
VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE LA DENTICIÓN EN ANUROS

MARISSA FABREZI

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

RESUMEN. En los anuros, la condición pedicelada de los dientes se define en una segunda generación dental que se desarrolla en estadios postmetamórficos. La ausencia de dientes pedicelados y la ausencia de dientes ha sido interpretada a partir de una baja tasa de desarrollo que resulta en especies que carecen de dientes o especies con dientes que no presentan una división en corona y pedicelo (primera generación). Sin embargo, una elevada tasa de desarrollo produce dientes con corona y pedicelo continuos por hipercalcificación. En este trabajo se analiza la variación en el número y morfología de los dientes en *Xenopus* y distintas especies de neobatrachios pertenecientes a las familias Arthroleptidae, Hylidae, Hyperoliidae, Leptodactylidae, Pseudidae y Ranidae, considerando aspectos de la diferenciación de los dientes en los ceratophrynos. Algunos juveniles de especies que presentan dientes pedicelados, exhiben una morfología dental similar a los adultos de aquellas especies en las que la condición pedicelada no se define. En otras especies, la ausencia de condición pedicelada es resultado de una temprana y fuerte calcificación de los dientes. La variación observada llama la atención sobre el valor potencial de ampliar la información sobre la ontogenia y morfología de la dentición en anuros.

Palabras clave: dientes pedicelados, anuros, pedomorfosis, peramorfosis

ABSTRACT. Pedicellate teeth in anurans are differentiated in metamorphosed specimens after a first, non-pedicellate dentition. Lack of pedicellate teeth and lack of teeth have been interpreted in ontogenetic terms; low developmental rate produces completely edentate species or teeth without division in crown and pedicel (first teeth generation); whereas a high developmental rate results in hypercalcified teeth where crown and pedicel are continuous because the dividing zone is calcified. Teeth number and morphology was studied in species of *Xenopus*, and some neobatrachian taxa belonging to Arthroleptidae, Hylidae, Hyperoliidae, Leptodactylidae, Pseudidae, and Ranidae. Besides, differentiation of teeth in ceratophrynes was included. Young specimens of species with pedicellate teeth have non-pedicellate teeth, similar to those adults of other species where the pedicellate condition does not differentiate. Other species lack of pedicellate dentition because there is a fast and strong calcification of teeth. The observed variation call to pay attention to the potential use of the ontogenetic and morphological information that could provide the anuran dentition.

Keywords: pedicellate teeth, anuran, pedomorphosis, peramorphosis

INTRODUCCIÓN

Aún cuando la filosofía de la clasificación ha sido enriquecida con el aporte de la sistemática filogenética, es evidente que los grandes enigmas de las relaciones interfamiliares e intrafamiliares en algunos grupos de Anuros se mantienen sin definición (Ford y Cannatella, 1993). Emerson *et al.* (2000) destacaron la necesidad de incorporar una cantidad mayor de información molecular en grupos tradicionalmente con-

flictivos, pero también señalaron la importancia de los caracteres morfológicos en todos los niveles jerárquicos de una clasificación. Aparentemente, el aporte de la morfología a la clasificación de los anuros se encuentra disminuido por el hecho de que algunas generalizaciones llevan a ignorar a determinadas estructuras cuya variación no llama la atención.

Por ejemplo, con el análisis de los dien-

tes pedicelados de los anfibios actuales, Parsons y Williams (1962) no solo aportaron un argumento muy sólido a la discusión de la monofilia de Lissamphibia sino también presentaron una exuberante revisión de la variación de la dentición en numerosas taxa. Más tarde, Greven y Laumeier (1987) y Greven (1989) profundizaron este estudio destacando entre las características variables, la presencia de verdaderos dientes en formas larvales de Urodela, la variación de la condición pedicelada en la ontogenia y la variación en el número de cúspides de la dentición en los Lissamphibia. Sin embargo, en los anuros los distintos aspectos de la dentición han sido poco explorados.

La variación filogenética de caracteres relacionados con la dentición se conoce en determinados grupos (Reig y Limeses, 1963; Lynch, 1971; Cannatella, 1985; Cannatella y Trueb, 1988; Cocroft, 1994; Maglia, 1998). Shaw (1989) y Shaw y Ellis (1989), consideraron los caracteres estructurales de los dientes no pedicelados de *Hemiphractus proboscideus* y observaron la existencia de un par de pequeños tubérculos mesiales y distales al ápice del diente, tradicionalmente considerado monocúspide en esta especie. Con respecto a la literatura sobre el desarrollo de la dentición en los anuros, algunos trabajos mencionaron el momento de la diferenciación de los dientes maxilares y premaxilares (por ejemplo, Trueb, 1966; de Sá, 1988; Wiens, 1989; Trueb y Hanken, 1992; Púgener y Maglia, 1997; Wild, 1997; 1999; Maglia y Púgener, 1998) y muy pocos analizaron su ontogenia (Smirnov y Vasil'eva, 1995; Vasil'eva, 1997). Smirnov y Vasil'eva (1995) compararon la diferenciación de los dientes en *Pelobates fuscus*, *Pyxicephalus adspersus* y *Pipa carvalhoi* y establecieron los patrones de diferenciación de los típicos dientes pedicelados y de aquellos que no presentan la condición pedicelada. Estos autores encontraron claras evidencias sobre el papel del desarrollo y en particular de ciertos procesos de heterocronía en el origen de la variación de los dientes, ya que la ontogenia de la dentición implica al menos dos generaciones de dientes; a) una primera generación que no exhibe la condición pedicelada, caracterizada por procesos de calcificación que se inician

en el ápice del germen dental, se extienden hacia la base y finalmente anquilosan el diente en el maxilar o premaxilar; b) una segunda generación (y las que le suceden), correspondiente a la condición pedicelada, en la que cada germen dental presenta dos centros de calcificación que progresan independientemente (pedicelo basal y corona distal) y se mantienen separados por una zona de debilidad no calcificada. Así, la ausencia de dientes pedicelados en algunos taxa puede ser el resultado de una baja tasa de desarrollo (pedomorfosis) de la segunda generación de dientes o un incremento en el desarrollo por hipercalcificación (peramorfosis) de la segunda y posteriores generaciones dentales que incluyen un estado transitorio de la condición pedicelada que no se observa en el diente definitivo (Smirnov y Vasil'eva, 1995).

