

# Diversidad en los ciclos de vida de las ranas del NOA: Cómo el ambiente y las hormonas modelan el desarrollo larval

Marissa Fabrezi<sup>1\*</sup>, Julio César Cruz<sup>1</sup>, Silvia Quinzio<sup>2</sup>, Javier Goldberg<sup>2</sup>, Leandro Raúl Antoniazzi<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO, UNSa - CONICET), Argentina. \*e-mail: mfabrezi@gmail.com

<sup>2</sup>Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA, UNC - CONICET), Argentina.

La diversidad de paisajes del Noroeste Argentino (NOA) es el resultado de los procesos geológicos y climáticos que durante el Cenozoico involucraron el levantamiento de los Andes (Hoorn et al. 2010). Durante esta era, entre los 66 y 30 millones de años, ocurrió también la gran diversificación de los anuros con varios linajes que se expandieron en nuevos y variados hábitats (Portik et al. 2023).

En el NOA, el número de especies de anuros, reunidas en las Familias Bufonidae, Ceratophryidae, Hemiphractidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Odontophrynidae, Pristimantidae y Telmatobiidae, aumenta desde los Andes-Puna hacia la llanura chaqueña, con especies con amplia distribución y otras que están limitadas a ambientes muy particulares (Figura 1).

## Diversidad de especies y de los ciclos de vida

La variación altitudinal en el NOA y su correspondencia climática, definen ecorregiones (ver [Fabrezi et al. 2022. Temas BGNOA, vol. 12, n° 2](#)) que tienen consecuencias en la diversidad específica, la cual incluye diferentes modos de reproducción y desarrollo. Con excepción de los géneros *Gastrotheca* (Hemiphractidae) y *Oreobates* (Pristimantidae) en los que se han descrito especies con desarrollo directo (ver [Goldberg y Vera Candiotti 2019. Temas BGNOA, vol. 9, n° 2](#)), la batracofauna del NOA tienen ciclos de vida bifásicos. Esto implica que el organismo, atraviesa una etapa larval acuática, de vida libre (renacuajo) y luego de la metamorfosis continúa en otras etapas de vida libre capaces de reproducirse e iniciar un nuevo ciclo de vida (ver [Cruz 2018. Temas BGNOA, vol. 8, n° 1](#)). Dependiendo de las especies, el período larval puede durar desde diez días o hasta más de ocho meses. La metamorfosis, que reúne un conjunto de transformaciones morfológicas y fisiológicas regresivas, progresivas e irreversibles en órganos y sistemas del renacuajo, puede durar entre 12 horas y dos semanas según la especie. Mientras que las etapas postmetamórficas varían desde dos años hasta veinte en la mayoría de las especies.

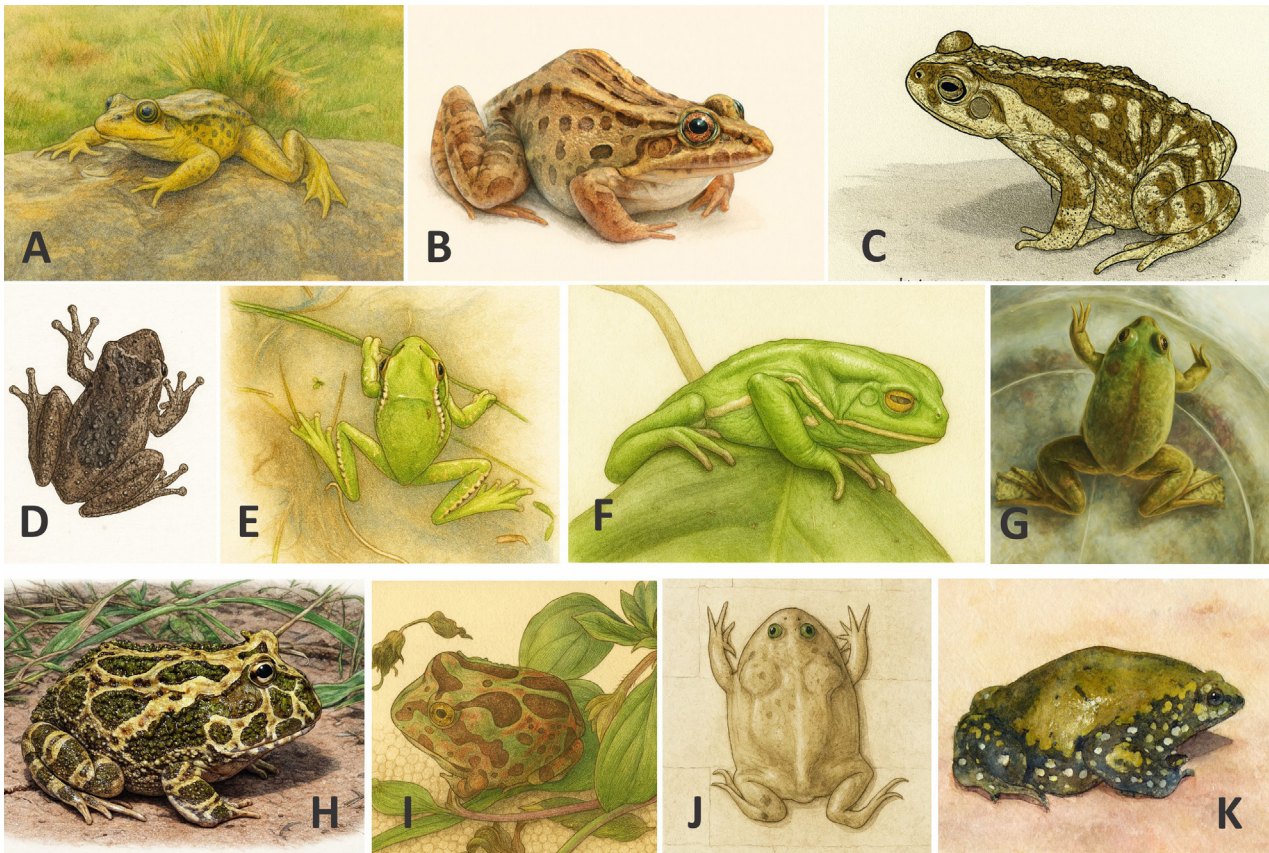


Figura 1. Algunas de las especies de ranas y sapos del NOA. A. *Telmatobius pisanoi* (Telmatobiidae), ranas de hábitos acuáticos en ríos de montaña, de piel lisa y brillante. B. *Leptodactylus macrosternum* (Leptodactylidae), extremidades robustas, membrana timpánica muy evidente por detrás del ojo y patrón de coloración de manchas oscuras alineadas longitudinalmente. C. *Rhinella arenarum* (Bufonidae), con su piel áspera y rugosa, glándulas parótidas sobresalientes detrás del tímpano. D. *Scinax fuscovarius* y E. *Boana riojana* (Hylidae), frecuentes en arbustales y la vegetación baja, con los extremos de los dedos con ventosas que le permiten permanecer adheridas a superficies verticales por mucho tiempo. F. *Phyllomedusa sauvagii* (Hylidae) es una rana de movimientos lentos, suele desplazarse trepando o caminando sobre las ramas y a diferencia de las ranas anteriores no tiene los extremos digitales dilatados. Llama la atención por su piel verde encerada y sus movimientos lentos. G. *Pseudis platensis* (Hylidae), conocida como rana paradójica, su renacuajo alcanza hasta 22 cm, superando el tamaño del adulto. Son ranas acuáticas, de piel verde uniforme y patas con membranas interdigitales muy desarrolladas. H. *Ceratophrys cranwelli*, I. *Chacophrys pierottii*, y J. *Lepidobatrachus laevis* (Ceratophryidae), conocidos como escuerzo, escuertito y escuerzo de agua respectivamente, se caracterizan por tener cabeza muy ancha, mandíbulas poderosas y extremidades cortas. K. *Dermatonotus muelleri* (Microhylidae) es una rana de cabeza muy pequeña y cuerpo rechoncho.

