

1999

Unidad de los anfibios modernos como grupo natural

Rafael O. de Sá

University of Richmond, rdesa@richmond.edu

Follow this and additional works at: <http://scholarship.richmond.edu/biology-faculty-publications>

 Part of the [Biology Commons](#), [Population Biology Commons](#), [Terrestrial and Aquatic Ecology Commons](#), and the [Zoology Commons](#)

Recommended Citation

de Sá, Rafael O. "Unidad de los anfibios modernos como grupo natural." *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 10 (1999): 25-33.

This Article is brought to you for free and open access by the Biology at UR Scholarship Repository. It has been accepted for inclusion in Biology Faculty Publications by an authorized administrator of UR Scholarship Repository. For more information, please contact scholarshiprepository@richmond.edu.

UNIDAD DE LOS ANFIBIOS MODERNOS COMO GRUPO NATURAL ¹

Rafael O. de Sá

Department of Biology, University of Richmond, Richmond, Virginia 23173, USA.
rdesa@richmond.edu

RESUMEN

La monofilia de la infraclase Lissamphibia ha sido cuestionada. Algunos autores sugieren un origen independiente del Orden Gymnophiona basados en la condición compacta (= estegocrotafia) del cráneo de la cecilias. La presente revisión indica la irrelevancia del estegocrotafismo para establecer las relaciones filogenéticas del grupo. Los datos disponibles sugieren: 1) el estegocrotafismo es secundariamente derivado en cecilias, y 2) Lissamphibia representa un grupo monofilético.

PALABRAS CLAVE: Anfibios modernos, estegocrotafia, monofilia.

SUMMARY

Unity of modern Amphibians as a natural group

The monophyly of Lissamphibia has been previously questioned. Some authors suggested an independent origin of Gymnophiona based on the solid condition (= stegokrotaphy) of the caecilian skull. The stegokrotaphic condition is irrelevant in establishing the relationships of the group. The available data suggest: 1) stegokrotaphy is secondarily derived in caecilians, and 2) Lissamphibia represents a monophyletic group.

KEYWORDS: Modern Amphibia, stegokrotafy, monophyly.

INTRODUCCION

La infraclase Lissamphibia fue originalmente definida por Haeckel (1866) para incluir a los actuales órdenes Anura y Urodela. Seguidamente, Gadow (1901) extiende este término a todos los órdenes de anfibios modernos: Anura, Urodela y Gymnophiona. A partir de ese momento se han escrito varios trabajos de revisión sobre las evidencias que favorecen o se oponen a la idea de que Lissamphibia constituye un grupo natural (= unidad monofilética). En la base de esta controversia se encuentran dos factores importantes de nuestros conocimientos sobre la evolución de los anfibios modernos: 1) la escasez de datos aportados por el registro fósil y, 2) la ausencia total de elementos o grupos claramente intermedios en la línea evolutiva de los grupos modernos.

1. Nota presentada en la Reunión de Comunicaciones correspondiente al día 27 de diciembre de 1995.

Hipótesis sobre las Relaciones Filogenéticas

Varias hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los anfibios modernos han sido formalmente propuestas. Estas ideas se pueden resumir en cuatro formulaciones principales: 1) La infraclase Lissamphibia representa una agrupación polifilética, teniendo los tres órdenes de anfibios actuales orígenes independientes (Herre, 1935); 2) Los órdenes Urodela y Gymnophiona son grupos hermanos mientras que el orden Anura tiene un ancestro independiente de ellos (Romer, 1945; Holmgren, 1952; Jarvik, 1960); 3) Anura y Urodela tienen un origen común e independiente de Gymnophiona (Eaton, 1959); y 4) Lissamphibia es un grupo monofilético y los tres órdenes de anfibios actuales comparten un ancestro común (Parker, 1956; Szarski, 1962; Parsons y Williams, 1963; Rage y Janvier, 1982). Actualmente se ha acumulado gran cantidad de evidencia que por un lado sugiere que las dos primeras hipótesis son incorrectas y, por otro lado, ha estimulado una intensa controversia respecto a las últimas dos hipótesis.

