



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**REVISIÓN MORFOLÓGICA DE LAS RANAS DEL GÉNERO
STRABOMANTIS (ANURA: BRACHYCEPHALIDAE SENSU
FROST ET AL. 2006)**

JHON JAIRO OSPINA SARRIA

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2012

**REVISIÓN MORFOLÓGICA DE LAS RANAS DEL GÉNERO
STRABOMANTIS (ANURA: BRACHYCEPHALIDAE SENSU
FROST ET AL. 2006)**

Jhon Jairo Ospina Sarria

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias, Biología

Director:

John Douglas Lynch

Ph.D.

Línea de Investigación: Sistemática

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia

2012

Agradecimientos

Agradezco principalmente al profesor John D. Lynch por permitir el acceso a los especímenes bajo su cuidado, igualmente por la asesoría y crítica constante. Al Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia por permitir los espacios para que esta investigación fuera desarrollada.

Al profesor Gary Stiles, (Universidad Nacional de Colombia) por su valiosa ayuda en los primeros días en Bogotá, al profesor Wilmar Bolivar-G (Universidad del Valle) por compartir su amplio conocimiento en las Ranas *Eleutherodactylus*. Agradecimientos también a Fernando J. M. Rojas-Runjaic del Museo de Historia Natural La Salle (Venezuela), quien tuvo la gentileza de ayudar en la disponibilidad de especímenes. Martín Pereyra del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por compartir literatura relevante al tema.

Resumen

Las Ranas de desarrollo directo o carentes de etapas larvales en su desarrollo (*Eleutherodactylus* sensu lato) han presentado significantes cambios en su clasificación, inicialmente basada en morfología y más recientemente en herramientas moleculares.

En este contexto el siguiente trabajo empleó caracteres osteológicos y miológicos en los grupos de especies que conforman el género *Strabomantis*, con el objetivo de buscar homologías que puedan apoyar la monofilia de estos grupos, así como también la del género. Se encontró evidencia en donde se demuestra que los grupos de especies deben ser reorganizados, en cuanto al género *Strabomantis* se encontró que es parafilético con respecto al género *Hypodactylus*. Se hace necesario la reevaluación detallada del estatus genérico de *Strabomantis zygodactylus*, pues esta especie según la evidencia mostrada, está más relacionada con las especies del género *Craugastor* y *Oreobates*.

Palabras clave: Morfología, Caracteres, Terrarana, *Eleutherodactylus*,

Abstract

The Direct-developing frogs or frogs without larval stage development (*Eleutherodactylus sensu lato*) have undergone significant changes in their systematics, initially based on morphology and more recently on molecular data. In this context, this work used osteological and miological characters in the species groups that comprise the *Strabomantis* genus, aiming to search for homologies that could support the monophyly of these groups, as well as that of the genus. The evidence supports the reorganization of groups and demonstrates *Strabomantis* genus is paraphyletic with respect to the *Hypodactylus* genus. It is necessary a detailed evaluation of generic status of *Strabomantis zygodactylus* because this species, according to the evidence shown, is more closely related to the species of *Craugastor* and *Oreobates* genus.

Keywords: Morphology, Characters, Terrarana, *Eleutherodactylus*.

Tabla de contenido

1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	2
3. MÉTODOS	5
4. RESULTADOS	7
4.1 OSTEOLOGÍA CRANEAL	7
4.2 APARATO HIOIDEO	10
4.3 ESQUELETO POSTCRANEAL	12
4.4 MUSCULATURA MANUAL, PEDIAL Y SUPERFICIAL DE LA GARGANTA	16
4.4.1 MUSCULATURA DE LA SUPERFICIE PALMAR DE MANO	17
4.4.2 MUSCULATURA DE LA SUPERFICIE DORSAL DE MANO	20
4.4.3 MUSCULATURA DE LA SUPERFICIE PLANTAR DE LA PATA	23
4.4.4 MUSCULATURA DE LA SUPERFICIE DORSAL DE LA PATA	29
4.4.5 SUPERFICIAL MUSCULATURA SUBMANDIBULAR	32
5. VARIACIÓN PLANTEADA COMO CARACTERES PARA LOS GRUPOS DE ESPECIES <i>ANOMALUS</i>, <i>BUFONIFORMIS</i> Y <i>SULCATUS</i> (<i>STRABOMANTIS</i>)	35
5.1 VARIACIÓN EN OSTEOLOGÍA CRANEAL	35
5.2 VARIACIÓN EN OSTEOLOGÍA POSTCRANEAL	43
5.3 VARIACIÓN EN MUSCULATURA MANUAL	48
5.4 VARIACIÓN EN MUSCULATURA PEDIAL	52
5.5 VARIACIÓN EN MUSCULATURA SUPERFICIAL DE GARGANTA	53
6. DISCUSIÓN: CARACTERES PROPUESTOS PARA LOS GRUPOS DE ESPECIES <i>ANOMALUS</i>, <i>BUFONIFORMIS</i> Y <i>SULCATUS</i> (<i>STRABOMANTIS</i>)	57
7. CONCLUSIONES	61
8. ANEXO 1: MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS EMPLEADA EN EL ESTUDIO DEL GÉNERO <i>STRABOMANTIS</i>.	65
9. ANEXO 2: ESPECÍMENES REVISADOS EN LA EVALUACIÓN DEL GÉNERO <i>STRABOMANTIS</i>. ESPECÍMENES ENCONTRADOS EN EL INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA, BOGOTÁ, COLOMBIA (ICN), MUSEO DE HISTORIA NATURAL LA SALLE, CARACAS, VENEZUELA (MHNLS) Y MUSEO DEPARTAMENTAL DE CIENCIAS NATURALES FEDERICO CARLOS LEHMANN VALENCIA, CALI, COLOMBIA (IMCN)	67
10. BIBLIOGRAFÍA	69

Lista de figuras

Figura 1. Cráneo de <i>Strabomantis necerus</i> (ICN 13229) en perfil dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y posterior (D).	9
Figura 2. Cráneo de <i>Strabomantis necerus</i> (ICN 13229) mostrando la forma del cuadratojugal	10
Figura 3. Perfil ventral del aparato hioideo en <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507).	11
Figura 4. Perfil dorsal y ventral del esqueleto axial en <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).	13
Figura 5. Perfil ventral de la cintura pectoral (A, B) y pélvica (C) en <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).	14
Figura 6. Perfil dorsal de Mano (A) y Pata (B) de <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).	16
Figura 7. Palmar musculatura de la mano izquierda en <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm). Músculos superficiales (A), segunda capa de músculos (B), tercer capa de músculos (C) y músculos profundos (D). Abreviaciones en texto.	18
Figura 8. Dorsal musculatura de la mano izquierda en <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm). Músculos superficiales (A), segunda capa de músculos (B), tercer capa de músculos (C) y músculos profundos (D).....	21
Figura 9. Superficial músculos plantares de la pata izquierda de <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30505). A, músculo plantaris profundus (PP), Aponeurosis plantar (AP), tendones superficiales (TS). B, tendones superficiales junto a músculo tarsalis posticus (TP) y músculo flexor digitorum brevis superficiales (FDB). C, músculo abductor praehallucis (ABP), músculo abductor plantaris hallucis (ABH) y m. adductor praehallucis (ADP). D, mm. lumbricalis breves digitii y músculo lumbricalis longissimus digitii IV.....	25
Figura 10. Segunda capa de músculos plantares de la pata izquierda de <i>Strabomantis zygodactylus</i> (ICN 30505). A, músculos lumbricalis breves y músculos transversarii (TV).	

B, músculo intertarsalis (IT), músculos flexores ossum metacarporum (FM), abductor brevis plantaris digiti V (ABPD), músculos flexores teretes (FT) y *músculos* opponens (OP). C, músculos flexores teretes y músculos transversi metacarporum (TM)..... 26

Figura 11. Músculos dorsales de la pata de *Strabomantis zygodactylus*. A, músculos tarsalis anticus (TA), músculo extensor longus digiti IV (EL) y músculo abductor brevis dorsalis digiti V (ABBD). B, músculos extensores breves superficiales (EBS). C, Músculos extensores breves medius. 30

Figura 12. Músculos *extensores breves profundi digitii* (A) de la pata de *Strabomantis zygodactylus*. B, músculo abductor brevis dorsalis hallucis (AH) y m. adductor proprius digiti IV. 31

Figura 13. Musculatura superficial de la garanta en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577, macho adulto, Longitud Rostro-Cloaca 48.9 mm). 33

Figura 14. Perfil dorsal y lateral de cráneos en *Strabomantis ruizi* (A-B), *Strabomantis necerus* (C-D) y *Strabomantis cheiroplethus* (E-F). 37

Figura 15. Desarrollo de procesos en palatinos de premaxila en *Strabomantis ruizi* (A-B), *Strabomantis necerus* (C), *Strabomantis cheiroplethus* (D). 38

Figura 16. Extensión posterior del pars palatino de la maxila con respecto al ramus anterior del pterigoideo en *Strabomantis necerus* (A-B), *Strabomantis cheiroplethus* (C), *Strabomantis ruizi* (D). 39

Figura 17. Condición del cuadratojugal al articular con maxila en *Strabomantis cheiroplethus* (A-B), *Strabomantis necerus* (C), *Strabomantis ruizi* (D). 41

Figura 18. Lámina ótica en la región supratemporal ausente en *Strabomantis necerus* (A), *Strabomantis cheiroplethus* (B) y presente en *Strabomantis ruizi* (C) y *Strabomantis necopinus* (D). 42

Figura 19. Condición de articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila en *Strabomantis ruizi* (A), *Strabomantis ingeri* (B), *Strabomantis cheiroplethus* (C), *Strabomantis necerus* (D). 43

Figura 20. Forma del borde posterior del Coracoides en: (A) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609) y (B) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507). 44

Figura 21. Relación entre la extensión de dedos manuales en: (A) *Strabomantis ingeri* (ICN 13570), (B) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609) y (C) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507). 46

Figura 22. Relación entre la longitud de Procesos anteriores y posterolaterales del Aparato Hioideo en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507) y (B) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609). 47

Figura 23. Condición de la porción distal del *m. palmaris longus* sobre la aponeurosis palmaris en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507), (B) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208), (C) *Craugastor fitzingeri* (ICN 10754). 49

Figura 24. Grado de desarrollo del *músculo lumbricalis longus digitii IV* en: (A) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208), (B) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507). 50

Figura 25. Grado de desarrollo de los músculos interphalangeales en antepenúltimo falange de dedos manuales IV-V en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507), (B) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208)..... 51

Figura 26. Musculatura pedial de *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30505). (A) tendones superficiales (TS), músculo *tarsalis posticus* (TP), músculo flexor digitorum brevis superficiales (FDB). (B) Sesamoide al inicio de los tres músculos lumbricalis breves digitii V y sesamoide al inicio de la parte lateral del músculo lumbricalis breves digitii IV y de la parte medial del músculo lumbricalis breves digitii V. 52

Figura 27. Nivel de solapamiento de fibras anteriores del músculo intermandibularis sobre el músculo submentalis en: (A) *Strabomantis anatipes* (ICN 32702), (B) *Strabomantis cheiroplethus* (ICN 16301), (C) *Strabomantis sulcatus* (ICN 50174), (D) *Strabomantis necopinus* (ICN 37612). 54

Figura 28. Elementos suplementarios apicales del músculo intermandibularis ausentes en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577), presentes en (B) *Strabomantis cheiroplethus* (ICN 16301), (C) *Strabomantis necerus* (ICN 13227), (D) *Strabomantis sulcatus* (ICN 50174). 55

1. Introducción

Las Ranas de desarrollo directo o carentes de etapas larvales en su desarrollo (*Brachycephalidae sensu* Frost et al. 2006; *Terrarana sensu* Hedges et al. 2008) han presentado significantes cambios en su clasificación, inicialmente basada en morfología (Lynch 1971, 1986, Lynch y Duellman 1997) y posteriormente en herramientas moleculares (Heinicke et al 2007, Hedges et al 2008, Heinicke et al 2009, Pyron y Wiens 2011). En los trabajos basados en morfología y como producto de la gran diversidad de hasta ese momento el género con mayor número de especies dentro de los Vertebrados, se establecieron subgéneros y otras categorías que aunque no son reconocidas por el Código de Nomenclatura Zoológica (Series y Grupos de Especies), fueron propuestas con el objetivo de facilitar la taxonomía de tan complejo grupo. Aunque estas agrupaciones obedecieron exclusivamente a principios de similitud, tales agrupaciones pueden ser consideradas inicialmente como hipótesis de grupos naturales (Guayasamin 2004). Posteriormente con la implementación de datos moleculares para 344 de las 950 especies conocidas se planteó una reorganización de hasta ese momento el género más numeroso de los vertebrados, como resultado se propuso una fragmentación de este en cinco familias y 24 géneros, conservando en muchos casos las series y grupos de especies propuestos anteriormente (Hedges et al. 2008, Heinicke et al. 2009). Más recientemente, Pyron y Wiens (2011) igualmente con estudios moleculares encontraron incongruencias en algunas de estas categorías, por ejemplo, encontrarón que los géneros *Hypodactylus* y *Strabomantis* (*Strabomantidae*) están más relacionados con los *Craugastoridos* (*Haddadus* y *Craugastor*) más que con otros géneros de *Strabomantidae*. Por lo tanto, Pyron y Wiens (2011) proponen que la familia *Strabomantidae* sea sinonimizada dentro de *Craugastoridae*, además proponen una nueva subfamilia (*Pristimantinae*) para los géneros *Pristimantis*, *Lynchius*, *Oreobates* y *Phrynopus*.

Es decir, las recientes propuestas moleculares han demostrado ser muy dependientes del número de terminales incluidos y por ello muy inestables. Adicional a esto, la mayoría de los géneros y familias propuestas no son diagnosticables morfológicamente, lo cual además de impedir su identificación, da la idea de que la morfología no es útil para los estudios sistemáticos en estas ranas. Esto último es quizás lo más grave, pues se está menospreciando el cúmulo de información morfológica, así como también se está dando la impresión de que no es útil el enfocarse en estudios morfológicos, dado que se asume que la mayoría de los caracteres morfológicos están bajo homoplasia, esto último sin evidencia de primera mano.

A partir de esto, este trabajo se enfocó en evaluar la existencia o no de soporte morfológico (Miólogía y Osteología) para tres grupos de especies del actual género *Strabomantis* (*anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus*).

2. Antecedentes

Producto de la gran cantidad de especies dentro del género *Eleutherodactylus sensu lato* y por ello con el objetivo de facilitar el estudio de estas ranas, Lynch (1976) propuso agrupaciones definidas como series (categoría entre el subgénero y los grupos de especies) y grupos de especies para muchas de las especies conocidas de Sur América. Savage (1987) y Hedges (1989) también han empleado las series de especies, para el estudio de los *Eleutherodactylus* en Centro América y las Antillas. El establecimiento de las series y grupos de especies dentro de *Eleutherodactylus sensu lato* aunque es basado en fenética, tal similitud morfológica aunque no necesariamente es evidencia de homología, si es una hipótesis que debe ser puesta a prueba.

En este contexto y con el objetivo de evaluar la existencia soporte morfológico en las categorías propuestas para estas ranas (grupos de especies), el presente trabajo se enfocó en tres de los cuatro grupos de especies del actual género *Strabomantis* (Hedges et al 2008): *anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus*, igualmente se probó si existe carácter morfológico que permita diagnosticar este género. El primer grupo de especies, *anomalus* está compuesto por cuatro especies, de las cuales todas estuvieron disponibles para este trabajo (*anomalus*, *anatipes*, *cheiroplethus* y *zygodactylus*). Entre las características relevantes de este grupo se encuentra el ser de gran tamaño (Longitud rostro-cloaca 66–106 mm en hembras), carecer de dimorfismo sexual en el tímpano y de crestas craneales (Lynch 2000). El segundo grupo, *bufoniformis*, está conformado por dos especies, las cuales también estuvieron disponibles (*bufoniformis* y *necerus*), estas se caracterizan por presentar bajas crestas craneales, basal extensión en la membrana pedial y carecer de dimorfismo sexual en el tímpano. El tercer grupo de especies trabajado es el *sulcatus*, el cual comprende nueve especies descritas y de las cuales ocho estuvieron disponibles (*cadenai*, *cornutus*, *cerastes*, *ingeri*, *laticorpus*, *necopinus*, *ruizi* y *sulcatus*). Entre las características del grupo se resalta el presentar la condición “S” en la relación del músculo aductor mandibulae y el ramus mandibular del nervio trigeminal, exostosis en cráneo y cortas extremidades. En este contexto, en donde la propiedad monofilética y las hipótesis de relaciones de parentesco de estos grupos han presentado significativos cambios, se presenta el interés de la presente investigación, inicialmente explorando carácter de importancia taxonómica y filogenética.

Lynch (1986) planteó que los grupos especies *anomalus* y *bufoniformis* al presentar la condición “E” en la relación del músculo aductor mandibulae y el ramus mandibular del

nervio trigeminal (el ramus mandibular del nervio trigeminal pasa entre el *m. adductor mandibulae posterior* y el *m. adductor mandibulae externus superficialis*) están más relacionados con el subgénero *Craugastor*. Adicionalmente Lynch (2000) demostró que dentro de *Craugastor* son reconocidos dos clados, los cuales son definidos por la presencia o ausencia de dimorfismo sexual en tímpano, precisamente las especies de los grupos *anomalous* y *bufoniformis* se encuentran entre los grupos que no presentan dimorfismo sexual en tímpano. Posteriormente Savage y Myers (2002) demostraron que tanto la condición “E” como la condición “S” (en donde el ramus mandibular del nervio trigeminal pasa lateral al *m. adductor mandibulae externus superficialis*) han derivado independientemente de una condición plesiomorfica, en donde el *m. adductor subexternus posterior* y el *m. adductor externus superficialis* están presentes como en Caecilias y Salamandras. A partir de esto, se revisaron paralelamente algunos representantes del género *Craugastor*, grupo *fitzingeri* (*fitzingeri*, *longirostris* y *raniformis*) y de la serie *gulosus* (*opimus*), con el objetivo de verificar si existe algún carácter que soporte alguna de estas dos propuestas.

3. Métodos

Se examinaron 47 especímenes que corresponden a 15 de las 16 especies del actual género *Strabomantis*, las cuales a su vez representan tres grupos de especies. Posteriormente se tuvo acceso a *Strabomantis biporcatus*, especie que conforma el cuarto grupo de especies del género *Strabomantis* (Hedges et al 2008). Para las comparaciones miológicas con otras especies de *Eleutherodactylus* sensu lato, se reviso directamente. Se realizó una descripción completa de la osteología craneal para *Strabomantis necerus* y de la osteología postcraneal, aparato hioideo, musculatura manual, pedial y submandibular para *Strabomantis zygodactylus*. Para el resto de especies solo se presenta la variación que es planteada inicialmente como caracteres (Anexo 1). Para la determinación de Homología, la cual como lo define Grant y Kluge (2004) contempla una serie de transformación en donde se presentan al menos dos condiciones (ancestral y derivada), se emplearon pruebas de suposición a priori de homología; Conjunción (Patterson 1982), Similitud (Rieppel & Kearney 2002) y a posteriori, congruencia (Patterson 1982). Se implementará también el método estricto, el cual requiere que a priori se identifique la condición primitiva (por referencia al grupo ajeno seleccionado) y las condiciones derivadas (por exclusión) (no primitivo) y por reiterar la suposición de homología. Es necesario que las condiciones derivadas y primitivas sean identificadas a priori, pues si este no es el caso, todos los posibles caracteres fallarán esta prueba.

Para minimizar los efectos de la heterocronía, solo se evaluaron especímenes adultos. Las técnicas para el estudio de la musculatura, diafanización y doble tinción con Azul de Alcian y Rojo Alizarina fue un protocolo modificado de Taylor y Van dike (1985) y Springer y Johnson (2000). La terminología para musculatura manual sigue Burton (1996, 1998) y submandibular Tyler (1971) y Burton (1998). Para la osteología se sigue Fabrezi (1992, 1993), Trueb (1973) y Duellman y Trueb (1994). Los dedos manuales son enumerados preaxial a postaxial desde II-V, en consistencia con la hipótesis de que el dígito I es perdido en anuros (Shubin y Alberch 1986, Fabrezi y Alberch 1996).

Los especímenes se encuentran en la colección del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia (ICN). Todo el material examinado es mostrado en el Anexo 2.

4. Resultados

4.1 Osteología Craneal

Strabomantis necerus, hembra adulta (ICN 13229, Longitud Rostro-Cloaca 82.8 mm)

FIGURA 1-2

Neurocraneo

Esfenoetmoides (Figura 1A-B). Es fusionado dorsal y ventromedial formando un único elemento. No se presentan bordes óseos. La parte expuesta se presenta entre frontoparietales y nasales. Es cubierto además por los dos nasales en la parte anterior medial y por los dos frontoparietales en su porción posterior. Ventralmente es cubierto por los neopalatinos y el proceso cultriforme del parasfenoide llega casi hasta en contacto con vómer.

Proóticos y exoccipitales (Figura 1A). Cada proótico es cubierto dorsalmente en un cuarto por frontoparietales. La unión con la cresta escamosal en el mismo ángulo 180°; por lo cual cada proótico en vista dorsal tiene una depresión que permite el que la cresta escamosal articule. En vista dorsal también se forma una cresta al contacto con el frontoparietal, los cuales sobresalen en vista dorsal como cóndilos occipitales. Los exoccipitales están parcialmente fusionados.

Dermatocraneo

Nasales (Figura 1C). En vista dorsal y ventral no están fusionados (distinguible dos elementos). No presentes procesos de exostosis. No está en contacto con frontoparietales. El borde medial de cada nasal sobrepasa una porción de esfenoetmoides. La margen anterior no articula con los procesos alares de premaxila.

Frontoparietales (Figura 1A). Los frontoparietales articulan posteriormente (no fusionados), por lo cual la fontanella del frontoparietal es expuesta anteriormente. Dorsalmente los frontoparietales presentan un leve crecimiento posterior (no exostosis). Lateral, estos se desplazan hacia fenestra óptica (pero no en contacto). Anteriormente, cada frontoparietal cubre un medio del esfenemoide. Frontoparietales no fusionados con proótico.

Parasfenoide (Figura 1B). La forma T cubre el neurocraneo ventralmente, procesos alares se proyectan en un eje aproximado 95-100°. La superficie de cada ala es suave y carece de borde. Cada ala cubre $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{3}$ de la porción posterior del ramus medial del pterigoideo. Proceso posteriomedial separado de la margen posterior del exoccipital y no contribuye a la margen del foramen magnum.

Vomers (Figura 1B). Se evidencia el proceso preoanal bien desarrollado y no serrado. Los dentigeros son elongados y están orientados transversalmente.

Premaxila (Figura 1A). Cada premaxila esta lateralmente cubierta por el pars fasciales de la maxila. El pars dentalis tiene 15 dientes bicuspidos. El pars fasciales de premaxila tiene fuertes bordes óseos. El posterolateral proceso del pars palatino es mayor en longitud que la proyección posteromedial.

Maxila (Figura 1A). El pars dentalis se extiende desde el borde maxilar/premaxila a la articulación entre maxila y cuadratojugal, tiene aproximadamente 80 dientes. El pars fascialis de la maxila cubre $\frac{1}{3}$ a $\frac{1}{2}$ el pars alaris de la premaxilla. El pars alaris tiene un proceso preorbital que no articula con el proceso del nasal. En vista ventral, el borde anterior del pars palatino no articula con el pars palatino de la premaxila. Posteriormente el pars palatino se extiende más allá del margen posterior de la articulación maxila/cuadratojugal. En vista ventral, el posteromedial borde del pars palatino no cubre el posterolateral borde del ramus anterior del pterigoideo (articulación). La maxila no articula con el nasal o el ramus zigomático del escamosal. Lateralmente, la posterior parte de la maxila cubre $\frac{1}{2}$ anterior del cuadratojugal. Postorbital procesos ausentes.

