



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

Facultad de Estudios Superiores Iztacala
Carrera Biología



**Descripción Anatómica y Análisis Alométrico del
Sistema Esquelético de *Hyla eximia* Baird, 1854
(Anura: Hylidae)**

Proyecto de tesis para obtener el título de:

Biólogo

Presenta:

Luis Adrián Sumano Hernández

No. Cta. 308138799

Director de tesis:

Dr. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez

Los Reyes Iztacala, Edo. de México, 2016



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

No importa el sacrificio que hagas, siempre trae sus recompensas.

Agradecimientos

Quiero agradecer a mis padres por la educación, la paciencia y el amor que me brindaron para formarme como profesionalista. A todos mis profesores que gracias a sus conocimientos y experiencia, fueron mis guías en este camino. A los amigos que encontré dentro y fuera de la facultad que influyeron en este trabajo con sus comentarios y por escucharme cuando lo requería. En especial, quiero agradecer a mi director de tesis que siempre demostró profesionalismo, por lo que es y seguirá siendo un ejemplo para las siguientes generaciones que lleguen al Laboratorio de Anatomía Animal Comparada. Además, quiero agradecerle por esas charlas que satisfacían mi curiosidad y motivaban para seguir adelante. Por último, a mis sinodales que tomaron de su valioso tiempo para leer este trabajo.

Índice

1. Introducción	3
2. El esqueleto generalizado de Anuro	7
3. Familia Hylidae	17
4. Clasificación de <i>Hyla eximia</i> Baird, 1854	18
5. Características generales de <i>Hyla eximia</i>	19
6. Complejo de especies “eximia”	21
7. Alometría	22
8. Antecedentes	23
9. Justificación	35
10. Hipótesis	36
11. Objetivos	37
12. Métodos	38
13. Resultados	42
14. Análisis alométrico	56
15. Discusión	61
16. Conclusión	66
Bibliografía	67

1. Introducción

El término "anfibio" significa "doble vida" y se refiere a una de las cualidades más sobresalientes de la subclase Lissamphibia, a la que pertenece *Hyla eximia*. La mayoría de las especies que pertenece a esta subclase poseen larvas acuáticas que respiran por medio de branquias y carecen de extremidades, mientras que los adultos, después del proceso de metamorfosis son en general terrestres, su respiración es pulmo-cutánea y tienen extremidades quiridiadas, aunque algunos (Apodos) no las desarrollan (Benton, 2005). La metamorfosis es un proceso que se caracteriza por un conjunto de cambios morfológicos y fisiológicos que ocurren en el cuerpo del individuo durante el ciclo de vida entre la fase larval y la adulta que les permite ocupar nuevos ambientes, pasando de uno acuático a uno semi-acuático o terrestre, aunque sea de manera temporal (Laudet, 2011).

Taxonómicamente, los anfibios pertenecientes a la clase Amphibia se originaron a partir de un grupo de la clase Sarcopterygii que habitaron el planeta Tierra durante el periodo Devónico (380-365 m.a.) (Carroll, 2009). La especie que pertenece a la clase Sarcopterygii y que marcó la transición entre los peces y los tetrápodos fue dado a conocer en 2006 por Daeschler y colaboradores al describir el fósil de *Tiktaalik roseae* (Figura 1), esta especie cuenta con características intermedias como: mandíbulas, costillas imbricadas, escamas romboides, gruesos y largos radios en las aletas pares, ausencia de huesos que unen el cráneo con la cintura pectoral (lo cual muestra principios de lo que se podría considerar como un cuello móvil) y aletas pectorales robustas en las que se pudieron observar estructuras articulares similares a muñecas, estas sugieren que podían soportar el cuerpo (Kardong, 2011; Clack, 2012).

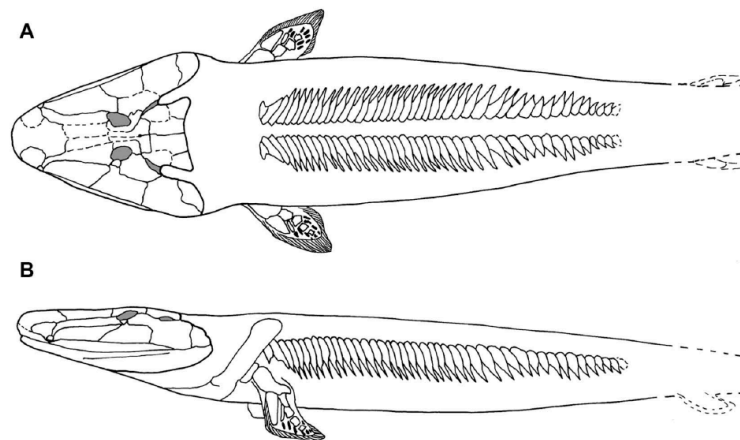


Figura 1.- *Tiktaalik roseae*, considerado como el ancestro de los tetrápodos A. vista dorsal B. vista lateral (tomado de: Clack, J. A. 2012)

Las características morfológicas antes mencionadas son tomadas como innovaciones entre los Sarcopterigios. Para ubicarnos en el tiempo, se considera que los tetrápodos primitivos existieron desde la era Paleozoica Tardía (250 m.a.) (figura 2), después de que Pangea se dividiera en Gondwana y Laurasia (Kardong, 2011). A manera de ejercicio retórico, surge una pregunta: ¿Por qué los peces tuvieron que salir del agua y colonizar la tierra? No podríamos responder a esta cuestión con precisión, debido a que es imposible reproducir la serie de eventos que los orillaron a hacerlo, pero entendemos que fue un proceso que ocurrió durante millones de años y que se ve reflejado en la morfología de los linajes que han precedido a las especies actuales, cada uno de ellos con estructuras óseas específicas que sufrieron transformaciones relacionadas con procesos heterocrónicos, los cuales se encuentran dentro de los procesos que ocurren durante la reprogramación durante el desarrollo y que son resultado de cambios ambientales (Torday, 2016).

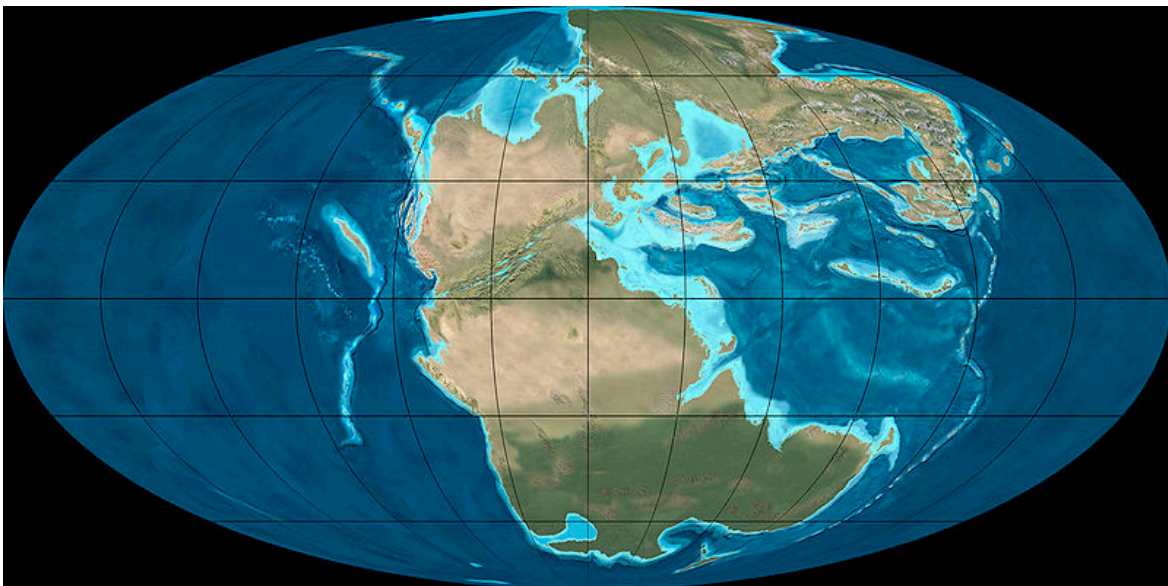


Figura 2. Reconstrucción de Pangea antes de dividirse en Laurasia al Norte y Gondwana al Sur. Fuente: Dr. Ron Blakey - <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/mollglobe.html>

Carroll (2009) menciona varias hipótesis que involucran cambios ambientales y sobre las ventajas que pudieron tener estos anfibios primitivos al interactuar entre ambientes terrestres y acuáticos; entre ellas destacan que: 1) en condiciones áridas podrían regresar al agua y sobrevivir a la desecación; 2) las extremidades, al llegar a un ambiente semiacuático fueron usadas para moverse a través del sedimento; 3) la competencia entre diferentes individuos por un nuevo nicho propiciaron su diversificación; 4) para escapar de aguas anóxicas que los obligaron a respirar fuera del agua; 5) para alimentarse de especies semi

acuáticas y 6) el incremento en la temperatura del ambiente, lo cual propició que desovaran cerca del suelo.

De esta manera, cualquier combinación de eventos que puedan explicar el cambio entre un ambiente acuático y uno terrestre deben considerar las posibles presiones de selección que llevaron al origen de las cinturas pectoral y pélvica. Las modificaciones que ocurrieron en la cintura pectoral están relacionadas con la pérdida de los huesos de la serie opercular, lo cual se ve como un proceso de reducción y modificación en el cual predominaron el cleitro, la clavícula y la escápula; se sugiere que estos huesos separados del cráneo los ayudaron a moverse fuera del agua (Schoch, 2014). Además, en el cráneo se observan modificaciones importantes como la aparición de la escotadura ótica, la reducción en el número de elementos óseos en el techo de la región olfativa (nasales) y la compactación de la región posterior del cráneo. En el esqueleto axial, las costillas tienen la función de sostener la musculatura que soporta a los órganos (Maneyro, *et al.*, 2008).

La característica que une a todos los tetrápodos, además de los dos miembros pares, es el patrón quiridio, que se caracteriza por tener una musculatura, articulaciones y dígitos bien diferenciados (Carroll, 2009; Clack, 2009; Kardong, 2011). Se consideraba que los tetrápodos primitivos eran animales de cuerpo pesado que formaban al grupo de los Laberintodontos; en la actualidad, se sabe que estos son un grupo basal parafilético (Kardong, 2011), se caracterizan por la presencia de dientes cuyo esmalte presentaba complicados diseños en forma de laberintos y vertebras aspidospóndilas que cuentan con un pleurocentro, intercentro y arco neural (Anderson, 2001).

Durante la radiación de los anfibios, en el Mesozoico (200 m.a.), (Morescalchi, 1994), algunos grupos de menor tamaño se adaptaron a diferentes modos de vida, tomaron ventaja de un aumento en la proporción superficie-volumen del cuerpo para facilitar el intercambio gaseoso. Y así, al estar expuestos a la desecación, por su pequeño tamaño, fue posible que desarrollaran hábitos excavadores, acuáticos o crípticos que les permitieran mantenerse a salvo de predadores (Carroll, 1977). Estos hábitos influyeron en los cambios en el sistema esquelético que pueden ser observados en los anfibios extintos y existentes pertenecientes a la subclase Lissamphibia, los cuales se caracterizan por tener una piel delgada y lisa que les permite tener un intercambio gaseoso (Vitt y Caldwell, 2014); así como una locomoción saltatoria (Clack, 2012).

Otra de las innovaciones que presenta este grupo es que cuentan con un par de papilas sensoriales en el oído medio, dos canales de transmisión del sonido al mismo, células especializadas en la retina, dientes pediculados y la presencia de dos tipos de glándulas en la piel que producen mucopolisacáridos que mantienen la piel húmeda o les permiten sintetizar veneno que los protege de los depredadores, ya sea irritándolos con su sabor o matándolos (Vitt y Caldwell, 2014).

Los anfibios actuales se agrupan en tres órdenes (Figura 3); Caudata (salamandras, axolotes, tritones), Apodos (cecilias) y los Anuros (ranas y sapos). Se estima que hay cerca de 6,333 especies de anfibios en el mundo (Tabla 1) (Frost, 2014; Parra-Olea *et al.*, 2014). El número de especies de anfibios en México se estima en 376 (Parra-Olea *et al.*, 2014) y se considera el quinto país con mayor diversidad de anfibios en el mundo.

Tabla 1. Diversidad de la subclase Lissamphibia, tomada de Parra-Olea y colaboradores (2014).

Grupos	En el mundo	En México
Sapos y ranas	6,200 – 6,333	237
Salamandras y ajolotes	652 - 655	137
Cecilias	192 - 199	2
Anfibios	7,187	376

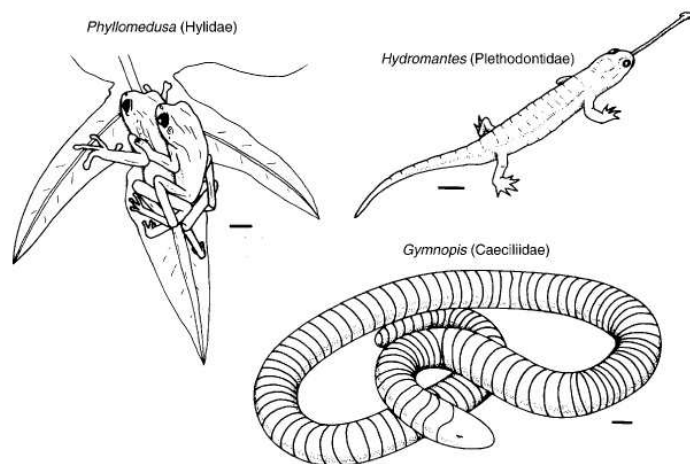


Figura 3. Representantes de los tres órdenes de anfibios vivos: A. Anura (Phyllomedusa sp.), B. Urodela (Hydromantes sp.) y C. Gymnophiona (Gymnopsis sp.). Escala – 1cm. Modificado de Zug y colaboradores (2001).

2. El esqueleto generalizado de Anuro

La mejor descripción del esqueleto de los anuros la proporciona Minkoff (1975) quien los divide en dos porciones: esqueleto axial y apendicular.

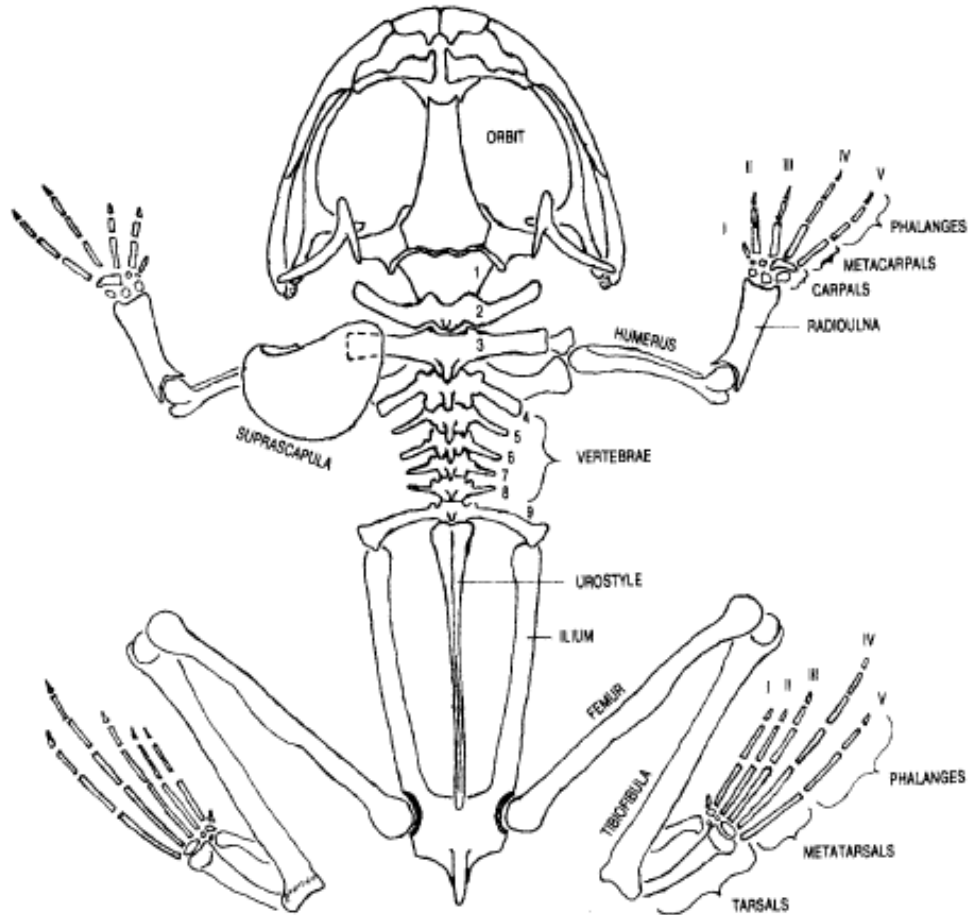


Figura 4.- El esqueleto completo en vista dorsal con la escapula y el supraescapular derecho removido (Minkoff, 1975)

Esqueleto axial: Se divide para su estudio en tres porciones: cráneo, esqueleto visceral y esqueleto post craneal (Minkoff, 1975).

Cráneo (figura 5): El cráneo de la rana está aplanado dorsoventralmente, está muy especializado y degenerado; muchos elementos se han perdido, y otros poseen grandes modificaciones en su forma. Además, una gran cantidad de cartílago está presente en el organismo adulto; muchos de los elementos pueden presentarse de forma cartilaginosa o estar ausentes. De los elementos óseos que comúnmente se pueden observar en el cráneo tenemos (Minkoff, 1975):

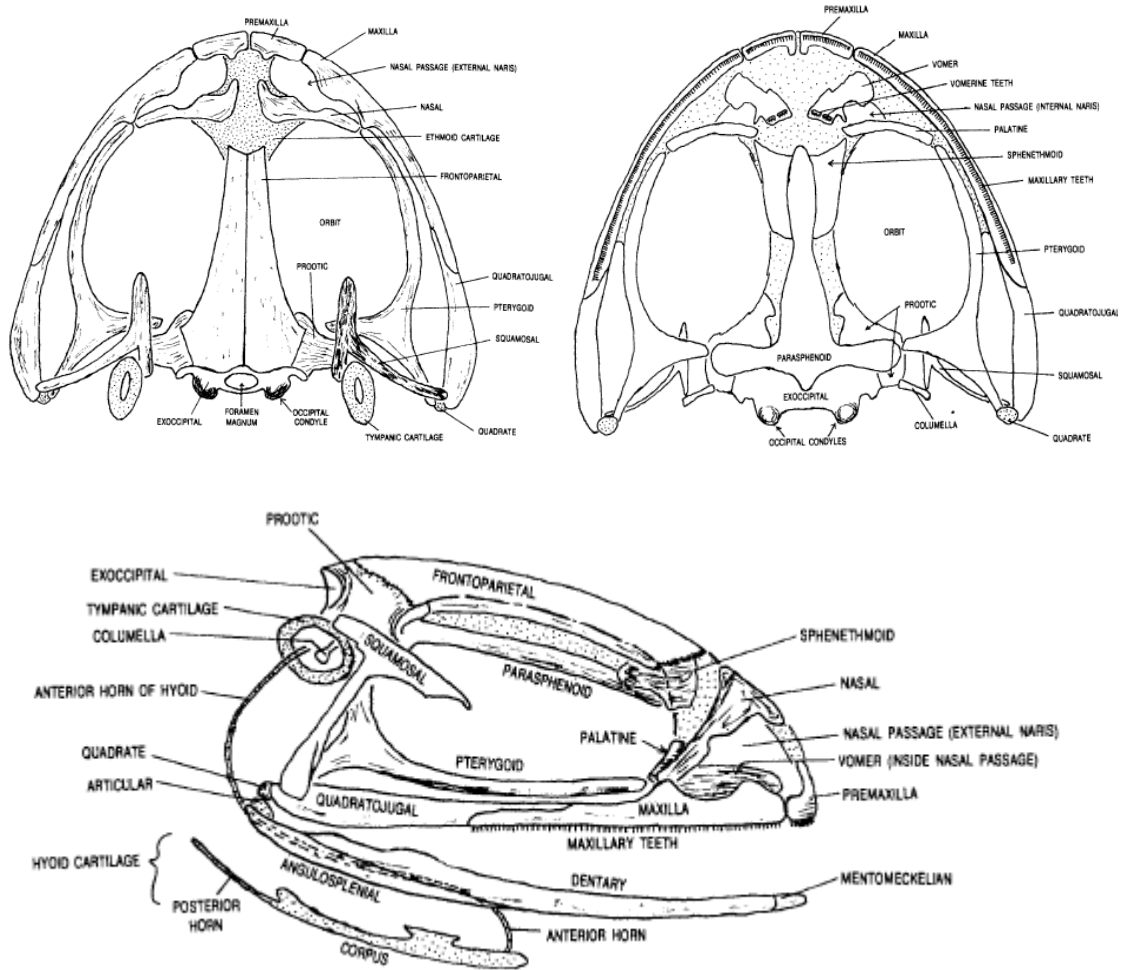


Figura 5.- Cráneo de anuro. Vista dorsal (superior izquierda). Vista ventral (superior derecha). Vista Lateral (inferior) (Minkoff, 1975).

