

Quisiera ser grande (sin metamorfosear en el intento)

Javier Goldberg¹ y Florencia Vera Candiotti²

¹Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO, CONICET). jgoldberg@conicet.gov.ar

²Unidad Ejecutora Lillo (UEL, CONICET - FML). florivc@gmail.com

¿Quién no recuerda películas como "Quisiera ser grande" (1988) o "Si tuviera 30" (2004), entre las más populares, que han retratado la fantasía de niños y adolescentes de saltarse varias etapas de su vida hacia una adultez idealizada y más libre? (<https://www.youtube.com/watch?v=xjetFgtdnTo>). ¿Quién no ha tenido alguna vez cuando niño la fantasía de ser mayor? ¿Es posible saltarse algunas etapas de la vida durante el desarrollo y crecimiento?

Ahora, olvidémonos de los seres humanos y el complejo mundo de la niñez y la adolescencia (aunque no sea tan fácil...) para centrarnos en una visión más biológica del asunto: todos los animales, a lo largo de su vida (es decir su ontogenia, desde que son una célula fecundada hasta su muerte) atraviesan una serie de cambios y procesos que involucran desarrollo y crecimiento y que pueden temporalmente estandarizarse en tres etapas: embrionaria, juvenil y adulta. Todos nos entendemos cuando hablamos de un embrión (que crece y se desarrolla dentro del huevo o en el útero de la hembra), de un juvenil (de vida libre que crece y se desarrolla pero aún no es capaz de reproducirse) o de un adulto (capaz de reproducirse) y, aun cuando estas tres etapas pueden variar mucho en su duración entre especies o incluso entre organismos de una misma especie, no hay ninguna especie animal conocida que no atraviese alguna de ellas. Este tipo de desarrollo en el que un animal eclosiona o nace en una versión más pequeña, juvenil, de su forma adulta y no hay una transición importante en la forma del animal desde juvenil al adulto se denomina desarrollo directo.

Hasta aquí estamos de acuerdo, ¿no? Por más Hollywood e imaginación que haya estamos seguros de que ningún organismo nacería adulto para pasar a ser juvenil (por más curioso caso de Benjamin Button -2008- que sea) o pasaría de un huevo a ser un adulto que pueda reproducirse sin siquiera atravesar el periodo de juvenil, aun cuando este puede durar horas, días o años dependiendo de la especie (hasta el ejército de Clones de la Guerra de las Galaxias Episodio II -2002- pasa por un periodo juvenil de crecimiento y de desarrollo).



Figura 1. Esquema comparativo de los tipos de desarrollo (A) indirecto, el más común en anfibios anuros, y (B) directo, presente en alrededor de 1600 especies que nunca desarrollan renacuajos. Las diferencias morfológicas y fisiológicas se concentran en las etapas anteriores a la juvenil.

Pero... ¿puede ser aún más complejo? ¿Qué pasa en la mayoría de los crustáceos, insectos, anfibios e incluso muchos peces? En estos organismos, la ontogenia se complejiza con la suma de una nueva etapa, la larval, que comprende desde la eclosión hasta el final de la metamorfosis. Sí, la metamorfosis, esa serie de cambios de forma, comportamiento y fisiología irreversibles que llevan a una larva a convertirse en un juvenil (aquí la comparación con la metamorfosis de Kafka o la película *La Mosca* -1986- queda fuera de contexto en una ontogenia, aunque mucho nos permitiría ilustrar sobre desarrollo y genes compartidos entre humanos e insectos).

En los anfibios anuros, la etapa larval es extremadamente conocida y comprende a los archiconocidos renacuajos. Más allá de algunos serios (o graciosos) casos de confusión entre renacuajos y peces, es sabido que ranas y sapos pasan por un periodo de renacuajo, de vida libre y acuática, que posee cola y que debe atravesar una serie de cambios, la famosa metamorfosis, para pasar a la etapa juvenil y luego, cuando sean capaces de reproducirse, a la adulta (ver Cruz, 2018: *TBGNoa*, Vol. 8: 13-17). Así muchos de estos organismos atraviesan cuatro etapas durante su ontogenia: embrión-larva-juvenil-adulto. Este tipo de desarrollo es el que comúnmente se llama desarrollo indirecto (Fig. 1).

