

LAS FALANGES TERMINALES EN LA CLASIFICACIÓN DE LOS ANUROS

MARISSA FABREZI*

*Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina

RESUMEN: Las variaciones en la forma de las falanges terminales observadas entre los Anuros Neobatrachia han sido consideradas en la caracterización y definición de algunos taxa. Este estudio incluye una revisión de la morfología de las falanges terminales e información sobre su desarrollo. En él se analizaron especímenes adultos de 11 familias de Neobatrachia y especímenes larvales de 2 de ellas. Las comparaciones permiten reconocer convergencias en la forma y el desarrollo de las falanges terminales que restringen su uso como indicadores de relaciones a niveles supragenéricos.

Palabras clave: Anuros, Neobatrachia, falanges terminales.

ABSTRACT: The shape variation of terminal phalanges observed among Neobatrachian Anurans has been considered to characterize and define some taxa. This study includes a review of shape of terminal phalanges and some data on their development. Adult specimens of eleven Neobatrachian families and larval specimens of two of them are reported on. The comparisons allow recognition of shape and ontogenetic convergences among terminal phalanges which limit the possibilities to use terminal phalanges shape as relationship indicators above the genus level.

Introducción

La morfología de las falanges terminales ha sido incluida en la caracterización de géneros de la clasificación de los Anuros propuesta por Laurent (1986). Otros autores la consideraron en filogenias de Rhacophoridae (Liem, 1970), Leptodactylidae (Lynch, 1971; Heyer, 1975), Hyperoliidae (Liem, 1970; Drewes, 1984) y algunos Raninae (Clarke, 1981).

Las falanges terminales han sido distinguidas por características de sus extremos y el grado de curvatura de sus cuerpos. Liem (1970) reconoce en Hyperoliidae y Rhacophoridae falanges simples (rectas y de extremo adelgazado), curvadas en forma de

garra, en forma de T y en forma de Y. Drewes (1984) observa en Hyperoliidae falanges simples, en forma de garra, en forma de T y las de extremo hendido. Clarke (1981) diferencia en Raninae africanos siete tipos de falanges que varían en su extremo, curvatura o entre los dedos de las manos y patas. Lynch (1971) distingue en Leptodactylidae (incluyendo Myobatrachidae) falanges simples, de extremo nudoso ("knobbed"), en forma de T o de Y y señala que en este grupo no aparecen falanges terminales en forma de garra. Laurent (1986) menciona en Neobatrachia falanges simples, curvadas, en forma de garra, de T o de Y.

La mayoría de los autores coinciden en señalar que las falanges en forma de garra

y aquellas que presentan el extremo dividido con dos procesos laterales representan estados derivados a partir de una morfología en la que el cuerpo de la falange es recto y su extremo simple. Estas últimas características corresponden a las falanges de Discoglossoideos (Cannatella, 1985) y de la mayor parte del resto de los Anuros (Laurent, 1986).

Ford & Cannatella (1993) han planteado que la única sinapomorfía conocida para definir el taxon Hylidae es la falange terminal en forma de garra. Aunque con cautela, señalan que ésta podría ser discutida si se incluye en esta familia a *Allophryne ruthveni*, que posee falanges terminales en forma de T. Además, las falanges en forma de garra aparecen en otros Neobatrachia (Liem, 1970; Drewes, 1984; Laurent, 1986; Ford & Cannatella, 1993). En el género *Pipa*, se ha descrito (Trueb & Cannatella, 1986) como sinapomorfía la modificación del extremo de la falange en lóbulos (hasta cuatro) simétricos o asimétricos. En *P. parva* los lóbulos se presentan bifurcados distalmente. Este tipo de falanges no ha sido descrito para otros Anuros.

La convergencia de las morfologías de las falanges terminales en el conjunto de los Anuros es manifiesta y la información que brinda su análisis comparado no es indicador de relaciones en grandes grupos pero si puede serlo en grupos menores (como ocurre en *Pipa*). Además, queda por responder un interrogante ¿las convergencias observadas en estas estructuras ocurren en la ontogenia?

Para ello, en el presente trabajo se analiza la estructura de las falanges terminales en distintos taxa de Neobatrachia y se investiga su desarrollo con el objeto de obtener una visión global acerca de sus variaciones.