Monofilia del Clado Anura-Urodela

La monofilia del Orden Anura es ampliamente aceptada y apoyada por varias sinapomorfías relacionadas, entre otras, con las especializaciones saltatorias del grupo. El origen de los anuros se puede encontrar entre los Urodelos, y entonces Urodela representaría un grupo parafilético con relación a Anura. Independientemente de que Urodela sea un grupo monofilético o parafilético, Anura representa el grupo hermano de Urodela. La monofilia del clado Anura-Urodela se encuentra apoyada por cuatro sinapomorfías: 1) presencia de un sistema opérculo-opercularis de recepción de vibraciones, 2) poseer células visuales especializadas en la retina (llamadas bastones verdes), 3) presentar un patrón de desarrollo coanal particular, y 4) pérdida de estructura esclerotomía (Rage y Janvier, 1982).

Monofilia del Orden Gymnophiona

La revisión sistemática más reciente del orden corresponde a la realizada por Nussbaum y Wilkinson (1989). La naturalidad del Orden Gymnophiona se halla sustentada en varias sinapomorfías entre las que se cuentan la presencia de un órgano copulador, la total ausencia de miembros y cinturas apendiculares, presencia de conductos de Müller en los machos adultos, presencia de un sistema tentacular asociado con al ojo, etc. En cambio, la relación filogenética de Gymnophiona con los otros dos órdenes de anfibios actuales ha sido cuestionada severamente. En el presente trabajo reevaluaré los datos disponibles utilizados para apoyar las hipótesis sobre un origen común o independiente de Gymnophiona con respecto al clado Anura-Urodela.

Estegocrotafismo: Primitivo o Derivado en Gymnophiona?

Los Gymnophiona o cecílicos son un orden de anfibios predominantemente fosoriales que carecen de miembros externos así como de cintura pélvica y pectoral. Este grupo actualmente es de distribución pantropical. La historia fósil del grupo se limita solamente al hallazgo de una vértebra del género *Apodops* (Caeciliaidae) proveniente del Paleoceno de América del Sur (Estes y Wake, 1973), y al reciente hallazgo de un Gymnophiona en el Jurásico Inferior de Arizona, USA (Jenkins, 1990). Las cecilias se caracterizan por presentar un cráneo compacto y sólido (condición denominada estegocrotáfica) en contraste con el cráneo gymnokrotáfico