A la actualidad hay más de 7120 especies de anuros conocidos en todo el mundo! A muchos de ellos aún no se les conoce el renacuajo, aunque eso está cambiando y día a día nuevas descripciones van surgiendo en la literatura científica. Mientras más descripciones surgen, la diversidad que se descubre es cada vez mayor, con formas, tamaños o estructuras muy llamativas o únicas en una sola especie. Además, numerosas especies muestran desviaciones a la generalidad de poner sus huevos en el agua y desarrollar renacuajos de vida libre que luego pasan por la metamorfosis a los periodos juvenil y adulto (Fig. 2). Por ejemplo, en el sapo de Surinam (*Pipa pipa*) el desarrollo ocurre completamente dentro de cámaras de incubación individuales en la piel dorsal de la hembra, de donde luego de alrededor de 3 meses surgen los juveniles. En las ranas punta de flecha de la familia Dendrobatidae los renacuajos recién incubados se ubican sobre el dorso del macho, quien busca una charca o alguna hoja con agua donde depositarlos. O los embriones de la ranita de Darwin (*Rhinoderma darwinii*), que se terminan de desarrollar en el saco vocal del macho que los mantiene por alrededor de 50 días hasta que completan la metamorfosis. Sin embargo, aun cuando todos los renacuajos se convierten en sapos o ranas, no todos los sapos y ranas comienzan como renacuajo... (imaginemos una película de Pixar donde en un mundo de fantasía un embrión de rana un día pidió el deseo de ser grande... y no pasó por la etapa de renacuajo; Fig. 1).



Figura 2. Ranas con diferentes tipos de desarrollo, de izquierda a derecha: *Pipa pipa*, con embriones que se desarrollan en bolsas incubatrices en la piel dorsal de la hembra, *Ameerega trivittata*, con renacuajos que pasan un tiempo en el dorso del macho y *Rhinoderma darwinii*, cuyos embriones metamorfosean dentro del saco vocal del macho. Las fotos de *Pipa* y *Rhinoderma* fueron tomadas de un video disponible en Youtube (y ya que estamos cinéfilos los invitamos a ver este video que, aun estando en francés, tiene imágenes que hablan por sí solas <https://youtu.be/oHtVy59m1TU>). Foto *Ameerega trivittata*: Darío José Alarcón Naforo.

Así es, aun cuando es poco conocido muchas especies de anuros presentan desarrollo directo. Alrededor de la quinta parte de las especies de ranas eclosionan como pequeños adultos y nunca atraviesan una etapa larval. El desarrollo directo en los anuros es derivado, esto significa que el ancestro de todas las ranas y sapos fue un renacuajo en algún momento de su ontogenia, pero esa etapa fue eliminada durante la evolución de algunas especies. Este cambio en el desarrollo evolucionó independientemente (es decir en especies o grupos lejanamente emparentados) en al menos nueve grupos de anuros. Así, estas especies son capaces de reproducirse en la tierra ya que perdieron toda la relación con el ambiente acuático, ambiente sin el cual un renacuajo no podría sobrevivir.

...Entonces ¿los anuros de desarrollo directo pueden vivir en los desiertos y como Aladino pidieron el deseo de parecer adultos rápidamente y vivir felices por siempre? No, no solo el periodo embrionario puede ser de duración variable, desde 17 días en algunas especies hasta 65 días en otras, sino que además estas especies viven en zonas tropicales, donde la hojarasca del suelo se mantiene húmeda todo el año. La humedad del suelo es fundamental para mantener hidratadas las cápsulas del huevo donde los embriones se desarrollan. Y no fue magia, los estudios científicos sugieren que en realidad lo que ha sucedido es que la glándula tiroidea, una de las principales glándulas que dirige el desarrollo a través de la hormona tiroidea, se diferencia y comienza a funcionar precozmente durante el desarrollo embrionario (ésto sumado a la presencia temprana de hormona de origen materno en el embrión), mucho más temprano que en los anuros con desarrollo indirecto.