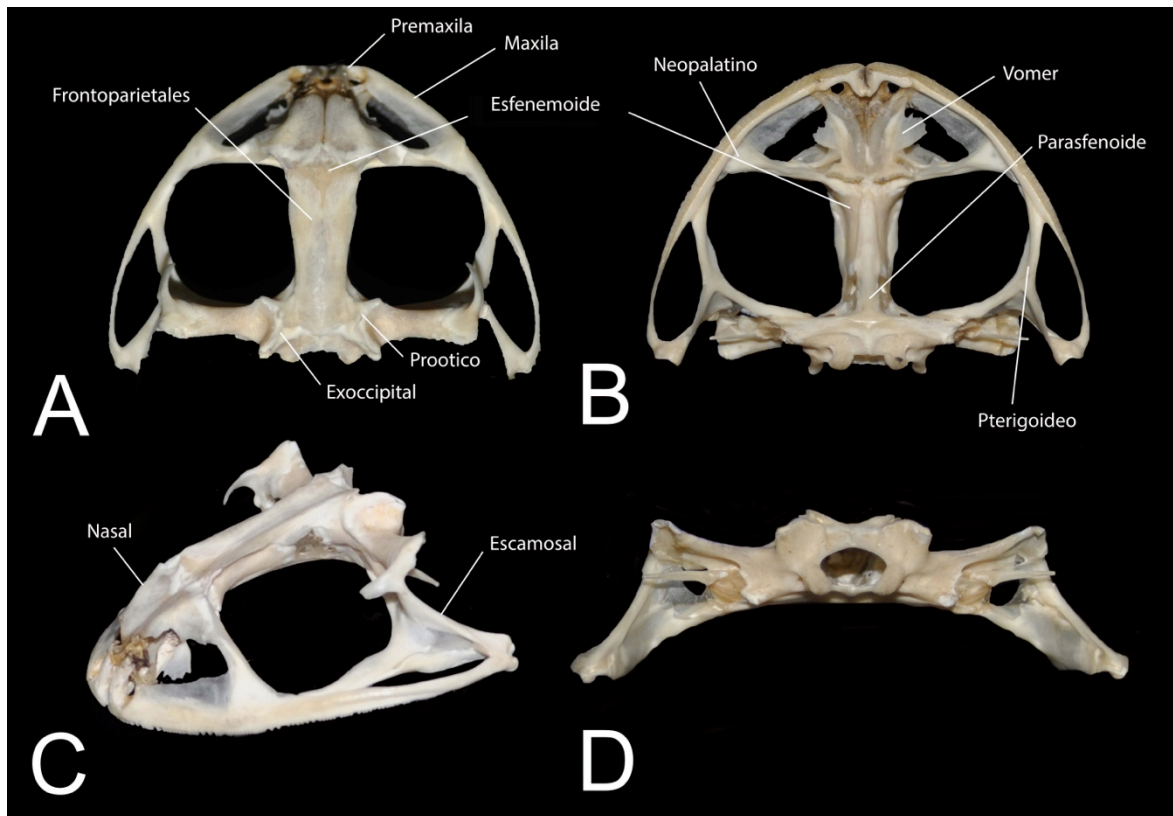


Figura 1. Cráneo de *Strabomantis necerus* (ICN 13229) en perfil dorsal (A), ventral (B), lateral (C) y posterior (D).

Cuadratojugal (Figura 2A-B). Cada Cuadratojugal se extiende anteriormente cerca $2/3$ de la longitud de la fosa pterigoidea. Posterolateral, el cuadratoyugal es parcialmente cubierto por el ramus ventral del escamosal. En la articulación con maxila, el cuadratojugal presenta una proyección que se extiende en la superficie de la maxila.

Neopalatinos (Figura 1B). El lateral término es dos veces como la amplitud a la mitad del cuerpo de este elemento. EL neopalatino articula con el pars palatino de la maxila. Cada uno tiene un reborde que se extiende desde $2/3$ a $1/3$.

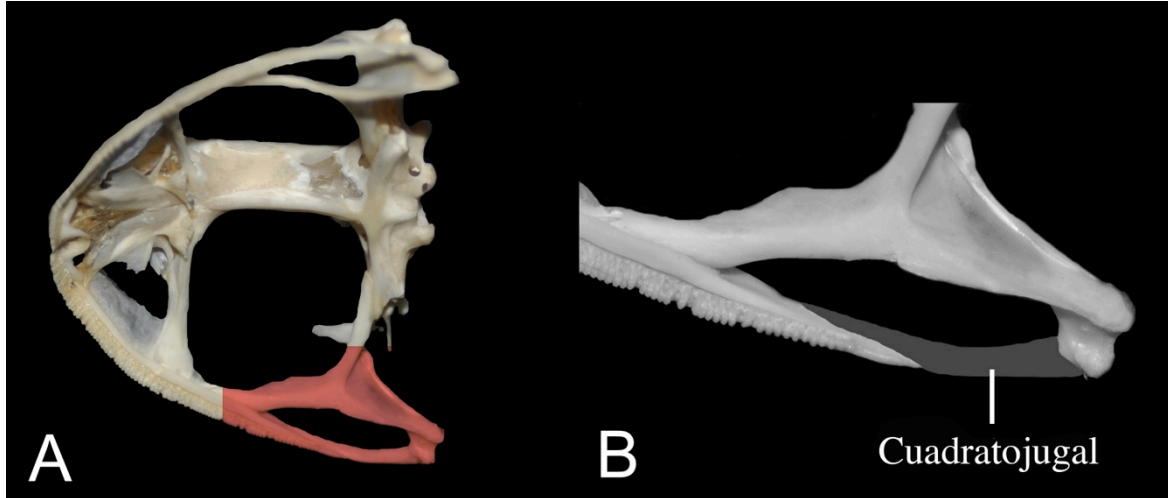


Figura 2. Cráneo de *Strabomantis necerus* (ICN 13229) mostrando la forma del cuadratojugal

Suspensorio

Escamosal (Figura 1C). El ramus zigomático no articula con otro hueso del cráneo y se extiende anteroventral. El ramus ventral se expande posteroventral en aproximadamente 45° desde el eje longitudinal al cuadratojugal. Ramus ótico no se expande, solo cubre la cresta parotica dorsalmente.

Pterigoideo (Figura 1B). El ramus anterior se extiende anteroventral y articula con la maxila y es separado del neopalatino. El ramus medial de cada pterigoideo se extiende al proótico y articula con el ala del parasenoide. El ramus posterior cubre la porción posteromedial del cartílago palatoc cuadrado (pars articularis) y el ventral ramus del escamosal.

4.2 Aparato Hioideo

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 3

El aparato hioideo está compuesto de cartilaginosa hioideo que tiene procesos anteriores, anterolaterales procesos alares, posteroleteral y posteromedial procesos. La hylia es cartilaginosa y proyectada anteriormente desde la margen anterolateral del hioideo y curvada posterodorsal para juntarse con la superficie ventral de la capsula ótica, cada hylia tiene un proceso anterior. Los anterolaterales procesos alares son un poco más largo que la longitud de los procesos posterolaterales y su parte distal termina

en punta. El proceso posterolateral es pequeño y se extiende desde el borde posterior del hioideo sobrepasando el nivel de la margen posterior del hioideo. Los procesos posteromediales son osificados, direccionados posteromedialmente y de longitud mayor al cuerpo del hioideo. Cada proceso es más ancho en la epífisis que en la diáfisis. La parte proximal de cada proceso medial no articula con la otra, son separadas por la mitad del tamaño de la epífisis. La parte distal termina en un cartílago.

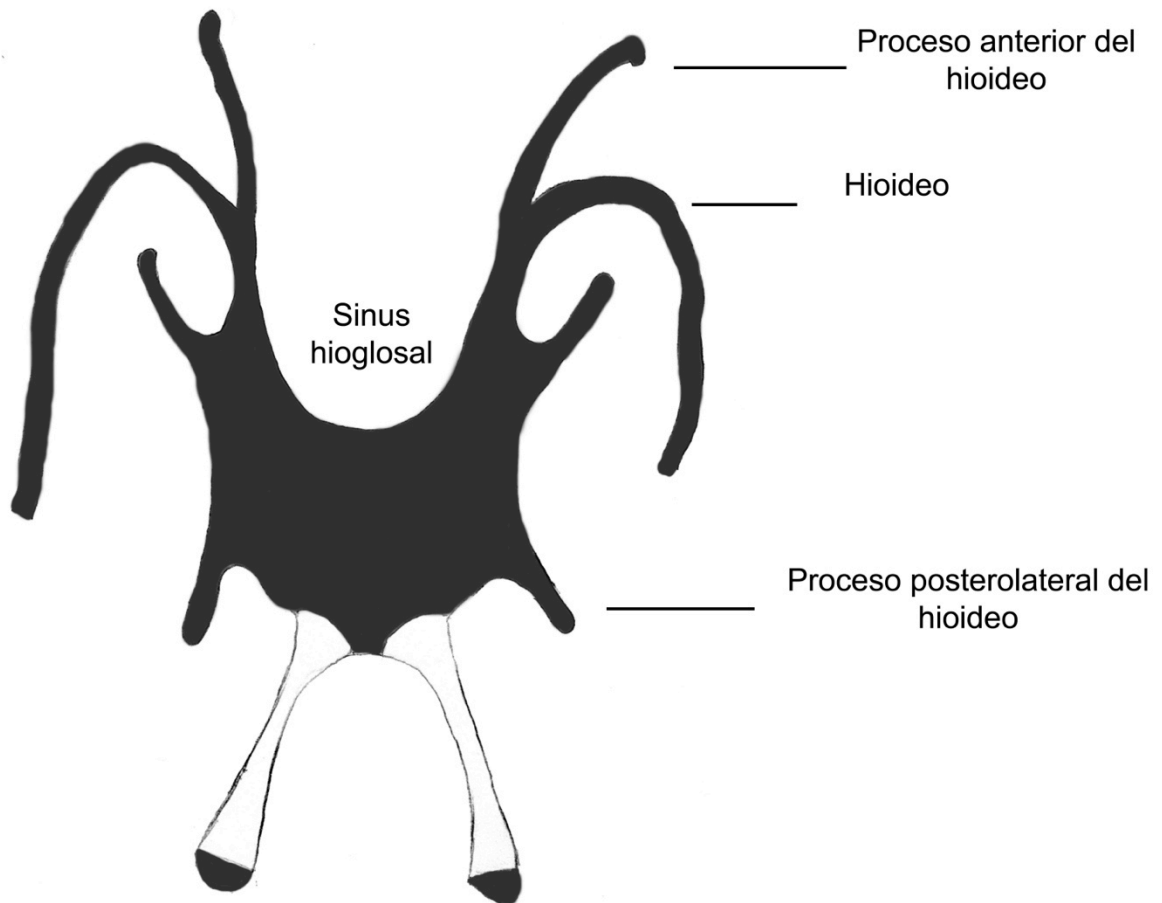


Figura 3. Perfil ventral del aparato hioideo en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507).

4.3 Esqueleto Postcraneal

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 4, 5, 6

Sistema axial (Figura 4). La columna vertebral está compuesta por ocho vertebrae presacrales, el sacro y el urostilo. Las vertebrae presacrales no están superpuestas, costillas ausentes. En vista dorsal, la margen anterior de los arcos neurales es un poco cóncava. Longitud relativa de los procesos transversales y diapofisis sacral es: III > diapofisis sacral > IV > V > VI > VII > VIII > II. La orientación de los procesos transversales es casi perpendicular en presacral II-III, VIII y posterolateral en presacral IV-VII. Neural espinas muy evidentes en presacral I-III, pobremente evidentes en demás presacrales. Presacrales II-VIII y sacrum con precigapofisis que articula con la postcigapofisis de la vertebra precedente, sacrum carece de postcigapofisis. Vertebra presacral I tiene ampliamente separados los cotilos cervicales (Tipo I). Dorsalmente, el sacrum tiene un pliegue que no alcanza a la diapofisis. La diapofisis sacral se extiende posterolateral y es un poco expandida distalmente. Un sesamoide es encontrado en la lateral margen de cada diapofisis sacral, el cual es igual en tamaño a la cabeza de la sacral diapofisis. La longitud del urostilo es más o menos igual a la longitud de la columna vertebral presacral. Este presenta además un pliegue longitudinal que decrece en altura posteriormente.

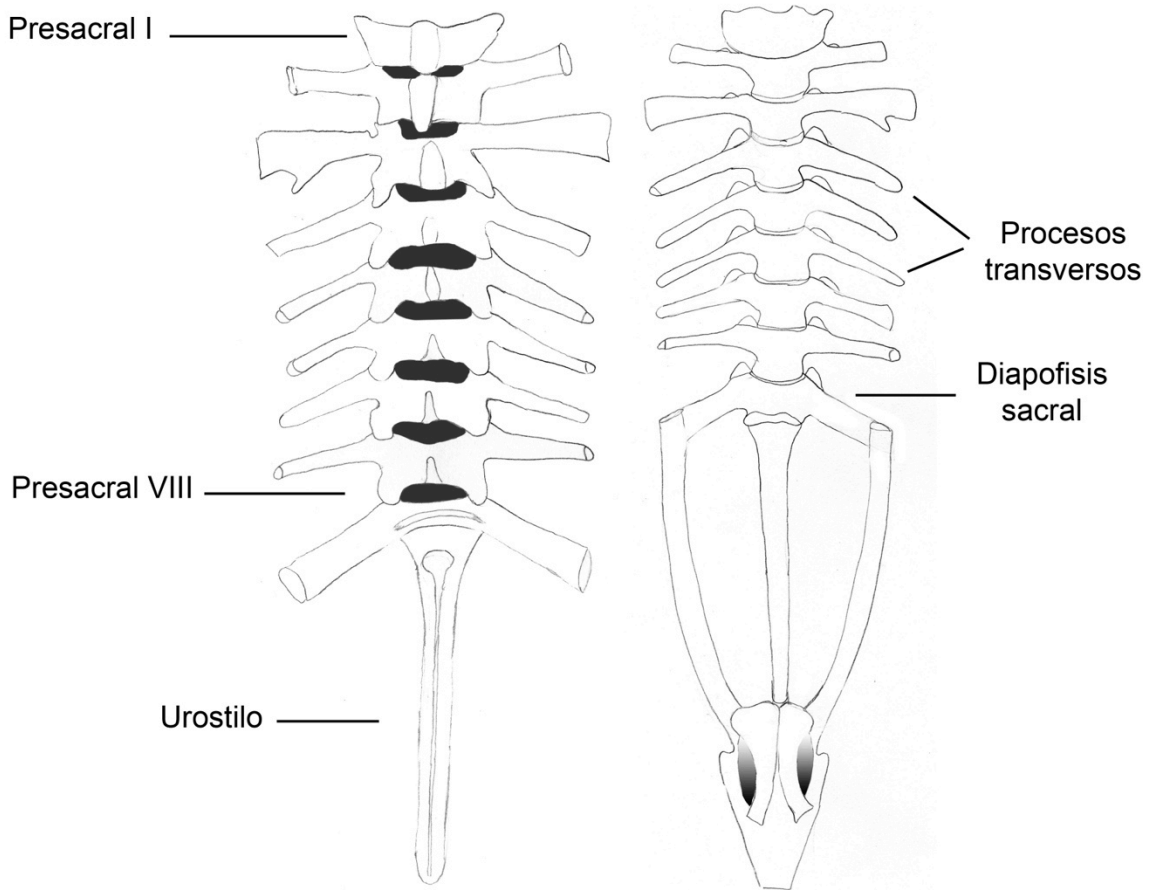


Figura 4. Perfil dorsal y ventral del esqueleto axial en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).

Cintura pectoral (Figura 5A-B). Conformada por los elementos osificados (clavícula, cocacoide, escapula, cleitrum) y cartilagosos (sternum, omosternum, epicoracoides, procoracoides y supraescapula). Los epicoracoides son curvados y sobrelapandose uno sobre otro, están fusionados anteriormente. El cartílago procoracoide es continuo con el epicoracoides, bordea la clavícula posteriormente, siendo estrecho en la margen posterior. Se observan parcialmente osificados (cartilaginoso lateralmente). En la margen anterior del arco pectoral se encuentra el omosternum, el cual tiene una forma de hongo. Posteriormente se encuentra el cartilaginoso sternum, en cual es una lámina bicapitada en la margen posterior. Las clavículas son concavas anteriormente y estrechamente separadas por el puente epicoracoidal. El borde lateral de la clavícula articula con el pars acromialis de la escapula y esta articulación es separada de la articulación con coracoides. La punta lateral de cada clavícula es aproximadamente dos veces la anchura de su parte medial. Los coracoides en su borde anterior y posterior es claramente

cóncavo. La fosa glenoide es un poco más ancha que la unión con epicoracoides. La escapula es cóncava en su borde anterior y recta en su borde posterior, en la parte medial el pars acromialis articula con la clavícula y el pars glenoidales articula con el coracoides. La parte distal articula con la cartilaginosa supraescapula, la cual medialmente es calcificada. Cada supraescapula presenta dos ramas calcificadas, una angosta pero larga en su margen anterior y una más corta pero ancha en la margen posterior. El cleitrum es osificado y se posiciona en la margen anterior de la supraescapula.

Cintura pélvica (Figura 5C). Consiste en osificados ilion, isquion y mineralizado pubis. Cada ilia articula con la superficie ventral de la diapofisis sacral. Posteromedial cada ilia articula con la otra, con el isquion y con el pubis ventralmente. La zona preacetabular es expandida. Cada ilia tiene una cresta longitudinal en vista dorsal. Los isquiones esta fusionados medialmente, formando la margen posterior de la acetabula. Posterior expansión no calcificada. Pubis medialmente calcificado, borde lateral sin calcificación.

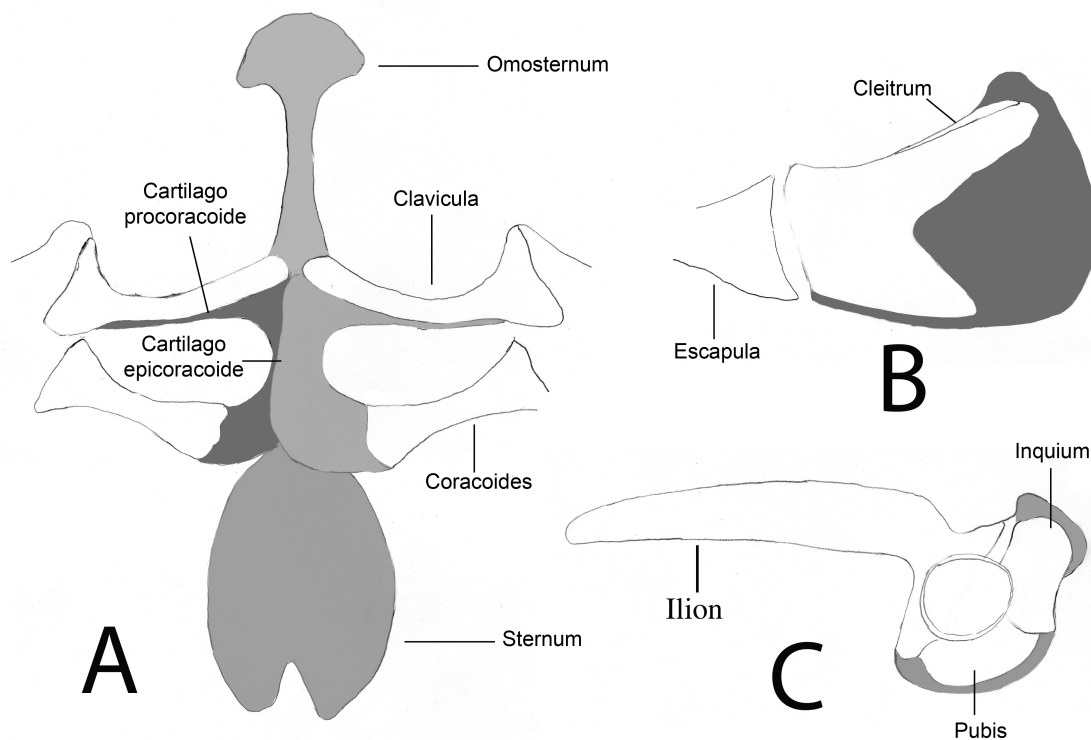


Figura 5. Perfil ventral de la cintura pectoral (A, B) y pélvica (C) en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).

Manos (Figura 6A). Comprende seis osificados elementos cárpales: ulnare, radiale, carpal distal 3, carpal 5-4-3, elemento Y y proximal prepolex (morfología C, Fabrezi 1992). El tamaño de los elementos carpales es carpal distal 5-4-3 > radial = ulnar, elemento Y > proximal prepolex > carpal distal 2. El carpal distal 5-4-3 articula con todos

los elementos carpales (excepto con proximal prepollex), incluso una proyección hasta con metacarpus II. El proximal prepolex es completamente calcificado y más pequeño que el elongado elemento mineralizado. La longitud relativa de los dígitos es: IV > V = II > III la fórmula falangeal es 2-2-3-3. Falanges distales en forma de T y un poco curvados ventralmente.

Pies (Figura 6B). Tibiale y fibulare están fusionados distalmente. El tamaño relativo de los elementos tarsales es distal tarsal 2-3 > element Y > elementos proximales del prehallux > distal tarsal 1. Metatarso IV-V articula con fibulare, distal tarsal 2-3 con metatarso III y parte del II. Distal tarsal I articula con metatarso I-II y elementos proximales del prehallux en elemento Y. El prehallux es compuesto de cuatro elementos, tres proximales calcificados y el distal diminuto elemento cartilaginoso. Longitud relativa de los dígitos: IV > III > V > II > I: la fórmula falangeal es 2-2-3-4-3. Los terminales falanges en forma de T.

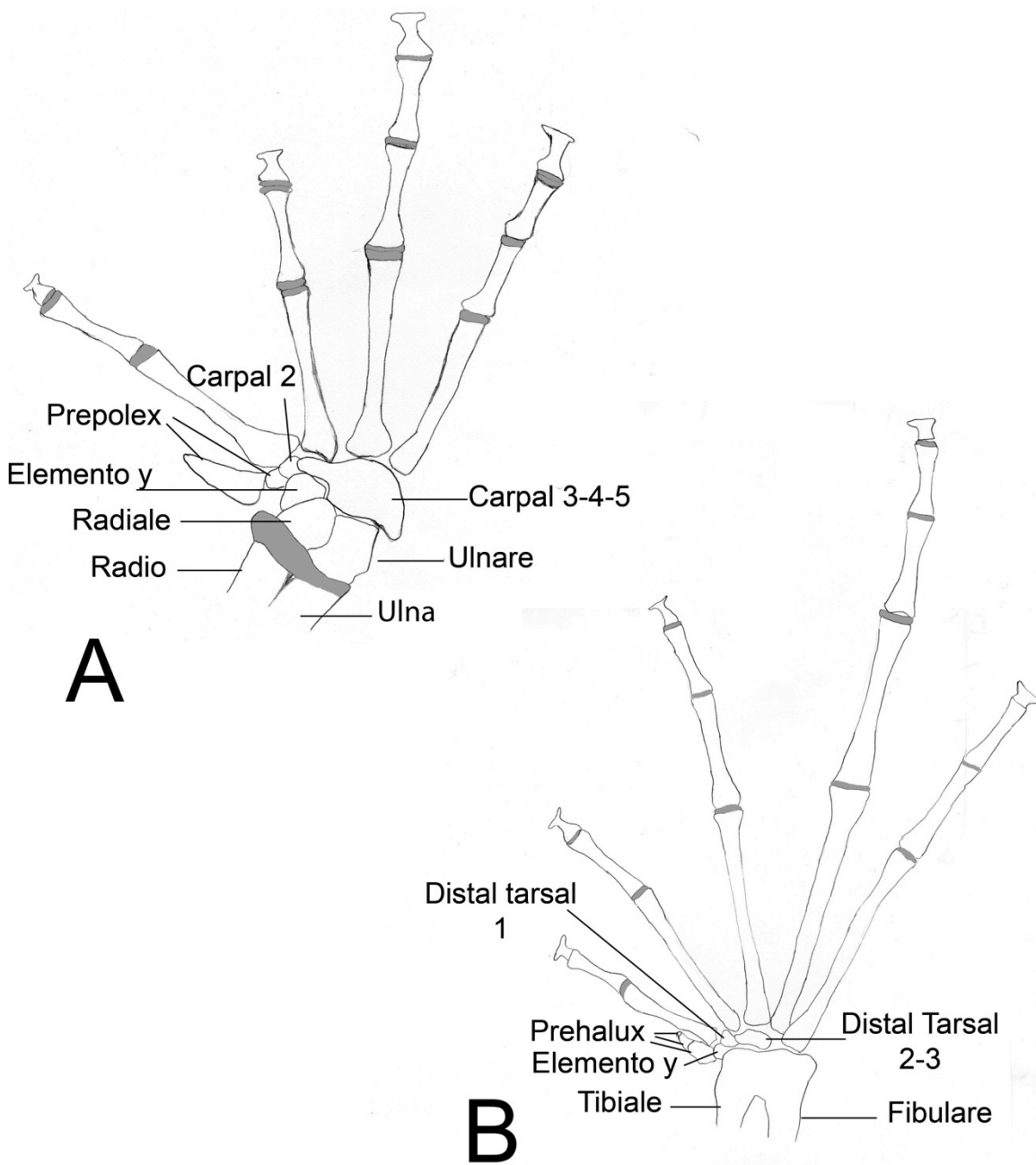


Figura 6. Perfil dorsal de Mano (A) y Pata (B) de *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm).

