

LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL CONTROVERTIDO NEOBATRACHIA ARBORÍCOLA *ALLOPHRYNE RUTHVENI* GAIGE, 1926

MARISSA FABREZI¹ & JOSÉ A. LANGONE²

1. CONICET - Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, Mendoza 2, (4400) Salta, Argentina. museo@ciunsa.edu.ar

2. Museo Nacional de Historia Natural, CC 399, 11000 Montevideo, Uruguay. pplangone@usa.net

Resumen. *Allophryne ruthveni* es un anuro neotropical arborícola asignado a una familia monotípica. Aunque sus afinidades con otros taxa permanecen sin precisar, durante mucho tiempo se lo relacionó con los anuros arborícolas neotropicales, aún cuando la ausencia de dientes, característica de los Bufonidae, fue el primer argumento para establecer alguna relación con estos. En el presente trabajo, presentamos un re-análisis de caracteres esqueléticos y miológicos de *A. ruthveni* a partir del cual encontramos ausencia de elementos intercalares, típicos de formas arborícolas; algunos rasgos compartidos con los bufónidos; y numerosos caracteres presentes en distintos neobatrachios que deberían ser discutidos sobre la base de un análisis filogenético. Finalmente, consideramos dos características distintivas de las extremidades de *A. ruthveni*.

Palabras clave: *Allophryne ruthveni*, Neobatrachia, Morfología, Sistemática.

Abstract. *Allophryne ruthveni* is a neotropical arboreal frog assigned to a monotypical family. Although *A. ruthveni*'s relationships remain poorly known, most of authors searched relationships with neotropical treefrogs in spite of the absence of teeth was an early evidence to relate it with bufonids. Herein, we presented a new analysis of osteological and some myological traits of *A. ruthveni*. Intercalary elements, related to the arboreal life style similar to that present in neotropical treefrogs such as hylids, is very different in *A. ruthveni*; some cranial features of *A. ruthveni* represent traits shared with bufonids, and many morphological characters also are present among neobatrachians. However, they can not be interpreted without a phylogenetic analysis. Finally, we considered two specific limb features of *A. ruthveni*.

Keywords: *Allophryne ruthveni*, Neobatrachia, Morphology, Systematic.

INTRODUCCIÓN

Allophryne ruthveni es un taxon problemático ya que su ubicación y relaciones con otros Neobatrachia neotropicales han sido discutidas desde su descripción.

En los últimos años fue alternativamente considerado un miembro de la familia Leptodactylidae (Gallardo, 1965), Hylidae (Lynch & Freeman, 1966; Hoogmoed, 1969; Duellman, 1975, 1977; Frost, 1985; Duellman & Trueb, 1986), Centrolenidae (B. Lutz, 1968 siguiendo a Noble, 1931) y Bufonidae (Gaige, 1926; Laurent, 1980, 1986; Dubois, 1983); ubicado en una familia independiente monotípica (Savage, 1983, 1986; Goin, *et al.*, 1978; Langone & Segalla, 1997; Caldwell & Hoogmoed, 1998), simplemente como un Neoba-

trachia Hyloidea (Ford & Canatella, 1993) o vinculado al nodo Hylidae-Centrolenidae-Pseudidae (Burton, 1998a).

El siguiente trabajo pretende analizar caracteres miológicos y osteológicos en *A. ruthveni* y revisar algunas interpretaciones ya que la mayoría de las hipótesis de relaciones tuvieron como base una limitada información de las características del taxon.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para el análisis osteológico y miológico se analizaron especímenes de *Allophryne ruthveni* del Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay (MNHN 00539) y del Museo de Historia Natural de Capão da Imbuia, Curitiba,

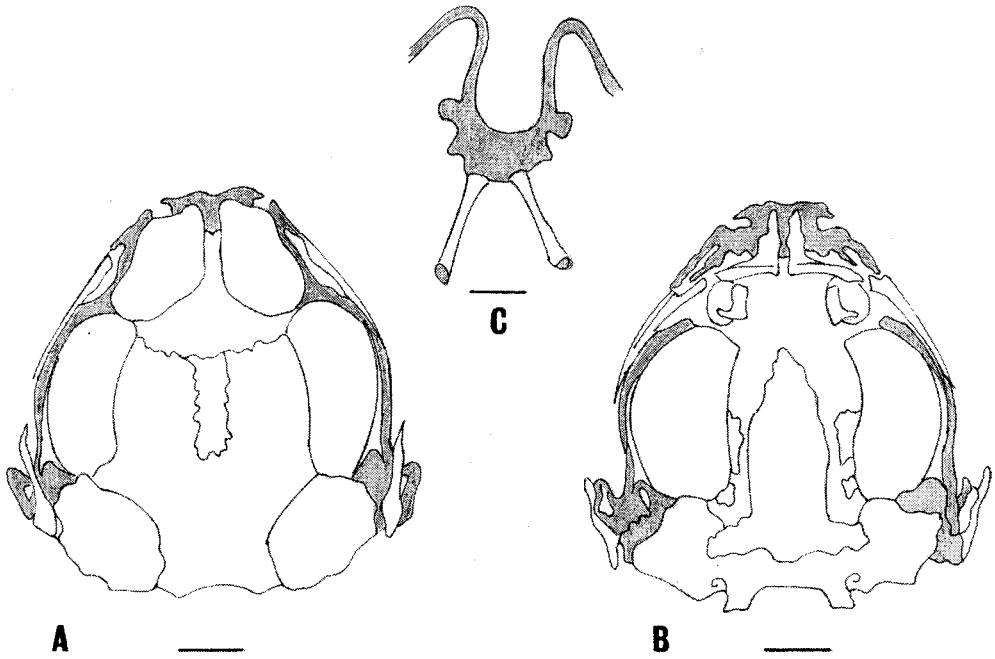


Figura 1. *Allophryne ruthveni*. A. Vista dorsal del cráneo. B. Vista ventral del cráneo. C. Hioides. Las áreas grises representan cartílagos. Las barras representan 1 mm.

ba, Brasil (MNHCI 1910 al 1912) los cuales fueron mencionados en trabajos previos (Rivero *et al.*, 1986; Langone y Segalla, 1997). El análisis incluyó también especímenes de *Hyla andina*, *Phyllomedusa sauvagii* y *Scinax nasicus* del Museo de Ciencias Naturales, Salta, Argentina (MCN). Se realizaron además exámenes exomorfológicos de ejemplares de *A. ruthveni* de diferentes localidades de Brasil y depositados en las colecciones del Museo de Zoología de la Universidad de São Paulo (MZUSP 85971, 69869, 70081, 63838, 63839, 60291, 78205-211).

