

"Lissanphibia": Historia de un problema filogenético

F. Borja SANCHIZ Y GIL DE AVALLE

Las relaciones filogenéticas entre los órdenes de anfibios modernos y su repercusión en la macrosistemática de los tetrápodos, constituye sin duda un problema muy importante para la biología evolutiva.

El término "Lissanphibia", que da nombre a una subclase, fue acuñado por HAECKEL en su "Generelle Morphologie" (1866). Se incluía en él a urodelos y anuros, por oposición a "Phractamphibia", que englobaba a los demás anfibios. En su acepción actual, sin embargo, se utiliza *sensu* Gadow, comprendiendo a los tres órdenes vivientes.

Analicemos las posibles hipótesis de parentesco (Parsons y Williams, 1963) entre los órdenes *Caudata*, *Anura* y *Gymnophiona*:

- 1.— Los tres órdenes tienen orígenes muy separados.
- 2.— *Caudata* y *Gymnophiona* con origen común, *Anura* grupo aparte.
- 3.— *Caudata* y *Anura* con origen común, *Gymnophiona* grupo aparte.
- 4.— *Anura* y *Gymnophiona* con origen común, *Caudata* grupo aparte.
- 5.— Los tres órdenes están íntimamente relacionados.

La primera hipótesis fue propuesta por HERRE (1935); carente de datos para sustentarla, nunca ha tenido aceptación.

La segunda hipótesis puede implicar, en algunas de sus variantes, un difiletismo basal de los tetrápodos.

A) HOLMGREN (1933 y sig.) estudiando el desarrollo de las extremidades, y SÄVE-SODERBERGH (1934-36) proponen la derivación de los Urodelos a partir de los Dipneustos, mientras que Laberintodontos y Anuros procederían de Crossopterigios. Diversos estudios de embriología comparada sobre riñón, telencéfalo y sistema de la línea lateral, no encuentran dificultad en admitir esta teoría.

Sin embargo, el consenso de la opinión científica ha rechazado tajantemente la posibilidad de que los Dipneustos sean antecesores de cualquier grupo de Tetrápodos. Las pruebas son abrumadoras; para un revisión general del tema, véase SZARSKI (1962).

B) Una segunda variante difilética, muchísimo mejor documentada y que ha tenido gran repercusión, se debe a JARVIK (1942 y sig.) (*). Para este autor los Crossopterigios Ripidistios Osteolepiformes (con tabique internasal delgado, en el que no penetraba la cavidad cerebral y por debajo del cual se extendería el paraesfenoides), habrían dado lugar a los Laberintodontos, Anuros y Amniotas. Los Ripidistios Porolepiformes (con tabique internasal grueso, interesado por la cavidad cerebral y sin prolongaciones del paraesfenoides en su parte inferior), habrían dado lugar a los Urodelos.

El estudio de JARVIK es enorme detallado, encontrando 28 y 25 puntos de afinidad entre ambos pares filogenéticos, lo que explica su éxito posterior (p. ej., VON HUENE, 1956). A pesar de ello puede concluirse que la teoría está actualmente superada. Veamos las críticas más serias que se han propuesto:

a.— El primer grupo de objeciones procede del mismo trabajo de JARVIK, y sistematizadas por PARSONS y WILLIAMS (1963) se centran en los puntos siguientes: JARVIK examina en profundidad sólo la región nasal; los 28 y 25 puntos de afinidad no son independientes, sino que están fuertemente asociados, con lo que la "significación" filogenética es mucho menor; puede dudarse de la viabilidad de algunos estadios hipotéticos de tránsito.

b.— La taxonomía de Crossopterigios de JARVIK, y su separación Porolepiformes-Osteolepiformes es discutible. Así VOROBYEVA (1959-60) con ejemplares rusos y KULCZYCKI (1960) sobre *Porolepis* polacos, sostienen interpretaciones contrarias. Sobre este tema véase especialmente THOMSON (1968 y anteriores). SCHULTZE (1970) demuestra mediante un estudio de la dentición, que los Porolepiformes no se pueden considerar antecesores de ningún tetrápodo.