4.4 Musculatura manual, pedial y superficial de la garganta

Se evaluó la morfología asociada con la musculatura de la mano, pata y la musculatura superficial de garganta siguiendo la propuesta de Tyler (1971), Burton (1996, 1998). Para

esto se tomo como modelo la especie *Strabomantis zygodactylus*, dado que su gran tamaño facilita la observación.

4.4.1 Musculatura de la superficie palmar de mano

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 7

El musculo palmaris longus (PML) surge desde la porción distal del húmero y pasa a lo largo del antebrazo e insertándose sobre la aponeurosis palmaris (AP). Algunas fibras se insertan sobre la fascia del musculo palmaris profundus (PAL). La aponeurosis palmaris es una lámina pequeña (sin sesamoide) que se extiende sobre la superficie ventral del prepollex y la proximal parte del dígito II. El musculo palmaris profundus surge desde la ulna distal y se inserta en tendón de donde a su vez surgen los tendones superficiales IV-V.

Músculos del prepollex (Figura 7A-B). Los músculos del abductor pollicis surgen (ABPO) distalmente desde ulna y desde adyacente ulnare, insertándose en superficie medial de la base del prepollex. El musculo adductor pollicis (ADP) surge desde el central postaxiale y se inserta sobre la superficie del prepollex.

Músculos palmares del dígito II (Figura 7A, B, D). El musculo flexor indicis superior propios (TS II) surge desde el borde medial de centrale postaxiale, pasando por la superficie del metacarpus II, convirtiéndose en un tendón que va hasta el último falange. El musculo lumbricalis brevis indicis (LBB II) esta compuesto por dos partes, la medial angosta y la lateral ancha, ambas se originan de independientes tendones desde el central postaxiale e insertándose en la parte proximal del falange basal. El musculo flexor teres indicis (FT II) se posiciona lateral al musculo flexor indicis superior propios, surgiendo desde central postaxiale e insertándose en la falange basal. El musculo opponens indicis (OPP II) se encuentra por debajo de los tres previos músculos, surge desde central postaxiale y se inserta en la superficie proximal dorsal y lateral del metacarpus II.

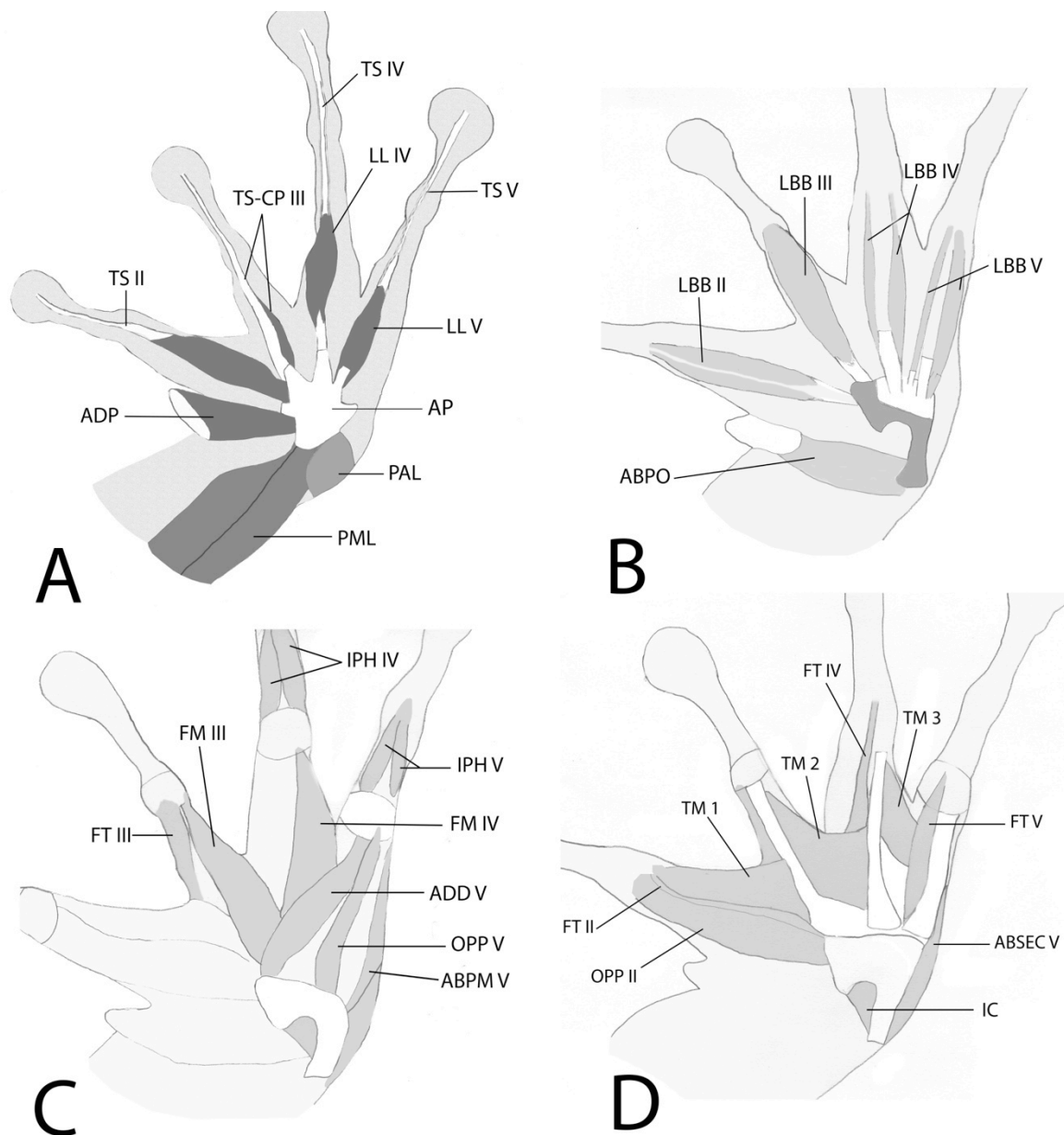


Figura 7. Palmar musculatura de la mano izquierda en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm). Músculos superficiales (A), segunda capa de músculos (B), tercer capa de músculos (C) y músculos profundos (D). Abreviaciones en texto.

Músculos palmares del dígito III (Figura 7A, B, C). El caput profundum (CP III) surge por de un tendón compartido con el lumbricalis brevis digitii III y recibe además un tendón de la AP, hacia la parte distal del metacarpo únicamente continúa el tendón superficial (TS III) que continúa hasta el último falange. El músculo lumbricalis brevis digitii III (LBB III) se encuentra debajo del anterior músculo, surge desde un tendón en centrale

postaxiale (superficial a caput profundum) y se inserta en falange basal III. El flexor teres digiti III (FT III) surgen desde la parte dorsal del metacarpi 1 y se inserta por medio de un tendón en el falange basal III. El músculo flexor ossis metacarpi digitii III (FM III) surge desde un tendón de centrale postaxiale y se inserta en toda la superficie del metacarpus III, algunas fibras laterales por medio de un tendón se insertan en falange basal.

Músculos palmares del dígito IV (Figura 7A, B, C, D). El tendón superficial pro digitii IV (TS IV) es una continuación del segmento medial del músculo palmaris longus, recibiendo fibras del músculo palmaris profundus y pasando por la aponeurosis palmaris antes de pasar a lo largo de la superficie palmar de el cuarto dedo e insertándose en el último falange IV, al nivel del metacarpus (1/2) es envuelto totalmente por el músculo lumbricalis longus digitii IV. El músculo lumbricalis longus digitii IV (LL IV) comprende dos partes, la medial surgiendo del TS IV aproximadamente al nivel medio sobre el metacarpus, la parte lateral más pequeña e igualmente surgiendo del TS IV, ambas partes se insertan en independientes tendones al nivel distal del metacarpus IV, los tendones se insertan en la parte proximal del penúltimo falange. Los músculos lumbricalis brevis digitii IV (LBB IV) surgen al mismo nivel desde cada lado del tendón superficial pro digitii IV, la parte medial se inserta por medio de un tendón en el falange basal, la parte lateral también se inserta por medio de un tendón en el falange basal, sin embargo las fibras más laterales se insertan en un tendón que surge de la superficie distal dorsal del centrale postaxiale y se inserta igualmente en la base del falange basal IV. Los músculos interfalangeales digitii IV (IPH IV) surgen desde la superficie lateral y medial del falange basal IV y se insertan por medio de un tendón en el penúltimo falange IV. Los flexores teres digitii IV (FT IV) surgen desde el lado medial de la superficie palmar del metacarpus IV, las fibras más laterales surgen dorsal al músculo transversus metacarpi 2 y se insertan por medio de un tendón en el falange basal IV.

Los músculos flexores ossis metacarpi digitii IV (FM IV) surgen desde un amplio origen en centrale postaxiale y se insertan en la superficie palmar lateral del metacarpus IV, las fibras más laterales se insertan en el mismo tendón de la porción lateral del músculo lumbricalis brevis digitii IV.

Músculos palmares del dígito V (Figura 7A, B, C, D) . El tendón superficial pro digitii V (TS V) es una continuación del tendón de inserción del segmento profundo del músculo palmaris longus, al nivel de metacarpus V es envuelto por el músculo lumbricalis longus digitii V, se inserta en el último falange V. El tendón superficial pro digitii V recibe además un tendón que surge de la porción distal medial de centrale postaxiale (dorsal al TS III). El músculo lumbricalis longus digitii V (LL V) se origina desde el TS V al nivel del metacarpus V, envuelve el tendón superficial pro digitii V y se insertan por independientes tendones en el segundo falange V, adicionalmente se presenta una porción que surge en la parte medial del TS V y por medio de un tendón se inserta en el mismo tendón de la porción lateral del músculo lumbricalis brevis V. El músculo lumbricalis brevis V (LBB V) consiste en dos músculos, el lateral surge desde el borde lateral de AP, el medial desde el mismo tendón que va al tendón superficial pro digitii V de la porción distal medial de centrale postaxiale. Ambos se insertan por medio de un

tendón en la parte proximal del falange basal. El músculo adductor propius digitii V (ADD V) surgen desde la margen distal medial de centrale postaxiale, insertándose en la superficie palmar distal del metacarpus V. El músculo opponens digitii V (OPP V) tiene su origen desde la margen lateral distal del central postaxiale y al nivel distal del metacarpus V converge en un delgado tendo que se inserta en la falange basal. El músculo abductor primus digitii V (ABPM V) surge de la margen lateral distal del centrale postaxiale y se inserta en la margen lateral distal del metacarpus V. El músculo abductor secundus digitii V (ABSEC V) surge de ulna y ulnare y se inserta en la base distal del metacarpus V. Los músculos flexores teres digitii V (FT V) surgen desde la superficie mediopalmar del metacarpus V y se inserta en la parte lateral proximal del falange basal V. Los músculos interfalangeales V (IPH V) surgen desde la medial y lateral superficie del falange basal V y se inserta por medio de un tendón en la base del penúltimo falange V.

Músculos profundos de la palma (Figura 7D). El transversus metacarpi 1 (TM 1) se encuentra entre la parte proximal lateral del metacarpus III (1/3 de la longitud) hasta insertarse en la superficie distal del metacarpus II. El transversus metacarpi II (TM 2) se encuentra entre la mitad basal del metacarpus IV y se inserta en la parte distal metacarpus III. Igualmente el transversus metacarpi III (TM 3) se encuentra entre la parte distal del metacarpus IV a la parte distal del metacarpus V. El músculo intercarpalis (IC) tiene su origen en la totalidad de la superficie medial de ulnare y se inserta en la parte posterior de centrale postaxiale.

4.4.2 Musculatura de la superficie dorsal de mano

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 8

El músculo extensor digitorum communis longus (ELS) surge desde el húmero, pasando a lo largo del antebrazo y dividiéndose en cuatro segmentos, un segmento se inserta por medio de un tendón en dígito III, otro segmento por medio de dos tendones se inserta en dígito IV y los restantes dos segmentos en parte central y lateral del metacarpus V.

Músculos dorsales del dígito II (Figura 8B, C, D). El músculo abductor indicis longus (ABL) surge desde los $\frac{3}{4}$ distales de la ulna, converge en un tendón que se inserta directamente sobre la superficie del metacarpus II. El músculo extensor indicis brevis superficiales (EBS II) y el extensor indicis brevis medius (EBM II) están fusionados en su porción proximal, surgen desde ulnare y radiale y se insertan por medio de dos tendones, el tendón lateral se inserta en el ultimo falange y el tendón medial se inserta en la parte proximal del falange basal II. El músculo extensor indicis brevis profundi (EBP II) consiste en dos músculos, la parte lateral surge de la porción proximal del metacarpus II, la parte medial surge desde radiale, ambas se insertan en un tendón que va al último falange II. El músculo abductor indicis brevis dorsalis (ABD II) tiene su origen desde radiale y se inserta en la margen medial distal del metacarpus II.

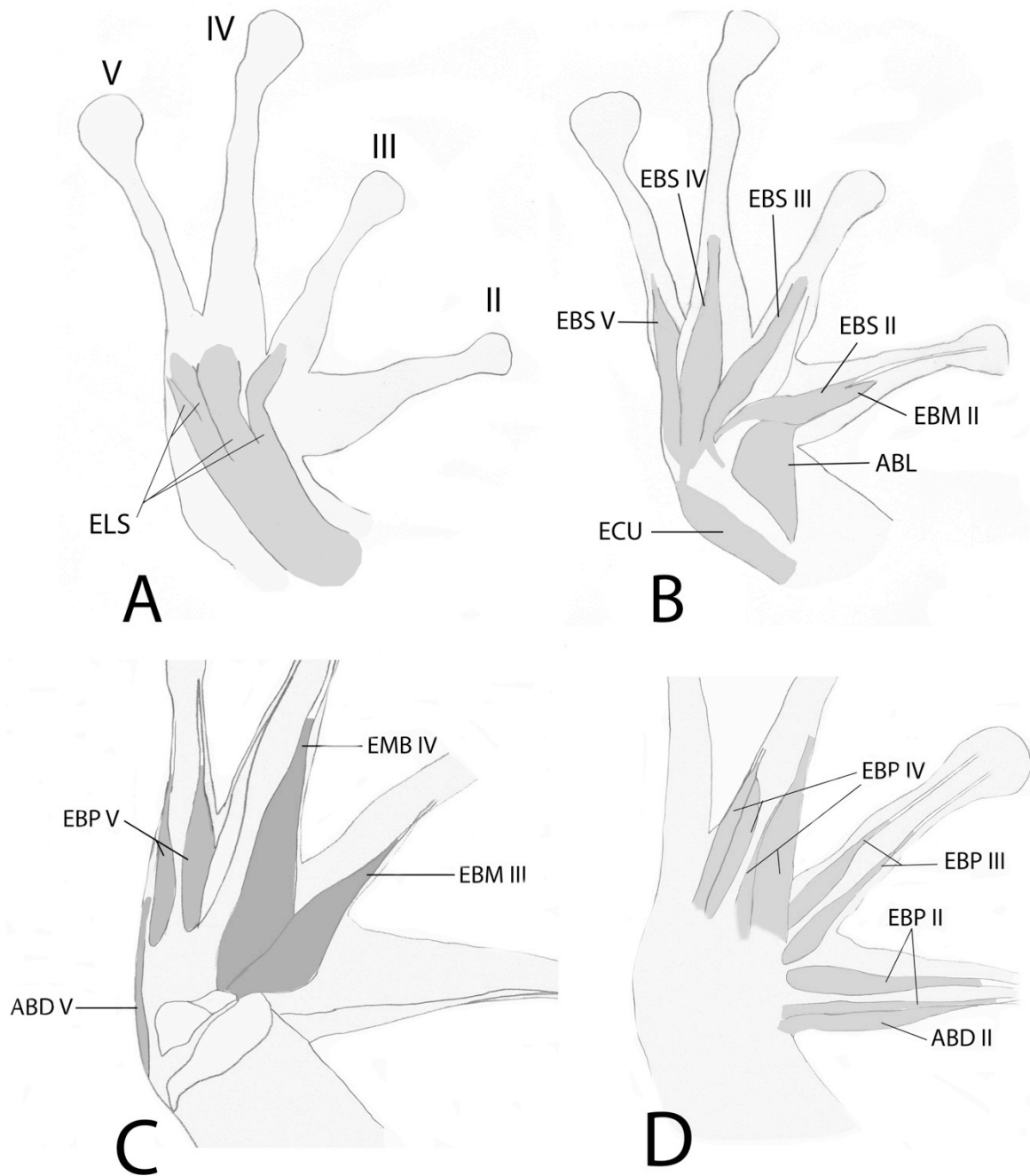


Figura 8. Dorsal musculatura de la mano izquierda en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507, hembra adulta, LRC 72.4 mm). Músculos superficiales (A), segunda capa de músculos (B), tercer capa de músculos (C) y músculos profundos (D).

Músculos dorsales del dígito III (Figura 8B, C, D). El músculo extensor brevis superficiales III (EBS III) surge principalmente de ulnare, aunque algunas fibras surgen de radiale. Ambas convergen en el tendón del músculo extensor digitorum communis longus (ELS). El músculo extensor brevis medius III (EBM III) surge desde radiale, las fibras laterales se insertan en el tendón del extensor brevis profundi digitii III (EBP III) y la parte medial por medio de un tendón se inserta en el falange basal. El músculo extensor brevis profundi digitii III (EBP III) está compuesto de dos partes, ambas surgiendo desde la superficie lateral y medial del metacarpus III, la porción medial se inserta en un tendón en común con las fibras laterales del musculo extensor brevis medius III (EBM III), el cual se inserta en el ultimo falange del digito III. La porción lateral se inserta en el tendón común con músculo extensor brevis superficiales III (EBS III) que va hasta el último falange del dígito III.

Músculos dorsales del dígito IV (Figura 8A, B, C, D). Los músculos extensores brevis superficiales digitii IV (EBS IV) surgen desde la parte distal del músculo extensor carpi radialis (ECU) y desde el ulnare, insertándose en los dos tendones del músculo extensor digitorum communis longus (ELS), uno de ellos se inserta en la falange basal IV y el otro va al último falange. El músculo extensor brevis medius digitii IV (EBM IV) tiene su origen desde el radiale y algunas fibras desde centrale postaxiale, y por medio de un tendón se inserta en la parte proximal del penúltimo falange IV. Los músculos extensores brevis profundi digitii IV (EBP IV) consiste en cuatro partes, dos mediales y dos laterales. La más medial surgiendo de la base de metacarpus III y por medio de un tendón se inserta en el ultimo falange del digito IV, la otra medial surgiendo desde la base del metacarpus IV e insertándose en el tendón del músculo extensor brevis medius digitii IV (EBM IV) que va a la parte proximal del penúltimo falange IV y algunas fibras insertándose en el mismo tendón de la porción medial del extensores brevis profundi digitii IV (EBP IV) que surge de la base de metacarpus III y se inserta en el ultimo falange. La más lateral se compone de unas pocas fibras surgiendo de la parte proximal del metacarpus V y se inserta en las fibras del músculos extensores brevis superficiales digitii IV (EBS IV) que surgen del músculo extensor carpi radialis y la otra lateral surge desde la margen lateral del metacarpus IV y se inserta en las fibras del músculos extensores brevis superficiales digitii IV (EBS IV) que surgen del músculo extensor carpi radialis.

Dorsal musculatura del dígito V (Figura 8A, B, C, D). El músculo extensor superficiales digitii V (EBS V) surgen desde central postaxiale, insertándose algunas fibras en un tendón común con músculo extensor digitorum communis longus (ELS) que se inserta en la parte proximal del falange basal V, las fibras más mediales se insertan en un tendón que va hasta la base proximal del penúltimo falange V. Los músculos extensores profundi digitii V (EBP V) comprende dos partes, la parte medial surge desde dos puntos, desde la margen lateral del metacarpus IV y desde la parte medial proximal del metacarpus V e insertando por medio de un tendón en el ultimo falange. La segunda porción surge desde la base proximal del metacarpus V y por medio de un tendón se inserta en el último falange. El músculo abductor brevis digitii (ABD V) surge el central postaxiale y se inserta en la superficie dorsolateral del metacarpus V.

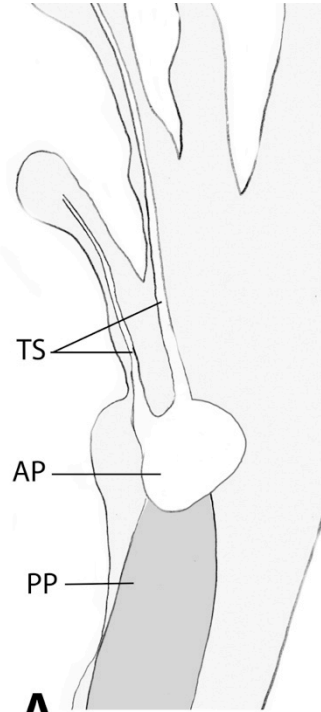
Los músculos extensores breves distales están ausentes en esta especie.

4.4.3 Musculatura de la superficie plantar de la Pata

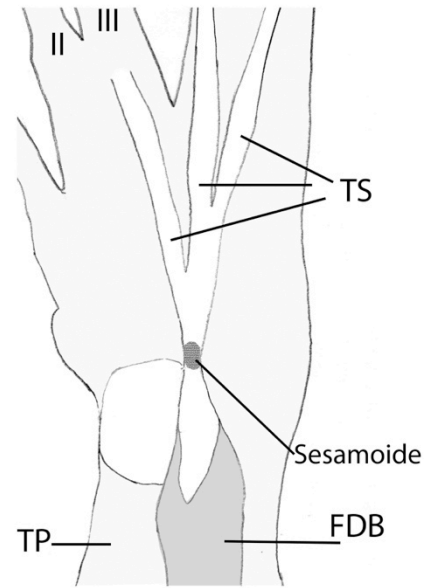
Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 9, 10

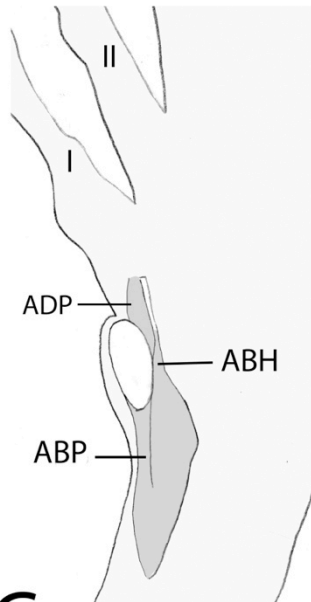
La aponeurosis plantar (AP) (Figura 9A) surge desde el extremo distal del tendón de Aquiles, extendiéndose en la planta desde la parte proximal del prehallux y hallux (sin sesamoide), de su parte distal surgen los tendones superficiales (TS) de dígitos I-II, también cubre los demás dígitos. El músculo plantaris profundus (PP) (Figura 9A) surge desde el ligamento calcáneo y se inserta en AP (Figura 9A). Se encontró que el músculo tarsalis posticus (TP) (Figura 9B) se origina adyacente al PP y es conformado por una sola lámina, se inserta a lo largo de la tibia, junto al m. tarsalis anticus. El músculo flexor digitorum brevis superficiales (FDB) (Figura 9B) surge desde la parte lateral del ligamento calcáneo y termina en un tendón que alberga un sesamoide, de este tendón surgen los tendones superficiales III-V.



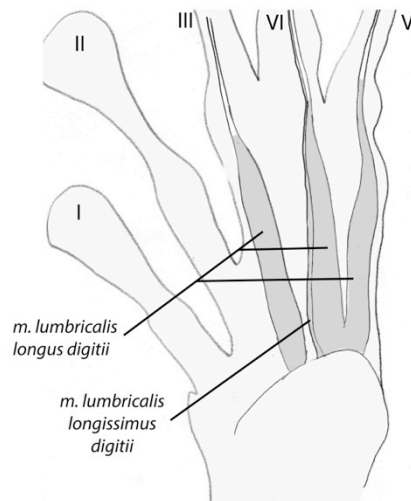
A



B



C



D

Figura 9. Superficial músculos plantares de la pata izquierda de *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30505). A, músculo plantaris profundus (PP), Aponeurosis plantar (AP), tendones superficiales (TS). B, tendones superficiales junto a músculo tarsalis posticus (TP) y músculo flexor digitorum brevis superficiales (FDB). C, músculo abductor prae hallucis (ABP), músculo abductor plantaris hallucis (ABH) y m. adductor prae hallucis (ADP). D, mm. lumbricalis breves digitii y músculo lumbricalis longissimus digitii IV.