- Premaxilar: constituido por un par de huesos en la porción más anterior de la mandíbula, presenta una serie de pequeños y finos dientes similares entre sí, presenta una serie de procesos dorsales en la porción medial de las narinas.
- Maxilar: constituido por un par de huesos que constituyen la mayor proporción de la mandíbula, posee una serie de pequeños y finos dientes maxilares.
- Nasaes: Son un par de huesos que forman el margen anterior de la gran orbita y el margen posterior de los orificios nasales (coanas).
- Vómer: Es un par de huesos que forman el techo de la capsula nasal y parte de los conductos nasales, cada vómer presenta una pequeña serie de dientes vomerinos.

- Palatinos: Son un par de huesos que pueden ser observados en la vista ventral del cráneo y ubicados en el margen anterior de la órbita. Los palatinos se extienden lateralmente desde la vecindad de los dientes vomerinos hasta entrar en contacto con el maxilar, además están asociados con los nasales y forman el margen anterior de la órbita.
- Pterigoides: Son un hueso par que forma el margen lateral de la órbita, su extremo anterior entra en contacto con el maxilar, nasal y el palatino. En el extremo posterior se expande en una estructura triangular la cual completa la órbita en su margen posterior.
- Cuadradoyugal: Son un par de huesos que corren paralelos a los huesos pterigoides, se extienden posteriormente más allá de los huesos pterigoides hasta la vecindad de la suspensión mandibular.
- Cuadrado: Son un par de elementos que regularmente no se encuentran osificados y forman la parte de la suspensión mandibular uniéndose al hueso articular de la mandíbula.
- Escamoso: Son un par de huesos con forma de “T”. La mayor longitud de la “T” se extiende posterolateralmente hasta la articulación mandibular. La barra cruzada se extiende posteriormente sobre el anillo timpánico y anteriormente hasta la terminación del hueso pterigoides.
- Proótico: Es un hueso par que se extiende desde la porción medial de la barra cruzada del escamoso entrando en contacto con el exoccipital y con el extremo posterior del frontoparietal.
- Exoccipital: Son un hueso par que forma el extremo posterior del cráneo, cada exoccipital posee un cóndilo que se articula directamente con la columna vertebral, entre los exoccipitales se ubica el foramen magnum, un orificio por donde entra la médula espinal uniéndose al cerebro.
- Frontoparietal: Es un largo hueso par que se articula formando el techo dorsal del cráneo entre las dos orbitas.
- Paraesfenoides: Es un largo hueso impar con forma de “T” visible solamente en la vista ventral del cráneo. La barra cruzada de la “T” se extiende a través de la porción posterior del cráneo, donde entra en contacto con el extremo posteromedial de los pterigoides. La mayor longitud de la “T” se extiende en la línea medioventral del cráneo entre las dos orbitas.
- Esfenoetmoides: Es un hueso impar que sólo puede ser observado en vista lateral entre la terminación anterior del frontoparietal y el paraesfenoides. El esfenoetmoides representa la porción osificada de la región etmoidal, la cual es completamente cartilaginosa.

- **Mentón Meckeliano:** Es un hueso par constituido por una pequeña porción del maxilar en su extremo anteriomedial opuesto al premaxilar, es uno de los tres elementos que constituyen la mandíbula.
- **Dentario:** Es un hueso par que constituye la mayor porción de la mandíbula, recibe su nombre ya que es el único elemento mandibular que presenta dientes, pero en algunas ranas pueden carecer de ellos.
- **Anguloesplácnico:** Es un hueso par que corre a lo largo del margen dorsomedial del dentario. En su extremo posterior este hueso se expande en una proyección medial denominado proceso coronoides, en donde los músculos maseteros se insertan.
- **Articular:** Es un hueso par que puede o no estar osificado, está confinado al extremo posterior de la mandíbula en donde se articula con el cuadrado formando la suspensión mandibular.

Esqueleto visceral (figura 5 vista lateral): consiste en aquellos huesos y cartílagos que están asociados con los arcos branquiales. Regularmente se les agregan una serie de elementos asociados con la faringe y sus derivados. Los elementos: mentón meckeliano, articular y cuadrado se describen como parte del cráneo, pero son parte del esqueleto visceral. Además de estos, en el esqueleto viscera se incluyen los siguientes elementos (Minkoff, 1975):

- **Cartílago timpánico:** Es un cartílago par circular que soporta la membrana timpánica o tímpano que a su vez forma la cavidad timpánica en donde se encuentra la columela.
- **Columela:** Es un huesecillo par que se encuentra en la cavidad timpánica, cabe destacar que es el único hueso auditivo de los anfibios.
- **Cartílago hioideo:** Es un elemento impar que tiende a perderse en las preparaciones de esqueleto. Se encuentra en la región faríngea y consiste de un cuerpo aplanado (Corpus), un par de cuernos largos curvados anteriores (cornua anterior) y un par de cuernos cortos posteriores (cuernos tiroideos o cornua posterior). Los cuernos anteriores soportan el aparato hioideo articulándose con los huesos proóticos del cráneo; mientras que los cuernos posteriores se articulan y soportan los cartílagos de la laringe.
- **Cartílagos laríngeos:** Constituyen los elementos que forman la laringe, esta soporta a las cuerdas bucales. Hay dos pares de cartílagos laríngeos: un par anterior de cartílagos aritenoides, y un par posterior de cartílagos cricoides.
- **Cartílagos traqueales:** Rodean el pasaje respiratorio manteniéndolo abierto y previniendo su colapso.

Esqueleto postcraneal (figura 6 y 7): El esqueleto axial postcraneal consiste de la columna vertebral y el esternón siendo todos sus elementos impares, los cuales poseen las siguientes características (Minkoff, 1975):

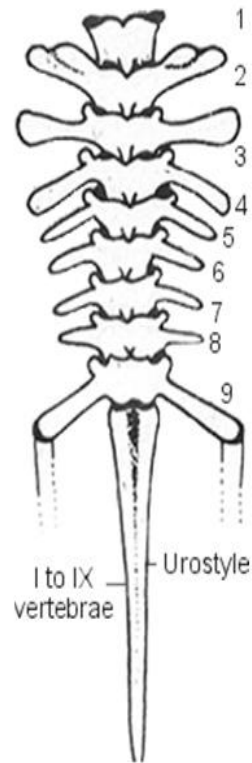


Figura 6.- Vista dorsal de la columna vertebral de anuros (Minkoff, 1975).

- La columna vertebral está muy especializada debido a que el tronco se ha acortado. Generalmente, sólo están presentes nueve vertebrae individuales con un urostilo alargado que se proyecta posteriormente a la columna vertebral. La primera vertebra o atlas está especializada para articularse al cráneo por medio de dos grandes facetas o depresiones, donde se articulan los cóndilos occipitales. El atlas es inusual debido a que carece de procesos transversos, presentes en los demás vertebrados. Los procesos que se extienden de los cuerpos de las vértebras representan costillas fusionadas, siendo más grandes en la tercera y cuarta vertebra, en donde se insertan los músculos. La novena o vertebra sacra presenta un proceso transversal que está especializado para articularse con el ilion de la cintura pélvica, formando la articulación ilio-sacra.

Una vértebra típica consiste en una porción ventral sólida, el centrum; una gran porción dorsal hueca, el arco neural que encierra a la médula espinal. Normalmente, el centrum de las primeras siete vertebras son procélicas, debido a que poseen una concavidad cefálica. La octava vertebra es amficélica con concavidades cefálica y caudal. La novena vertebra o sacra es acélica, careciendo de áreas articulares convexas; en esta zona se articula con el urostilo. El arco neural de cada vertebra posee, además del arco neural, una proyección dorsal denominada espina neural (ausente en el atlas) y dos pares de procesos articulares o zigapófisis que permiten la articulación entre las vértebras. La zigapófisis se ubica anteriormente y presenta caras articulares dorsales y mediales; la zigapófisis se ubica posteriormente con caras articulares ventrales y laterales. La columna vertebral se proyecta más allá de la región sacra en el urostilo, el cual representa una serie de vertebras caudales fusionadas. El urostilo posee una conspicua quilla dorsal y un canal central, hasta su extremo posterior. La medula espinal se extiende dentro del canal constituyendo el filum terminal.

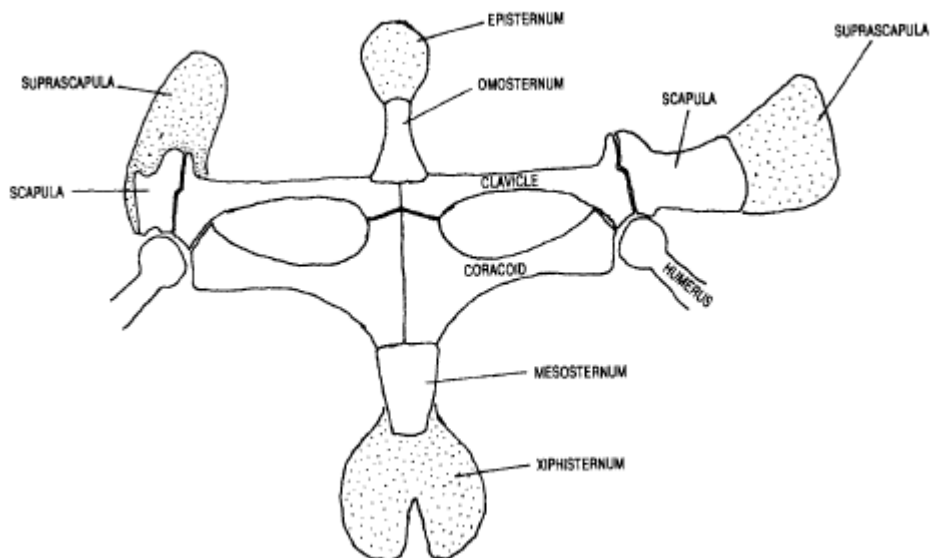


Figura 7.- Esternón y la cintura pectoral (Minkoff, 1975).

- El esternón está compuesto de cuatro huesos que están fuertemente articulados con la clavícula y el coracoides de la cintura pectoral. Proyectándose anteriormente hacia la clavícula se encuentra un hueso impar, el omosternum, que se extiende constituyendo un simple cartílago plano conocido como episternum. Otra proyección hacia la parte posterior desde los huesos coracoides es un hueso impar, el mesosternum, el cual se proyecta en la misma dirección formando un cartílago plano bifurcado conocido como xipisternum. La secuencia anterior-posterior es por lo

tanto: episternum (cartílago), omosternum (hueso), mesosternum (hueso) y xiphisternum (cartílago); la secuencia es interrumpida entre el omosternum y el mesosternum por la cintura pectoral.

Esqueleto apendicular: se divide en pectoral y pélvico, estos presentan las siguientes características (Minkoff, 1975):

Cintura y miembro pectoral (figuras 6 y 7): La cintura pectoral consiste en una serie de huesos y cartílagos que forman un anillo alrededor del cuerpo y proporcionan el soporte de los brazos. En las ranas, la cintura pectoral está firmemente articulada al esternón.

La cintura pectoral consiste en los siguientes huesos y cartílagos pares:

- Supraescapular: Es un ancho cartílago plano colocado dorsalmente que se articula lateralmente a la escapula.
- Escapula: Es un hueso plano dorsal, donde se articula el supraescapular y en cuya porción ventrolateral forma la fosa glenoidea junto con la clavícula y el coracoides.
- Coracoides: Es el elemento más grande y caudal de los elementos pares ventrales, medialmente se articula con la clavícula y contralateralmente con el esternón interrumpiendo la secuencia de sus elementos. Lateralmente forma la fosa glenoidea junto con la clavícula y la escapula.
- Clavícula: Es el elemento más pequeño y cefálico de los elementos pares ventrales, medialmente se articula con el esternón, contralateralmente interrumpe junto con el coracoides la secuencia de los elementos esternales. Lateralmente forma la fosa glenoidea junto con la clavícula y el coracoides.

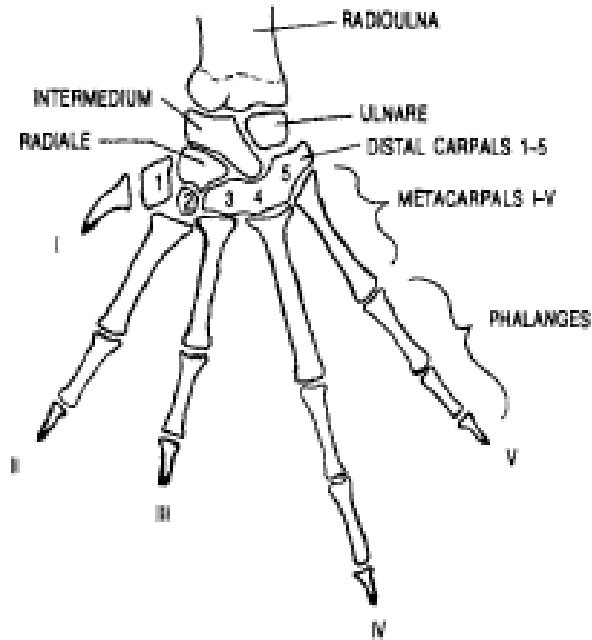


Figura 8.- Carpo, metacarpo y falanges de la rana en vista palmar (Minkoff, 1975).

El miembro pectoral o brazo de la rana incluye los siguientes elementos (Minkoff, 1975):

- **Humero:** Es el hueso más adyacente al tronco, su terminación más proximal, cabeza, se articula a la fosa glenoidea; además, muestra una proyección ventral, la cresta deltoidea, donde se insertan los músculos. En el extremo distal posee una superficie redondeada donde se articula con la radioulna, el cual está flanqueado lateralmente por pequeñas proyecciones conocidas como epicóndilos donde también se insertan los músculos.
- **Radioulna:** Está constituido por la fusión de dos huesos, el radio y la ulna. En el extremo proximal se extiende un proceso conocido como olecranon que rodea el extremo distal del humero y es una zona para la inserción de varios músculos.
- **Carpo:** Muestran seis carpianos: tres elementos proximales denominados radial (en el lado del pulgar), un intermedio y un ulnar (en el lado opuesto al pulgar). Los tres restantes, enumerándolos desde el lado del pulgar, tenemos el primer y segundo carpiano distal, los cuales son individuales, pero del tercero al quinto carpiano distal están fusionados en un solo hueso.
- **Metacarpo:** Es un hueso vestigial que se extiende más allá del primer carpiano distal, representa el primer metacarpiano, correspondiente al pulgar que no está presente. Los metacarpianos restantes se numeran del II al V.

- Falanges: Estos son los huesos de los dígitos. Generalmente, el segundo y el tercer dígito poseen dos falanges cada uno, mientras que los dedos cuarto y quinto tienen tres falanges. Por lo tanto, la fórmula de las falanges de los anuros sería 0-2-2-3-3, donde el cero inicial representa la ausencia de pulgar.

Cintura y miembro pélvico (figura 8 y 9): la cintura pélvica de la rana consiste de los siguientes tres pares de huesos y cartílagos (Minkoff, 1975):

- Ilión: Hueso anterodorsal que constituye la porción más grande de la cintura pélvica. Cada ilión posee una proyección anterior muy alargada que corre paralela al urostilo y se articula con los procesos transversos de la vértebra sacra. Caudalmente forma la fosa acetabular junto con el isquion y el pubis.
- Isquion: pequeño elemento caudal que forma la fosa acetabular junto con el ilión y el pubis.
- Pubis: elemento anteroventral usualmente cartilaginoso que forma la fosa acetabular junto con el ilión y el isquion.

El miembro pélvico o pierna, está muy modificado para el salto y consiste de los siguientes huesos (Minkoff, 1975):

- Fémur: hueso largo ubicado en la posición más proximal de la pierna, su extremo proximal se inserta en la cavidad acetabular de la cintura pélvica. El extremo distal se articula con la tibiofibula.
- Tibiofibula: Está constituido por la fusión de dos huesos, la tibia y la fíbula. El extremo proximal se articula con el fémur, mientras que el distal al tarso.

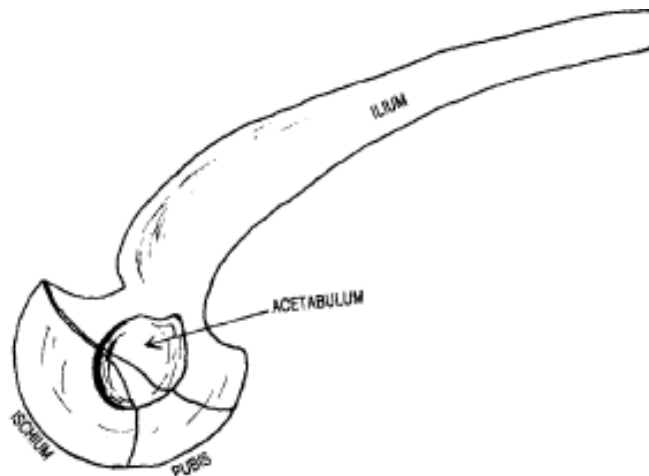


Figura 9.- Vista lateral de la cintura pélvica (Minkoff, 1975).

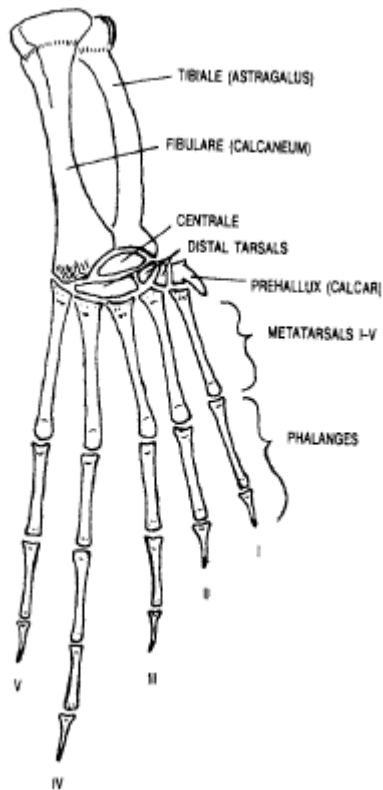


Figura 10.- Vista dorsal del tarso, metatarso y falanges (Minkoff, 1975).

- Tarso: constituido por seis elementos, dos tarsianos proximales que están muy elongados y forman un segmento extra de la pierna; estos son el tibial (astragalus) que por lo general es el más delgado de los dos; se articula en la porción de la tibia y el fibular (calcaneum) por lo general, el más grueso de los dos, se articula en la porción de la tibia. Hay cuatro tarsianos adicionales, están representados por el central, primer tarsiano distal, segundo tarsiano distal y la fusión de los tarsianos tercero y cuarto, pero la homología puede ser incierta.
- Metatarso: además de los cinco metatarsianos (I-V), está presente un pequeño prehallux (calcar) vestigial. Este hueso adicional puede representar un dedo extra, o un hueso sesamoideo formado en el tejido conjuntivo por ser un punto de estrés mecánico.
- Falanges: la fórmula de las falanges del pie de las ranas sería 2-2-3-4-3, el prehallux no se considera.

3. Familia Hylidae

Las ranas pertenecientes a la familia Hylidae son conocidas como arborícolas debido a su hábito trepador, pero algunas tienen hábitos excavadores (*Cyclorana*). Son muy variables morfológica y ecológicamente; algunas son verdes, aunque existe gran diversidad en su pigmentación; generalmente se alimentan de insectos, pero algunas cazan pequeños vertebrados. Se distribuyen por toda las zonas de temperaturas suaves de América, Eurasia Paleártica, el norte de África y Australasia (Faivovich, *et al.*, 2005).

Algunos miembros de la familia Hylidae pueden ser encontradas en los listados faunísticos pertenecientes al periodo Cretácico Tardío, Paleoceno temprano (Sahni, *et al.* 1987) y al Paleoceno superior de Brasil (Estes y Báez, 1985). A pesar de que el registro fósil de la familia es escaso, del más antiguo solamente existen restos desarticulados del ilion y el húmero, estos son de la región de Naskal, India (Prasad y Rage, 1995).

Los primeros restos fósiles que se conocieron de la familia Hylidae en Norte América corresponden al ilion y la tibia-fíbula de *Hyla swanstoni* del Eoceno Tardío, en Canadá (Holman, 1969). Además, existen restos de ilion del Mioceno Medio de Norte América que corresponden a las especies *Hyla miocenica* e *H. miofloridiana* (Holman, 2003). Cabe la posibilidad de que algunos de los restos estén relacionados con los grupos existentes de hílidos holárticos. Si esto es correcto, implicaría que los hílidos han estado presentes en Norteamérica desde hace 15 millones de años (Faivovich *et al.* 2005).

Durante la transición del Oligoceno al Eoceno ocurrieron cambios en la apertura norte del mar Atlántico, lo cual se vio reflejado en la fauna, no había barreras geográficas como el estrecho de Turgai que separara Asia de Europa. Se considera que los géneros *Hyla*, *Bufo*, *Bombina*, y quizás *Pelobates*, podrían ser inmigrantes de Asia. El incremento en la diversidad por migración es un fenómeno transcontinental. Para las familias Bufonidae e Hylidae se asume que se originaron en Gondwana, mientras tanto, la familia Bombanitoridae, pudo haberse originado al este de Laurasia (Sanchiz y Rocek, 1996).