## Reproducción

Los charcostemporarios formados por agua de lluvia, los semipermanentes donde las lluvias suman caudal, las acequias y ríos de montaña constituyen los humedales donde el ciclo de vida de los anuros comienza (ver [Fabrezi et al. 2023. Temas BGNOA, vol. 13, nº 1](#)). Cuando llega el momento reproductivo, el macho se ubica en el charco o un sitio “inundable” y emite vocalizaciones que atraen a las hembras. Una vez producido el encuentro de la pareja, el macho abraza a la hembra ubicando su vientre sobre el dorso de la hembra (comportamiento denominado amplexo) (Figura 2). Durante el amplexo la hembra va liberando los ovocitos mientras el macho libera los espermatozoides y mediante el pataleo va

produciendo la hidratación de las envolturas que protegen el ovocito fertilizado. Cada pareja deposita una “puesta” o elabora un “nido” con un número variable de huevos (entre 150 y 5000 dependiendo de la especie).



Figura 2. La particularidad del ciclo de vida de *Boana riojana* radica en que esta especie se reproduce en distintas oportunidades. En la figura una pareja en amplexo en una acequia a fines de marzo.

La mayoría de las especies de Hylidae, Leptodactylidae y Odontophrynidae depositan sus huevos en nidos de espuma, algunas especies del género *Leptodactylus* lo hacen en formaciones de barro o en oquedades de troncos (Figura 3). En Microhylidae los huevos quedan suspendidos en una película sobre el charco hasta la liberación de las larvas (Figura 3). Un caso diferente se da en las especies de ranas mono (*Phyllomedusa sauvagii*, *P. boliviana* y *Pythecopus azureus*). Estas construyen envolturas con hojas de árboles que protegen la espuma con huevos hasta que la lluvia provoca la caída de los embriones al charco (ver [Fabrezi et al. 2013. Temas BGNOA, vol. 2, nº 2](#)). En las especies de *Telmatobius*, los huevos forman pequeños racimos que se adhieren a la vegetación o las rocas. Las especies de Bufonidae forman cordones gelatinosos con los huevos dispuestos como las cuentas de un collar. Finalmente, en los Ceratophryidae los ovocitos fecundados caen al fondo del charco, cada uno con su propia envoltura, no agrupados.

Las particularidades de los cuerpos de agua (temperatura, oxigenación, cantidad y calidad de nutrientes, altura de la columna de agua, iluminación, etc.) sumadas a la historia de cada linaje de ranas definen las características de su desarrollo larval.

El conocimiento de la batracofauna a nivel mundial ha enfatizado en distintos aspectos morfológicos, funcionales y ecológicos de los estadios postmetamórficos y la mayoría de las diagnósis, es decir la identificación de las 7873 especies conocidas al momento, no incluyen descripciones de sus estadios larvales o embrionarios. Esta es una de las razones por las cuales, nos propusimos

estudiar el desarrollo de las especies del NOA enfatizando en el período larval y la metamorfosis para entender los ciclos de vida y su papel en los procesos evolutivos.

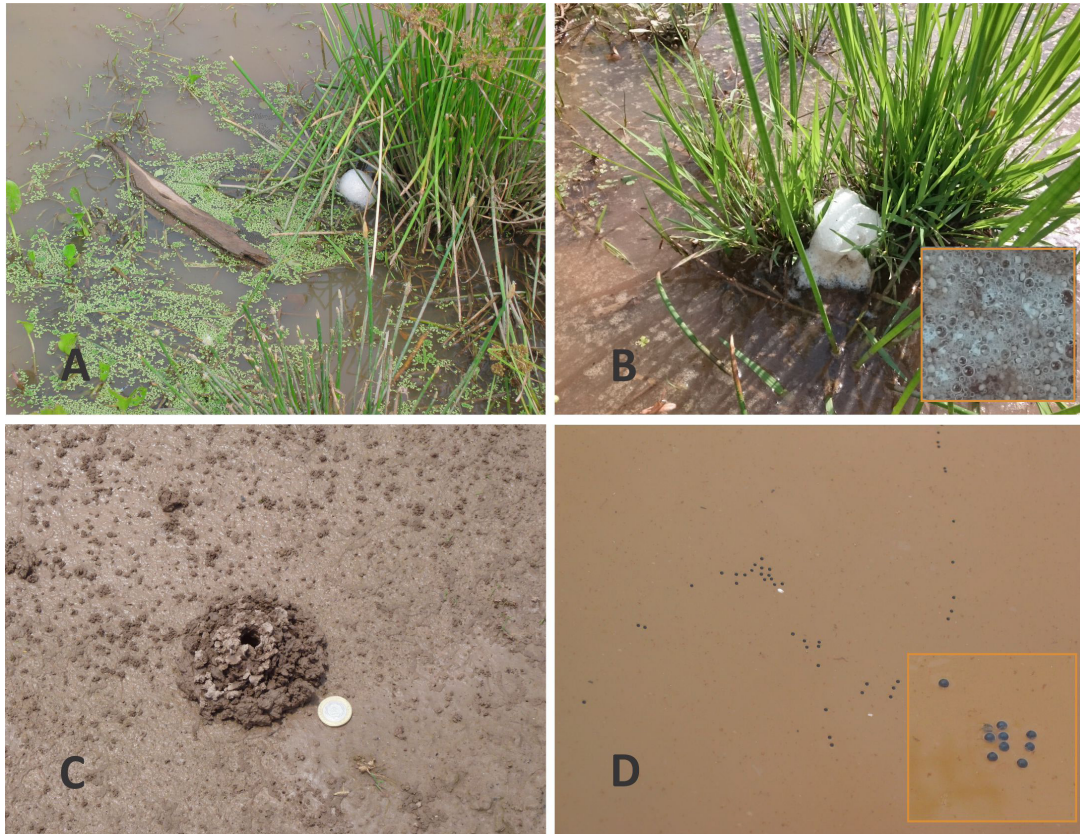


Figura 3. Distintos tipos de puesta: A y B, los nidos de espuma, tan frecuentes después de una lluvia contienen numerosos ovocitos. A medida que avanza el desarrollo embrionario la espuma pierde turgencia y se va haciendo más fluida para permitir el flujo hacia el agua de los embriones. Los nidos de espuma de *Physalaemus biligonigerus* se caracterizan por ovocitos totalmente blanquecinos. C, cuevas o volcanes de *Leptodactylus bufonius*, el encuentro de la pareja se produce dentro del volcán y la espuma permanece en su interior hasta que se inunda y se liberan los embriones al charco. D. En las puestas de las especies de Microhylidae, los ovocitos se encuentran dispersos en una película transparente suspendida sobre la superficie del charco.

### Morfología y diversidad de renacuajos

Un primer paso en nuestros estudios fue identificar en la morfología externa de una larva o renacuajo los rasgos o características que presentan variaciones, o son muy distintivas entre las diferentes especies (Figura 4). Estas diferencias morfológicas entre los renacuajos se acentúan a medida que avanza el desarrollo (Figura 5). Si bien la diferenciación y crecimiento de las extremidades anteriores y posteriores es casi sincrónico, las extremidades anteriores lo hacen en la cámara branquial y el momento en que emergen denota el comienzo de la metamorfosis que comprende una serie de cambios morfológicos y ecológicos ordenados e irreversibles (Figura 6). Esta etapa está disparada y coordinada por las hormonas tiroideas (T4 y T3), secretadas por la glándula tiroidea (Figura 7). Estas hormonas se encuentran en pequeñas cantidades al inicio de la etapa larval y van

incrementando sus niveles a lo largo del desarrollo hasta alcanzar su punto máximo al momento de la metamorfosis (ver [Cruz 2018. Temas BGNOA, vol. 8, nº 1](#)).