La parte proximal del músculo transversus plantae (TV) (Figura 10A) surge desde la parte distal de la fibulare (1/8), insertándose en el borde medial de AP, la parte distal surge del cotilo de la fibilare y se inserta igualmente en AP. Adicionalmente algunas fibras distales se insertan en el tendón que da origen al músculo lumbricalis longus III y músculo lumbricalis brevis IV. El músculo intertarsalis (IT) (Figura 10B) surge desde la superficie interna de tibiale y fibulare y se inserta en la parte distal del central preaxiale.

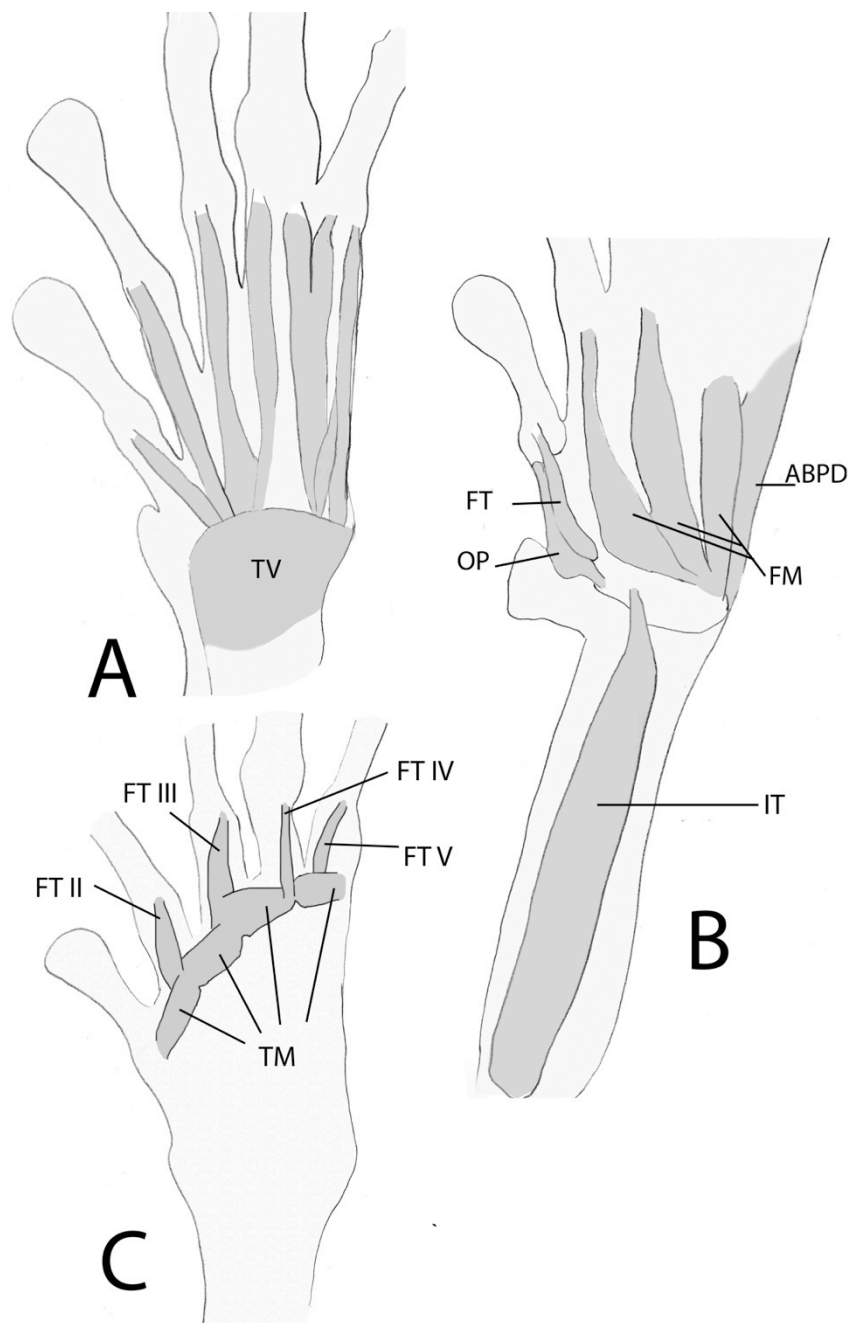


Figura 10. Segunda capa de músculos plantares de la pata izquierda de *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30505). A, músculos lumbricalis breves y músculos transversarii (TV). B, músculo intertarsalis (IT), músculos flexores ossum metacarporum (FM), abductor brevis plantaris digiti V (ABPD), músculos flexores teretes (FT) y *músculos opponens* (OP). C, músculos flexores teretes y músculos transversi metacarporum (TM).

Músculos plantares de prehallux y hallux (Figura 9A, C, 10C). El músculo abductor prae hallucis (ABP) surge desde la aponeurosis plantar (AP) y se inserta en la margen

proximal del prehallux. Las fibras del borde interno continúan por medio de un tendón hasta el metatarsus del hallux, como un elemento del músculo abductor plantaris hallucis (ABH). El tendo superficialis hallucis (TS) surge desde el borde laterodistal de la aponeurosis plantaris, pasando a lo largo de la superficie medial del hallux y se inserta en el último falange. El músculo lumbricalis brevis hallucis se origina desde la aponeurosis plantar y se inserta por un tendón en el falange basal del hallux. El músculo flexor teres hallucis (FT) se origina desde el tarsal distal e insertándose vía un corto tendón en el falange basal del hallux. El músculo abductor plantaris hallucis (ABH) surge igual o un poco distal al origen del m. abductor prehallucis, pasando a lo largo del lado lateral del prehallux y se inserta por medio de un largo tendón en la base del primer metacarpus. Adicionalmente se encontró que el m. adductor prehallucis similar a un músculo transversus, pasando entre el prehallux proximal y el metatarsus I está presente. El músculo opponens hallucis (OP) surge desde centrale preaxiale en su parte proximal y se inserta a lo largo de la longitud del metatarsus I.

Músculos plantares del dígito II (Figura 9A, 10A, B, C). El tendo superficialis pro digitii II (TS) surge desde la AP y se inserta en el último falange. El músculo lumbricalis brevis digitii II surge desde la AP y se inserta por medio de un tendón en la parte proximal del falange basal (Fig. IIA). El músculo flexor teres digitii II (FT II) surge desde la superficie ventral distal del metatarsus II (2/3), justo en el borde del transversus y se inserta por medio de un tendón en la parte proximal del falange basal. El músculo flexor ossis metacarpi II (FM II) surge desde la parte distal de la fibulare y se inserta a lo largo de la longitud total de la superficie plantar del metatarsus II.

Músculos plantares del dígito III (Figura 9B, D, 10A, B, C). El tendo superficialis pro digitii III (TS) surge desde el flexor digitorum brevis superficiales (FDB), es cubierto además por AP. El tendón pasa a lo largo del lado ventral del tercer dedo y se inserta en el último falange. El músculo lumbricalis longus digitii III se origina desde AP, comparte origen desde el tendón con la porción medial del músculo lumbricalis brevis IV, terminando en un único tendón que se inserta en la punta proximal del penúltimo falange. Los músculos interfalangeales digitii III surgen desde la parte proximal del falange basal y se insertan por medio de un común tendón la base del penúltimo falange. El músculo lumbricalis brevis digitii III surge desde la AP, debajo del TS II y se inserta en un tendón en la parte proximal del falange basal III. El músculo flexor teres digitii III (FT III) surge desde la proximal superficie ventral del metatarsus III (2/3) y se inserta en la parte proximal del falange basal III por medio de un tendón. El músculo flexor ossis metatarsi digitii III (FM) surge desde cóndilo de fibulare y se inserta a lo largo de la total longitud del metatarsal III.

Músculos plantares del dígito IV (Figura 9A, B, D, 10A, B, C). El tendo superficialis pro digiti IV (TS) es un robusto tendón que viene desde el flexor digitorum brevis superficiales (FDB), pasa ventral al cuarto dígito y se inserta en el último falange del dedo IV. El músculo lumbricalis longissimus digitii IV tiene su origen en AP, debajo del TS IV, en su parte distal, aproximadamente 1/3 distal del metatarsus IV converge en un tendón que inserta en la parte proximal de falange penúltimo. Los músculos interfalangeales

distales digitii IV surgen medialmente en base del antepenúltimo falange y por medio de un tendón se inserta en el parte proximal del penúltimo falange. El músculo lumbricalis longus digitii IV surge desde tendón en AP y se inserta en la parte distal del antepenúltimo falange. Los músculos interfalangeales proximales digitii surgen desde medialmente de proximal falange basal y se inserta en base de antepenúltimo falange. El músculo lumbricalis breves digitii IV comprende dos músculos, el medial surge desde aponeurosis, junto al m. lumbricalis longus digitii III; y la parte lateral desde el condilo de fibulare, junto con la parte medial del mm. lumbricalis breves digitii V, ambos se insertan por medio de un tendón en la parte proximal del falange basal. El músculo flexor teres digitii IV surge desde la superficie plantar del metatarsus IV y se inserta en la parte proximal del basal falange, pasando sobre el lado ventral del m. transversus metatarsus IV. El músculo flexor ossis metacarpi digitii IV surge desde el cóndilo de la fibulare y se inserta en la margen lateroplantar del metatarsus IV, sus fibras más distales pasan dorsal al transversus metatarsus IV. El músculo adductor proprius digitii IV surge desde la base de metatarsus V y se inserta en el metatarsus IV, fácilmente visible en vista dorsal.

Músculos plantares del dígito V (Figura 9B, D, 10A, B, C). El tendón superficial pro digitii V (TS) es el más lateral de los tres tendones que surge desde el flexor digitorum brevis superficiales, pasa a lo largo de la superficie plantar del quinto dígito y se inserta en el último falange (Fig. I B). El músculo lumbricalis longus digitii V surge desde la base lateral del TS V y se inserta en el la parte proximal del penúltimo falange V (Fig. III B). Los músculos interfalangeales digitii V surgen desde la superficie plantar del falange basal y se inserta sobre la punta proximal del antepenúltimo falange V. El músculo lumbricalis breves digitii V es compuesto de tres músculos (medial, central y lateral), el medial surge del mismo tendón con parte lateral músculo lumbricalis breves digitii IV y se inserta en la base proximal del basal falange V, el central comparte origen con el medial y se inserta por medio de un tendón en la parte proximal medial del falange basal V y la parte lateral surge desde un cóndilo de fibulare, insertándose en la parte proximal lateral del falange basal V. Adicionalmente se registraron dos sesamoides (Figura 26), uno proximal al inicio de los tres músculos lumbricalis breves digitii V y otro más pequeño en el inicio de la parte medial de este músculo. El músculo flexor teres digitii V (FT) surge de la mitad distal en superficie plantar del metatarsus V y se inserta en la parte proximal del falange basal. El músculo abductor brevis plantaris digitii V (ABPD) surge desde el cóndilo de la fibulare y se inserta a lo largo de la longitud del metatarsus V.

Músculos profundos de la pata (Figura 10C). El músculo transversus I surge desde la margen medial del metatarsus II (1/3 proximal) y se inserta en la margen lateral del metatarsus I (2/3 distal). El músculo transversus II al igual que el músculo anterior, surge de la margen medial del metatarsus III (1/2) e insertándose en la margen lateral del metatarsus II (1/2). El músculo transversus III surge desde la margen medial del metatarsus IV (1/2) y se inserta en la margen lateral (2/3) del metatarsus III. El músculo transversus IV surge desde la mitad del lado medial del metatarsus V y se inserta en la mitad lateral del metatarsus IV.

4.4.4 Musculatura de la superficie dorsal de la pata

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 11, 12

El músculo tarsalis anticus (TA) surge desde la tibiofibula y se inserta a lo largo de la tibiale (Figura 11A).

Músculos dorsales del hallux (Figura 11B, C, 12A, B). El músculo extensor brevis superficiales hallucis (EBS) surge desde la fibulare y se inserta en prehallux y en metatarsus del hallux, el músculo extensor brevis medius surge desde la fibulare, más distal y inserta por medio de un tendón en el metatarsus del hallux. Los músculos extensores breves profundi hallucis consisten en tres músculos, dos mediales y un lateral. Un medial surge desde la superficie ventral proximal del metatarsus I y se inserta en la falange basal, el segundo medial surge desde el prehallux y se inserta por medio de un tendón en la parte proximal del falange basal. El lateral surge desde la superficie ventral del metatarsus I y se inserta por medio de un tendón en el último falange. El músculo abductor brevis dorsalis hallucis (AH) surge desde el Elemento Y y se inserta en el dorso del metatarsus I. El músculo extensor brevis dorsalis hallucis no es distinguible.

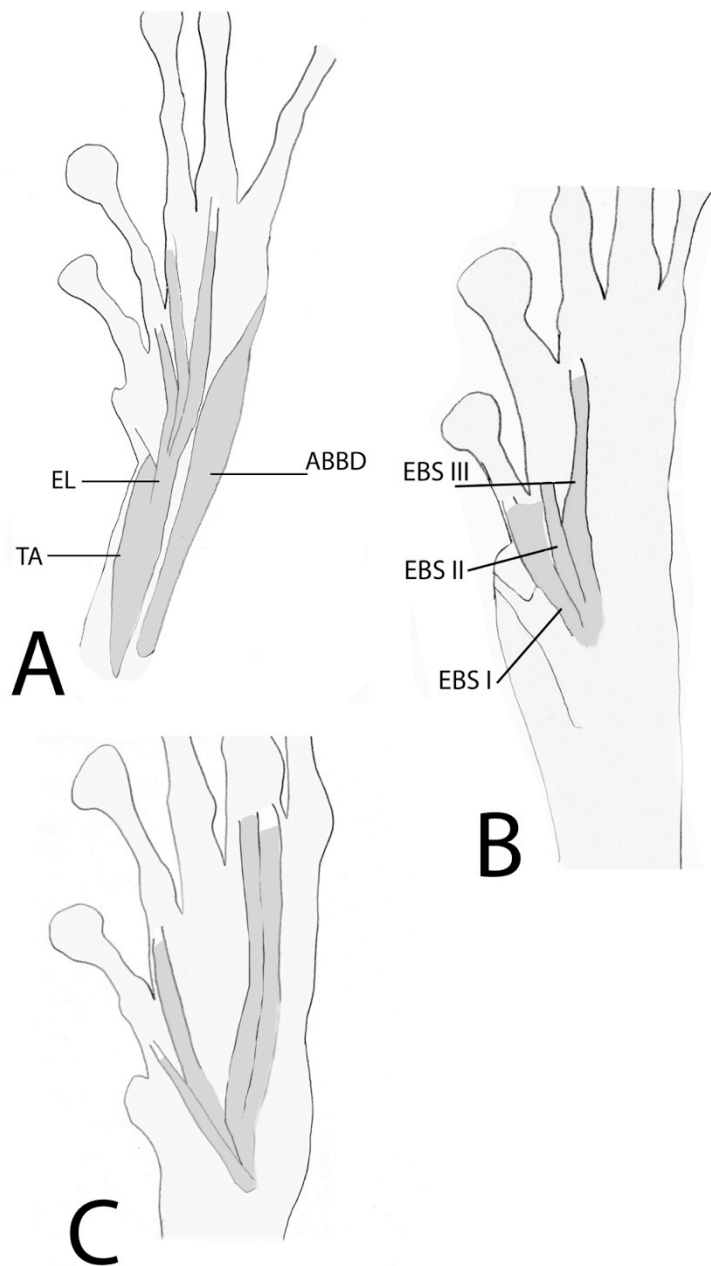


Figura 11. Músculos dorsales de la pata de *Strabomantis zygodactylus*. A, músculos tarsalis anticus (TA), músculo extensor longus digiti IV (EL) y músculo abductor brevis dorsalis digiti V (ABBD). B, músculos extensores breves superficiales (EBS). C, Músculos extensores breves medius.

Músculos dorsales del dígito II (Figura 11B, C, 12A). El músculo extensor brevis superficiales digiti II (EBS) y músculo extensor brevis medius digiti surgen del cóndilo en la fusionada tibia/fibulare, el superficiales se inserta en el tendón del brevis medius, el cual por medio de un tendón se inserta en el falange basal. La parte medial del músculo

extensor brevis profundi digitii II surge desde la base lateral del hallux y la parte lateral desde la parte proximal de metatarsus II, ambos por medio de tendones se insertan en el último falange.

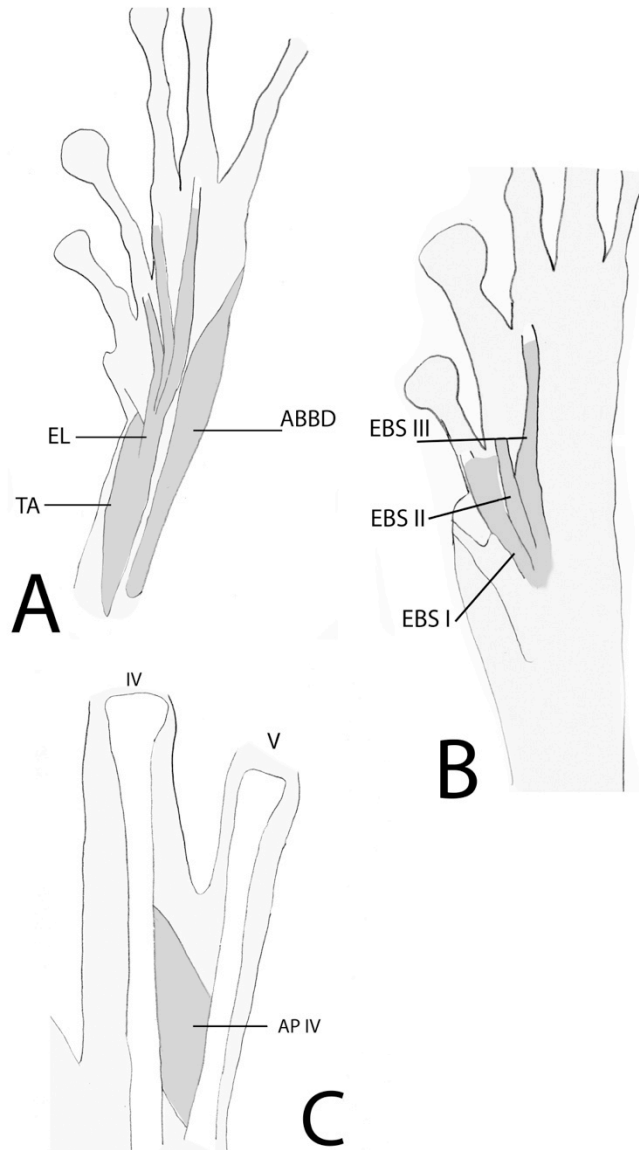


Figura 12. Músculos *extensores brevis profundi digitii* (A) de la pata de *Strabomantis zygodactylus*. B, músculo abductor brevis dorsalis hallucis (AH) y m. adductor proprius digiti IV.

Músculos dorsales del dígito III (Figura 11B, C, 12A). El músculo extensor brevis superficiales digitii III (EBS) surgen de la fibulare y se insertan en el falange basal. El extensor brevis medius digitii III no fue encontrado. La porción medial del músculo extensor brevis profundi digitii III surge desde superficie laterodorsal del metatarsus II, la

porción lateral desde la superficie laterodorsal de la base del metatarsus III, ambas por medio de un tendón se insertan en el último falange.

Músculos dorsales del dígito IV (Figura 11A-C, 12A). El músculo extensor longus digitii IV (EL) surge desde la parte distal de la tibiofibula, se inserta en fascia de dígitos II, III y IV. Los dos músculos extensores breves medii digitii IV surgen desde el cóndilo distal de fibulare, la parte medial se inserta en el basal falange y la parte lateral se inserta en el segundo falange. La porción medial del músculos extensores breves profundi digitii IV surge desde tibiale y el lateral desde la superficie laterodorsal en la base del metatarsus IV, ambos se insertan en el último falange.

Músculos dorsales del dedo pedial V (Figura 11A, 12A). El músculo extensor brevis superficialis digitii V no fue observado. Los dos músculos extensores breves profundi V surgen del metatarsus V, pasando por el dorso del metatarsus V y convergen a tendones al nivel distal del metatarsus, estos tendones continúan hasta la última falange. El músculo abductor brevis dorsalis digitii V (ABBDD) se origina desde el dorso de fibulare y se inserta en la mitad proximal de la superficie laterodorsal del metatarsus V.

4.4.5 Superficial musculatura submandibular

Strabomantis zygodactylus, hembra adulta (ICN 30507, Longitud Rostro-Cloaca 72.4 mm)

FIGURA 13

Músculo submentalis. De forma ovoide, surgiendo desde la superficie lateral lingual o palatal de la mandíbula, en cada lado de la sínfisis mandibular. Este músculo atraviesa de una mandíbula a la otra y carece de 'raphe' medio.

Músculo intermandibularis. Ocupa el mayor espacio, surge a través del revestimiento de la boca, de la superficie palatal de la mandíbula. Es decir, la inserción no es directamente sobre la mandíbula. Este músculo se extiende desde el borde lateral del músculo submentalis hasta la articulación posterior de cada mandíbula. Las fibras de las dos porciones del músculo se encuentran claramente separadas por una aponeurosis.

Músculo geniohyoideos. Se posiciona dorsal al músculo intermandibularis. De este músculo se identifican dos puntos de inicio, uno desde la sínfisis mandibular y denominado como músculo geniohyoideos medialis y otro desde la margen anterolateral del músculo intermandibularis, conocido como músculo geniohyoideos lateralis.

Músculo interhyoideos. Se encuentra posterior al músculo intermandibularis. Surge desde el arco exterior del hyoideo y sus fibras divergen medialmente y forman una lámina transversa que es separada por una aponeurosis.

Elementos apicales suplementarios del intermandibularis, elementos anterolaterales del intermandibularis y posteroletarales del intermandibularis ausentes en la especie.

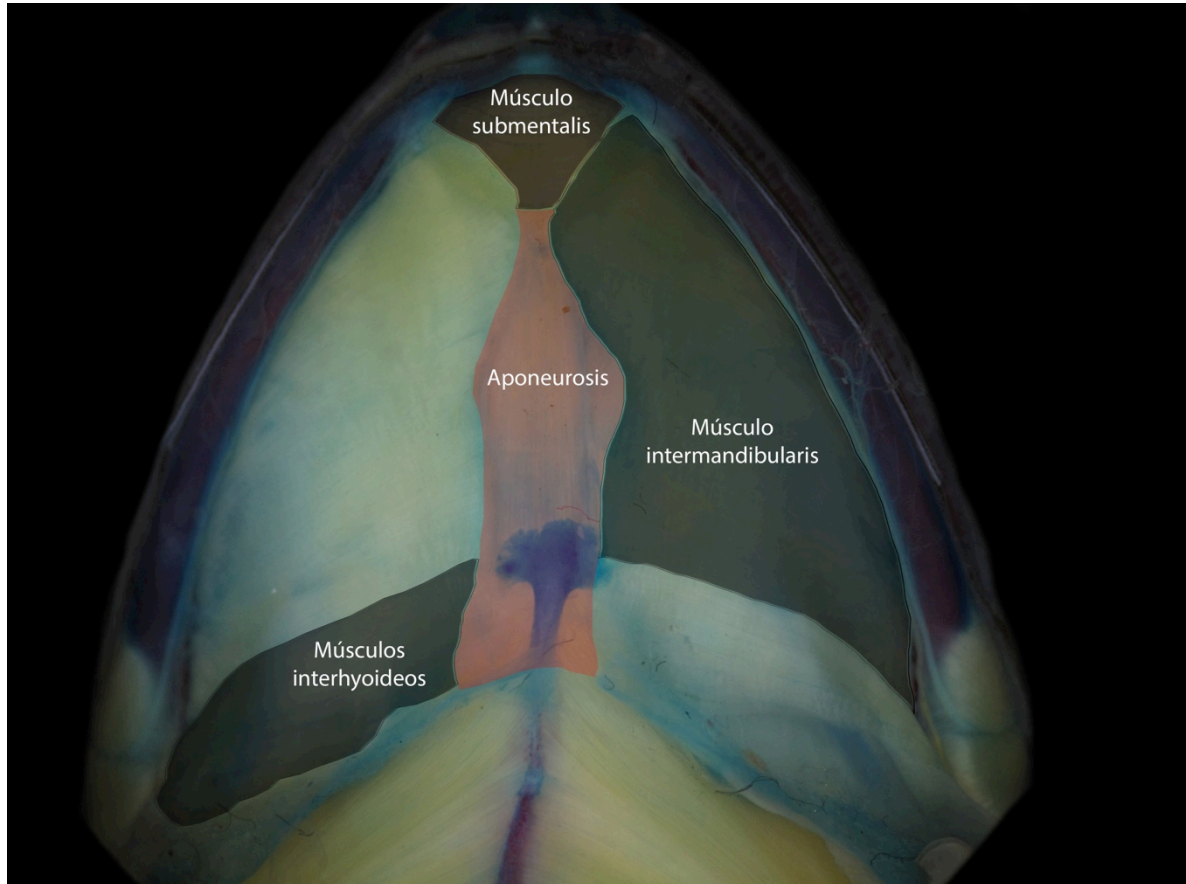


Figura 13. Musculatura superficial de la garganta en *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577, macho adulto, Longitud Rostro-Cloaca 48.9 mm).