Figura 3. Desarrollo embrionario en dos especies de ranas con desarrollo directo. *Oreobates berdemenos* es una especie recién descrita en las Yungas de Jujuy, mientras que a *Ischnocnema henselii* la podemos encontrar en Misiones y sur de Brasil. Las fotos muestran un detalle de la puesta terrestre y embriones de *Oreobates* vivos en diferentes estadios (arriba), y una serie de embriones de *Ischnocnema* preservados y removidos del huevo (escala = 1 mm). La gran cantidad de vitelo de los embriones proporciona energía para el desarrollo, y estos embriones alcanzan una forma juvenil dentro del huevo (*Oreobates* con la ñata contra el huevo) sin alimentarse de fuentes externas. Fotos: Ma. José Salica y Pedro Taucce.

Pero veamos entonces cómo se desarrollan (Fig. 3) ...

Los embriones se desarrollan dentro del huevo, cubiertos por varias "cápsulas de gelatina", en la tierra, donde generalmente son cuidados por sus progenitores. Los huevos tienen mucha yema, para compensar la falta de alimentación como un renacuajo libre, que permanece unida al intestino para su uso hasta los primeros días después de la eclosión (imaginemos algo similar a los pollos).

La eliminación del renacuajo de la ontogenia implicó muchos cambios morfológicos. Estos cambios se pueden clasificar en cuatro grupos: 1) pérdida de estructuras específicas del renacuajo o de embriones que eclosionan en renacuajos, 2) aceleración en la formación de estructuras adultas, lo que usualmente ocurre en la etapa larval y aquí ocurre en el embrión, 3) modificación de estructuras presentes en el renacuajo pero utilizadas con otra función, y 4) desarrollo de nuevas estructuras.

Con respecto al primer grupo, los anuros con desarrollo directo no desarrollan glándulas adhesivas, espiráculo, órganos sensoriales como los de la línea lateral, intestino enrollado como el que permite a los renacuajos digerir el material vegetal, algunos cartílagos craneales, ni los dientes labiales y vainas raspadoras que utilizan los renacuajos para comer (Fig. 4). En el segundo grupo podemos mencionar el desarrollo de las extremidades y algunos músculos y estructuras craneales.