Dos especímenes de *A. ruthveni* (MNHN 00539 y MNHCI 1911) fueron diafanizados y coloreados con Alcian Blue y Alizarina Red S siguiendo la técnica de Wassersug (1976) para estudio de esqueleto. Los especímenes MNHCI 1910 y 1912 fueron teñidos con solución iodada comercial para análisis de musculatura (Bock & Shear, 1972).

En especímenes de *A. ruthveni* (MNHN 00539 y MNHCI 1911), *H. andina* (MCN

092), *P. sauvagii* (MCN 392) y *S. nasicus* (MCN 156) se separó el extremo del cuarto dedo de la extremidad posterior para análisis histológico. Se obtuvieron secciones parasagitales y sagitales con espesores de 6 a 10 micras que se colorearon con hematoxilina-eosina, excepto el extremo del dedo del espécimen MNHN 00539 que fue teñido con PAS-Alcian Blue siguiendo los procedimientos descritos por Humason (1972).

RESULTADOS

Osteología

Allophryne ruthveni presenta un cráneo redondeado con osificaciones condrales muy bien desarrolladas pero con elementos dérmicos (especialmente los mandibulares) débiles (Fig. 1A, B). En vista lateral, el hocico se extiende por delante de la boca. El cráneo no presenta crestas ni ornamentaciones.

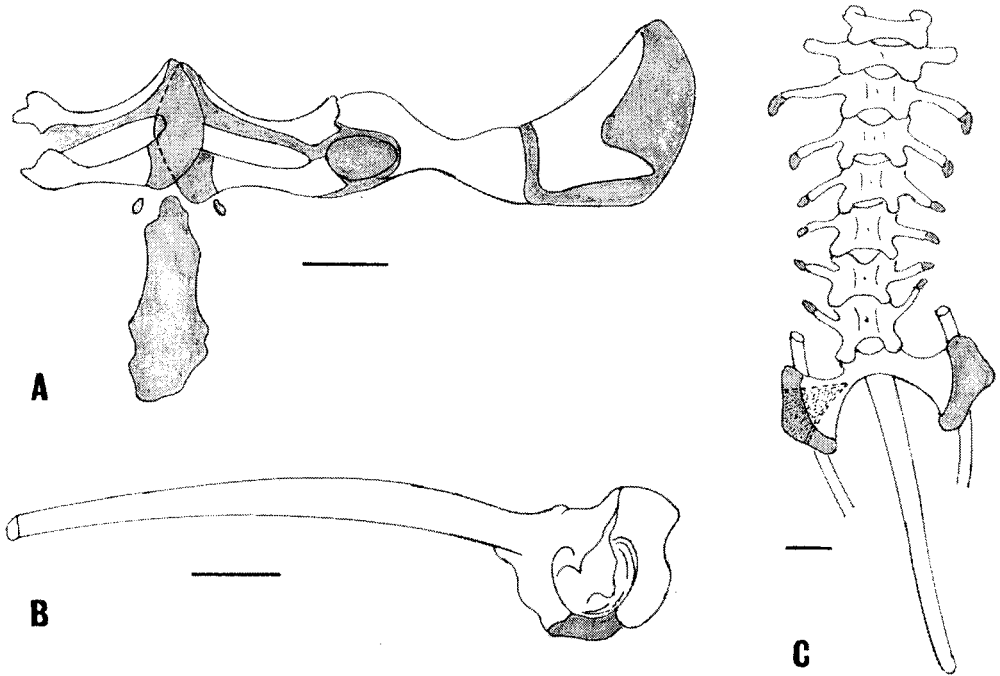


Figura 2. *Allophryne ruthveni*. A. Vista ventral de la cintura pectoral. B. Vista lateral de la cintura pélvica. C. Vista dorsal de la columna vertebral, en líneas de puntos se representa el ligamento que caracteriza la articulación ilio-sacra tipo IIA (Emerson, 1979). Las áreas grises representan cartilagos. Las barras representan 1 mm.

El neurocráneo y las cápsulas auditivas están fuertemente osificados. El esfenotmoides está bien desarrollado y forma las paredes de la órbita. Ventralmente el esfenotmoides invade el plano antorbital y reemplaza a los neopalatinos que se encuentran ausentes. Las cápsulas auditivas presentan una delicada porción de cresta parótica cartilaginosa. Los proóticos y exoccipitales están firmemente fusionados. Los cóndilos occipitales están ampliamente separados.

El anillo timpánico es cartilaginoso. La columela presenta la pars medial ósea y la pars externa cartilaginosa y expandida.

Las septomaxilas son delgadas y presentan forma de U. Los nasales son anchos y están separados medialmente; se superponen al esfenotmoides y tienen un proceso maxilar definido que no alcanza el maxilar. Los frontoparietales pueden ser individualizados en su mitad anterior, donde la fontanela frontoparietal permanece abierta; posterior-

mente están fusionados y confluyen con las cápsulas auditivas y los exoccipitales.

Los maxilares y premaxilares son delicados y edéntulos. Los premaxilares presentan la pars dentalis y pars palatina poco desarrolladas; mientras que el proceso alar es alto y se encuentra orientado hacia delante en un ángulo de 130° aproximadamente. Los maxilares tienen la pars palatina moderadamente desarrollada y la pars facialis frágil y baja. Los vómeres tienen forma semilunar y no presentan dientes ni proceso anterior. El paraesfenoides tiene un proceso cultriforme ancho y trunco y procesos alares cortos. Los pterigoides tienen las tres ramas delgadas. La rama anterior se superpone al maxilar sin alcanzar el plano antorbital, la rama medial no contacta con la cápsula auditiva ni con el paraesfenoides y la rama posterior está firmemente unida a la cápsula auditiva. Los cuadrado-yugales están ausentes y los cuadrados son cartilagosos. Los escamosos tienen la

