Biología reproductiva de anfibios, anuros.

Prof. Jimena Perdomo

I. La vida está llena de cambios…

La vida está llena de cambios, pero en los anuros estos son muy profundos; pasan de renacuajos (acuáticos, con respiración branquial y con ausencia de miembros) a tetrápodos terrestres (comprometen la función protectora de su piel para complementar la respiración pulmonar con la cutánea), (Kardong,1999).
Dos ambientes, dos formas de vida, ambas conocidas por la población en general. Los sapos y los renacuajos son parte de la vida de los humanos.

Pero, ¿cómo se da la transición entre estas dos formas de vida? ¿Cómo ocurren los cambios? ¿Por qué? ¿En cuánto tiempo? ¿Cómo el ambiente condiciona este pasaje de la vida larvaria a la vida adulta, de la vida acuática a la vida terrestre?

Para poder responder a estas preguntas, en este trabajo se considerarán las distintas etapas del ciclo de vida de los anuros, el cual está principalmente determinado por factores hormonales y condicionantes ambientales (Lajmanovich, 2000). Ver figura 1 del anexo.

Fecundación:

Condicionantes como las temperaturas cálidas, el fotoperíodo, las precipitaciones y disponibilidad de nutrientes, estimulan a la Adenohipófisis en la liberación de hormonas sexuales (gonadotrofinas), provocando la liberación de oocitos que poseen pequeñas cantidades de vitelo. Una vez expulsados del ovario los oocitos se dirigen a los oviductos donde son cubiertos por una membrana gelatinosa de mucina (les brinda protección y defensa frente a patógenos y depredadores), y además se le agrega una membrana externa. Posteriormente estos pasan a almacenarse en el ovisaco hasta el momento de la puesta (Duellman & Trueb, 1994). Es importante destacar que las membranas protectoras son permeables hecho que favorece el intercambio gaseoso pero trae aparejada una tendencia a la desecación, siendo una de las causas por las cuales los anfibios son tan dependientes de las condiciones hídricas para la reproducción (Duellman & Trueb, 1994).

En algunas especies los machos realizan la defensa del territorio y el cortejo a través de atractivos físicos y cantos dirigidos a las hembras. En otras, no hay defensa del territorio e incluso hay anuros que no vocalizan, (Pombal & Haddad, 2007). Sin embargo el objetivo en ambos casos es lograr el amplexo y la fecundación externa de los huevos a medida que se va dando la puesta (Pombal & Haddad, 2007).

Desarrollo embrionario:

La temperatura y disponibilidad de agua también limitan el desarrollo embrionario. Las primeras fases del mismo pueden darse en ausencia de oxigeno, sin embargo a partir de la gastrulación el metabolismo cambia y se hace indispensable el intercambio gaseoso (Puente, 1958). En esta etapa del desarrollo se da la diferenciación de los tejidos embrionarios ectodermo, mesodermo y endodermo, que darán origen a todos los tejidos y órganos que permitirán el funcionamiento anatómico y fisiológico del individuo.

Eclosión:

La ruptura de las membranas que conforman al huevo se produce por la acción de enzimas sintetizadas en el hocico o mediante una estructura denominada pico de huevo, presentes en las larvas que eclosionan (Wells, 2007).

Larva:

Se diferencian 3 grandes etapas en la vida larval a través de las cuales el renacuajo va transitando, hasta transformarse en un tetrápodo terrestre. Estas etapas son: prematamorfosis, prometamorfosis y clímax metamórfico (Duellman & Trueb, 1994). En estas no solo pierden estructuras y dejan atrás funciones que son significativas para la vida larval, sino que además se modifican otras y adquieren algunas nuevas que le permitirán desenvolverse en la vida terrestre (Duellman & Trueb, 1994).

Primera etapa: la larva recién eclosionada posee un cuerpo corto y ovoide con una larga cola aplanada lateralmente. Según Gosner (1960) esta etapa se extiende desde el estadío 20 al 25, (es posible ver la Tabla de Gosner en la figuras 2.a y 2.b del anexo).

