

Reproducción y desarrollo en anuros argentinos

Esteban O. Lavilla

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

A pesar de ser uno de los grupos más reducidos de vertebrados (algo menos de 7000 especies informadas a escala mundial), los anuros presentan la mayor diversidad de modos de reproducción y desarrollo en el Reino Animal. Además, son los vertebrados más “avanzados” que conservan larvas de vida libre. La existencia de ciclos de vida complejos genera, en muchos casos, una “ontogenia expuesta”, lo que permite realizar estudios holomorfológicos que son difíciles o imposibles de llevar a cabo en otros tetrápodos.

Entre los anuros que habitan en la República Argentina (más de 150 especies), se han registrado hasta el momento 16 modos de reproducción y desarrollo (algunos con más de una variante) (Lavilla y Rougès, 1992), y nos ocuparemos de ellos brevemente. Desde la madurez sexual de una pareja hasta la madurez sexual de su primera descendencia se suceden una serie de etapas, que pueden resumirse en el modelo de la Figura 160.

La migración pre-reproductiva es la primera manifestación externa del comienzo de la estación reproductora y normalmente es emprendida primero por los machos. Puede ser realizada de manera individual o en grupos, y va desde el lugar de hibernación hasta el sitio de canto, que es especie-específico. Llegados al sitio de canto se forman los coros, que son un conjunto de machos pertenecientes a la misma especie que pueden cantar siguiendo una secuencia organizada o hacerlo aleatoriamente, dependiendo de los grupos. El canto es crucial en la reproducción de anuros dado que es el único elemento del que disponen para el reconocimiento de parejas, al menos en nuestra fauna. Atraída la hembra por el canto de un macho coespecífico, éste salta sobre ella y se produce el abrazo sexual o amplexo, y en estas condiciones la pareja se dirige al sitio de oviposición, que puede ser coincidente o no con el sitio de canto. Llegados al sitio de reproducción se produce la puesta de huevos, uno de los puntos centrales de este análisis. Finalmente, los ejemplares que ya se han reproducido se alejan de las áreas de oviposición; esto es la llamada disgregación postreproductiva y no sabemos con certeza qué ocurre con ellos hasta el comienzo de la próxima estación de reproducción. La nueva generación ha de pasar por diversas etapas, y un ciclo reproductor que incluya huevos, embriones, larvas y juveniles es considerado típico, aunque veremos más adelante que existen numerosas variaciones al esquema general.

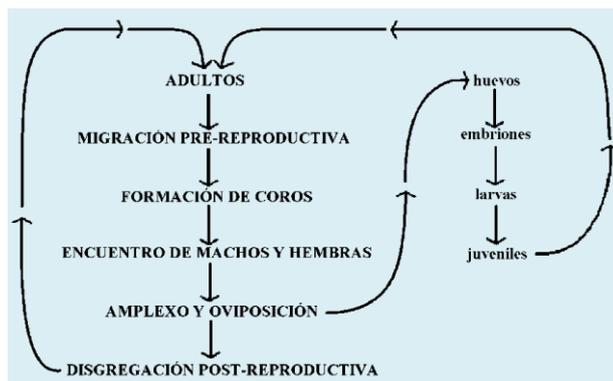


Figura 160: Ciclo reproductivo tipo en anuros.

Nuestro conocimiento de gran parte de este ciclo reproductor es limitado, y de la mayoría de las etapas que lo integran tenemos datos aislados, casi anecdóticos, y para un número restringido de especies. Es por eso que el presente ensayo de caracterización de los modos de reproducción y desarrollo de anuros argentinos está basado en la integración de sólo seis variables, sobre las que disponemos de mayor información. Ellas son:

- 1 - El tipo de amplexo
- 2 - Los ambientes de oviposición
- 3 - Los modos de oviposición
- 4 - Las características del desarrollo embrionario y la eclosión
- 5 - La existencia de larvas típicas, modificadas o la supresión del estado larval y
- 6 - La existencia o no de cuidado parental.

La integración final de estas variables se realizará basándose en el esquema taxonómico generalmente aceptado para la batracofauna argentina.

MODOS DE AMPLEJO

Con el amplexo se produce la unión efectiva del macho con la hembra, y en nuestra fauna hemos detectado:

- a) Amplexo lumbar, registrado para algunas especies de *Batrachyla*.
- b) Amplexo fugaz en *Rhinoderma darwinii*, en el que machos y hembras se colocan cloaca contra cloaca y allí se produce la oviposición y fertilización.
- c) Amplexo axilar con adhesión del macho a la hembra en *Elachistocleis bicolor*, y
- d) Amplexo axilar para las demás especies. Es casi innecesario aclarar que este último modo, compartido por más de 140 especies en nuestra fauna es un concepto demasiado amplio, en el que sabemos que existen variaciones, aunque todavía no están cuantificadas.

