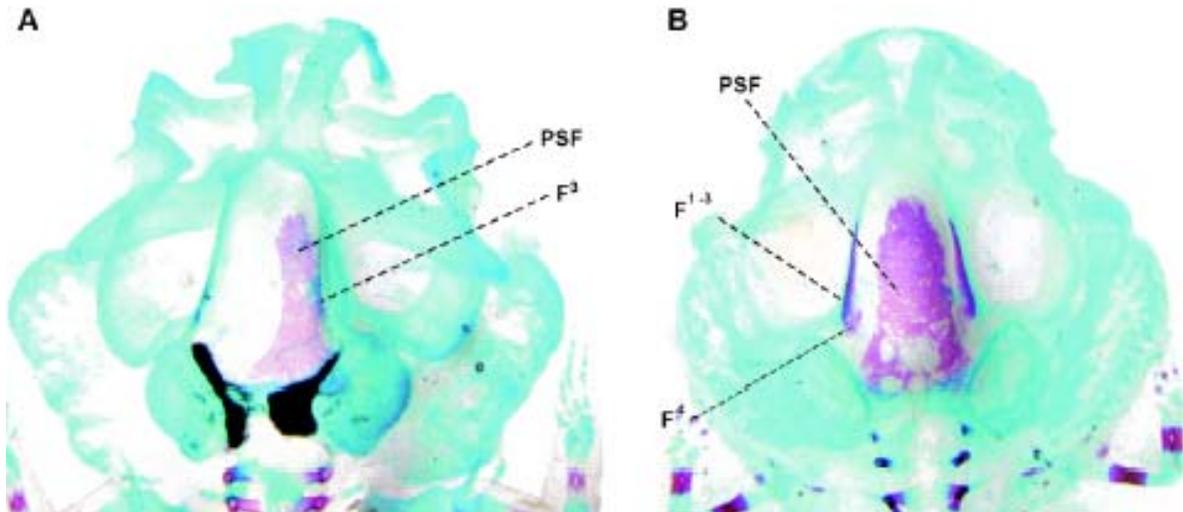


Figura 27. Vista dorsal de cráneos de renacuajos de *Bombina variegata* pertenecientes a dos clases de edad. Abreviaciones: F: puntos de osificación de los frontales y PSF: paraesfenoides. Tomado de Čihák y col., 2003.

Para la descripción del aparato hiobranquial, se usó la realizada por Sheil (1999) en renacuajos de *Pyxicephalus adspersus* y las de Maglia y Púgener (1998) para *Bombina orientalis*.

En *P. adspersus* la porción rostral en donde se articulan los ceratohiales es medial y única, y se le denomina pars reunions. En *A. mexicanum*, es parte de la porción anterior del basibranquial y de los puntos de unión con los ceratohiales: los hipohiales. Además los ceratohiales de *A. mexicanum* son más finos en renacuajo. En el caso de *B. orientalis* hay un elemento rostral separado, la Copula I (fig. 28).

Por detrás de la pars reuniens se articula la Copula II, a la cual se le articulan a ambos lados las placas hipobranquiales; en la Copula II también se presenta una pequeña proyección en el caso de las dos especies de anuros, la

cual se denomina urobranquial. Por tanto, se puede inferir basados en Trueb (op. cit.), que los elementos denominados Copula I y II son homólogos al basibranquial junto con la pars reuniens, y tal vez el urobranquial. A diferencia de anuros, *A. mexicanum* posee dos pares de hipobranquiales fusionados al basibranquial y ubicados en una rama divergente distinta a la que lleva en su porción distal al os thyroideum, que no se observa en anuros.