En el estadío 20 se identifican 3 pares de branquias externas y 2 papilas adhesivas con secreciones mucosas. En el estadío 24 se desarrollan crestas dentarias, papilas sensoriales marginales y un esbozo del opérculo; ya en el estadío 25 se podrá observar la presencia de dientes queratinizados y el desarrollo completo del opérculo, volviéndose las branquias internas y comunicándose con el medio externo a través del espiráculo (Zaracho, 2003). Todas estas piezas bucales permiten que la larva pueda adherirse a sustratos así como obtener partículas alimenticias a partir de raspar superficies. (Dulleman & Trueb,1994). La alimentación herbívora implica el desarrollo de un largo y espiralado intestino que le posibilitara una mayor efectividad en la absorción (Kardong, 1999). Para una mejor comprensión ver figuras 1 y 2 del protocolo práctico.

Segunda etapa: es el período más largo de la etapa larval llegando a superar los 4 meses en algunas especies y se hace notoria la forma corporal característica: el renacuajo (Dulleman & Trueb, 1994).

El crecimiento continúa y comienzan a darse cambios de gran importancia como el desarrollo de las mandíbulas y la lengua, el acortamiento del intestino, la aparición de los miembros posteriores y luego los anteriores, la formación del estrato corneo, queratinización y formación de glándulas en la piel, así como el aumento en la densidad de cromatóforos variando la pigmentación. (Duelleman & Trueb1994; Wells, 2007). Ver las figuras 3, 4 y 5 del protocolo práctico.

La tercera y última fase, se extiende desde el estadío 42 al 46 (Gosner, 1960), e implica el clímax metamórfico donde la alimentación se suspende y comienzan una serie de cambios críticos hasta llegar a la forma juvenil adaptada a la vida terrestre. La cola se reabsorbe y en algunas especies se completa el desarrollo pulmonar, en otros casos los pulmones se desarrollan antes de que las branquias desaparezcan (Wells, 2007). Ver figura 6 del protocolo práctico.
Los tiempos de duración de cada una de las fases son muy variables no solo entre las especies sino dentro de cada especie. No podemos olvidar que las condicionantes ambientales y disponibilidad de recursos son reguladoras y determinantes, en algunos casos, de este ciclo (Lombardo & Maneyro, 2010).

Pero ¿qué es lo que regula la metamorfosis?

La respuesta es el sistema neuro- endócrino.

Estudios realizados demuestran que los cambios experimentados coinciden con el desarrollo de la tiroides. Las hormonas tiroideas son determinantes de la metamorfosis estando éstas reguladas por el eje hipotálamo- hipofisario (Miranda & Pisano, 1996).

El hipotálamo es un órgano neuroendocrino formado por neuronas que no solo transmiten impulsos nerviosos sino que además tienen la particularidad de secretar hormonas estimulantes e inhibitorias de las secreciones hipofisarias (Barnes, 1993). La adenohipófisis estimulada segrega TSH quien tiene como órgano blanco a la tiroides. Esta glándula controla la diferenciación, crecimiento, metabolismo y reproducción de los vertebrados mediante la acción de la prehormona tiroxina (T4), quien por acción enzimática pasa a T3, siendo la misma la forma activa. Las hormonas tiroideas al ser liposolubles encuentran su receptor de unión en el interior de la célula blanco, específicamente en el núcleo determinando cambios en la expresión génica (Barnes, 1993).

La primera observación respecto a la incidencia de estas hormonas sobre la metamorfosis de los renacuajos fue hecha en 1911 por el alemán Gudernatsche y posteriormente por Allen en 1916, a partir de este momento las investigaciones continuaron. Se observó que la alimentación de las larvas con extracto de tiroides provoca la metamorfosis precoz y que la extirpación de la tiroides la inhibe, reiniciándose el proceso si se reimplanta la glándula.