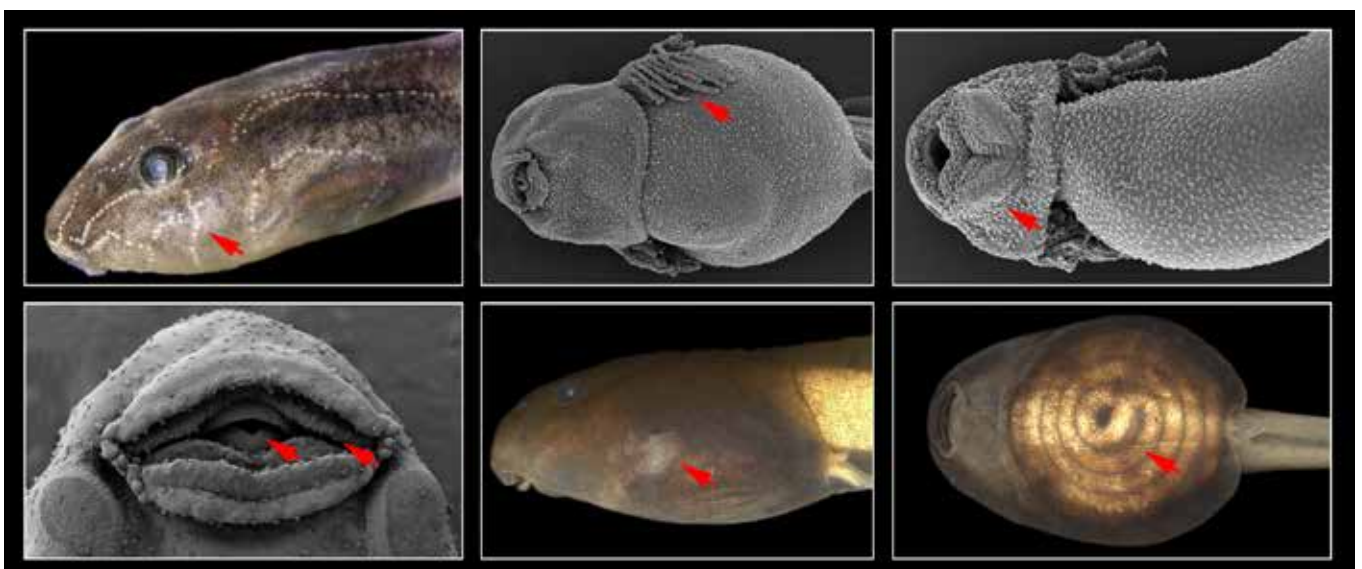


Figura 4. Características típicas de las larvas de anuros, que no se desarrollan o están muy reducidas en embriones con desarrollo directo. Las flechas muestran, de izquierda a derecha: las líneas laterales (un sistema sensorial mecánico), branquias externas (intercambio gaseoso), glándulas adhesivas (adhesión a superficies), vainas y dientes labiales (alimentación), espiráculo (salida de agua) e intestino espiralado (digestión). Foto líneas laterales: Silvia Quinzio.

El tercer tipo de cambios se ejemplifica principalmente con la cola (Fig. 5). En los anuros con desarrollo larval, la cola comienza a diferenciarse en el embrión y adquiere su máximo desarrollo en el renacuajo, conformándose como el principal órgano locomotor. En el renacuajo la cola está formada por el músculo caudal y las aletas dorsal y ventral. La cola en los anuros con desarrollo directo en cambio exhibe una gran variación en forma y tamaño. Dependiendo de la especie, la cola puede ser tipo-renacuajo como en las ranas coqui del género *Eleutherodactylus*, o puede envolver todo el embrión como en la rana de la hojarasca del Baritú (*Oreobates barituensis*). A su vez las aletas pueden ser dorsal y ventral tipo-renacuajo, como en las ranas coqui o las ranas miniatura del género *Brachycephalus*, o pueden ser laterales como en las ranas cutín del género *Pristimantis* o las ranas ladradoras del género *Craugastor*. Esto es un ejemplo de lo que en biología evolutiva denominamos una remodelación del desarrollo, que refiere a estructuras que en el ancestro se desarrollan de una forma y que en las especies más derivadas lo hacen de manera diferente. Además, en las ranas con desarrollo directo la cola adquiere una nueva función (esto es lo que en biología evolutiva llamamos exaptación) y cambia de ser un órgano locomotor a un órgano relacionado con el intercambio gaseoso, es decir, respirador... ¿Y cómo sucede esto? Las aletas están formadas por un epitelio muy plegado y vascularizado (lleno de vasos sanguíneos), y con esto proporcionan una mayor superficie para el intercambio gaseoso.