Una variación importante de la dentición de los anuros es su frecuente ausencia en taxa no relacionados. Por ejemplo en Pipidae (Trueb y Cannatella, 1986; Cannatella y Trueb, 1988), *Rhinophrynus dorsalis* (Trueb *et al.*, 2000), algunos Limnodynastinae, Myobatrachinae, Leptodactylidae, Dendrobatidae, Microhylidae, Arthroleptidae y Ranidae (Lynch, 1971; Laurent, 1986) y Bufonidae, Brachycephalidae, Rhinodermatidae, Allophrynidae y Hemisotidae (Laurent, 1986; Ford y Cannatella, 1993). La ausencia de dientes en algunos grupos puede ser asociada a procesos heterocronicos que implican una baja tasa de desarrollo concomitante con la reducción del tamaño y la interrupción de los últimos pasos en la diferenciación de huesos craneales de origen dérmico (Trueb, 1993) aunque esta interpretación no puede ser generalizada ya que existen formas edéntulas hiperosificadas (por ejemplo Brachycephalidae o Bufonidae). Por otra parte, la constante presencia de dientes en taxa basales (Leiopelmatanura, Discoglossanura y Bominanura) y Pelobatoidea (Cannatella, 1985) y en la mayoría de los neobatracios arborícolas, como el grupo Hylidae-Pseudidae-Centrolenidae y las familias Hyperoliidae y Rhacophoridae (Laurent, 1986) necesita de un gran volumen de información para interpretar su significado.

La variación de la dentición en los anu-

ros puede revelar aspectos particulares que juegan un papel fundamental en la ecología y diversificación de los taxa (Smirnov y Vasil'eva, 1995), pero todavía no ha recibido suficiente atención que permita abordarlos. En el presente trabajo se presenta un conjunto de observaciones sobre la morfología de los dientes en algunos anuros con el objeto de destacar su valor potencial para estudios comparados que enfoquen la variación morfológica y sus consecuencias en la diversificación de los taxa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron preparados osteológicos de especímenes adultos y secuencias larvales de distintas especies de anuros. La lista de especies analizadas y sus respectivos números de inventario se detallan en el Apéndice I. Se indican los casos en que los preparados estudiados correspondían a esqueletos secos o transparencias con coloración sólo para hueso. Cuando no se hace mención, los preparados corresponden a transparencias con coloración diferencial para cartílago y hueso según el protocolo descrito por Wassersug (1976). Los estadios larvales fueron identificados mediante la tabla de Gosner (1960).

Los preparados se analizaron en lupa binocular y las fotografías se obtuvieron con cámara fotográfica adaptada a la lupa.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los dientes definitivos de *Xenopus muelleri* y *X. wittei* se caracterizan por estar completamente calcificados y anquilosados a la mandíbula (Fig. 1). No exhiben la condición pedicelada al no existir una zona de debilidad que separe corona y pedicelo. Son monócúspides con alguna curvatura en los dientes próximos a la articulación maxilar-premaxilar (Fig. 1a). Entre los dientes definitivos, se ubican dientes de reemplazo incompletamente calcificados y todavía no fusionados a los huesos maxilar o premaxilar y gérmenes dentales en lagunas de reabsorción del lado lingual de la base de los dientes funcionales. El número de dientes

en *X. muelleri* (n=3) varía de 7 a 9 en el premaxilar y de 20 a 25 en el maxilar; en *X. wittei* (n=3) hay 4 a 8 dientes en el premaxilar y 14 a 18 en el maxilar. Las características monócúspides de los dientes de *Xenopus* han sido señaladas en numerosos trabajos al igual que la ausencia de condición pedicelada (Parsons y Williams, 1962; Cannatella y Trueb, 1988; Smirnov y Vasil'eva, 1995, entre otros). La ausencia de dientes pedicelados en *Xenopus* spp., *Pipa carvalhoi*, y *P. arrabali* fue considerada derivada entre los Pipidae (Cannatella y Trueb, 1988) y también una condición que refleja una baja tasa de desarrollo somático (Smirnov, 1994); aunque Trueb y Cannatella (1986) marcaron diferencias entre los dientes de algunas especies de *Pipa*. Las características de los dientes de *Xenopus* spp. corresponden a la primera generación de dientes descrita en *Pipa carvalhoi* (Smirnov y Vasil'eva, 1995). Tanto en *X. laevis* (Trueb y Hanken, 1992) como en *P. carvalhoi* (Smirnov y Vasil'eva, 1995) los dientes se diferencian en estados metamórficos avanzados. En general, los Pipidae carecen de lengua y excepto en las formas antes citadas, la dentición maxilar y premaxilar también está ausente. Sokol (1969) sugirió que el mecanismo de ingestión de presas en los pípidos adultos es el transporte a través de la corriente de agua como en las larvas. Sin embargo, Tinsley *et al.* (1996) describieron en *Xenopus* el empleo combinado de las mandíbulas dentadas y las extremidades anteriores para sostener la presa y las extremidades posteriores para desgarrarla. Esto sugiere, al menos para las especies de *Xenopus*, una importancia funcional de la dentición.

Cannatella (1985) señaló como característica primitiva de los anuros –y salamandras y cecilias– la presencia de dientes pedicelados, romos y bicúspides y encontró una ligera curvatura y alargamiento de los dientes (aún conservando la condición pedicelada y la morfología bicúspide) en *Bombina*, *Barbourula* y *Limnodynastes*. La presencia de dientes pedicelados es característica de los Leipelmatanura, Discoglossanura, Bombinanura y Pelobatoidea (Cannatella, 1985) y entre estos últimos la variación en número ha sido utilizada en un análisis filogené-

