

LA LARVA DE *RHINODERMA DARWINII* D. & B. (ANURA: RHINODERMATIDAE)

por

E. O. LAVILLA*

SUMMARY

Tadpole of *Rhinoderma darwinii* D & B. (Anura: Rhinodermatidae).- Available descriptions of *Rhinoderma darwinii* tadpoles are not reliable (except for those by Jorquera et. al., 1972 and Formas et al., 1975) because until 1975 two taxa (*Rhinoderma darwinii* and *R. rufum*), with different developmental patterns and anatomical differences at larval level, were confused under the first name. A morphological and chondrological analysis of *R. darwinii* tadpoles was considered of interest.

INTRODUCCION

El género *Rhinoderma*, con un conjunto de caracteres morfológicos únicos entre los Bufonoidea (= Hyloidea, sensu Dubois 1984) neotropicales, tiene relaciones filogenéticas inciertas (ver discusión en Lynch, 1971), lo que ha justificado su inclusión en una familia particular (*inter alia* Bonaparte 1850, en Dubois 1984; Gunther 1859; Dowling y Duellman 1978; Frost 1985; Laurent 1979, 1986; Lynch, 1971; Duellman y Trueb, 1976).

Su modo de desarrollo, único entre los anuros conocidos, llamó la atención desde hace tiempo, y existe un discreto número de trabajos sobre la neomelia de este grupo, aunque durante mucho se confundieron bajo el nombre de *R. darwinii* dos especies subcrípticas, la nominal y *R. rufum*, con modos de desarrollo diferentes (desarrollo completo en el saco gular del macho, sin etapa larval libre en *R. darwinii*, contra desarrollo parcial en el saco vocal del macho y etapa larval libre en *R. rufum*) y diferencias morfológicas notables, lo que ha tornado caótica la identificación de las larvas de cada

taxa en base a las descripciones existentes.

Los únicos datos sobre la larva de la especie que nos ocupa que no dejan duda sobre el taxon que tratan son la tabla de desarrollo de Jorquera et. al. (1972) y la breve caracterización dada por Formas et. al. (1975), por lo que se creyó conveniente efectuar una redescrición exhaustiva a nivel de morfología externa, realizando además la descripción del condrocraqueo y esqueleto visceral.

Es pertinente aclarar que se conserva la grafía original del nombre específico, *R. darwinii*, dado que Duméril y Bibron, como era la usanza de la época, latinizaron Darwin a Darwinius, lo que da el genitivo *darwinii*, y no lo trataron como nombre moderno, que daría *darwinii* (como se lo ve escrito con frecuencia). Este hecho se encuadra en las provisiones de los artículos 32 a (iii) y 33 d del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1985).

MATERIAL Y METODOS:

Los acrónimos indican: *KU*: Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence, Kansas, Estados Unidos de Norteamérica, y *FML*: Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.

*PRHERP - CONICET, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

KU 161575-77. Mehuín, Valdivia, Chile. 10 ej.

Empleados en análisis morfométrico y morfológico.

FML RO352, Cabrerías, Angol, Chile. 48 ej.

Empleados en caracterización morfológica y descripción de condrocraqueo y esqueleto visceral.

Morfología externa: las descripciones se realizaron siguiendo las pautas establecidas en Lavilla (1983a; b), en base a ejemplares que se encontraban en estadios comparables a 31 a 35 de la Tabla de Gosner (1960). Las abreviaturas empleadas a lo largo del texto indican:

LT = longitud total; LCU = longitud del cuerpo; LCO = longitud cola; AM = ancho máximo del cuerpo; AO = ancho del cuerpo a nivel de los ojos; AON = ancho del cuerpo a nivel de los orificios nasales; HM = altura máxima del cuerpo; HMU = altura de la musculatura caudal en la unión cola-cuerpo; HA = altura aletas caudales en el punto de máxima divergencia; FN = distancia frontonasal; NO = distancia naso-ocular; IN = distancia intranasal; IO = distancia intraocular; EN = distancia extranasal; EO = distancia extraocular; ϕO = diámetro del ojo; ϕON = diámetro orificio nasal; DO = ancho del disco oral; CR = ancho del claro rostral.