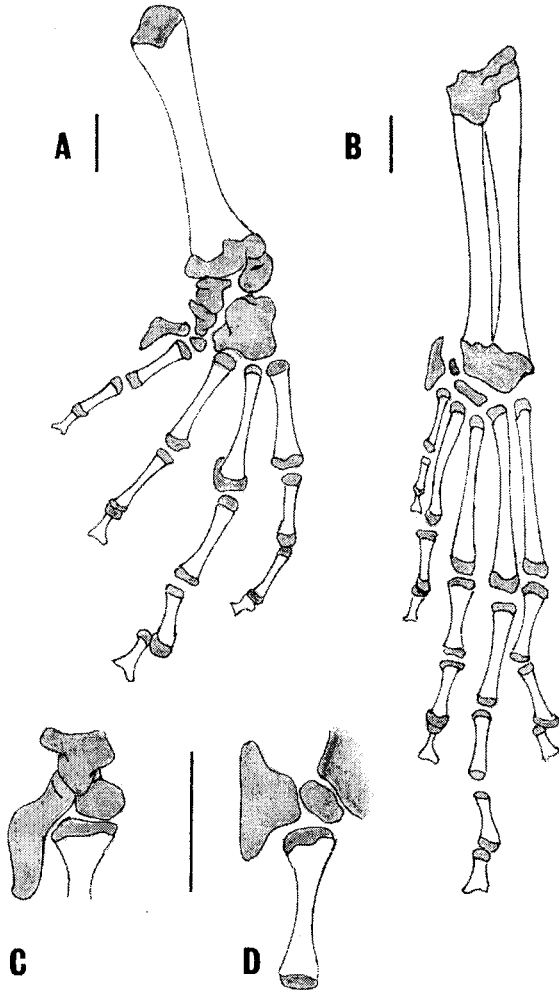


Figura 3. *Allophryne ruthveni*. A. Vista dorsal del zeugopodio y autopodio de la extremidad anterior. B. Vista dorsal del zeugopodio y autopodio de la extremidad posterior. C. Detalle del prepollex. D. Detalle del prehallux. Las áreas grises representan cartílagos. Las barras representan 1 mm.

rama zigomática delgada, la rama ótica moderadamente expandida y la rama ventral forma un ángulo de 75° con el maxilar. El "elemento ótico" está ausente.

Los cartílagos de Meckel están parcialmente cubiertos por huesos dérmicos delicados. No se observa contacto entre anguloesplénial y dental. Los dentales están fusionados a los mentomeckelianos.

La placa hiodea es más ancha que larga (Fig. 1C). Los hiales carecen de proceso an-

terior. El proceso anterolateral es redondeado y el proceso posterolateral es aguzado.

La cintura pectoral es arcífera (Fig. 2A). El omosternón se encuentra ausente. Los epicoracoides presentan una amplia zona de superposición medial sin fusión. Las clavículas son delgadas, se curvan medialmente y no se encuentran fusionadas con escápulas ni coracoides. Los coracoides son más fuertes que las clavículas y se ubican perpendiculares al eje longitudinal. Las escápulas presentan dos cabezas. El

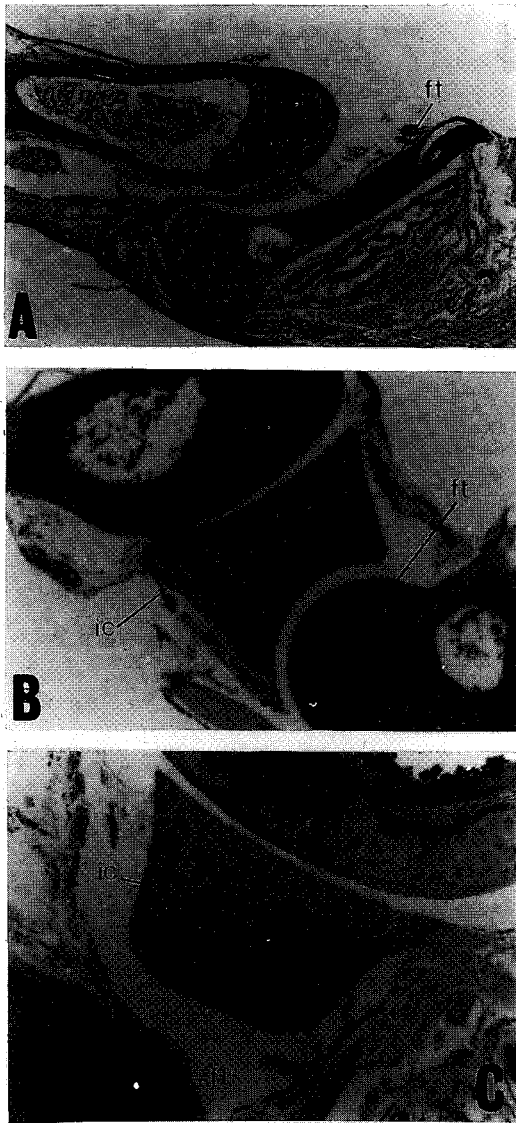


Figura 4. Cortes histológicos sagitales de los extremos digitales del cuarto dedo de la extremidad posterior en algunos anuros. A. *Allophryne ruthveni*, no se observan elementos intercalares entre las dos últimas falanges. B. *Hyla andina*, elemento intercalar cartilaginoso. C. *Scinax fuscovarius*, elemento intercalar cartilaginoso. Abreviaturas: ft, falange terminal; ic, intercalar.

esternón es más largo que ancho, con algunas áreas mineralizadas. Los cuernos epicoracoides están presentes aunque no exhiben continuidad con los elementos de la cintura.

La cintura pélvica es delgada y presenta el pubis cartilaginoso (Fig. 2B). El ilion es alargado y ligeramente curvo, presenta sección cilíndrica sin crestas y se extiende más allá

de la articulación ilio-sacra. La articulación ilio-sacra se encuentra reforzada por la presencia de un ligamento que se origina en el ilion y se inserta dorsalmente en la porción proximal del proceso transversario. Este tipo de articulación ilio-sacra corresponde al tipo IIA descrito por Emerson (1979). En el isquion, la prominencia dorsal y protuberancia son ba-

jas y la expansión acetabular ventral es recta.

La columna vertebral está formada por ocho vértebras presacras, el sacro y el urostilo (Fig. 2C). Las vértebras son procelas y los arcos neurales no están imbricados. Los procesos transversos presacros son cortos y delgados, decrecen en longitud posteriormente y se orientan hacia adelante en las vértebras VII y VIII. El sacro presenta los procesos transversos expandidos con epífisis cartilaginosas bien desarrolladas. La articulación sacro-urostilo es bicondilar. El urostilo presenta una cresta sagital baja.