Las características osteológicas establecidas para los miembros de la familia Hylidae resaltan que en el cráneo cuentan con huesos palatinos y frontoparietales pares. La columna vertebral tiene ocho vértebras presacras con centros holocordales y todas son procélicas. Los procesos transversos pueden estar

ligeramente o medianamente expandidos. Las vértebras tienen articulación bicondilar con el urostilo. Los organismos post metamórficos no cuentan con costillas en las vértebras presacras (Vitt y Caldwell, 2014). La cintura pectoral tiene una forma primitiva, es arciferal; esto quiere decir que los huesos de la porción media ventral se sobreponen pero tienen movimiento independiente (Havelková y Rocek, 2006; Roots, 2006) y están unidas por un cartílago delgado que actúa como puente (Duellman y Trueb, 2015). El fibular y el tibial están fusionados en los extremos distales y proximales. Además, cuentan con un cartílago intercalar entre la penúltima falange y la terminal de cada dígito (Manzano *et al.* 2007), la cual tiene forma de punta en las especies excavadoras y en las arbóreas termina en forma de discos adhesivos (Vitt y Caldwell, 2014).

4. Clasificación de *Hyla eximia* Baird, 1854

La clasificación de la *Hyla eximia* de acuerdo a la CONABIO (2011) es:

Reino Animalia Linnaeus, 1758
Phylum Craniata Linnaeus, 1758
Subphylum Craneata G. Cuvier, 1812
Clase Amphibia Gray, 1825
Orden Anura Fischer von Waldheim, 1813
Familia Hylidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Hylinae Rafinesque, 1815
Género *Hyla* Laurenti, 1768
Especie *Hyla eximia* Baird, 1854

5. Características generales de *Hyla eximia* Baird, 1854



Figura 11.- Fotografía de *Hyla eximia*, tomada de: Ron Savage, https://www.flickr.com/photos/sierra_vista_images/

Etimología

El nombre específico de *H. eximia* proviene del latín *eximius* que significa excelente (Arranz, 2005).

Morfología

Es una rana pequeña (figura 11), con adultos que poseen de 19-56 mm de longitud hocico-cloaca (LHC). Poseen un dorso de color verde o marrón, pero pueden ser doradas, bronceadas o blancas ventralmente en la ingle y los muslos. *H. eximia* carece de manchas en la cabeza y la espalda, pero tiene franjas de color marrón a negro u oscuro que van desde la punta del hocico, pasan por el ojo a manera de antifaz y a lo largo del cuerpo, a veces fragmentándose en puntos hacia la parte posterior. Sus cojinetes están presentes pero son pequeños, y los dedos de los miembros pélvicos tienen vestigios de una membrana interdigital que no cubre más de 2/3 de cada uno. Además, los dígitos presentan discos adhesivos a las superficies, característica de la familia Hylidae. El dimorfismo sexual se ve reflejado en que los machos son más pequeños en etapas adultas y presentan pequeños sacos vocales que les ayudan a amplificar el sonido del canto durante las temporadas reproductivas. Los machos no presentan excrescencias nupciales en temporadas reproductivas, a pesar de que el prepollex es alargado. Los

renacuajos de *H. eximia* poseen el dorso de color marrón con pequeñas manchas 'plateadas o doradas'. Las colas de los renacuajos pueden tener manchas oscuras en su base (Duellman, 1970).

Hábitat

Se encuentra en la vegetación correspondiente a bosques de roble, pino o de pino-abeto en los EE.UU. y en mezquiales, matorrales, bosques de pino-encino (Duellman, 1970), pastizal inducido, así como zonas agrícolas temporales y permanentes en México. Viven en el suelo, así como en arbustos y árboles, también se reportan cerca de lagos, lagunas y las partes en las que la corriente del agua en los arroyos es lenta (Rodríguez, et al. 2014)

Ciclo de Vida

La reproducción ocurre a partir de junio a agosto, provocada por las lluvias monzónicas del verano. El desarrollo de las larvas se lleva a cabo en lagos y lagunas cubiertas de hierbas poco profundas, a menudo en prados. Probablemente comen algas, restos orgánicos y tejidos vegetales. Las ranas adultas se alimentan de insectos, arbustos y hierba densa en torno al agua, pero están inactivas la mayor parte del año (Duellman, 1970).

Comportamiento

Es principalmente nocturna, pero los machos de esta especie a veces croan durante los días de lluvia. Su croar es corto, de notas bajas, que pueden llegar a ser chillantes. Estos sonidos pueden aparecer hasta 40 a 150 veces por minuto, y durar sólo medio segundo o menos, no obstante se les cataloga como lentos (50 Hz). La tasa del llamado varía dependiendo del individuo y de la temperatura (Duellman, 1970; Rodríguez *et al.* 2014).

Distribución geográfica

Puede ser ubicada en las montañas del este de Arizona y el oeste de Nuevo México, y más al sur, en la Sierra Madre Occidental, la Mesa Central, el Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre Oriental, México. Estas ranas están típicamente presentes en elevaciones 300-2900 msnm (Ochoa, *et al.*, 2006) (figura 12).



Figura 12.- Área de distribución potencial de la *Hyla eximia*, de acuerdo a Ochoa, y sus colaboradores (2006).

Estado de conservación

Las poblaciones de *Hyla eximia* no están bajo amenaza (Hammerson y Canseco, 2010). Así mismo, la especie no está incluida en la NOM-059-SEMARNAT-2010.

6. Complejo de especies “eximia”

Un complejo de especies es definido como un conjunto de especies que están aisladas y cercanamente relacionadas, pero sus miembros pueden representar a más de una especie dado que sus características son muy similares (Fegan y Prior, 2005). Li y colaboradores (2015), por medio del análisis de 4 genes mitocondriales y un gen del núcleo, consideran que el complejo de especies “eximia” está constituido por: *Hyla arenicolor* (Cope, 1886); *Hyla euphorbiaceae* (Günther, 1859); *Hyla eximia* (Baird, 1854); *Hyla plicata* (Btocchi, 1877); *Hyla walkeri* (Stuart, 1954) e *Hyla wrightorum* (Taylor, 1939). Dadas las características de este grupo, se puede afirmar que cada una de las especies es una rama divergente de un grupo monofilético en el que ha ocurrido un proceso de

especiación y en el que el aislamiento reproductivo solamente ha hecho que una de ellas tenga características morfológicas que son un reflejo de los hábitos y hábitat (*H. arenicolor*) muy diferentes a las especies restantes, las cuales podrían ser consideradas como especies crípticas en las que aún no se han estudiado las diferencias osteológicas.

7. Alometría

La alometría es utilizada para estudiar la evolución morfológica dentro de una especie. Gayon (2000) menciona que el término alometría se utilizaba para designar los cambios en las dimensiones relativas de las partes de un organismo que están correlacionadas con cambios en el tamaño total. También, menciona que existen variantes del concepto. Nosotros trabajaremos con el concepto propuesto por Stephen Jay Gould en 1966, el cual es usado para designar las diferencias en las proporciones correlacionadas con cambios en la magnitud total del organismo, en este caso la longitud-hocico-cloaca (LHC) con alguna de las características de interés medida. Existen diferentes tipos de alometría; nosotros utilizaremos la alometría estática o alometría intraespecífica, la cual refleja la variación del carácter medido entre los miembros de una sola población que se encuentran en la misma fase ontogenética, en este caso el estado adulto, pero que presentan diferentes tamaños.

La función que se utiliza para evaluar la variación de los caracteres medidos corresponde a:

$$y=bx^{\alpha} \text{ (Huxley, 1924).}$$

El análisis alométrico permite medir el cambio en las proporciones de una estructura ósea en comparación a su magnitud total (LHC) y descomponer la variación de estas. Del análisis pueden resultar tres tipos de alometría, que bien puede ser positiva, negativa o isométrica. De acuerdo a los valores obtenidos que resulten del análisis entre dos elementos, si la alometría es positiva la tasa de crecimiento de la estructura es mayor en proporción a la magnitud con que se compara. En cambio, si es negativa, la tasa de crecimiento de la estructura es menor. Y, si la relación es isométrica la tasa de crecimiento de las estructuras son similares (Gersenowies, 2007). Por lo tanto, a partir de los coeficientes alométricos se puede saber qué cambios ocurrieron en la etapa adulta de los individuos analizados.

8. Antecedentes

Baird (1854) describió nuevos géneros y especies de ranas Norteamericanas; dentro de las especies descritas se encontraba *Hyla eximia* y fue el primer autor que otorgó las principales características externas de la especie y sin presentar medidas, otorgó una medida aproximada al cuerpo de esta especie, así como a sus extremidades, pues menciona que: “*la tibia no es la mitad de la longitud del cuerpo, el pie no es más largo que el brazo y el cuerpo mide alrededor de una pulgada*”.

Chantell (1968) extrajo y describió los elementos óseos de 8 especies del género *Pseudacris*. Dividió a las especies en dos grupos osteológicos, en el primer grupo, compuesto por *P. streckeri*, *P. ornata*, *P. clarki* y a la extinta *P. nordensis* encontró una mayor variación entre los huesos que componen el cráneo (etmoides), el esqueleto visceral (complejo hiolaringeo), esqueleto axial (atlas) y apendicular; la variación en estos huesos ayudó a identificar las diferencias entre *P. streckeri*, *P. ornata* y *P. clarki*. El segundo grupo estaba compuesto por *P. triserata*, *P. brimleyi*, *P. brachyphona* y *P. nigrita*. De igual manera, a pesar de que las características osteológicas de este grupo fueron bastante homogéneas, la variación fue notoria en el paraesfenoides, la escápula, el húmero, el sacro y el ilion; las cuales fueron suficientes para distinguir a las especies del segundo grupo. Concluye que las proporciones en la longitud y el ancho de la escápula y la vértebra sacra son características que distinguen a las especies y/o a los grupos de especies. La proporción de la escápula en *P. streckeri* + *P. ornata*, difirió notablemente de las otras especies del género *Pseudacris*. Así, estas características sirvieron para distinguir las de las del género *Acris*. Las proporciones obtenidas fueron suficientes para delimitar a las especies que representan a *Pseudacris*, los cuales difieren significativamente de las proporciones intermedias. Y, finalmente que los patrones geográficos de la especie no se correlacionan con la variación osteológica con las que se delimitó a las subespecies.

Altig (1969), describió y comparó la osteología del cráneo de tres especies del género *Rana* en etapa adulta, además, examinaron los patrones del crecimiento y desarrollo de los elementos óseos que componen el cráneo. Esto se llevó a cabo por medio de la técnica de tinción diferencial y aclaramiento de 10 especímenes de la especie *Rana pretiosa*, 100 de *R. cascade*, y 115 de *R. aurora*. Encontró que las diferencias entre las tres especies analizadas radica en que en *R. pretiosa* y *R. aurora* presentan una mayor longitud; el hueso paraesfenoides aparecía tempranamente junto con los exoccipitales y los frontoparietales. En cambio, en *R. cascadae* los mismos elementos aparecieron 3 estadios después. *R. pretiosa* y *R.*

aurora alcanzan longitudes superiores a 90 mm y *R. cascadae* un máximo de 70 mm. Concluye que la longitud del cráneo de *R. cascadae* y *R. pretiosa* es menor que la de *R. aurora*, esta última muestra una cabeza más grande en relación con el cuerpo. Esto podría indicar que tiene una mayor tasa de crecimiento; no obstante, en *R. pretiosa* y *R. cascadae* muestran mayor tasa de crecimiento en otras estructuras además del cráneo. Los patrones de crecimiento de las longitudes del cráneo, la proporción entre la longitud del cráneo y LHC, parecen ser similares entre *R. pretiosa* y *R. cascadae*. Las interrupciones en el desarrollo se observaron en las cápsulas óticas, en la calcificación extracraneal, en la cercanía entre los exoccipitales y prevomerres, respectivamente, que están totalmente formados al final del desarrollo.

Duellman (1970) recopiló la información de los hílidos de América Media (México y Centroamérica) describiendo las características necesarias para su posterior identificación; así como proveer y evaluar las relaciones filogenéticas de los géneros y especies presentadas con un enfoque basado en la distribución geográfica. Dentro de las especies analizadas se encuentra *Hyla eximia*; la descripción osteológica señala que el cráneo está pobremente osificado. Además, de una muestra de 25 individuos machos que pertenecen a una población de Jalisco, la LHC promedio de la muestra es de 27.8 mm; concluye que las proporciones calculadas no mostraron diferencias significativas entre los machos y las hembras, no obstante, existe una ligera variación en los tamaños y proporciones a través del rango en la especie.

Duellman y Hillis (1987) nombraron tres nuevas especies dentro del género *Gastrotheca*. Para esto, analizaron 1465 especímenes en etapa subadulta, 33 esqueletos, 130 renacuajos y 26 individuos en etapa juvenil. Además, complementaron un análisis electroforético con un análisis morfométrico en el que sometieron a un análisis multivariado 16 medidas morfológicas de 556 individuos adultos. De los datos morfométricos, encontraron diferencias en el diámetro del disco de los dedos y en la longitud de la tibia; en *G. espeletia*, *G. pseustes* y en *G. riobambae*, estos elementos son más pequeños. La variación entre las especies corresponde a su distribución geográfica, la cual fue más notoria entre *G. riobambae* y *G. pseustes*. Concluyen que las especies que pertenecían al bosque mesófilo de montaña, *G. orophylax* y *G. plumbea* formaron un subgrupo diferente, la relación filogenética entre estas especies se basó en los datos obtenidos de los productos enzimáticos, por las similitudes morfológicas y por su historia de vida con desarrollo directo. Las crestas en los cráneos y el hocico puntiagudo son interpretados como autapomorfías. Por lo tanto, el desarrollo directo es característico de algunos miembros del género *Gastrotheca* que puede haber

ocurrido en el linaje que dio lugar al género *Gastrotheca* de los Andes. La reversión al desarrollo directo puede ser característico del linaje y para varias especies del género.

Púgener y Maglia (1997) describieron el desarrollo osteológico y el esqueleto de individuos adultos de *Discoglossus sardus*. Para este estudio utilizaron 21 larvas que fueron clasificadas de acuerdo a la tabla de desarrollo propuesta por Gosner (1960). Los especímenes fueron teñidos diferencialmente de acuerdo con la técnica propuesta por Taylor y Van Dyke (1985) para poder observar las estructuras que se forman durante el desarrollo del sistema esquelético. La muestra representa casi todos los estadios del desarrollo excepto el 34 y el 41. De la etapa adulta analizaron un espécimen teñido diferencialmente, un esqueleto seco y una radiografía. También examinaron especímenes de las especies *D. pictus*, *D. galganoi* y *D. jenneae*. Al analizar el cráneo encontraron que el neopalatino no está presente en la especie. La fontanela frontoparietal está descubierta, es decir es muy amplia. Los primeros huesos en osificarse son el paraesfenoides, el frontoparietal y los exoccipitales. El clímax de la metamorfosis fue observado en el estadio 41; en esta etapa se forman los cartílagos nasales, el premaxilar, los nasales, el maxilar, los vomers y el septomaxilar. Para el estadio 45-46, la mayoría de los elementos postcraneales están osificados, a excepción de los huesos proóticos, el esenoetmoides, los pterigoides, el mentón meckeliano y los carpos. Concluyen que durante el desarrollo de los especímenes observaron diversos caracteres propios de la especie, como el primer metacarpo, la falta de un hueso neopalatino, la presencia del epipubis, y la apertura de un foramen en la pared lateral del condrocraqueo. Estos caracteres podrían dar información filogenética del grupo. En la mano, parece que dentro del género *Discoglossus* existe una condición única. Al menos en *D. sardus*, *D. jenneae* y *D. pictus*, el prepollex está expandido y el metacarpo del dígito II está alargado con una cresta bien desarrollada. Mencionan, además que esto no está reportado para ningún otro discoglósido; por lo tanto, a este carácter se le adjudica a un conjunto complejo de adaptaciones para el amplexo, además de que también observaron excrecencias nupciales en el prepollex y en los dígitos II y III.

Vences y colaboradores (1998) analizaron la osteología de las especies conocidas del género *Mantella*, identificaron los caracteres compartidos y los que permiten diferenciarlas. Los especímenes fueron eviscerados y posteriormente teñidos diferencialmente siguiendo el método propuesto por Dingerkus y Uhler (1977) con modificaciones de Plösch (1991) y Vences (1996). Encontraron que los tres caracteres osteológicos que pueden ser usados para distinguir a *Mantella* de *Mantidactylus* son: 1) El maxilar y el premaxilar no tienen dientes en *Mantella*; 2) el

escamoso tiene un proceso zigomático reducido; 3) La parte anterior del proceso hial forma un arco completo. Estos caracteres se deben de considerar como derivados y pueden apoyar la monofilia del grupo. Concluyen que se pueden proponer 4 caracteres que pueden ser adecuados para el análisis filogenético intragenérico. La variación de los caracteres es consistente y variable entre las especies. En la cintura pectoral observaron que los estados de carácter podían ser de la siguiente manera: 1) la forma del esternón puede ser bifurcada o no. En el cráneo, 2) el tamaño de los nasales, pueden ser: a) poco separados, pues el espacio entre ellos es menor al 30 % del ancho del nasal, b) ampliamente separados, el espacio entre ellos está entre el 30 y 80 % del ancho del nasal y c) los nasales están extremadamente separados y muy pequeños, el espacio es mayor al 100 % del tamaño del nasal; 3) tamaño del esfenotmoide puede ser: a) dorsalmente pequeño, no se traslapa con los nasales, ventralmente reducido, forma de U, b) elemento largo, dorsalmente se traslapa con los nasales, ventralmente con el paraesfenoides; 4) forma del paraesfenoides, a) proceso anterior cóncavo con una muesca en la parte media, b) proceso anterior termina derecho y truncado, c) proceso anterior termina en punta y convexo. Finalmente, la monofilia del grupo está basada en la forma del esternón.

Ron y Pramuk (1999) describieron las especies *Osteocephalus planiceps* y *O. lepreurii* que habitan en el bosque tropical de la selva amazónica de Perú y Ecuador. Además de realizar las descripciones tomaron las medidas con un calibrador vernier con precisión de 1 mm. El análisis multivariado fue aplicado a 8 variables morfológicas: LHC, longitud de la cabeza, amplitud de la cabeza, diámetro del ojo, diámetro del tímpano, longitud del fémur, longitud de la tibia y longitud del pie. Todas las variables fueron transformadas a logaritmos. Posteriormente, llevaron a cabo regresiones lineales entre todas las variables y la LHC. El análisis fue aplicado a la LHC y a los residuos de las regresiones con otras variables. Encontraron que las diferencias osteológicas entre *O. yasuni* y *O. planiceps* radican en que *O. yasuni* presenta una mayor exocitosis de los huesos nasales, esfenotmoides y frontoparietales. En *O. planiceps*, el esfenotmoides está más expuesto dorsalmente. Concluyeron que las diferencias encontradas en los caracteres osteológicos no respaldan la monofilia del género dado que las comparten con otros géneros y podrían ser tomadas como sinapomorfías de un clado más extenso.

Babik y Rafinski (2000) reanalizaron el grado de variabilidad morfológica tomando como base 11 medidas patrón en las poblaciones de *Rana arvalis* desde Polonia hasta las partes bajas en las que se distribuye la especie en el centro de Europa, incluyendo las poblaciones aisladas de los Cárpatos Rumanos; además analizaron

la diferenciación genética de las muestras por medio de análisis electroforéticos de aloenzimas con el objetivo de comparar los patrones morfométricos con la diferenciación genética entre las poblaciones. Colectaron 319 individuos de tres regiones geográficas diferentes: Polonia, Hungría y los Cárpatos Rumanos. Los especímenes fueron medidas con calibrador vernier con 0.1 mm de precisión. Los autores no encontraron diferencias significativas en el tamaño del cuerpo entre las tres regiones geográficas. Una muestra de las ranas colectadas al norte de los montes Cárpatos fue más grande y mostró diferencias interpoblacionales considerables en el tamaño del cuerpo. El tamaño promedio del cuerpo en las muestras de Polonia mostraron un rango de 39.8 a 50.2 mm, mientras que las muestras de Hungría de 42.2 a 50.1 mm. El tamaño del cuerpo de los individuos de *R. arvalis* de Rusia también mostraron mucha variación. Las diferencias en las medidas describieron cambios en la forma de la cabeza que no contribuyen significativamente a la variación entre el grupo. Concluyeron que los resultados del estudio indican que la diferenciación morfométrica no concuerda con la diferenciación genética y es más probable que sea un resultado, al menos en cierta medida, de plasticidad fenotípica. La diferenciación de las subespecies *R. a. wolterstorffi* como un taxón separado basado solamente en el tamaño del cuerpo y las proporciones del mismo se debería de abandonar y el nombre debe ser tratado como una sinonimia.