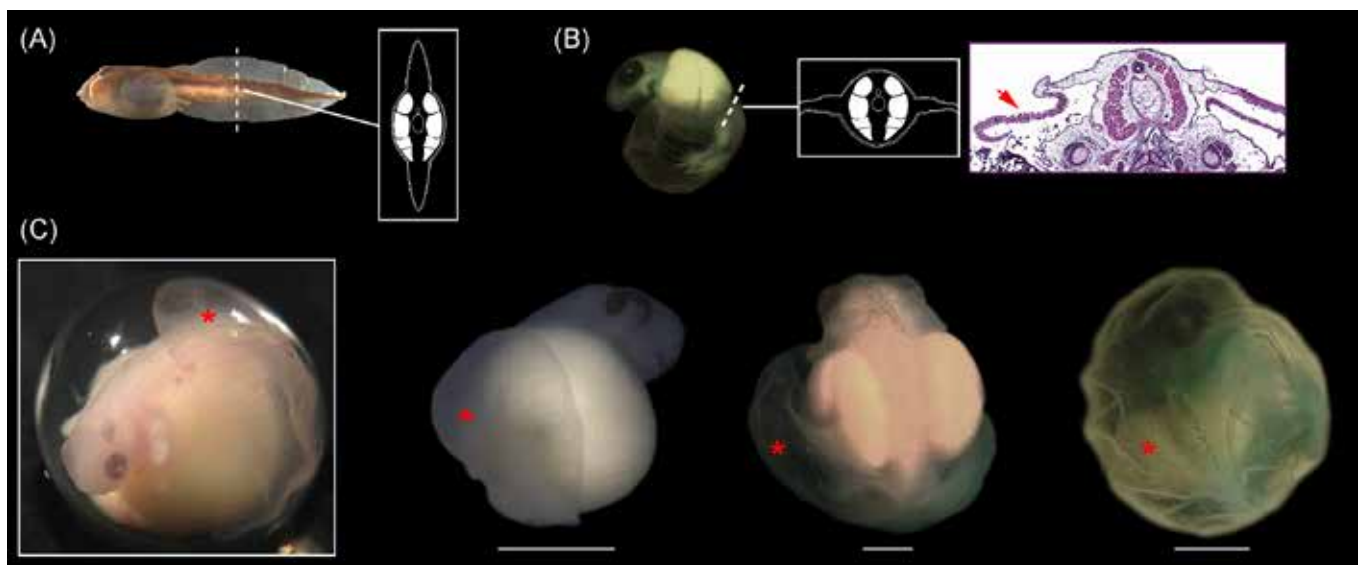


Figura 5. Comparación de la estructura de la cola en (A) renacuajos, y (B) embriones de algunas especies con desarrollo directo. En los renacuajos, las aletas se disponen dorsal y ventral, como en la cola de los peces. En cambio, en algunas especies con desarrollo directo las aletas se diferencian lateralmente al eje muscular. El corte histológico de la cola de *Haddadus binotatus* muestra además que el epitelio de las aletas está muy plegado y vascularizado (flecha), con una clara función respiratoria. Las fotos en (C) muestran diferentes colas (asteriscos) de este grupo de ranas, de izquierda a derecha: *Oreobates berdemenos* con cola que envuelve la mitad caudal del embrión, *Ischnocnema henselii* con cola tipo-renacuajo, *Haddadus binotatus* con cola envolviendo la mitad caudal del embrión, y *Oreobates barituensis* con la cola envolviendo completamente al embrión (escalas = 1 mm). Foto *Oreobates berdemenos*: Ma. José Salica.

Por último, el desarrollo de nuevas estructuras, esto es estructuras que no están en los ancestros con desarrollo indirecto, entre las que podemos mencionar el diente del huevo (Fig. 6). La presencia de un diente del huevo, que rompe las membranas y permite la eclosión, parece estar restringida sólo a un gran grupo de ranas con desarrollo directo que habitan desde Estados Unidos a Argentina; otras especies con desarrollo directo en otras familias de anuros carecen de esta estructura. El diente del huevo puede tener una de dos morfologías posibles: una estructura única, mediana, puntiaguda a redondeada como en la rana de la hojarasca misionera *Ischnocnema henselii* o una estructura claramente bifurcada como en la rana de la hojarasca del Baritú. Este diente, luego de la eclosión se cae y no es reemplazado por otra estructura (claramente el ratón Pérez no visita a las ranitas con desarrollo directo...). Curiosamente, otros vertebrados también poseen una estructura similar a un diente queratinizado (con una capa externa de células planas que le dan rigidez) que se forma a partir del engrosamiento de la piel en la punta del hocico o pico y que desaparece en algún momento después de la eclosión. Esta estructura se llama carúncula y se desarrolla como un engrosamiento de la punta del hocico de los tuataras, las tortugas, cocodrilos y los embriones de aves.

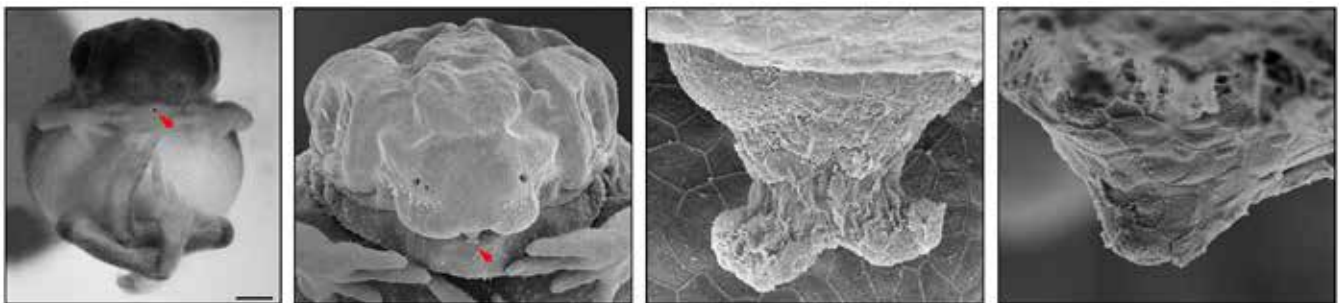


Figura 6. Diente del huevo en un embrión de *Oreobates barituensis*, mostrando su ubicación en la mandíbula superior (flechas) y un detalle de su estructura bicúspide y sus células queratinizadas (escala = 1 mm). La última imagen muestra, por comparación, un diente del huevo unicúspide de *Ischnocnema henselii*.