AMBIENTES Y MODOS DE OVIPOSICIÓN

En principio, es posible delimitar dos ambientes generales de oviposición: agua y no-agua, pero en ambos macroambientes las puestas son colocadas en diversos hábitats (Tabla 5).

Cada especie tiene un modo fijo de oviposición, aparentemente establecido genéticamente, y hasta el momento no existen datos que nos permitan suponer la existencia de alguna plasticidad en este sentido. Pero esto es sólo parte de la historia. Conocemos o intuimos mucha información que aún no ha sido cuantificada, y sería muy valioso profundizar algunos otros aspectos. Por ejemplo:

- a - La gran variedad de comportamientos específicos por parte de las parejas en amplexo. Tengamos en cuenta que con frecuencia el sitio de canto (lugar donde se produce el amplexo) y el sitio de reproducción no son coincidentes, por lo que la pareja debe desplazarse. Por otra parte, el comportamiento en una especie que pone huevos individuales en el agua no es el mismo que el de aquella que los pone en una masa de espuma ni en un nido construido con hojas.

- b - Las diferencias estructurales y fisiológicas en las vías genitales de hembras de diversas especies.
- c - Las diferentes propiedades tanto físicas como químicas de las membranas de los huevos y la ganga relacionada. En este sentido cabe recordar que el hecho que un huevo flote o se hunda, mantenga su independencia o forme parte de un conjunto colectivo (cordón o masa gelatinosa, masa de espuma, etc.), se adhiera a objetos o no, y demás propiedades, se debe fundamentalmente a las características fisicoquímicas de las membranas.
- d - Las características fisiológicas de los huevos de diferentes especies, sobre todo las relacionadas con procesos de intercambio gaseoso. El hecho que existan huevos capaces de desarrollarse en el seno del agua y en ambientes prácticamente anóxicos, y otros que si se sumergen mueren por asfixia sirven para apoyar esta afirmación.
- e - Finalmente, la simple morfología de los huevos no ha sido formalmente descripta, aunque conocemos la existencia de mucha variabilidad estructural.

I - HUEVOS EN EL AGUA	II - HUEVOS FUERA DEL AGUA
A - En el seno del agua	A - En tierra
1 - Individuales	1 - Individuales
a - en el fondo	2 - En masa de espuma
b - adheridos a objetos sumergidos	
2 - En masa gelatinosa	B - En hojas de árboles
a - en el fondo	1 - Sobre la lámina
b - adheridos a objetos sumergidos	2 - En nidos
3 - En cordones gelatinosos	
B - En la película superficial	C - En bolsa incubatriz de la hembra
1 - En monocapa	
2 - En masa gelatinosa	
3 - En masa de espuma	

Tabla 5: Modo de oviposición de anuros

DESARROLLO EMBRIONARIO Y ECLOSIÓN

Para este análisis restringimos el concepto de embrión a aquella porción de la ontogenia que se lleva a cabo dentro de las membranas del huevo y se extiende desde el primer clivaje hasta la eclosión. Normalmente, el lugar donde se produce el desarrollo embrionario y la eclosión están determinados por el ambiente de puesta, aunque aquí también existen excepciones. Hemos considerado dos estados para este carácter, según la eclosión se lleva a cabo en ambientes similares o diferentes al de la puesta. Aquí también son más las preguntas que se abren que las que estamos en condiciones de responder. Un conjunto de datos aislados nos permite inferir la existencia de variaciones notables en aspectos relacionados con:

- a - Los diversos modos de clivaje.
- b - Los mecanismos de eclosión.
- c - Los caracteres morfológicos y fisiológicos del organismo en el momento de la eclosión, y
- d - La existencia de cambios ambientales para facilitar la eclosión.

ESTADO LARVAL Y DESARROLLO DIRECTO

Todos los anuros conocidos presentan un estadio embrionario en el sentido que hemos dado aquí a este término, es decir, un período de vida intracapsular. Al eclosionar se pueden dar al menos tres situaciones:

- a - El surgimiento de una larva exotrófica que se desarrolla en el agua,

b - El surgimiento de una larva endotrófica que se desarrolla en el agua o en situaciones peculiares, y

c - El surgimiento de un juvenil, que es una réplica a escala de los adultos.

Las larvas exotróficas son individuos de vida libre, que se desarrollan en el agua y obtienen sus nutrientes del ambiente circundante. Las larvas endotróficas son individuos que muestran una diversidad más o menos amplia en cuanto a modos de vida y ambientes de desarrollo, pero que tienen en común el hecho de no alimentarse activamente, dado que obtienen sus nutrientes de reservas de vitelo.

Finalmente, los embriones de desarrollo directo son aquellos en los que todo el desarrollo se lleva a cabo en el interior de las membranas del huevo, y en la eclosión surge un juvenil que es una réplica a escala de los adultos respectivos.