Materiales y Métodos

Se analizaron preparados osteológicos de especímenes adultos y secuencias larvales de distintas especies de Anuros. Los especí-

menes se encuentran depositados en las Colecciones Herpetológicas del Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo (FML), Tucumán, Argentina; Laboratorio de Reptiles y Anfibios, Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) París, Francia; Colección Personal del Dr. Raymond F. Laurent (RFL) y Museo de Ciencias Naturales (MCN), Salta, Argentina, bajo los números de inventario que se detallan en el Apéndice I.

Los especímenes analizados fueron obtenidos mediante las técnicas de coloración diferencial para cartílago y hueso descritas en Wassersug (1976) y Hanken & Wassersug (1981).

Las observaciones se realizaron en lupa binocular y las fotografías se obtuvieron con cámara fotográfica adaptada a la lupa.

La caracterización e ilustración de las falanges se realizó en el penúltimo dedo de la mano (IV) y pata (IV) pues es el primero en diferenciarse y el único que conserva su falange terminal en los casos en que se producen reducciones digitales (Alberch & Gale, 1985).

Resultados y Discusión

Las llamadas falanges terminales simples aparecen en la mayoría de los Anuros y son aquellas que presentan el cuerpo recto o ligeramente curvado dorsoventralmente y el extremo no dividido. Tanto la longitud (en relación con el diámetro de la base) como la morfología del extremo pueden variar en las distintas especies. Este último aspecto ha llevado a algunos autores (Clarke, 1981) a reconocer distintos estados de carácter para las falanges terminales simples.

Un número considerable de las especies analizadas en este trabajo presentan falanges simples que varían en pequeños detalles.

En *Odontophrynus americanus* (Fig. 1b) y *Bufo granulosus* (Fig. 1f) las falanges presentan el extremo casi no diferenciado; en *Melanophryniscus rubriventris* (Fig. 1g) es dilatado e irregular (nudoso); en *Pleurode-*