Estudios recientes (Miranda & Pisano,1996) demuestran que las concentraciones de hormonas tiroideas son bajas en la premetamorfosis, se hacen máximas en el clímax metamórfico y vuelven a descender hacia el final del proceso. Por otro lado se sabe que los glucocorticoides potencian la acción tiroidea (Montesinos, 2006) y que la prolactina interviene en el crecimiento larval antes que la tirotrofina.

La regulación hormonal entonces, no solo se debe a la presencia y las fluctuaciones de estas hormonas sino que nuevamente, los factores abióticos (temperatura, luz, nutrientes, estrés hídrico) pueden intervenir acelerando o retardando la actividad neuroendocrina y por ende los cambios hacia la vida juvenil (Lombardo & Maneyro, 2010).

Finalmente el cambio de vida se logra y pese a todos los riesgos que enfrenta la etapa larvaria gran cantidad de renacuajos llegan a completar el camino y se convierten en juveniles. Estos últimos, adaptados a la vida terrestre, presentan pulmones, tegumento sensible siempre humedecido por glándulas mucosas, patas y párpados. A pesar de esto, estos individuos, no logran nunca independizarse del medio acuático aún en la vida adulta. Esto se debe entre otras cosas a que los anfibios presentan huevos anamniotas, por lo tanto, la falta de agua llevaría a la desecación de los mismos y por ende a la muerte de la descendencia, por tal motivo el evento reproductivo es indisociable del medio acuático

II. Este largo camino tuvo un comienzo…

Como se mencionó anteriormente, todo se inicia luego de la fecundación, y para que esto ocurra dos anuros adultos, macho y hembra, tienen que pasar por varias etapas antes de encontrarse y lograr el objetivo: la reproducción.

Pensar en la función vital de reproducción implica tener en cuenta múltiples aspectos, desde los anatómicos, fisiológicos y comportamentales de los individuos y las especies, hasta los ambientales, espaciales y temporales (Duellman & Trueb, 1994).

Este proceso puede implicar una fuerte competencia intraespecífica, en la que son varias las estrategias que los machos deben poner en práctica y lograr ser seleccionados por una hembra, de manera tal que puedan perpetuar su carga genética en la descendencia. En este sentido, existe una gran variedad de modos y estrategias reproductivas temporales y comportamentales entre los anfibios (Pombal y Haddad, 2007).

Los modos reproductivos están definidos por una combinación de factores de ovoposición, desarrollo y cuidado parental si está presente. Considerando estos aspectos, en los anuros se han identificado 39 modos reproductivos, lo que hace a este grupo singular y complejo (Pombal & Haddad, 2007); de todas formas es preciso aclarar que en la fauna uruguaya no están todos ellos presentes.

Wells (2007), clasificó las estrategias reproductivas temporales de anuros en dos tipos: explosiva y prolongada.
En la estrategia del tipo explosiva, el período de actividad reproductiva se extiende de horas a días y está condicionado por las precipitaciones.
Que la presencia de agua producto de las precipitaciones sea el factor desencadenante del evento reproductivo hace que el apareamiento sea impredecible y la actividad reproductiva breve, por tal motivo las hembras no tiene grandes márgenes de selección sexual y la competencia entre machos no es tan fuerte (Pombal & Haddad, 2007; Wells, 2007). Ejemplos de nuestra fauna que presentan este tipo de estrategia son *Odontophrynus americanus y Melanophryniscus montevidensis*, entre otros.

Por otra parte, la reproducción prolongada, tiene mayor tiempo de duración, solo algunas hembras de la población están en estado de gravidez mientras que son varios los machos que se encuentran en el sitio reproductivo e inician los coros para atraerlas. Esto origina enérgicas relaciones de competencia entre éstos por las hembras disponibles. Las mismas invierten energía en el crecimiento y en el número y calidad de los huevos (Pombal & Haddad, 2007). *Hypsiboas pulchellus* presenta este tipo de estrategia reproductiva.