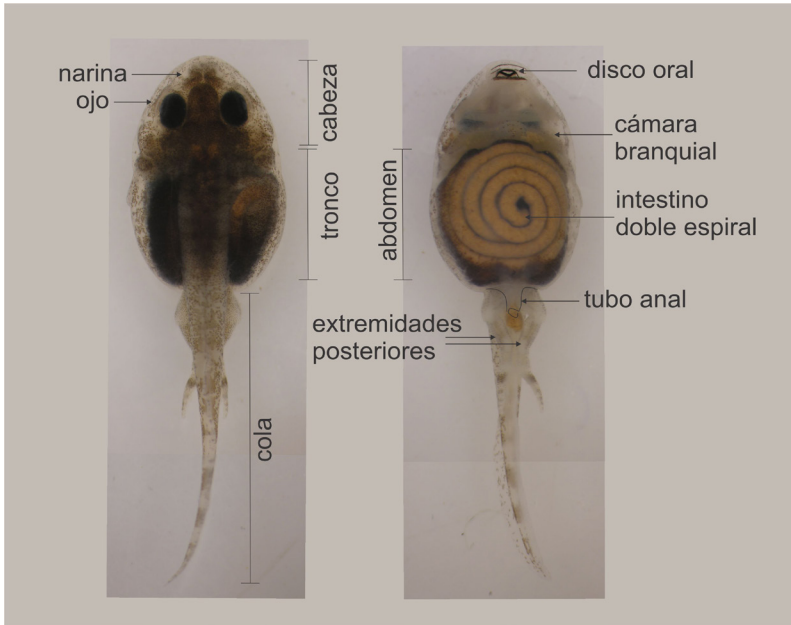
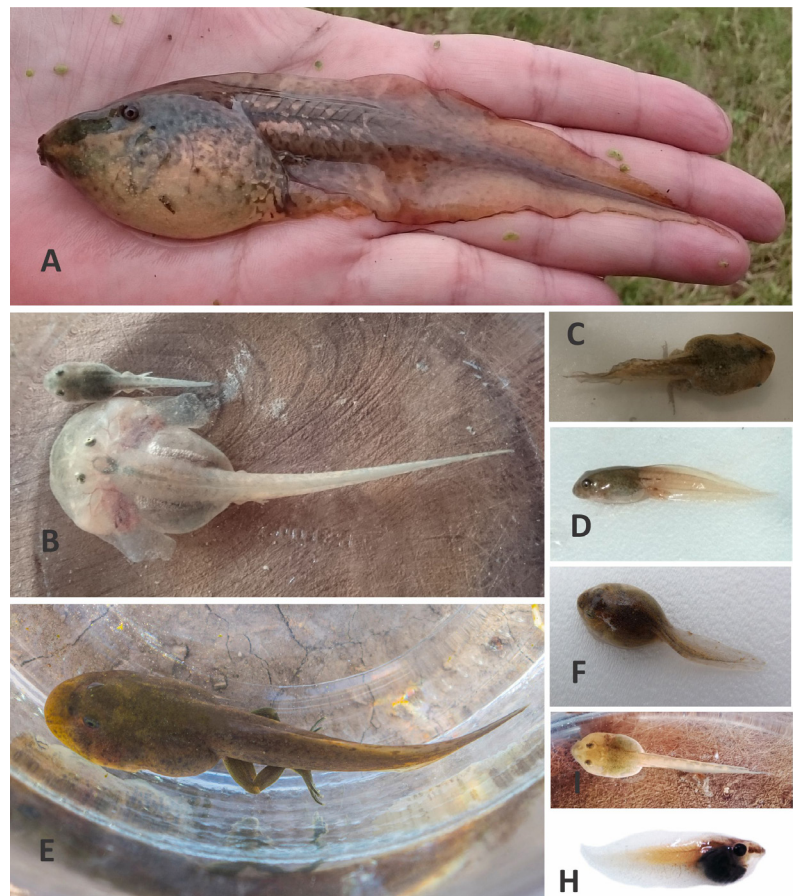


Figura 4. Principales caracteres de un renacuajo en vistas dorsal y ventral. El cuerpo, globoso y corto se diferencia claramente de la cola de longitud variable. La cola es un apéndice muscular que tiene una aleta dorsal y otra ventral. Los ojos pueden tener posición dorsal o lateral, la boca puede ser terminal o ventral y se denomina disco oral. El disco oral es una estructura compleja formada por papilas cutáneas y estructuras queratinizadas para "roer" el alimento de origen vegetal o animal. La cámara branquial contiene las estructuras que filtran las partículas alimenticias que ingresan con el agua. La cámara se abre al exterior a través de un espiráculo o embudo cutáneo que abre del lado izquierdo en la mayoría de los casos o en la línea media ventral. El abdomen está ocupado principalmente por el intestino que es muy largo, enrollado en una doble espiral y se ve por transparencia de la piel del abdomen que se proyecta en un tubo anal por donde descargan las heces del intestino.

Figura 5. Diferencias entre los renacuajos. A. El tamaño del renacuajo de *Pseudis platensis* (Hylidae) constituye un caso excepcional y único, puede medir hasta 22 cm. Se caracteriza por aletas caudales muy altas, la dorsal nace en la cabeza. B. El renacuajo del *Lepidobatrachus* (en la imagen *L. laevis*, Ceratophryidae) presenta un disco oral totalmente modificado, muy amplio con estructuras queratinizadas vestigiales; en lugar de un espiráculo, las cámaras branquiales abren a través de dos aperturas cutáneas; el intestino es muy corto y no llega a enrollarse. El renacuajo es depredador y traga sus presas enteras (crustáceos y otros renacuajos). También es un renacuajo grande, comparado con el renacuajo de *Leptodactylus macrosternum* que aparece en la foto. C. El renacuajo de *Dermatonotus muelleri* (Microhylidae) con sus ojos laterales, una boca muy simple (sin estructuras queratinizadas) porque se alimenta por filtración y un espiráculo que abre ventralmente sobre el abdomen. D. Renacuajos de *Leptodactylus latinasus* (Leptodactylidae) con ojos dorsales, aleta dorsal que nace por detrás del tronco. E. Renacuajo de *Telmatobius pisanoi* (Telmatobiidae), también grandes, de cuerpo alargado, tiene una aleta dorsal que nace sobre la musculatura de la cola. H. Renacuajo de *Chacophrys pierottii* (Ceratophryidae), cuerpo ovoide y ojos dorsales. I. Renacuajo de *Scinax acuminatus* (Hylidae) como en la mayoría de las especies de *Scinax*, los ojos son laterales y las aletas dorsal y lateral son altas, la aleta dorsal nace sobre el tronco.



Los cambios más notables o visibles involucran la locomoción y alimentación: por ejemplo, la pérdida de la cola larval; la coordinación del movimiento de las cuatro extremidades; la desaparición de las estructuras del disco oral y reestructuración de las mandíbulas con la consecuente interrupción de la alimentación; y una deriva de la dieta omnívora a carnívora con un nuevo mecanismo para la captura de presas (lengua). Durante la metamorfosis también existen diferencias entre las especies que influyen en los estadios posteriores como el tiempo de madurez sexual.