5. VARIACIÓN PLANTEADA COMO CARACTERES PARA LOS GRUPOS DE ESPECIES *ANOMALUS*, *BUFONIFORMIS* Y *SULCATUS* (*STRABOMANTIS*)

5.1 Variación en Osteología craneal

Se encontró gran variación entre los huesos que componen el cráneo, mucha de esta correspondió a variación continua o intraespecífica, por lo cual solo la variación que fue definida de una manera discreta se plantea como caracteres potencialmente informativos, los cuales son descritos a continuación:

Carácter 1. Exostosis en huesos craneales (Figura 14). Dentro de *Eleutherodactylus* sensu lato o *Terrarana* sensu Hedges et al. (2008) el referirse a crestas craneales históricamente ha estado asociado con el crecimiento lateral de algunos huesos (formando pequeños rebordes laterales), hasta el depósito adicional de tejido óseo sobre el hueso (formando estructuras más complejas como espinas). Este es el caso de las especies de estudio, en donde los integrantes del grupo *bufoniformis* presentan pequeños rebordes laterales en frontoparietal, mientras que en el grupo *sulcatus* el depósito adicional de tejido óseo es tan notorio, que se forman crestas o espinas sobre varios huesos (frontoparietales, nasales, pars faciales de maxila). En la revisión de esta característica se encontró que la condición evidenciada hasta el momento para las especies del grupo *bufoniformis* es también encontrada, aunque en menor expresión en algunos representantes del grupo *anomalus* (*anomalus*_ICN 27486, *cheiroplethus*_ICN 16300, *zygodactylus*_ICN 13153) (Figura 14 E-F), lo cual demuestra que esta característica tiene una gran variación asociada. Adicionalmente, al revisar la literatura concerniente a los procesos de ornamentación craneal se encontró que se han planteado tres tipos de ornamentación craneal, los cuales han sido definidos a partir de su nivel de complejidad (Trueb 1973). En primer lugar aparece la Exostosis, la cual implica la aparición de membrana ósea adicional que se establece y tiene diferentes formas, como crestas, espinas, etc. En segundo lugar y siempre precedido por Exostosis se pueden

formar estructuras similares a cascos, en tercer lugar, acompañado de Exostosis y Cascos aparece la Co-osificación, la cual comprende la integración o fusión de piel y hueso.

A partir de esto se hace evidente que las ornamentaciones dermales como se han definido, implican necesariamente la aparición de membrana ósea adicional, es por esto que la cuantificación de este carácter en Terrarana puede estar siendo mal manejado. Pues muchas especies en las cuales se ha identificado un desarrollo lateral de algunos huesos, principalmente frontoparietales, han sido catalogadas como especies en las cuales se presenta Exostosis, sin embargo, como se plantea en la definición dada por Trueb (1973), la Exostosis implica la aparición de membrana ósea adicional sobre los huesos, lo cual indicaría que el desarrollo lateral de frontoparietales no contempla los mecanismos implicados en el proceso de Exostosis. Es decir, los procesos laterales evidenciados en los frontoparietales de las especies del grupo bufoniformis no corresponderían a crestas craneales, lo cual tampoco negaría el mayor crecimiento lateral de frontoparietales en estas especies. En términos generales y en el marco de las especies objetos de estudio, se estaría demostrando que solo las especies del grupo *sulcatus* presentan procesos de Exostosis, mientras que las del grupo *anomalus* y *bufoniformis* presentarían lo que se denominaría crecimiento lateral en frontoparietales. Cabe la pena mencionar que el amplio espectro mostrado por los diferentes procesos de osificación en el cráneo dentro de los Terrarana, demuestra que este posible único carácter en realidad corresponde a varios caracteres, sin embargo dadas las expresiones mostradas en las especies objeto de estudio y las definiciones dadas para los procesos de ornamentación craneal de Trueb (1973), se plantea el siguiente carácter: Exostosis en huesos craneales, (0) ausencia como en las especies del grupo *anomalus* y *bufoniformis* o (1) presente como en las especies del grupo *sulcatus*.

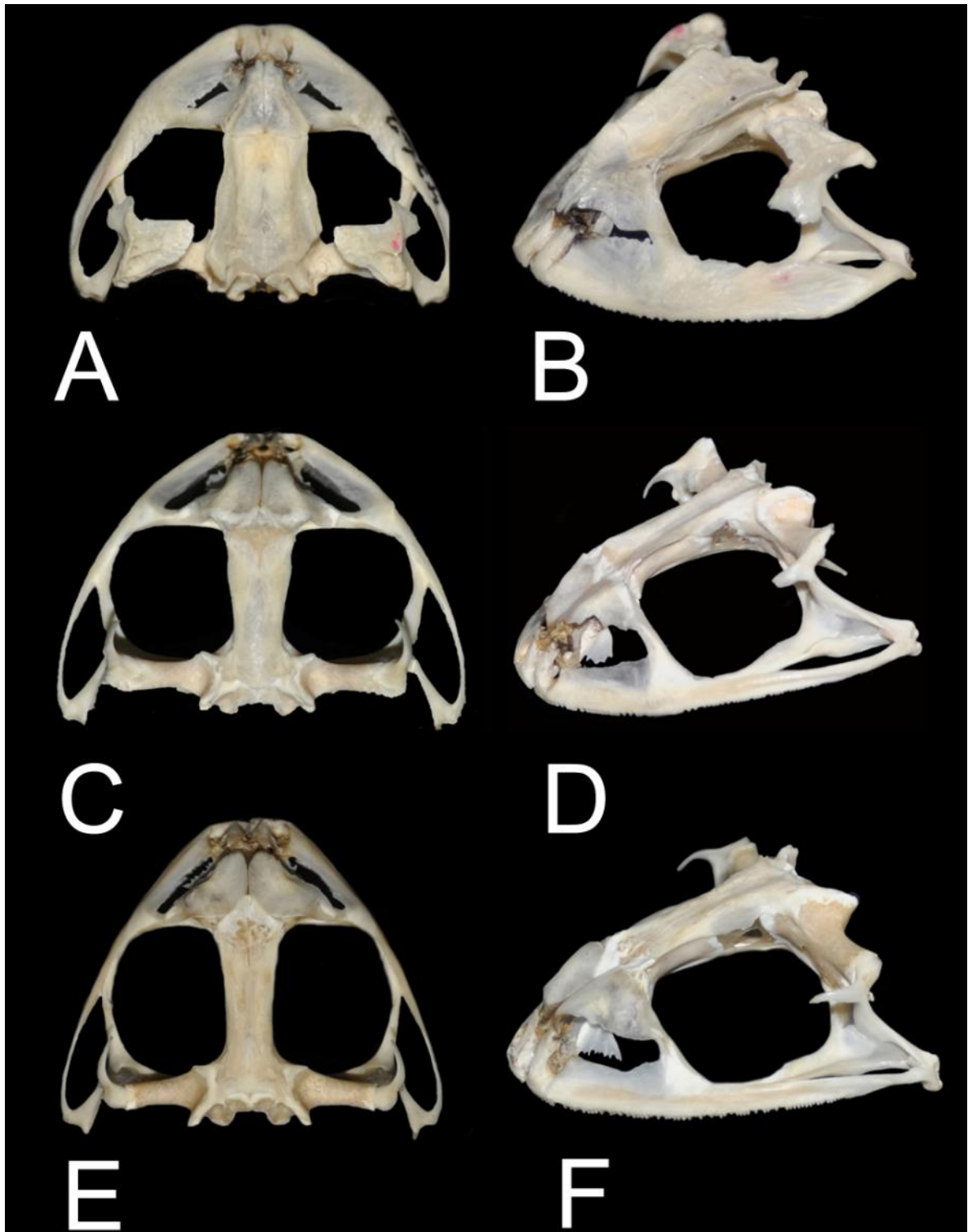


Figura 14. Perfil dorsal y lateral de cráneos en *Strabomantis ruizi* (A-B), *Strabomantis necerus* (C-D) y *Strabomantis cheiroplethus* (E-F).

Carácter 2. Número de procesos palatinos de premaxila (Figura 15). La morfología general del borde lingual de la premaxila consiste generalmente en un estrecho margen lateral, medialmente presenta una expansión denominada procesos palatinos. En las especies registradas se encontró que cada pars palatino de premaxila presenta dos proyecciones mediales, por lo cual se plantea este carácter con dos estados: (0) cada pars palatino de premaxila presenta una proyección posteromedial como en las especies de los grupos *anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus* o (1) cada pars palatino de premaxila presenta dos proyecciones posteromediales como en otras especies de *Eleutherodactylus* sensu lato.

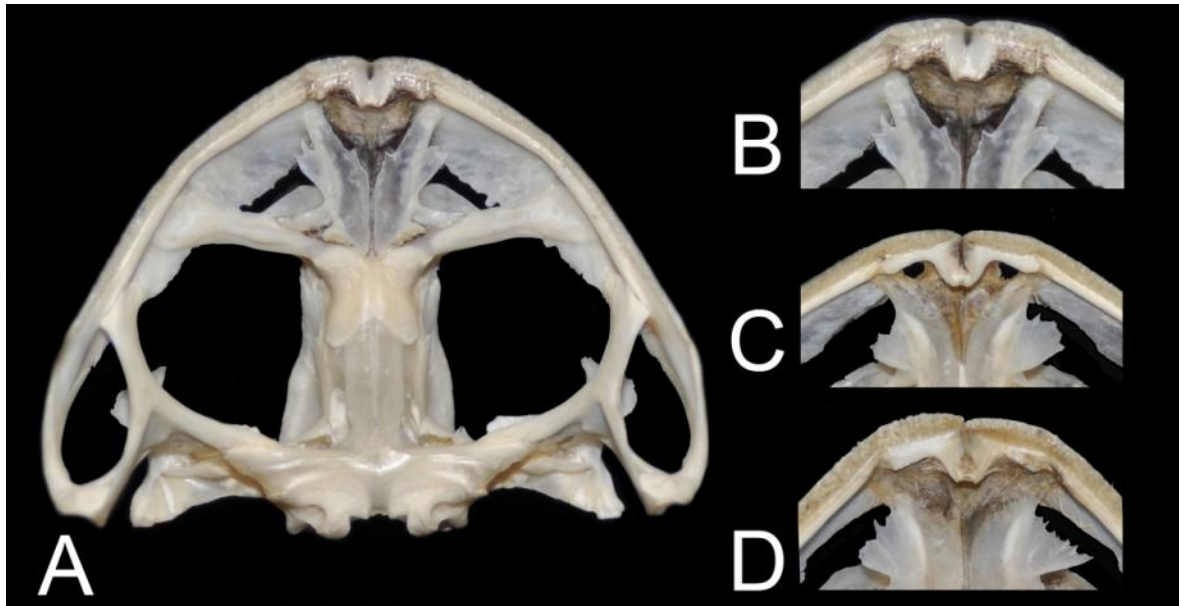


Figura 15. Desarrollo de procesos en palatinos de premaxila en *Strabomantis ruizi* (A-B), *Strabomantis necerus* (C), *Strabomantis cheiroplethus* (D).

Carácter 3. Extensión posterior del pars palatino de la maxila con respecto al ramus anterior del pterigoideo (Figura 16). En esta revisión se encontró que la extensión posterior del pars dentalis de la maxila varia, pues en algunas especies este llega hasta un poco más allá de la articulación con el ramus anterior del pterigoideo, mientras que en otras especies este se extiende mucho más allá. Por esto se propone que este carácter sea cuantificado de la siguiente forma: (0) extensión posterior del pars dentalis de maxila hasta un poco más allá de la articulación con el ramus anterior del pterigoideo (alcanzando 1/5 anterior de la fosa pterigoidea) como en las especies del grupo *sulcatus* o (1) extensión posterior del pars dentalis de maxila hasta mucho más allá

de la articulación con el ramus anterior del pterigoideo (alcanzando 1/2 anterior de la fosa pterigoidea) como en las especies del grupo *anomalous*, *bufoniformis*.

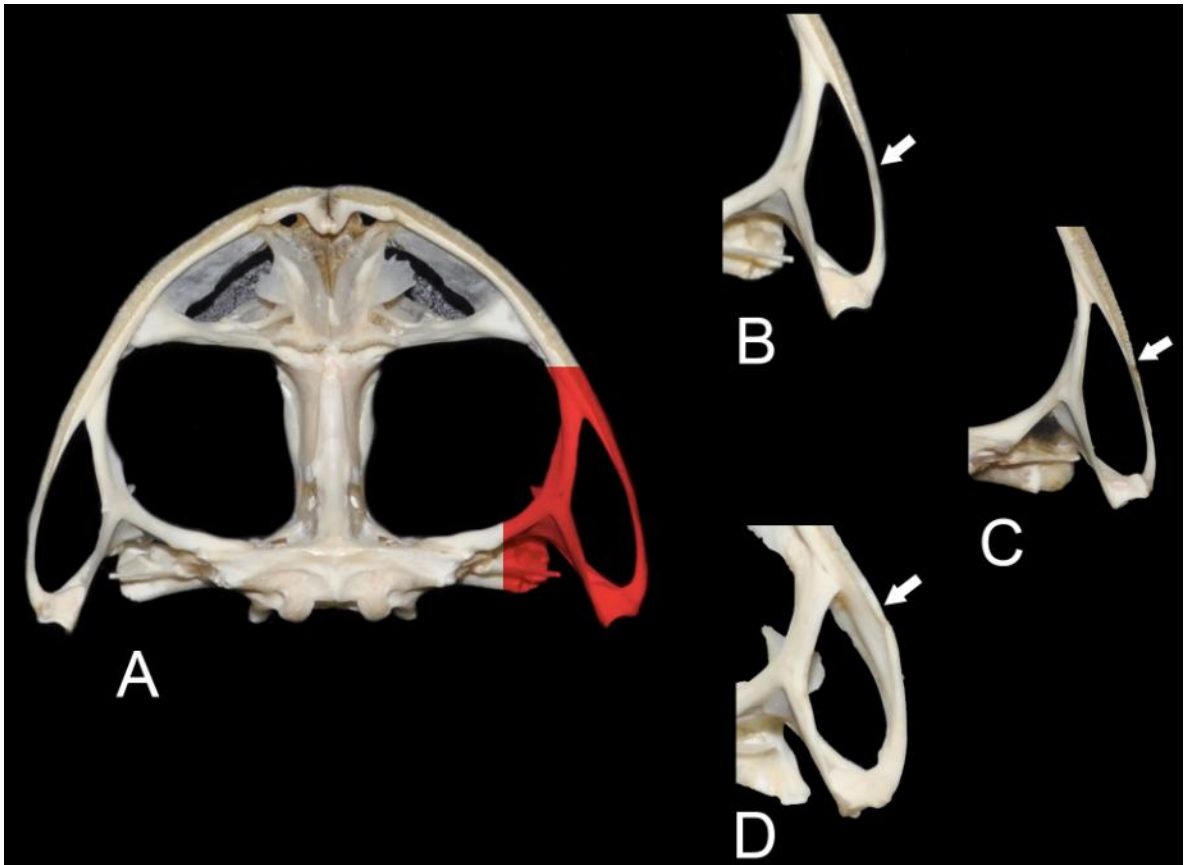


Figura 16. Extensión posterior del pars palatino de la maxila con respecto al ramus anterior del pterigoideo en *Strabomantis necerus* (A-B), *Strabomantis cheiroplethus* (C), *Strabomantis ruizi* (D).

Carácter 4 Condición del cuadratojugal al articular con maxila (Figura 17) (Lynch en parte). Lynch (1997) plantea que algunas especies del grupo *sulcatus* (*cadenai*, *cerastes*, *ingeri*, *necopinus*, *ruizi*) y *nigrovittatus* (*latens*, *mantipus* y *nigrovittatus*) son las únicas dentro de *Eleutherodactylus* sensu lato que presentan la margen anterior del cuadratojugal bicapitada, es decir, el hueso se extiende en la superficie dorsal y lingual de la maxila. Por otro lado, la condición en donde solo la porción dorsal es proyectada es ampliamente encontrada dentro de los restantes *Eleutherodactylus* sensu lato.

Al reanalizar esta característica se encontró diferencias en lo registrado para la condición bifurcada del cuadratojugal en el grupo *nigrovittatus*, pues aunque en la especie *Hypodactylus latens* se encontró lo reportado por Lynch (1997), en *Hypodactylus*

mantipus (ICN 9168) se registro que el plano de observación sobre el cual se evalúa ésta condición esta influenciando el resultado, dado el característico desplazamiento medial que presenta el pars fascialis de maxila sobre el cuadratojugal al articular. Es decir, si en esta especie la evaluación se realiza de frente al pars fasciales de maxila se da la apariencia de un cuadratojugal bicapitado, producto en este caso del desplazamiento medial del pars fascialis de maxila sobre este; sin embargo si la evaluación se realiza desde el frente del pars palatino de la maxila se observa que la condición bicapitada del cuadratojugal no es tan clara como en *H. latens*, sin embargo tal característica tampoco califica como la condición en donde el hueso es proyectado dorsal a maxila (condición ampliamente expresada en muchos *Eleutherodactylus* sensu lato, Lynch 1997). Considerando esto y dado que dentro de las especies objetos de estudio se presentan dos condiciones, se plantea utilizarlos de la siguiente forma: Condición del cuadratojugal al articular con maxila: (0) cuadratojugal se extiende sobre la superficie dorsal de maxila como en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis* y dos especies del grupo *sulcatus* (*S. sulcatus* y *S. laticarpus* sensu Lynch (1997) o (1) cuadratojugal bicapitado al articular con la maxila como en algunas especies del grupo *sulcatus* (*cadenai*, *cerastes*, *cornutus*, *helonotus*, *ingeri*, *necopinus*, *ruizi*).

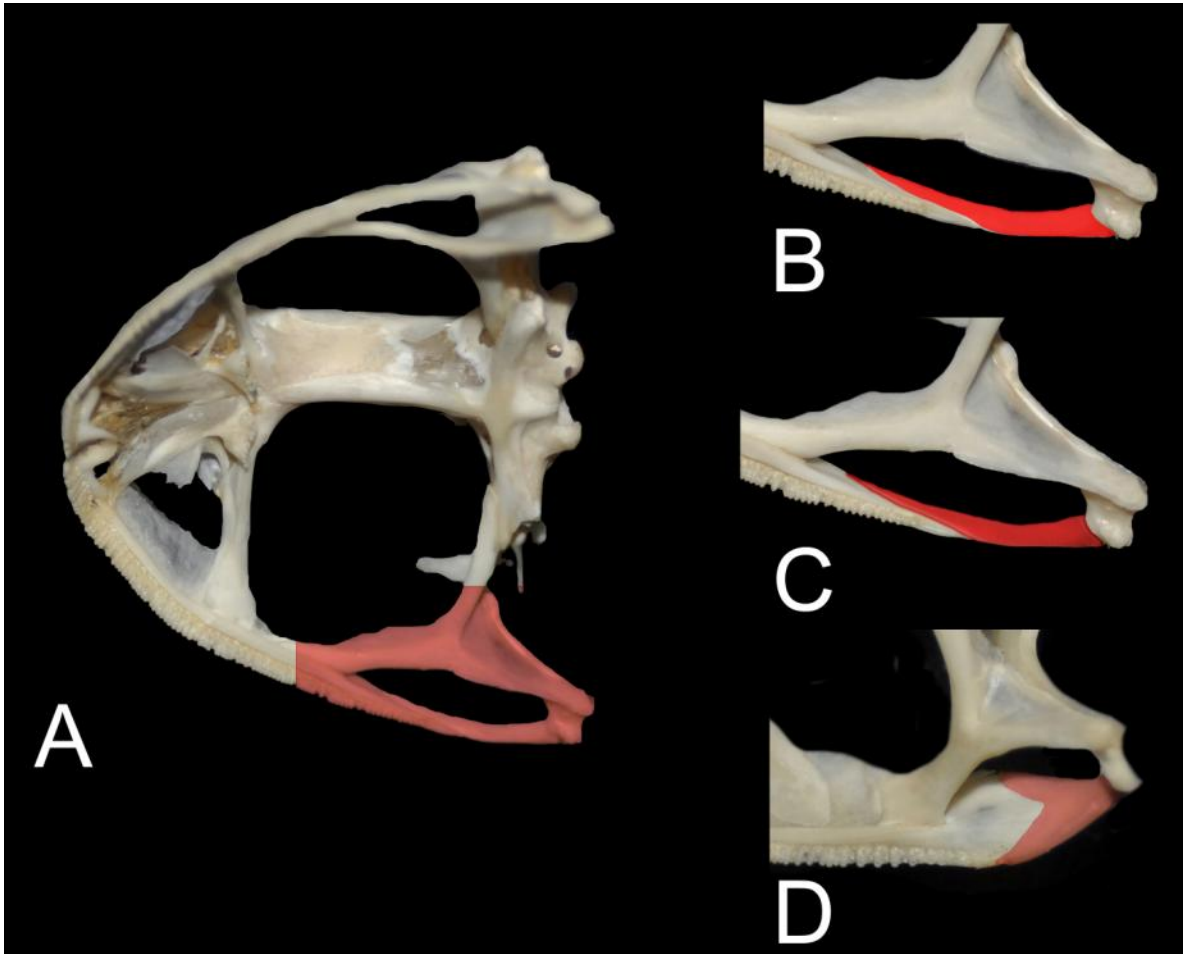


Figura 17. Condición del cuadratojugal al articular con maxila en *Strabomantis cheiroplethus* (A-B), *Strabomantis necerus* (C), *Strabomantis ruizi* (D).

Carácter 5 Lámina ótica en la región supratemporal (Figura 18). (Lynch 1997). Lynch (1997) plantea que las poblaciones previamente reconocidas como *ruizi* de la cordillera Central corresponden a una especie no descrita hasta ese momento (*S. necopinus*), basado en un carácter osteológico (proyección de lámina ótica en *ruizi*). Lynch (1997) menciona que las dos especies son indistinguibles externamente, sin embargo al examinar la región supratemporal se puede observar claramente la presencia de una lámina ótica en *S. ruizi*, mientras que *S. necopinus* no está presente (Figura 18). Al realizar un evaluación detallada de esta característica, se encontró que algunos especímenes de *S. necopinus* presentan lámina ótica, aunque esta no alcance el gran desarrollo observado en *S. ruizi*. A partir de esto se proponen dos estados para este carácter siguiendo en parte lo propuesto por Lynch (1997): Lámina ótica en la región supratemporal, (0) ausente como en las especies de los grupos *anomalus*, *bufoniformis*,

y *sulcatus* (excepto *S. ruizi* y *S. necopinus*) o (1) presenten como en *S. ruizi* y *S. necopinus*.