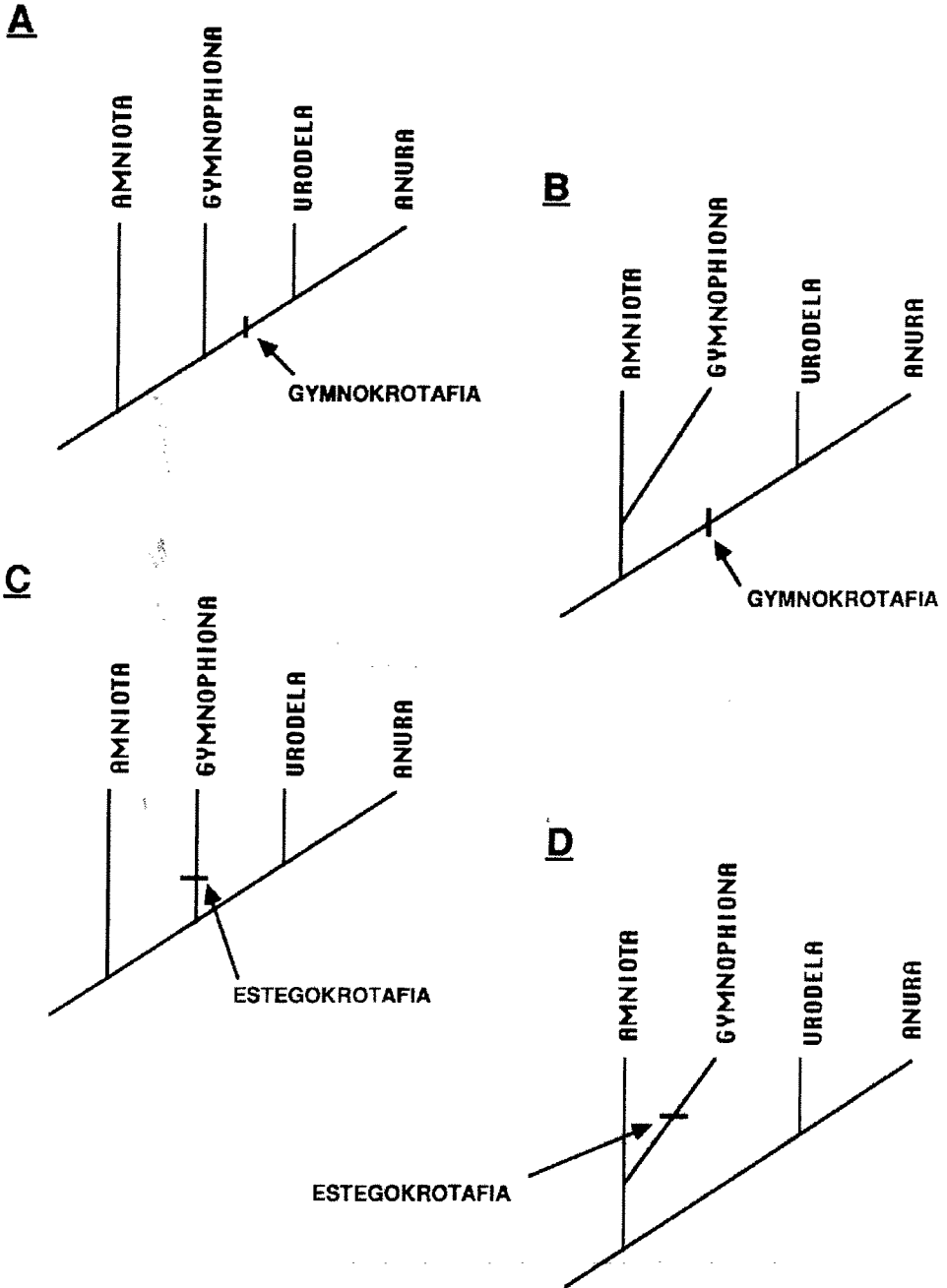


Figura 1: Posibles interpretaciones de la estegocrotafia en Gymnophiona. En los árboles A y B, la condición gymnocrotáfica es derivada, mientras que en los árboles C y D la estegocrotafia craneal es el estado derivado.

TABLA I. Caracteres utilizados para la construcción de la filogenia presentada en la Fig. 2. Los caracteres son derivados de Duellman y Trueb (1986), con la adición de 5 caracteres (A-E). R = Rhinatrematidae, I = Ichthyophidae, U = Ureotyphlidae, S = Scolecomorphidae, C = Caeciliidae, T = Typhlonectidae, *Mam* = Músculo aductor mandibular, *MIP* = Músculo interhyoideo posterior.