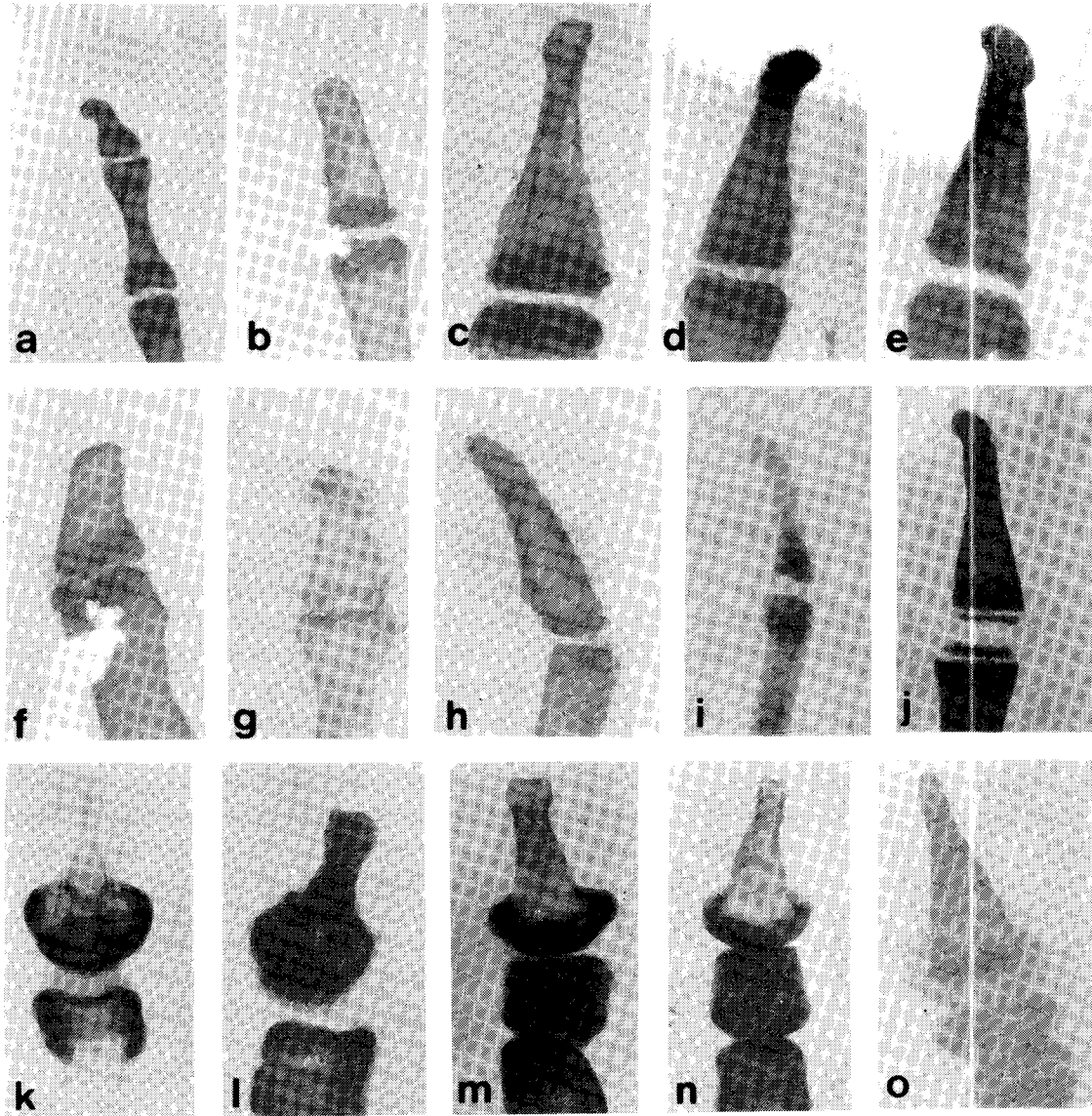


Figura 1: Fotografías bajo lupa de la falange terminal del dedo IV de la mano de: a- *Odontophrynus americanus* (juvenil). b- *O. americanus*. c- *Pleurodema borelli*. d- *Leptodactylus chaquensis*. e- *Physalaemus biligonigerus*. f- *B. granulatus*. g- *Melanophryniscus r. rubriventris*. h- *Ptychadena uzungwensis*. i- *Aubria subsigillata* (juvenil). j- *Hoplobatrachus occipitalis* (juvenil). k- *Hyla pulchella andina*. l- *Scinax fuscovaria*. m- *Phlyctimantis verrucosus*. n- *Hyperolius castaneus*. o- *Opisthothylax* sp.

ma cinerea, *P. borelli* (Fig. 1c), *Leptodactylus chaquensis* (Fig. 1d), *Physalaemus biligonigerus* (Fig. 1e), *Astylosternus diadematus* (en los dedos de la mano), *Hoplobatrachus occipitalis* (Fig. 1j), *Paa bourreti*, *Phrynoglossus laevis*, *Limnonectes limnocharis* (en

los dedos de la mano) y *Aubria subsigillata* (Fig. 1i) existe una constricción distal que define una dilatación redondeada.

Un caso especial representan las falanges de *Ptychadena* spp. (Fig. 1h) ya que presentan una curvatura dorsoventral mode-

rada y el extremo aguzado. Esta morfología es considerada por algunos autores (Clarke, 1981; Drewes, 1984; Laurent, 1986) como de garra.

Las falanges terminales en forma de garra también han sido descritas en Hylidae (Ford & Cannatella, 1993; Laurent, 1986), varios Hyperoliidae, Astylosternidae y Arthroleptidae (Liem, 1970; Drewes, 1984; Laurent, 1986). La distinción entre una falange terminal simple, algo curvada y extremo aguzado y una falange en forma de garra no es precisa. Drewes (1984) caracteriza las falanges en forma de garra como aquellas alargadas, delgadas, curvadas ventralmente y de extremo aguzado. La curvatura, en el caso de Hylidae e Hyperoliidae es acentuada por la presencia del elemento intercalar, que desplaza el eje axial de la falange en una dirección distinta a la del eje axial del dedo.

Las falanges terminales de *Hyla pulchella andina* (Fig. 1k), *Phrynohyas venulosa*, *Phyllomedusa sauvagii*, *Opisthothylax* sp. (Fig. 1o) y las de los dedos de las extremidades posteriores de *Astylosternus diadematus* y *Limnectes limnocharis* responden a la caracterización de las falanges en forma de garra de Drewes (1984). En *L. limnocharis* además presentan una espina ventral.

En otra especie de Hylidae, *Scinax fuscovaria* (Fig. 1l) y en algunas de Hyperoliidae (*Phlyctimantis verrucosus* [Fig. 1m], *Leptopelis christyi*, *Hyperolius castaneus* [Fig. 1n]), las falanges presentan una marcada curvatura dorsoventral, sin embargo su extremo no es aguzado o afilado sino presenta una dilatación con una hendidura o surco terminal. Entre los Mantellidae y Rhacophorinae, cuyas falanges también son curvadas, esta hendidura es más pronunciada y delimita dos lóbulos que en vista dorsal le confieren el aspecto de una herradura.