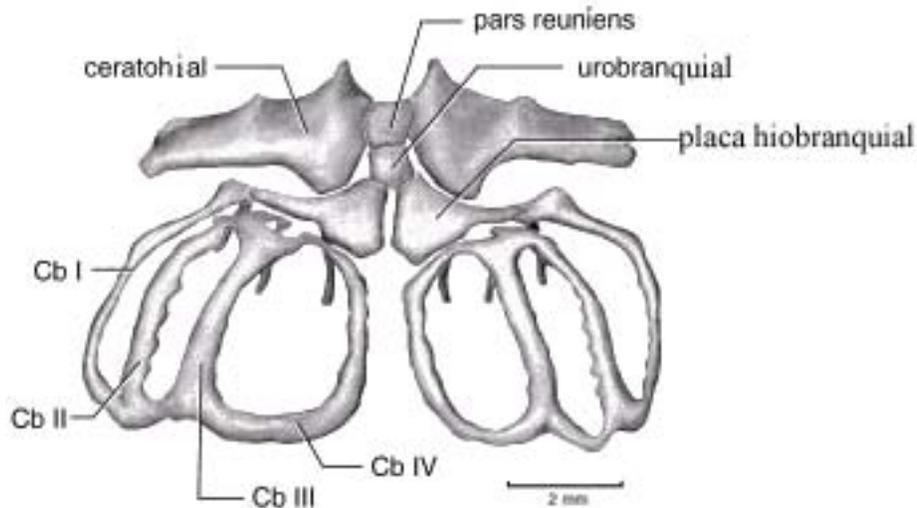


Figura 28. Aparato branquial de renacuajo de *Pyxicephalus adspersus*. Tomado de Sheil, 1999.

A cada hipobranquial se le articula en su porción distal el ceratobranquial I, y todos los demás ceratobranquiales se unen en sus porciones distales a la placa mediante comisuras terminales (Maglia y Púgener, 1998; Sheil, 1999) y de ahí corren dorsalmente y se articulan entre sí, sumando en total cuatro ceratobranquiales. En *A. mexicanum* estos elementos tienen un arreglo semejante, aunque en su porción distal todos se unen a través de tejido conectivo y en su porción proximal todos poseen articulaciones diartrotróticas, su forma es sigmoide en comparación con la de los arcos de los renacuajos. Sin embargo, los ceratobranquiales III y IV de embriones de dieciocho días de *A. mexicanum* no se encuentran completamente formados, y solo sus porciones más distales se pueden diferenciar a la altura de las branquias, lo cual implica que tanto en los

anuros mencionados como en *A. mexicanum* se forma primero la serie que va de los basibranquiales a los primeros ceratobranquiales, y posteriormente los elementos restantes se proyectan rostralmente y se articulan con el ceratobranquial I (*P. adpersus*) o II (*A. mexicanum*) o forman una estructura continua con la placa hipobranquial (*B. orientalis*). Aquí cabe recordar que durante sus primeras clases de edad las larvas de *A. mexicanum* también presentan fusionados sus elementos branquiales (entre otros, los ceratobranquiales I y II con sus respectivos hipobranquiales como ocurre en *B. orientalis*), y los primeros elementos que se articulan en edades posteriores son los ceratohiales, que coinciden con los elementos ceratohiales articulados de los renacuajos pero no con la serie de elementos homólogos al basibranquial (fig. 28).

La articulación del ceratohial al cráneo es similar en ambos, ya que se realiza a través del cuadrado; excepto que en *A. mexicanum* esta articulación es lateral a la cápsula ótica, mientras que en renacuajos es rostral a la órbita, y la unión con el cuadrado se encuentra más desarrollada.

VI. 3.- Anuros adultos.

Al realizar la comparación entre *A. mexicanum* y *Pyxicephalus adpersus* (Sheil, 1999) la diferencia más notoria es la forma craneal. El cráneo de *Pyxicephalus adpersus* es alto mientras que el de *A. mexicanum* es deprimido; el cráneo del primero posee proyecciones digitiformes en su superficie, y está más osificado, dándole una apariencia de armadura. Los dientes del segundo también están menos desarrollados (fig 29).

La cápsula nasal posee en ambos un septum nasi, pero *P. adpersus* tiene cartílagos alares y oblicuos desarrollados. Tiene un proceso medial, dos procesos prenasales dorsales y dos prenasales ventrales; mientras que *A. mexicanum* sólo posee dos procesos prenasales ventrales laterales al cavum internasale. En *P. adpersus* sirven como sostén del premaxilar, y su función es similar en *A. mexicanum*, solo que en este intervienen los cartílagos del septum nasi laterales al

cavum internasale. La crista subnasalis, solo en *P. adspersus*, sostiene la porción occipital del premaxilar y parte del maxilar.