Carácter	Estado	R	I	U	S	C	T
1. Cola	presente (0), ausente(1)	0	0	0	1	1	1
2. Boca	terminal (0), subterminal (1), retraída (2)	0	1	2	2	2	2
3. Abertura	adyacente al ojo (0), tentacular anterior al ojo (1), ojo anterior o sobre el tentáculo (2)	0	1	1	2	1	1
4. Anillos	primarios y secundarios ortoplicados (0), anteriores no ortoplicados (1), secundarios ausentes o sólo posteriormente (2)	0	1	1	2	2	2
5. Escamas	presentes (0), ausentes o reducidas (1)	0	0	1	1	1	1
6. Nasal/premaxillae	ausentes (0), nasopremaxillae (1)	0	0	0	0	1	1
7. Septomaxillae	independiente (0), fusionado con huesos adyacentes (1)	0	0	0	0	1	1
8. Prefrontales	independientes (0), fusionados con los maxillopalatinos (1)	0	0	0	1	1	1
9. Escamosal	no articula con frontal (0), articula con fr. (1)	0	1	1	0	1	1
10. Fosa temporal	presente (0), ausente (1)	0	1	1	1	1	1
11. Vomer	separados (0), en contacto (1)	0	1	1	1	1	1
12. Paraesfenoides	lados paralelos (0), convergencia anterior (1)	0	1	1	1	1	1
13. Pterigoides	presente (0), fusión con maxillpal. (1), ausente (2)	0	0	0	2	1	1
14. Columella	perforada (0), no perforada (1)	0	0	1	1	1	1
15. Cuadrado/maxillopal.	ausente (0), presente (1)	0	1	1	1	1	1
16. Proceso retroarticular del pseudoangular	corto/horizontal (0), largo/curvo (1)	0	0	1	1	1	1
17. Estadio larval	presente (0), ausente (1)	0	0	1	1	1	1
18. Cuerpo	redondo (0), comprimido (1)	0	0	0	0	0	0/1
19. Ojo	visible (0), cubierto por hueso (1)	0	0	0	0	1	0
20. Proceso dorsolateral del basale	ausente (0), presente (1)	1	0	0	0	0	0
21. Columella	presente (0), ausente (1)	0	0	0	1	0	0
22. Cloaca	sin modificar (0), modificada (1)	0	0	0	0	0	0/1
A. Ceratobranquial 4	presente (0), ausente (1)	1	0	0	0	0	0
B. Postfrontal	presente (0), ausente (1)	1	0	0	0	0	0
C. Basipterigoides	débil articulación con cuadrado (0), ausente (1) estrecha articulación con cuadrado (2)	1	0	0	2	2	2
D. Mecanismo mandibular	<i>Mam</i> domina (0), <i>Mip</i> domina (1), <i>Mip</i> domina y se adhiere a la mandíbula (2)	0	1	1	2	1	1
E. Número cromosómico	42 - 38 (0), 36 (1), 30 - 24 (2), 20 (3)	N	0	1	2	2	3

(= condición abierta) que caracteriza a los anuros y urodelos. Dos hipótesis opuestas y excluyentes han sido propuestas para explicar el origen compacto del cráneo de Gymnophiona. Una de estas hipótesis plantea que la estructura craneal compacta de los Gymnophiona representa una condición primitiva y, basada en esta condición primitiva, propone que los Gymnophiona tienen un ancestro independiente al de Anuros y Urodelos. La otra hipótesis, en cambio, propone que el cráneo estegocrotáfico de las cecilias representa una condición secundariamente derivada y correlacionada con los hábitos fosoriales del grupo. En esta última los tres órdenes de anfibios actuales estarían cercanamente relacionados. Debido a que el único resto craneal fósil (Jenkins, 1990) corresponde a una forma ya diferenciada en una configuración típicamente de cecilias, es imposible presentar evidencia directa en favor de una u otra hipótesis.

Irrelevancia del Estegocrotafismo

A pesar que el estegocrotafismo en cecilias ha sido utilizado como argumento, la condición primitiva o derivada del cráneo estegocrotáfico es irrelevante para establecer las relaciones evolutivas de Gymnophiona. Como se indica en la Fig. 1a, la condición estegocrotáfica puede ser primitiva y, a pesar de ello, Gymnophiona ser el grupo hermano del clado Anura-Urodela (= Lissamphibia como unidad monofilética). Igualmente, la condición estegocrotáfica puede considerarse secundariamente derivada en Gymnophiona (Fig. 1c y 1d) y Lissamphibia representar un grupo polifilético (Fig. 1d).