Anatomía de condrocraqueo y esqueleto visceral: la preparación de esqueletos se realizó siguiendo el método de diafanización y tinción con Azul de Alcian y Rojo de Alizarina (Wassersug 1976), y en las descripciones se siguieron las caracterizaciones de Sedra (1951), Stephenson (1951), De Jongh (1968), Jacobson (1968), Plasota (1974), Sokol (1975; 1977; 1981) y Wassersug y Hoff (1982).

Rhinoderma darwinii, larva.

MORFOLOGIA EXTERNA

Larvas en desarrollo en el saco gular de machos (fig. 1), fuera de las membranas del huevo. Pequeñas (LT = 13,0 - 14,3 mm; n = 6 ej.), de cuerpo deprimido, correspondiendo al 46 - 49% (\bar{x} = 48%) de LT y elíptico en vista dorsal. Ancho máximo ubicado en el tercio medio, no coincidente con AO. Hocico redondeado en vistas dorsal y lateral, aunque se pueden encontrar algunos ejemplares con hocico levemente truncado en vista lateral (esto último se

atribuye a artefactos de fijación). El perfil ventral de las regiones gular y branquial es plano convexo (fig. 2), en tanto que el de la región abdominal es convexo; no existen surcos evidentes que limiten las diferentes regiones del cuerpo ventralmente.

Las estructuras bucales se encuentran en regresión (fig. 3). El disco oral es de posición subterminal ventral y es invisible dorsalmente; es pequeño, no está modificado como ventosa y presenta margen intraangular y festoneado. Algunos índices que pueden ser discriminantes:

$$DO/AM: 0,22 - 0,27; \bar{x} = 0,25.$$

$$DO/AO: 0,28 - 0,33; \bar{x} = 0,32.$$

$$DO/AON: 0,49 - 0,59; \bar{x} = 0,55.$$

Las papilas orales marginales están relativamente bien desarrolladas, son simples y se distribuyen en hilera única en toda su extensión, aunque dejan un claro rostral equivalente al 46 - 66% ($x = 57\%$) de DO. Las papilas orales intramarginales y extramarginales están ausentes.

El pico córneo superior (suprarrostródonte) es vestigial, mientras que el pico córneo inferior (infrarrostródonte) no está pigmentado y aparentemente no está queratinizado, y presenta margen libre cóncavo y carece de aserraduras evidentes.

Los dentículos córneos (queratodontes) están ausentes, aunque en la región infraangular del disco oral se observan protuberancias que corresponden a las áreas de inserción de dentículos, en lo que equivaldría a fórmulas $O/(2 - 2) 1$ o $O/(1 - 1) 2$, con la hilera distal muy reducida en ambos casos.

Los orificios nasales son circulares, rebordados y carecen de proyecciones e inflexiones. Están ubicados en posición casi vertical, desplazados hacia atrás (FN/NO: 1, 38 - 2,05; $x = 1,72$) y lateralmente (EN/AON: 0,73 - 0,90; $x = 0,81$), con los márgenes a nivel de la superficie general del cuerpo. La pigmentación periférica es similar a la restante. Los orificios nasales son visibles dorsal, lateral y anteriormente, en tanto que el pasaje nasal es invisible.

Los ojos son grandes ($\phi O \times 100/AO$: 28 - 32; $x = 30$), están ubicados lateralmente (EO/AO: 0,86 - 0,95; $x = 0,90$) y carecen de caracteres distintivos; la línea orbitonasal y la mancha pineal son invisibles externamente.

En etapas equivalentes a los estados 31 -



Fig. 1.— Macho de *Rhinoderma darwini* con saco gular disecado, mostrando la disposición de las larvas en su interior. (Dibujado del natural).

35 de la Tabla de Gosner (1960) no existen manifestaciones externas de tubo o abertura espiracular, aunque en ejemplares donde los miembros anteriores están próximos a emerger se observa un área de histólisis a la izquierda de la región branquial.

El tubo proctodeal (fig. 4) está notablemente desarrollado, con la región media más ancha que su base y su extremo; se origina en la región posterior media del abdomen, y abre en la misma dirección; la abertura proctodeal es terminal y se mantiene plegada en reposo. La pared dorsal del tubo está fusionada a la aleta caudal.