Los huesos largos de las extremidades presentan epífisis cartilaginosas (Fig. 3A, B). El carpo y el tarso también son cartilaginosos. El carpo está formado por el ulnar, radial, carpal distal 5-4-3, carpal distal 2, Elemento Y y prepollex. Está configuración del carpo corresponde al Tipo C descrito por Fabrezi (1992) para la mayoría de los Neobatrachia. El prepollex está formado por una pieza alargada que articula con el Elemento Y (Fig. 3C). La fórmula falangeal es 2-2-3-3. El tarso está formado por el tibial, fibular, tarsal distal 3-2, Elemento Y y el prehallux; mientras que el tarsal distal 1 está ausente. El prehallux consiste de una sola pieza cuneiforme (Fig. 3D). La fórmula falangeal es 2-2-3-4-3.

Los dedos presentan falanges terminales en forma de T. Los elementos intercalares están ausentes (Fig. 4). La articulación de las dos falanges distales se observa entre la superficie ventral de la falange terminal y la superficie dorsal de la penúltima falange, existiendo una superficie de superposición entre ambas falanges. De esta manera, el eje longitudinal del dedo se quiebra distalmente (Fig. 5).

Miología

El origen del músculo depresor de la mandíbula, escasamente ensanchado, se ubica en la rama ótica del escamoso (Fig. 6A).

El músculo omohyoideo es delgado (Fig. 6B) y el músculo hyogloso se inserta sobre la superficie ventral del extremo del proceso tirohial (Fig. 6B). Esta condición del músculo hyogloso es la más frecuente entre los anuros, ya que solo en los Bufonidae la inserción

de este músculo muestra características particulares al formar un rodete, ubicándose en la superficie dorsal del extremo del tirohial.

El músculo constrictor de la laringe posterior está presente como en la mayoría de las formas neotropicales, excepto Bufonidae (Fig. 6C).

Los músculos extensores breves profundos de los dedos en la mano y el pie presentan fibras alargadas que se extienden hasta las penúltimas falanges y se insertan lateralmente sobre las falanges terminales por medio de tendones cortos. (Fig. 7). En las manos, los músculos internos tienen fibras más cortas que los externos. Los músculos extensores breves distales de los dedos están ausentes.

Otras observaciones

El órgano de Bidder no fue observado en exámenes microscópicos de disecciones de dos ejemplares machos (MNHCI 1911 y 1912).

El contenido estomacal de un espécimen hembra (MNHN 00539) estaba compuesto exclusivamente de hormigas.

El ejemplar MZUSP 85971 (de Juruena, Estado de Mato Grosso, Brasil, Lat. 12°51'S Long. 58°56'W) representa el registro más austral de distribución conocido para la especie.

Discusión

Lynch & Freeman (1966) afirmaron que: "...The relationships of *Allophryne ruthveni* cannot be understood without a re-analysis of some of the features used as major criteria in frog classification.....". Es posible que esto continúe siendo cierto, aún cuando se ha reunido mayor información para el taxon. En esta discusión confrontamos nuestros datos con la información conocida sobre *Allophryne ruthveni*.

Caracteres de *A. ruthveni*, Hyliidae y Centrolenidae

Lynch & Freeman (1966) sostuvieron que entre las familias reconocidas en ese entonces, *Allophryne* podría ser ubicado en Hyliidae o Dendrobatidae, pero rechazaron las re-

dae o Dendrobatidae, pero rechazaron las relaciones con estos últimos debido a diferencias en la osteología de la cintura pectoral. Ubicaron a *A. ruthveni* tentativamente en Hylidae, aún cuando reconocieron que ello representaba una clasificación no natural por las notables diferencias en la osteología craneana. Más tarde, Duellman (1975) argumentó relaciones entre *A. ruthveni* e Hylidae basándose en que ambos taxa compartían similares características en el sitio de vocalización de los machos y de oviposición.

Ford & Cannatella (1993) propusieron la monofilia de la familia Hylidae sobre la base de una única sinapomorfía; las falanges terminales en forma de garra y discutieron la inclusión de *A. ruthveni* en esa familia descartando los caracteres propuestos por Duellman (1975) ya que no serían exclusivos de estos taxa.

También sobre la base de caracteres osteológicos, Lynch & Freeman (1966) rechazaron las relaciones de *A. ruthveni* y algunos centrolénidos propuestas por Noble (1931), ya que aún cuando Centrolenidae y *A. ruthveni* comparten la presencia de falanges terminales en forma de T, este carácter también está presente en otros anuros (Ford & Cannatella, 1993).

Por otra parte las relaciones con Centrolenidae serían objetadas por otros argumentos. Ford & Cannatella (1993) sugieren que el proceso medial dilatado en el tercer metacarpo es una sinapomorfía bien corroborada de los Centrolenidae que está ausente en *A. ruthveni*. Sanchiz & De La Riva (1993) demostraron que la fusión de tibia y fibula (carácter considerado como sinapomorfía de Centrolenidae no presente en *Allophryne*) es altamente variable en el grupo y no tiene valor macrosistemático. Estos mismos autores sostienen que "Probably the articular surface of this element (proximal and distal), which seem to us extremely elaborate in comparison with other frogs, are better synapomorphies than just the condition of bone fusion". En *Allophryne* estas superficies no presentan ninguna particularidad. Finalmente, el tipo de oviposición de los Centrolenidae (en hojas fuera del agua) es compartido con otros taxa

de anuros (algunas spp. de Hylinae, Phyllo-medusinae, Hyperoliidae, etc.) pero no con *A. ruthveni*, el cual deposita los huevos directamente en el agua (Duellman, 1975).