Richards e Iskandar (2000), describieron una nueva especie del género *Oreophryne*. Para esto tomaron medidas con un vernier con una precisión de 0.1 mm y con un micrómetro ocular. Las medidas que tomaron fueron: longitud-hocico-cloaca (LHC), longitud de la tibia (LT), ancho de la cabeza en el ángulo de la mandíbula (AC), longitud de la cabeza (LC), tomada desde el ángulo de las mandíbulas hasta la punta del hocico, diámetro del ojo (DO), distancia inter narina (DIN), distancia del ojo a la narina (DON) y distancia del hocico a la narina (DHN). Encontraron que los adultos alcanzan una LHC de 11.5 mm. Las piernas son cortas, la tibia mide menos de la mitad de la LHC. Los dedos de la mano y de los pies son cortos, sin membrana interdigital. Las puntas de los dedos están ligeramente hinchadas pero no cuentan con un disco terminal, este carácter podría ser derivado dentro del género. Las clavículas están presentes pero reducidas en tamaño. No cuenta con dientes en el vómer. Presenta dos crestas palatinas transversales. Concluyeron que los adultos de *Oreophryne minuta* son dentro del género la especie más pequeña. La reducción del primer dedo podría ser un carácter derivado que podría estar asociado al tipo de hábitat.

Trueb y colaboradores (2000) describieron en detalle la osteología de *Pipa pipa* durante la ontogenia de los elementos craneales. Analizaron 24 especímenes en

estado embrionario, y siguieron su ontogenia a través del estadio juvenil y subadulto. Midieron la longitud del cuerpo y el ancho de la cabeza. Los especímenes fueron preparados por medio de la técnica de tinción diferencial propuesta por Wasserug (1976). Encontraron que el cráneo de *Pipa pipa* tiene una forma característica de cuña, el cual es aproximadamente 1.5 veces más ancho que largo y es extremadamente aplanado; la altura media orbital del cráneo es alrededor 1/10 de la longitud del cráneo. El clímax en la metamorfosis ocurre cuando los especímenes tienen entre 11.4 y 12.5 mm de LHC, cuando la cola fue completamente reabsorbida. La mayoría de las partes del esqueleto post-craneal comienzan a osificarse después de este clímax, a excepción de la cintura pectoral. En el cráneo están ausentes el cuadradoyugal, mentón meckeliano, vómeres y neopalatinos. Consideran que durante la metamorfosis ocurren transformaciones alométricas que involucran un incremento en el tamaño de las cápsulas óticas, el desarrollo de la crista parotica, y una aparente aceleración en el alargamiento de las áreas orbitales y rostrales del cráneo que son relativas a su altura. Esto da como resultado que el cráneo de los especímenes adultos sea extremadamente aplanado. Estos cambios podrían estar correlacionados con un incremento en la longitud de la mandíbula y con el desarrollo de una forma sigmoidea anterior al área articular. Además, los elementos craneales se fusionan unos con otros conforme incrementa el tamaño, frontoparietales, proóticos y exoccipitales desarrollan crestas como resultado de la acumulación de hueso en las últimas etapas del desarrollo. Sugieren que el cráneo parece representar la culminación de una tendencia evolutiva en la cual se aplanan, se hiperosifican y se alarga el hocico, lo cual puede ser un resultado de tres mecanismos durante el desarrollo: paedomorfosis, hiperosificación y una aceleración prolongada del desarrollo del hocico en relación al desarrollo del resto del esqueleto. Concluyen, que la importancia de los estudios acerca del desarrollo de los anuros radica en que ayudan a dilucidar las relaciones entre la variación ontogenética, heterocronía, homologías y filogenia.

Sheil y Mendelson III (2001) describieron una nueva especie del género *Hemiphractus* y redescubren una nueva diagnosis para *H. jonsoni*. Las medidas del cuerpo fueron tomadas con una regla de metal y un calibrador vernier digital con precisión de 0.1 mm. Al comparar la nueva especie: *Hemiphractus helioli* con las demás especies del género *Hemiphractus*, fue posible identificar los caracteres que permitieron diferenciarla. Los caracteres distintos de *H. helioli*, *H. bubalus*, *H. johnsoni* y *H. proboscideus* fueron: vómer sin dientes pediculados con 12 a 13 odontoides serrados; esfenotmoides sin estar expuesto entre los nasales y los frontoparietales; margen dorsal del ilion no está aserrado. Concluyeron que en *H. fasciatus* y en *H. scutatus*, el arco post-orbital es relativamente ancho y está

formado por una expansión medial del margen de la rama ótica del escamoso, anterior y posteriormente se contactan por una expansión del margen dorsolateral del frontoparietal.

Smith y Noonan (2001) describieron otra nueva especie del género *Osteocephalus*. Tomaron medidas del diámetro del tímpano, ojo, longitud de la cabeza, pie, tibia, LHC, ancho de la cabeza y distancia interorbital. Agregaron las siguientes medidas: distancia entre las narinas, distancia del hocico, distancia de la órbita a la mandíbula, distancia de la narina a la mandíbula, ancho de las coanas, longitud del fémur, longitud del brazo, longitud de la mano, distancia interfascicular, longitud de los tarsos y ancho de los discos de los dedos 3 y 4. Las longitudes fueron tomadas del lado derecho de cada espécimen. El cráneo fue removido y aclarado diferencialmente. Para la descripción del cráneo siguieron la metodología propuesta por Duellman y Trueb (1970). La nueva especie fue nombrada *Osteocephalus exophthalmus*, tiene un tamaño promedio de 32.7 mm. Encontraron que el cráneo es ligeramente más ancho que largo; el hocico es redondeado en vista dorsal; la superficie dorsolateral de los nasales es ligeramente exostosada con un patrón reticulado irregular. El esfenotmoides prenasal, internasal y dérmico está ausente. Los septomaxilares fueron clasificados como tipo II de acuerdo a Trueb (1970). Concluyeron que las características osteológicas del cráneo permitieron diferenciarla de las demás especies del mismo género.

Eliosa (2002), reanalizó el estatus taxonómico de las poblaciones de *Hyla eximia*, dentro del estudio analizó la osteología de 7 especímenes de diferentes estados de la república (Chihuahua, Jalisco, San Luis Potosí, Querétaro, Hidalgo, Puebla y Guerrero); los ejemplares fueron aclarados y teñidos por medio de tinción diferencial usando la técnica de Simmons y Van Horn (1971) y Wasserug (1976); encontró que la muestra analizada no mostró diferencias significativas en los elementos del esqueleto craneal, axial y apendicular; del análisis morfométrico concluye que existe una ligera diferenciación en los 11 caracteres tomados en cuenta en el análisis de componentes principales en 11 muestras, las cuales no fueron suficientes para reconocer la variación intraespecífica.

Canseco y colaboradores (2002) describieron una nueva especie del género *Hyla* del bosque de encino de la Mixteca Alta, Oaxaca. Colocaron a la especie en el grupo fenético *Hyla bistincta*. Las medidas para realizar la diagnosis fueron tomadas con un calibrador vernier con precisión de 0.1 mm y utilizaron la terminología propuesta por Duellman (1970). Examinaron series de 8 especímenes adultos y 5 renacuajos. Encontraron que en el cráneo *Hyla ameibothalame* no cuenta con cuadradoyugal, tiene el prepollex osificado, pues

sostiene la excrecencia nupcial en los machos adultos. Concluyeron que las características que presentaron los elementos óseos del cráneo permitieron diferenciarla de otras especies de los grupos de especies: *eximia* e *bistincta*.

Sanchiz y colaboradores (2002) realizaron una comparación descriptiva de las características osteológicas de dos especies del género *Pelodytes*. La muestra con la que trabajaron consta de especímenes completos desarticulados y de preparaciones teñidas realizadas de acuerdo al procedimiento de Dingerkus y Uhler (1977) junto con el de Wasserug (1976). Para el estudio de las heterocronías siguieron el procedimiento para llevar a cabo el análisis alométrico propuesto por McKinney (1988) y la nomenclatura de Reilly *et al.* (1997). Algunos de los elementos que componen el cráneo no mostraron regresiones significativas; es decir, no se observó una perturbación heterocrónica, la forma no cambia su dirección durante la trayectoria de crecimiento en la etapa adulta. Otros elementos del cráneo, de la columna vertebral y los elementos de las cinturas tanto pélvica como escapular, que además no tuvieron un valor alométrico cuantificado, muestran una clara hipomorfosis en *P. ibericus*. Las diferencias en el esqueleto apendicular están basadas en perturbaciones de pre y post-desplazamiento. El post-desplazamiento se observó en *P. punctatus*. Concluyen que con base en las diferencias osteológicas se pudieron identificar los factores que influyeron en la evolución de los elementos, entre estos están los ontogenéticos, pues existe una base biológica que explicaría la disminución en la osificación del cráneo y de la columna vertebral entre las especies caucásicas e ibéricas; aunque esta diferencia se observó en *P. ibericus* con respecto a *P. punctatus* en la mayoría de los rasgos analizados. Afirman que en la morfología más derivada que corresponde a *P. punctatus*, los apéndices son más delgados que en *P. ibericus*, pues los de los últimos son más robustos y cortos.

Barrio y Fuentes (2003) describieron una nueva especie del género *Stefania*. Tomaron las medidas con una regla de 0.1 mm de precisión. Las medidas que consideraron corresponden a las longitudes patrón: LHC, longitud de la tibia, longitud del fémur, longitud de la fíbula, longitud de la mano, ancho de la cabeza, longitud de la cabeza, distancia entre narinas, anchura del párpado superior, distancia interorbital, distancia del ojo a la fosa nasal, diámetro del ojo, diámetro del tímpano, anchura del disco del tercer dedo, anchura del disco del cuarto dedo, profundidad del cráneo, distancia entre el extremo anterior del ojo a la punta del hocico, distancia del tímpano al ojo, longitud del primer dedo y longitud del segundo dedo. Encontraron que la nueva especie, que fue denominada *Stefania breweri*, presenta un tamaño medio con una LHC de 49.6 mm. El cráneo está bien

osificado. El esfenotmoides está en contacto con los nasales y los frontoparietales. La crista parótica está fusionada totalmente con los exoccipitales y los frontoparietales. La rama zigomática del escamoso está en contacto con el maxilar. Concluyeron *S. breweri* pertenece al grupo de *S. evansi* de Rivero, debido a que las proporciones en la cabeza son similares, así como por la elevación en la que se distribuye su hábitat.

Günther (2004) describió dos nuevas especies del género *Litoria* encontradas en Papua, Indonesia. Los especímenes capturados fueron fijados en formol al 2%. Un espécimen de cada especie fue teñido y aclarado con la técnica de doble tinción. Las medidas fueron tomadas con un calibrador vernier (> 10 mm). Midieron 15 caracteres que corresponden a las longitudes patrón. Encontraron que *Litoria verae* es una especie de tamaño medio, los machos tienen una LHC promedio de 35 mm, las hembras son más grandes con 40.8 mm. Las características osteológicas que observó fueron: frontoparietales cortos, fusionados posteriormente a los huesos ótico-occipitales, fontanela frontoparietal cuadrada; esfenotmoides ancho, parcialmente dividido anteriormente, proceso posterior sobrepuesto por los frontoparietales; los nasales están frente al esfenotmoides y están separados uno del otro; la rama zigomática del escamoso es más corta que la rama ótica; no tienen cuadradoyugal. Los maxilares y premaxilares cuentan con dientes fuertes; proceso palatino bien desarrollado; prevomerres son frágiles sólo con algunos dientes. En la otra nueva especie descrita como *Litoria umarensis*, los machos tienen una LHC de 26 a 30 mm, las hembras tienen 33 mm; la cabeza es más ancha que larga, las narinas están ampliamente separadas, más que en *L. verae*; el frontoparietal está fusionado al esfenotmoides; la rama ótica del escamoso es más larga que la zigomática y está fusionada a la crista parótica a través de un puente cartilaginoso; los prevomerres están débilmente desarrollados, cuentan con un proceso dentífero rudimentario que no penetra la piel. Concluyó que las características de los elementos del cráneo permitieron diferenciarlas de las demás especies del género.

Sheil y Alamillo (2005) compararon la osteología de la especie arbórea *Phyllomedusa vaillanti* en etapa adulta con la especie terrestre *P. atelopoides*. En total, analizaron 16 especímenes de *P. vaillanti* y *P. atelopoides*, dos en estado adulto fueron desecados; 4, también en estado adulto, fueron teñidos diferencialmente y aclarados. La LHC de los especímenes post-metamórficos fueron medidas con un vernier digital de 0.01 mm de precisión. Las técnicas utilizadas para teñir los especímenes corresponden a las propuestas por Taylor y Van Dyke (1985) y por Wasserug (1976). Encontraron que la característica más notoria que pudieron observar entre estas dos especies es que el grado de

desarrollo de los huesos frontoparietales es diferente. Concluyen que el cambio en la morfología es debida a los hábitos y al estilo de vida de cada especie; *P. vaillanti*, tiene un cuerpo alargado y delgado con apéndices que cuentan con manos y pies bien adaptados para maniobrar entre la vegetación. *P. atelopoides* tiene apéndices más cortos, una columna corta y tosca, así como una cabeza robusta, esta morfología está relacionada con hábitos terrestres.

Maglia y colaboradores (2007) describieron la morfología del esqueleto, los patrones post-metamórficos del desarrollo y la variación intraespecífica en *A. crepitans*. Analizaron 16 especímenes post metamórficos, 13 especímenes fueron diseccionados, teñidos y aclarados siguiendo el método propuesto por Taylor y van Dyke (1985). Encontraron que los especímenes analizados de *Acris crepitans* mostraron características esqueléticas con una osificación reducida en el esqueleto axial, incluso novedades morfológicas en el cráneo. Concluyen que, adicionalmente a la reducción en la osificación y las novedades morfológicas en el cráneo, también observaron diversas anomalías en el esqueleto.

Fabrezi y Goldberg (2009) compararon las secuencias del desarrollo de los eventos metamórficos con las de otras especies y detectaron perturbaciones en el desarrollo en diferentes características del esqueleto. Examinaron 70 especímenes de *Pseudis platensis*; para estudiar la variación del esqueleto sometieron a tinción diferencial a los especímenes siguiendo el método de Wasserug (1976). Encontraron que los huesos del cráneo en *P. platensis* están bien diferenciados antes de que termine la metamorfosis y el desarrollo del sistema óseo de conducción auditiva. Concluyeron que el desarrollo durante la metamorfosis tiene patrones inusuales dado que al final de esta, el cráneo, aparato hioideo y esqueleto post-craneal están completamente formados y osificados. La metamorfosis muestra eventos disociadores en el desarrollo en el aparato auditivo, lo cual presenta una nueva evidencia para interpretar el origen de las partes externas del cartílago del palato-cuadrado o sugieren que es una novedad morfológica.

Ponssa y colaboradores (2011) describieron con detalle la osteología de *Leptodactylus podicipinus* y compararon las características observadas con otras especies del género. Para el estudio osteológico, utilizaron la técnica de Wasserug (1976) en 14 especímenes. Las medidas que obtuvieron fueron: LHC, LC, LFe, LT, LTar y LP. No encontraron variación significativa en la forma de los elementos del esqueleto entre las tres poblaciones analizadas y entre los sexos. No obstante, encontraron variación en el grado de calcificación de algunas partes del cráneo. Las cápsulas óticas fueron las más variables. Los exoccipitales de los

especímenes pertenecientes a Argentina fueron cartilagosos, mientras que los de Brazil y Paraguay se encontraban osificados. Otro espécimen de Paraguay mostró una condición intermedia dado que los elementos se encontraban mineralizados en los límites de los proóticos. Concluyen que la osteología de la especie muestra un patrón general que es intermedio entre una morfología especializada para el hábito excavador. Los datos que obtuvieron pueden ejemplificar cómo los cambios evolutivos en la ecología reproductiva pueden estar asociados con cambios en la morfología, pero dado el tamaño tan reducido de la muestra, debe tomarse sólo como una evidencia provisional.

Hoyos y colaboradores (2012) describieron el desarrollo y la osteología del esqueleto craneal y postcraneal de *Hypsiboas pulchellus*. Los especímenes después de ser fijados en formol fueron aclarados y teñidos diferencialmente para visualizar el hueso mineralizado y el cartílago, siguiendo la metodología propuesta por Dingerkus y Uhler (1977). Lo más sobresaliente que encontraron en la osteología del adulto fue la presencia de un proceso en el hueso supraescapular, este proceso muestra una forma triangular. Los autores concluyen que el número de elementos osificados puede usarse para medir el progreso en el desarrollo, mientras que las secuencias en la osificación de grupos de caracteres son fáciles de usar para reconstruir especímenes preservados sin que se tenga información acerca de su edad. Los cambios en el orden de la formación de los exoccipitales, paraesfenoides y frontoparietales son de suma importancia ya que son de los primeros elementos en osificarse durante el desarrollo de los anuros. En el esqueleto post-craneal, los cambios en la secuencia de osificación se vieron reflejados en la vértebra sacra, escápula, ilion, urostilo y falanges tanto en las manos como en los pies. Estos cambios en los patrones de osificación pueden ser tomados como claves para entender la evolución durante el desarrollo del esqueleto.

Barrionuevo (2013) describió la osteología de cada hueso de *Telmatobius oxycephalus* durante la ontogenia y en la etapa post-metamórfica, que se considera como la etapa de maduración de las ranas, con la finalidad de identificar patrones de desarrollo para entender el papel que juega la heterocronía en la evolución morfológica. Para llevar a cabo el estudio, examinó 17 especímenes post-metamórficos que se encontraban en un rango desde individuos recién metamorfoseados hasta adultos de los dos sexos. No estableció la edad de los individuos, no obstante las medidas de la LHC fueron utilizadas para establecer 5 categorías. Los especímenes fueron teñidos diferencialmente para resaltar el cartílago del hueso de acuerdo a la técnica propuesta por Wasserug (1976). Dentro de la muestra que analizaron, encontró que existe una distribución

diferencial de los caracteres con dimorfismo sexual y variación interespecífica. Los caracteres del cráneo, a excepción del hioides tienden a variar polimórficamente, mientras que el hioides y los elementos post-craneales tienden a variar dependiendo del sexo. La variación polimórfica más notoria involucra el desarrollo del esfenoetmoides y la relación entre los frontoparietales. Concluye que los caracteres osteológicos presentados pueden ayudar a distinguir las especies de la región de Puna de otras del mismo género. Adicionalmente, consideran que la variación osteológica entre las especies analizadas podrían surgir de un proceso heterocrónico.

9. Justificación

Las especies que pertenecen al grupo de *Hyla eximia* han sido clasificadas con base a características morfológicas externas como el color de piel, cantos de apareamiento en las etapas adultas; así como por características morfológicas en etapas larvales. Las diferencias externas de cuatro de las especies que integran el grupo son poco conspicuas y éstas no permiten diferenciarlas. Por lo tanto, la descripción detallada del sistema esquelético de esta especie así como de la obtención de los coeficientes alométricos de las principales porciones del cuerpo contribuirán al estudio de este grupo en el que posiblemente ha ocurrido convergencia y divergencia evolutiva, pues los cambios en la morfología de los elementos óseos son útiles para proponer relaciones filogenéticas y de esta forma comprender los procesos a que está sometida esta especie en nuestro país.

10. Hipótesis

Con base a la descripción existente del esqueleto de *Hyla eximia*, se espera que las proporciones entre sus elementos no hayan variado significativamente en el periodo de tiempo que existe entre el primer estudio realizado y el presente.

11. Objetivos

En este estudio, el objetivo principal es contribuir al estudio de *Hyla eximia* a través de:

- La descripción de la anatomía tanto del esqueleto axial como del apendicular utilizando la técnica de aclaramiento con doble tinción.
- El análisis morfométrico de las principales medidas de los elementos esqueléticos individuales.
- El análisis alométrico de las medidas morfométricas de los elementos esqueléticos de las principales porciones corporales.

12. Métodos

- Se adquirieron 114 especímenes de *Hyla eximia* por compra directa en el mercado de la Colonia Morelos, Ciudad de México.
- Se transportaron en un contenedor de plástico con agua y aireación al laboratorio de Anatomía Animal Comparada de la Unidad de Morfología y Función de la FES Iztacala.
- Se verificó la especie al consultar la descripción realizada por Duellman (1970).
- Se sacrificaron de acuerdo al procedimiento aprobado por la guía publicada sobre eutanasia en animales de la AVMA (2013).
- Los organismos sacrificados fueron fijados en formol al 4% neutralizado con borato de sodio durante un día.
- Se lavaron con agua abundante durante un día.
- Se midieron las longitudes patrón propuestas por Babik y Rafinski (2000) con un calibrador vernier digital de 0,01 mm de precisión, en estas se incluyen: distancia entre narinas (DEN), distancia interorbital anterior (DIA), distancia interorbital posterior (DIP), distancia ojo-narina (DON), diámetro del tímpano (DT), longitud hocico cloaca (LHC), longitud del fémur (LF), longitud de la tibia (LT), longitud del pie (LP) y longitud del tubérculo intermetatarsal (LTIM), longitud del primer dígito (T1), se agregaron las longitudes de todos los dígitos de los miembros posteriores y anteriores (Figura 13).
- Los especímenes fueron sometidos a doble tinción diferencial con azul de alciano y rojo de alizarina S de acuerdo con el proceso que se describe a continuación y que se esquematiza en la figura 14.
- La deshidratación de los especímenes se realizó por medio de un tren de alcohol con diferentes concentraciones del 40, 60, 80, 90 hasta el 100%, la solución fue cambiada cada 24 hrs.
- Después de que los especímenes estuvieran 24 hrs. en la solución pura de alcohol, se realizó la tinción del cartílago con una solución ácida de azul de alciano, también por 24 hrs.
- La rehidratación de los especímenes consiste en el tren inverso de alcohol en el que las soluciones de 100 a 90, 80, 60 hasta 40 %, la solución fue cambiada cada 24 hrs.
- Después de que los especímenes estuvieran 24 hrs. en la solución de 40 % de alcohol, se realizó la tinción ósea por medio de una solución de rojo de alizarina S con KOH al 4% durante 24 hrs.