La cola es levemente más larga que el cuerpo (LCO/LT: 0,51 - 0,54; $x = 0,52$), y las aletas son más bajas que aquél (HA/HM: 0,59 - 0,66; $x = 0,63$). Las aletas dorsal y ventral están uniformemente curvadas, siguiendo los márgenes de la musculatura; el origen de la aleta dorsal se ubica en la unión musculatura caudal-cuerpo o está levemente desplazada sobre los primeros somitos epaxiales libres, en tanto que el origen de la aleta caudal está enmascarado por el tubo proctodeal. El eje de la cola es eutitral y la musculatura de proporciones medias (HMU/HM: 0,44 - 0,54; $x = 0,50$).

En material fijado en formol 10%, la región dorsal del cuerpo es castaño pálido, enmascarada por un gran número de cromatóforos pe-

queños y más oscuros; se aclara lateralmente y hacia el hocico, llegando a ser translúcido ventralmente; en la región ventroabdominal se pueden observar manchas grandes e irregulares que no siguen un patrón constante. El tubo proctodeal presenta manchas. La musculatura caudal es más clara que el cuerpo, tanto dorsal como lateralmente, con cromatóforos más claros y menores que los presentes en el cuerpo. Las aletas dorsal y ventral son translúcidas, con escasas puntuaciones.

CONDROCRANEO Y ESQUELETO VISCERAL

El cartílago suprarrostral (fig. 9) presenta cuerpo único y débilmente condricado, con una constricción medial, resultado de la presencia de una gran escotadura medio-dorsal y otra menor, medioventral. Las alas, mejor condricadas que el cuerpo, están unidas a éste por una comisura cartilaginosa; llevan un proceso dorsal posterior relativamente largo, con extremo romo, mientras que el proceso ventral posterior está ausente. Cuerpo y alas están ubicados en posición oblicua con respecto al plano horizontal (fig. 7), y se unen a los cuernos trabeculares de manera sindesmótica.

Los cuernos trabeculares (figs. 5; 6 y 7) son delgados, de extremo anterior subrectilíneo y corresponden a aproximadamente 1/5 de la longitud total del condrocráneo. El proceso lateral está poco desarrollado, en tanto que la lámina cartilaginosa y el proceso prenasal están ausentes.

La placa etmoidal está reducida, y el septo y techo nasal están ausentes. La lámina orbitonasal es una estructura bien condricada que presenta su borde superior libre por la mencionada ausencia del techo nasal.

Los cartílagos orbitales, bien condricados, llevan los forámenes óptico y oculomotor de aproximadamente el mismo tamaño. Estos cartílagos no se fusionan dorsalmente a las cápsulas óticas, y como consecuencia de ello los forámenes proóticos están abiertos dorsalmente. No existe tenia tecti marginalis ni tenia tecti transversa, así como tampoco se observan esbozos de osificación de los frontoparietales.

En el piso de la cavidad craneal no se puede establecer claramente el límite entre las regiones trabecular y paracordal, dado que la fe-