La evidencia más fuerte para establecer relaciones con Hylidae y Centrolenidae en realidad se centró en la presencia de elementos intercalares en los dedos. Lynch & Freeman (1966) ilustraron el extremo del tercer dedo de la pata de *A. ruthveni*. Sin embargo, el espécimen de la ilustración había sido diafanizado y teñido solo para hueso (aunque también revisaron radiografías de otros especímenes) por lo que la presencia de elementos cartilagosos fue solo una suposición. Ford & Cannatella (1993) llamaron la atención sobre esto al mencionar: "...*A. ruthveni* cannot be characterized as having cartilaginous intercalary elements as are present in hylids and centrolenids....". Si bien en los preparados osteológicos de *A. ruthveni* examinados la ausencia de elementos intercalares fue concluyente, analizamos cortes longitudinales de extremidades digitales de tres hílidos (Fig. 4), incluso de *S. nasicus* cuyos intercalares fracasan en teñirse con Alcian Blue en preparaciones osteológicas, con el objeto de confirmar esta ausencia. A partir de los cortes, también se pone de manifiesto la articulación de las dos últimas falanges (Fig. 5). En especies que no poseen elementos intercalares, la articulación de las falanges determina un eje longitudinal del dedo recto; mientras que en aquellas con intercalares (excepto en Pseudidae) el eje longitudinal se quiebra distalmente por la presencia del intercalar. En *A. ruthveni*, el eje longitudinal del dedo se quiebra distalmente y refleja una condición que a simple vista parece ser similar a la que se observa en formas con intercalares. La ausencia de intercalares en *A. ruthveni* entonces podría ser interpretada como una reducción o pérdida; sin embargo, observaciones en algunos Hylidae indican que la reducción de los intercalares en formas terrestres o fosoriales tiene consecuencias en el alineamiento de las falanges (Paukstis & Brown, 1987), a diferencia de lo que ocurre en *A. ruthveni*.

Recientemente Burton (1998a) señaló que *A. ruthveni* comparte la presencia de un con-

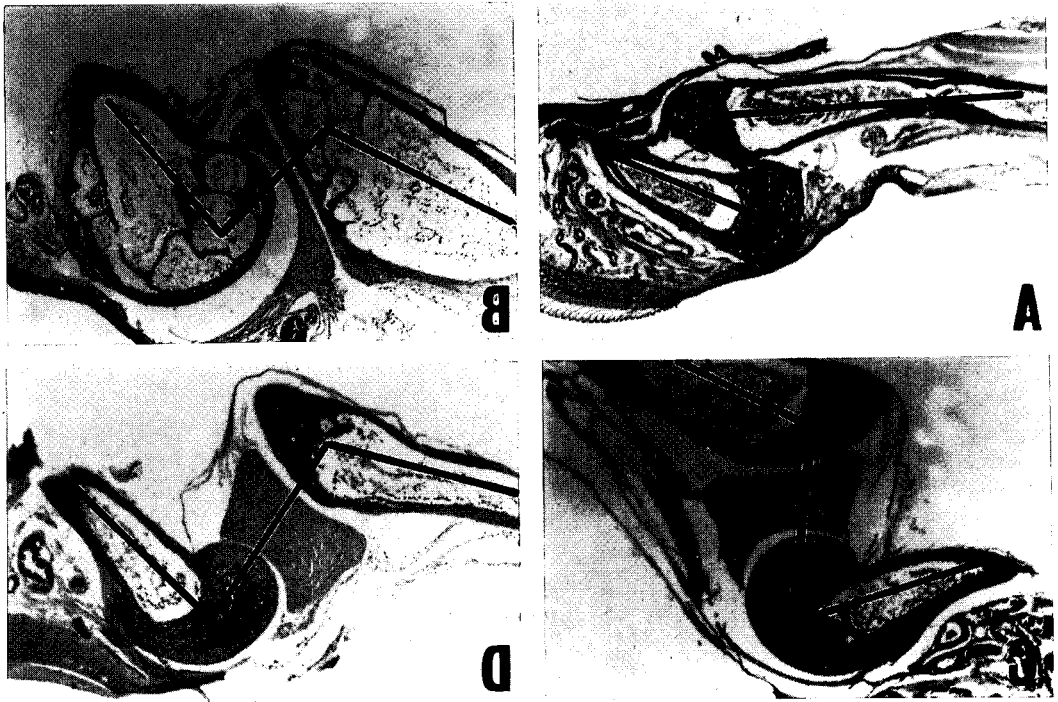


Figura 5. Cortes histológicas sagitales de los extremos digitales del cuarto dedo de la extremidad posterior en algunos anuros mostrando el eje digital. A. *Allophryne ruthveni*. B. *Phyllomedusa sauvagii*. C. *Hyla andina*. D. *Scinax fuscovarius*.

de los dedos con Hylidae, Centrolenidae y Pseudidae. Este conjunto de músculos está asociado con el modo de vida arborícola por lo que el autor propuso un antecesor común para los taxa que lo poseen. No encontramos estos músculos en nuestros análisis miológicos de dos especímenes de *A. ruthveni* pero observamos un notable alargamiento de las fibras de los músculos extensores breves profundos en los dedos de manos y patas. Burton (1998b) describió fibras alargadas de los músculos extensores breves profundos en manos de algunas especies arborícolas o trepadoras de *Eleutherodactylus* pero con fibras más cortas que las observadas en *A. ruthveni*. Burton (1998a) remarcó que el alargamiento de las fibras observado en especies de *Eleutherodactylus* tiene las mismas consecuencias ecológicas que la presencia de los músculos extensores breves distales.

En síntesis, *A. ruthveni* es un anuro arbóreo neotropical que carece de elementos

intercalares y músculos extensores breves distales característicos de los taxa incluidos en el nodo Hylidae-Centrolenidae-Pseudidae.

Caracteres de *A. ruthveni* y Bufonidae

Gaige (1926) al describir *A. ruthveni* lo asignó a Bufonidae, siguiendo la definición de esta familia aceptada en ese entonces (Noble, 1922). Laurent (1986) incluyó a *A. ruthveni* en Bufonidae y lo distinguió del resto por la presencia de intercalares. Dubois (1983) propuso Allophryninae como una subfamilia de Bufonidae. La literatura posterior ignoró estas interpretaciones y no hubo discusión.