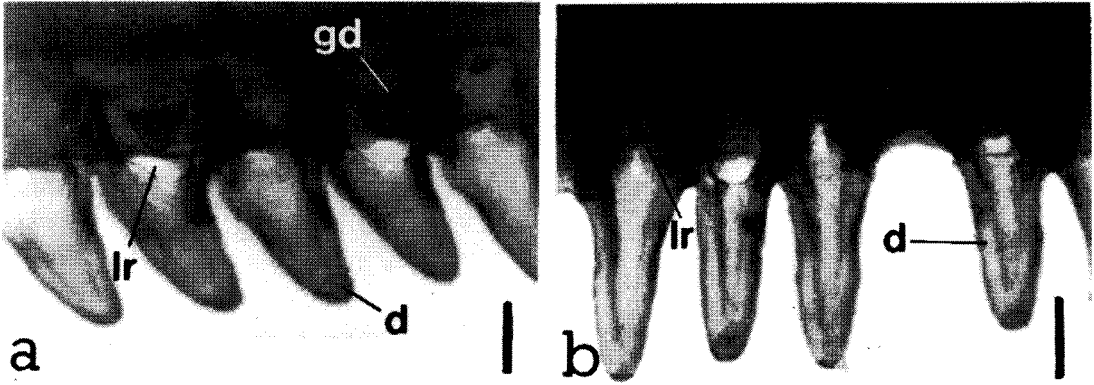


Figura 1. Dientes monocúspides en *Xenopus* spp. en los que no se observa zona de debilidad. a. *X. muelleri*, dientes maxilares anteriores ligeramente curvos en dirección lingual. b. *X. wittei*, dientes maxilares anteriores rectos. Abreviaturas: d: diente; gd: germen dental, lr: laguna de reabsorción. Las barras representan 1mm.

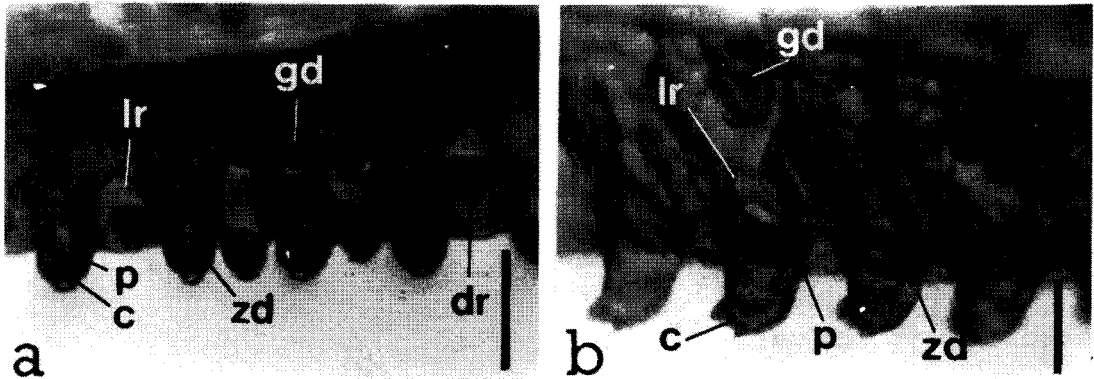


Figura 2. Dientes pedicelados. a. *Scinax fuscovarius*, dientes bajos con coronas romas. b. *Pseudis paradoxa*, dientes con coronas bicúspides, sin evidente línea de debilidad. Abreviaturas: c: corona, dr: diente de reemplazo, p: pedicelo, zd: zona de debilidad, otras abreviaturas como en la Figura 1. Las barras representan 1mm.

tico (Maglia, 1998). Greven y Laumeier (1987) señalaron que la variación morfológica, relativa a las proporciones generales de corona y pedicelo, también ocurren a nivel genérico.

La dentición en *Scinax fuscovarius* (Fig. 2a) e *Hyla andina* se caracteriza por su condición pedicelada, que se observa en dientes completamente anquilosados a los huesos maxilares y premaxilares, en dientes de reemplazo ubicados entre los dientes bien desarrollados y en los gérmenes dentales situados en lagunas de reabsorción. El pedicelo es corto y ancho en *S. fuscovarius* y

alto en *H. andina*; mientras que la corona es baja, roma e irregular (sin cúspides notables) en *S. fuscovarius* y con dos cúspides evidentes en *H. andina*. Los dientes maxilares varían entre 38 a 42 en *S. fuscovarius* (n=3) y 50 a 52 en *H. andina* (n=4); los premaxilares llevan entre 9 y 10 dientes en *S. fuscovarius* y 14 y 15 en *H. andina*. La dentición de *Pseudis paradoxa* (n=1) exhibe dientes en distintos estados de desarrollo; algunos están bien calcificados y fusionados al hueso, hay dientes de reemplazo y gérmenes en lagunas (Fig. 2b). En los dientes fusionados al hueso, la condición pedicelada