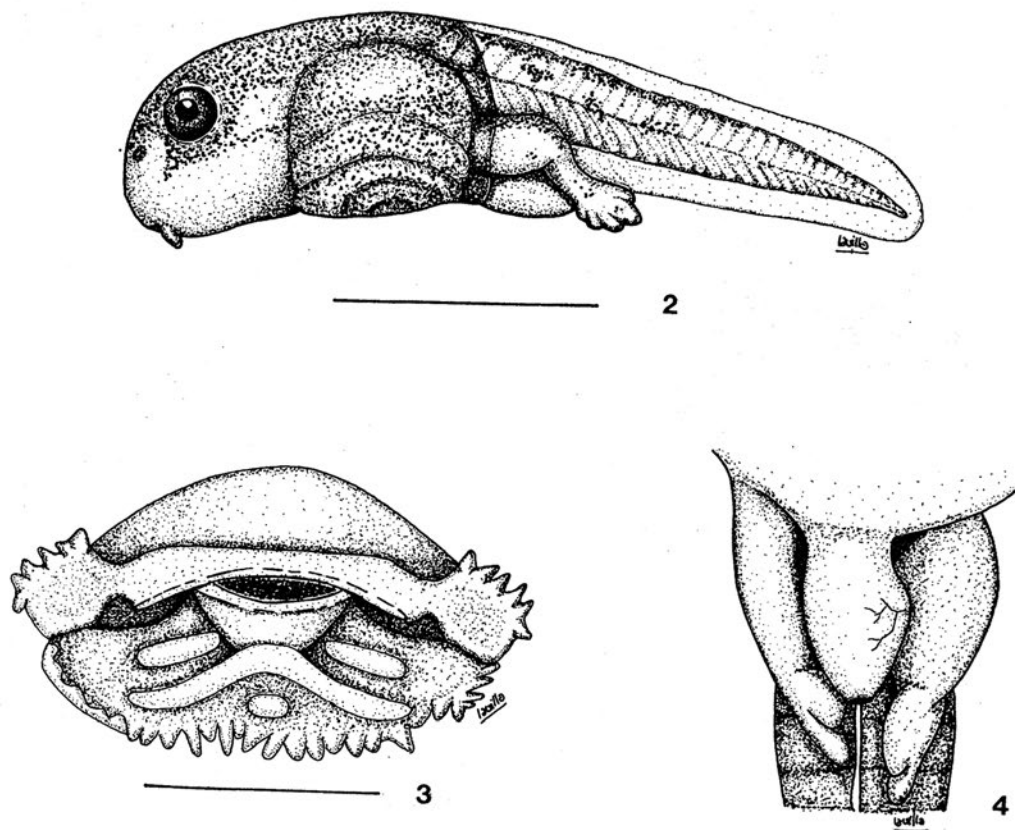


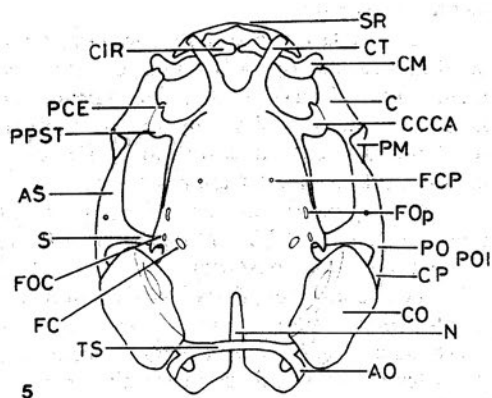
Fig. 2.— Aspecto general, larva de *R. darwiniii*, estado 35 de Gosner (1960). Escala = 5 mm; 3: disco oral larva *R. darwiniii*, estado 35 de Gosner (1960). Escala = 1 mm; 4: detalle del tubo proctodeal, larva de *R. darwiniii*. Estado 35 de Gosner (1960).

nestra basicraneal está ocluída. Los forámenes carotídeos, proporcionalmente grandes, están ubicados a la altura de los forámenes oculomotores, y los forámenes craneopalatinos, más pequeños, están en posición más anterior. No se observan esbozos de osificación del paraesfenoides. La notocorda penetra hasta aproximadamente 1/4 de la longitud del piso.

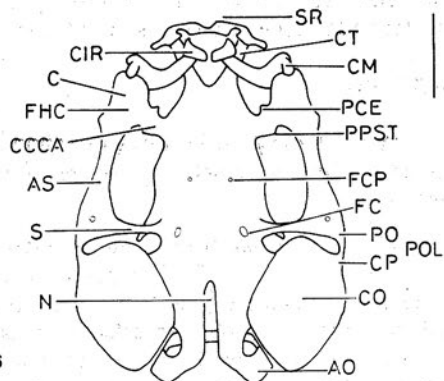
En la región postótica la fosa condiloidea está ausente. El arco occipital es delgado y no está en contacto directo con las cápsulas óticas, sino que se relaciona con ellas por medio de la porción paracordal del piso de la cavidad craneal, ventralmente, y por medio del techo sinótico dorsalmente. Los forámenes yugulares no están definidos, siendo representados por el

amplio espacio que queda entre el arco occipital y las cápsulas óticas a cada lado. Los cóndilos occipitales son vestigiales y están representados por un par de protuberancias pequeñas, no osificadas, una a cada lado del hiato de la notocorda.