La ausencia de órgano de Bidder y la presencia de elementos intercalares pueden haber sido argumentos en contra de las relaciones con los Bufonidae. La primera es una sinapomorfía de la familia (Ford & Cannatella, 1993), aunque algunos géneros como *Truebella* (Graybeal & Cannatella, 1993) y *Melano-*

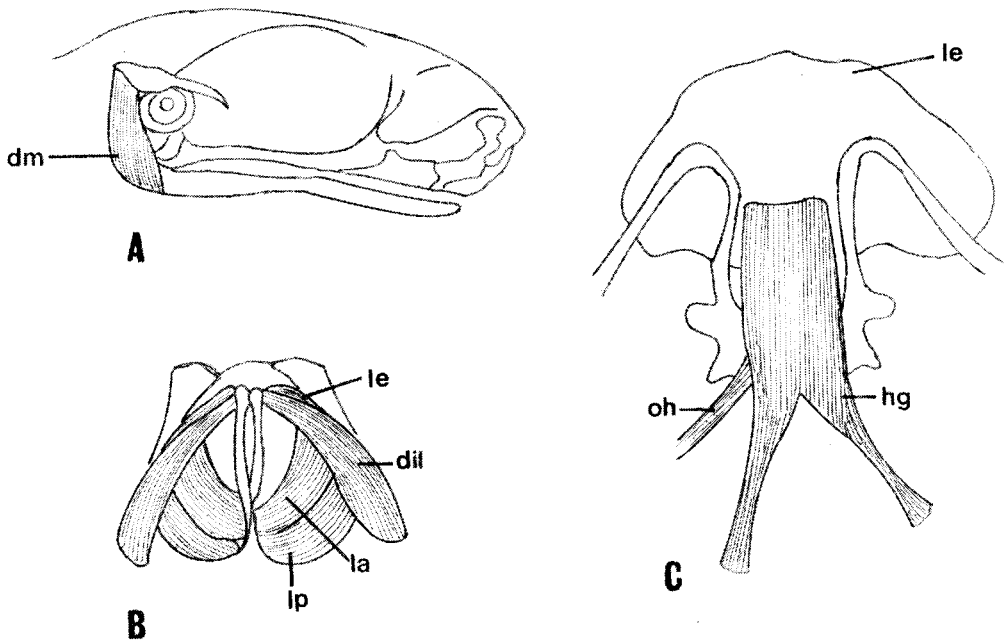


Figura 6. *Allophryne ruthveni*. A. Músculo *depressor mandibulae* (dm). B. Musculatura de la laringe, *constrictor laryngeus posterior* (lp), *constrictor laryngeus lateralis* (le) y *constrictor laryngeus anterior* (la) y dilatador de la laringe (dil). C. Músculos *hyoglossus* (hg) y *omohyoideus* (oh). También se grafica la forma general de la lengua (le).

phryniscus (Echeverría, 1998) no poseen órgano de Bidder. Por otra parte dicho órgano puede desaparecer en la ontogenia (Laurent, 1986) por lo que su ausencia en *A. ruthveni* necesitaría ser corroborada en estudios de ontogenia y un número mayor de especímenes adultos.

La ausencia de dientes es otra sinapomorfía propuesta para Bufonidae que se observa en *A. ruthveni*. Sin embargo, este carácter aparece en *Rhinophrynus*, algunos Dendrobatiidae, Microhylidae y Pipidae (Ford, 1993; Laurent, 1986; Trueb, 1973).

En *A. ruthveni*, el origen del músculo depresor de la mandíbula ubicado en la rama ótica del escamoso, y el ángulo de orientación del escamoso son similares a las condiciones presentes en los Bufonidae (Ford & Cannatella, 1993; Starret, 1968). Sin embargo, la presencia del músculo constrictor posterior de la laringe y la inserción del músculo hyogloso son dos rasgos muy diferentes de

los patrones descritos como sinapomorfías para Bufonidae (Ford & Cannatella, 1993). Finalmente, *A. ruthveni* tiene un músculo omohyoideo débil como en algunas especies de *Bufo* (Trewavas, 1933).

En síntesis, *A. ruthveni* comparte algunos caracteres propuestos como sinapomorfías de la familia Bufonidae.

Caracteres de *A. ruthveni* y otros neobatracios

Algunas características craneales de *A. ruthveni* como la ausencia de cuadrado-yugal y neopalatino, reducción de vómer, cóndilos occipitales ampliamente separados, entre otras, son frecuentes en anuros Neobatrachia (Laurent, 1986; Trueb, 1993). Lo mismo ocurre con caracteres de la columna vertebral (ocho vértebras presacras procélicas, articulación sacrococcygea bicondilar, arcos neurales no imbricados, articulación ilio-sacra

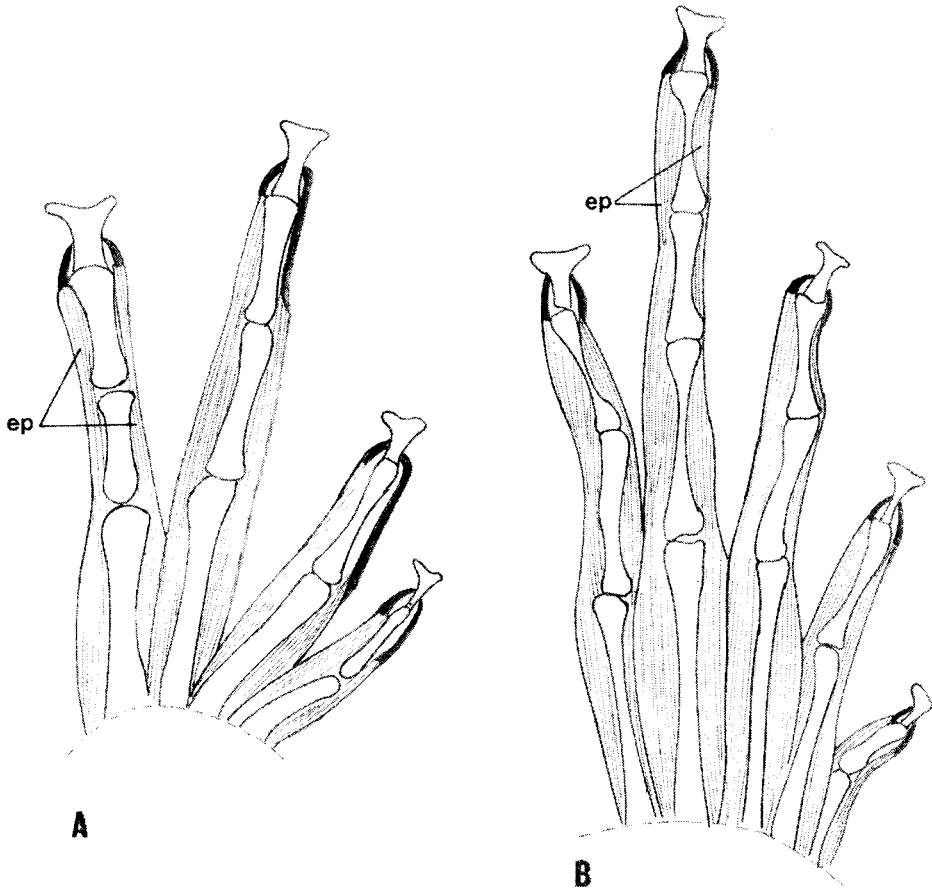


Figura 7. *Allophryne ruthveni*. A. Músculos extensores breves profundos (ep) en los dedos de la mano. B. Músculos extensores breves profundos (ep) en los dedos de la pata.