La bifurcación del extremo de la falange es conspicua cuando los procesos laterales bien diferenciados definen una forma de T o Y.

Las falanges terminales en forma de T son aquellas en las que los procesos laterales, de longitud variable, divergen en un ángulo de aproximadamente 160° a 180° como se observa en *Dendrobates auratus* (Fig. 2f), *Phrynobatrachus asper* (Fig. 2e), *P. petropedetoides* (Fig. 2h), *P. sulfureogularis* (Fig. 2g) y *Scaphiophryne marmorata*, en esta última especie los procesos laterales están muy desarrollados. En la literatura también han sido descritas en *Taudactylus* (Laurent, 1986), algunos Leptodactylidae (Lynch, 1971), Dendrobatidae (Ford, 1993), Centrolenidae, algunos Bufonidae, *Psyllophryne*, algunos Ranidae (Laurent, 1986), algunos Hyperoliidae (Drewes, 1984), *Allophryne ruthveni*, *Heleophryne* (Ford & Cannatella, 1993) y varios grupos de Microhylidae (Zweifel, 1985, Laurent, 1986).

En otras especies es difícil distinguir la característica forma de T, pero los procesos laterales pueden ser visualizados como ocurre en *Cardioglossa cyaneospila* (Fig. 2c), *Arthroleptis adolfifriederici* (Fig. 2d), *Schoutedenella pyrrhoscelis*, *Rana angolensis* (Fig. 2b) y *R. albolabris*. En *Leptodactylus bufonius*, *L. latinasus* (Fig. 2a) y *Phrynobatrachus natalensis* existe una hendidura en el extremo de la falange que define dos lóbulos laterales, semejante a lo observado en las falanges terminales de Hylidae (*Scinax fuscovaria*) e Hyperoliidae.

En las falanges terminales en forma de Y los procesos laterales, de longitud variable divergen en un ángulo menor de 160°, como se observa en *Phrynomantis bifasciatus* (Fig. 2i). Entre los Leptodactylidae, solo ha sido descrito este tipo de falange en *Crossodactyloides* (Lynch, 1971), entre los Ranidae en *Indirana* spp. (Laurent, 1986), en algunos Hyperoliidae (Drewes, 1984) y Rhacophorinae (Liem, 1970).

Tácita o explícitamente, del análisis de la diversidad estructural de las falanges terminales surge la idea de una gradual variación tanto en la curvatura como en la bifurcación del extremo. En algunas formas, el cuerpo de la falange se curva y el extremo se bifur-