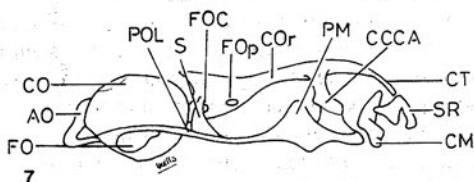
Las cápsulas óticas son oblongas, con una depresión notable en la pared interna. Ocupan alrededor de 1/3 de la longitud total del condrocráneo. La fenestra oval es grande (ocupa más de la mitad de la longitud de la cápsula), y el opérculo está representado por áreas de condricación difusa. La cresta parótica es delgada, corta, y está sincondróticamente unida al también corto proceso ótico del suspensorio, formando entre ambos el proceso ótico larval,



5



6



7

Fig. 5.— Condrocraqueo de larva de *R. darwini* (vista dorsal), Estado 35 de Gosner (1960). Escala = 1 mm; 6: ibid. 5 (vista ventral); 7: ibid. 5 (vista lateral).

Abreviaturas usadas: AO = Arco occipital; AS = Arco subocular; C = Cuadrado; CCCA = Comisura cuadrado-craneal anterior; CIR = Cartílago infrarrostral; CM = Cartílago de Meckel; C0 = Cápsula ótica; COr = Cartílago orbital; CP = Cresta parótica; CT = Cuerno trabecular; FC = Forámen carotídeo; FCP = Forámen craneopalatino; FHC = Fosa hiocuada; FO = Fenestra oval; FOC = Forámen oculomotor; FOp = Forámen óptico; N = Notocorda; PCE = Proceso cuadrado-etmoidal. PM = Proceso muscular del cuadrado; PO = Proceso ótico; POL = Proceso ótico larval; PPST = Proceso pseudopterigoideo; S = Suspensorio; SR = Cartílago suprarrostral; TS = Techo sinótico

en el sentido de De Beer (1937). Las paredes internas de las cápsulas están menos condricificadas que las externas, y en su mitad posterior llevan una serie de tres forámenes en línea, siendo el acústico (anterior) mayor que el perilinfático superior (de posición media), y éste mayor que el perilinfático inferior (ubicado en el ángulo posterior-interno de la cápsula). El forámen endolinfático, notablemente más pequeño que los ya mencionados, está ubicado en posición dorsal.

En el suspensorio el proceso ótico tiene posición más o menos horizontal. El proceso ascendente es delgado, está fuertemente condricificado y se fusiona a la pila antótica del cartílago orbital por arriba del margen superior del forámen oculomotor (inserción alta).

El arco subocular se presenta como una lámina delgada, más ancha y aplanada en la región posterior, donde se encuentra un número variable de fenestraciones pequeñas de función desconocida. No existe cresta lateral engrosada.

En el cuadrado el proceso muscular es pequeño, de base estrecha, bajo, triangular y con vértice romo, y está ubicado verticalmente, más atrás que la comisura cuadrado craneal anterior. Esta comisura, más fuertemente condricificada que el resto del cuadrado, lleva en su borde anterior el proceso cuadrado-etmoidal, relativamente bien desarrollado y de posición inferior, mientras que en el borde posterior lleva el proceso pseudopterigoideo, más pequeño que el anterior y de posición superior. La fosa hiocuada es poco notable, y el proceso articular, condilar, es de extremo romo y presenta una escotadura poco notable en la región media. El túnel muscular es abierto, estando limitado por el proceso muscular, la comisura cuadrado craneal anterior y la base del cuadrado, que forman un arco que lo rodea lateral y ventralmente.

Los cartílagos de Meckel (fig. 10) son delgados y contorneados, con proceso retroarticular sobresaliente y romo y proceso dorsal más delgado y laminar. Se unen a los infrarrostrales por medio de las comisuras intramandibulares, cortas y no condricificadas.

