

Artículos

Ciclos de vida en ranas del Gran Chaco

* Marissa Fabrezi

* IBIGEO-CONICET, Museo de Ciencias Naturales-UNSa. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina.

Los sapos y ranas representan un conjunto de vertebrados con numerosas características particulares. En la cultura occidental, un sapo representó la fealdad en el cuento infantil "El príncipe sapo" ya que un animal con ojos sobresalientes, sin cuello y torso extremadamente corto representa algo fuera de lo común que contrasta con el concepto ideal de belleza y armonía de partes. En nuestras culturas originarias y otras, el sapo y la rana estuvieron asociados a ciclos de lluvia que traían prosperidad a los pueblos.



No hay una distinción clara y precisa entre sapos y ranas ya que son denominaciones comunes que se usan de manera ambigua.

Con frecuencia, llamamos sapos a las formas rechonchas, de piel gruesa y seca, generalmente verrugosa y de extremidades cortas. Se desplazan con pequeños saltos o caminan y normalmente se encuentran sobre el suelo o en cuevas.

Nos referimos a ranas cuando hablamos de formas estilizadas, de pieles lisas y brillantes, de extremidades delgadas que favorecen el desplazamiento a grandes saltos ya sea en el suelo, sobre la vegetación flotante o entre las copas de los árboles. Muchas ranas también están provistas de ventosas en el extremo de los dedos que favorecen la adhesión a superficies verticales y/o trepar y otras son excelentes nadadoras.

El ciclo de vida de la mayoría de los sapos y ranas se inicia con la fertilización de una gran cantidad de pequeños huevos depositados por la hembra, cuando se encuentran las parejas en un charco. Los huevos se desarrollan en embriones a ex-

pensas de los nutrientes que el mismo huevo contiene hasta un momento en que se inicia la etapa de vida libre acuática que conocemos como renacuajo.

El renacuajo crece hasta alcanzar una edad determinada en que las extremidades anteriores rompen la piel del cuerpo y emergen completamente formadas. En ese momento comienza un proceso llamado metamorfosis en el que muchas estructuras del renacuajo se transforman y la cola desaparece completamente.

La metamorfosis es muy rápida y da lugar a la etapa de vida terrestre, en la que el sapito o la ranita tendrán que sobrevivir hasta crecer y alcanzar la madurez reproductiva que iniciará un nuevo ciclo de vida. Dependiendo de la especie, la madurez ocurre luego de dos o tres períodos (estación húmeda) de alimentación activa.

El renacuajo es un organismo de cuerpo globoso, con una pequeña boca provista de estructuras duras que le permiten raspar la materia orgánica de la cual se alimenta. Presenta una cola más o menos larga que consiste en una parte central muscular y las aletas dorsal y ventral formadas por una doble capa de piel transparente. A medida que el renacuajo crece, las extremidades se desarrollan; las anteriores lo hacen recubiertas por la piel por detrás de la cabeza y las posteriores se diferencian externamente, sobre la base del origen de la cola. Arriba, renacuajo de *Hypsiboas raniceps* de 4 cm de longitud, abajo, renacuajo de *Dendropsophus minutus*, 1,5 cm de longitud. Fotos: M. Fabrezi



La metamorfosis es una etapa del desarrollo en la que ocurren rápidamente cambios morfológicos muy importantes. La cola del renacuajo es el órgano locomotor por excelencia y su pérdida es simultánea a la adquisición de funcionalidad de las extremidades posteriores. En la fotografía, un individuo de rana mono (*Phyllomedusa azurea*) a punto de perder la cola. Foto: M. Fabrezi.

Al perder completamente la cola, los pequeños recién metamorfoseados deben sobrevivir y crecer hasta alcanzar la madurez sexual. Estos sapitos rococo (*Rhinella schneideri*) recién comienzan su vida en tierra y se refugian en pequeñas grietas. Foto: M. Fabrezi.

En todas las especies en las que ocurre la metamorfosis, el ciclo de vida se denomina bifásico. Sin embargo en algunas especies el renacuajo no existe ya que el encuentro de las parejas y la fertilización de los huevos (que son pocos y mucho más grandes) ocurre en pequeñas cuevas o entre la hojarasca donde la humedad permite el desarrollo dentro de las envolturas y a expensas de los nutrientes del huevo para concluir en la eclosión de pequeñas ranitas o sapitos.