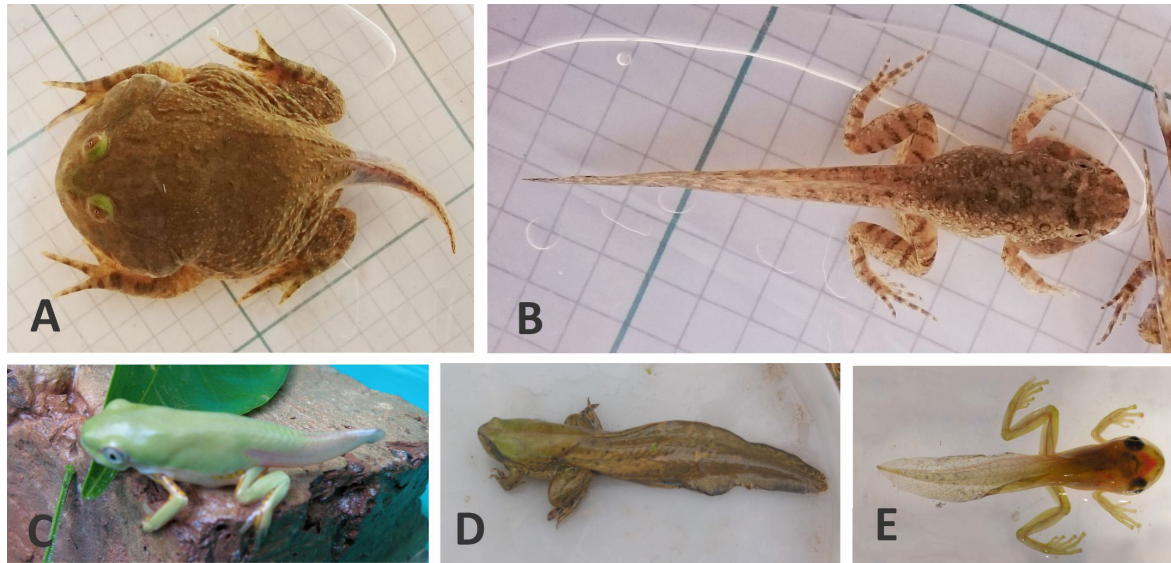


Figura 6. La metamorfosis en distintas especies. A. *Lepidobatrachus laevis* (Ceratophryidae) se observa el exagerado ensanchamiento de la boca. B. *Leptodactylus macrosternum* (Leptodactylidae), se observa el marcado alargamiento de la boca y la cola sin evidencias de acortamiento. C. *Pythecopus azureus* (Hylidae) la cola muestra fuerte acortamiento, reducción de las aletas y de la musculatura y un patrón de coloración característico de la especie. D. *Pseudis platensis* (Hylidae), retiene la cola muy larga y completa (con musculatura y aletas) aún cuando la metamorfosis es muy avanzada. E. *Scinax nasicus*, con acortamiento de la cola pero sin reducción de las aletas.

El estudio de la diversidad de las ranas del NOA nos ha permitido describir aspectos no conocidos de morfología, fisiología y ecología de algunas especies y que constituyen verdaderos aportes al conocimiento de la biodiversidad regional, de la biología de los anuros en general y también para profundizar en la evolución de los procesos del desarrollo.

### Los estudios en *Pseudis platensis* (rana paradójica)

Esta rana es común en la ecorregión chaqueña del NOA y NEA. Como la mayoría de las ranas de la familia Hylidae, es capaz de dar grandes saltos, aunque su hábitat preferido son los grandes charcos con vegetación flotante que permanecen todo el verano en zonas inundables (Figura 8). Es una excelente nadadora y se alimenta de insectos que frecuentan la superficie de los charcos (libélulas, zapateros, mariposas) (ver [Fabrezi 2011. Temas BGNOA, vol. 1, n° 2](#)).

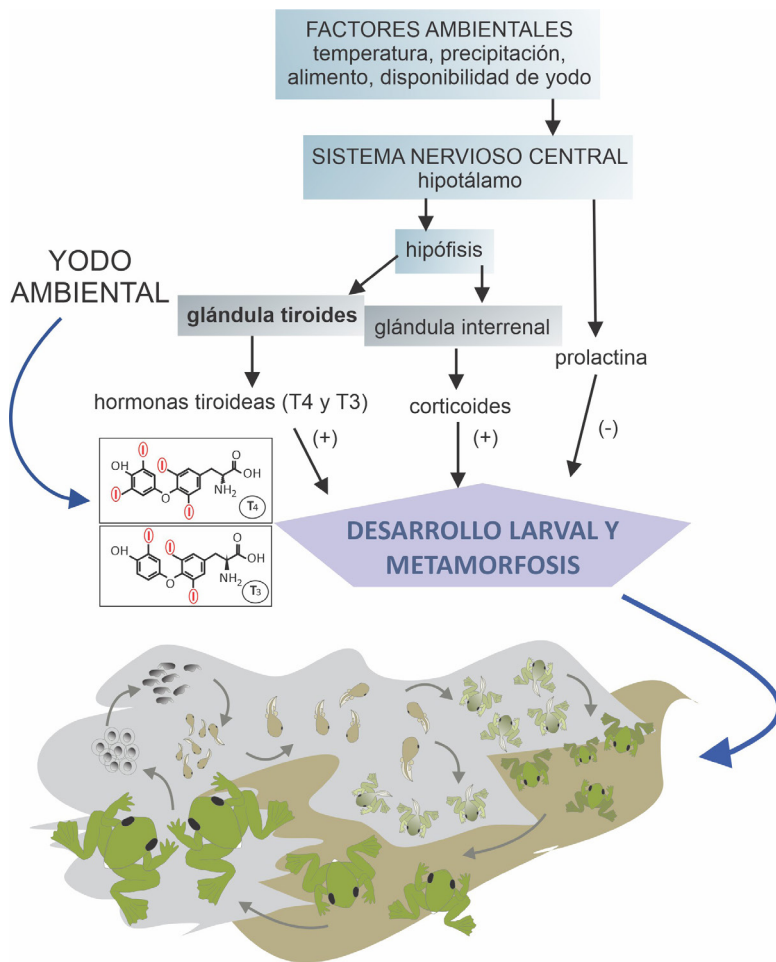


Figura 7. Esquema que representa las interacciones entre las señales ambientales y las respuestas endócrinas (hormonas) que actúan sobre el desarrollo larval y la metamorfosis. Las señales ambientales son captadas por el sistema nervioso central que a través de la hipófisis estimula de manera independiente la glándula tiroidea o la glándula interrenal para secretar hormonas tiroideas (T4 y T3) o glucocorticoides respectivamente. La estimulación de estas glándulas acelera el desarrollo larval y la metamorfosis. Además y en pequeñísimas cantidades, las hormonas tiroideas actúan sobre el desarrollo larval inicial en momentos en los que se están diferenciando las extremidades o las gónadas. Los glucocorticoides actúan acelerando la metamorfosis en condiciones desfavorables (estrés). La hormona prolactina presente en estadios larvales, no acelera ni provoca cambios metamórficos.

El ciclo de vida de las ranas paradójicas se inicia en el verano con las lluvias, el desarrollo de los renacuajos ocupa toda la estación lluviosa incluyendo el otoño y en algunos casos se prolonga durante el invierno en charcos que no sufren desecación. En días de lluvia, los machos cantan en el charco para atraer a las hembras. Los huevos son muy pequeños (<1mm) y se encuentran en masas espumosas del tamaño de una ciruela. Inmediatamente después de fecundados, comienza el desarrollo embrionario y al cabo de una semana, los pequeños renacuajos son liberados. La coloración inicial de los renacuajos es de bandas verticales claras y oscuras que va desapareciendo a medida que avanza el desarrollo. Se alimentan de partículas vegetales de tallos, raíces y hojas. El renacuajo crece lentamente y cuando alcanza una longitud total de aproximadamente 10 centímetros, recién aparecen los primordios de las extremidades posteriores (Figura 8). El crecimiento continúa de manera progresiva. Hacia fines del verano y durante el otoño, los renacuajos que sobrevivieron en charcos que no se secaron se esconden entre las raíces de la vegetación flotante. Algunos de esos renacuajos alcanzan la metamorfosis en otoño (Figuras 5 y 6). El tamaño del cuerpo del recién metamorfoseado es casi el tamaño del adulto de la especie ( $\geq 45\text{mm}$ ), (Figura 8).