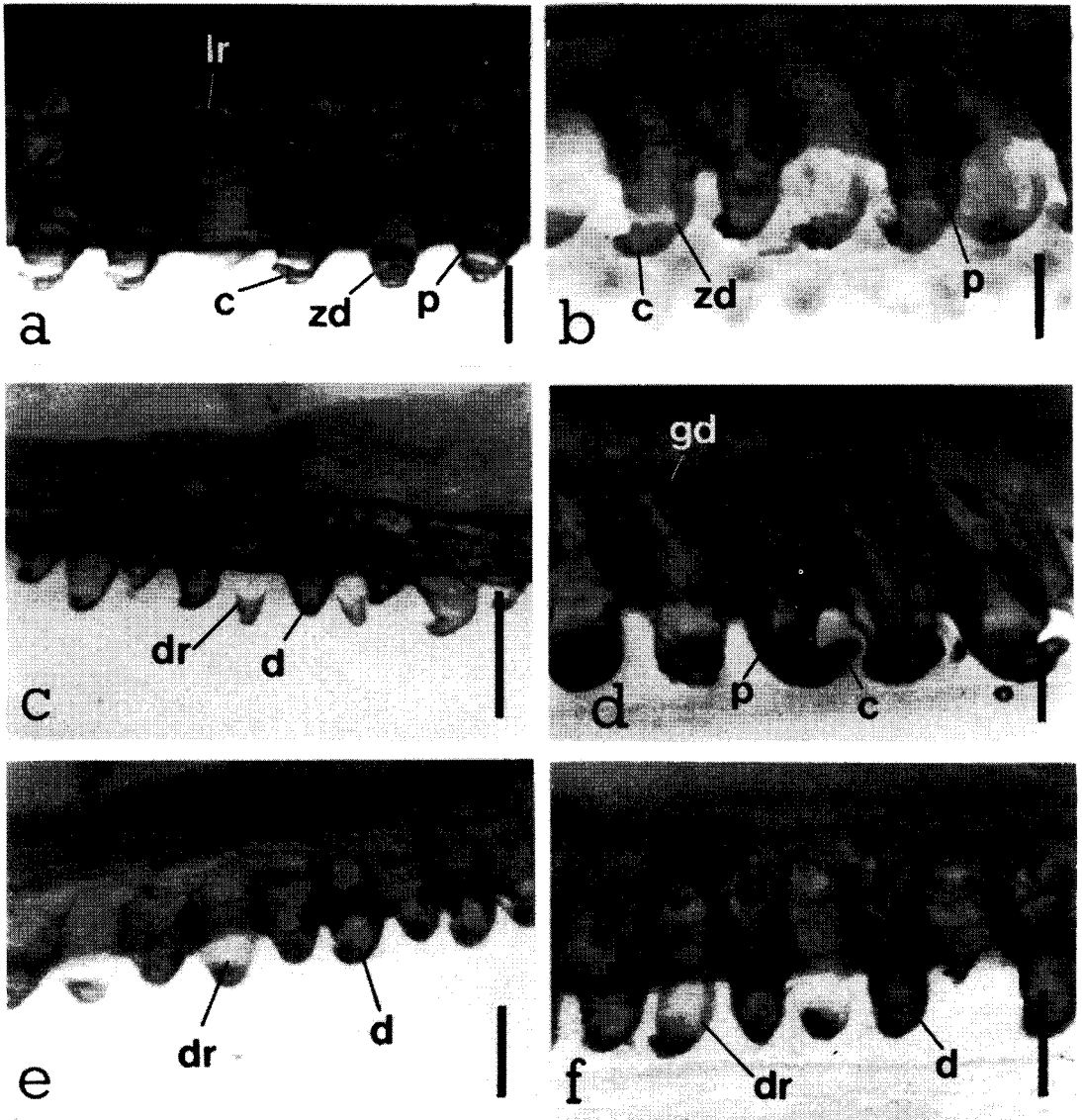


Figura 3. a. *Phlyctimantis verrucosus*, dientes con coronas bajas y bicúspides con una notable zona de debilidad. b. *Arthroleptis adolfriederici*, dientes con coronas bicúspides y curvadas en dirección lingual. c. *A. stenodactylus*, dientes no pedicelados de primera generación en espécimen postmetamórfico. d. *Phrynobatrachus asper*, dientes pedicelados con pequeñas coronas monocúspides en espécimen adulto. e. *P. asper*, dientes no pedicelados de primera generación en espécimen juvenil. f. *P. sulfureogularis*, dientes no pedicelados en espécimen adulto. Abreviaturas como en las figuras 1 y 2. Las barras representan 1mm.

no es tan evidente ya que la línea de debilidad que separa corona y pedicelo es apenas distinguible. La corona presenta una fuerte curvatura hacia el lado lingual con su extremo bífido e irregular. Los dientes maxilares varían entre 33-37 y los premaxilares entre 9 y 10.

En *Phlyctimantis verrucosus* (Fig. 3a) se observan dientes fusionados al hueso, de reemplazo y gérmenes dentales, que exhiben una clara condición pedicelada con una corona bicúspide baja y redondeada y un pedicelo corto y robusto. Su número varía entre 48-54 (n=3) en el maxilar y 11-14

(n=4) en el premaxilar.

En ciertos *Arthroleptinos* analizados los dientes están ausentes (*Cardioglossa* spp. y algunas de *Arthroleptis*, antes consideradas como género *Schoutedenella*, Laurent, 1986). En *Arthroleptis adolfifriederici* (Fig. 3b), los dientes anquilosados a los huesos de la mandíbula, los de reemplazo y los gérmenes dentales presentan una evidente zona de debilidad que separa el pedicelo de una corona bicúspide y curvada hacia el lado lingual. El número de dientes maxilares (n=3) varía entre 23 y 33 y los premaxilares (n=3) entre 5 y 9. En un espécimen postmetamórfico de *A. stenodactylus* (Fig. 3c), los dientes no son pedicelados y se presentan completamente calcificados. El número de dientes maxilares es de 17 y en el premaxilar se observan 5. La condición de *A. stenodactylus* podría ser atribuida a la primera generación dental de Smirnov y Vasil'eva (1995), semejante a la de los adultos de *Xenopus*.

La morfología dental en algunas especies de petropedetinos es variable. El adulto de *Phrynobatrachus asper* (Fig. 3d) presenta dientes pedicelados, con una pequeña corona monocúspide aguzada y curvada en dirección lingual. También se observan dientes de reemplazo no anquilosados a huesos y gérmenes dentales entre los dientes definitivos. Los dientes fusionados al hueso son entre 21 y 23 en el maxilar (n=1) y 7 u 8 en el premaxilar (n=1). En ejemplares juveniles los dientes corresponden a la primera generación, sin evidencias de una condición pedicelada (Fig. 3e). En especímenes adultos de *Phrynobatrachus sulfureogularis* (Fig. 3f) los dientes no parecen presentar una zona de debilidad que separe corona y pedicelo. Los dientes son aguzados, curvos en dirección lingual y su número varía en los maxilares entre 28 y 30 (n=2) y en los premaxilares 4-7 (n=2).

En *Raninae* la condición pedicelada es notable en dientes anquilosados de *Conraua crassipes* (Fig. 4a) y *Rana (Hoplobatrachus) occipitalis* (Fig. 4b). En estas especies el pedicelo es relativamente alto y la corona bicúspide presenta una fuerte curvatura en dirección lingual. El número de dientes maxilares varía entre 22 y 24 en *C. crassipes* (n=1) y 55-56 en *R. occipitalis*

(n=1). Los dientes del premaxilar varían entre 4-6 en *C. crassipes* (n=1) y 12 en *H. occipitalis* (n=1). A diferencia, *Aubria subsigillata* (Fig. 4c) presenta dientes muy altos, monocúspides, calcificados, con una zona de debilidad difusa y curvados en dirección lingual. En esta especie (n=1) los dientes maxilares presentan un número de entre 37-40 y los premaxilares entre 8 y 9.