El ciclo de vida bifásico es una característica de los anfibios, un grupo que se originó en el Paleozoico, se diversificó en ambientes continentales y del que sobreviven tres líneas evolutivas (linajes): los anuros o batracios (sapos y ranas, sin cola), los ápodos o gimnofiones (cecilias, sin extremidades) y los urodelos o caudados (salamandras y tritones, con cola).

El registro fósil y la Tectónica de Placas (Hongn y García: **Temas BGNoa 1: 21–31**) sumados a datos morfológicos, del desarrollo y secuencias génicas indican que los anuros se habrían originado durante el Pérmico-Triásico hace aproximadamente 250 millones de años.

En América del Sur, el mayor número de especies de anuros está concentrado en la selva amazónica y en bosques y selvas que faldean las laderas orientales de la Cordillera de los Andes y cordones montañosos al este de los Andes, donde existe una gran variedad de hábitats y microclimas que han favorecido la diversificación y el origen de especializaciones morfológicas (ranas miniatura con armaduras óseas internas), fisiológicas (ranas con secreciones venenosas en la piel), reproductivas (ranas con desarrollo directo y ranas que transportan los embriones y/o renacuajos en bolsas –marsupios– de piel en el dorso), ecológicas (ranas que cumplen su ciclo de vida en el follaje), entre otras.

Contrasta con esta enorme diversidad, la fauna de anuros que existe en la vasta extensión de América del Sur conocida como el Gran Chaco. Como todos sabemos, el Chaco es un extenso ecosistema (bioma) que se ubica en llanuras de Paraguay, Bolivia y Argentina (Figura 1, en amarillo se señala el Gran Chaco). En Argentina, comprende parte de las provincias de Salta, Tucumán, Córdoba y Santa Fe, las provincias de Chaco, Formosa y Santiago del Estero y es recorrido de Oeste

Los anuros actuales representan tres líneas de diversificación.

La más antigua, representada por los anuros conocidos como basales (los más primitivos) coincide con la ruptura del supercontinente Pangea. Posteriormente, dos episodios se relacionan con radiaciones en Laurasia y Gondwana, y la posterior explosión de diversidad a partir del Cretácico. Los anuros se reúnen en unas 49 familias y comprenden casi 6000 especies, de las cuales más de la mitad se encuentra en América Central y del Sur. Todo indica que esta gran diversidad de la fauna de anuros estaría asociada a la actividad tectónica relacionada con el levantamiento de los Andes, muy pronunciada a partir del Mioceno, aproximadamente hace 12 millones de años, la consecuente generación de un patrón hidrográfico importante (Amazonas, Orinoco y Paraná) y un gradiente climático latitudinal y altitudinal que dio lugar a la diversidad de ecosistemas que favorecieron la radiación y diversificación de los anuros.

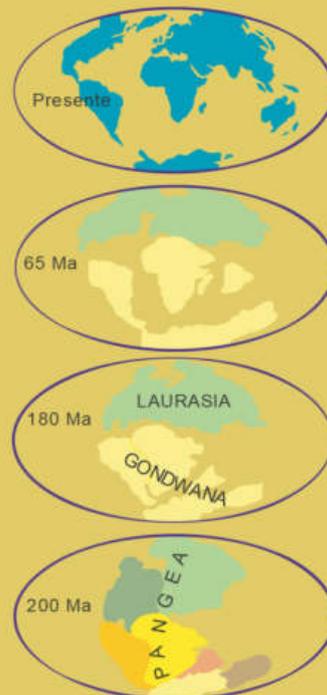


Figura 1.

En el verano, una característica del paisaje chaqueño es la formación de charcos, pozos, aguadas en depresiones naturales o artificiales, donde el agua de lluvia se acumula. La formación de estos humedales tiene un significado especial para el equilibrio y la estabilidad de la diversidad de la vida en estos ambientes. En ellos inician sus ciclos de vida numerosos animales que jugarán un papel importante en las redes alimenticias durante el resto del año. Por esta razón, los períodos de sequía provocados por la demora de las precipitaciones, o los períodos con demasiada lluvia que provocan inundaciones por desbordes de ríos y causan grandes daños en los cultivos y la ganadería tienen un gran impacto también en la dinámica de las poblaciones naturales que habitan en la región.



a Este y Norte a Sur por tres grandes ríos (Pilcomayo, Bermejo y Salado) y sus afluentes.