El premaxilar en ambos es morfológicamente semejante, aunque en *A. mexicanum* no se imbrica con el frontal; también es semejante el maxilar; solo que en *P. adspersus* la pars fascialis esta muy desarrollada. Pero la articulación de estos elementos con el nasal es amplia, cuando en *A. mexicanum* estos elementos se encuentran separados y la pars fascialis del maxilar se articula con el prefrontal y este a su vez con el frontal. Con respecto a este elemento, existe en anuros un elemento del dermocráneo que se forma con la fusión del frontal y parietal, mientras que en *A. mexicanum* estos elementos están separados. El maxilar forma el borde inferior de la órbita en *P. adspersus*, pero en *A. mexicanum* esta porción es incompleta, y el maxilar apenas contribuye en su formación. En ránidos se une al cuadradoyugal, elemento ausente en *Ambystoma sp.*

En *P. adspersus* el cartílago que se continúa del solum y del tectum forma la porción ósea del esfenetmoides, que es similar al orbitosfenoides de *A. mexicanum*; solo que en el primero no hay foraminas que lo crucen ni siquiera parcialmente. En ránidos es un elemento único y medial, en cambio en urodelos los orbitosfenoides son elementos laterales a la fenestra frontoparietal. El foramen óptico y el oculomotor de *P. adspersus* son muy occipitales al esfenetmoides y cercanas al foramen proótico, que marca el inicio de la cápsula ótica. *A. mexicanum* carece de este foramen, y la forma de la crista parótica y de la pila antotica son como las descritas para *A. mexicanum* y para los renacuajos de *Pelodytes punctatus*.

A. mexicanum posee vómeres dentados a diferencia de *P. adspersus*, y su orientación es oblicua con respecto a la línea media del cráneo, a diferencia de *P. adspersus*, cuya orientación y dentición es paralela al arco maxilar. No hay unión de estos con los pterigoides, también dentados en ránidos, pero en *A. mexicanum* no existen neopalatinos, elementos que median entre ambos huesos. En *P. adspersus* la dentición vomeriana marca el borde anterior de la coana, a diferencia de *A. mexicanum*, en el cual la dentición no marca ningún límite. El

paraesfenoides es evidentemente más extenso que en *P. adspersus*, ya que en este último no se extiende entre la unión de los vómeres pares (fig 29).