La condición no pedicelada en los dientes de los ceratophrynos ha sido señalada en varios trabajos (Reig y Limeses, 1963; Smirnov y Vasil'eva, 1995; Wild, 1997, 1999, entre otros). Tanto *Ceratophrys cranwelli* (Fig. 4d y e) como *Lepidobatrachus laevis* (Fig. 4f) y *L. llanensis* presentan dientes monocúspides, altos, aguzados y curvos en dirección lingual, con apariencia de colmillos en *Ceratophrys*, o más rectos, semejantes a púas en *Lepidobatrachus* spp. En la dentición de los ceratophrynos llama la atención la extensiva calcificación de los dientes, incluso de los dientes de reemplazo, los cuales son muy numerosos y se encuentran ubicados entre dientes completamente anquilosados a los huesos. Los gérmenes dentales de la primera generación se diferencian y calcifican al comenzar la metamorfosis, antes que los esbozos de los maxilares comiencen a calcificarse y se anquilosan rápidamente a estos huesos (Fig. 5). De hecho al finalizar la metamorfosis maxilares y premaxilares presentan una dentición abundante, con dientes completamente calcificados y anquilosados a los huesos. Los especímenes juveniles postmetamórficos y adultos no exhiben centros de calcificación distintivos en los dientes que impliquen una condición pedicelada transitoria hecho que lleva a pensar que en los ceratophrynos no se diferencia la segunda generación de dientes. El número de dientes maxilares varía entre 23 y 35 (n= 7) en las especies de *Lepidobatrachus (asper, llanensis y laevis)*, un promedio de 31 en *Ceratophrys* (Wild, 1997; este trabajo) y alrededor de 30 en *Chacophrys pierotti* (Reig y Limeses, 1963). En los premaxilares, el número de dientes varía entre 6 y 11 en las especies de *Lepidobatrachus* (n=7), un promedio de 10 en *Ceratophrys* (Wild, 1997; este trabajo) y 7 en *C. pierotti* (Reig y Limeses, 1963).

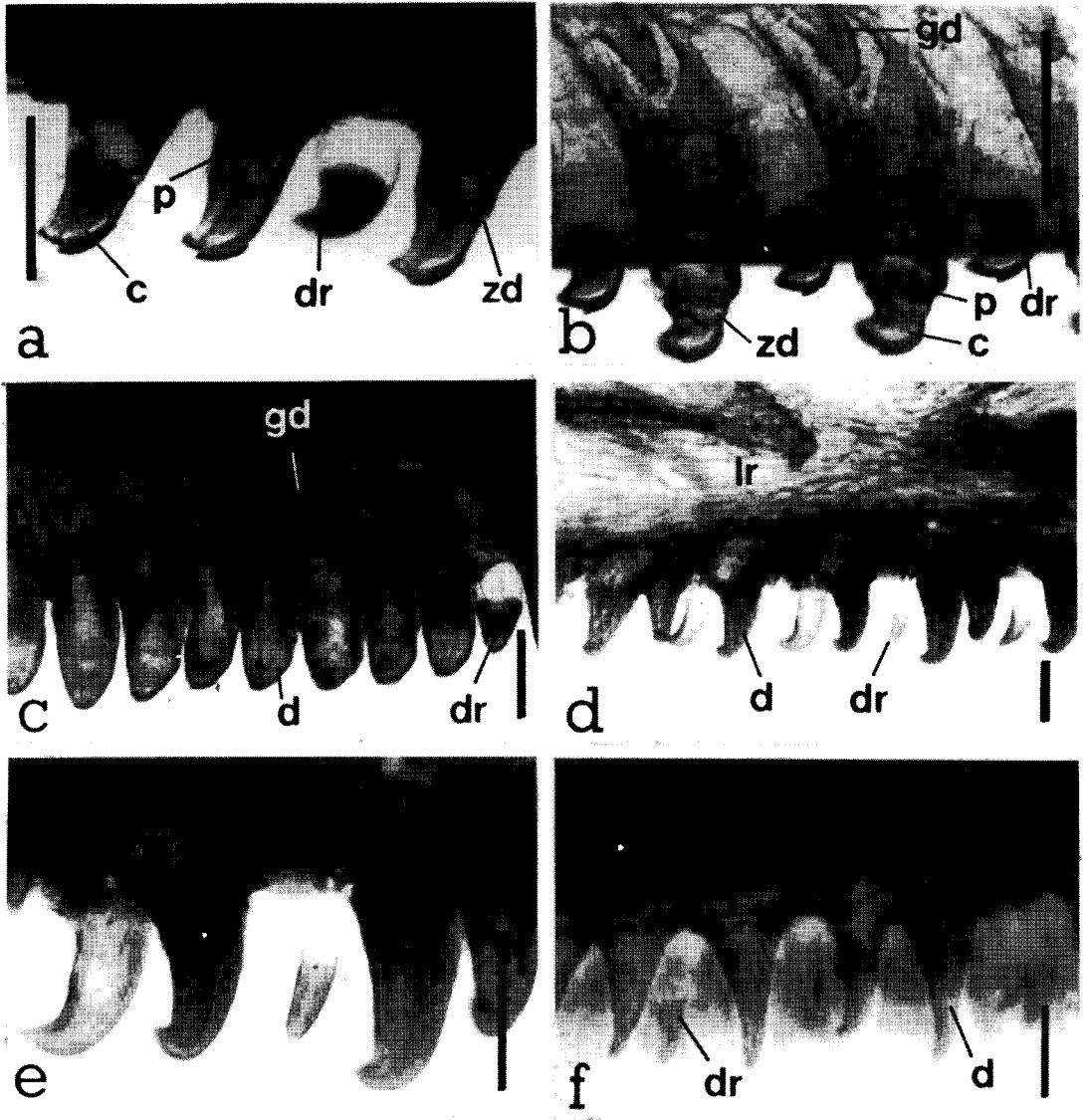


Figura 4. a. *Conraua crassipes*, dientes pedicelados, altos y curvos en dirección lingual con coronas bicúspides. b. *Rana (Hoplobatrachus) occipitalis*, dientes pedicelados con coronas bicúspides en espécimen subadulto. c. *Aubria subsigillata*, dientes altos y monocuspides, con una muy poco evidente zona de debilidad. d. *Ceratophrys cranwelli*, dientes no pedicelados, con una sola cúspide muy aguzada y curva en dirección lingual e. Mayor detalle de d. f. *Lepidobatrachus laevis*, dientes no pedicelados, rectos y monocuspides. Abreviaturas como en las Figuras 1 y 2. Las barras representan 1mm.