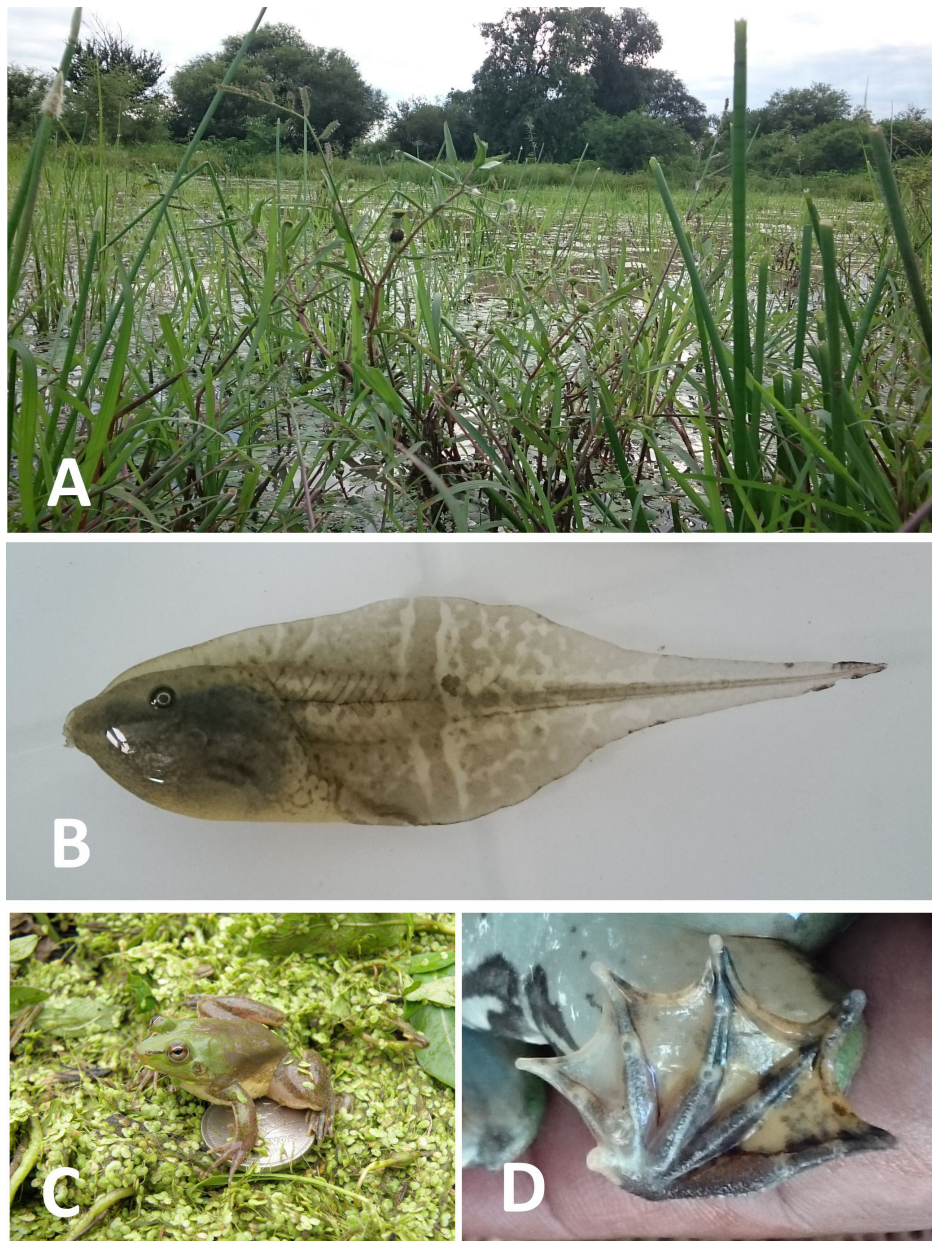


Figura 8. A. Imagen de un charco al final del verano donde predomina la vegetación que brinda refugio a los renacuajos en diferentes estadios del desarrollo de *Pseudis platensis* (Hylidae). B. Un renacuajo temprano que muestra las aletas muy altas y la coloración de bandas longitudinales. C. Un individuo adulto de apenas 38 mm de longitud. D. La palmadura muy desarrollada de las patas de *Pseudis platensis* cumple diversas funciones: aumenta la superficie de flotación en reposo e incrementa la fuerza de propulsión en la natación.

### ¿Qué estudiamos en estas ranas?

A partir de series de crecimiento larval construimos una tabla de desarrollo caracterizando los estadios para esta especie. Se observó que el crecimiento de la cola es más pronunciado al avanzar el desarrollo. El amplio rango de variaciones del tamaño y de la edad de las larvas al final del verano indica que las parejas se reproducen durante todo el verano.

Describimos las transformaciones y reducciones que ocurren en la metamorfosis muy lentamente (entre 10 y 14 días), diferente de otras especies que habitan en los mismos ambientes en los que la metamorfosis es un proceso muy rápido (dos o tres días).

En individuos recién metamorfoseados encontramos que el sistema timpánico está completamente desarrollado como en el adulto; el aparato lingual está listo para capturar presas y el sistema reproductor está preparado para iniciar la reproducción. Esto implica que los procesos típicos de maduración característicos de los estadios juveniles en la mayoría de los anuros, ocurren durante y no después de la metamorfosis en estas ranas.

A partir de técnicas de esqueletocronología para determinar la edad se encontró que los individuos adultos que se están reproduciendo pueden tener hasta tres años (ver [Quinzio 2013. Temas BGNOA, vol. 3, nº 1](#)).

La presencia de un elemento esquelético intercalar entre las dos últimas falanges, alargado y mineralizado, es evidencia de su parentesco con las ranas arborícolas de la familia Hylidae; pero la extensa palmadura entre los dedos de las patas es un rasgo asociado a una vida acuática (Figura 8). El sistema sensorial de las líneas laterales, típico de peces y de estadios larvales y de adultos acuáticos desaparece en esta especie durante la metamorfosis como en la mayoría de los anuros que tienen hábitat terrestre (ver [Quinzio 2017. Temas BGNOA, vol. 7, nº 1](#)).

Al estudiar las características de la glándula tiroides, encontramos baja actividad secretora antes de la metamorfosis, hecho que explicaría la extensión del período larval, una metamorfosis lenta y un tamaño exagerado del renacuajo. Una posible causa de esta fisiología de la glándula tiroides podría estar relacionada con una dieta rica en carbohidratos que limitaría la disponibilidad de otros precursores orgánicos (grasas y proteínas animales) y minerales (yodo) para la síntesis de hormonas tiroideas.

### Los estudios en escuerzos

Las ranas de la familia Ceratophryidae (o escuerzos) se reúnen en tres géneros: *Ceratophrys*, *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*. Del total de las 12 especies de la familia, cinco (*Ceratophrys cranwelli*, *Chacophrys pierottii*, *Lepidobatrachus asper*, *L. llanensis* y *L. laevis*) se encuentran en la ecorregión chaqueña, donde sólo en esta región coexisten los tres géneros (ver [Fabrezi 2011. Temas BGNOA, vol. 1, nº 2](#)).

*Ceratophrys cranwelli* y *Chacophrys pierottii* son terrestres, de piel gruesa, rugosa y colorida, mientras que las especies de *Lepidobatrachus* son conocidas como escuerzos de agua, de cuerpo aplanado, ojos dorsales y piel muy delgada. El renacuajo de *Chacophrys* es omnívoro y los renacuajos de las especies de *Ceratophrys* son carnívoros. Los renacuajos de las especies de *Lepidobatrachus* son

también carnívoros y depredadores que engullen a sus presas enteras (crustáceos, otros renacuajos e insectos).

Son ranas voraces y activas al comienzo del verano con las primeras lluvias cuando se reproducen y alimentan (Figura 9). El canibalismo es un comportamiento característico de los escuerzos. La reproducción ocurre cuando apenas ha comenzado la lluvia y los huevos, grandes ( $\geq 4\text{mm}$ ), son depositados aislados en pequeños charcos (por ejemplo en huellas de ganado). El desarrollo larval es muy rápido y sincrónico. A pesar del canibalismo y de la voracidad de las larvas de *Lepidobatrachus* que implican competencia, la coexistencia simultánea de larvas de varias especies de escuerzos en un mismo charco es frecuente, pero no habitual en la mayoría de las comunidades larvales de anuros. La desecación de los charcos debido a la intensa evapotranspiración es el principal enemigo de las poblaciones de escuerzos (Figura 9).