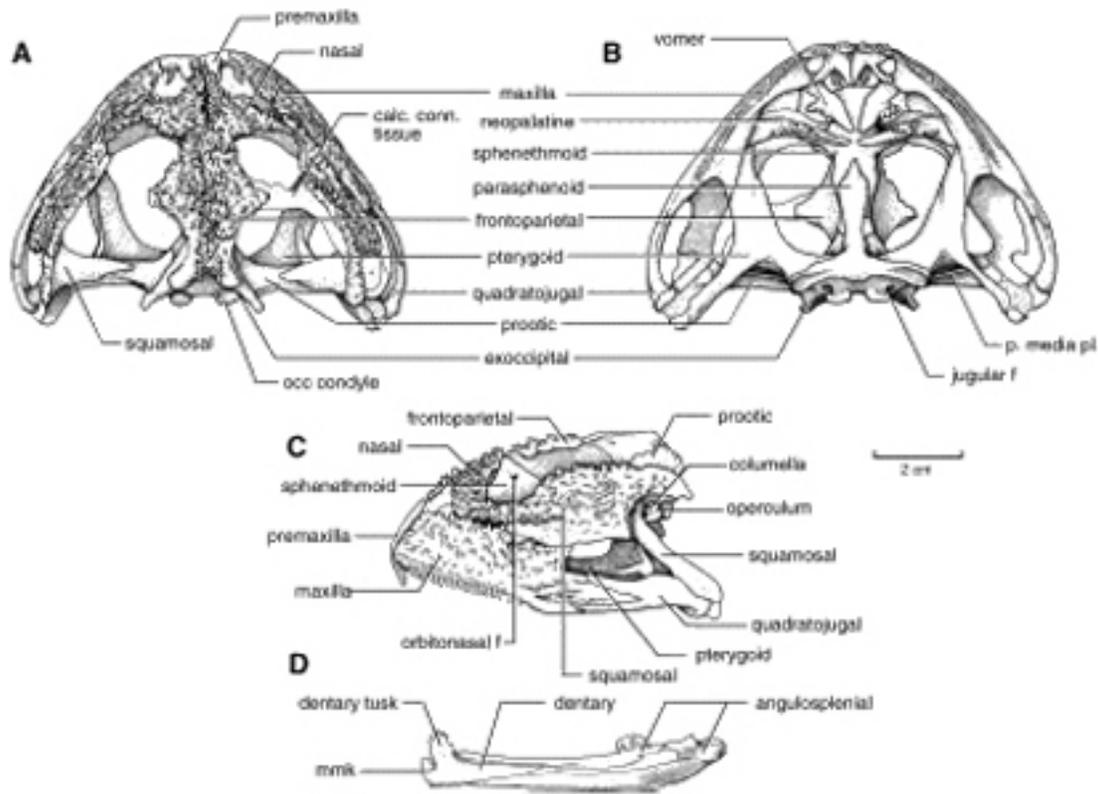


Figura 29. Cráneo de *Pyxicephalus adspersus*. A: vista dorsal, B: vista ventral, C: vista lateral y D: vista lateral de la mandíbula. Tomado de Sheil, 1999.

En ambos organismos, la osificación rostral correspondiente al proótico y la occipital perteneciente al exoccipital se unen en el adulto para formar una cápsula ótica; en cambio, las osificaciones que se dan por las porciones internas de las cápsulas cercanas a las paracordales, correspondientes al opistoótico en *A. mexicanum*, no se encuentra en los anuros. De la misma manera el proótico de *A. mexicanum* no posee forámenes, como en *P. adspersus*, el cual forma el borde posterior del foramen ocular y tiene el foramen proótico. El exoccipital de *A. mexicanum* carece de foramen yugular y perilinfático; la cápsula ótica de *P. adspersus*, en cambio, carece de fenestra rotunda y de columnela (fig 29); pero los

hiales del aparato hioideo se conecta con la cápsula ventral al opérculo en ambas especies.

El borde rostral de la órbita en *P. adspersus* se encuentra separado de la cápsula nasal (y lo forma el cartílago del planum antorbitale, separado por una hendidura de la cápsula), pero en *A. mexicanum* lo constituyen el planum antorbitale y la lamina orbitonasalis.

Además en *P. adspersus* el escamoso, que en su porción dorsal se articula al proótico, se imbrica en el maxilar, que a su vez forma el arco subocular; sin embargo en *A. mexicanum* el maxilar no se encuentra tan desarrollado como para formar esta unión, y el escamoso en ningún caso se une con este elemento. Al tener *P. adspersus* un proceso zigomático desarrollado, y unirse mediante este con el maxilar y nasal, difiere radicalmente del de *A. mexicanum* que solo se imbrica sobre las cápsulas óticas y llega a fusionarse con el cuadrado.

Aunque *A. mexicanum* posee una columnela, esta no posee la misma función que en los ránidos, ya que la de *P. adspersus* se encuentra asociada a un complejo aparato plectral con tímpano propio para la audición aérea. Aunque se menciona que en los urodelos la columnela se fusiona o posee uniones ligamentosas con el escamoso o el cuadradoyugal, en *A. mexicanum* no se encuentran, y este elemento se halla superpuesto en el opérculo y es vestigial. La escasa especialización es evidente por la condición pedotípica de *A. mexicanum* y por su hábito acuático; recordando además que la función del oído en los anuros debe ser aérea con el fin de percibir los cantos producidos por los machos de esta especie; a diferencia de los urodelos acuáticos que no producen sonidos y no necesitan ser escuchados, por lo que no requieren especialización del aparato plectral.

La mandíbula de *A. mexicanum* carece de angulosplénial, pero posee un hueso articular bien conformado y no cartilaginoso como es la regla general para urodelos. El angulosplénial parece cubrir las funciones del articular y prearticular de *A. mexicanum* por la posición que tiene en la mandíbula, que cubre ambos

flancos. Con respecto al dentario, hay un proceso en *P. adspersus* del cual carece *A. mexicanum*.