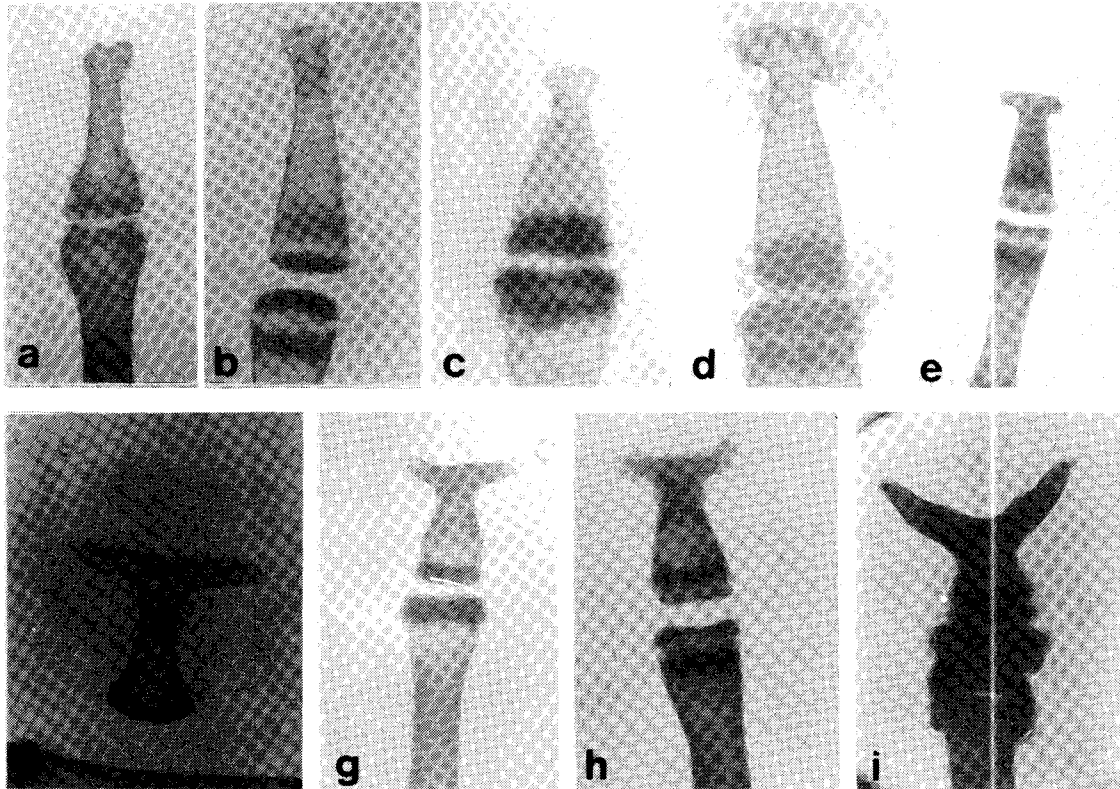


Figura 2: Fotografías bajo lupa de la falange terminal del dedo IV de la mano de: a- *Leptodactylus latinasus*. b- *Rana angolensis*. c- *Cardioglossa cyaneospila*. d- *Arthroleptis adolffriederici*. e- *Phrynobatrachus asper*. f- *Dendrobates auratus*. g- *Phrynobatrachus sulfureogularis*. h- *P. petropedetoides*. i- *Phrynomantis bifasciatus*.

ca y en otras sólo se modifica el extremo. Otro caso de variación es el observado en *Limnonectes limnocharis* y *Astylosternus diadematus*, especies en las que se produce la curvatura fuerte de las falanges terminales solo en los miembros posteriores.

Esta información, sólo sintetiza un panorama de la diversidad morfológica, pero ¿el desarrollo de las falanges terminales agrega nueva información a esta idea de variación gradual entre una falange simple y aquellas curvadas y/o de extremo bifurcado?

Durante el desarrollo de las falanges terminales de varias especies (*Physalaemus biligonigerus*, *Leptodactylus chaquensis*, *Odontophrynus americanus* [Fig. 1a], *O. lavillai*, *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys*

cranwelli) se observa que en el momento de diferenciarse el molde de cartilago presenta el cuerpo recto con el extremo ligeramente dilatado, características que se mantienen durante el proceso de osificación. En *Phrynohyas venulosa* (Fig. 3f, g, h), *Hyla pulchella andina* y *Phyllomedusa sauvagii* (Fig. 3e), el esbozo cartilaginoso de la falange es curvado dorsoventralmente con el extremo afilado y no cambia con la osificación. La diferenciación de las falanges en *Leptodactylus cf. bufonius*, *L. latinasus* (Fig. 3i, j, k) y *Scinax cf. fuscovaria* (Fig. 3a, b, c, d) evidencia cierto paralelismo. En estas especies, el primordio cartilaginoso presenta dos procesos laterales bien definidos (semejante a una morfología de T con