Ambas estrategias reproductivas temporales mencionadas anteriormente, influyen en las tácticas comportamentales de obtención de pareja adoptadas por la población (Pombal & Haddad, 2007).

El comportamiento de los machos para lograr su objetivo es variado. La estrategia más frecuente es la de vocalización, donde los machos despliegan toda su capacidad de canto para poder atraer a las hembras e inducirlas a seleccionarlos (Pombal & Haddad, 2007).

Las vocalizaciones en los anuros son de gran importancia como medio de comunicación dentro de la misma especie, pero tienen además gran valor taxonómico y permiten identificar los períodos reproductivos. Cada especie posee un canto único que la identifica. Si bien nosotros hemos nombrado ya el canto de anuncio como estrategia reproductiva no es el único canto que presentan, quizá para el oído humano desacostumbrado sea difícil de percibir pero los anuros machos emiten diferentes vocalizaciones de acuerdo a la situación en la que se encuentren y al objetivo perseguido (De León & Gasdía, 2008).

Sin embargo hay machos que practican otras tácticas alternativas (Pombal & Haddad, 2007), como por ejemplo:

1. Búsqueda activa de las hembras: el macho recorre el área en busca de hembras y cuando logra encontrarse con una la intercepta y se produce el amplexo, existiendo baja selectividad de la hembra.

2. Macho desplazador: se interpone en un amplexo establecido, busca remover al macho amplexante y ser él quien fecunde los oocitos de la hembra.

3. Macho satélite: ha desarrollado estrategias reproductivas que le permiten dejar descendencia con un menor gasto energético. Este se ubica en el territorio del

macho vocalizador, y se aprovecha de los llamados de anuncio qué realiza el mismo, cuando llega la hembra la intercepta y se aparea con ella. El macho que fue satélite puede pasar a ser vocalizador.

4. Macho pirata: sigue a la pareja en amplexo hasta el sitio de oviposición y después de que la masa de huevos se deposita y la pareja se retira, abraza la puesta y procede a liberar su esperma sin tener que realizar los esfuerzos de cortejo y apareamiento.

Considerando todos estos aspectos se plantea que las estrategias comportamentales de macho vocalizador y macho satélite están más vinculadas a la reproducción prolongada mientras que las de búsqueda activa de hembras y la de macho desplazador se vinculan más con la reproducción explosiva. (Pombal & Haddad, 2007).

Una vez conformada la pareja se lleva a cabo el amplexo y oviposición. El amplexo o abrazo nupcial implica que el macho se posicione encima de la hembra sujetándola con sus miembros anteriores ya sea a nivel de la ingle, axilas o la cabeza. Esta sujeción se ve favorecida y establecida gracias a estructuras que poseen los machos, como son los callos nupciales (pliegues epidérmicos ubicados en los miembros anteriores generalmente a nivel de las manos) y glándulas ventrales de secreciones adhesivas (Duellman & Trueb, 1994)

El tiempo que dura el amplexo es muy variado (desde horas hasta semanas o incluso un mes) (Duellman & Trueb, 1994).
Las contracciones abdominales de la hembra son la señal que indica que se dará la oviposición, las cloacas del macho y de la hembra coinciden y se liberan los gametos dándose la fertilización (Duellman & Trueb, 1994).

Dentro de la gran variedad presente en los anuros, algunos depositan sus huevos en el medio acuático (léntico o lótico), en el medio terrestre, en charcos temporales, en huecos que se forman entre las raíces o en los troncos de árboles, en hojas, rocas o pequeñas cuevas, etc. Existen especies que depositan sus huevos en nidos de espuma, algunos que los cargan en el dorso hasta el momento de la eclosión, e incluso hay especies en que la hembra ingiere los huevos y éstos así como los renacuajos se desarrollan en su estomago, también las hay vivíparas. (Pombal & Haddad, 2007).

Y todo vuelve a comenzar… una nueva generación, que debe transitar un largo camino hasta llegar a conquistar nuevos ambientes y madurar sexualmente para dar continuidad a la carga genética de la especie.