La presencia o ausencia de condición pedicelada, la variación en el número, las proporciones relativas de corona y pedicelo, curvatura del diente y la presencia de una o dos cúspides podrían ser elementos significativos que en análisis intra e intergenéricos revelen algunas relaciones filogené-

ticas. Una característica llamativa de algunos juveniles (*Arthroleptis stenodactylus*, *Phrynobatrachus asper*) o adultos de especies de pequeño tamaño (*Phrynobatrachus sulfureogularis*) es la ausencia de condición pedicelada. Esta ausencia en el caso de los juveniles puede ser interpretada como la

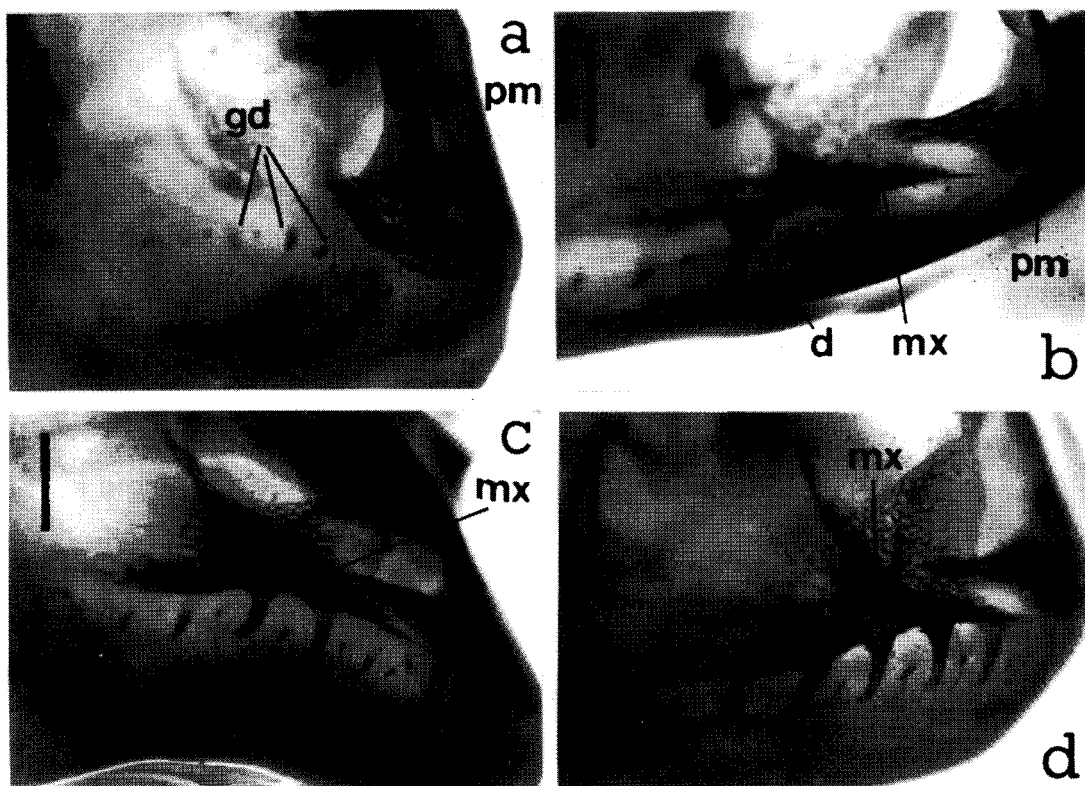


Figura 5. Diferenciación de la primera generación dental durante la metamorfosis de *Ceratophrys cranwelli*. a. Al comenzar la metamorfosis (estadio larval 42), los esbozos de los premaxilares se encuentran presentes, al igual que los primeros gérmenes dentales premaxilares y maxilares. La calcificación de los gérmenes comienza en el ápice y se extiende hacia la base. b. En el estadio 43, inmediatamente después de la diferenciación del esbozo del maxilar, comienzan a anquilosarse los primeros gérmenes dentales a medida que su calcificación progresa en dirección proximal. c. Se observa la diferenciación de la pars facialis del maxilar y un progresivo aumento en la calcificación y tamaño de los dientes en el estadio 44. d: Antes de finalizar la metamorfosis, en el estadio 45, se observa un mayor número de dientes anquilosados al maxilar y una mayor extensión de la calcificación de gérmenes todavía no fusionados. Las barras representan 1mm.

presencia de la primera generación de dientes, mientras que adultos parecería ser acertada la hipótesis de un desarrollo lento o incompleto de la dentición con la aparición tardía o ausencia de dientes de la segunda generación. Aquí se puede plantear un enfoque interesante de ciertos rasgos del desarrollo de la dentición muy poco explorados. Vasil'eva (1997) comparó la ontogenia de la dentición en especies de *Bombina* y encontró que aún cuando los gérmenes dentales aparecen en estadios metamórficos más tempranos en *B. bombina* y *B. variegata*, la diferenciación de los dientes pedicelados de la segunda generación

ocurre en estadios juveniles postmetamórficos mucho más avanzados que en *B. orientalis*. El análisis de heterocronías en el desarrollo de la dentición es un tema interesante del que se conoce muy poco y del cual se necesita mayor información pues un aspecto de la variación interespecífica puede estar relacionado con el tiempo relativo (o tamaño) en el que aparece la condición pedicelada en especímenes postmetamórficos.

Los dientes monocúspides no pedicelados como se observan en los ceratophrynos, también han sido descritos en *Hemiphractus proboscideus* (Shaw, 1989; Shaw y Ellis,

1989) aunque existirían dos tubérculos en las proximidades del ápice que podrían representar una característica distintiva y exclusiva. También Parsons y Williams (1962) reportaron la presencia de dientes no pedicelados monocúspides en *Pyxicephalus adspersus*. Smirnov y Vasil'eva (1995) explican el desarrollo de la dentición en *Pyxicephalus adspersus* que se inicia al comenzar la metamorfosis con la diferenciación de los dientes de la primera generación, con gérmenes simples, no pedicelados y que calcifican a partir de un único centro. Los dientes de la segunda generación, postmetamórficos, exhiben transitoriamente dos centros de calcificación y reemplazan a los dientes de la primera generación. Estos dientes de segunda generación no presentan la condición pedicelada debido a que la rápida calcificación elimina la zona de debilidad (que separa corona y pedicelo). En *Aubria subsigillata*, la condición pedicelada no es tan evidente y podría asemejar a la condición de *Pyxicephalus*, ya que existen hipótesis que los relacionan filogenéticamente (Clarke, 1982; Du Bois, 1992).