Los cartílagos infrarrostrales presentan la porción basal subcilíndrica, bien condricificada, y una proyección superior, laminar, subtriangular, como se representa en la fig. 10. La cópula in-

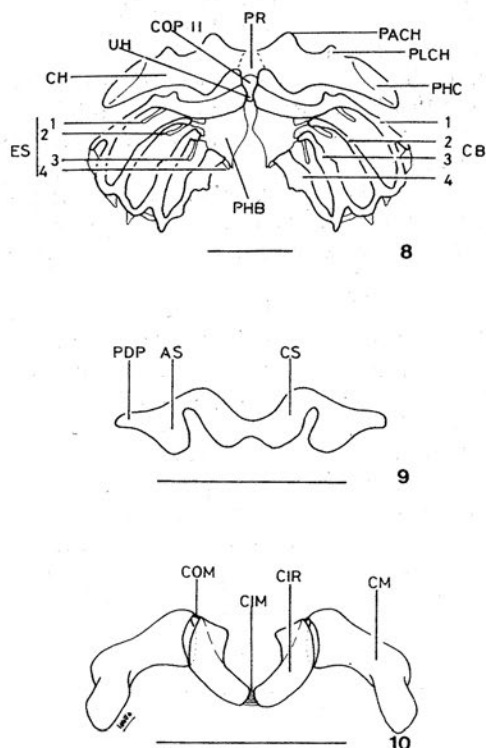


Fig. 8.— Esqueleto hiobranquial de la larva de *Rhinoderma darwinii*, estado 35 de Gosner (1960). Escala = 1 mm; (CB 1 - 4 = Ceratobranquiales 1 a 4; CH = Ceratohial; COP II = Cópula II; ES 1 - 4 = Espículas 1 a 4; PACH = Proceso anterior del ceratohial; PHB = Placa hipobranquial; PHC = Proceso hio cuadrado; PLCH = Proceso lateral del ceratohial; PR = Pars reuniens; UH = Proceso urohial). Fig. 9.— Cartilago suprarrostral de la larva de *Rh. darwinii*, estado 35 de Gosner (1960). Escala = 1 mm; (AS = Ala del suprarrostral; CS = Cuerpo del suprarrostral; PDP = Proceso dorsal posterior del ala suprarrostral). Fig. 10.— Mandíbula inferior de la larva de *Rh. darwinii*, estado 35 de Gosner (1960). Escala = 1 mm; (CIM = Cópula intramandibular; CIR = Cartilago infrarrostral; CM = Cartilago de Meckel; COM = Comisura intermandibular).

termandibular es conectiva.

En el esqueleto hiobranquial (fig. 8) los ceratohiales constituyen las estructuras mejor condricificadas. En ellos el proceso hio cuadrado es poco notable, delgado y largo, mientras que los procesos anterior y lateral están bien desarrollados, siendo triangulares, levemente más largos que anchos y de extremo ampliamente redondeado.

La pars reuniens es de cartilago diferen-

te a los ceratohiales y de contorno aproximadamente hexagonal.

La cópula I está ausente como estructura condricificada. La cópula II está algo más fuertemente condricificada y es de menor tamaño que la pars reuniens, y lleva un proceso urobraqnial notablemente desarrollado en relación a la estructura general del aparato branquial.

La cópula II está fusionada a las placas hipobranquiales, débilmente condricificadas en sus tercios medio y posterior.

Los ceratobranquiales I a IV están fuertemente condricificados, y con excepción del ceratobranquial I, que está sincondróticamente unido al tercio superior de las placas hipobranquiales, los restantes se unen a ellas por puentes de condricificación menor. No existe proceso branquial entre ceratobranquiales II y III, y las espículas I a IV son extremadamente débiles.

DISCUSION:

Antes de analizar las relaciones de las larvas de *R. darwinii* se deben tener presente dos hechos:

a - el desarrollo larval independiente del medio acuático se ha verificado repetidas veces y ha seguido diferentes estrategias en anuros, y casi no existen caracteres o estados de carácter privativos de formas con etapa larval de vida libre o exclusivos de formas sin ellas.

b - el conocimiento de la anatomía del condrocráneo y esqueleto visceral es todavía limitado, por lo que el riesgo de mal interpretar estados primitivos y derivados es constante.