EL CUIDADO PARENTAL

El cuidado parental es otro de los grandes temas no analizados con profundidad con relación a la biología de la reproducción de anuros. A la definición amplia de cuidado parental, que entiende por esto cualquier acción llevada a cabo por los progenitores para incrementar el éxito en la supervivencia de la progenie, se la ha restringido con frecuencia a las acciones del macho, la hembra o de ambos luego de la oviposición. De acuerdo con los postulados clásicos, en este análisis he limitado su aplicación al concepto restringido.

LA INTEGRACIÓN DE LOS RESULTADOS

Basándose en las seis variables comentadas se pueden definir los siguientes modos de reproducción y desarrollo de los anuros argentinos (ver Lavilla y Rougès, 1992, y literatura contenida allí):

A - HUEVOS PUESTOS EN EL AGUA

Modo 1: Los huevos son puestos individualmente, en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo larval y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. De acuerdo con características larvales se pueden reconocer dos categorías:

a - Formas con larvas exotróficas: Se verifica en *Atelognathus*, *Ceratophrys*, *Chacophrys*, *Lepidobatrachus*, *Odontophrynus* y *Limnomedusa*.

b - Formas con larvas endotróficas: Se verifica en *Eupsophus*. El ciclo completo se lleva a cabo en pequeños reservorios de agua en turberas, generalmente cubiertos por musgos.

Modo 2: Los huevos son puestos individualmente, adheridos a la vegetación sumergida; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en *Pseudis*.

Modo 3: Los huevos son puestos formando una capa continua en la superficie del agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se reconocen dos categorías, según exista o no cuidado parental:

a - Sin cuidado parental: Se verifica en *Trachycephalus*, *Elachistocleis* y *Dermatonotus*. En el caso de *Elachistocleis* se ha informado anexo adherente.

b - Con cuidado parental: Se verifica en *Boana faber*. En este caso, al ingresar en la estación reproductora los machos construyen una "represa" circular, poco profunda, en los márgenes de los cuerpos de agua; el agua (intersticial o de lluvia) llena esta cavidad, y allí se produce la puesta. Los machos permanecen en las proximidades protegiendo el nido de predadores eventuales y, en caso que la capa de huevos se sumerja, los lleva nuevamente a superficie. Luego de la eclosión y por inundación del reservorio, las larvas pasan al cuerpo de agua mayor.

Modo 4: Los huevos son puestos formando una masa globosa que flota en la superficie del agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en algunas especies de *Dendropsophus* y *Boana*.

Modo 5: Los huevos son puestos formando una masa que se deposita en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en algunos *Melanophryniscus*.

Modo 6: Los huevos son puestos formando una masa globosa que se adhiere a objetos sumergidos; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Se verifica en *Scinax*, *Pseudopaludicola*, en algunas especies de *Melanophryniscus* y *Pleurodema* (masa adherida a vegetación sumergida), en algunas especies de *Boana* y *Dendropsophus* (masa adherida a vegetación semi-sumergida) y en *Alsodes* y *Telmatobius* (masa adherida a piedras).

Modo 7: Los huevos son puestos incluidos en cordones gelatinosos que se depositan en el fondo del cuerpo de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en el mismo ambiente. Presentan larva típica. Los cordones gelatinosos que revisten los huevos son producto de secreciones de la región posterior del oviducto. Se verifica en *Boana* y *Dendropsophus* y algunas especies de *Pleurodema*.

Modo 8: Los huevos son depositados en una masa de espuma que flota en la superficie del agua; el desarrollo embrionario, la eclosión y en algunos casos los primeros estadios de la etapa larval se llevan a cabo en el nido. Presentan larva típica. El nido de espuma se forma por la secreción de sustancias albuminosas producidas por la región posterior del oviducto, que es batida con los miembros posteriores por el macho o por ambos miembros de la pareja durante el amplexo; a medida que se produce la espuma, se van incluyendo en ella a los huevos, que de este modo pierden contacto directo con el agua. Se reconocen dos categorías, según exista o no cuidado parental:

a - Sin cuidado parental: *Physalaemus* y algunas especies de *Leptodactylus* y *Pleurodema*.

b - Con cuidado parental: Vaz-Ferreira y Gehrau (1975) informaron cuidado parental en *Leptodactylus ocellatus*, y algunas observaciones aisladas sugieren que lo mismo ocurre en *Leptodactylus chaquensis*. El nido de espuma, de forma globosa, presenta un orificio central donde se ubica la hembra, que protege la puesta atacando a predadores potenciales; una vez producida la eclosión, las larvas forman un cardumen que es cuidado por la madre hasta el fin de la metamorfosis.