Al igual que en *P. adspersus*, en los ceratophrynos, los primeros gérmenes dentales aparecen al comenzar la metamorfosis (Wild, 1997; 1999; este trabajo) su diferenciación es rápida y los dientes definitivos no son pedicelados; mientras que en la mayoría de los anuros con dientes pedicelados, el origen de los gérmenes dentales ocurre al finalizar la metamorfosis (Vasil'eva, 1997; Maglia y Pújener, 1998; Pújener y Maglia, 1997; Smirnov y Vasil'eva, 1995) o después (Trueb, 1966; de Sá, 1988; Wiens, 1989) y la condición pedicelada es alcanzada en estadios adultos o juveniles cuando se desarrolla la segunda generación de dientes (Smirnov y Vasil'eva, 1995; Vasil'eva, 1997). En *P. adspersus* y los ceratophrynos, la heterocronía no sólo es expresada en la dentición sino que se extiende de manera simultánea y coordinada a diversas estructuras. La temprana y rápida diferenciación de los gérmenes dentales y su hipercalcificación son concomitantes con una serie de características muy llamativas y particulares de los adultos como la hipercalcificación del cráneo, la capacidad de in-

gerir presas muy grandes («megalofagia» en ceratophrynos, Hanken, 1993) y comportamiento agresivo. Por otra lado, llama poderosamente la atención que los ceratophrynos, *P. adspersus* y *H. proboscideus* comparten la presencia de odontoides en la mandíbula inferior muy bien desarrollados, los cuales posiblemente se complementan funcionalmente con una dentición poderosa, fuertemente calcificada y monocúspide.

Para finalizar se puede destacar que en los anuros, a diferencia de las estructuras orales de las larvas que han sido objeto de numerosos estudios morfológicos con consecuentes interpretaciones ecológicas, filogenéticas y evolutivas, los rasgos variables de la dentición de los adultos no han recibido una atención equivalente; sólo la ausencia de la dentición ha sido considerada como característica que llama la atención. El panorama de la variación morfológica de la dentición presentado en este trabajo sugiere algunos aspectos interesantes para tener en cuenta en investigaciones futuras.

1) ¿cuáles son los alcances y limitaciones de la variación interespecífica del número de dientes, de las proporciones relativas de corona y pedicelo y número de cúspides y cuando la variación está relacionada con la ontogenia en especies con dientes pedicelados?

2) ¿cómo se manifiesta la variación interespecífica a través de la ontogenia (cuya medida relativa puede ser el tamaño en que aparece la condición pedicelada) en especies con dientes pedicelados?

3) ¿cuáles son los taxa en los que la condición pedicelada se encuentra ausente en la dentición y como se interpreta? ¿En que taxa se puede atribuir pedomorfosis y en cuales peramorfosis?

4) ¿cuáles son las equivalencias de los dientes de los ceratophrynos al no observarse una condición pedicelada transitoria como en los raninos? ¿corresponden a dientes de la primera generación?

5) ¿cómo se integran las características de la dentición a otros rasgos morfológicos (por ejemplo odontoides, tamaño de la apertura de la boca, morfología de la lengua? ¿es posible establecer alguna relación con hábitos o comportamientos distintivos?

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido realizado gracias al apoyo financiero del Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (Argentina). También, gracias a la posibilidad de consultar especímenes de anuros africanos de la colección personal del Dr. Raymond F. Laurent, y diversas especies neotropicales del Museo de Ciencias Naturales (Universidad Nacional de Salta) y del Instituto de Herpetología de la Fundación Miguel Lillo. La versión original del manuscrito fue mejorada al incorporar críticas y sugerencias de Ricardo Montero.

LITERATURA CITADA

- CANNATELLA, D.C. 1985. A phylogeny of primitive frogs (Archaeobatrachians). Ph.D. Dissertation, The University of Kansas, Lawrence, Kansas.
- CANNATELLA, D.C. & L. TRUEB. 1988. Evolution of pipoid frogs: intergeneric relationships of the aquatic frog family Pipidae (Anura). *Zool. J. Linn. Soc.*, 94: 1-38.
- CLARKE, B.T. 1981. Comparative osteology and evolutionary relationships in the African Raninae (Anura: Ranidae). *Monitore Zool. Ital. Suppl.* (NS), 15: 285-331.
- COCROFT, R.B. 1994. A cladistic analysis of chorus frog phylogeny (Hylidae: *Pseudacris*). *Herpetologica*, 50: 420-437.
- DE SÁ, R.O. 1988. Chondrocranium and ossification sequence of *Hyla lanciformis*. *J. Morphol.*, 195: 345-355.
- DUBOIS, A. 1992. Notes sur la classification des Ranidae (Amphibiens Anoures). *Bull. Soc. linn. Lyon*, 61: 305-352.
- EMERSON, S.B., C. RICHARDS, R.C. DREWES & K.M. KJER. 2000. On the relationships among ranoid frogs: a review of the evidence. *Herpetologica*, 56: 209-230.
- FORD, L. & D.C. CANNATELLA. 1993. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs*, 7: 94-117.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.
- GREVEN, H. 1989. Teeth of extant amphibia: morphology and some implications. In *Progress in Biology* (vol 35: 451-455.), Splechtma/Hilgers (Eds): Trends in Vertebrate Morphology. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.
- GREVEN, H. & I. LAUMEIER. 1987. A comparative SEM study on the teeth of 10 anuran species. *Anat. Anz. Jena*, 164: 103-116.
- HANKEN, J. 1993. Model systems versus outgroups: alternative approaches to the study of head development and evolution. *Amer. Zool.*, 33: 448-456.
- LAURENT, R.F. 1986. Sous classe des lissamphibiens. Systématique. In *Traite de Zoologie*, (Tome 14, 1B: 594-797). P.P. Grassé and M. Delsol (Eds.), Masson, Paris.
- LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *Misc. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 53: 1-238.
- MAGLIA, A.M. 1998. Phylogenetic relationships of extant pelobatoid frogs (Anura: Pelobatidae): evidence from adult morphology. *Sci. Pap. Nat. Hist. Mus. Univ. Kansas*, 10: 1-19.
- MAGLIA, A.M. & L.A. PÚGENER. 1998. Skeletal development and adult osteology of *Bombina orientalis* (Anura: Bombinatoridae). *Herpetologica*, 54: 344-363.
- PARSONS, T.S. & E.E. WILLIAMS. 1962. The teeth of Amphibia and their relation to amphibian phylogeny. *J. Morphol.*, 110: 375-389.
- PÚGENER, L.A. & A.M. MAGLIA. 1998. Osteology and Skeletal Development of *Discoglossus sardus* (Anura: Discoglossidae). *J. Morphol.*, 233: 267-286.
- REIG, O.A. & C.E. LIMESSES. 1963. Un nuevo género de anuros ceratofrínidos del distrito Chaqueño. *Physiis*, 24: 113-128.;
- SHAW, J.P. 1989. Observations on the polyphidont dentition of *Hemiphractus*