Tipo IIA) que se observa en Bufonidae, Hylidae, Centrolenidae y Pseudidae (Emerson, 1979; Laurent, 1986; Lynch, 1973; Trueb, 1973).

En la mayoría de los Bufonidae el omosternón se encuentra ausente excepto en algunos géneros africanos y especies relacionadas a *Bufo hematiticus* (Graybeal & Cannatella, 1995). El omosternón también está ausente en Centrolenidae y está reducido en algunos Hylidae (Laurent, 1986).

La morfología carpal es similar a la observada en la mayoría de los Neobatrachia (Fa-

brezi, 1992). En el tarso la ausencia del tarsal distal 1, no es frecuente entre los anuros (Fabrezi, 1993). Fue observada en *Phrynobatrachus asper*, *P. natalensis* (Ranidae) y *Chiro-mantis rufescens* (Rhacophoridae) (Fabrezi, 1993) y en *Truebella* (Bufonidae) (Graybeal & Cannatella, 1995).

Las falanges terminales en forma de T aparecen solo en taxa de Neobatrachia (Drewes, 1984; Fabrezi, 1996; Ford, 1993; Ford and Cannatella, 1993; Laurent, 1986; Lynch, 1971; Zweifel, 1985). Noble (1917) describió los cambios ontogénéticos en la

dytes lineatus (como *Leptodactylus lineatus*) desde una condición inicial en forma de T (similar a *Eleutherodactylus*) a una típica falange simple (similar a *Leptodactylus* spp.) como el resultado del alargamiento y reducción de los procesos laterales. Noble (1917) sugirió, al menos para Leptodactylidae, que la condición en forma de T aparece en especies generalizadas. Fabrezi (1996) describió las mismas reducciones ontogenéticas de los procesos laterales en falanges terminales de especies de *Leptodactylus* del grupo *fuscus*, y *Scinax fuscovarius*. En esta última especie, los procesos laterales no se reducen totalmente y se curvan, determinando una morfología final convergente con la falange en forma de garra de otros Hylidae.

El prepollex y el prehallux en *A. ruthveni* son particulares. En la mayoría de los anuros, ambas estructuras están formadas por dos o más piezas esqueléticas (Fabrezi, en prensa). El prepollex y prehallux formados por una sola pieza han sido observados en algunos Arthroleptinae, ya que otros taxa presentan un solo elemento en el prepollex o el prehallux, no en ambos (Fabrezi, en prensa). En anuros neotropicales, Graybeal & Cannatella (1995) señalaron como sinapomorfía de *Truebella* el prepollex formado por un elemento esferoidal. También Alberch & Gale (1985) ilustraron un único elemento prehallítico en extremidades de *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae) y *Didynamis sjoestedti* (Bufonidae).

De las características analizadas en *Allophryne*, algunas que involucran estructuras relacionadas con la locomoción, como ausencia de omosternón, ausencia de tarsal distal 1, falanges terminales en forma de T, prepollex y prehallux formados por una pieza, son llamativas y serían convergentes con rasgos similares presentes en otros taxa. Sin embargo, el eje longitudinal de los dedos quebrado distalmente (con una articulación especial entre las dos últimas falanges) y el alargamiento de las fibras de los músculos extensores breves profundos de los dedos no fueron hasta el momento descritas en otros taxa y podrían representar autapomorfías de *Allophryne*.

CONCLUSIONES

El análisis de los caracteres presentado suma información al conocimiento de *Allophryne* que debería ser considerada en un análisis de sus relaciones con otros neobatracios. Aún cuando nuestros resultados evidencian la inestabilidad de algunas hipótesis durante mucho tiempo aceptadas, solo permiten sostener que existen dos rasgos morfológicos distintivos en *Allophryne* (eje longitudinal del dedo quebrado distalmente, debido a la articulación de las dos falanges distales, y alargamiento de las fibras de los músculos extensores breves profundos de los dedos). Sin embargo, el análisis de las relaciones de *Allophryne* con otros anuros neotropicales necesita todavía un conocimiento más profundo y sólido de los caracteres usados en la macrosistemática de los anuros.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Raymond F. Laurent, Thomas Burton, Rafael de Sá, Marinus Hoogmoed y Ricardo Montero por consejos, críticas y comentarios que mejoraron el trabajo. Magno V. Segalla (Museu de Historia Natural de Capão da Imbuia, Curitiba, Brasil) y Paulo E. Vanzolini (Museu de Zoologia de la Universidad de São Paulo, Brasil) facilitaron el estudio de especímenes de *A. ruthveni*. Angelina A. Chauque preparó las ilustraciones. El apoyo financiero para desarrollar esta investigación proviene del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (PIP 4966) y Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta (Proyecto N° 633).