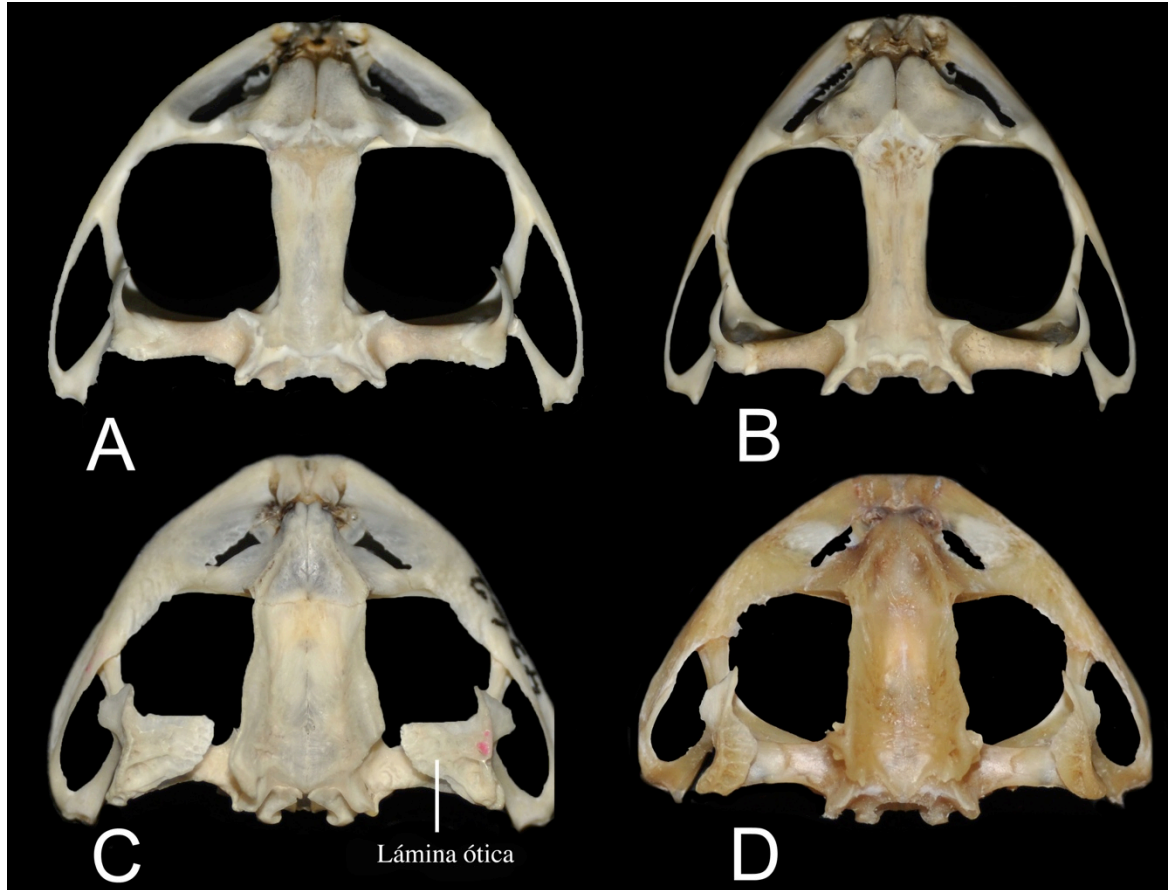


Figura 18. Lámina ótica en la región supratemporal ausente en *Strabomantis necerus* (A), *Strabomantis cheiroplethus* (B) y presente en *Strabomantis ruizi* (C) y *Strabomantis necopinus* (D).

Carácter 6 Articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila (Figura 19) (Lynch 1997). Lynch (1997) encuentra que *S. ingeri* y *S. cadenai* son las únicas especies del grupo *sulcatus* que presentan articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila, lo cual fue corroborado en esta evaluación y por lo cual se propone siguiendo a Lynch (1997), articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila: (0) ausente como en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus* (excepto *S. ingeri* y *S. cadenai*) o (1) presente como en *ingeri* y *S. cadenai*.

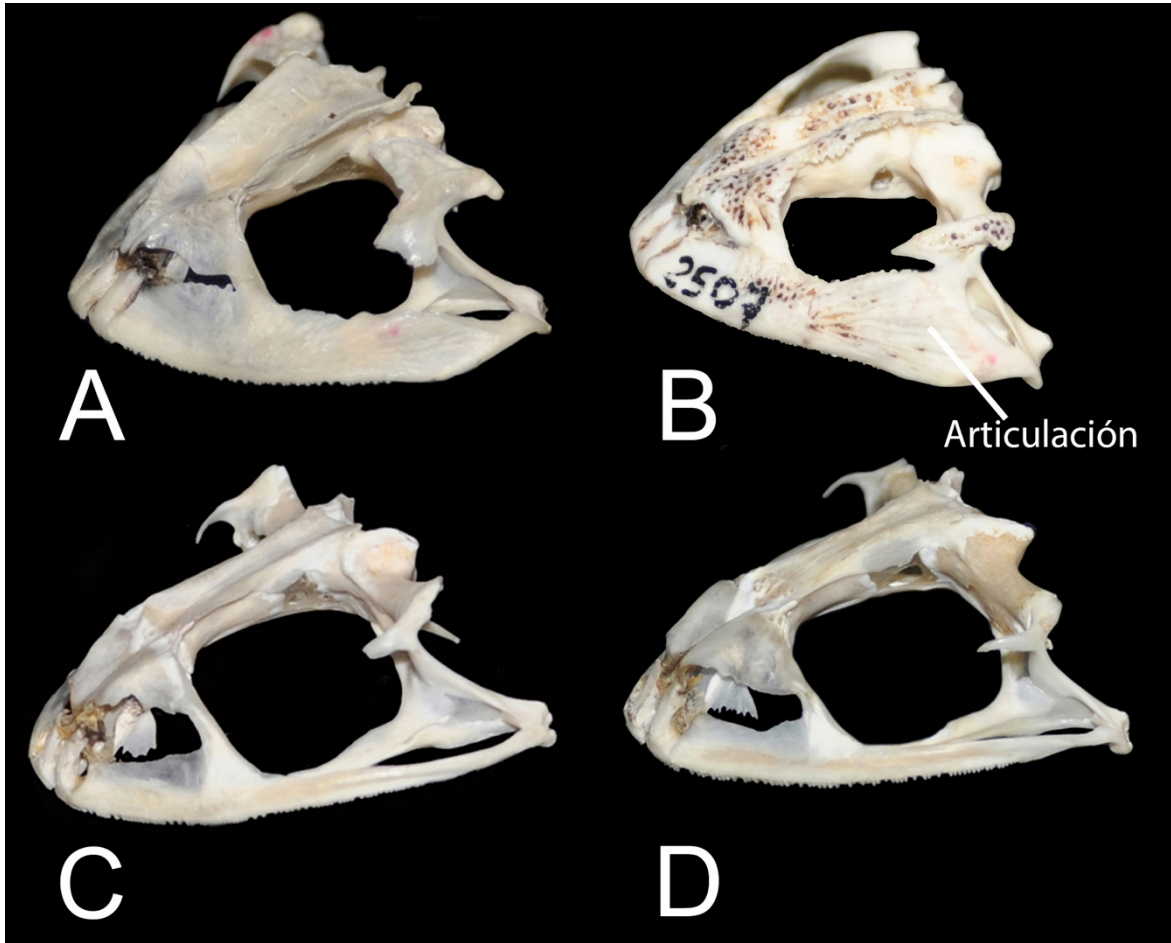


Figura 19. Condición de articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila en *Strabomantis ruizi* (A), *Strabomantis ingeri* (B), *Strabomantis cheiroplethus* (C), *Strabomantis necerus* (D).

5.2 Variación en osteología Postcraneal

Carácter 7. Forma del borde posterior del Coracoides (Figura 20). Aunque se ha propuesto que el coracoides es el elemento menos variable de la cintura pectoral (Trueb 1973), en las especie objeto de estudio se encontró variación discontinua asociada con las especies objeto de estudio. A partir de esto se propone este carácter con dos estados, forma del borde posterior del Coracoides: (0) recto como en las especies del grupo *sulcatus* y un representante del grupo *anomalus* (*S. cheiroplethus*) o (1) cóncava como en las especies del grupo *anomalus* (excepto *S. cheiroplethus*) y *bufoniformis*.

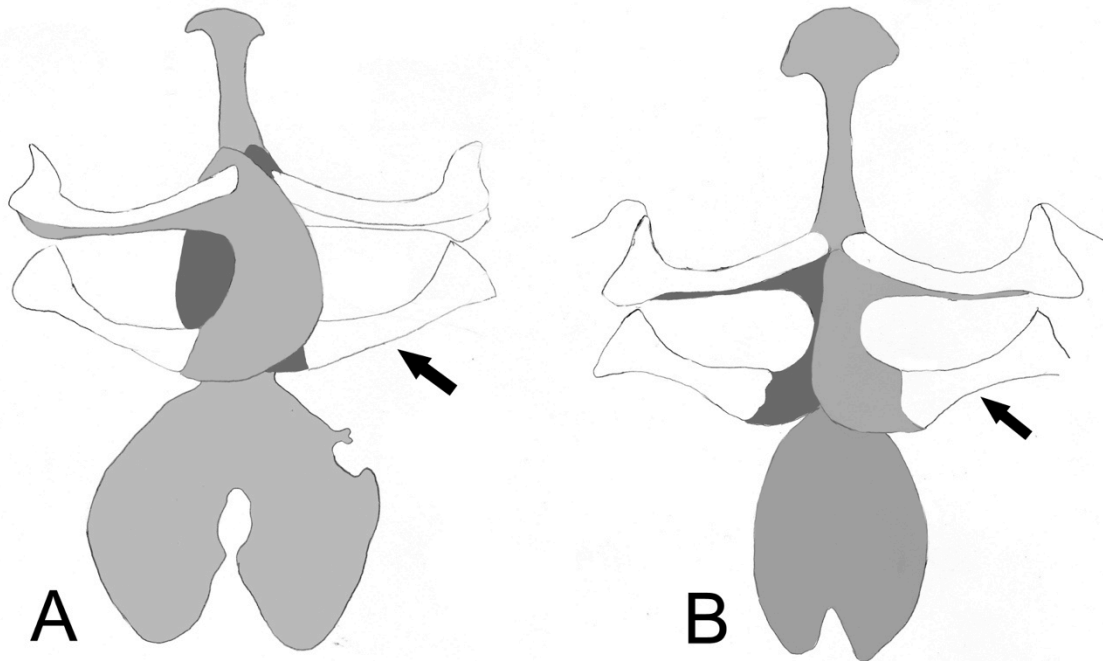


Figura 20. Forma del borde posterior del Coracoides en: (A) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609) y (B) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507).

Carácter 8. Relación entre la extensión de dedos manuales (Figura 21). En la historia taxonómica y sistemática de *Eleutherodactylus* sensu lato se ha tomado cierta atención a la extensión de los dedos manuales y pediales. Lynch (1994) y Lynch y Duellman (1997) plantea que las especies del género *Craugastor*, algunas del grupo *conspicillatus* (género *Pristimantis*) y grupo *sulcatus* (género *Strabomantis*) comparten la condición en donde el dedo manual II es mucho más largo que el tercero, las especies del grupo *conspicillatus* (género *Pristimantis*) pueden ser fácilmente distinguibles por la inspección de la extensión de los dedos pediales, en donde las especies del género *Craugastor* y *Strabomantis* presentan un dedo pedial V mucho más corto que el dedo pedial III, situación contraria sucede en las especies del grupo *conspicillatus* (*Pristimantis*). En cuanto a los dedos manuales, se ha encontrado que algunas especies presentan el dedo II mucho más corto que el dedo III (*chalceus*, *duellmani*, *labiosus*, *ocellatus*, etc), mientras que es mucho más largo en especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis*, *fitzingeri* etc. Adicionalmente en esta revisión se encontró que además de la variación registrada por Lynch y Duellman (1997) para los dedos manuales II-III, la relación entre los dedos III y V permite discriminar la variación asociada a los grupos de especies, pues

en las especies del grupo *sulcatus* el metacarpal III alcanza la porción distal del metacarpo IV, sin embargo en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis* el metacarpal III no alcanza la parte distal del metacarpus IV, como resultado de esto, se presentan diferencias en la relación de la longitud entre dedos manuales III y V. A partir de esto, se propone el carácter, relación entre la extensión de dedos manuales III-IV: (0) dedo manual III mucho más corto que el dedo V como en las especies de los grupos *anomalus*, *bufoniformis* o (1) dedo manual III más largo o incluso igual al dedo V como en las especies del grupo *sulcatus*.

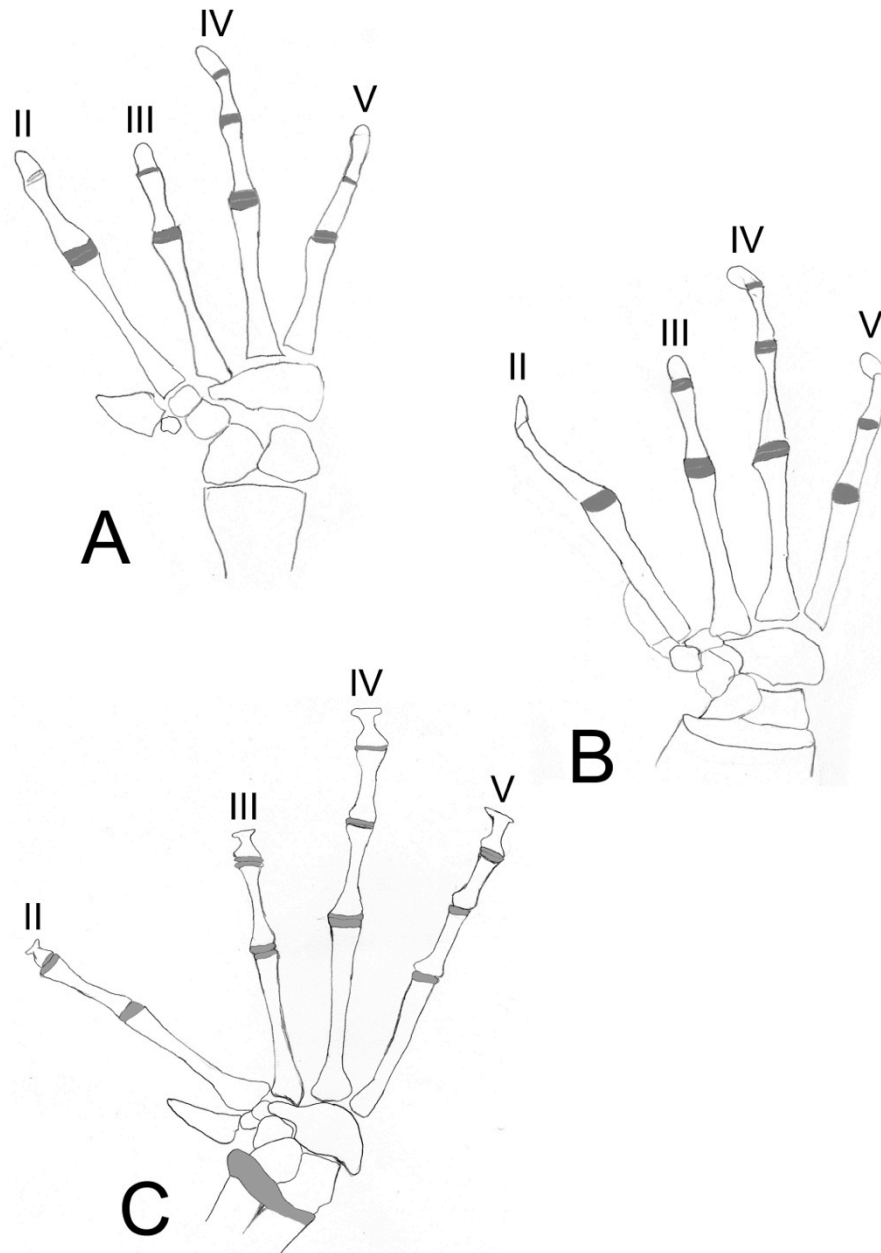


Figura 21. Relación entre la extensión de dedos manuales en: (A) *Strabomantis ingeri* (ICN 13570), (B) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609) y (C) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507).

Carácter 9. Relación entre la longitud de Procesos anteriores y posterolaterales del Aparatos Hioideo (Figura 22). Se ha registrado gran variación en el aparato hioideo, principalmente en lo referente con la presencia o ausencia de los procesos anteriores, anterolaterales, posteroleteral o posteromediales (Trueb 1973). Precisamente en las especies se encontró variación asociada con los procesos anteriores, pues en algunas especies este proceso es bien desarrollado, siendo igual o más largo que los procesos posterolaterales, mientras que en otras especies se encontró que los procesos anteriores son más cortos que los procesos posteriores (*S. anomalus*, *S. cheiroplethus*) o incluso se presenta unos procesos anteriores incipientes (especies grupo *sulcatus*). A partir de esto se plantea esta variación como carácter de la siguiente forma, relación entre la longitud de Procesos anteriores y posterolaterales del Aparatos Hioideo: (0) procesos anteriores más largos o iguales que procesos posterolaterales como en *zygodactylus* o (1) procesos anteriores mucho más cortos que procesos posterolaterales como en las especies de los grupos *anomalus* (excepto *zygodactylus*), *bufoniformis* y *sulcatus*.

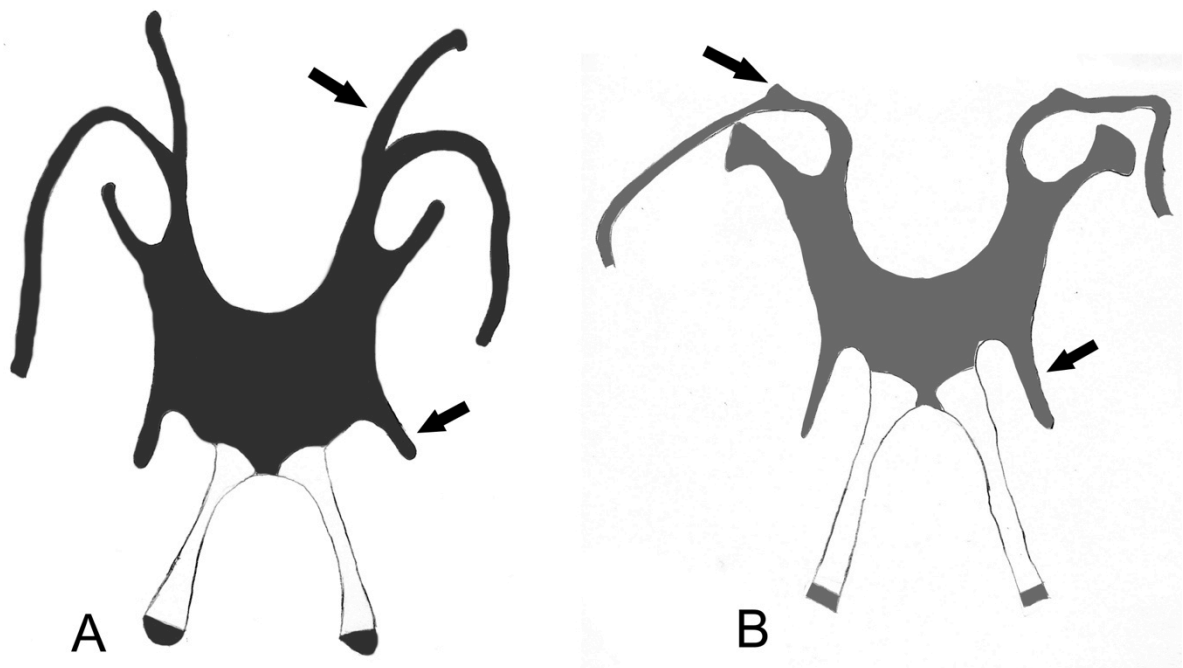


Figura 22. Relación entre la longitud de Procesos anteriores y posterolaterales del Aparato Hioideo en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507) y (B) *Strabomantis necopinus* (ICN 37609).

5.3 Variación en Musculatura Manual

Carácter 10 Condición de la porción distal del m. palmaris longus sobre la aponeurosis palmaris (Figura 23) (Burton en parte). Burton (1998) plantea que en *Eleutherodactylus* sensu lato el músculo palmaris longus consiste en dos segmentos: un amplio lateral segmento que se inserta sobre la aponeurosis y un medial segmento estrecho que termina en uno o dos tendones. No obstante en esta revisión se encontró que el grupo propio (*Strabomantis*) se presenta una condición no registrada hasta el momento, pues en estas especies es clara en su parte proximal dos segmentos del músculo palmaris longus, sin embargo en su parte medial y distal estos dos segmentos son indistintos. A partir de esto se plantea cuantificar esta variación de la siguiente manera. condición de la porción distal del m. palmaris longus sobre la aponeurosis palmaris: (0) músculo palmaris longus único en su parte distal como en las especies de los grupos *anomalous*, *bufoniformis* y *sulcatus* o (1) musculo palmaris longus dividido en su parte distal como en algunas especies de *Eleutherodactylus* sensu lato.

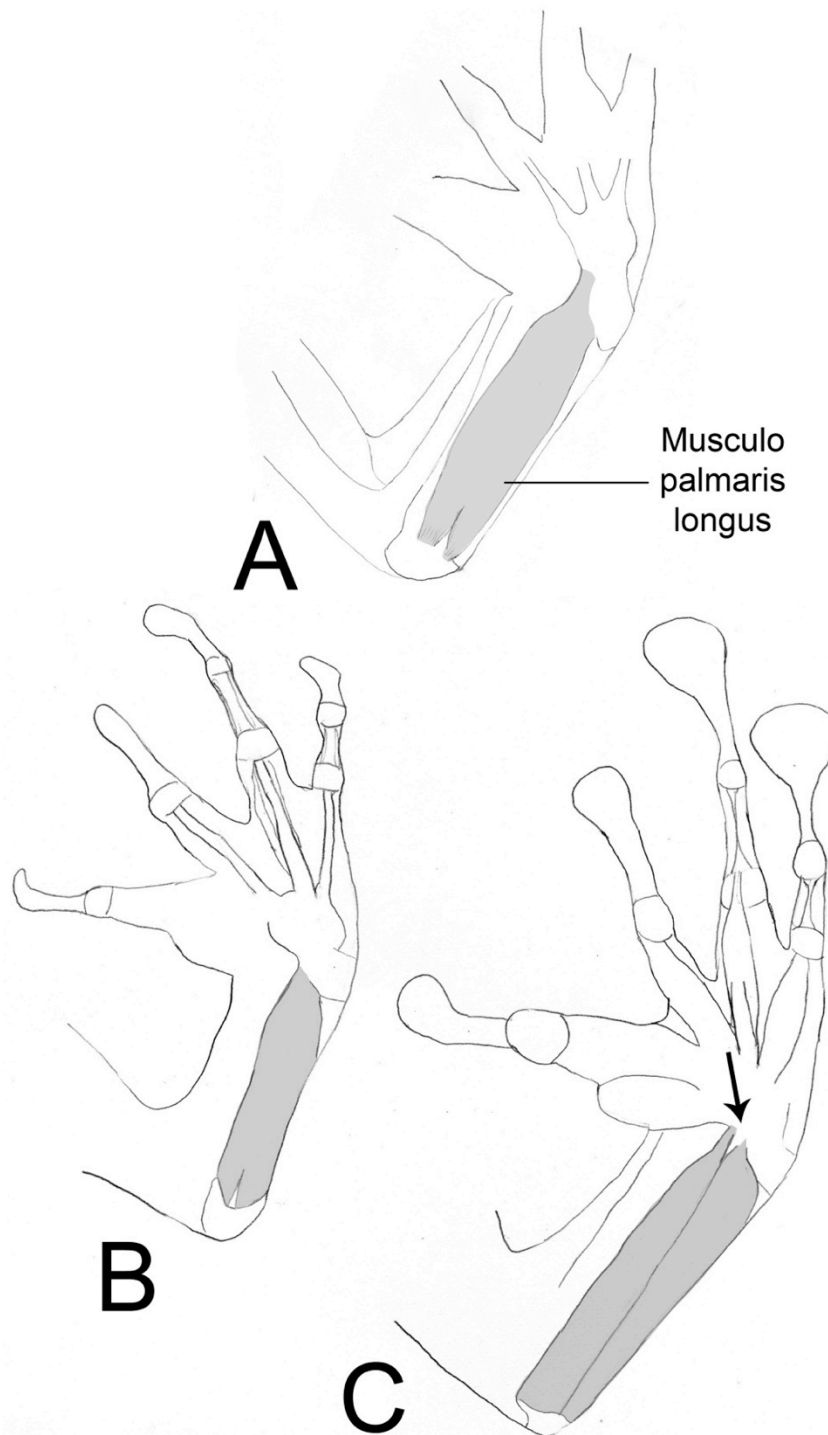


Figura 23. Condición de la porción distal del *m. palmaris longus* sobre la aponeurosis palmaris en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507), (B) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208), (C) *Craugastor fitzingeri* (ICN 10754).