Estegocrotafismo y Polifilia

La condición estegocrotáfica del cráneo de las cecilias ha sido usada como argumento principal para apoyar el origen polifilético de Lissamphibia. Carrol y Currie (1975) adhieren a la hipótesis de que Lissamphibia es polifilético y que el cráneo de Gymnophiona representa la condición primitiva del grupo. Estos autores proponen que las cecilias tienen un origen independiente a partir de un grupo particular de anfibios lepospóndilos: los microsaurios. Esta conclusión está particular y fundamentalmente basada en las similitudes entre el cráneo de las cecilias actuales y del microsauro Paleozoico *Goniorhynchus*. Este género fue descrito por Olson (1970) para el Pérmico Inferior de Oklahoma y posee un cráneo con características semejantes al de las cecilias actuales. Ambos grupos poseen un reducido número de huesos craneales, espacios orbitales reducidos, cráneo compacto sin escotadura ótica ni espacios interpterigoideos, huesos frontales y parietales no fusionados, y rostro que se proyecta anteriormente sobrepasando el borde anterior de la mandíbula. También existen diferencias importantes entre ambos cráneos como es la presencia de huesos postparietales, tabular, postorbital y postfrontales, así como la ausencia de dientes pedicelados y complejo tentacular en microsaurios. Cabe destacar aquí que las semejanzas fenotípicas entre *Goniorhynchus* y las cecilias actuales puede explicarse por convergencia ya que, hasta donde se sabe, *Goniorhynchus* también fue un organismo pequeño, alargado y de hábitos fosoriales. Obviamente estas características podrían haber llevado a la evolución de un patrón craneal morfológico similar entre ambos grupos.

Duellman y Trueb (1986) presentaron un cladograma basado en 22 caracteres, la Fig. 2 muestra este cladograma con 5 caracteres adicionales (Tabla I). De éstos, catorce son caracteres derivados de la morfología craneal y de hecho este cladograma sugiere que Gymnophiona posee un cráneo secundariamente estegocrotáfico, con un progresivo compactamiento correlacionado con los hábitos subterráneos y con los mecanismos de alimentación. La conclu-