En consideración con lo dicho, se presenta una caracterización provisional en la que *L* (larval) indica estados de carácter comunes a un gran número de formas con etapa larval de vida libre, y *E* (embrional) señala aquellos frecuentes en formas que carecen de etapa larval libre. En relación con condrocráneo y esqueleto visceral se han seguido, en parte, las pautas presentadas por Sokol (1975; 1981).

El mosaico de caracteres presentado por *Rhinoderma darwinii* es interesante:

- 1 - desarrollo larval fuera de las membranas del huevo (L),
- 2 - verificado en el saco vocal de los machos (carácter único).
- 3 - carecen de branquias en campana (L; la.ria-

yorfa de E; parece tratarse de una especialización del grupo Hemiphractinae - Amphignathodontinae).

- 4 - las branquias internas están reducidas (E), aunque el esqueleto hiobranquial está relativamente bien desarrollado (L).
- 5 - carecen de espiráculo (E).
- 6 - el intestino presenta una gran provisión de vitelo y no hay alimentación larval activa (E; algunos L, v. g. *Eupsophus*).
- 7 - el tubo proctodeal está bien desarrollado (L).
- 8 - la aleta caudal es de proporciones normales y no presenta expansiones para aumentar la superficie, aunque a ese nivel pueden llevarse a cabo intercambios respiratorios (L).
- 9 - el disco oral, aunque en regresión, presenta márgenes con papilas bien desarrolladas (L).
- 10 - los dentículos córneos (queratodontes) están ausentes (E) y los picos córneos (rostrodontes) se presentan débiles y no pigmentados (E), aunque los cartílagos supra e infrarostales están relativamente bien desarrollados (L).

A nivel de condrocáneo y esqueleto visceral se observa una mezcla de caracteres primitivos y derivados:

a - en el suspensorio, el proceso ascendente es de implantación alta (en la pila antótica del cartílago orbital, por arriba del foramen oculomotor), condición compartida con larvas de urodelos, discoglososideos y algunos leptodactiloides, y considerada primitiva (Sokol, 1975; 1981). El proceso ótico está fusionado a la cresta parótica, formando el "proceso ótico larval" de De Beer (1937) y es de posición aproximadamente horizontal; esta condición se considera derivada, puesto que el proceso ótico primitivo ha sido definido como una lámina o placa dirigida verticalmente, tal como se encuentra en larvas de algunos urodelos, *Alytes*, *Discoglossus* y *Scaphiopus* (Sokol 1975; 1981).

b - el arco subocular se presenta como una lámina subtriangular muy delgada, con fenestraciones pequeñas y de aspecto general débil, y estaría relacionado con la ausencia de alimentación larval activa, por lo que se considera una condición derivada. Como soporte indirecto a esta aseveración conviene señalar que existe una relación directa entre el grado de desarrollo de los músculos elevadores de las mandíbulas y el

desarrollo del arco subocular: músculos cortos y arco delgado en larvas de Tipos I y II y músculos largos y arco fuerte en larvas de Tipos III y IV (Sokol 1975).

c - la estructura del cartílago suprarrostral es conservadora (Sedra 1951; ver discusión en Sokol, 1981), a pesar de la condición vestigial de los picos córneos (vide supra). Se considera como un carácter primitivo.

d - la ausencia de tenia tecti marginalis, tenia tecti medialis y tenia tecti transversa se considera derivada (Sokol 1981).

e - el techo sinótico está presente en larvas de *R. darwinii*; esta condición es tenida por primitiva. Se ha reportado su ausencia en larvas de *Ascaphus*, algunos pelobatoideos, todos los pipoideos y los microhiloideos conocidos.

f - en el esqueleto hiobranquial los cuatro pares de ceratobranquiales están unidos a placas hipobranquiales por puentes condricificados de diferente desarrollo; esta condición ha sido considerada derivada y característica de los tipos larvales I y II (Sokol, 1975).