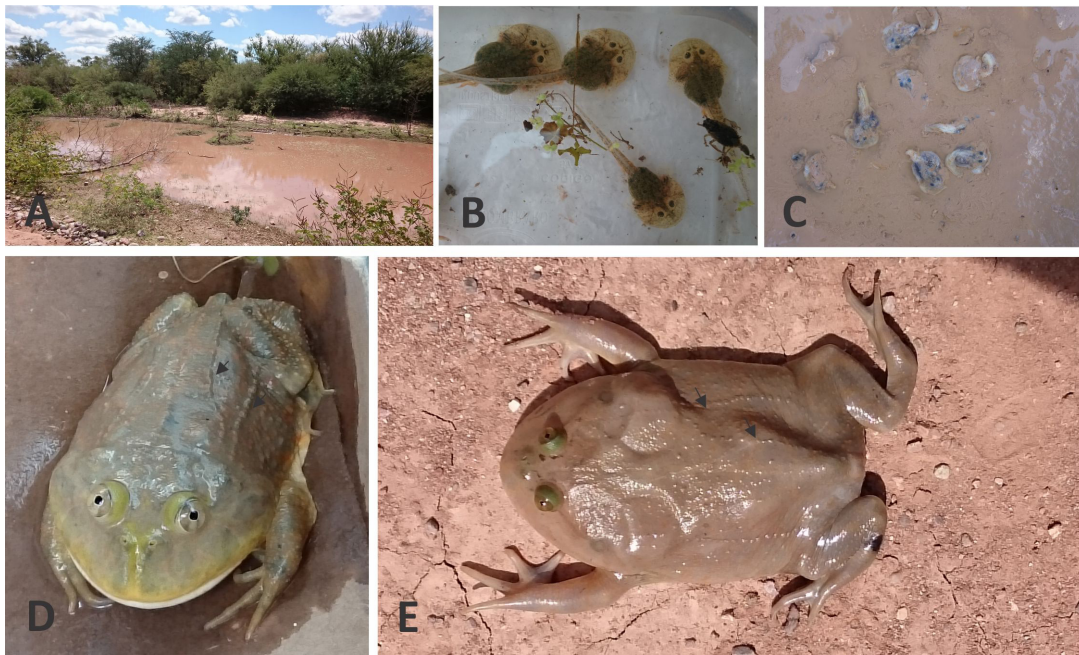


Figura 9. A. Imagen de un charco formado con las primeras lluvias de verano donde coinciden la explosiva reproducción de los escuerzos y de varios crustáceos que constituyen el alimento de las larvas de ceratófridos. La productividad primaria de estos charcos es mínima al estar recién formados. B. Larvas de *Lepidobatrachus laevis* con abdómenes llenos de presas. C. La intensa evaporación del verano acelera la desecación de los charcos y constituye la principal amenaza que enfrentan las larvas de los escuerzos. D. Un espécimen juvenil de *L. laevis* con su coloración de manchas verde-amarillento difusas en las mandíbulas. E. Un espécimen adulto de *L. laevis* que destaca por su piel floja. En D y E las flechas señalan los órganos sensoriales de la línea lateral que en la mayoría de los anuros se pierden durante la metamorfosis.

### ¿Qué estudiamos en estas ranas?

Construimos series de desarrollo larval caracterizando los estadios en cada caso y la variación en tamaño. En *Chacophrys pierottii* pudimos identificar dos morfotipos larvales, uno grande y otro

pequeño: el morfotipo pequeño ocurre en condiciones de estrés donde existe un inminente riesgo de desecación, mientras que el morfotipo grande se presenta cuando el charco mantiene una columna de agua importante de al menos 20 cm durante dos semanas (Figura 10). Aunque la dieta de *Chacophrys* es omnívora, el morfotipo grande presenta contenidos intestinales en los que predominan los crustáceos (es decir una dieta de proteínas animales). El desarrollo completo en *Chacophrys pierottii* y las especies de *Lepidobatrachus* tiene lugar en 15 días mientras que el desarrollo de *Ceratophrys cranwelli* sucede en 21 días.

La presencia de osificaciones como escudos dorsales y la queratinización de uñas y espolones ocurre en estadios larvales de *Lepidobatrachus* y después de la metamorfosis en *Ceratophrys cranwelli*. La ocurrencia de estos rasgos es muy singular en las especies del género *Lepidobatrachus* ya que han sido relacionados a hábitos terrestres aunque permanecen casi todo el tiempo de alimentación y reproducción en el charco.

En *Lepidobatrachus* la desaparición del sistema de la línea lateral (típico de los estadios larvales) no se produce durante la metamorfosis sino mucho después o incluso no ocurre en *L. laevis* y sugiere una retención de una condición larval asociada a la vida acuática (Figura 9) (ver [Quinzio 2017. Temas BGNOA, vol. 7, nº 1](#)).

A partir de técnicas de esqueletocronología (método de estimación de la edad sobre la base de cortes histológicos transversales de huesos largos en los que se cuentan anillos de crecimiento rápido y anillos de crecimiento lento, según los depósitos de calcio) se encontró que individuos de

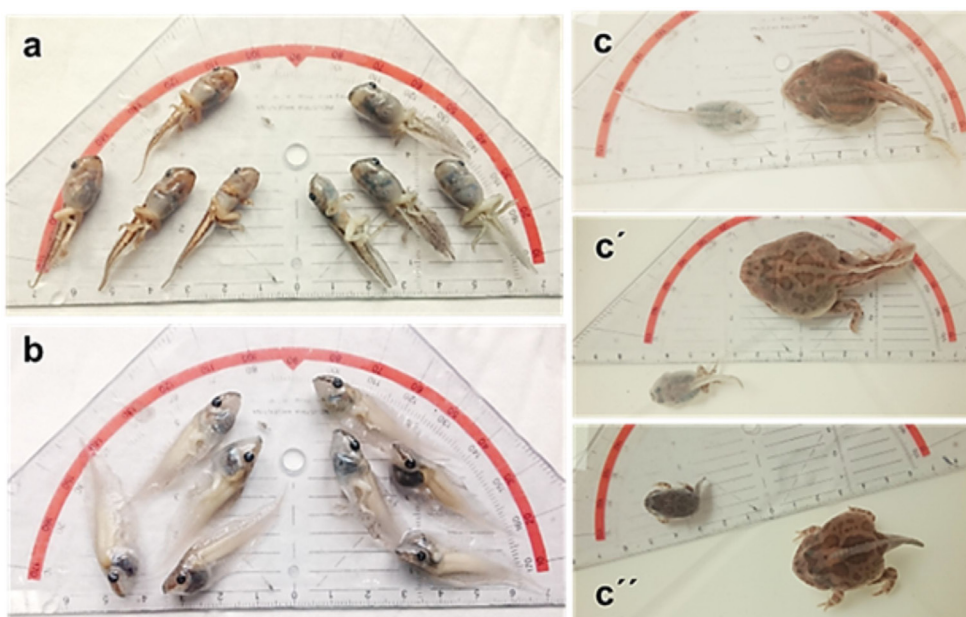


Figura 10. La variación intra-específica en la velocidad del crecimiento en algunas especies es prácticamente imperceptible (a. *Trachycephalus typhonius* y b. *Scinax acuminatus*) sin embargo, en *Chacophrys pierottii* (c, c', c'') las diferencias de tamaño entre larvas de distintos años en una misma localidad son muy llamativas. En años en los que el riesgo de desecación es muy alto, los renacuajos son pequeños y metamorfosean con un tamaño corporal aproximado de 20 mm; mientras que en los años en los que el charco mantiene una columna de agua por al menos dos semanas, los renacuajos crecen rápidamente y alcanzan un tamaño corporal de 40 mm o más al metamorfosear.