El Chaco se caracteriza principalmente por un paisaje semi-árido, con vegetación arbustiva en sus partes más degradadas y por bosques con árboles de gran porte y madera dura, como los quebrachales, en sus escasas áreas bien conservadas. El paisaje, ya sea en el que predomina la vegetación natural o aquél de las áreas cultivadas, se encuentra definido por sus características climáticas. Durante el verano-otoño (noviembre-abril) cuando se producen las precipitaciones, existen áreas muy verdes, mientras que en el período invierno-primavera el paisaje es seco y apagado.

Todos los anuros (unas 80 especies) que habitan la región del Chaco comparten ciertas características: 1) presentan renacuajo; 2) son activos desde noviembre hasta abril, período en el que se alimentan activamente, se reproducen y los huevos y renacuajos se desarrollan hasta completar la metamorfosis; 3) sólo algunas pocas especies habitan exclusivamente en sus ambientes y presentan especializaciones relacionadas con las condiciones ambientales de semi-aridez.

Dada las características del Chaco y sus ambientes, la supervivencia de la mayoría de las especies de anuros que habitan en el Chaco está ligada a ciclos de vida en los que la etapa de vida acuática (renacuajo) tiene una duración igual o menor a la duración de los cuerpos de agua que se forman con las lluvias. Otro aspecto relacionado es que no se esperaría que ocurran especies que luego de completar la metamorfosis continúen en el medio acuático. Sin embargo, entre los anuros chaqueños hay dos casos excepcionales de ranas en las que los ciclos de vida parecen desafiar a la naturaleza y sobre esos casos nos vamos a detener.

LA RANA PARADÓJICA

El nombre común de esta rana tiene que ver con algo muy llamativo entre las curiosidades del reino animal: su forma inmadura, el renacuajo, alcanza un tamaño hasta cuatro veces el tamaño de su forma adulta. Es decir que en esta rana la edad, el desarrollo y el crecimiento implican una disminución del tamaño general. La rana paradójica fue una de las primeras formas provenientes de las Américas (Fig. 2) incluida por Lineo en su Clasificación Natural en 1758 como *Rana paradoxa*, aunque actualmente el nombre de la especie es *Pseudis paradoxa*.



Figura 2. La rana paradójica habita en América del Sur al este de los Andes, desde Colombia hasta el norte de Argentina. En las áreas del Chaco más seco del norte de Argentina, sus poblaciones son frecuentes en charcos temporarios que se forman con las lluvias en depresiones aluvionales relacionadas con los ríos Bermejo y Pilcomayo.

Con las primeras lluvias de noviembre y la formación de charcos, los machos y hembras de la rana paradójica comienzan su actividad. Los machos suelen cantar para atraer a las hembras con más insistencia al atardecer, desde la parte central de los charcos. Las parejas se encuentran y la reproducción se desencadena y comienzan a desarrollarse los renacuajos que se confunden con hojas. Al principio, los renacuajos presentan la cola con un diseño de bandas verticales de coloración claro-oscuro contrastante que va desapareciendo cuando avanza el desarrollo. Dado que muchas veces entre las lluvias de noviembre y diciembre hay un período de 20 a 30 días de intenso calor y sequía, muchos de los charcos donde la rana paradójica se reproduce se secan rápidamente con una alta mortalidad de los descendientes, otros permanecen un tiempo más y serán alimentados por las lluvias de diciembre y los meses siguientes. Hacia fines de marzo y mediados de abril, los renacuajos que sobrevivieron en charcos que no se secaron alcanzan entre 16 y 18 cm antes de iniciar la metamorfosis (Fig. 3).



Figura 3. Renacuajo de rana paradójica. A modo de referencia una moneda de 25 centavos. La cola es muy larga y sus aletas bastante altas. Foto: F. Hongn

La metamorfosis dura varios días y cuando la cola ha desaparecido completamente, la ranita tiene un tamaño que varía entre 4 y 5,5 cm que es el tamaño definitivo. Es decir que en esta rana, todos los procesos de crecimiento que normalmente ocurren en etapas juveniles en la mayoría de los anuros, finalizan con la metamorfosis.