El aparato hioideo es diferente tanto al de anuros como al de urodelos que usan la lengua para cazar, ya que estos últimos poseen un aparato hiobranquial muy desarrollado, con elementos más grandes y engrosados a diferencia de esta especie, que presenta elementos finos. El corpus de *P. adspersus* es más ancho que el de *A. mexicanum*, los hiales están articulados con este, y además carecen de procesos rostrales y occipitales que caracterizan a los ránidos. Todos los elementos del aparato hiobranquial forman una estructura única, ya que los elementos que sostienen a las branquias y las articulaciones entre ellos no perduran después de la metamorfosis en anuros. Aparte, *P. adspersus* posee elementos laringeos grandes, mientras que en *A. mexicanum* son pequeños, sin que sean sostenidos por procesos posteromediales como en el primero, hallándose prácticamente suspendidos por el tejido que los rodea.

El cráneo de *B. orientalis*, a diferencia del de *P. adspersus*, es más bien plano y ancho, más parecido al de *A. mexicanum* aunque con sus obvias diferencias.

B. orientalis posee un hueso interfrontal, ausente en *A. mexicanum*; pero solo posee dentición en los premaxilares, maxilares y los vómeres, mientras que en el urodelo también se presenta en el dentario. El cráneo no se encuentra tan osificado como el de *P. adspersus*, sino que es liso, y permite ver una porción del esfenetmoides. Carece de aparato plectral, pero tiene un opérculo parcialmente calcificado, lo cual ofrece un punto de comparación con respecto a la cápsula ótica de *A. mexicanum*. Ya que el género *Bombina* se ha designado como pedomórfico por su escaso grado de osificación (Maglia y Púgener, 1998), son obvias las semejanzas que presenta con respecto a *A. mexicanum*; que también es un organismo pedomórfico.

La cápsula nasal de *B. orientalis* es parecida a la de *Pyxicephalus adspersus*, ya que posee cartílagos alares y oblicuos así como los asociados al cierre de las narinas; por lo que es más compleja que la de los urodelos en

general. La única diferencia se encuentra en que *B. orientalis* posee un proceso lingularis en el cartílago oblicuo.

El planum antorbitale se encuentra bien desarrollado en *Bombina orientalis*, alcanzando el maxilar y prolongándose hasta unirse en la región suborbital con el proceso pterigoideo.

El proceso cultriforme del paraesfenoides de *B. orientalis* está menos definido en comparación con el de *P. adspersus*, pero esta característica es más semejante a la de *A. mexicanum* cuyo borde rostral es más difuso.

Los frontoparietales de *B. orientalis* no poseen proyecciones laterales como en *P. adspersus*, (que proporcionan un punto de anclaje para el tejido conectivo que forma el borde postorbital), siendo semejante a los parietales y frontales de *A. mexicanum* excepto en la porción occipital de los parietales, ya que las eminencias epióticas de *B. orientalis* no son tan extensas como sus homólogos en *A. mexicanum*. *B. orientalis* posee dos forámenes proóticos en lugar de uno como *P. adspersus*.

El aparato hiobranquial de *B. orientalis* se diferencia de los anteriores solo por las osificaciones extras que presentan, las cuales son laterales y mediales a la placa.

Puede observarse que casi la totalidad de las diferencias entre *P. adspersus* y *A. mexicanum* se repiten en *B. orientalis*, excepto las ya señaladas entre otros detalles mínimos. Sus elementos, sin embargo, son visiblemente más finos que los de *P. adspersus*, por su supuesta condición pedomórfica. Entre los distintos elementos dérmicos de *B. orientalis* hay una mayor separación entre los elementos del cráneo que la observada en el cráneo más sólido de *P. adspersus*, y esta condición es parecida a la observada en *A. mexicanum*, y ambos poseen cráneos cuyos elementos se tiñen diferencialmente.

Todas las comparaciones aquí descritas se resumen en la tabla I.

Tabla I. Comparaciones del cráneo de *A. mexicanum* con el de otros anfibios: urodelos (en general), y anuros (renacuajos y adultos).