- Posteriormente, los especímenes fueron trasladados a una solución de KOH al 4% para realizar la digestión alcalina hasta que el músculo fuera aclarado.
- Finalmente, los especímenes fueron sometidos a un tren de glicerina del 40, 60, 80, 90 hasta 100 %, la solución fue cambiada cada 24 hrs y los especímenes se preservan en la solución de glicerina al 100%.

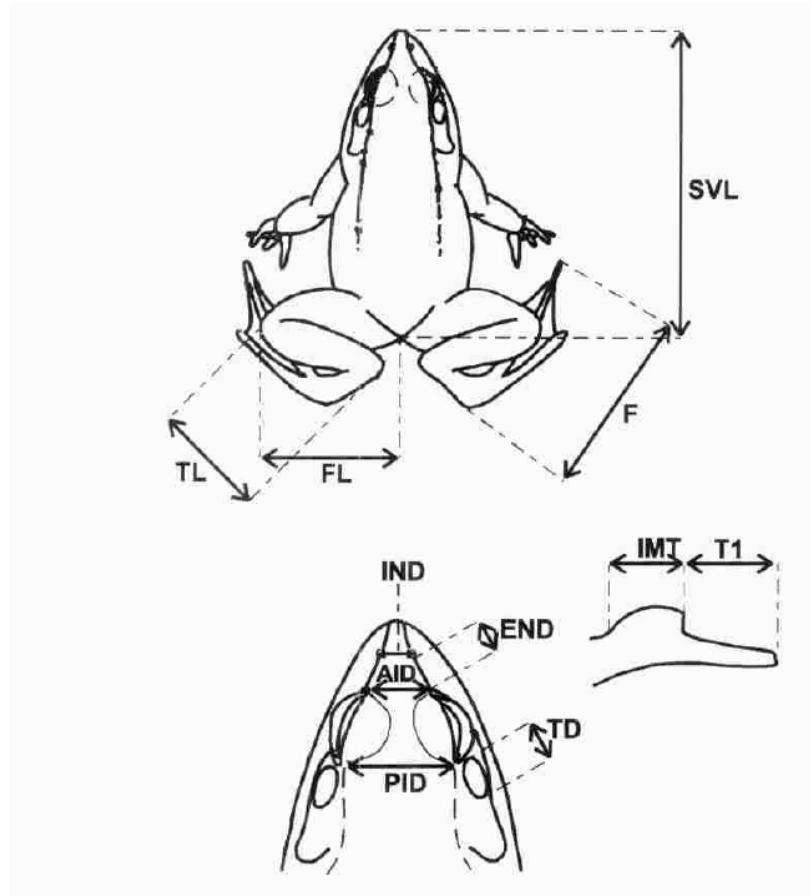


Figura 13. Medidas patrón propuestas por Babik y Rafinski (2000).

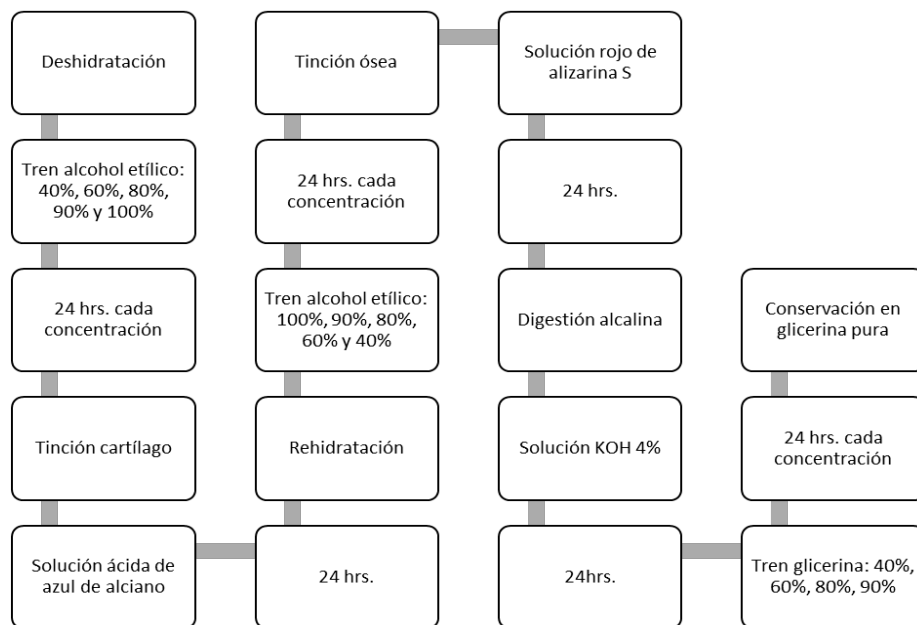


Figura 14. Diagrama de flujo del procedimiento para realizar la técnica de doble tinción diferencial con aclaramiento.

- Los especímenes ya teñidos fueron fotografiados utilizando un microscopio estereoscópico con cámara digital integrada DV-4 marca Labomed.
- Los esqueletos de los especímenes fueron descritos utilizando la nomenclatura de Ecker (1889); Minkoff, (1975) y Duellman y Trueb (1994).
- Se compararon con lo reportado por otros autores.
- Las medidas de las estructuras esqueléticas teñidas se obtuvieron con la función de análisis que cuenta con una herramienta de regla en el programa Adobe Photoshop CC 2014 con la escala correspondiente a 183 píxeles = 1mm.
- Se añadieron las medidas de los metatarsos, las falanges y las falanges terminales. En la cintura escapular se midieron las clavículas y los coracoides. De los miembros anteriores se midieron el húmero y la radio-ulna. En la cintura pélvica se midieron las longitudes de las proyecciones del ilion. De la columna vertebral se midieron las longitudes de los procesos de las vértebras II-VIII, adicionalmente se midieron las longitudes de las vértebras sacras, la expansión de las mismas y el urostilo (ver figuras 6 a 10).
- Estas medidas se decidieron con base a las estructuras esqueléticas observadas y a los requerimientos para el análisis alométrico señalado en los objetivos del estudio.

- Los cálculos para realizar el análisis morfométrico y alométrico se realizaron capturando las medidas morfométricas en el programa Microsoft Office Excel 2013.
- A los datos se les calculó el logaritmo de base 10 para posteriormente llevar a cabo el análisis de regresión utilizando el programa Statistical Ver. 10.
- Se aplicaron pruebas de “t” para verificar los tipos de alometría de acuerdo al procedimiento descrito por Gersnowies (2007) utilizando el programa de Microsoft Office Excel 2013 y se compararon con los reportados por otros autores.

13. Resultados

Para la descripción general del esqueleto de *Hyla eximia* se tomó como base la nomenclatura utilizada por Ecker (1889), Minkoff (1975) y Duellman y Trueb (1994), y se dividió en dos porciones el esqueleto: axial y apendicular. En el esqueleto axial podemos encontrar tres componentes: el cráneo, el esqueleto visceral y el esqueleto post-craneal.

Cráneo

En vista lateral, el cráneo (figura 15) de *Hyla eximia* se va aplanando hacia la parte anterior del morro, es ligeramente más ancho que largo (ancho/longitud = 1.1154, N=114); en la vista dorsal, la parte anterior del hocico es redondeada. La longitud de la órbita es menos de la mitad de la longitud del cráneo ($2.5421 < 6.4097$ mm).

Premaxilar

Ubicados en la porción rostral del cráneo, los pares de premaxilares poseen de 8 a 9 dientes en la parte ventral (figura 16); dorsal y medialmente presentan procesos que se articulan con los cartílagos prenasales inferiores de las cápsulas nasales.

Maxilar

Estos huesos pares constituyen la mayor porción de la maxila (figura 16), poseen de 26-27 dientes delgados y pediculados que se distribuyen hasta la región posterior, donde inicia el cuadradoyugal.

Cápsulas nasales

Estas estructuras cartilaginosas (figura 16) están asociadas a los vómeres, septomaxilares, maxilares y premaxilares; junto con los septomaxilares forman los conductos nasolacrimales, sacos nasales y coanas. El septo nasal funciona como pared para dividir las cápsulas nasales. Los cartílagos prenasales inferiores y superiores se articulan con los premaxilares. La crista subnasal y el proceso triangular se articulan con el maxilar. Los cartílagos prenasales se encuentran entre los huesos nasales en la parte dorsal y de los vómeres en la ventral. Los vómeres poseen una serie de dientes (4-6) que se ubican en el techo de la cápsula nasal y constituyen parte de los conductos nasales.

Palatinos

Estos elementos pares no están presentes en el cráneo (figura 15), en su lugar hay cartílago, es decir, mantiene una coloración azul muy tenue; el cartílago se extiende lateralmente desde los dientes vomerinos y se une con los procesos laterales que se forman desde el esfenotmoides, entra en contacto con las puntas de las coanas de los nasales hasta llegar al maxilar formando un arco que constituye el margen anterior de la órbita.

Pterigoides

Este hueso par delgado y trirradiado (figura 15 y 16) forma el margen lateral de la órbita con su rama que se extiende hacia el extremo anterior (rama maxilar), entra en contacto con el cartílago que se ubica en donde debería de estar el palatino, y también con el nasal y maxilar. El cuerpo se expande de manera que se bifurca formando un triángulo cuyos vértices se prolongan hacia la parte dorsal (rama posterior) y ventral (rama interior). La rama interior entra en contacto con el cuadradoyugal y la barra que forma la base del escamoso. La rama posterior forma el margen posterior de la órbita al unirse con la rama zigomática del escamoso.

Cuadradoyugal

Este elemento par (figura 16) se extiende paralela y lateralmente al pterigoides articulándose anteriormente con el maxilar. Además, se prolonga posteriormente más allá del pterigoides y ventralmente entra en contacto con el cuadrado y el articular que forman la suspensión mandibular.

Cuadrado

Estos elementos pares no osificados (figura 16) forman parte de la suspensión mandibular que se articula con el arco hiodeo. Al mismo tiempo se unen ventralmente al hueso articular, lateralmente al cuadradoyugal, medialmente al pterigoides y a la base de la "T" que forma el escamoso.

Escamoso

Este hueso par en forma de "T" o martillo (figura 15 y 16) ubicado caudolateralmente en el cráneo se proyecta anteriormente y forma la rama más larga llamada *zigomática*, esta alcanza a la *rama maxilar* del pterigoides; dorsalmente, el eje más largo forma la base y se articula con los elementos que forman suspensión mandibular. La *rama parótica* es la más corta, se extiende posteriormente hasta entrar en contacto con la columnela.

Proóticos

Este hueso par (figura 15) se extiende desde el margen posterior de los frontoparietales con una forma de “U”; se extienden desde los márgenes laterales de las cápsulas óticas hasta cubrirlas menos de 2/3 a manera de campana, así mismo forman una cresta que no se extiende sobre ellas completamente.

Cápsulas óticas

De forma esférica (figura 15) son revestidas de una capa cartilaginosa (crista parótica) formadas por los proóticos. En la mayoría de los especímenes, los frontoparietales no cubren las cápsulas óticas más de 1/3 de su tamaño, pero en algunos casos llega a cubrirlas por completo hasta alcanzar los exoccipitales y se unen sincondróticamente. Estas se encuentran separadas por el *tectum synoticum*.

Exoccipital

Este hueso par forma la parte posterior del endocráneo (figura 15), al fusionarse dorsal y ventralmente delimitan el foramen magnum. Los cóndilos occipitales se ubican en la parte más posterior y se articulan con el atlas de la columna vertebral.

Frontoparietal

Este hueso par largo elipsoide se extiende anteroposteriormente y se articula dorsalmente para formar el techo del cráneo (figura 15), dado que no se articula medialmente se forma una amplia fontanela frontal oval. Esta permite observar el paraesfenoides.

Paraesfenoides

Este hueso impar en forma de “T” inversa (figura 16) presenta dos ejes: el eje menor se extiende a través de la región posterior del cráneo (cápsulas óticas) donde entra en contacto con el extremo posterior medial del pterigoides. El eje mayor forma la línea medial ventral de la base o piso del parasfenoides y a los costados se ubican las dos órbitas.

Esfenoetmoides

Dentro de la muestra analizada el grosor del esfenoetmoides es variable, tanto que en algunas ocasiones llega a tocar la parte posterodorsal de los nasales sin que se pierda la forma de paralelogramo que presenta. En otros especímenes, se observan proyecciones anterolaterales que alcanzan el plano anterorbital. Los vértices anteriores del esfenoetmoides están osificados en la región posterior del

septo nasal, aunque esta sea principalmente formada de cartílago; en otros especímenes la osificación pasa a través de los vómeres hasta los septomaxilares. Posteriormente, la extensión del esfenotmoides no es mayor a un 1/8 de la longitud de los frontales parietales.

Mentón meckeliano

Este hueso par bicóncavo (figura 17) constituye la pequeña porción del maxilar en el extremo anteromedial y se opone ventralmente al premaxilar. Une las dos partes de la mandíbula inferior por medio de un cartílago.

Dentario

Este hueso par (figura 17) forma la mayor porción de la mandíbula, presenta una serie de dientes que se distribuyen posteromedialmente sin alcanzar la parte más anterior. En la parte posterior está unido ventralmente al angulosplénial. Además, reviste al cartílago de Meckel anterolateralmente.

Anguloesplácnico

Este hueso par (figura 17) se extiende a lo largo del margen dorsomedial del dentario. Al llegar a la parte posterior del hueso se observa una expansión que se proyecta medialmente al proceso coronoides. Adicionalmente, reviste la superficie media y posterior del cartílago de Meckel. En su parte posterior se articula con el cuadrado.

Articular

Es un elemento par que se encuentra osificado (figura 17), se ubica en el extremo posterior dorsal del anguloesplénial, se articula con el cuadrado y con el cartílago de Meckel, constituyendo la suspensión mandibular (articulación cuadrado-articular).

Columnela

Este hueso par se localiza lateralmente a la cápsula ótica (figura 15); el extremo proximal está expandido y entra en contacto con la ventana oval, conforme se alarga se va adelgazando en el extremo distal, el *pars media plectra* entra en contacto con el *pars externa plectra*, la cual tiene forma de baqueta y este a su vez se asocia al anillo timpánico que está expandido medialmente, como un paracaídas abierto visto lateralmente, dejando dos huecos, uno ventral y uno dorsal.

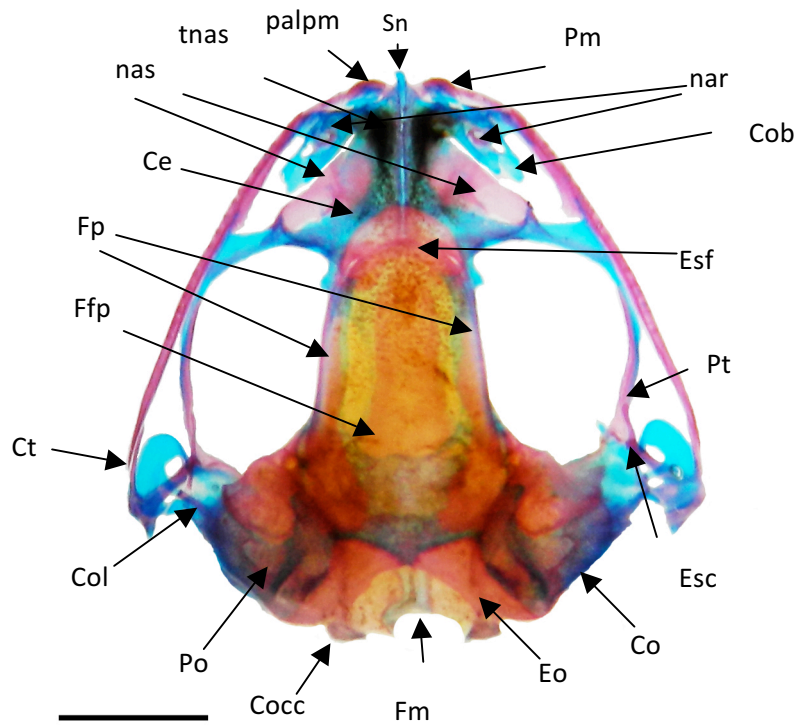


Figura 15. A) Vista dorsal del cráneo: sn) septum nasal; ce) cartílago etmoidal; nas) nasales; nar) narinas; fp) frontoparietales; Ffp) Fontanela frontoparietal; ct) cartílago timpánico; Po) proóticos; col) columnela; Eo) exoccipitales; Co) Cápsulas óticas; Esc) Escamoso; Esf) Esfenoetmoides; Pm) Premaxilar; Cocc) Cóndilo occipital. Cob) Cartílago oblicuo; tnas) tectum nasal; palpm) proceso alar del premaxilar. La barra equivale a 1 mm.

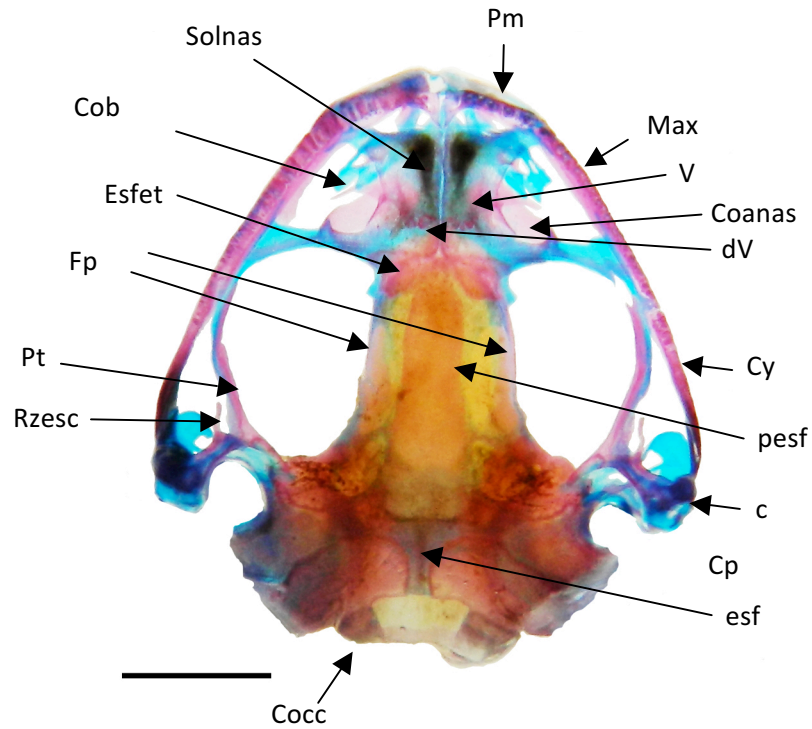


Figura 16. B) Vista palatina del cráneo. pm) premaxilar; V) Vómer; dV) dientes vomerinos; c) cuadrado; pesf) paraesfenoides; Esfet) esfenoetmoides; Esf) esfenoides; Cp) Crista parótica; Solnas) solum nasi; Coanas) Coana nasal; Max) Maxilar; Pm) premaxilar; Rzesc) rama zigomática del escamoso. La barra equivale a 1mm.

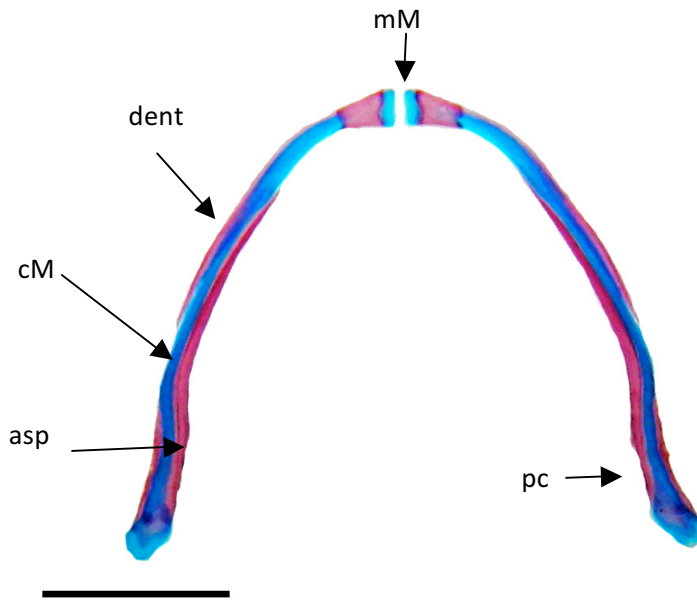


Figura 17. Mandíbula inferior. mM) mentón Meckeliano; dent) dentario; cM) cartílago de Meckel; asp) ángulo esplácnico; pc) proceso coronoides. La barra equivale a 1mm.