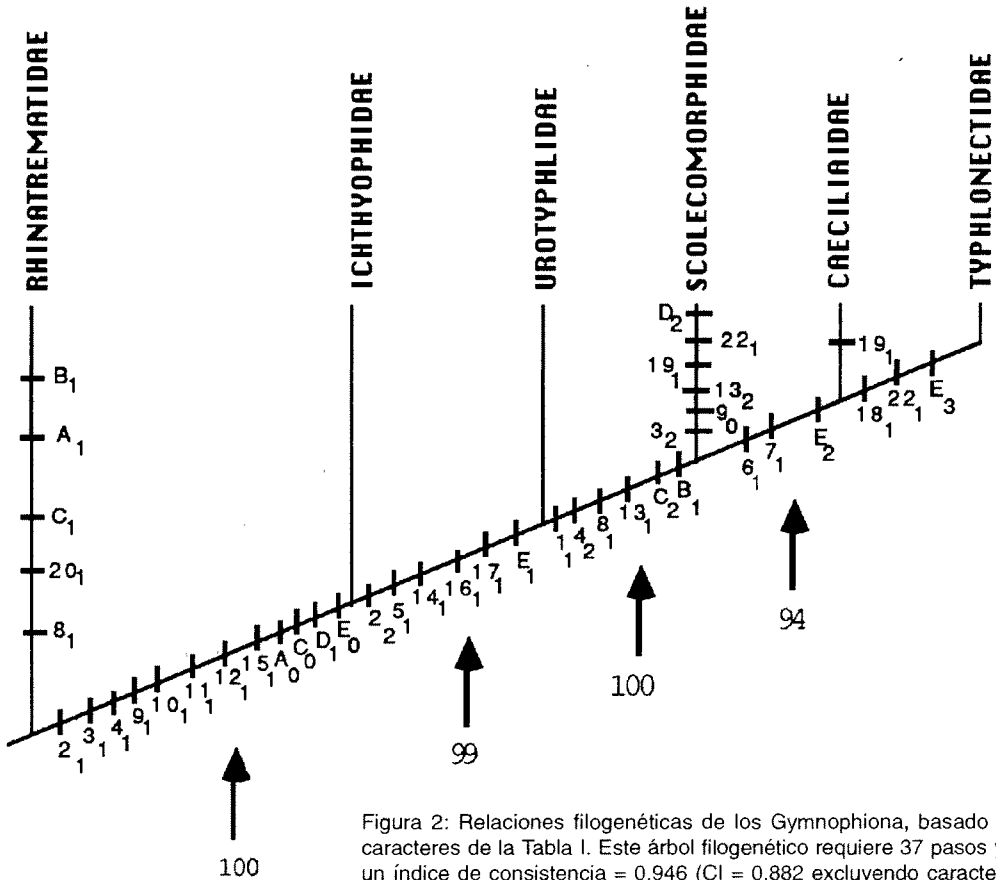


Figura 2: Relaciones filogenéticas de los Gymnophiona, basado en los caracteres de la Tabla I. Este árbol filogenético requiere 37 pasos y tiene un índice de consistencia = 0.946 (CI = 0.882 excluyendo caracteres no informativos). Las flechas indican el apoyo recibido por los nodos utilizando el método Bootstrap con 100 réplicas.

sión que se deriva de estos datos es que, si la condición estegocrotáfica del cráneo de las cecilias se pudiese usar para establecer las relaciones del grupo, el estegocrotafismo craneal debería ser considerado como una condición derivada y no primitiva como lo propuesto por Carroll y Currie (1975).

Parsons y Williams (1963) aportan evidencias que apoyan la monofilia de Lissamphibia. Una característica únicamente derivada y compartida por los tres órdenes de anfibios entre los vertebrados actuales, es la presencia de dientes pedicelados. Parsons y Williams (1962) mostraron que la mayoría de las especies de los tres órdenes de anfibios poseen dientes compuestos de un pedículo basal, un área anular media y débil formada por tejido fibroso, no calcificado, y una corona distal. Basados en el registro fósil podemos afirmar que esta característica no representa una condición ancestral a tetrápodos y retenida por los anfibios. Tampoco es lógico interpretar esta condición como una característica homoplásica. En consecuencia la presencia de dientes pedicelados es una sinapomorfía que fuertemente sugiere un ancestro común entre

Gymnophiona y el clado Anura-Urodela.

La presencia de un complejo opérculo-opercularis fue mencionada anteriormente como una sinapomorfía para Paratoidia (= Urodela-Anura, sensu Gardiner, 1982). Este complejo consiste del hueso opercular, localizado en la fenestra oval y el músculo opercularis que se extiende desde el hueso opercular hasta la superficie dorsal de la supraescápula en la cintura pectoral. Este sistema altamente especializado recibe vibraciones del sustrato y es por tanto considerado parte del sistema auditivo. La ausencia de hueso opercular y músculo opercularis en Gymnophiona han sido utilizados como argumentos en contra de la monofilia de Lissamphibia. Esta ausencia en cecilias puede interpretarse como una pérdida secundaria relacionada con los hábitos fosoriales y la pérdida total de cintura pectoral. Esta idea fue apoyada por varios autores (de Beer, 1937; Marcus, 1935) quienes indicaron que el opérculo en cecilias se fusiona con el hueso del oído medio (= plectrum) durante el desarrollo para formar la columella (= hueso del oído medio de Gymnophiona). A pesar que los miembros este grupo han perdido el complejo opérculo-opercularis, todavía comparten con el resto de los anfibios modernos la presencia de la *papilla amphibiorum* (característica única entre los vertebrados). La *papilla amphibiorum* es un área sensitiva localizada en la pared interna del oído interno y recibe señales acústicas de frecuencias < 1000 Hz.