Carácter	Organismos			
	<i>A. mexicanum</i>	Urodelos	Renacuajos	Anuros (adultos)
Cápsula nasal	Con los flancos totalmente abiertos, foramen apical rostral y foramen orbitonasal incompletos. Tectum nasi incompletos, laterales al septum nasi y al planum basale. Coana no delimitada.	Con cartílago alar y ectocoanal, con foramen del ramus medialis nasi, fenestra narinal dorsal, fenestra endonarina comunis inferior y fenestra narinal lateral. Tectum nasi completos, laterales al septum nasi y al planum basale. Coana delimitada por el tectum nasi, cartílago nariocoanal y cartílago oblicuo.	Tectum nasi imbricados sobre el septum nasi. Coana delimitada rostrolateralmente por los cornua trabeculae.	Cartílago alar y oblicuo (con proceso ligularis en <i>B. orientalis</i>), con procesos prenasaes superiores e inferiores y prenasal medial.
Septo-maxila	Probablemente fusionada con el nasal.	Presente.	Ausente.	Presente.
Orbitos-fenoides	Pares, laterales a la pared craneal lateral. En algunos, mitad rostral del foramen óptico en el orbitosfenoides, caudales al ojo.	Laterales, a cada lado rodean al foramen óptico y oculomotor, caudales al ojo.	Forámenes en la región superorbital formada de cartílago.	(Esfenetmoides) único, medial, rostral a la fenestra frontoparietal; forámenes óptico y oculomotor muy caudales, rodeados de cartílago.
Prefrontal	Presente.	Presente.	Ausente.	Ausente.
Sostén del morro	Premaxilar y maxilar se mantienen fijos por la unión entre ellos mismos y con el tectum y el planum de la cápsula nasal. Nasales reducidos.	Premaxilar y maxilar asociados con el cartílago alar, los nasales mantienen una posición propia de los taxa avanzados.	Cuadrado, suprarrostral.	Premaxilar, maxilar y nasales desarrollados, pero menos en <i>B. orientalis</i> .
Vómeres	Separados por el paraesfenoides. Proceso caudal del vómer (margen caudal de la coana) bien desarrollado en ejemplares viejos.	Articulados, porción caudal de la coana bien desarrollada en salamándridos y plethodóntidos.	Ausentes.	Separados.
Palatinos	Ausentes.	Centros efímeros de osificación en hynobiidos y salamándridos.	Ausentes.	Neopalatinos.
Dentición	Vómeres sustituyen al maxilar en edades tempranas. En adultos en premaxilar, maxilar, vómer y dentario.	Solo proteidos y sirénidos usan exclusivamente la dentición vomeriana-variable.	La sustituye un pico córneo.	En el premaxilar, maxilar y vómer. Pterigoides también dentado en <i>P. adspersus</i> .

Tabla I. Continuación.