Esqueleto visceral

Está compuesto de diversos elementos cartilagosos y óseos que derivan de los arcos branquiales (figura 18), usualmente se le asocian elementos que también tienen relación con la laringe.

Complejo hiolaríngeo

Es una placa delgada formada de cartílago, es más ancha que larga (fig. 18). El cuerpo está ligeramente mineralizado y se ubica en la parte central del complejo; a los costados se observa un tenue contraste con el cartílago que poco a poco se va osificando hasta formar los procesos posteriores mediales que encierran la faringe, estos son un poco más anchos que los cuatro procesos cartilagosos que surgen del cuerpo, no obstante, sólo dos de estos procesos se proyectan lateralmente a 35° del eje mayor del cuerpo, estos son llamados procesos anterolaterales. Los procesos que se extienden anteriormente, forman una curvatura y corren posteroventralmente de los proóticos, vuelven a subir y se curvan posteriormente entre las dos ramas posteriores del pterigoides hasta llegar a la articulación de la mandíbula. Los procesos que se proyectan posterolateralmente corren hacia la parte dorsal entre el espacio que se forma entre los exoccipitales y el atlas, pero estos no entran en contacto el uno con el otro. Los cartílagos laríngeos forman la laringe, y a la vez dan soporte a las cuerdas bucales. Es posible observar un par anterior de cartílagos aritenoides y el cartílago cricoides, este tiene forma de anillo con 4 procesos triangulares que se proyectan hacia el interior, encerrando el aparato laríngeo y sosteniendo la parte proximal de los pulmones.

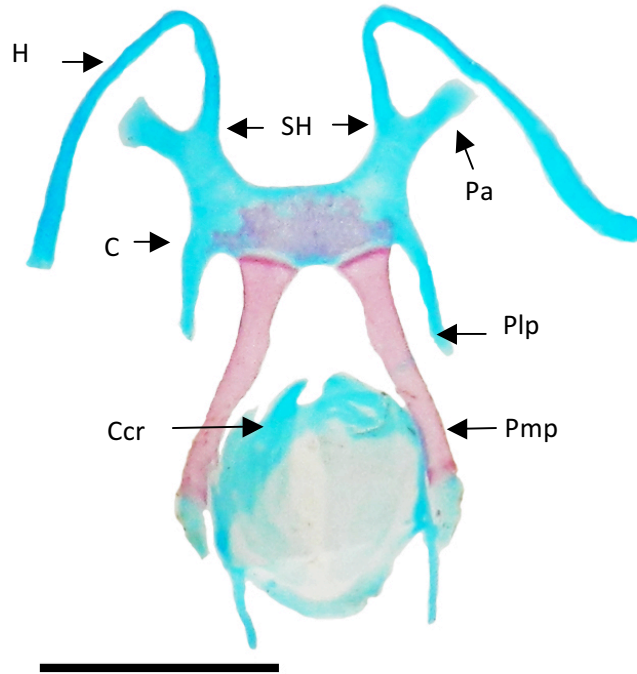


Figura 18. Complejo hiolaringeo: SH) Seno hiogloso; C) Cuerpo; Pa) Proceso anterolateral; Pp) Proceso posterolateral; Ccr) Cartílago cricoides; H) Hial. La barra corresponde a 1 mm.

Esqueleto post-craneal

El esqueleto post-craneal o axial consiste en la columna vertebral y parte de la cintura pectoral conocida como esternón.

Columna vertebral

La columna vertebral (figura 19A) es corta, tiene ocho vértebras presacras opistocélicas, aunque en algunos especímenes las últimas tres vértebras presacras son heterocélicas, la novena vértebra se ubica en la región sacra y se articula con el ilion; el urostilo se alarga posteriormente hasta entrar en contacto ventralmente entre las dos ramas que forman el ilion. El arco neural de las vértebras se encuentra osificado, no muestra proyecciones anteriores o posteriores. Algunas vértebras se encuentran imbricadas, no obstante, esto es raro, solamente en unos cuantos especímenes sucede entre la cuarta y quinta vértebra. En cambio, es más frecuente que el atlas y la segunda vértebra estén separadas por un espacio reducido en relación a las otras seis vértebras.

En vista dorsal (figura 19A), el atlas no presenta procesos transversos, no obstante tiene dos pequeñas proyecciones anterolaterales y dos cavidades anteriores que se articulan con los cóndilos occipitales. Los procesos espinosos de

las vértebras III y IV terminan en porciones cartilaginosas que se proyectan posteriormente. El proceso espinoso de la vértebra III es el más largo de las ocho vértebras presacras, por lo tanto, las longitudes relativas de los procesos transversos pueden ser ordenadas de la siguiente manera: III>IV>V>II>VI>VII>VIII. Los procesos transversos de las vértebras II, III y VIII se inclinan posteriormente con respecto al eje horizontal del arco neural. En cambio, los procesos de las vértebras IV, V y VI se inclinan anteriormente. El proceso de la vértebra VII se proyecta lateralmente y mantiene el eje horizontal del arco neural. De igual manera, la diapófisis sacra se proyecta lateralmente y se expande distalmente para articularse con las proyecciones sesamoideas del ilion.

El centro de las vértebras II-VII es procélico, cada concavidad se articula con la vértebra que la precede; en la parte medial es ancho y se hace más estrecho conforme se proyecta el proceso transversal. Los centros más anchos son los de las vértebras VI-VIII; los más delgados son los de las vértebras II-IV. El centro de la vértebra V no se vuelve estrecho conforme se acerca a la parte de la post-zigapófisis. Cada arco neural cuenta con 2 pares de zigapófisis (procesos articulares), la zigapófisis anterior o prezigapófisis muestra caras articulares dorsales y mediales, mientras que la zigapófisis posterior muestra caras ventrales y laterales, estas suelen ser esferoides y de un mayor tamaño que las prezigapófisis. El urostilo es un hueso largo en forma de varilla que se extiende posteriormente a la vértebra sacra, se vuelve estrecho conforme se acerca a la unión del par de huesos que conforman el ilion. En vista ventral, el extremo anterior muestra dos cavidades con las que se articula la vértebra sacra. La parte media suele ser cilíndrica y recta, a diferencia de los extremos anteriores y posteriores, no obstante, en algunos especímenes se pueden observar engrosamientos curvos que hacen que pierda la forma. En la punta del extremo posterior se puede observar cartílago.

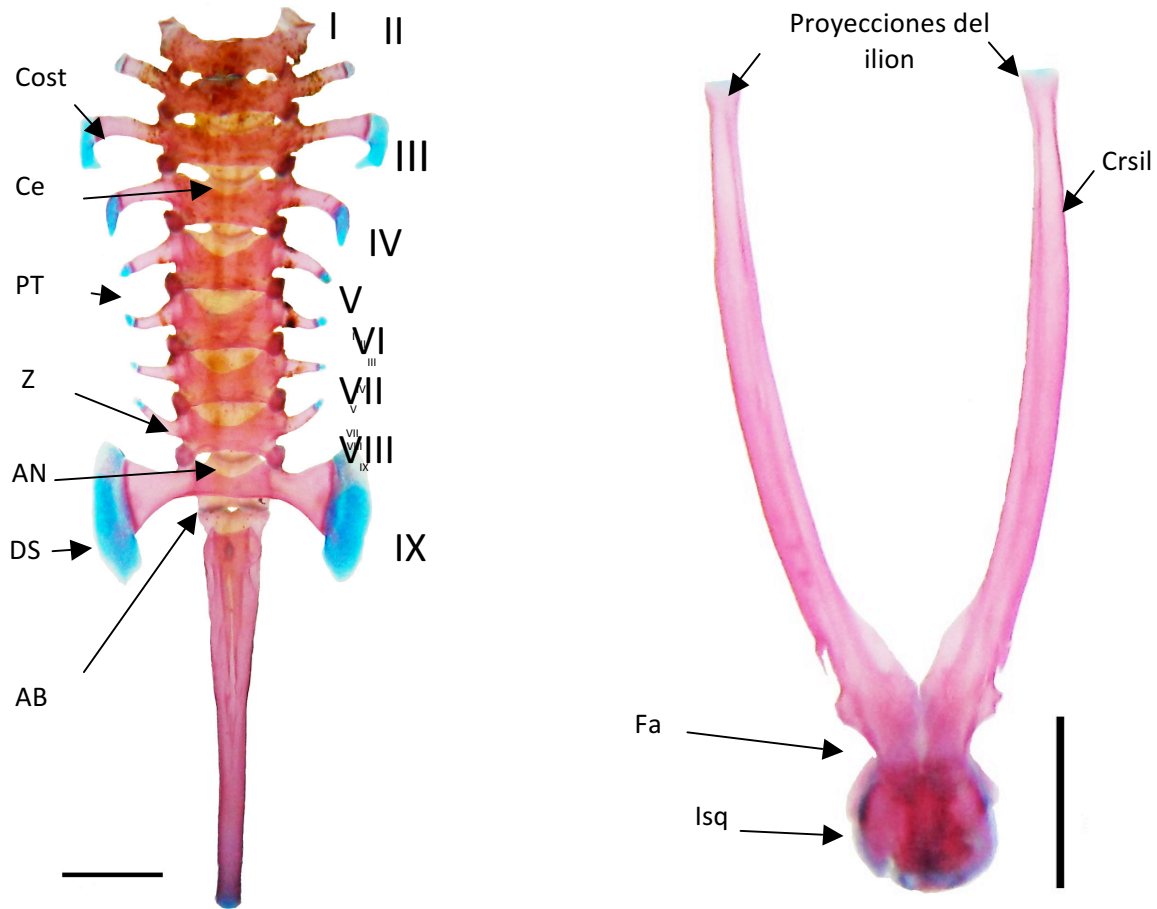


Figura 19. A) Columna Vertebral: Cost) costillas; Ce) centrum; PT) Proceso transverso; Z) Zigapófisis; AN) Arco Neural; DS) Diapófisis Sacra; AB) Articulación bicondilar y B) Cintura Pélvica: Crsil) Cresta del ilion; Isq) Isquion. Fa) Fosa acetabular. Las barras corresponden a 1 mm.

Esternón

En vista ventral, la cintura pectoral (figura 20) está formada por el esternón, esta es arciferal; es decir, los epicoracoides que forman parte del meso-esternón están osificados, no obstante, el elemento izquierdo muestra en la cara externa una porción cartilaginosa que se ubica por debajo de la cara interna del epicoracoides derecho, se sobreponen, formando el puente epicoracoidal, pero la porción que se va difuminando de una tonalidad fuerte a una más clara, formada de cartílago, les permite articularse y tener un movimiento independiente. El omoesternón, es una porción que puede ser cartilaginosa u osificada que se proyecta anteriormente hasta alcanzar el hueco en forma de “U” que se forma en la parte superior del cuerpo del complejo hiolaringeo, al llegar a esta parte se le considera como epiesternón, el cual puede estar expandido distalmente. En la parte posterior,

cercano a los coracoides, se ubica el xifo-esternón, el cual puede ser tenuemente osificado o completamente formado de cartílago; este elemento se vuelve estrecho en la parte proximal a manera de punta de flecha pero conforme baja se hace un poco estrecho en la parte medial, curvándose y bifurcándose distalmente.

Esqueleto apendicular

El esqueleto apendicular se divide en pectoral y pélvico; el primero consiste en una serie de huesos y cartílagos a manera de anillo que rodean y se articulan con las vértebras II, III y IV de la región torácica en la columna vertebral. Esta consiste en huesos y cartílagos pares.

Cintura pectoral

Los supraescapulares (figura 20) son placas pares formadas de cartílago osificado; en la mayoría de los especímenes la osificación es pobre, solamente 2/3 de la placa se encuentra mineralizada y ocurre de tal forma que da la apariencia de la cabeza de una llave española, solamente en un espécimen la osificación se extiende más de 2/3 en la placa; estas cubren las vértebras I, II y III. Se articulan con la escápula, el cual es un hueso plano que se localiza lateralmente a la región torácica; en la porción ventrolateral forma 1/3 de la fosa glenoidea, que también está articulada con la clavícula y el coracoides. Este último es bicóncavo, la porción proximal se articula con el epicoracoides, mientras que la porción distal forma parte de la fosa glenoidea donde se articula la cabeza glenoidea del húmero. La clavícula es más cóncava y delgada en la porción anterior que en la porción posterior, la cual se une sintostóticamente a la escápula; en el margen posterior se observan dos superficies articulares, el lado cóncavo forma parte de la fosa glenoidea mientras que la porción más posterior y reducida se articula con el coracoides.

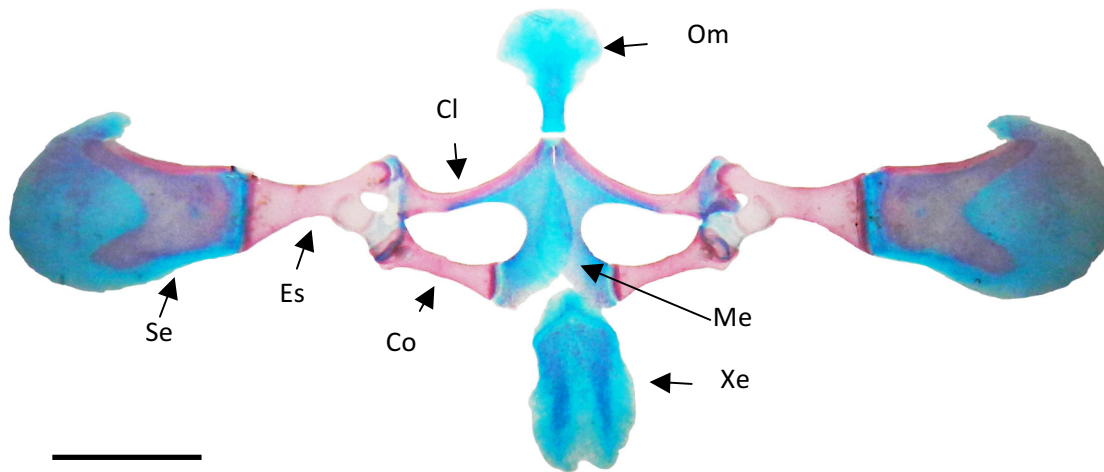


Figura 20. Cintura Pectoral. Cl) clavícula; Om) Omoesternón; Xe) Xifoesternón; Me) Mesoesternón; Co) Coracoides; Se) Supraescapular. La barra corresponde a 1 mm.

Miembros pectorales

Los miembros pectorales (figura 21A) están constituidos por una serie de huesos que siguen el patrón quiridio. El **estilopodio** es un solo elemento representado por el húmero, es el hueso más proximal a la fosa glenoidea en donde se articula la cabeza, la cual está cubierta de cartílago. En donde termina el cuello del húmero se forma una cresta ventral que se extiende menos de $2/3$ de la longitud total del hueso. El húmero se vuelve angosto conforme nos acercamos a la esfera humeral que se ubica en la parte más distal donde ocurre la articulación con la radio-ulna, además es posible observar la tróclea; anterior a esta zona también se forma, aunque muy reducida, la cresta media.

El siguiente elemento es el **zeugopodio** (figura 21A) consta de dos partes, el radio y la ulna, no obstante, estos se encuentran fusionados formando un solo hueso bicóncavo mucho más ancho en su parte distal que en la proximal, con un surco que se extiende desde la parte media hasta las articulaciones con el radial y el ulnar. En la parte proximal se puede observar el olecranon que se articula directamente con la tróclea del húmero y el capitulum que permite el movimiento del antebrazo perpendicularmente al eje de la esfera humeral. En el extremo distal se puede observar la articulación entre el radial con el radio y del ulnar con la ulna, el extremo de la ulna está ligeramente más engrosado que el del radio.

Por último, el **autopodio** (figura 21A) se divide en mesopodio que contiene los carpos, metapodio que contiene los metacarpos y las falanges. Los carpos, a su vez, se dividen en radial, ulnar y el elemento "Y", así como los carpos distales que se dividen en carpo distal 2 que se articula con el metacarpo II y el carpo distal 3-

4-5, este último forma un solo elemento que se articula con los metacarpos III-IV-V. El elemento "Y" se articula posteriormente con el radial y anteriormente con el carpo distal 2 y el prepollex proximal que tiene forma de cubo, de este último se extiende el prepollex distal que muestra forma de garra. El tamaño relativo de los carpos se ordena: carpo distal 3-4-5>radial>ulnar>elemento "Y">prepollex proximal. La longitud relativa de los metacarpos corresponde a: IV>III>V>II. La fórmula de las falanges es: 2-2-3-3. La longitud relativa de los dígitos puede ser ordenada de la siguiente manera: 4>5>3>2>1. Las falanges terminales son puntiagudas y curvadas, se articulan por medio de un elemento intercalar que se clasifica como bicóncavo con un núcleo fuertemente osificado.

Cintura pélvica

La cintura (figura 19B) y el miembro pélvico, están conformados por huesos y cartílagos pares. El ilion es la porción más larga de la cintura pélvica, este se extiende anterodorsalmente y corre paralelo al urostilo hasta articularse con los procesos transversos de la vértebra sacra, además, presenta una cresta en la parte dorsal que se extiende hasta la porción media. Las dos proyecciones se unen la región caudal formando una punta de flecha dividida por un surco que se llama cuerpo ilial y a la vez se fusiona sinostóticamente con el pubis y el isquion. Este último se fusiona y forma una cresta dorsal llamada interisquiádica. El pubis forma la porción ventral del acetábulo, no se fusiona completamente y se puede observar un surco con cartílago calcificado.

Miembros pélvicos

Los miembros pélvicos (figura 21B) también siguen el patrón quiridio, por lo tanto, el **estilopodio** es el fémur, este es un hueso largo que se curva en la parte media dando una apariencia sigmoidea, la región proximal forma la cabeza que se inserta en la cavidad acetabular, mientras que la región distal tiene una forma cóncava que se articula con la tibia-fíbula.

El **zeugopodio** (figura 21B) es representado por la tibia-fíbula, este es un hueso par fusionado medialmente, es casi tan largo como el fémur; en la región media se extiende un surco que no alcanza ninguna de las epífisis, tanto proximal como distal; en esta última se articula el tibial y el fibular.

El **autopodio** (figura 21B) se divide en: mesopodio, en el que se encuentran los tarsos y metapodio, que contiene los metatarsos y las falanges. Los dos tarsianos proximales se dividen en el tibial (astragalus) y el fibular (calcaneum), estos son alargados y se unen en las epífisis proximal y distal, pero están separados medialmente, el fibular es más ancho que el tibial; la epífisis distal está cubierta

por cartílago que se articula con los metatarsos distales que se encuentran muy reducidos, como el prehallux, el elemento “Y”, los tarsos distales 1 y 2-3. El elemento “Y” se articula posteriormente con el tibial, anterolateralmente con el prehallux proximal sesamoideo, del que se proyecta el prehallux distal en forma de garra, y anteriormente con el metatarso 1. El tamaño relativo de los tarsos se ordena: prepollex proximal>elemento “Y”> tarso distal 2-3>tarso distal 1. La longitud relativa de los metatarsos corresponde a: IV>V>III>II>I. La fórmula de las falanges es: 2-2-3-4-3. La longitud relativa de los dígitos puede ser ordenada de la siguiente manera: 4>3>5>2>1. Las falanges terminales son puntiagudas y curvadas, se articulan por medio de un elemento intercalar.