*Ceratophrys* pueden alcanzar 14 años, mientras que en *Lepidobatrachus* y *Chacophrys* se registran edades de hasta 7 y 6 años respectivamente (ver [Quinzio 2013. Temas BGNOA, vol. 3, n° 1](#)).

En larvas de *Lepidobatrachus*, el intestino es corto y hay un estómago con glándulas digestivas similar al adulto y especializado en una dieta rica en proteínas animales. La alimentación no se interrumpe durante la metamorfosis y no hay una transformación del sistema digestivo, una característica única entre los anuros con desarrollo larval (Figura 11). Los contenidos del tracto digestivo en *Lepidobatrachus* revelan que la dieta está formada por crustáceos, insectos y larvas de anuros de diferentes especies.

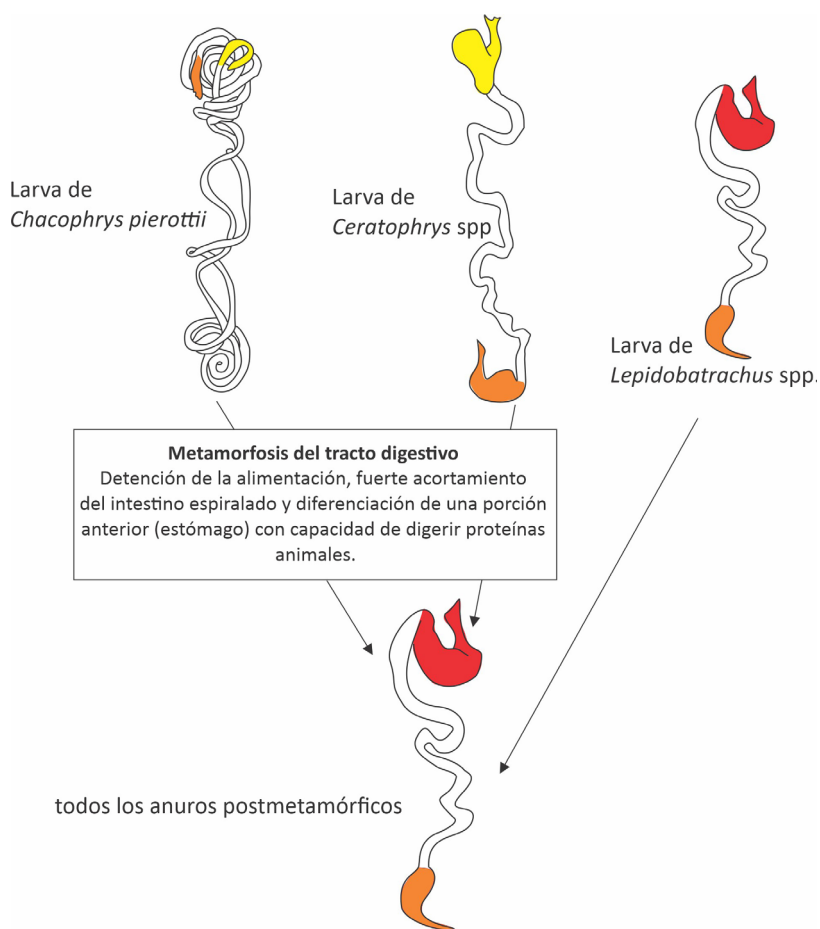


Figura 11. Las transformaciones del tubo digestivo durante la metamorfosis ocurren en todos los anuros con desarrollo larval, excepto en las especies de *Lepidobatrachus*. En la mayoría de las especies, como en *Chacophrys pierottii*, la porción anterior del tubo digestivo (en amarillo) representa la región en la cual se diferenciarán glándulas secretoras de ácido clorhídrico y pepsinógenos durante la metamorfosis y que dará origen al estómago del postmetamórfico (en rojo) para la digestión de proteínas de origen animal. Además, el intestino es muy largo y se enrolla en una doble espiral. En *Ceratophrys spp.*, esta zona anterior del tubo digestivo es dilatada y sirve como un saco para almacenar alimento, pero no presenta glándulas diferenciadas y el intestino es más corto. Diferente, en larvas de *Lepidobatrachus spp.* existe un estómago con glándulas diferenciadas y el intestino es tan corto como en la mayoría de los anuros postmetamórficos. Es decir que los cambios metamórficos del tracto digestivo no se manifiestan como en todos los renacuajos. En los esquemas la porción terminal del tracto digestivo recto se colorea en naranja.

Al estudiar las glándulas tiroideas de los escuezos, encontramos que son pequeñas y presentan lóbulos supernumerarios dispersos en *Lepidobatrachus* y *Chacophrys*, diferente a la mayoría de los anuros en los que solo hay dos lóbulos, y no existe evidencia de una fase de secreción intensa de hormonas tiroideas en la metamorfosis en *Lepidobatrachus*.

La monofilia de los ceratófridos está bien respaldada por datos morfológicos y moleculares. La existencia de dos morfotipos larvales (el pequeño y el grande) asociados a las condiciones de estrés (deseccación del charco) en *Chacophrys pierottii* ha sido también descrita en ranas del desierto norteamericano y es un primer paso hacia la carnivoría estricta que se observa en las larvas de *Lepidobatrachus*. En ambientes semiáridos con marcada estacionalidad y ciertas señales

ecológicas como la disponibilidad y calidad del alimento, la desecación de los charcos (Figura 9) y la competencia pueden haber influenciado la evolución de las larvas en las especies de *Lepidobatrachus*, con un tracto digestivo único que no sufre metamorfosis. Las características ecomorfológicas de las larvas y de las formas postmetamórficas algunas asociadas a hábitos terrestres (escudos óseos) y otras a hábitos acuáticos (retención del sistema de la línea lateral y palmaduras en las extremidades posteriores, piel floja y delgada) invitan a imaginar que los charcos temporarios son el microambiente donde cumplen su ciclo de vida completo y quizás donde evolucionaron estas ranas.

### Los estudios en ranas de los arbustales

Al comparar cohortes de una especie, la existencia de variación que distingue renacuajos grandes y pequeños (Figura 10), patrones de coloración, la altura de las aletas o la duración de los períodos larvales se denomina plasticidad fenotípica y se refiere a la amplitud de la capacidad intrínseca de variación en el desarrollo (ver [Goldberg 2015. Temas BGNOA, vol. 5, n° 1](#)). Experimentalmente se ha demostrado que variando la densidad de renacuajos, la columna de agua, la iluminación, la temperatura o la dieta se manifiesta esta plasticidad del desarrollo. Sin embargo, en poblaciones naturales, la plasticidad está determinada por una combinación de esos factores que al no compensarse se manifiestan como diferencias en el fenotipo.

La ranita hocicuda *Scinax fuscovarius*, de la familia Hylidae, es común en entornos urbanos, suburbanos y abiertos del NOA con una amplia distribución geográfica. Las distintas poblaciones de esta ranita están sometidas a diferentes condiciones climáticas dependiendo de donde habiten. Esta variación ambiental se ve reflejada en el tamaño de los adultos lo cual nos llevó a estudiar también si esta variación se observaba en caracteres o rasgos de los renacuajos. Los estudios se centraron en el crecimiento larval y rasgos externos de los renacuajos en poblaciones naturales de esta especie.

### ¿Qué estudiamos en estas ranas?

Las poblaciones (valle de Lerma y Chaco salteño) mostraron diferencias en la estacionalidad reproductiva, la duración del período larval y las tasas de crecimiento (Figura 12). Además se describieron variaciones morfológicas y morfométricas entre los renacuajos.

Se reconocieron dos morfos larvales bien diferenciados: uno relacionado con condiciones ambientales estables, producto de un único evento reproductivo hacia el final del verano (la duración de los charcos está garantizada) y otro, relacionado a eventos de reproducción continuos durante toda la temporada de lluvias y en condiciones más impredecibles (desecación de charcos).