Carácter 11. Grado de desarrollo del músculo lumbricalis longus digitii IV (Figura 24). Se encontró que en algunas especies el músculo lumbricalis longus digitii IV presenta un gran desarrollo (envolviendo completamente el tendón superficial pro digitii IV al nivel del metacarpo IV), mientras que en otras especies su desarrollo es mucho menor (tendón superficial pro digitii IV visible ventralmente al nivel del metacarpo IV). Por lo tanto se propone este carácter, grado de desarrollo del músculo lumbricalis longus digitii IV: (0) músculo lumbricalis longus digitii IV al nivel del metacarpo IV pobremente desarrollado, no envuelve ventralmente el tendón superficial pro digitii IV como en las especies del grupo *sulcatus* (excepto *S. ingeri* y *S. cadenai*) o (1) músculo lumbricalis longus digitii IV bien desarrollado al nivel del metacarpo IV, envolviendo ventralmente el tendón superficial pro digitii IV como en las especies del grupo *anomalous*, *bufoniformis* y dos representantes del grupo *sulcatus* (*S. ingeri* y *S. cadenai*).

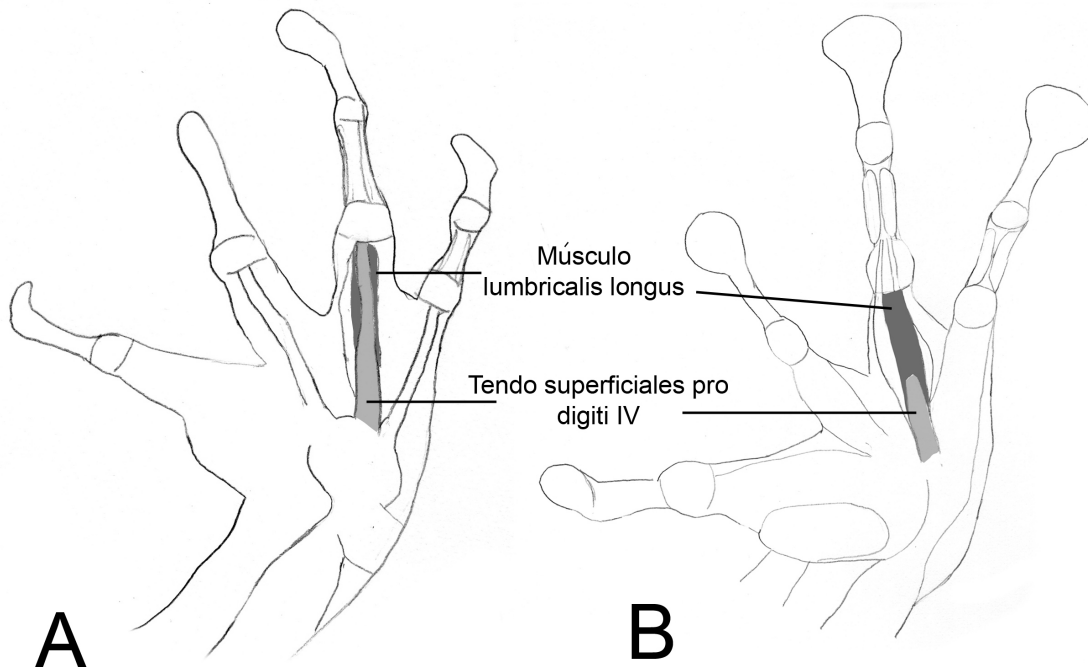


Figura 24. Grado de desarrollo del *músculo lumbricalis longus digitii IV* en: (A) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208), (B) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507).

Carácter 12. Grado de desarrollo de los músculos interfalangeales en antepenúltimo falange de dedos manuales IV-V (Figura 25). Los músculos interfalangeales digito IV-V surgen desde la superficie palmar y lateral de la base del falange basal y se insertan en la superficie palmar del segundo falange del IV y V dedo

vía un estrecho tendón. Burton (1998) plantea que la variación en estos músculos se observa principalmente en la carencia o en las vías de inserción. No obstante dentro de las especies de interés se encontró variación asociada con el nivel de desarrollo de estos músculos, pues en algunas especies los músculos interfalangeales digito IV-V son muy desarrollados (más anchos en comparación con el tendón superficiales pro digiti IV-V al nivel del antepenúltimo falange), mientras que en otras especies estos músculos son pobremente desarrollados, similar a fascia (angostos en comparación con el tendón superficiales pro digiti IV-V al nivel del antepenúltimo falange). Es por esto que se propone el carácter, grado de desarrollo de los músculos interfalangeales en antepenúltimo falange de dedos manuales IV-V: (0) músculos interfalangeales pobremente desarrollados (angostos en comparación con el tendón superficiales pro digiti IV-V al nivel del antepenúltimo falange), dando la apariencia de fascia sobre el antepenúltimo falange de dedos IV-V como en las especies del grupo *sulcatus* o (1) músculos interfalangeales muy desarrollados (más anchos en comparación con el tendón superficiales pro digiti IV-V al nivel del antepenúltimo falange) como en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis*.

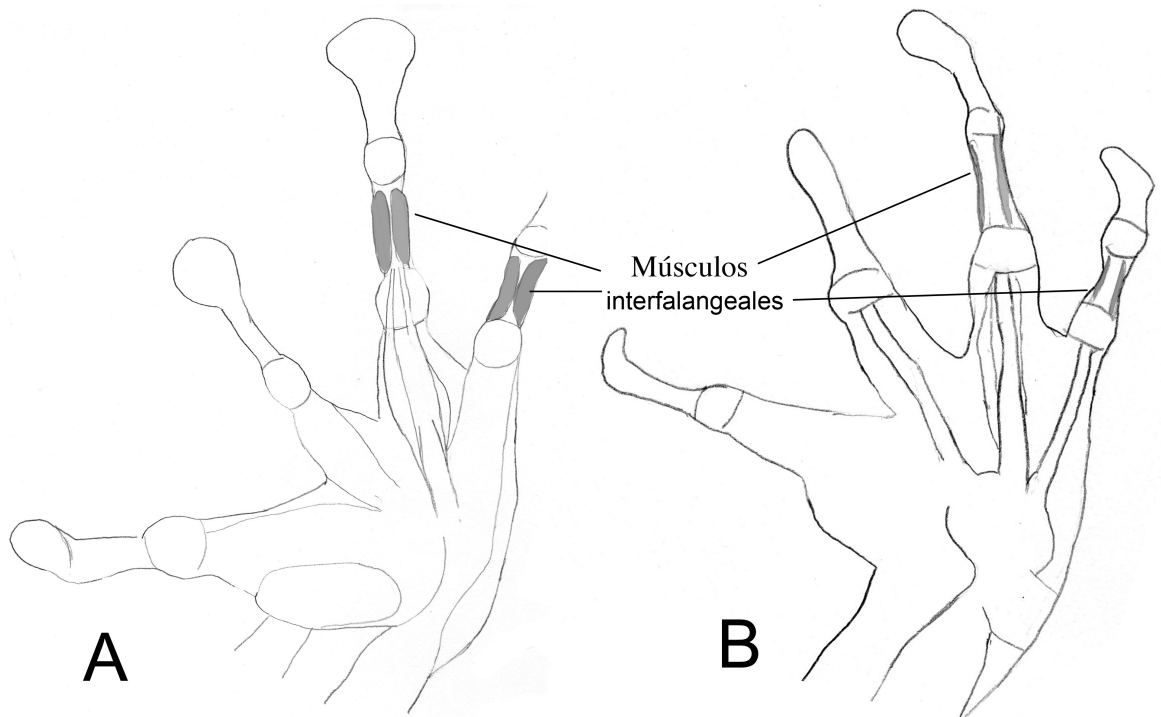


Figura 25. Grado de desarrollo de los músculos interphalangeales en antepenúltimo falange de dedos manuales IV-V en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30507), (B) *Strabomantis cerastes* (ICN 19208).

5.4 Variación en Musculatura Pedial

Se encontró que dentro del actual género *Strabomantis*, solo *S. zygodactylus* presenta tres sesamoides asociados a la musculatura pedial. Estos son cuantificados como caracteres independientes.

Carácter 13. Sesamoide en tendón del músculo flexor digitorum FDB (Figura 26A).

(0) Ausente como en todas las especies de género *Strabomantis* (excepto *S. zygodactylus*), (1) presente como en *Strabomantis zygodactylus*.

Carácter 14. Sesamoide al inicio de los tres músculos lumbricalis breves digitii V (Figura 26B). (0) Ausente como en todas las especies de género *Strabomantis* (excepto *S. zygodactylus*), (1) presente como en *Strabomantis zygodactylus*.

Carácter 15. Sesamoide al inicio de la parte lateral del músculo lumbricalis breves digitii IV y de la parte medial del músculo lumbricalis breves digitii V (Figura 26B).

(0) Ausente como en todas las especies de género *Strabomantis* (excepto *S. zygodactylus*), (1) presente como en *Strabomantis zygodactylus*.

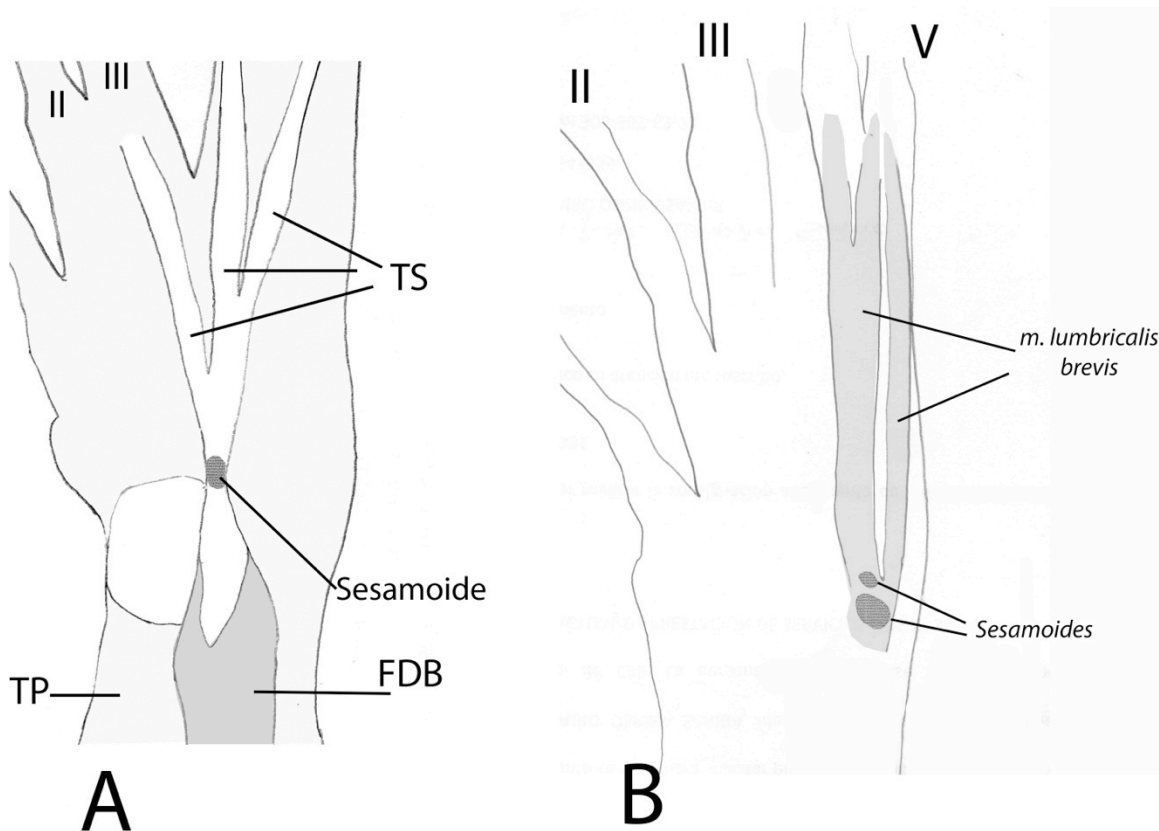


Figura 26. Musculatura pedial de *Strabomantis zygodactylus* (ICN 30505). (A) tendones superficiales (TS), músculo *tarsalis posticus* (TP), músculo flexor digitorum brevis superficiales (FDB). (B) Sesamoide al inicio de los tres músculos lumbricalis breves digitii

V y sesamoide al inicio de la parte lateral del músculo lumbricalis breves digitii IV y de la parte medial del músculo lumbricalis breves digitii V.

5.5 Variación en Musculatura superficial de garganta

Carácter 16. Nivel de solapamiento de fibras anteriores del músculo intermandibularis sobre el músculo submentalis (Figura 27). Burton (1998) plantea que la musculatura superficial en las ranas Leptodactylidos (incluyendo *Eleutherodactylus* sensu lato) se presentan dos patrones generales: (1) el músculo intermandibularis puede o no solapar medialmente la superficie ventral del músculo submentalis y las fibras más anteriores del m. intermandibularis esta direccionadas posteromedial, formando unos elementos suplementarios apicales solapando las fibras más posteriores del m. intermandibularis (elementos suplementarios apicales del musculo intermandibularis sensu Tyler 1971). (2) En el segundo patrón, presentado en *Eleutherodactylus* sensu lato las fibras anteriores del músculo intermandibularis son direccionadas anteromedial y se insertan en la fascia solapando la porción lateral del músculo submentalis en el aspecto ventral (visible una aponeurosis en la margen anteromedial del músculo intermandibularis). No obstante en las especies objeto de estudio se encontró que algunas especies las fibras anteriores del músculo intermandibularis además de estar direccionadas anteromedial y de insertarse en la fascia solapando la porción lateral, también cubren la parte medial del músculo submentalis en el aspecto ventral, por lo cual no es visible una aponeurosis en la margen anteromedial del músculo intermandibularis. A partir de esto se propone cuantificar la variación en el carácter, nivel de solapamiento de fibras anteriores del músculo intermandibularis sobre el músculo submentalis: (0) fibras anteriores del músculo intermandibularis solapando la porción lateral del músculo submentalis en el aspecto ventral (visible una aponeurosis en la margen anteromedial del músculo intermandibularis) como en las especies de los grupos anomalus (excepto anomalus), bufoniformis (excepto *S. necerus*) o (1) fibras anteriores del músculo intermandibularis solapando la porción lateral y medial del músculo submentalis en el aspecto ventral, por lo cual no es visible una aponeurosis en la margen anteromedial del músculo intermandibularis como en las especies del grupo sulcatus y un representante del grupo anomalus (*anomalus*) y bufoniformis (*necerus*).

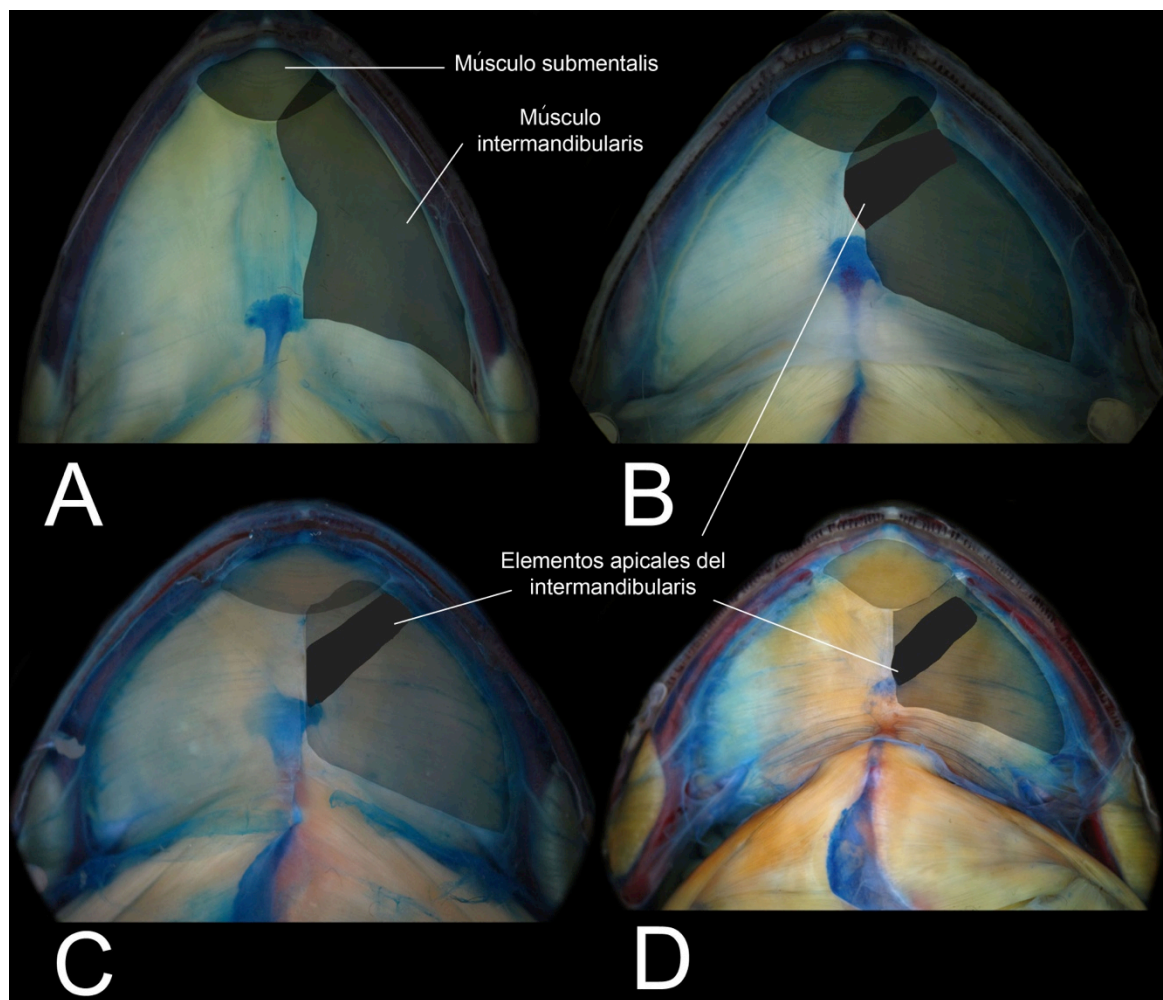


Figura 27. Nivel de solapamiento de fibras anteriores del músculo intermandibularis sobre el músculo submental en: (A) *Strabomantis anatypes* (ICN 32702), (B) *Strabomantis cheiroplethus* (ICN 16301), (C) *Strabomantis sulcatus* (ICN 50174), (D) *Strabomantis necopinus* (ICN 37612).

Carácter 17. Elementos suplementarios apicales del músculo intermandibularis (Figura 28). Burton (1998) plantea que en una especie de *Geobatrachus* y en *Euparkerella brasiliensis*, ambos actualmente Strabomantidae se presentan fibras más anteriores formando una suplementaria parte, solapando diagonalmente las fibras más posteriores del músculo intermandibularis (elementos suplementarios anterolaterales del músculo intermandibularis sensu Tyler 1971). En este contexto se revisó el número de catalogo del espécimen mencionado de *Geobatrachus* (KU 169393) por Burton (1998), encontrando que el espécimen en realidad corresponde a un paratipo de *Gastrotheca dendronastes* (Hemiphraactidae). No obstante al revisar especímenes de *Geobatrachus*

walkeri (ICN 1240, ICN 3348) se evidencia que en efecto los elementos suplementarios anterolaterales del músculo intermandibularis están presentes, por lo cual el error de Burton (1998) puede ser debido al número del espécimen registrado más que a un error de observación. Burton (1998) plantea además que ninguna de las especies revisadas de *Eleutherodactylus* sensu lato, presenta elementos suplementarios (elementos suplementarios anterolaterales, posterolaterales o apicales del músculo intermandibularis). No obstante en esta revisión, se encontró que algunas especies del grupo propio poseen elementos suplementarios apicales del músculo intermandibularis, por lo cual se propone cuantificar la variación en el siguiente carácter, elementos suplementarios apicales del músculo intermandibularis: (0) ausentes como en *S. zygodactylus* o (1) presentes como en las especies del grupo *anomalus* (excepto *zygodactylus*), *bufoniformis* y *sulcatus*.

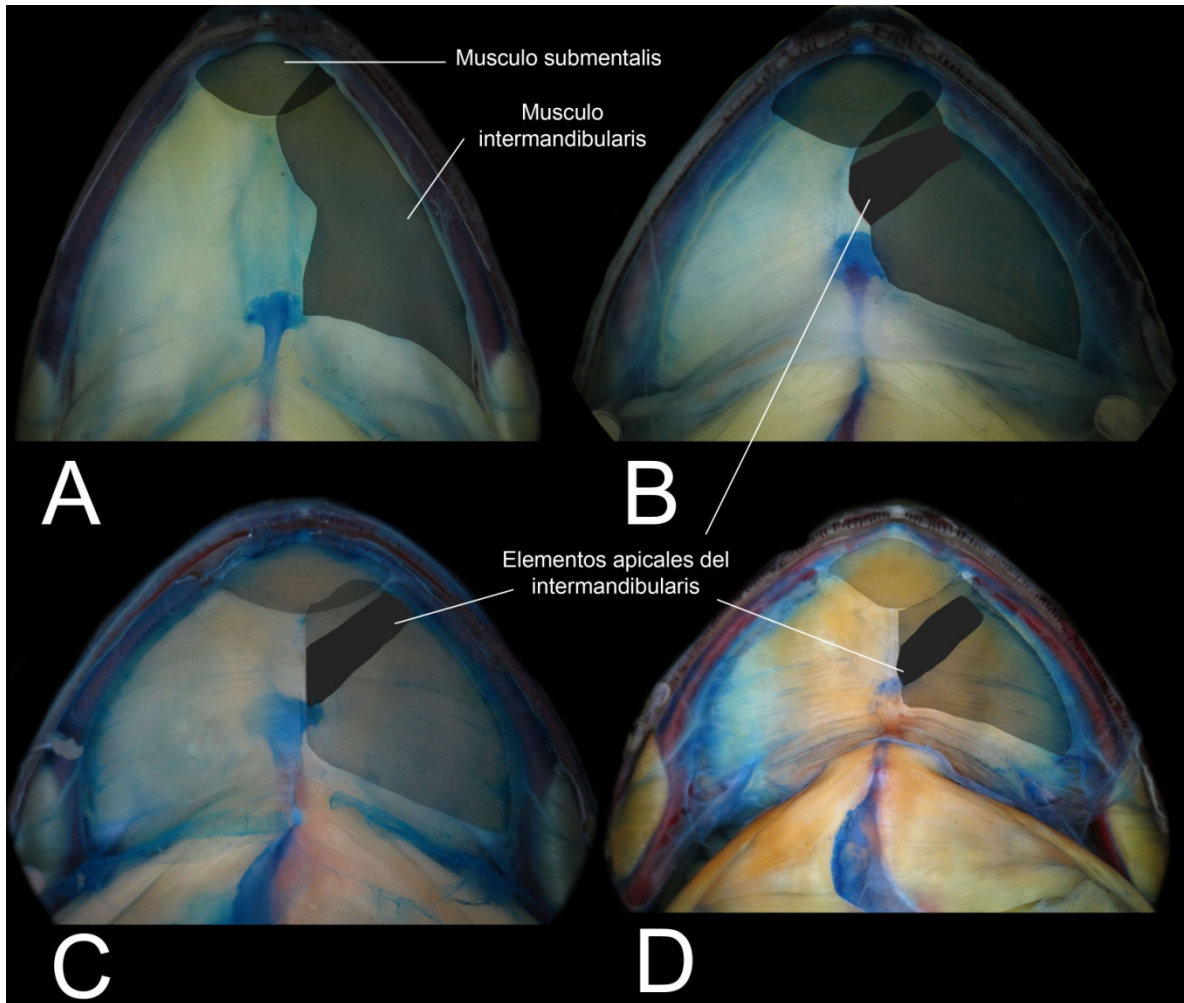


Figura 28. Elementos suplementarios apicales del músculo intermandibularis ausentes en: (A) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577), presentes en (B) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577), presentes en (C) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577), presentes en (D) *Strabomantis zygodactylus* (ICN 16577).

cheiroplethus (ICN 16301), (C) *Strabomantis necerus* (ICN 13227), (D) *Strabomantis sulcatus* (ICN 50174).