B - HUEVOS PUESTOS FUERA DEL AGUA

Modo 9: Los huevos son colocados directamente en tierra, asociados con las raíces de la vegetación y en las proximidades de los cuerpos de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión pueden llevarse a cabo en tierra o en el agua, dependiendo de si las lluvias han arrastrado o no a la puesta hacia cuerpos de agua mayores. Existe larva típica. Se verifica en *Batrachyla* e *Hylorina*.

Modo 10: Los huevos, escasos en número, proporcionalmente grandes y con abundante vitelo, son puestos directamente en tierra en lugares húmedos y protegidos; el desarrollo embrionario se verifica en el mismo ambiente y en el momento de la eclosión surge una larva modificada, terrestre y poco móvil, que permanece en el lugar de la puesta. Se verifica en *Adenomera*, aunque las poblaciones argentinas de este género no han sido estudiadas en este sentido.

Modo 11: Los huevos, escasos en número, proporcionalmente grandes y con abundante vitelo, son puestos directamente en tierra en lugares húmedos y protegidos; presentan desarrollo directo que se completa en el mismo ambiente de puesta. Se verifica en *Oreobates* e *Ischnocnema*.

Modo 12: Los huevos son colocados directamente en tierra, y el macho permanece en las proximidades del lugar de puesta; las primeras etapas del desarrollo embrionario se llevan a cabo en el mismo ambiente, pero en el momento en que los embriones presentan respuesta muscular el macho los ingiere, y pasan a ubicarse en el saco vocal, donde se produce la eclosión y el desarrollo larval hasta completar la metamorfosis. Finalizada ésta, el macho regurgita individuos juveniles. Existe una larva modificada, y aunque se ha informado la existencia de un sistema de intercambio pasivo de elementos entre la larva y el saco vocal, en este caso transformado en una cámara incubatriz (Goicoechea et al., 1986), el principal elemento para la nutrición es el vitelo contenido en el intestino larval. Se verifica en *Rhinoderma*.

Modo 13: Los huevos son colocados en nidos de espuma en tierra, en depresiones, grietas o estructuras especialmente construidas con barro y, por lo general, se ubican en áreas anegadizas o en las proximidades de cuerpos de agua. El desarrollo embrionario, la eclosión y las primeras etapas del desarrollo larval pueden llevarse a cabo en el lugar de puesta o en el agua, dependiendo del momento en que las lluvias inunden el nido o lo arrastren hacia cuerpos de agua mayores. Existe una larva típica. Se verifica en las especies de *Leptodactylus* del grupo *fuscus*.

Modo 14: Los huevos son colocados en masa, adheridos al envés de hojas de árboles que cuelgan sobre cuerpos de agua; el desarrollo embrionario y la eclosión se producen en el mismo ambiente, y en algún momento posterior a ésta las larvas caen al agua. Existe larva típica. Se verifica en *Vitreorana*. Aunque la biología reproductora de la única especie de este género registrada para Argentina es aún desconocida, se puede predecir un modo de oviposición y desarrollo como el señalado, común a las restantes especies del género. En este grupo se ha informado también cuidado parental de la masa de huevos por parte del macho, quien la defiende activamente de predadores potenciales, especialmente insectos.

Modo 15: Los huevos son colocados en árboles, en nidos construidos con hojas que cuelgan sobre cuerpos de agua. La forma del nido parece depender de las características del árbol, y es así que pueden estar construidos con una sola hoja grande, que se pliega aproximadamente por la nervadura central, o por numerosas hojas pequeñas; en cualquier caso, la o las hojas son aglutinadas por secreciones adhesivas del oviducto. Junto con los huevos (reconocibles por su color blanco cremoso) se depositan pequeñas esferas transparentes que mantienen la humedad del nido y aportarían nutrientes a los embriones en desarrollo (Pucci Alcaide et al., 2011), y se ha visto que la extracción de estas esferas ha resultado en la muerte de los embriones (Pyburn, 1980). El desarrollo embrionario y la eclosión se llevan a cabo en ese ambiente, y en algún momento posterior a ella las larvas caen, por movimientos activos, al cuerpo de agua. Existe una larva típica. Se verifica en *Phyllomedusa* y *Pithecopus*.

Modo 16: Durante la reproducción los huevos son colocados en una bolsa incubatriz dorsal de la hembra, formada por una especialización del tegumento. El desarrollo embrionario, la eclosión y primeras etapas del desarrollo larval se llevan a cabo en dicha estructura, y se reconocen dos variantes de acuerdo al lugar donde se realiza la metamorfosis:

a - La hembra, de hábitos arborícolas, va al agua y expulsa larvas típicas que completarán su desarrollo en este nuevo ambiente. Se verifica en *Gastrotheca gracilis* y *Gastrotheca chrysosticta*.

b - Todo el desarrollo larval y la metamorfosis se llevan a cabo en el interior de la bolsa incubatriz de la hembra, de la que surgen juveniles. La larva está altamente modificada. Se verifica en *Gastrotheca christiani*.