Carácter	Organismos			
	<i>A. mexicanum</i>	Urodelos	Renacuajos	Anuros (adultos)
Supra-rostral-Infracorral	Ausentes.	Ausentes.	Presentes.	Ausentes.
Palato-cuadrado	Caudal a la órbita.	Caudal a la órbita.	Rostral a la órbita.	Caudal a la órbita, en <i>P. adspersus</i> asociado al aparato plectral y en <i>B. orientalis</i> no asociado al aparato plectral.
Foramen proótico	Ausente.	Ausente.	Poótico y del nervio facial (VII).	Presentes.
Cápsula ótica	Solamente las osificaciones del proótico y del exoccipital se unen para completar la cápsula; opistoótico poco notable o derivado. Fenestra ovalis y rotunda.	Formada por osificaciones del proótico, opistoótico y exoccipital. Fenestra ovalis y rotunda.	Solo hay osificaciones del exoccipital; provista de varias foraminas perilinfáticas y de un foramen proótico. Fenestra ovalis, Forámenes yugular y palatino.	Formada por osificaciones del proótico y del exoccipital que se unen en la parte media de la cápsula. Fenestra ovalis y perilinfáticas. Con aparato plectral en <i>P. adspersus</i> .
Columnela y opérculo	El opérculo se forma antes que la columnela.	Formación de la columnela previa a la del opérculo.	Opérculo cartilaginoso.	Aparato plectral (<i>P. adspersus</i>)- opérculo ligeramente osificado (<i>B. orientalis</i>).
Escamoso	Presente, a veces fusionado con el cuadrado; imbrica al parietal.	En otros ambystomátidos, escamoso no imbrica al cuadrado.	Ausente.	Presente.
Paraesfenoides	Separa los vómeres. Osificación rostral difusa. Procesos caudales en algunos.	No separa los vómeres, cubre porción caudal del paladar.	Osificación.	Con proceso cultriforme rostral. Osificación rostral difusa en <i>B. orientalis</i> .
Mandíbula	Cartílago de Meckel, dentario+anexo (prearticular?), articular.	Dentario, prearticular, articular, cartílago de Meckel, sínfisis mandibular, proceso coronoide,	Cartílago de Meckel, suprarrostral.	Cartílago de Meckel, dentario, angulosplenial.
Aparato branquial	Un basibranchial, el resto como el de las larvas y pedomórficos. Hipobranquiales I y II fusionados al basibranchial. Ceratobranquiales unidos en sus porciones distales (mediante tejido).	I-II basibranchiales, diferentes especializaciones.	Copula I y II, pars reuniens y urobranchial?, hiales gruesos, placa hipobranquial y ceratobranquiales unidos en sus porciones proximales y distales.	Una sola placa, hiales laterales rostrales y procesos laterales pequeños.

VII.- Conclusiones:

Se observó que los principales eventos de osificación se dan en las dos y media semanas desde la eclosión y en adultos. Lo primero en constituirse es el condrocráneo, en los embriones de 18 días. Se forman las trabéculas y las regiones occipitales, y de ellas se derivan las cápsulas nasales, las ópticas, y las óticas. Al momento de la eclosión, todos los elementos continúan siendo cartilagosos, y termina de formarse el aparato hiobranquial, aunque no se observan articulaciones entre los distintos elementos, por lo que parecen formar una estructura única. Hacia las dos y media semanas surgen los centros de osificación de los premaxilares, frontales, parietales, orbitosfenoides, proóticos, opistoóticos y en menor medida los exoccipitales; y los del dentario y del prearticular. Todos ellos se vuelven más densos hacia los dos meses, aunque hay pocos cambios en los frontales y parietales. Los prefrontales surgen en juveniles, y ya hay cambios en frontales y parietales, aunque aún no cierran la fenestra frontoparietal por completo sino hasta que son adultos.

El desarrollo de *Ambystoma mexicanum* coincide con el descrito para otros urodelos aunque tiene algunas diferencias importantes tales como la forma del nasal, la cápsula nasal, la presencia de septomaxila, los frontales, el parietal, las cápsulas óticas, y el dentario. Al compararlo con *Pyxicephalus adspersus*; en la edad de renacuajos, las diferencias están en cápsula nasal, proceso cuadrado, frontoparietal y arcos branquiales lo cual se traduce en las diferencias en el adulto que se hallan en la cápsula nasal, el frontoparietal, el borde rostral de la órbita, El aparato hioideo es evidentemente diferente tanto al de anuros como al de urodelos que usan la lengua para cazar, ya que presentan un aparato hiobranquial más desarrollado, con elementos más grandes o engrosados a diferencia de esta especie, que presenta elementos finos.

El grado de osificación depende de la edad, que por tanto determina el ritmo al que se fusionan los distintos elementos o incluso se reducen. En las primeras clases de edad la dentición pertenece al premaxilar, vómer y dentario, sin

que intervenga el maxilar. La cápsula nasal difiere de la de urodelos por tener los lados totalmente abiertos, careciendo de cartílagos alares y demás cartílagos que delimitan las foraminas de las ramas de los nervios olfatorios. En subadultos y juveniles suele presentarse una condición donde el pterigoides, el proceso postvomeriano y el vómer están separados; mientras que en los más viejos suelen fusionarse. La osificación del opistoótico es discreta o se deriva de la fusión de los elementos proótico y exoccipital en la parte media de la cápsula.