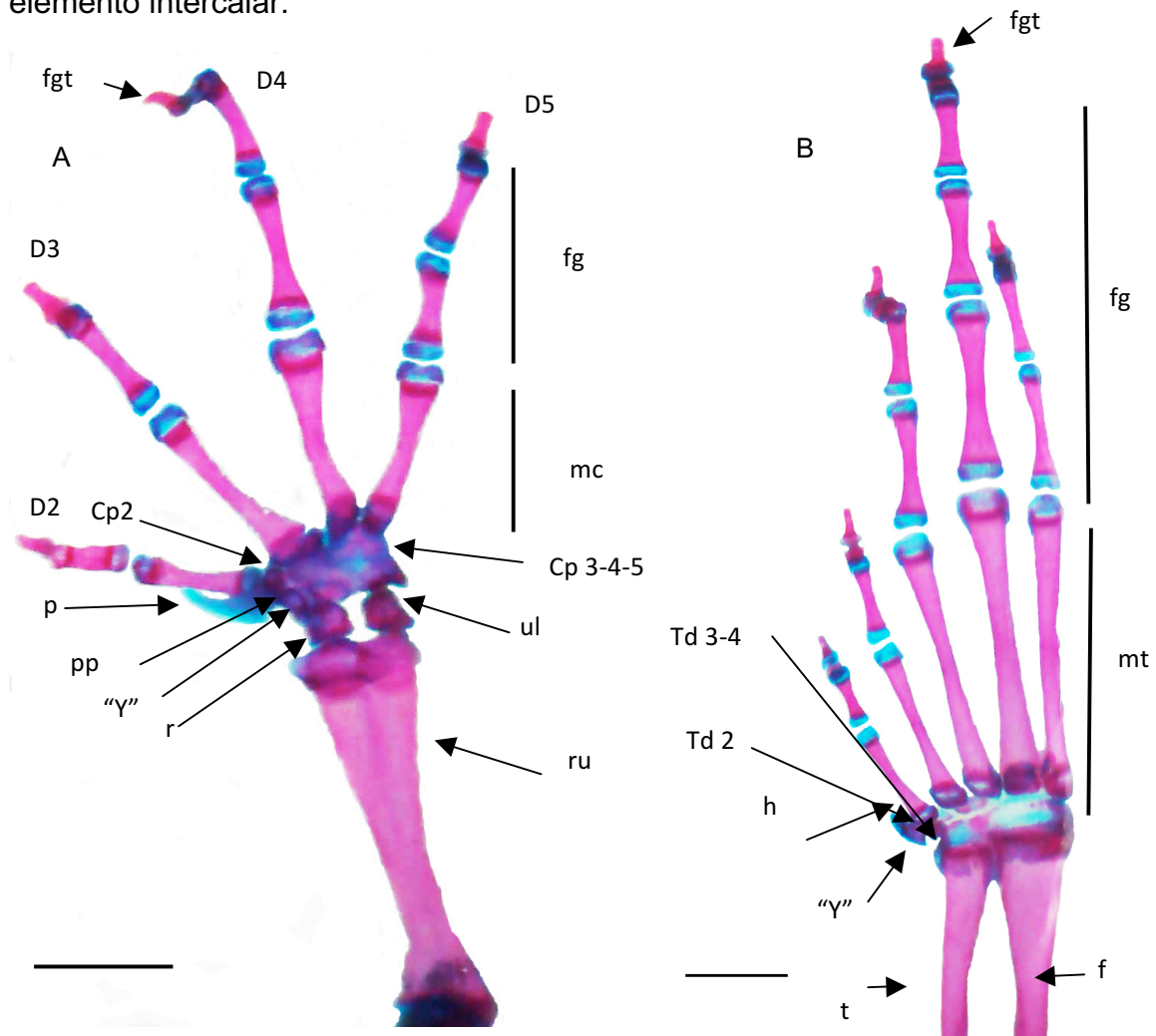


Figura 21. A) Autopodio del miembro pectoral: ru) radioulna; ul) ulnar; Cp 3-4-5) Carpo distal 3-4-5; mc) metacarpo; fg) falanges; fgt) falanges terminales; Cp2) Carpo distal 2; p) pollex; prepollex; “Y”) elemento “Y”; r) radial y B) Autopodio del miembro pélvico: f) fibular; mt) metatarsos; fg) falanges; fgt) falanges terminales; Td 3-4) Tarso distal 3-4; Td 2) Tarso distal 2; h) hallux; “Y”) elemento “Y”; t) tibial. Las barras corresponden a 1 mm.

14. Análisis alométrico

Al analizar el comportamiento alométrico de las principales porciones del cuerpo (tabla 2) y ser comparadas con la longitud total (LHC), mostró alometrías negativas, lo cual indica que las longitudes de los miembros anteriores y posteriores presentan una tasa de crecimiento menor; sin embargo, el crecimiento del miembro posterior derecho muestra un crecimiento similar a la longitud total dado que la relación es isométrica. Aquí es posible observar una asimetría en el crecimiento de los miembros posteriores. El cráneo mostró una tasa de crecimiento menor tanto en la longitud como en su anchura, hecho común a la mayoría de los vertebrados. Esto nos indica que existe una reducción en el tamaño.

Tabla 2. Comportamiento alométrico de las principales porciones del cuerpo en comparación a la LHC. Lmantizq) Longitud del miembro anterior izquierdo; Lmantder) Longitud del miembro anterior derecho; Lmpostizq) Longitud del miembro posterior izquierdo; Lmpostder) Longitud del miembro posterior derecho; Longcef) Longitud cefálica; AnCef) Anchura Cefálica.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
LHC vs Lmantizq	0,68996733	1,58649422	-4,35067431	<0.05	Alométrico negativo
LHC vs Lmantder	0,69619135	1,54070614	-3,85684001	<0.05	Alométrico negativo
LHC vs Lmpostizq	0,85724535	2,28416674	-2,23104274	<0.05	Alométrico negativo
LHC vs Lmpostder	0,80765525	2,66992315	-1,25259015	<0.05	Isométrico
LHC vs LongCef	0,37342636	2,04400126	-8,06414258	<0.05	Alométrico negativo
LHC vs AnCef	0,48724993	1,61446961	-6,19368288	<0.05	Alométrico negativo

Al analizar el comportamiento alométrico de las medidas obtenidas del cráneo (tabla 3) fue predominantemente negativo, lo cual nos indica que existe una reducción en el crecimiento de los elementos óseos. No obstante, el esfenoetmoides mostró un comportamiento alométrico positivo, indicando que la tasa de crecimiento es mayor a comparación de la longitud total del cráneo.

Tabla 3. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes al cráneo en comparación a la LC) Longitud cefálica; AnCef) Anchura Cefálica; DEN) Distancia entre narinas; DIA) Distancia interorbital anterior; DIP) Distancia interorbital posterior; DO) Diámetro del ojo; Aesf) Ancho del esfenotmoides; i y d) izquierda y derecha.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
LC vs AnCef	0,4884115410785	2,876178463065	-5,61498564169	<0.05	Alométrico negativo
LC vs DEN	0,564636583227	0,698543677680	-5,05171032167	<0.05	Alométrico negativo
LC vs DIA	0,270974225495	1,04011150942	-7,21982465944	<0.05	Alométrico negativo
LC vs PID	0,253178922058	2,38076534607	-7,82559986274	<0.05	Alométrico negativo
LC vs DOi	0,408572150354	1,18450586611	-5,73494836747	<0.05	Alométrico negativo
LC vs DOd	0,424496475051	1,20636059689	-5,33562289351	<0.05	Alométrico negativo
LC vs Aesf	1,4464038998	0,0317936032379	1,25627670453	<0.05	Alométrico positivo

Al analizar el comportamiento alométrico de la longitud del miembro pectoral derecho (tabla 4) al ser comparado con el húmero mostró un comportamiento isométrico lo que nos indica un crecimiento proporcional. La radioulna mostró una reducción en la tasa de crecimiento, al igual que los elementos que componen la palma de la mano (radial, ulnar y carpos). De igual manera, el pollex y el segundo dedo mostraron un crecimiento menor. En cambio, el crecimiento del tercer y quinto dedo fue similar a la longitud total del miembro pectoral derecho. El único elemento que mostró una tasa de crecimiento mayor fue el cuarto dedo al presentar una alometría positiva.

Tabla 4. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: Lmpecd) la longitud del miembro pectoral derecho; Hum) Húmero; RU) longitud de radioulna; Lruc) longitud del radial, ulnar y carpos; p) pollex; D2, 3, 4 y 5) dedos con su respectivo número.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
Lmpecd vs Hum	1,05684844	0,29077848	0,96285628	<0.05	Isométrico
Lmpecd vs RU	0,94526961	0,28894179	-0,54992658	<0.05	Alométrico negativo
Lmpecd vs Lruc	0,66491736	0,16101488	-2,96807556	<0.05	Alométrico negativo
Lmpecd vs p	0,76362067	0,08450952	-1,39853791	<0.05	Alométrico negativo
Lmpecd vs D2	0,7675627	0,2791431	-2,20769687	<0.05	Alométrico negativo
Lmpecd vs D3	1,07053775	0,19870962	0,72801128	<0.05	Isométrico
Lmpecd vs D4	1,08136635	0,2766662	1,35990831	<0.05	Alométrico positivo
Lmpecd vs D5	1,02211538	0,25574363	0,22933868	<0.05	Isométrico

Al analizar el comportamiento alométrico de la longitud del miembro pectoral izquierdo (tabla 5) al ser comparado con el húmero mostró una tasa de crecimiento menor. La radioulna mostró una tasa de crecimiento similar. De igual forma, los elementos que componen la palma de la mano (radial, ulnar y carpos) mostraron un crecimiento menor. A diferencia de la mano derecha, el pollex y los dedos restantes mostraron una tasa de crecimiento mayor al presentar una alometría positiva. Es notorio que existe una asimetría al comparar las tasas de crecimiento de los brazos derecho e izquierdo.

Tabla 5. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: Lmpeci) la longitud del miembro pectoral izquierdo; Hum) Húmero; RU) longitud de radioulna; Lruc) longitud del radial, ulnar y carpos; p) pollex; d2, 3, 4 y 5) dedos con su respectivo número.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
Lmpeci vs Hum	0,8367844	0,51072214	-2,02865938	<0.05	Alométrico negativo
Lmpeci vs RU	1,04466136	0,22664735	0,58572968	<0.05	Isométrico
Lmpeci vs Lruc	0,78952309	0,11719212	-1,91250052	<0.05	Alométrico negativo
Lmpeci vs p	1,35834445	0,01892004	1,86801675	<0.05	Alométrico positivo
Lmpeci vs D2	1,3041211	0,07025385	2,03882902	<0.05	Alométrico positivo
Lmpeci vs D3	1,26622186	0,12062357	2,61034859	<0.05	Alométrico positivo
Lmpeci vs D4	1,20180201	0,20087117	2,18780116	<0.05	Alométrico positivo
Lmpeci vs D5	1,15410429	0,18169969	2,33327784	<0.05	Alométrico positivo

Al analizar el comportamiento alométrico resultante de la comparación del miembro pélvico izquierdo (tabla 6) con los elementos que lo componen mostró una alometría negativa. Sin embargo, la longitud del pie y del hallux mostró una relación alométrica positiva.

Tabla 6. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: Lmpelvi) la longitud del miembro pélvico izquierdo; LFe) Fémur; LTB) longitud de la tibia; LP) Longitud del pie; H) Hallux; D2 ,3, 4, 5 y 6) dedos con su respectivo número.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
Lmpelvi vs LFe	0,87551895	0,41043661	-3,79095963	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs LTB	0,86427944	0,47032059	-3,26224124	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs LTF	0,89185763	0,25336389	-2,38431966	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs LP	1,16733917	0,24548076	4,83062441	<0.05	Alométrico positivo
Lmpelvi vs H	1,29424064	0,00521825	1,58195677	<0.05	Alométrico positivo
Lmpelvi vs D2	0,99132576	0,07525758	-0,13516777	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs D3	0,84509823	0,19435744	-2,02111247	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs D4	0,91524169	0,25611906	-5,02591681	<0.05	Alométrico negativo

Lmpelvi vs D5	0,97203419	0,28662809	-0,71931661	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvi vs D6	0,96847153	0,22307149	-0,75918853	<0.05	Alométrico negativo

El comportamiento alométrico resultante de la comparación del miembro pélvico derecho con el fémur y la tibia (tabla 7) mostró una alometría negativa, al igual que el segundo, quinto y sexto dedo. Sin embargo, la longitud del pie y del hallux mostró alometría positiva. Y el tercer y cuarto dedo mostró isometría.

Tabla 7. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: Lmpelvd) la longitud del miembro pélvico izquierdo; LFe) Fémur; LTB) longitud de la tibia; LP) Longitud del pie; H) Hallux; D2 ,3, 4, 5 y 6) dedos con su respectivo número.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
Lmpelvd vs Lfe	0,83809852	0,47010894	-4,09553306	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvd vs LTB	0,85095503	0,49834351	-2,98719334	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvd vs LTF	0,90596466	0,24426191	-1,96720108	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvd vs Lp	1,26304769	0,17404889	4,69860685	<0.05	Alométrico positivo
Lmpelvd vs H	1,55111341	0,00211004	2,69471198	<0.05	Alométrico positivo
Lmpelvd vs D2	0,90217269	0,10145808	-1,22301631	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvd vs D3	1,00496832	0,11152277	0,06530281	<0.05	Isométrico
Lmpelvd vs D4	1,0517781	0,16035337	0,84131185	<0.05	Isométrico
Lmpelvd vs D5	0,94987146	0,3098358	-0,76959872	<0.05	Alométrico negativo
Lmpelvd vs D6	0,98047594	0,21586427	-0,34538657	<0.05	Alométrico negativo

Al analizar el comportamiento alométrico de la longitud de la columna vertebral (tabla 8) y compararlo con los procesos transversos izquierdos del segundo al quinto, el séptimo y la diapófisis sacra, el comportamiento alométrico fue negativo. En cambio, el sexto y octavo proceso mostraron una alometría positiva.

Tabla 8. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: LCV) longitud de la columna vertebral; PrtVII, III, IV, V, VI, VII, VIII) longitud de los procesos transversos izquierdos con su respectivo número y Diapsacri) longitud de la diapófisis sacra.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
LCV vs PriV2	0,63296223	0,0343431	-3,4812134	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PriV3	0,72750176	0,01519461	-2,90535745	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PriV4	0,85579938	0,14680925	-1,69802968	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PriV5	0,72995039	0,17404889	-2,8173012	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PriV6	0,76573918	0,77921383	-2,20131042	<0.05	Alométrico positivo
LCV vs PriV7	0,94104962	6,64105246	-0,49955304	<0.05	Alométrico negativo

LCV vs Prv8	1,19104797	-1,43028969	4,37124308	<0.05	Alométrico positivo
LCV vs Diapsacri	0,88371961	0,07842648	-1,54038318	<0.05	Alométrico negativo

Al analizar el comportamiento alométrico de la longitud de la columna vertebral (tabla 9) y compararlo con los procesos transversos derecho del segundo al séptimo y la diapófisis sacra, el comportamiento alométrico fue negativo. En cambio, el octavo proceso transverso mostró un comportamiento isométrico.

Tabla 9. Comportamiento alométrico de las longitudes patrón correspondientes a: LCV) longitud de la columna vertebral; PrtVII, III, IV, V, VI, VII, VIII) longitud de los procesos transversos derechos con su respectivo número y Diapsacrd) longitud de la diapófisis sacra.

Medidas	α	b	t	p	Comportamiento
LCV vs PrdV2	0.6192946	0.0319019	-8.44218129	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV3	0.69015516	0.00929924	-3.12501045	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV4	0.82311223	0.08651111	-1.82214357	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV5	0.82078102	0.40491076	-1.51753233	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV6	0.57599598	0.07115551	-3.63829536	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV7	0.7595148	1.02689363	-1.97587926	<0.05	Alométrico negativo
LCV vs PrdV8	1.03101947	9.30134232	0.5452627	<0.05	Isométrico
LCV vs Diapsacrd	0.87772151	0.06280438	-1.42179022	<0.05	Alométrico negativo

15. Discusión

Desde 1854, en la primera descripción que realiza Baird de *Hyla eximia*, perteneciente a la Ciudad de México, indica que tiene aproximadamente una pulgada de longitud total, no obstante, no presenta medidas. Posteriormente, Duellman (1970) reporta en la descripción de la especie que de una muestra proveniente de Jalisco en la que solamente se analizaron 25 machos, el tamaño promedio es de 27.8 mm. Sin embargo, existe otra muestra con 120 individuos en los que el tamaño promedio es de 29.7 mm. Nosotros, encontramos que el tamaño promedio de la muestra analizada de machos y hembras es de 21.07 mm (N=114). Esto puede deberse a dos eventos: 1) Que Duellman (1970) sólo trabajara con especímenes mayor tamaño (muestra sesgada) y 2) Que en la muestra que nosotros analizamos haya una reducción del tamaño promedio, hecho que se tiene que demostrar.

Duellman (1970) reportó que el cráneo de *H. eximia* está poco osificado, esto coincide con lo observado, incluso en la muestra analizada, solamente en un espécimen la fontanela frontoparietal muestra algunas manchas a manera de osificación en el margen de la región posterior, entre las cápsulas óticas (*tectum synoticum*). Además, menciona que el esfenotmoides no alcanza a los nasales; la osificación del esfenotmoides fue variable mostrando diferencias en el grosor, con un rango de 0.14-1.17 mm; y en un espécimen, encontramos que alcanza a los nasales en la región frontal. Por otro lado, menciona que el palatino es muy tenue, nosotros observamos que no está presente.

Al comparar el cráneo de *Hyla chrysoscelis*, que tiene una LHC de 32-60 mm y es considerada como una especie de tamaño medio (Shearman y Maglia, 2015) con el de *Hyla eximia*, encontramos que el cráneo de la última es más acuminado en el hocico y menos ancho en la región posterior debido a que la osificación de los proóticos que no se expande lateralmente hacia el escamoso, pues estos no se encuentran osificados, sino que las cápsulas óticas solamente están condricadas y las regiones posteriores de los frontoparietales las cubren parcialmente a manera de campana. Así mismo, la fontanela frontoparietal no está completamente cerrada, pero el grosor de los frontoparietales es mayor en *H. chrysoscelis* y de igual forma no se termina de cerrar. Los nasales en *H. chrysoscelis* están muy alargados y alcanzan el maxilar, mientras que en *H. eximia* no llegan ni a la mitad de la región en la que deberían de estar los palatinos. El esfenotmoides está más engrosado en *H. chrysoscelis* sin que alcance los nasales, en *H. eximia* se encuentran muy reducidos, solamente un espécimen tiene el esfenotmoides lo suficientemente engrosado como para alcanzar a los nasales y cubrir parcialmente el *tectum nasal*. En *H. eximia* el anillo timpánico es

más grande que en *H. chrysoxcelis*; el estribo es más notorio en *H. eximia* debido a que los proóticos no están tan osificados. La rama ventral del escamoso es del mismo grosor que en *H. chrysoxcelis*. El parasfenoides se muestra un poco más engrosado en la porción anterior en *H. eximia* que en *H. chrysoxcelis*; en esta última, la porción anterior del parasfenoides está en contacto con la región ventral del esfenotmoides. La cantidad de dientes vomerinos en el proceso dentífero es igual en las dos especies, aproximadamente de 3 a 6 en cada proceso. El maxilar, de *H. chrysoxcelis* cuenta con 45-50 dientes pediculados, *H. eximia* muestra de 26-30 dientes. El *pars dentalis* en el premaxilar de *H. eximia* cuenta con 8-10 dientes, mientras que en *H. chrysoxcelis* cuenta con 9-12.

Canseco y colaboradores (2002) diferenciaron a *Hyla ameibothalame* del complejo de especies "eximia" e "bistincta" al no presentar cuadradoyugal, lo cual difiere con lo encontrado por nosotros, pues *H. eximia* cuenta con cuadradoyugal, pero este se encuentra reducido; *H. ameibothalame* tiene el prepollex osificado pero sostiene la excrecencia nupcial en los machos adultos, esto es diferente al prepollex de *H. eximia* pues este no está osificado y los machos de esta especie no presentan excrecencia nupcial. Además señalan que los frontoparietales están separados medialmente por su longitud, la fontanela frontal parietal es ovoide y larga, esto es similar a *H. eximia*. Los huesos nasales son largos y delgados, están separados medialmente, no se sobreponen o tocan el hueso esfenotmoides, esto coincide con *H. eximia*.

Al comparar *H. eximia* con *Acris crepitans* (Maglia et al. 2007), la cual es considerada como una especie miniatura. En *A. crepitans* la porción anterior es redondeada al igual que en *H. eximia*, los palatinos están ausentes, los nasales están reducidos y tampoco alcanzan la zona cartilaginosa en donde debería de estar el palatino. El cráneo tampoco está ornamentado; sin embargo en los dos cráneos se presentan eminencias epióticas y crestas óticas. En cambio, el esfenotmoides en *Acris crepitans* se muestra más engrosado que en *H. eximia*. Los proóticos se encuentran más osificados en *A. crepitans* que en *H. eximia*.

Al considerar los resultados obtenidos por Yeh (2002), en el que analizó 12 familias diferentes pertenecientes al orden Anura y en el que evaluó la deformación relativa de los cráneos de las especies consideradas como miniatura, encontró que en la región dorsal existe una tendencia en la que hay una reducción paedomórfica del cuadradoyugal, los nasales y los frontoparietales. De igual manera, reporta que en algunas especies, los palatinos se encuentran ausentes. Lo cual coincide con lo que nosotros encontramos ya que en *H. eximia* los palatinos están ausentes y el cuadradoyugal se encuentra reducido al igual que

los frontoparietales. Por otro lado, menciona que el esfenotmoides es uno de los últimos huesos en osificarse durante la ontogenia.