(*) En sus últimas versiones, establece un origen polifilético extremo, con más de cuatro pasos Pisciformes-Tetrápodos.

c. — SCHMALHAUSEN (recopilación de 1964) mediante investigaciones de la ontogenia de los Urodelos, y JURGENS (1971) en su tesis doctoral sobre anatomía de la región nasal en los anfibios modernos, no encuentran discrepancias esenciales entre las regiones nasales de ambos grupos, sino verdaderas homologías propias de un parentesco cercano.

d. — El cuarto grupo de objeciones prueba que las homologías entre los órdenes modernos son tantas y de tanto "peso" evolutivo, que pueden considerarse concluyentes en favor del monofilietismo de los anfibios. Examinaremos este punto al tratar de la hipótesis 5.^a.

C) Una tercera variante de esta segunda hipótesis, esta vez bajo un prisma de monofilietismo basal para la clase, supone que los Anuros descenderían de Laberintodontos, mientras que Urodelos y Apodos procederían de Lepospóndilos. Tiene su base en las ideas de evolución vertebral de GADOW. Una vez demostrado (véase SCHMALHAUSEN, 1964; DEVILLIERS, 1954; WILLIAMS, 1959 y ROMER, 1968 entre otros), que el desarrollo de los famosos "arcualia" no se ajusta a la realidad, la supuesta dicotomía vertebral de los anfibios fue paulatinamente abandonada. El mismo creador del término "apsidospóndilo" (ROMER, 1945) lo ha retirado en la última edición de su "Vertebrate Paleontology" (1966).

La *tercera hipótesis* de parentesco supone un origen distinto de los Apodos frente al común de Urodelos y Anuros. Se constituiría así un taxón "Lissamphibia" sensu HAECKEL. Ha sido sugerida por EATON (1959) y muy especialmente por REIG (1964), este último mediante una revisión del problema del mono-difiletismo que complementa el de PARSONS y WILLIAMS (1963). Destaca que la homología del "levator quadrati" de los Apodos, más que corresponder al "levator bulbi" de los otros órdenes, parece corresponder al "levator pterigoidei" de los Reptiles.

El trabajo de REIG ha sido acertadamente criticado por ESTES (1965). El reciente descubrimiento del primer Apodo fósil (ESTES y WAKE, 1972), no ha dado ninguna luz para la resolución de este problema.

La *cuarta hipótesis* es posible, con origen común de Anuros y Apodos, pero no de Urodelos, no ha sido propuesta hasta la actualidad por ningún autor. Únicamente PIVETEAU (1937), al dividir los anfibios en dos grandes divisiones, Urodelos y Batrachomorfos, sitúa en este segundo a Estegocéfalos (incluidos los Lepospóndilos), Anuros y con duda a los Apoda. En el primer grupo quedan los Caudata en solitario.

La *Quinta hipótesis*, con unidad de origen para todos los anfibios vivientes, refleja el pensamiento científico actual. Esta concepción se ha conseguido gracias a las obras, entre otros, de SZARSKY (1962), WILLIAMS (1959), ESTES (1965), JURGENS (1971) y especialmente PARSONS y WILLIAMS (1962-63).

Resaltemos, a título de ejemplo, las homologías claras de PARSONS y WILLIAMS (1963):

- Complejo operculum-plectrum en el oído medio.
- Dientes pedicelados. Son únicos de Lisanfibios, aunque BOLT (1969) parece haberlos encontrado en un Dissorophoidea.
- Estructura común de las glándulas multicelulares de mucus y veneno de la piel.
- Presencia de una "papilla amphibiorum" en el oído interno.
- Respiración cutánea.
- Presencia de bastones verdes en la retina.

La realidad "Lisanfibia" como subclase natural, ha forzado a cambiar el método de búsqueda del origen de estos animales. Actualmente se pretende descubrir un *antecesor* "protolisanfibio", en vez de indagar, en varios grupos apartados de anfibios extintos, el origen, por separado, de los órdenes vivientes. Esta búsqueda ha sido, hasta el momento, bastante poco afortunada.

Bibliografía

- BOLT, J. R. 1969. "Lissamphibian origins: Possible protolissamphibian from the Lower Permian of Oklahoma" Science 166: 888-891.
ESTES, R. 1965. "Fossil Salamanders and Salamander Origins". Amer. Zoologist 5: 319-334.

(Pasa a la pág. 7)