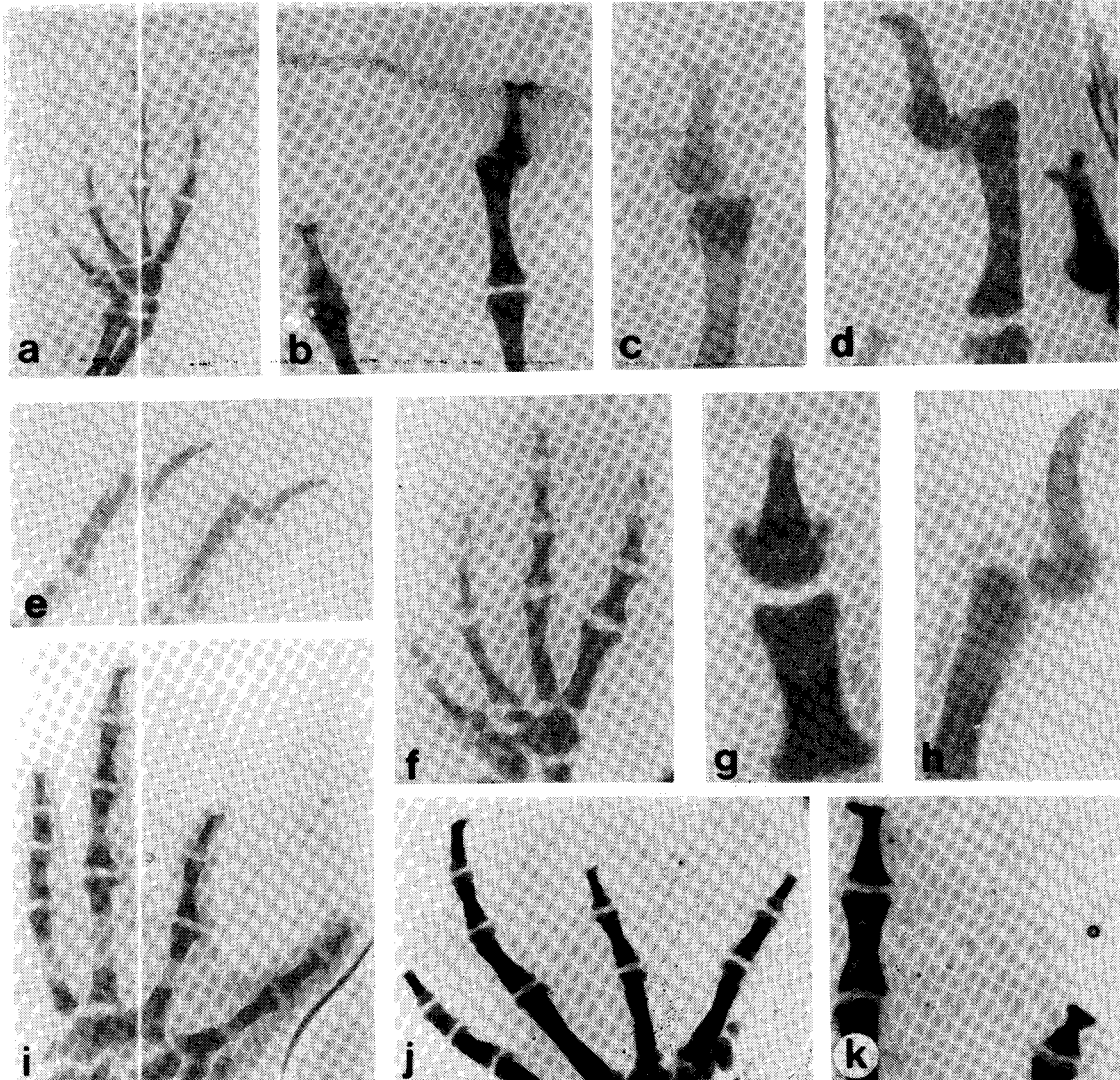


Figura 3. Fotografías que ilustran el desarrollo de las falanges terminales. a- Mano de larva premetamórfica de *Scinax cf fuscovaria*. b- Falanges terminales de los dedos IV y V de la mano de *Scinax cf fuscovaria* al comenzar la metamorfosis. c- Vista dorsal de la falange terminal del dedo IV de la mano de *S. cf fuscovaria* al finalizar la metamorfosis. d- Vista lateral de la falange terminal del dedo IV de la mano de *S. cf fuscovaria* al finalizar la metamorfosis. e- Vista lateral de las falanges terminales de los dedos IV y V de la mano de *Phyllomedusa sauvagii* durante la metamorfosis. f- Mano de larva premetamórfica de *Phrynosomas venulosa*. g- Vista dorsal de la falange terminal del dedo IV de la mano de *P. venulosa* al finalizar la metamorfosis. h- Vista lateral de la falange terminal del dedo IV de la mano de *P. venulosa* al finalizar la metamorfosis. i- Mano de larva premetamórfica de *Leptodactylus latinasus*. j- Mano de larva durante la metamorfosis de *L. latinasus*. k- Vista dorsal de las falanges terminales de los dedos IV y V de *L. latinasus* al finalizar la metamorfosis.

brazos de longitud moderada) que al comenzar la osificación se redondean y reducen a dos lóbulos separados por una hendidura terminal. En *Scinax fuscovaria*, la

curvatura se manifiesta en el extremo de la falange, simultáneamente con la reducción de los procesos. Esto revela que la presencia de una bifurcación del extremo de la fa-

lange que se observa en algunas especies corresponde a una reducción ontogenética de los procesos laterales y no a su incipiente diferenciación.