¿Y cómo sabemos todo esto?

El estudio del desarrollo implica la obtención de series de desarrollo completas para cada especie. Una serie de desarrollo es un conjunto ordenado de morfologías (como si fueran fotos) según una secuencia temporal a partir de la cual podemos describir cómo los procesos de diferenciación y crecimiento conforman un organismo. Dadas las características de estas especies, que ponen sus huevos en la hojarasca en ambientes tropicales, es muy difícil obtener puestas que permitan un seguimiento para la obtención de diferentes estadios del desarrollo. Sin embargo, para algunas especies esto se ha conseguido (aunque poco más de 20 de las más de 1600 especies), y esto nos permite describir variaciones interesantes entre las especies y la aparición de nuevas estructuras y funciones. Resulta curioso además que estas diferencias con respecto a los anuros con desarrollo indirecto sólo están relacionadas con las etapas embrionarias y larval, ya que una vez que se alcanzan las etapas de juvenil y adulto no existen grandes diferencias entre las especies con desarrollo directo o indirecto que puedan preverse por sus modos de desarrollo. El príncipe sapo, el sapo Pepe o la ranita Demetán pudieron haber sido renacuajos o haber eclosionado directamente desde el huevo como juveniles...pero eso nunca lo sabremos.



En Argentina existen cuatro especies de ranas con desarrollo directo: *Oreobates discoidalis*, *Oreobates berdemenos*, *Oreobates barituensis* e *Ischnocnema henselii*.

Las ranas del género *Oreobates* se distribuyen en la ecoregión de las Selvas de las Yungas: *O. discoidalis* está restringida a Tucumán, *O. barituensis* a las Selvas de Tucumán, Salta y Jujuy, y *O. berdemenos* sólo ha sido observada en Salta y Jujuy.

Las tres especies están categorizadas como Vulnerables, debido a que sus hábitats se ven modificados por obras civiles de gran envergadura, explotación forestal, cultivos y ganadería.

Ischnocnema henselii está descrita solamente para unas pocas localidades del centroeste y norte de la provincia de Misiones. Debido a la falta de conocimiento de su biología, rango de distribución y estado de conservación, se la considerada especie Insuficientemente Conocida.

Fotos: Mauricio Akmentins (1,2) y Diego Baldo (3,4)



Agradecimientos: a M. Akmentins, D. Baldo, S. Quinzio y Ma. José Salica (Argentina), D. Alarcón Naforo (Colombia) y P. Taucce (Brasil) por prestarnos desinteresadamente su material biológico y fotografías. A los laboratorios de microscopía electrónica (LASEM - Salta y CISME – Tucumán), y a ANPCyT, CONICET, IBIGEO, UNT y FML por financiamiento y lugar de trabajo.



PARA CONOCER MAS...



Cruz JC. 2018. Metamorfosis: cambio de forma durante el desarrollo, [Temas de Biología y Geología, 8: 13-17.](#)

Elinson R. 2001. Direct development: an alternative way to make a frog. Genesis 29: 91–95 (descarga gratuita en: <http://nsmn1.uh.edu/frankino/assets/docs/EcoDevo/elinson.pdf>)

Goldberg J, Vera Candiotti F. 2015. A tale of a tail: variation during the early ontogeny of *Haddadus binotatus* (Brachycephaloidea: Craugastoridae) as compared with other direct developers. Journal of Herpetology 49: 479–484.

Goldberg J, Vera Candiotti F, Akmentins MS. 2012. Direct developing frogs: ontogeny of *Oreobates barituensis* (Anura: Terrarana) and the development of a novel trait. Amphibia-Reptilia 33: 239–250.

<https://www.conicet.gov.ar/descubren-una-nueva-especie-de-rana-endemica-en-jujuy/>