6. Discusión: Caracteres propuestos para los grupos de especies *anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus* (*Strabomantis*)

La característica de presentar exostosis en cráneo (carácter 1) fue planteada como un carácter potencialmente informativo, sin embargo al someterlo bajo consideración de las pruebas a priori de homología se encuentra que es de momento imposible polarizarlo, dado que ambas condiciones están presentes en el grupo ajeno (falla la prueba estricta). La condición ausente (0), fue encontrada en las especies del grupo *anomalus* y *bufoniformis*, así como también en otros *Terrarana* como por ejemplo, especies de los grupos *cerasinus*, *dolops*, *loustes* etc. Igualmente la condición presente (1), encontrada en las especies del grupo *sulcatus* también se presenta en los grupos *curtipes* y *bellona*, sin embargo es importante resaltar que los procesos de osificación encontrados en las especies de estos grupos son diferentes a los observados en el grupo *sulcatus*, principalmente en lo referente a los huesos involucrados. Conociendo esto, se considera que este carácter como está planteado de momento no es informativo, pues como ya se menciono en el planteamiento del carácter, existe un amplio espectro de formas, niveles de expresión y huesos involucrados que estaría evidenciando una posible mal interpretación del proceso, como por ejemplo estar antes más de un único carácter. No obstante, se demuestra que la única condición que de momento justifica diferenciar el grupo *bufoniformis* (presencia de rebordes óseos en frontoparietales) del grupo *anomalus*, no es soportada, pues se encontró que esta característica también está presente en representantes del grupo *anomalus*, es decir de momento no es posible diferenciar estos grupos de especies

En cuanto al número de proyecciones posteriores en el pars palatino de premaxila (carácter 2), se encontró que es imposible de momento establecer la polaridad, pues la condición de presentar una proyección (0) encontrada en las especies de los grupos *anomalus*, *bufoniformis* y *sulcatus* fue encontrada en otras especies como *Pristimantis insignitus* (ICN 13164), *P. affinis* (ICN 14092) y *P. cristinae* (ICN 739). En términos generales para este carácter se encontró que al igual que el carácter anterior, existe un amplio rango en las formas de expresión observadas, entre las cuales incluyen no solo número de proyecciones posteriores, sino también la forma que presenta las proyecciones en su parte distal. Por ejemplo en *P. thectopternus* (ICN 21644) y *P. medemi* (ICN 9168), se observan dos proyecciones posteriores, las cuales a su vez presentan una parte distal aguda, otro caso es lo observado en *P. buckleyi* (ICN 24374), *P. unistrigatus* (ICN 47863) e *Hypodactylus mantipus* (ICN 9168), en donde también se presentan dos proyecciones posteriores, más sin embargo la parte distal de las

proyecciones laterales son rectas. En conclusión, de momento y como está planteado es imposible establecer una hipótesis de polaridad no ambigua para los diferentes estados de expresión que presenta este carácter (falla prueba estricta).

En el carácter 3, al revisar las dos condiciones para este, se encontró que al igual que los caracteres anteriores, los dos estados se encuentran en el grupo *sulcatus* fue ampliamente expresada, apareciendo en especies como *Niceforonia (nana, adenobrachia)*, *Hypodactylus (brunneus, mantipus)*, *Pristimantis (unistrigatus y buckleyi, ICN 24377)*. Mientras que la condición (1) también apareció en una especie del grupo *Hypodactylus dolops (babax)*. Adicionalmente se encontró al revisar en algunas especies (*dolops*), fue dificultoso delimitar lo observado dentro de las condiciones propuestas. A partir de esto, se concluye que el carácter como está planteado no es informativo, dado que no se puede establecer una hipótesis de polaridad dado que sus estados son encontrados en el grupo ajeno (falla prueba estricta). En cuanto a lo encontrado para el carácter 4, se demuestra que los estados registrados en el grupo de interés son también encontrados en el grupo ajeno (*Hypodactylus latens*), es decir, de momento y como está planteado es imposible establecer una hipótesis de polarización sin ambigüedad para este carácter (falla prueba estricta). Adicionalmente, Lynch (1997) plantea que el grupo *nigrovittatus* es el grupo hermano del grupo *sulcatus*, basándose en la condición bicapitada del cuadratojugal, sin embargo aquí se encontró que dentro de este carácter, al igual que el carácter 1 y 2 se presenta un amplio espectro de formas y niveles de expresión que impiden de momento trabajar este carácter de forma dicotómica. Es decir, se concluye que es necesario replantear el carácter, considerando que además de los estados conocidos (cuadratojugal bicapitado y cuadratojugal expandiéndose sobre porción dorsal de maxila), se presentan al menos dos estados adicionales, porción del cuadratojugal expandiéndose sobre porción lingual de maxila como en *Pristimantis insignitus* (ICN 13164) y cuadratojugal articulando con maxila sin distinción entre porción dorsal y lingual como en *Pristimantis affinis* (ICN 14092).

En cuanto al carácter 5 (presencia de lámina ótica sobre la región supratimpánica), se encontró que la condición (1) es aquí planteada como derivada, soportando la hipótesis de Lynch (1997) en donde se postula que *S. ruizi* y *S. necopinus* son especies hermanas. Al igual que el carácter anterior, en el carácter 6, el estado catalogado como articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila (1) es hipotetizado como derivado, soportando la relación entre *S. ingeri* y *S. cadenai*. En el carácter 7 se encontró que ambos estados presentes en el grupo propio son encontrados también en el grupo ajeno, pues el estado (0) encontrado en las especies del grupo *sulcatus* apareció en especies del género *Craugastor* (grupo *fitzingeri*), como también en *Hypodactylus brunneus*. Situación similar se encontró con la condición (1), reportada para las especies del grupo *anomalus* (excepto *cheiroplethus*) y *buforniformis* que es encontrada en especies de otros géneros como *Pristimantis (unistrigatus)* y *Niceforonia (adenobrachia y nana)*. Es por esto que de momento es imposible establecer una hipótesis de polaridad sin ambigüedad para el carácter planteado (falla prueba estricta) y por ellos esté es identificado como carácter no informativo. Para el carácter 8 al igual que para los caracteres 5 y 6 se encontró que solo la condición (0) es encontrada en el grupo ajeno,

por lo cual la condición (1) registrada en las especies del grupo *sulcatus* es considerada como derivada. En el carácter 9 se encontró que la condición encontrada en una especie del grupo propio (*S. zygodactylus*) aparece en el grupo ajeno, por lo cual se plantea que la condición 1 es un estado derivado que permite relacionar un clado dentro del actual género *Strabomantis*, el cual está formado por todas las especies (excepto *S. zygodactylus*).

Al evaluar la condición dividida o única del músculo palmaris longus (carácter 10) en las especies del grupo ajeno, se encontró que este presenta igualmente las condiciones encontradas en el grupo propio (*Strabomantis*). Por lo cual y de momento aunque la condición encontrada en el grupo propio (músculo palmaris longus único en su parte distal) esta pobremente expresada en el grupo ajeno (*Hypodactylus latens*, *H. mantipus*, *H. babax*, *H. dolops* y *Craugastor opimus*) en comparación con la condición dividida (*Craugastor longirostris*, *C. fitzingeri*, *Pristimantis unistrigatus*, *P. viridicans*, *Niceforonia nana*), es imposible establecer una hipótesis de polaridad no ambigua (falla prueba estricta). En los estados propuestos para el carácter 11, se encuentra que solo un estado se presenta en el grupo ajeno (músculo lumbricalis longus digitii IV bien desarrollado al nivel del metacarpo IV, envolviendo ventralmente el tendón superficiales pro digitii IV), por lo cual se puede proponer una hipótesis de polarización en donde el estado (0) es derivado y agrupa todas las especies del grupo *sulcatus* (excepto *ingeri* y *cadennai*).

Al revisar las condiciones propuestas para el carácter 12 en las especies del grupo ajeno, se evidencia que ambas condiciones están presentes. Pues la condición de presentar músculos interfalangeales muy desarrollados encontrada en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis* también fue registrada en *H. babax*, *H. dolops*, *P. unistrigatus*, *C. opimus* y *P. viridicans*. Mientras que la condición de unos músculos interfalangeales pobremente desarrollados encontrada en las especies del grupo *sulcatus*, fue también registrada en *H. mantipus*, *H. latens*, *Oreobates quixensis* y *N. nana*. A partir de esto se encuentra que de momento no es posible establecer una hipótesis de polaridad para los estados propuestos en el carácter 12 (falla prueba estricta). Los caracteres 13, 14, 15 dan la misma información, pues solo se presentan en *Strabomantis zygodactylus* y como tal de momento no son informativos para establecer hipótesis de parentesco dentro de *Strabomantis*. En el carácter 16, se encuentra que ambos estados encontrados en el grupo propio, fueron encontrados en el grupo ajeno. El estado (0), encontrado en las especies del grupo *anomalus*, *bufoniformis* (excepto *necerus*) fue ampliamente expresado en especies de otros géneros *Pristimantis* (*unistrigatus*, *viridicans*), *Hypodactylus* (*brunneus*, *mantipus*, *latens*), *Craugastor opimus* y *Niceforonia* (*adenobrachia*, *nana*), mientras que la condición (1) encontrada en las especies del grupo *sulcatus* y *necerus* solo fue encontrada en las especies del grupo *dolops*, por lo cual de momento para este carácter no se puede establecer una hipótesis de polaridad no ambigua (falla prueba estricta). Para el carácter 17, se encontró que ambos estados registrados para el grupo propio (*Strabomantis*) son encontrados en el grupo ajeno,

aunque en menos expresión el estado (1) solo fue encontrado en dos especies pertenecientes al género *Hypodactylus* (*dolops* y *babax*) (falla prueba estricta).

7. Conclusiones

Dentro del grupo propio (género *Strabomantis*), se encontró que los grupos *anomalus* y *bufoniformis* son indistintos morfológicamente, pues aunque en un inicio Lynch y Myers (1983) y posteriormente Lynch y Duellman (1997) reconociendo su estrecha relación, justifican su separación en un único carácter (presencia de crestas craneales relativamente bajas en las especies del grupo *bufoniformis*), aquí se demostró que los rebordes en frontoparietales distan mucho de los procesos involucrados en exostosis sensu Trueb (1973), además algunos representantes del grupo *anomalus* presentan también estos rebordes, aunque en menos desarrollo (*cheirolethus*, *zygodactylus*). Se encontró también que para el carácter crestas craneales en Terrarana existe un amplio espectro de formas, niveles de expresión y huesos involucrados que de momento hacen difícil su cuantificación (ver comentarios carácter 1), no obstante considerando que ninguna especie de los grupos *anomalus* y *bufoniformis* presenta procesos de exostosis sensu Trueb (1973) y que en ambos grupos está presente en diferentes grados de desarrollo los borde laterales de frontoparietales, de momento es injustificada la separación de estos grupos y por ello se recomienda que el grupo *anomalus* sea abandonado y sus especies sean incluidas en el grupo *bufoniformis*.

En cuanto al grupo de especies *sulcatus*, se encontró que este grupo es soportado por un carácter osteológico, relación en longitud entre los dedos manuales III y V (carácter 8), condición que de momento y dentro de lo evaluado en este trabajo, es únicamente compartida con *Strabomantis biporcatus* (grupo *biporcatus*). Myers y Lynch (1997) y Lynch (1997) reportan que siete especies Andinas del grupo *sulcatus* (*cadenai*, *cerastes*, *cornutus*, *helonotus*, *ingeri*, *necopinus* y *ruizi*) tienen la parte distal de cuadratojugal bicapitada, tal que este hueso se extiende en la superficie dorsal y lingual de la maxila, condición postulada como sinapomorfía por los autores (carácter 4). Dentro de esa propuesta, *Strabomantis laticorpus* y *S. sulcatus* presentan solo la porción dorsal del cuadratojugal expandida sobre la superficie dorsal de la máxima, condición ampliamente expresada en otras especies de *Eleutherodactylus* sensu lato y considerada como plesiomórfica. No obstante, en esta revisión se encontró que la condición encontrada en las especies Andinas del grupo *sulcatus* aparece también en *Hypodactylus latens* como lo menciono Lynch (1997), mientras que en *H. mantipus* y *Niceforonia nana* se presenta una condición intermedia entre los dos estados, por lo cual el estado de carácter no sería exclusivo para las especies del grupo *sulcatus*, adicional a que es posible que se presente al menos un estado adicional para este carácter (ver comentarios carácter 4).

Lynch (1997) en la revisión del grupo *sulcatus*, propone que *S. ingeri* y *S. cadenai* son especies hermanas basado en una “mejilla ósea”, característica que fue soportada en este análisis, carácter 6 (articulación entre el escamosal y el pars fasciales de maxila). En adición el autor menciona que estas especies presentan distribuciones disyuntas, Cordillera Occidental para *S. cadenai* y Cordillera Oriental para *S. ingeri*, planteando con esto una diversificación que pudo haber antecedido la orogénesis de los Andes, no obstante en esta revisión se encontró que *S. ingeri* también está presente en la Cordillera Central (ICN 37594), por lo cual la ausencia es debida a falta de muestreos. Otro resultado soportado es la hipótesis de parentesco entre *S. ruizi* y *S. necopinus*, pues ambas especies presentan una lámina ótica sobre la región supratimpánica (carácter 5).

En términos generales para el género *Strabomantis* de momento y como fue establecido por Hedges et al (2008), no se encontró algún carácter morfológico que permita su reconocimiento, sin embargo se encontró caracteres que permiten el reconocimiento de cuatro clados dentro de este (Anexo 1). El estado (1) del carácter 8 permite el reconocimiento de un clado conformado por el grupo de especies *sulcatus* más *biporcatus*, adicionalmente dentro de este clado el estado (1) del carácter 5 permite agrupar *ruizi* y *necopinus*, y el estado (1) del carácter 6 permite agrupar *ingeri* y *cadenai*, El cuarto gran clado formado dentro del género *Strabomantis*, es soportado por el estado 1 del carácter 9, el cual plantea que todas las especies que conforman el actual género *Strabomantis* a excepción de *S. zygodactylus* están relacionadas.

Teniendo en cuenta que el carácter 9 (1) demuestra el reconocimiento de un gran clado dentro del género *Strabomantis* (excepto *S. zygodactylus*), se plantea que el carácter 17 (1) es congruente con este y la razón por la cual es imposible de momento establecer una hipótesis de polarización no ambigua para el carácter 17 es debido a que el género *Strabomantis* sensu Hedges et al (2008) incluye especies que no corresponden al género y que a su vez este es parafilético con respecto al género *Hypodactylus*; lo cual explicaría la aparición del carácter 17(1) en dos especies del actual género *Hypodactylus* (*babax* y *dolops*). Esta afirmación es soportada por dos caracteres; el carácter 15, presente únicamente en *S. zygodactylus* y en todos los representantes de los géneros *Craugastor* y *Oreobates* evaluados, indicaría que posiblemente ésta especie no corresponde al género *Strabomantis* y que quizás este más relacionada con el género *Craugastor*, dado que la especie revisada del género *Oreobates* (*quixensis*) presenta un sesamoide adicional en la aponeurosis palmaris, el cual no esta presente en *S. zygodactylus* ni en ninguna de las especies revisadas del género *Craugastor* (*Craugastor fitzingeri*, *C. fleischmanni*, *C. longirostris*, *C. opimus*, *C. raniformis*). Adicionalmente dentro del grupo ajeno evaluado, solo cuatro especies (*H. babax*, *H. dolops*, *H. latens* y *Niceforonia nana*) comparten con el grupo propio el carecer de los tres sesemoides encontrados en *S. zygodactylus* (Anexo 1), sin embargo solamente *H. babax* y *H. dolops* presentan el carácter 17, por lo cual se considera que estas especies están más relacionadas con las especies que conforman el género *Strabomantis* y no con las especies del actual género *Hypodactylus*. Igualmente la carencia de los tres sesamoides en *H. latens* y *N. nana*, compartida con las especies del género *Strabomantis* podría estar indicando una posible relación, principalmente en el caso de *H. latens* como lo planteo Lynch (1997), sin

embargo se carece de pruebas directas de momento y por ello se hace necesario evaluar el estatus del género *Hypodactylus* y *Niceforonia* sensu Hedges et al (2008).

A partir de esto, se demuestra que el carácter 17 (1) es una sinapomorfía del género *Strabomantis* y por ello se propone que las especies del grupo dolops (*Hypodactylus babax* e *Hypodactylus dolops*) sean movidas del género *Hypodactylus* al género *Strabomantis* y que las especies que conforman el grupo sulcatus y biporcatus, definido por el carácter 8, sean reconocidas dentro de *Strabomantis* como el clado biporcatus.

8. Anexo 1: Matriz de caracteres morfológicos empleada en el estudio del género *Strabomantis*.

Especies/Caracteres	Osteología Craneal						Osteología Postcraneal			Musculatura Manual			Musculatura Pedial			Musculatura submandibular	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Craugastor longirostris</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Craugastor raniformis</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Craugastor fitzingeri</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Craugastor opimus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Pristimantis unistrigatus</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Pristimantis viridicans</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
<i>Hypodactylus babax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Hypodactylus mantipus</i>	0	1	0	0/1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Hypodactylus dolops</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Hypodactylus latens</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Hypodactylus brunneus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0
<i>Oreobates quixensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>Niceforonia adenobrachia</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	?	?	0	0	0
<i>Niceforonia nana</i>	0	1	0	0/1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Noblella myrmecoides</i>	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	1	0	?	0
<i>Eleutherodactylus jonstonei</i>	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	1	0	?	0
<i>Diasporus gularis</i>	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	1	0	?	0
<i>Diasporus tinker</i>	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	1	0	?	0
<i>Geobatrachus walkeri</i>	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	?	?	1	1	0	?	0
<i>Strabomantis anomalus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>Strabomantis anatipes</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>Strabomantis zygodactylus</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Strabomantis cheiroplethus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1

9. Anexo 2: Especímenes revisados en la evaluación del género *Strabomantis*. Especímenes encontrados en el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia (ICN), Museo de Historia Natural La Salle, Caracas, Venezuela (MHNLS) y Museo Departamental de Ciencias Naturales Federico Carlos Lehmann Valencia, Cali, Colombia (IMCN)

CRAUGASTORIDAE. *Craugastor fitzingeri* (ICN 10764), *Craugastor fleischmanni* (IMCN 0031), *Craugastor longirostris* (ICN 10760), *Craugastor opimus* (ICN 11103). *Craugastor raniformis* (ICN 32588), *Craugastor sp. nov.* (JDL 29780).

ELEUTHERODACTYLIDAE. *Diasporus gularis* (ICN 13292, 52254), *Diasporus tinker* (ICN 52349). *Eleutherodactylus jonstonei* (ICN 40380, 4150, 41751).

STRABOMANTIDAE. *Geobatrachus walkeri* (ICN 3358, 3367, 20347), *Hypodactylus babax* (ICN 20173, 29346, 41289). *Hypodactylus brunneus* (ICN 12234, 12235, 12238, 12241). *Hypodactylus dolops* (ICN 23653, 23803, 23809, 24452). *Hypodactylus latens* (TAS 178, 202). *Hypodactylus mantipus* (ICN 33348, 33351). *Niceforonia adenobrachia* (ICN 787, 1861). *Niceforonia nana* (ICN 5951). *Noblella myrmecoides* (ICN 50689, 50690). *Oreobates quixensis* (ICN 3401, 3506, 36399). *Pristimantis latidiscus* (ICN 42818), *Pristimantis unistrigatus* (ICN 26617, 47818), *Pristimantis viridicans* (ICN 4780, 25808, 52928). *Strabomantis anatipes* (ICN 32702, 32704), *Strabomantis anomalus* (ICN 13208, 13197, 27483, 27486, 41259, 41260), *Strabomantis biporcatus* (MHNLS 3077), *Strabomantis bufoniformis* (ICN 9316), *Strabomantis cerastes* (ICN 16601, 19208), *Strabomantis cheiroplethus* (ICN 18018, 16300, 16301, 16306, 18028), *Strabomantis cadenai* (ICN 13731), *Strabomantis cornutus* (ICN 24240, 24241), *Strabomantis ingeri* (ICN 6170, 6171, 13570), *Strabomantis laticorpus* (MR 1661), *Strabomantis necerus* (ICN 13227), *Strabomantis necopinus* (ICN 37575, 37581, 37598, 37612), *Strabomantis ruizi* (ICN 21566, 32284), *Strabomantis sulcatus* (ICN 50174, 50175), *Strabomantis zygodactylus* (ICN 13153, 16577, 17003, 30503, 30505, 30507, 31842, 32559).

10. Bibliografía

- Burton, T.C., 1996. Adaptation and evolution in the hand muscles of Australo-Papuan hylid frogs (Anura: Hylidae: Pelodyadinae). *Aust. J. Zool.* 44:611-623.
- Burton, T.C., 1998. Variation in the hand and superficial throat musculature of neotropical Leptodactylid frogs. *Herpetologica* 54 (1), 53–72.
- Duellman, W. E., & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York, U.S.A.
- Fabrezi, M. 1992. El carpo de los anuros. *Alytes* 10:1–29.
- Fabrezi, M. 1993. The anuran tarsus. *Alytes* 11:47–63.
- Fabrezi, M. & Alberch, P. (1996) The carpal elements of anurans. *Herpetologica* , 52, 188–204.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C.F.B., De Sa, R.O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J.A., Blotto, B.L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M. & Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 297, 1–371.
- Grant, T. and A. G. Kluge. 2004. Transformation series as an ideographic character concept. *Cladistics* 20: 23–31.
- Guayasamin, J.M. 2004. The *Eleutherodactylus orcesi* Species Group (Anura: Leptodactylidae): comparative osteology and comments on its monophyly. *Herpetological Monographs* , 18, 142–174.
- Hedges, S.B. 1989. Evolution and biogeography of West Indian frogs of the genus *Eleutherodactylus*: slow-evolving loci and the major groups. In: Woods, C.A. (Ed.) *Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future* . Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, pp. 305–370.

- Hedges, S.B., Duellman, W.E. & Heinicke, M.P. 2008. New world direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737, 1–182.
- Heinicke, M.P., Duellman, W.E. & Hedges, S.B. 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 104, 10092–10097.
- Heinicke, M.P., Duellman, W.E., Trueb, L., Means, D.B., Macculloch, R.D. & Hedges, S.B. 2009. A new frog family (Anura: Terrarana) from South America and an expanded direct-developing clade revealed by molecular phylogeny. *Zootaxa*, 2211, 1–35
- Lynch, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications, 53, 1–238.
- Lynch, J. D. 1976. The species groups of the South American frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). *Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas*, 61: 1-24.
- Lynch, J.D. 1986. The definition of the Middle American clade of *Eleutherodactylus* based on jaw musculature. *Herpetologica*, 42, 248–258.
- Lynch J.D. 1994. Two new species of the *Eleutherodactylus conspicillatus* group (Amphibia: Leptodactylidae) from the Cordillera Oriental of Colombia *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 19(72):187-193
- Lynch, J. D. 1997. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus sulcatus* group. *Revista Academia Colombiana Ciencias* 21(80): 353 – 372.
- Lynch, J.D. 2000. The relationships of an ensemble of Guatemalan and Mexican frogs (*Eleutherodactylus*: Leptodactylidae: Amphibia). *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24, 129–156.
- Lynch, J.D. & Myers, C.W. 1983. Frogs of the *fitzingeri* group of *Eleutherodactylus* in eastern Panama and Chocoan South America (Leptodactylidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 175, 481–572.
- Lynch, J.D. & Duellman, W.E. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* in western Ecuador. *University of Kansas Special Publication*, 23, 1–236.

- Myers, C. W. & J. D. Lynch. 1997. *Eleutherodactylus laticorpus*, a peculiar new frog from the Cerro Tacarcuna area, Panamanian-Colombian frontier. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 3196, 12 p.
- Patterson, C., 1982. Morphological characters and homology. En: K. A. Joysey y A. E. Friday (Eds.), *Problems of phylogenetic reconstruction*. London y Nueva York: Academic Press.
- Pyron, R.A. & Wiens, J.J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2,800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61, 543–583.
- Rieppel, O. & M. Kearney. 2002. Similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*. 75: 59-82.
- Savage, J.M. 1987. Systematics and distribution of the Mexican and Central American rainfrogs of the *Eleutherodactylus gollmeri* group (Amphibia: Leptodactylidae). *Fieldiana: Zoology*, 33, 1–57.
- Savage, J.M. & Myers, C.W. 2002. Frogs of the *Eleutherodactylus biporcatus* group (Leptodactylidae) of Central America and Northern South America, including rediscovered, resurrected, and new taxa. *American Museum Novitates*, 3357, 1–48.
- Shubin, N. & Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach on the origin and basic organization of the tetrapod limb. In: Hecht, M., Wallace, B., & Prance, G. (Eds.), *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York, New York, USA, 319–387.
- Springer, G. V. & D. Johnson. 2000. Use and Advantages of Ethanol Solution of Alizarin Red S Dye for Staining Bone in Fishes. *Copeia*, Vol. 2000, No. 1, pp. 300-301.
- Taylor, W. R., & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybio* 9:107–119.
- Trueb, L. 1973. Bones, frogs, and evolution. Pp. 79–108. In J. L. Vial (Ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans*. University of Missouri Press, Columbia, U.S.A.
- Tyler, M. J. 1971. The phylogenetic significance of vocal sac structure in hylid frogs. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 19:319-360.