Evidentemente, existen diferentes vías en la determinación de las variantes morfológicas de las falanges terminales de los Neobatrachia, estas pueden reflejar convergencias (como es el caso de *Leptodactylus* spp y *Scinax*) o resaltar la ausencia de homología por diferencias estructurales y ontogenéticas (como ocurre entre las falanges de *Phyllomedusa sauvagii*, *Hyla pulchella* y *Phrynohyas venulosa* por un lado y las de *Scinax fuscovaria* por otro). Sobre este último aspecto se debe señalar que las diferencias en la forma de las falanges terminales llevan a cuestionar la inclusión de *Allophryne ruthveni* entre los Hylidae (Ford y Cannatella, 1993) porque presenta falanges terminales en forma de T. *Allophryne* es un taxon problemático pues la presencia de cartílagos intercalares y ciertas características en su comportamiento reproductivo (aunque no son sinapomorfias) lo relacionarían con los Hylidae (Ford y Cannatella, 1993), aunque por otros caracteres (osificaciones craneales, ausencia de dientes) se relacionaría con los Bufonidae (Laurent, 1986). La exclusión de *Allophryne* del conjunto de Hylidae por diferencias en la morfología de la falange terminal conduce a dudar de la ubicación en esta familia de *Scinax fuscovaria* y probablemente otras especies del género. Sin embargo, las diferencias en el desarrollo y forma de las falanges en *Scinax* no son suficientes para cambiar su ubicación taxonómica pero si obligan a replantear la definición de la familia Hylidae. Evidentemente "la falange terminal en forma de garra" no representa un carácter delimitado en forma precisa ni tampoco convenientemente analizado desde el punto de vista morfológico y morfogenético. Esto implica que su utilización como única sinapomorfía conocida para sostener la monofilia de Hylidae es cuestionable.

Conclusiones

- La diversidad morfológica de las falanges terminales entre los Anuros Neobatrachia es grande y refleja que en distintos taxa (géneros de una familia, una familia) ocurrieron transformaciones convergentes difíciles de interpretar.

- La forma de la falange terminal no puede ser considerada en el establecimiento de relaciones filogenéticas a niveles supragenéticos.

- El estudio de la ontogenia de las falanges terminales revela que existen diferentes vías en la definición de estas morfologías cuyo análisis a nivel de especies de un género puede agregar información al análisis de las transformaciones morfológicas que ocurrieron en el taxon.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado gracias al apoyo financiero del Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta, a través del Proyecto N°375 y la posibilidad de consultar especímenes de las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural (París, Francia), del Dr. Raymond Laurent y de la Fundación Miguel Lillo.

Literatura Citada

- ALBERCH, P. & E. GALE. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: Digital reduction in amphibians. *Evolution*, 39(1):8-23.
- CANNATELLA, D.C. 1985. A phylogeny of primitive frogs (Archaeobatrachians). Ph. Dissertation, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- CLARKE, B.T. 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura: Ranidae). *Monitore Zool. Ital. Suppl.* (NS) 15(14): 285-331.