Las variaciones que presenta el cráneo de *A. mexicanum* con respecto al patrón general descrito por Trueb pueden deberse a la condición pedotípica de esta especie, que lo hace parecerse a un modelo de desarrollo más propio de las larvas que de los adultos como en los individuos pedotípicos de *Triturus vulgaris* y *T. alpestris*. Las diferencias en cuanto al patrón de osificación de urodelos y de anuros también se explican por sus hábitos acuáticos y de alimentación.

VIII.- Referencias bibliográficas:

- ⊕ Birch, J. M. 1999. Skull Allometry in the Marine Toad, *Bufo marinus*. Journal of Morphology. 241: 115-126. Arizona, E. U.
- ⊕ Čihák, R., Královec, K. y Roček, Z. 2003. Developmental Origin of the Frontoparietal Bone in *Bombina variegata* (Anura: Discoglossidae). Journal of Morphology. 255:122–129.
- ⊕ Coleman, C. y Hessler, A. 1997. Thyroxine induced metamorphosis in a neotenic axolotl (*Ambystoma mexicanum*): gills, lungs and capillaries. Axolotl Newsletter, #26.
- ⊕ Dingerkus, G. y Uhler L. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain technology. Vol 52(4).
- ⊕ Djorović, A. y Kalezić, M. 2000. Paedogenesis in european newts (Triturus: Salamandridae): cranial morphology during ontogeny. Journal of morphology. 243, 129-139.
- ⊕ Flores-Villela, O. 1993a. Herpetofauna mexicana. Carnegie Institute. Pittsburgh, E. U. P.p.1-4.
- ⊕ Flores-Villela, O. 1993b. Riqueza de los anfibios y reptiles. Ciencias.
- ⊕ Flores-Villela, O; Mendoza, Q. y González, P. 1995. Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. UNAM, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. 10: 285 pag. México, D. F.
- ⊕ Gordon, M. S. 1989. Fisiología Animal. CECSA, México.
- ⊕ Haas, A. 2001. Mandibular Arch Musculature of Anuran Tadpoles, With Comments on Homologies of Amphibian Jaw Muscles. Journal of Morphology. 247: 1-33. Jena, Alemania.
- ⊕ Hanken, J, y Thorogood, P. 1993. Evolution and development of the vertebrate skull: the role of pattern formation. 8. Trends in Ecology and evolution.

- ⊕ Hollister, G. 1929. Clearing and Dyeing fish for bone studies. Zoologica. XII, (10). N. Y. Zoological society.
- ⊕ Kardong, K. 1999. Vertebrados. Anatomía comparada, función y evolución. 2 ed. Mc Graw Hill-Interamericana. España.
- ⊕ Lamothe- Argumedo, R. 1989. Problemas y perspectivas de la Taxonomía Zoológica en México. Ciencias.
- ⊕ Maglia, A. y Púgener A. 1998. Skeletal developement and adult osteology of *Bombina orientalis* (anura: Discoglossidae). Herpetologica. 53(3), 334-363. The Herpetologists League.
- ⊕ Pirlot, P. 1976. Morfología Evolutiva de los Cordados. Omega. Barcelona, España. 966 pag.
- ⊕ Porter, K. R. 1972. Herpetology. W. B. Saunders. Estados Unidos. 524 pag.
- ⊕ Rubio M., B. 1998. Manejo Integral en el Mantenimiento de Anfibios y Reptiles en Cautiverio en el Laboratorio de Herpetología de la UNAM Campus Iztacala. UNAM, Campus Iztacala. 31 pag.
- ⊕ Sheil, C. 1999. Osteology and skeletal development of *Pyxicephalus adspersus* (Anura: Ranidae: Raninae). Journal of morphology. 240: 49-75.
- ⊕ Sokol, O. M. 1981. The Larval Chondrocranium of *Pelodytes punctatus*, with a Review of Tadpole Chondrocrania. Journal of Morphology. 169: 161-183. California, E. U.
- ⊕ Trueb, L. 1997. Patters of cranial diversity among Lissamphibia. Han Ken, J. and Hall, B. K. (Ed). The Skull vol. 2. University of Chicago, Press, E. U. p. p. 255-343.