La rana paradójica permanece en el charco donde se desarrolló. La inactividad durante el invierno mientras el charco se seca podría ser simultánea con los procesos de maduración sexual que determinan el inicio de un nuevo ciclo de vida con las primeras lluvias (Fig. 4).



Figura 4. Un adulto de rana paradójica. La moneda de 25 centavos es una referencia aproximada de su tamaño y también nos sirve para comparar con la imagen del renacuajo. Foto: F. Hongn.

La rana paradójica es acuática y excelente nadadora, también se desplaza por la vegetación flotante a grandes saltos para capturar presas en superficie (libélulas, mosquitos, etc.). Los datos de edad indican que la rana paradójica vive hasta tres años.

Los estudios biogeográficos de las especies de *Pseudis*, que incluyen exhaustivos estudios de las localidades donde han sido encontradas, de la morfología y análisis genealógicos (ADN) de las distintas poblaciones indicarían que la diversificación de este linaje se inició en el macizo de Brasil y que la presencia de especies en el Amazonas (también en la región del Chaco) y Paraná es resultado de dispersiones durante el período Cuaternario.

LOS ESCUERZOS

El nombre escuerzo se asigna a tres géneros de ranas muy particulares, *Ceratophrys* (varias especies, escuerzos comunes), *Chacophrys* (una especie, escuerzo chico) y *Lepidobatrachus* (tres especies, escuerzos de agua). De todos ellos, una especie de escuerzo común, el escuerzo chico y los escuerzos de agua sólo habitan en ambientes del Gran Chaco y se caracterizan porque sus ciclos de vida se inician con las primeras lluvias de verano y sus renacuajos se desarrollan rápidamente, entre dos y tres semanas.

Los escuerzos presentan numerosas características morfológicas distintivas: cuerpo robusto, extremidades cortas, las posteriores provistas de un apéndice cavador, y cabeza grande, con una boca exagerada en la que sobresalen un par de colmillos en la mandíbula inferior. Entre los aspectos del comportamiento que los distinguen se puede destacar que son ranas muy voraces, capaces de engullir hasta pequeños mamíferos y además a sus propios congéneres, es decir son caníbales. Además, son bastante agresivos y al ser molestados abren sus poderosas mandíbulas en actitud defensiva (Fig. 5). Para resistir largos períodos de sequía, los escuerzos se “encapsulan” al secretar una sustancia mucosa que se funde con las arcillas típicas de los suelos chaqueños. La cápsula endurece y dentro de ella el escuerzo puede permanecer hasta varios años en áreas de extrema aridez.

Otra característica es que sus renacuajos no solo alcanzan la metamorfosis rápidamente sino también a un tamaño grande, mayor al de las otras especies que comparten el charco, con excepción de la rana paradójica. El desarrollo y crecimiento rápido indican que los renacuajos tienen la capacidad de



En amarillo, en el mapa, el área de distribución del escuerzo común (*Ceratophrys cranwelli*), Foto: M. Vaira



En amarillo, en el mapa, el área de distribución del escuerzo chico (*Chacophrys pierottii*). Foto: C. Infante.



En amarillo, en el mapa, el área de distribución de uno de los escuerzos de agua (*Lepidobatrachus laevis*). Foto: F. Hongn.

consumir más alimentos que las otras especies; sin embargo tanto la dieta como la cantidad de presas entre ellos difiere. El escuerzo chico tiene un renacuajo que se alimenta de materia orgánica del charco (generalmente algas, vegetación semi-sumergida, cadáveres) que “raspa” o “roe”. El renacuajo del escuerzo común tiene una boca con estructuras duras sobre las mandíbulas que asemejan a un pico de loro con la que despedazan a sus presas (insectos, renacuajos, etc.). Muy



Figura 5: Si bien todos los escuerzos comparten la característica de presentar una boca muy grande, en los escuerzos de agua ésta alcanza un extremo tal que les permite engullir presas de su mismo tamaño. En la fotografía de la izquierda una hembra adulta de 12 cm de longitud exhibe los colmillos de la mandíbula inferior. Estos funcionan como púas. En la fotografía de la derecha un juvenil de 6 cm de longitud abre la boca en actitud amenazante. Fotos: F. Hongn.

diferentes, el renacuajo de los escuerzos de agua tiene la boca y la cavidad bucal muy grandes que funcionan como una bomba succionadora que les permite tragar presas enteras, incluidos renacuajos hermanos (Fig. 6). En los escuerzos de agua, al finalizar la etapa de renacuajo, la vida continúa en el mismo charco. Los recién metamorfoseados tienen un tamaño que varía entre 4 y 5 cm de longitud (Fig. 7).