En el esqueleto axial, a diferencia de *H. chrysoscelis*, en *H. eximia* no se observa una lámina en el arco neural, este es completamente liso. La diapófisis sacra es muy parecida, aunque el arco neural parece ser procélico, lo cual no se reporta en *H. chrysoscelis*. Cabe destacar que dentro de la muestra analizada encontramos que algunos procesos correspondientes a la vértebra VIII del lado derecho pueden crecer ensanchándose en la octava vértebra presacra formando una diapófisis, (1.75 %); el proceso izquierdo de una décima vértebra posterior a la vértebra sacra se ensancha hasta alcanzar la proyección izquierda del ilion y se articula con la expansión de la diapófisis sacra (0.87 %), o en la novena vértebra en la que se expande el proceso transversal izquierdo de tal manera que da la apariencia de una diapófisis sacra (0.87 %); además en el 38.59 % de la muestra analizada, el urostilo presenta procesos transversos que no alcanzan a ensancharse para formar una diapófisis como en los casos anteriormente mencionados. Talavera (1987) reporta anomalías similares en la columna vertebral de *Pelobates cultripes*, en la que existe variación en el número de vértebras presacras, de 8 a 9. Así mismo, ella también reporta que la vértebra sacra cambia posteriormente a una décima vértebra o el número decrece dado que el atlas se fusiona con la segunda vértebra, lo cual no ocurre en la muestra que analizamos, sino que en dos especímenes (0.0175 %) de *H. eximia* hay 8 vértebras incluyendo la sacra y en otro se presentan una vértebra extra que forma una diapófisis sacra. Por otro lado, menciona que en el 7.32 % de los renacuajos analizados existe una asimetría en la diapófisis sacra, así como en la formación de una segunda vértebra sacra, y este porcentaje se incrementa a 8.20 % en los individuos post-metamórficos. También menciona que el 4.92 % de los individuos post-metamórficos presentan un proceso en el urostilo (proceso post-sacro). Sin embargo, sólo lo reporta y no le da una interpretación biológica. De igual forma, esta condición se presenta en las descripciones de *Bombina orientalis*, como dos procesos post-sacros, que los autores no interpretan, solamente señalan dentro de la descripción del esqueleto axial (Maglia y Púgener, 1998). Así mismo, en la descripción de la osteología de *Discoglossus sardus* se presentan dos procesos postsacros en el urostilo, pero no se indica nada acerca de su significado (Púgener y Maglia, 1997). Una posible explicación para este fenómeno es que la variación descrita anteriormente es debida a la plasticidad fenotípica propia de la columna vertebral, la cual pudo ser causada por una norma de reacción (Pigliucci *et al.* 1996) producida por un agente desconocido en el hábitat de estos especímenes.

H. eximia e *H. chrysochelis*, muestran en la cintura pectoral un arreglo similar. Las dos cinturas presentan en el mesoesternón una articulación arciferal, uno de los dos modos de articulación en la cintura pectoral que es posible encontrar en los anuros (Duellman y Trueb, 1994). En esta estructura ósea no se encontró variación alguna en la forma.

Cabe destacar que las longitudes de los pies derecho e izquierdo, al compararlas con las longitudes totales de los miembros pélvicos, mostraron un comportamiento alométrico positivo. Así mismo, el pollex del miembro pectoral izquierdo y los hallux de los dos miembros pélvicos mostraron un comportamiento alométrico positivo. Esto es interpretado como una aceleración en la tasa de crecimiento de estos elementos. Las alometrías positivas, se interpretan como comportamientos relacionados con selección sexual; sin embargo en algunos estudios (Bonduriansky, 2006; Schulte-Hostedde *et al.* 2011) se ha identificado que las ornamentaciones o algunos caracteres dimórficos sexuales no presentan este tipo de alometría, por lo tanto no es una regla general que los caracteres que presentan alometrías positivas estén pasando por un proceso de selección sexual.

Tanto el pollex como el hallux son caracteres dimórficos sexuales y estos suelen variar entre machos y hembras, siendo en los machos en los que Schulte-Hostedde y colaboradores (2011) los reportan más desarrollados; además, estos autores también mencionan que el desarrollo de los miembros tanto pélvicos como apendiculares es regulado por la hormona tiroidea, lo cual coincide con lo mencionado por Duellman y Trueb (1994), es por esto que sugerimos que la hormona tiroidea podría estar regulando el desarrollo de estos elementos durante la temporada reproductiva, y el nivel hormonal es uno de los niveles a los que se regulan los procesos de desarrollo, es por esto que nosotros encontramos alometrías positivas, pues los pollex les ayudarían a sujetarse durante el amplexo a las hembras, como lo reportan Púgener y Maglia (1997). Por otro lado, las alometrías positivas en los pies pueden estar relacionadas al modo de locomoción que tienen las ranas, ya que este puede ser saltatorio y trepador. Así mismo, la comparación entre los coeficientes obtenidos de la proporción entre la longitud del pie y la LHC (ver tabla 10) de Duellman (1970) y los nuestros, muestra una mayor proporción en los individuos con los que trabajamos, esto apoya las alometrías positivas encontradas en las longitudes de los pies.

Tabla 10. Comparación de los datos de las medias en las proporciones de: Longitud de la tibia: LT/LHC; Longitud del pie: LP/LHC; Longitud de la cabeza: LC/LHC; Ancho de la cabeza: AC/LHC; diámetro del tímpano/diámetro del ojo: DT/DO. * N=25; ** N=114

Proporción	Duellman (1970)*	Sumano y Gersenowies (2016)**
LT/LHC	0.457	0.435
LP/LHC	0.446	0.648
LC/LHC	0.307	0.304
AC/LHC	0.337	0.339
DT/DO	0.572	0.379

16. Conclusión

La técnica de aclaramiento con doble tinción nos permitió visualizar el sistema esquelético de *Hyla eximia*. A partir de las observaciones se realizó la descripción anatómica del sistema esquelético en la que se establecieron detalladamente sus características y se identificaron variaciones alométricas en las principales porciones del cuerpo, siendo esto una contribución a los estudios de alometría tan poco existentes.

Dentro de las características propias de la especie pudimos identificar que el cráneo no presenta palatinos, la fontanela frontoparietal no se cierra completamente, el cuadradoyugal está reducido y las cápsulas óticas no están osificadas.

Dentro de los comportamientos alométricos encontrados, el cráneo presenta una alometría negativa, esto es común a la mayoría de los vertebrados, al igual que los miembros pectorales y los procesos transversos de las vértebras, las isometrías son escasas sólo presentándose en el húmero y la radio-ulna; en cambio, las longitudes de los pies presentaron alometrías positivas, hecho que puede estar relacionado con sus hábitos trepadores, al igual que algunos de los dígitos de los miembros pectorales.

Todos estos datos nos permiten concluir que *Hyla eximia* posee las características propias de un organismo pequeño con hábitos arborícolas, por lo cual se considera que está restringida a hábitats con vegetación perenne y no se espera su presencia en ambientes áridos o semiáridos.

Cabe destacar que este estudio sirve como base para trabajos futuros con *Hyla eximia* para probar si existe miniaturización y cambios heterocrónicos durante la ontogenia; adicionalmente, la variación en la articulación ilio-sacra podría estar relacionada con normas de reacción, hecho importante ya que puede estar relacionada con el proceso evolutivo desde el punto de vista de la plasticidad fenotípica, aunque no hay que excluir su posible uso como una señal de contaminación ambiental.

Bibliografía

1. Altig, R. G. 1969. Developmental Cranial Osteology of Three Species of Rana (Anura). Thesis for the degree of Doctor of Philosophy in Zoology. Oregon State University. pp. 89.
2. Arranz, M. S. 2005. Etimologías curiosas e inéditas. 1era ed. Verbum, Madrid, España. p.92.
3. American Veterinary Medical Association (AVMA). 2013. Guidelines for the Euthanasia of Animals. Creative Commons. USA. P. 76.
4. Anderson, S. J. 2001. The Phylogenetic Trunk: Maximal Inclusion of Taxa with Missing Data in an Analysis of the Lepospondyli (Vertebrata, Tetrapoda) Systematic Biology, 50(2): 170-193.
5. Babik, W. y Rafinski, J. 2000. Morphometric differentiation of the moor frog (*Rana arvalis* Nilss.) Journal of Systematics and Evolution, 38: 239-247.
6. Baird, S. F. 1854. Descriptions of new genera and species of North American frogs. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 7: 59–62.
7. Barrio, A. C. L. y Fuentes, O. 2003. A new species of *Stefania* (Anura: Hylidae: Hemiphractinae) from the summit of Cerro Autana, Estado Amazonas, Venezuela. Herpetologica 59(4): 504-512.
8. Benton, J. M. 2005. Vertebrate Paleontology. 3rd ed. Blackwell Publishing, United Kingdom. p. 75
9. Bolant, B., Calvo, M. A., Cejalvo, D., Gimeno, L. O. y Lloris, J. M. 1990. La Eutanasia en los Animales de Laboratorio. Centro de Investigación. Hospital General Universitario de Valencia. Research In Surgery. Suplemento, 5.
10. Bryson Jr. R. W., Tilston, B. S., Nieto-Montes de Oca, A., García-Vázquez, U. O. y Riddle, B. R. 2014. The role of mitochondrial introgression in illuminating the evolutionary history of Nearctic treefrogs. Zoological Journal of the Linnean Society, 1-14.
11. Canseco-Márquez L., Mendelson III, J. R. y Gutiérrez-Mayén, G. 2002. A new species of *Hyla* (Anura: Hylidae) from Mixteca Alta, Oaxaca, México. Herpetologica, 58 (2): 260-269.
12. Carroll. R. 1977. Patterns of amphibian evolution: An extended example of the incompleteness of the fossil record. En: Patterns of evolution, as

- illustrated by the fossil record: 404-437. (ed. Hallam. A.) Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Netherlands. (Developments in Paleontology and stratigraphy 5).
13. Carroll, R. 2009. The Rise of Amphibians: 365 million years of evolution. 1^a ed. The Johns Hopkins University Press. USA. p. 49,
 14. Clack, A. J. 2009. The Fish-Tetrapod Transition: New Fossils and Interpretations. *Evo Edu Outreach*, 2:213–223.
 15. Clack, A. J. 2012. Gaining ground: The Origin and Evolution of Tetrapods. 2^a ed. Indiana University Press. USA. pp. 82-85.
 16. CONABIO (comp.). 2011. Catálogo de autoridades taxonómicas de los anfibios (Amphibia: Craniata) de México. Base de datos SNIB-CONABIO. México. Incluye información del proyecto CS003.
 17. Chantell, J. C. 1968. The Osteology of *Pseudacris* (Amphibia: Hylidae). *American Midland Naturalist*, 80(2): 381-391.
 18. Daeschler, E. B., Shubin, N. H. y Jenkins Jr. F. A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757-763.
 19. Duellman, W. E. 1970. The Hylid Frogs of Middle America. Monograph of Natural History, the University of Kansas. (1): 482, 499-505.
 20. Duellman, W. E. y D. M. Hillis. 1987. Marsupial Frogs (Anura: Hylidae: Gastrotheca) The Ecuadorian Andes: Resolution of Taxonomic Problems and Phylogenetic relationships. *Herpetologica*, 43(2): 141-173.
 21. Duellman W. E. y L. Trueb. 1994. Biology of Amphibians. 2nd ed. John Hopkins University Press, London. pp. 312-324, 330-336, 346-348.
 22. Duellman, W. E. y L. Trueb. 2015. Marsupial frogs: Gastrotheca and allied genera. 1st ed. John Hopkins University Press, USA. p. 31.
 23. Ecker. A. 1889. Anatomy of the frog. 1st ed. Calendron Press. United Kingdom. pp. 15-52.
 24. Eliosa, L. H. R. 2002. Variación geográfica en *Hyla eximia*. Tesis de licenciatura, UNAM. pp. 50.
 25. Estes, R. y B. Sanchiz. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the late Cretaceous and Cenozoic: evidence of Interchange? In *The great American interchange: 139-197*. (eds. Stehli, F. G. y Webb, S. D.) Plenum Press, Nueva York y Londres. (Topics Geobiology 4.).
 26. Faivovich, J., Haddad, C. F. B., García, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. y Wheeler, A. W. C. 2005. Systematic Review of the Frog Family Hylidae, with Especial Reference to Hylinae: Phylogenetic Analysis and Taxonomic Revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. (294): 6, 102.

27. Fegan, M. y Prior P. 2005. How complex is the “*Ralstonia solanacearum* Species Complex”.
28. Frost, D. R. 2014. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6 (consultado el 30 de diciembre de 2015). Electronic Database accessible at American Museum of Natural History, New York, USA
29. Gersenowies, R. J. R. 2007. Alometría. Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Estudios Superiores Iztacala, México, 57- 92 pp.
30. Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183 -190.
31. Gould, S. J. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biol. Rev.* (41): 587-640.
32. Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. 1st ed. Harvard University Press. pp. 209-263.
33. Günther, R. 2004. Two new treefrog species of the genus *Litoria* (Anura: Hylidae) from the west of New Guinea. *Zoologische Abhandlungen (Dresden)*, 54: 163–175.
34. Hanken, J. y Wake, D. B. 1993. Miniaturization of body size: Organismal consequences and Evolutionary Significance. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:501-519.
35. Hammerson, G. y Canseco, M. L. 2010. *Hyla eximia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T55478A11302776. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-2.RLTS.T55478A11302776.en>. Downloaded on 04 January 2016
36. Holman, J. A. 1969. Lower Oligocene amphibians from Saskatchewan. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*. 31: 273-289. Recuperado de: <http://biostor.org/reference/126839>
37. Holman, J. A. 2003. Fossil frogs and toads of North America. Indiana University Press. p. 240.
38. Hoyos, J. M., Sánchez-Villagra, M. R., Carlini A. A. y Mitgutsch, C. 2012. Skeletal development and adult osteology of *Hypsiboas pulchellus* (Anura: Hylidae). *Acta Herpetológica*, 7(1): 119-138.
39. Huxley, J. S. 1924. Constant differential growth ratios and their significance. *Nature*, 114: 895-896.
40. Kardong, V. K. 2011. *Vertebrates: Comparative Anatomy, Function, Evolution*. 6th ed. USA. Mc-Graw-Hill. pp. 104-107, 717,
41. Kelly, W. L. y Bryden, M. M. 1983. A modified differential stain for cartilage and bone in whole mount preparations of mammalian fetuses and small vertebrates. *Biotech Histochem*, 58 (3): 131-134.
42. RoelanLaudet, V. 2011. The Origins and Evolution of Vertebrate Metamorphosis. *Current Biology*, 21: R726–R73.

43. Li, J. T., Wang, J. S., Nian, H. H., Litvinchuk, S. N., Wang, J., Li, Y., Rao D. Q. y Klaus, S. 2015. Amphibians crossing the Bering Land Bridge: Evidence from Holarctic treefrogs (*Hyla*, Hylidae, Anura). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87: 80-90.
44. Maglia, A. M. y Púgener, L. A. 1998. Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura: Bombanitoridae). *Herpetologica*, 54(3), 344-363.
45. Maglia, A. M., Púgener, L. A. y Mueller J. M. 2007. Skeletal morphology and postmetamorphic ontogeny of *Acris crepitans* (Anura: Hylidae): A case of miniaturization in frogs. *Journal of Morphology*, 268: 194-223.
46. Maneyro, R., Camargo A., y da Rosa, I. 2008 *Anfibios*. Universidad de la República de Uruguay, Facultad de Ciencias, Sección Zoología de Vertebrados. 22 p.
47. Manzano, A. S., Fabrezi, M. y Vences, M. 2007. Intercalary Elements, Treefrogs, and the Early Differentiation of a Complex System in the Neobatrachia. *The Anatomical Record*, (290): 1551-1567.
48. Maxson, L. R. y Wilson, A. C. 1974. Convergent Morphological Evolution Detected by Studying Proteins of Tree Frogs in the *Hyla eximia* Species Group. *Science, New Series*, 185 (4145): 66-68.
49. Minkoff, E. C. 1975. *A laboratory guide to frog anatomy*. Pergamon Press Inc. 101 p.
50. Morescalchi, A. 1994. Environmental crisis, adaptations and genome in amphibians, *Bolletino di zoología*, 61: 4, 403-407, DOI:10.1080/11250009409355913.
51. Nieuwkoop, P.D. y Faber J. 1956. *Normal Table of *Xenopus laevis* (Daudin). A Systematical and Chronological Survey of the Development from the Fertilized Egg till the End of Metamorphosis*. Amsterdam: North-Holland Publ. Co.
52. Ochoa, O. L., Flores, O. V., García, U. V., Correa, M. C. y Canseco, L. M. 2006. '*Hyla eximia* (Rana de árbol de montaña). Área de distribución potencial', escala: 1:1000000. Museo de Zoología 'Alfonso L. Herrera', Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Proyecto: DS009, Extraído del proyecto DS009: Áreas potenciales de distribución y GAP análisis de la herpetofauna de México. El proyecto fue financiado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México.
53. Orr, R. T. 1978. *Biología de los vertebrados*. 4ª ed. Ed. Interamericana. p. 288.

54. Parra-Olea, G., Flores-Villela O. y Mendoza-Almeralla, C. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, Suplo. 85:S460-S466.
55. Pigliucci, M., Schlichting C. D., Jones C. S. y Schwenk, K. 1996. Developmental Reaction Norms: the interactions among Allometry, Ontogeny and Plasticity. *Plant Species Biol.* 11: 69-85.
56. Ponssa, M. L., Brusquetti, F. y Souza, F. L. 2011. Osteology and Intraespecific Variation of *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae), with comments on the Relationships between Osteology and Reproductive Modes. *Journal of Herpetology*, 45(1): 79-93.
57. Prasad, G. V. R. y Rage. J. C. 1995. Amphibians and squamates from Maastrichtian of Naskal, India. *Cretaceous Research*, 16: 95-107.
58. Púgener, A. L. y Maglia, A. M. 1997. Osteology and Skeletal development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae). *Journal of Morphology*, 233: 267-286.
59. Richards, S. e Iskandar, D. 2000. A new minute *Oreophryne* (Anura: Microhylidae) from the mountains of Irian Jaya, Indonesia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 48 (2): 257-262.
60. Ron, S. y J. B. Pramuk. 1999. A new species of *Osteocephalus* (Anura: Hylidae) from Amazonian Ecuador y Peru. *Herpetologica*, 55(4): 433-446.
61. Roots, C. 2006. Hibernation. 1st ed. Greenwood Press, London. p. 57.
62. Sanchiz, B. y Rocek, Z. 1996. An Overview of the anuran fossil record en *The Biology of Xenopus*: 317-328. (eds. Tinsley R. C. y Kobel H. R.) Clarendon Press. Oxford, Londres.
63. Sahni, A., R. S. Rana y Prasad, G. V. R. 1987. New evidence for paleobiogeographic intercontinental Gondwana relationships based on Late Cretaceous-Earliest Paleocene Coastal Faunas from Peninsular India. *American Geophysical Union*, 41: 207-218.
64. Schoch, R. R. 2014. *Amphibian Evolution: The Life of Early Land Vertebrates*, 1st ed. John Wiley and Sons. p. 19.
65. Shearman, R. M. y Maglia A. M. 2015. Osteological development of Cope's Gray Treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Acta Zoologica (Stockholm)* 96: 181-198.
66. Sheil, A. C. y Mendelson III J. R. 2001. A new species of *Hemiphractus* (Anura: Hylidae: Hemiphractinae), and a Redescription of *H. johnsoni*. *Herpetologica*, 57 (2): 189-202.
67. Sheil, A. C. y Alamillo, H. 2005. Osteology and Skeletal Development of *Phyllomedusa vaillanti* (Anura: Hylidae: Phyllomedusinae) and a Comparison of this arboreal species with terrestrial member of the genus. *Journal of Morphology*, 265: 343-368.

68. Smith, B. G. 1917. Laboratory Guide for the Study of the Frog. An Introduction to Anatomy, Histology and Physiology. Department of Natural Science, Michigan State Normal College, Ypsilanti. pp. 16, 17, 21.
69. Smith, E. N. y Noonan, B. P. 2001. A new species of *Osteocephalus* (Anura: Hylidae) from Guyana. *Revista de Biología Tropical*, 49(1): 347-357.
70. Schulte-Hostedde, A. I., Kuula, S., Martin, C., Schank C. C. M. y Lesbarrères, D. 2011. Allometry and sexually dimorphic traits in male anurans. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1154-1159.
71. Talavera, R. R. 1987. Anomalies in the vertebral column ontogeny of field reared *Pelobates cultripes*. En: Proceedings of the 4th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica: 395-398. (eds. J.J. van Gelder, H. Strijbosch y P. J. M. Bergers).
72. Torday, J. S. 2016. Heterochrony as Diachronically Modified Cell-Cell Interactions. *Biology*, 5, 4; doi:10.3390/biology5010004
73. Trueb, L. 1977. Osteology and Anuran Systematics: Intrapopulational variation in *Hyla lanciformis*. *Systematic Zoology*, 26 (2): 165-184.
74. Trueb, L. Púgener, L. A. y Maglia A. M. 2000. Ontogeny of the bizarre: An Osteological Description of *Pipa pipa* (Anura: Pipidae), with an account of Skeletal Development in the species. *Journal of Morphology*, (243): 75-104.
75. Vences, M., Glaw, F., Mausfeld P. y Böhme W. 1998. Comparative Osteology of Malagasy poison frogs of the genus *Mantella* (Amphibia: Ranidae: Mantellinae). *Bonner Zoologische Beiträge*, 48: 205–215.
76. Vitt, J. L. y Caldwell, J. P. 2014. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. 4th ed. Academic Press. pp. 493-494.
77. Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution*, 56(3): 628-641.
78. Zug, G. R., Vitt, L. J. y Caldwell. J. P. 2001. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Second Edition. Academic Press. San Diego, California. 630 p.