LITERATURA CITADA

- ALBERCH, P. & E. GALE. 1985. A developmental analysis of an evolutionary trend: Digital reduction in amphibians. *Evolution* 39:8-23.
- BOCK, W. J. & R. SHEAR. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate

- BURTON, T. C. 1998a. Are the distal extensor muscles of the fingers of anurans an adaptation to arboreality? *J. Herpet.* 32:611-617.
- BURTON, T. C. 1998b. Variation in the hand and superficial throat musculature of the neotropical leptodactylid frogs (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 54: 53-72.
- CADWELL, J. P. & M. S. HOOGMOED. 1998. Allophrynidae, *Allophryne*, *A. ruthveni*. *Cat. Amer. Amph. Rept.* 666:1-3.
- DREWES, R. C. 1984. A phylogenetic analysis of the Hyperoliidae (Anura) treefrogs of Africa, Madagascar and Seychelles Islands. *Occ. Pap. California Acad. Sci.* 139:1-70.
- DUBOIS, A. 1983. Classification et nomenclature supragénérique des amphibiens anoures. *Bull. Soc. Linn. Lyon* 52:270-276.
- DUELLEMAN, W. E. 1975. On the classification of frogs. *Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 42:1-15.
- DUELLEMAN, W. E. 1977. Liste der rezenten amphibien und reptilien. Hylidae, Centrolenidae und Pseudidae. *Das Tierreich* 95:1-225.
- DUELLEMAN, W. E. & L. TRUEB. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill Co., New York.
- ECHEVERRIA, D. D. 1998. Aspectos de la reproducción in-vitro y del desarrollo larval de *Melanophryniscus stelzneri* (Weyenbergh, 1875) (Anura, Bufonidae) con comentarios acerca del órgano de Bidder. *Alytes*, 15(4): 158-170.
- EMERSON, S. B. 1979. The ilio-sacral articulation in frogs: form and function. *Biol. Jour. Linn. Soc.* 11:153-168.
- FABREZI, M. 1992. El carpo de los anuros. *Alytes* 10:1-29.
- FABREZI, M. 1993. The anuran tarsus. *Alytes* 11:47-63.
- FABREZI, M. 1996. Las falanges terminales en la clasificación de los anuros. *Cuad. Herp.* 10:1-9.
- FABREZI, M. En prensa. A survey on prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zool. J. Linn. Soc.*
- FORD, L. S. 1993. The phylogenetic position of the dart-poison frogs (Dendrobatidae) among anurans: an examination of the competing hypotheses and their characters. *Ecol. Ethol. Evol.* 5:219-231.
- FORD, L. S. & D. C. CANNATELLA. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7:94-117.
- FROST, D. R. (Ed.). 1985. Amphibians Species of the World. Allen Press and the Association of Systematic Collections, Lawrence, Kansas.
- GAIGE, H. T. 1926. A new frog from British Guiana. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan* 176:1-3.
- GALLARDO, J. M. 1965. A propósito de los Leptodactylidae (Amphibia, Anura). *Pap. Avul. Zool.* 17:77-87.
- GOIN, C. J., O. B. GOIN & C. R. ZUG. 1978. Introduction to Herpetology, 3rd Ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco, California.
- GRAYBEAL, A. & D. C. CANNATELLA. 1995. A new taxon of Bufonidae from Peru, with descriptions of two new species and a review of the phylogenetic status of supraespecific bufonid taxa. *Herpetologica* 51:105-131.
- HOOGMOED, M. S. 1969. Notes on the herpetofauna of Surinam II. On the occurrence of *Allophryne ruthveni* Gaige Amphibia, Salientia, Hylidae) in Surinam. *Zool. Meded.*, 44(5): 76-81.
- HUMASON, G. L. 1972. Animal tissue techniques. 3rd ed. H. Freeman and Co. San Francisco.
- LANGONE, J. A. & M. V. SEGALLA. 1997. Ampliación de la distribución del género *Allophryne* (Amphibia, Anura, Allophrynidae). *Cuad. Herp.* 11:87-88.
- LAURENT, R. F. 1980. Esquisse d'une phylogénèse des Anoures. *Bull. Soc. Zool., France* 104:397-422.
- LAURENT, R. F. 1986. Sous classe des lissamphibiens. Systématique: 594-797. En: P.-P. GRASSÉ & M. DELSOL (Eds.). *Traité de Zoologie, Batraciens*. Tome 14; 1B. Masson. Paris. 828 pp.
- LUTZ, B. 1968. Taxonomy of the Neotropical Hylidae. Pearce Sellards Ser. *Texas*

- Mem. Mus.* 11:1-25.
- LYNCH, J. D. 1971. Evolutionary relationships osteology and zoogeography of leptodactylid frogs. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas* 53:1-238.
- LYNCH, J. D. 1973. The transition from archaic to advanced frogs: 133-182. En: J. L. VIAL (Ed.). *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri Press. Columbia.
- LYNCH, J. D. & H. L. FREEMAN. 1966. Systematic status of South American frog, *Allophryne ruthveni* Gaige. *Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist.* 17:493-502.
- NOBLE, G. K. 1917. The systematic status of some batrachians from South America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 37:793-815.
- NOBLE, G. K. 1922. The phylogeny of the Salientia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 46: 1-87.
- NOBLE, G. K. 1931. *The Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York.
- PAUKSTIS, G. L. & L. E. BROWN. 1987. Evolution of the intercalary cartilage in chorus frogs, genus *Pseudacris* (Salientia: Hylidae). *Brimleyana* 13: 55-61.
- RIVERO, J. A., J. A. LANGONE & C. M. PRIGIONI. 1986. Anfibios anuros colectados por la expedición del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo al Río Caura, Estado de Bolívar, Venezuela; con la descripción de una nueva especie de *Colostethus* (Dendrobatidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 11:1-15.
- SANCHIZ, B. & I. DE LA RIVA. 1993. Remarks on the tarsus of centrolenid frogs. *Graeclisia*, 49:115-117.
- SAVAGE, J. M. 1973. The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions: 351-445. En: J. L. VIAL (Ed.). *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. University of Missouri. Columbia.
- SAVAGE, J. M. 1986. Nomenclatural notes on the Anura. *Proc. Biol. Soc. Washington* 99:42-45.
- STARRET, P. H. 1968. The Phylogenetic Significance of the Jaw Musculature in Anuran Amphibians. Ph.D. Dissertation, Univ. Michigan. Ann Arbor.
- TREWAVAS, E. 1933. The hyoid and larynx of the Anura. *Trans. Royal Phil. Soc. London* 222:401-527.
- TRUEB, L. 1973. Bones, frogs, and evolution: 65-132. En: J. L. VIAL (Ed.). *Evolutionary Biology of the Anurans: Contemporary Research on Major Problems*. Univ. Missouri. Columbia.
- TRUEB, L. 1993. Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia: 255-343. En: J. HANKEN & B. K. HALL (Eds.). *The skull. Patterns of structural and systematic diversity*, Vol.2. Univ. Chicago. Chicago.
- WASSERSUG, R. J. 1976. A procedure for differential staining cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Tech* 51:131-134.
- ZWEIFEL, R. G. 1985. Australian frogs of the family Microhylidae. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 182:265-388.