Otra sinapomorfía presente en anuros y urodelos, pero ausente en cecilias, es la presencia de células visuales especializadas en la retina (bastones verdes). Nuevamente su ausencia en Gymnophiona no es sorprendente, ya que el grupo exhibe un proceso de reducción del ojo que, en algunos casos, alcanza a la pérdida total de ojo y espacio orbital.

Szarski (1962) indica que los anfibios modernos comparten también la presencia de dos tipos de glándulas cutáneas: glándulas mucosas y glándulas granulosas. Finalmente otros dos caracteres únicos a todos los anfibios modernos son: cierto grado de respiración cutánea y la presencia de cuerpos grasos asociados con las gónadas. Los cuerpos grasos en los anfibios derivan de una región particular de la cresta genital embrionaria, mientras que en el resto de los vertebrados esta región de la cresta genital degenera y se pierde.

Bolt (1969, 1977) no sólo apoya la monofilia de los anfibios modernos, sino que propone que éstos tienen su origen en un grupo de anfibios raquitomos temnospondílos: Dissorophidae. Entre las características compartidas por los anfibios modernos y Dissorophidae se encuentran: ciclo de vida bifásico, sistema apendicular bien desarrollado, espacio orbital grande, presencia de escotadura ótica y cóndilo occipital par. Entre los dissorofidos, Bolt (1977) sugiere a *Doleserpeton annectes* (del Pérmico Inferior) como el posible ancestro de los tres órdenes de anfibios modernos. Esta sugerencia es apoyada por la presencia en juveniles de *Doleserpeton* de dientes bicúspides y pedicelados, similares a los presentes en los anfibios actuales adultos. La pedomorfosis ha sido considerada un mecanismo evolutivo importante entre los urodelos (Wake, 1966) y también ha sido reportada en anfibios laberintodontos (Boy, 1974). Considerando a los dissorofidos como grupo ancestral de Lissamphibia y a partir de que los dientes pedicelados son características juveniles en *Doleserpeton*, Bolt (1977) sugiere que la dentición pedicelada en Lissamphibia surgió a través de un proceso de pedomorfosis.

CONCLUSION

Esta revisión sugiere que las semejanzas entre el cráneo de las cecilias y de los microsauros pueden ser interpretadas como convergencias debido a ocupar una zona adaptativa fosorial

por ambos grupos. La condición derivada o primitiva del estegocrotafismo craneal en cecilias es irrelevante para establecer las relaciones filogenéticas del grupo. El actual cladograma que resume nuestros conocimientos sobre las relaciones filogenéticas del grupo, indica que la solución más parsimoniosa es considerar la condición estegocrotáfica en cecilias secundariamente derivada. Esta interpretación es también apoyada por estudios ontogenéticos (Wake y Hanken, 1982). Una vez que se acepta la hipótesis que el estegocrotafismo es secundariamente derivado en *Gymnophiona* y considerando las sinapomorfías presentes en los anfibios modernos (ej. dientes pedicelados, *papilla amphibiorum*, glándulas cutáneas y cuerpos grasos), la evidencia actual sugiere que *Lissamphibia* representa un grupo natural. Dentro de *Lissamphibia* la asociación *Anura-Urodela* representa una unidad monofilética y el grupo hermano de *Gymnophiona*.