- DREWES, R.C. 1984. A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura): Tree-frogs of Africa, Madagascar and the Seychelles Islands. *Occ. Pap. California Acad. Sci.*, 139: 1-70.
- DUBOIS, A. 1992. Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, 61(10): 305-352.
- FORD, L. & D.C. CANNATELLA. 1993. The major clades of frogs. *Herp. Monographs*, 7: 94-117.
- HANKEN, J. & R.C. WASERSSUG. 1981. The visible skeleton. *Functional photography*, 16: 22-26.
- HEYER, R. 1975. A preliminary analysis of the intergeneric relationships of the frog Family Leptodactylidae. *Smith. Contrib. zool.*, 199: 1-55.
- LAURENT, R. F. 1986. Sous classe des Lissamphibiens (Lissamphibia). Systématique. En: P.P. Grassé & M. Delsol (Eds.), *Traité de Zoologie*, 14, *Batraciens*, 1-B, 594-797. Paris, Masson.
- LIEM, S.S. 1970. The morphology, systematics and evolution of the Old World tree-frogs (Rhacophoridae and Hyperoliidae). *Field. Zool.*, 57: 1-145.
- LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of leptodactylid frogs. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.*, (53): 1-238.
- TRUEB, L. & D.C. CANNATELLA. 1986. Systematics, morphology, and phylogeny of genus *Pipa* (Anura: Pipidae). *Herpetologica*, 42(4): 412-449.
- WASSERSUG, R. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formaline-fixed vertebrates. *Stain Tech.*, 51: 131-134.
- ZWEIFEL, R.G. 1985. Australian frogs of the family Microhylidae. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 182(3): 265-388.
- tos), *Cardioglossa cyaneospila*, RFL 66a (adultos), *Schoutedenella pyrrhoscelis*, RFL 141 (adultos).
- Astylosternidae (según Dubois, 1992):
Astylosternus diadematus, FML 3215 (juvenil y adulto)
- Bufonidae (según Laurent, 1986):
Bufo granulatus, MCN 036 (adultos), *Melanophryniscus rubriventris rubriventris*, MCN 071 (adultos)
- Dendrobatidae (según Dubois, 1992):
Dendrobates auratus FML 1722 (adulto)
- Hylidae (según Laurent, 1986):
Hyla pulchella andina, MCN 024 (larvas), MCN s/n (adultos), *Phyllomedusa sauvagii*, MCN 061 (larvas), *Phrynohyas venulosa*, MCN 238 (larvas), *Scinax fuscovaria*, MCN s/n (adultos), *Scinax cf fuscovaria*, MCN 239 (larvas).
- Hyperoliidae (según Dubois 1992):
Hyperolius castaneus, RFL 54c (adultos), *Leptopelis christyi*, RFL 135 (adultos), *Opisthothylax* sp., RFL s/n (adultos), *Phlyctimantis verrucosus*, RFL 81b (adultos).
- Leptodactylidae (según Laurent, 1986):
Ceratophrys cranwelli, MCN 005 (juvenil), MCN 021 (larvas), *Lepidobatrachus llanensis*, FML 4678 (larvas), *Leptodactylus bufonius*, MCN 110 (adultos), *Leptodactylus cf bufonius*, MCN 064, 200 (larvas), *Leptodactylus chaquensis*, MCN 048, 070, 240 (larvas), MCN 082 (adultos), *Leptodactylus latinasus*, MCN 243 (larvas), MCN 059, 082 (adultos), *Odontophrynus americanus*, MCN 091 (adultos), *Odontophrynus lavillai*, MCN 230 (larvas), *Pleurodema borellii*, MCN 065 (adultos), *Pleurodema cinerea*, MCN 100 (adultos).
- Mantellidae (según Dubois, 1992):
Mantella betsileo, MNHN 1978-2980 (adultos), *Mantella cowanii*, MNHN 1953-A136 (adulto), *Mantidactylus betsileanus*, MNHN 1978-2969 (adultos), *Mantidactylus boulengeri*, MNHN 1978-2971 (adultos), *Mantidactylus curtus*, MNHN 1978-2964 (adultos), *Mantidactylus elegans*, MNHN 1978-2975 (adultos), *Mantidactylus pulcher*, MNHN 1978-2976 (adultos).
- Microhylidae (según Dubois, 1992):

Apendice I

Material examinado

Arthroleptidae (según Dubois, 1992):

Arthroleptis adolfifriederici, RFL 90C (adulto)

Phrynomantis bifasciatus, RFL 368 (adultos), *Scaphiophryne marmorata*, MNHN 1978-2985 (adultos).

Phrynobatrachidae (según Dubois, 1992):

Phrynobatrachus asper, RFL c10 (adultos), *Phrynobatrachus natalensis*, RFL 438 (adultos), *Phrynobatrachus petropedetoides*, RFL c6 (adultos) *Phrynobatrachus sulfureogularis*, RFL346 (adultos),

Ranidae (según Dubois, 1992):

Dicroglossinae; *Conraua crassipes*, RFL 246 (adultos), *Hoplobatrachus occipitalis*, RFL 348 (adultos), *Limnonectes limnocharis*,

MNHN 1987-2367 (adultos), *Phrynoglossus laevis*, MNHN 1987-2898 (adultos).

Ptychadeninae; *Ptychadena mascareniensis mascareniensis*, RFL 120 , 123 (adultos), *Ptychadena uzungwensis*, RFL 157 (adultos).

Pyxicephalinae; *Aubria subsigillata*, RFL 209, 212 (adultos).

Raninae; *Paa bourreti*, MNHN 1948-129 (adultos), *Rana albolabris*, FML 3944 (adultos), *Rana angolensis*, FML 3992 (adultos).

Rhacophorinae; *Boophis crossleyi* MNHN 1978-2973 (adultos), *Boophis luteus*, MNHN 1978-2971 (adultos).