El escuerzo de agua tiene el cuerpo aplanado, con la piel suelta y delgada, la cabeza es muy ancha y los ojos se ubican en posición dorsal, el tímpano es pequeño y las patas son muy cortas y presentan palmadura (Fig. 8). Estas características se asocian a una vida acuática que en una especie (*Lepidobatrachus laevis*) se acentúa con la presencia de un sistema sensorial en la piel que sólo está presente en los renacuajos o en ranas completamente acuáticas.

Como en los renacuajos, el metamorfoseado continúa alimentándose bajo el agua, engullendo presas enteras y vivas (ranas de su misma y otras especies, insectos y moluscos). Los ovarios y testículos que no están diferenciados al momento de la metamorfosis, se desarrollarán y madurarán a medida que crecen. La reproducción se inicia al alcanzar entre 7 y 8 cm; las hembras son más grandes que los machos y llegan a medir hasta 13 cm. Los datos sobre la longevidad han revelado que los ejemplares que superan los 10 cm (generalmente hembras) han vivido hasta siete veranos.



Figura 6: El renacuajo de los escuerzos de agua presenta características que no aparecen en ningún otro anuro. La cabeza es muy ancha, el cuerpo es aplanado, los ojos son dorsales y el agua que entra por la boca pasa por la cámara branquial y sale por los sifones laterales. Las extremidades anteriores a medida que se van desarrollando emergen por esos sifones. Foto: F. Hongn.

Los escuerzos de agua no son rápidos nadadores ni buenos saltadores ya que se mueven con cierta torpeza en tierra, es decir no parecen ser capaces de trasladarse grandes distancias. Además, la piel es extremadamente delgada y necesita mucha humedad ya que no resiste la desecación. Por estas razones, las poblaciones de escuerzos de agua están arraigadas a los sitios donde se reproducen y su dispersión estaría limitada a la conexión de los charcos en períodos muy lluviosos.



Figura 7: El renacuajo del escuerzo de agua es voraz y crece rápidamente. En menos de dos semanas estará listo para comenzar la metamorfosis, período durante el cual, a diferencia de otros anuros, seguirá alimentándose. La metamorfosis se inicia con el cierre de los sifones y el acortamiento de la cola. A medida que la cola se acorta y atrofia, la mandíbula inferior se redondea y los párpados se vuelven prominentes adquiriendo una coloración brillante y distintiva. La metamorfosis finaliza a los 15 o 16 días después que los huevos han sido fertilizados. Los individuos recién metamorfoseados continúan su vida en el charco donde se desarrollaron. Fotos: F. Hongn y M. Fabrezi

Hay evidencias fósiles que indican que el grupo de los escuerzos ya se encontraba representado en el Mioceno Superior (Baez y Perí, 1989) y estudios moleculares han revelado que la separación entre los géneros *Cerato-phrys* (escuerzos comunes) y *Lepidobatrachus* (escuerzos de agua) habría tenido lugar hace 12 millones de años (también en el Mioceno, Ruane et al., 2010). Estos datos son argumentos para sostener que los escuerzos habrían estado presentes en las planicies al Este de los Andes (Patagonia, Sierras Pampeanas-Chaco) ya en el Mioceno. Estas áreas de América del Sur fueron cubiertas durante parte del Mioceno por mares someros, que al retirarse dejaron un relieve y un clima que han sufrido pocos cambios hasta el presente.