BIBLIOGRAFIA

- BONAPARTE, C. L., 1850. Conspectus Systematum Herpetologiae et Amphibiologiae. Lugduni Batavorum, Brill: 1 pl.
- DE BEER, G. R., 1937. The development of Vertebrate skull. Oxford Clarendon Press. XXIII + 543 + 143 pl.
- DE JONGH, H. S., 1968. Functional morphology of the jaw apparatus of larval and metamorphosing *Rana temporaria* L. Neth. Jour. Zool. 18 (1): 1 - 103.
- DOWLING, H. G. y W. E. DUELLMAN., 1979. Systematic herpetology: A synopsis of families and higher categories.- Hiss Publ. in Herpetol., 7: VII + 1. 1 - 183.3 + VIII pp.
- DUBOIS, A., 1984. La nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. Mem. Mus. Nat. Hist. nat; Paris, N. S., Ser. A, Zool. 131: 1 - 64.
- DUELLMAN, W. E. y L. TRUEB. 1986. Biology of Amphibians. Mc Graw-Hill Book Co.: XV + 670 pp.
- FORMAS, R., E. PUGIN y B. JORQUERA., 1975. La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* Philippi, 1902.- Physis, Bs. As., Secc. C. 34 (89): 147 - 157.
- FROST, D. ed., 1975. Amphibian species of the world: a taxonomic and geographic reference. Allen Press Inc. y Assoc. Syst. Coll. V + 732pp.

- GOSNER, K. L., 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae, with notes on identification.- *Herpetologica* 16: 183 - 190.
- GUNTHER, A., 1859. Catalogue of the batrachia Sahlentia in the collection of the British Museum, Taylor & Francis, London. 160 pp.
- INTERNATIONAL CODE OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE., 1985. Intl. Trust zool. Nomencl. XX + 338 pp.
- JACOBSON, C. M., 1968. The development of the chondrocranium in two species of the Australian anuran genus *Pseudophryne* Fitzinger.- *Austral. J. Zool.* 16: 1 - 15.
- JORQUERA, B., E. PUGIN y O. GOICOECHEA., 1972. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*.- *Arch. Med. Vet.* 4 (2): 1 - 15.
- LAURENT, R. F., 1979. Esquisse d'une phylogenese des Anoures.- *Bull. Soc. Zool. France*, 104: 397 - 422.
- 1986. La sous-classe Lissamphibia. En P. P. Grassé (ed) *Traité de Zoologie*, Vol XIV, fasc. I b. Ed. Masson & Cie: 594 - 797.
- LAVILLA, E. O., 1983 a. Contribución al conocimiento de los estados larvales de anuros argentinos: *Phyllomedusa pailona* Shreve. *Acta zool. lilloana* 37(1): 5 - 13.
- 1983 MS. Sistemática de larva de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae). Tesis Docotral, Fac. Cs. Nat. Univ. Nac. Tucumán, Argentina: v + 354 pp.
- LYNCH, J. D., 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactyloid frogs.- *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 53:1 - 238.
- PLASOTA, K., 1974. The development of the chondrocranium (neurocranium and mandibular and hyoid arches) in *Rana temporaria* and *Pelobates fuscus*.- *Zool. Pol.* 24 (1): 99 - 168.
- SEDRA, S. N., 1951. The metamorphosis of the jaws and their muscles in the toad *Bufo regularis* Reuss, correlated with the changes in the animal's feeding habits.- *Proc. Zool. Soc. London* 120: 405 - 449.
- SOKOL, O. M., 1975. The phylogeny of anuran larvae: a new look.- *Copeia* 1975 (1): 1 - 24.
- 1977. The free swimming *Pipa* larvae, with a review of pipid larvae and pipid phylogeny (Anura: Pipidae).- *J. Morphol.* 154 (3): 357 - 426.
- 1981. The larval chondrocranium of *Pelodytes punctatus* with a review of tadpole chondrocrania.- *J. Morphol.* 169: 161 - 183.
- STEPHENSON, N. G., 1951. On the development of the chondrocranium and visceral arches of *Leiopelma archeyi*.- *Trans. Zool. Soc. London* 27: 203 - 253.
- WASSERSUG, R. L., 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates.- *Stain. Tech.* 51: 131 - 134.
- & K. HOFF., 1982. Developmental changes in the orientation of the anuran jaw suspension.- *Evolutionary Biol.* 15: 223 - 241.