BIBLIOGRAFIA

- Bolt, J. R. 1969. *Lissamphibia* origins: possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma. *Science*, 166: 888-891.
- Bolt, J. R. 1977. Dissorophoid relationships and ontogeny, and the origin of *Lissamphibia*. *J. Paleontology*, 51: 235-249.
- Boy, J. A. 1974. Die Larven der rachitomen Amphibien (*Amphibia: Temnospondyli; Karbon-Trias*). *Paläont. Zeit.*, 48: 236-268.
- Carroll, R. L. y Currie, P. J. 1975. Microsaurs as possible apodan ancestors. *Zool. J. Linn. Soc.*, 57: 229-247.
- Duellman, W. E. y Trueb, L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, New York. 670 pp.
- de Beer, G. R. 1937. *The development of the vertebrate skull*. Oxford Univ. Press, Oxford. 552 pp.
- Eaton, T. H. 1959. The ancestry of the modern amphibia: A review of the evidence. *Univ. Kansas Publ. Museum Natl. Hist.*, 12: 155-180.
- Estes, R. y Wake, M. 1973. The first fossil record of caecilian amphibians. *Nature*, 239: 228-231.
- Gadow, H. 1901. Amphibia and reptiles. In: Harmer, S. F. and Shipley, A. E. (Eds.). *The Cambridge Natural History*, Vol. 8. Macmillan, London. 668 pp.
- Gardiner, B. G. 1982. Tetrapod classification. *Zool. J. Linn. Soc.*, 74: 207-232.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie des Organismus*. 2 Vols. Reimer, Berlin. 574 pp.
- Herre, W. 1935. Die Schwanzlurche der mitteleocänen (Oberlutetischen) Braunkohle des Geiseltales und die Phylogenie der Urodelen unter Einschluss der Fossilen Formen. *Zoologica*, 33(87): 1-85.
- Holmgren, N. 1952. An embryological analysis of the mammalian carpus and its bearing upon the question of the origin of the tetrapod limb. *Acta Zool.*, 33: 1-115.
- Jarvik, E. 1960. Théories de l'évolution des vertébrés reconsidérées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs. *Masson et Cie.*, Paris. 104 pp.
- Jenkins, F. A. 1990. During the Jurassic caecilians had limbs. *J. Vert. Paleontol.* V Meet. Soc. Vert. Paleont., Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, Abstr. p. 29A.
- Marcus, H. 1935. Zur Entstehung der Stapesplatte bei *Hypogeophis*. *Anat. Anz.*, 80: 142-146.
- Nussbaum, R. A. y Wilkinson, M. 1989. On the classification and phylogeny of caecilians (*Amphibia: Gymnophiona*), a critical review. *Herpetological Monographs*, 3: 1-42.
- Olson, E. C. 1970. New and little known genera and species of vertebrates from the Lower Permian of Oklahoma. *Fieldiana Geol.*, 18: 359-434.

- Parker, H. W. 1956. Viviparous caecilian and amphibian phylogeny. *Nature*, 178: 250-252.
- Parsons, T. S. y Williams, E. E. 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *J. Morph.*, 110: 375-389.
- Parsons, T. S. y Williams, E. E. 1963. The relationships of the modern Amphibia: a re-examination. *Quart. Rev. Biol.*, 38: 26-53.
- Rage, J. C. y Janvier, P. 1982. Le probleme de la monophylie des Amphibiens actuels, à la lumière des nouvelles doneés sur les affinités des Tetrapodes. In: Beffetaut, E.; Janvier, P. et Tassy, P. (Eds.) *Phylogenie et paleobiogeographie. Geobios. Mem. sp.*, 6: 65-83.
- Romer, A. S. 1945. *Vertebrate paleontology*. 2nd, Ed. Univ. Chicago Press, Chicago. 678 pp.
- Szarski, H. 1962. The origin of the Amphibia. *Quart. Rev. Biol.*, 37: 189-241.
- Wake, D. B. 1966. Comparative osteology and evolution of the lungless salamanders, Family Plethodontidae. *Mem. South. Calif. Acad. Sci.*, 4: 1-111.
- Wake, M. H. y Hanken, J. 1982. The development of the skull of *Dermophis mexicanus* (Amphibia: Gymnophiona), with comments on skull kinesis and amphibian relationships. *J. Morph.* 173: 203-223.