- proboscideus* (Anura: Hylidae). *J. Zool. Lond.*, 217: 499-510.
- SHAW, J.P. & S.A. ELLIS. 1989. A scanning electron microscope study of the odontoids and teeth in *Hemiphraactus proboscideus* (Anura: Hylidae). *J. Zool. Lond.*, 219: 533-543.
- SMIRNOV, S.V. 1994. Postmaturation skull development in *Xenopus laevis* (Anura, Pipidae): late-appearing bones and their bearing on the pipid ancestral morphology. *Russian J. Herpetol.*, 1: 21-29.
- SMIRNOV, S.V. & A.B. VASIL'EVA. 1995. Anuran dentition: development and evolution. *Russian J. Herpetol.*, 2: 120-128.
- SOKOL, O. 1969. Feeding in the pipid frog *Hymenochirus boettgeri* (Tornier). *Herpetologica*, 25: 9-24.
- TINSLEY, R.C., C. LAMOUNT & H.R. KOBEL. 1996. Geographical distribution and ecology. In *The Biology of Xenopus* (35-59) R.C.Tinsley and H.R. Kobel (Eds.). Oxford University Press.
- TRUEB, L. 1966. Morphology and development of the skull in the frog *Hyla septentrionalis*. *Copeia*, 3: 562-573.
- TRUEB, L. 1993. Patterns of cranial diversity among the Lissamphibia. En *The Skull* (Vol. 2: 225-343) J. Hanken & B.K. Hall (Eds). Chicago Press.
- TRUEB, L. & D.C. CANNATELLA. 1986. Systematics, morphology, and phylogeny of genus *Pipa* (Anura: Pipidae). *Herpetologica*, 42: 412-449.
- TRUEB, L. & J. HANKEN. 1992. Skeletal Development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). *J. Morphol.*, 214: 1-41.
- TRUEB, L., L.A. PÚGENER & A.M. MAGLIA. 2000. Ontogeny of the bizarre: An osteological description of *Pipa pipa* (Anura: Pipidae), with an account of skeletal development in the species. *J. Morphol.*, 243: 75-104.
- VASIL'EVA, A.B. 1997. The role of pedomorphosis in the formation of the tooth system in Anura with the example of the fire-bellied toads (*Bombina*, Discoglossidae). *Doklady Akademii Nauk.*, 354: 566-568.
- WASSERSUG, R.J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin-fixed vertebrates. *Stain Tech.*, 51: 131-134.
- WIENS, J.J. 1989. Ontogeny of the skeleton of *Spea bombifrons* (Anura: Pelobatidae). *J. Morphol.*, 202: 29-51.
- WILD, E.R. 1997. Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura: Leptodactylidae). *J. Morphol.*, 232: 169-206.
- WILD, E.R. 1999. Description of the chondrocranium and osteogenesis of the chacoan burrowing frog, *Chacophrys pierottii* (Anura: Leptodactylidae). *J. Morphol.*, 242: 229-246.

APÉNDICE I

Especímenes examinados. *Arthroleptis adolfifriederici*, RFL 90c: 3 especímenes (1 macho, 1 hembra y un juvenil). *Arthroleptis hematogaster*, RFL 103e: 3 especímenes (1 macho, 1 hembra y 1 juvenil). *Arthroleptis poecilonotus*, RFL 232h: 2 especímenes hembras; RFL 251: 2 especímenes juveniles. *Arthroleptis pyrrhoscelis*, RFL 121: 4 especímenes (2 machos y 2 hembras). *Arthroleptis stenodactylus*, RFL 108b: 1 espécimen juvenil. *Aubria subsigillata*, RFL 209: 2 especímenes juveniles; RFL 348: 1 espécimen adulto. *Cardioglossa cyaneospila*, RFL 66: 2 especímenes machos. *Cardioglossa leucomystax*, RFL 170: 2 especímenes. *Ceratophrys cranwelli*, MCN 669: 12 especímenes larvales (estadios 40–46); MCN 005: 2 especímenes (1 adulto y 1 juvenil), MCN 188: 1 espécimen adulto; MCN 260: 2 especímenes adultos. *Chacophrys pierottii*, FML 1019: 2 especímenes subadultos. Esqueletos con coloración diferencial solo para hueso. *Conraua crassipes*, RFL 246: 2 especímenes (1 hembra y 1 juvenil). *Hoplobatrachus occipitalis*, RFL 348: 1 espécimen subadulto. *Hyla andina*, MCN 390: 4 especímenes. *Lepidobatrachus asper*,

FML 5469: 1 espécimen hembra. Esqueleto seco. *Lepidobatrachus laevis*, MCN 109: 3 especímenes adultos; MCN 666: 1 espécimen juvenil; *Lepidobatrachus llanensis*: MCN 081: 2 especímenes adultos; MCN 567: 12 especímenes larvales (estadios 38–42 y 43); MCN 667: 2 especímenes larvales (estadios 45 y 46). *Phlyctimantis verrucosus*, RFL 81b: 4 especímenes (2 machos y 2 hembras). *Phrynobatrachus asper*, RFL C18: 1 espécimen hembra; RFL C5: 2 especímenes juveniles. *Phrynobatrachus sulfureogularis*, RFL 346: 2 especímenes hembras. *Pseudis paradoxa*, MCN 597, 1 espécimen adulto. *Scinax fuscovarius*, MCN 382: 1 espécimen adulto; MCN 106: 2 especímenes adultos. *Xenopus muelleri*, RFL 20: 3 especímenes adultos. *Xenopus wittei*, RFL C16; 1 espécimen adulto; RFL 20; 2 especímenes adultos.

Abreviaturas. FML: Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán (Argentina); MCN: Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta (Argentina). RFL: Dr. Raymond F. Laurent, colección personal.