Los escuerzos, y en especial los escuerzos de agua, parecen haber estado muy relacionados con los ambientes del Gran Chaco en donde las condiciones de semi-aridez podrían haber influenciado en sus ciclos de vida al acelerar las etapas larvales. Muchos estudios han demostrado que un desarrollo rápido y renacuajos de gran tamaño son una respuesta a la corta duración de los charcos. La rapidez en el desarrollo y crecimiento de las larvas en estos casos es favorecida por un incremento de proteínas en la dieta larval como ocurre entre los escuerzos. En los anuros de regiones áridas en los que ocurre esto, la metamorfosis se adelanta a la dese-



Figura 8: Un individuo juvenil de *Lepidobatrachus laevis* en el que se observan la forma tan particular del cuerpo y otras características distintivas. Foto: F. Hongn.

cación del charco y los individuos en tierra buscan condiciones (hoquedades, grietas, vegetación) para crecer hasta etapas adultas, como sucede con los escuerzos chico y común en los ambientes chaqueños. Sin embargo, en los escuerzos de agua, la rapidez en el crecimiento y desarrollo larval (que comparte con los escuerzos terrestres) parecen contradecir esta generalidad, ya que el charco con agua o seco será el hábitat permanente para las nuevas generaciones.

De las casi 6000 especies de anuros conocidas hasta el momento, un gran porcentaje tiene ciclos de vida bifásicos en los que el desarrollo larval presenta ciertas características comunes que hacen que la metamorfosis separe claramente dos fases (renacuajo y postmetamórfico) que difieren tanto en su forma, como en su fisiología y ecología. Entre las excepciones, los escuerzos de agua representan un caso único entre los anuros, sus renacuajos no se parecen a ningún otro y los individuos postmetamórficos tampoco son semejantes a otras ranas o sapos (más bien parecen una caricatura). Sin embargo las fases larval y postmetamórfica de los escuerzos de agua no difieren tanto entre sí y sugieren que existe una continuidad entre las dos fases tanto en la forma, como en la fisiología y ecología (Figs. 7 y 8).

En esta contribución se presentaron aspectos distintivos de los ciclos de vida de anuros del Chaco. En la rana paradójica, el desarrollo larval prolongado y la vida acuática de los adultos está ligada a cuerpos de agua semipermanentes alimentados por lluvias y eventualmente inundados en áreas fluviales. En términos evolutivos, implica que en esa especie sus poblaciones se dispersaron por la oportunidad de colonizar nuevos ambientes generados por el desarrollo de las redes hidrográficas tributarias de los grandes ríos (Orinoco, Amazonas y Paraná).

De manera muy diferente, en los pequeños charcos formados por las lluvias, que representan los ecosistemas más efímeros de los ambientes chaqueños, han evolucionado los ciclos de vida de tres especies de escuerzos de agua (*Lepidobatrachus asper*, *L. laevis* y *L. llanensis*). Estas especies que se alimentan de todos los animales vivos de un charco incluidos su congéneres, que compiten entre ellas (en un mismo charco pueden estar presentes dos especies de escuerzos de agua) y con periodos de

actividad anual muy reducidos, representan un caso único entre los anuros en los que la evolución ha tomado una vía particular. ¿Por qué es tan particular? Porque la evolución de los anfibios y especialmente de los anuros se interpreta en una dirección que condujo hacia la diversificación en el medio terrestre. En los escuerzos de agua, la dependencia total del ciclo de vida a condiciones tan efímeras y variables como las de un charco formado por agua de lluvia en los ambientes del Chaco implicó en cierta medida un retorno a las condiciones que presentaban los primeros anfibios.

Los datos volcados en este artículo provienen de investigaciones que se llevan a cabo desde hace varios años financiadas por el CONICET, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y el Consejo de Investigación de la Universidad Nacional de Salta. Silvia Quinzio y Javier Goldberg forman parte del grupo de trabajo que actualmente estudia estos temas. Para consultar los títulos de las publicaciones que contribuyeron a este artículo visitar la página del [IBIGEO](#).

LITERATURA CITADA

Báez AM, S Peri. 1990. Revisión de *Wawelia gerholdi*, un anuro del Mioceno de Patagonia. *Ameghiniana* 27: 379–386.

Hongn F, V Garcia. 2011. Tectónica de Placas: Teoría integradora de las Ciencias de la Tierra. *Temas BGNNoa* 1: 1–31.

Ruane S, RA Pyron, FT Burbrink. 2011. Phylogenetic relationships of the cretaceous frog *Beelzebufo* from Madagascar and the placement of fossil constraints based on temporal and phylogenetic evidence. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 274–285.