La plasticidad fenotípica de esta especie, tanto en aspectos de su biología reproductiva, de la biología larval, de rasgos morfológicos y morfométricos de larvas y postmetamórficos en las distintas poblaciones, podrían ser una explicación de su amplia distribución geográfica y de su presencia frecuente en ambientes antropizados.

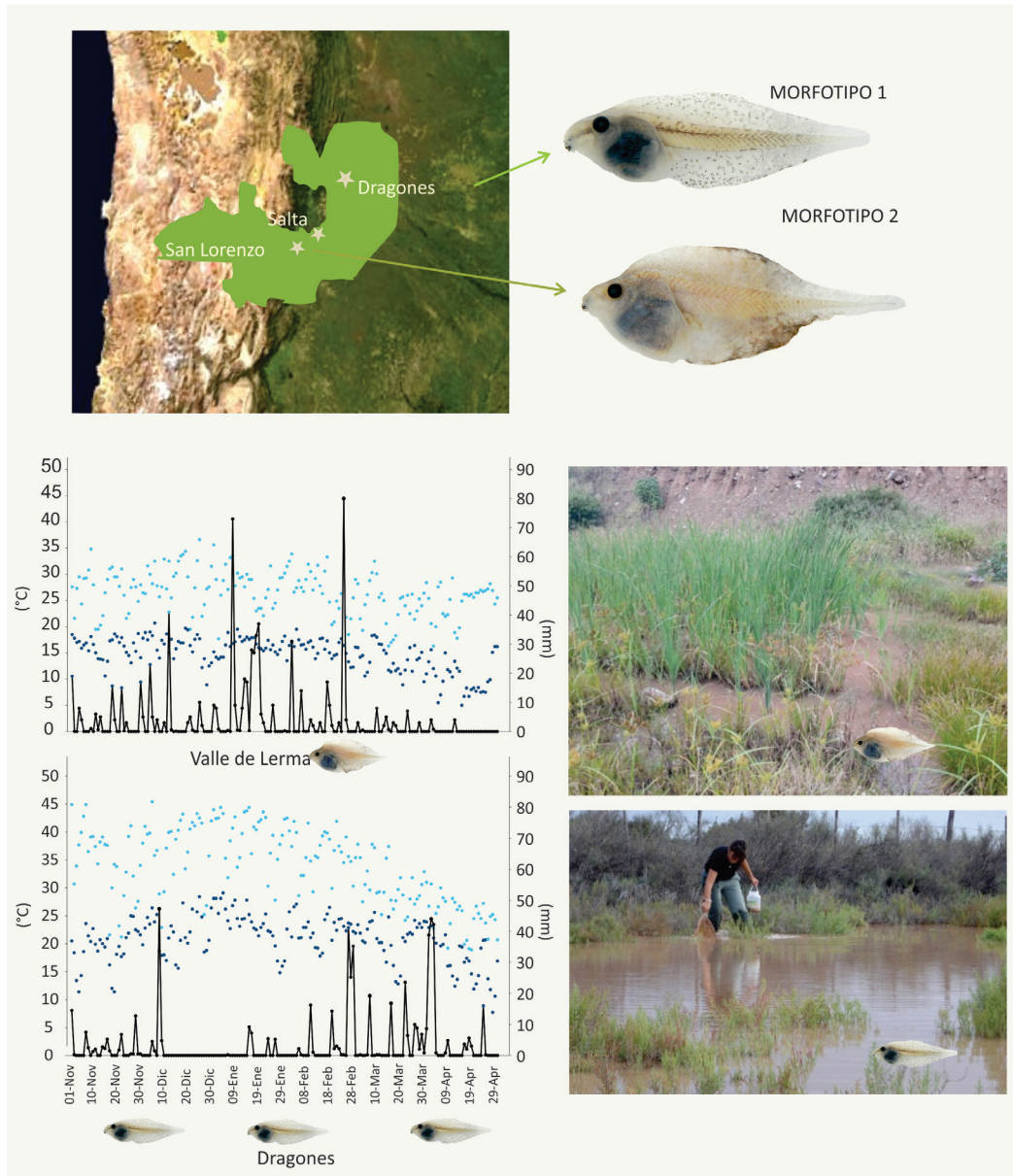


Figura 12. Dentro del gran área de distribución de *Scinax fuscovarius* estudiamos tres poblaciones de la provincia de Salta, comparamos su desarrollo larval y describimos dos morfotipos diferentes, cuya variación más notable se observa en la altura de las aletas caudales. En la parte inferior de la figura, a la izquierda, se muestran los gráficos de temperaturas máximas (círculos celestes) y mínimas (círculos azules) y precipitaciones diarias (línea negra) durante los seis meses comprendidos entre noviembre hasta el final de la estación lluviosa en abril para las dos poblaciones del Valle de Lerma y la del norte de la provincia (Dragones). Las diferencias en estas dos variables (temperatura y precipitación) definen las características de los humedales donde se reproduce la especie como se observa en las imágenes de la derecha. El análisis de las variables meteorológicas y las características de los humedales fueron considerados en nuestro análisis de la variación de la morfología larval. Encontramos además que las poblaciones del norte de la provincia de Salta se reproducen prácticamente a lo largo de toda la estación húmeda mientras que en las del Valle de Lerma solo reportamos un evento reproductivo hacia el final del verano.

## Los estudios en la rana andina

El estudio de las ranas arborícolas se extendió también al análisis de la variación intraespecífica en el ciclo de vida de la Rana Andina (*Boana riojana*), una especie de la familia Hylidae con amplia distribución en las cordilleras que bordean la Puna en Bolivia y el norte de Argentina. Vive en valles de ríos fríos y rocosos, desde bosques montanos hasta pastizales y sus poblaciones presentan una considerable variación morfológica y de coloración. Sin embargo, el aspecto más interesante de *B. riojana* reside en la variación intraespecífica en el período de vida larval, una característica que generalmente se asume como poco variable en otras especies.

El estudio se planteó a partir de datos de colección que mostraban diferencias morfológicas en larvas, se propuso comparar en campo series de desarrollo larval (cohortes) de un mismo sitio en años consecutivos y se encontró una variación extrema en la duración total del periodo larval. Mientras que una cohorte tardó solo 125 días (invierno-primavera) en completar su metamorfosis, la otra (otoño-invierno-primavera) se extendió hasta 234 días, siendo su periodo larval casi el doble de largo (Figura 13).

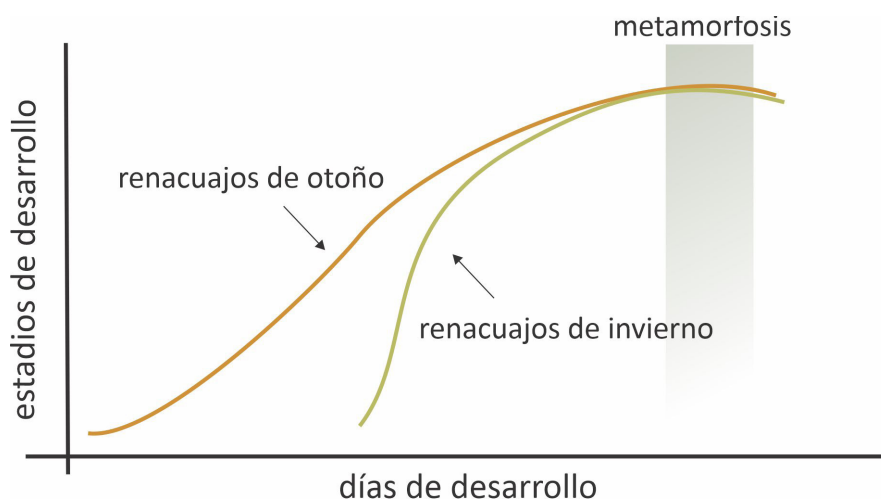


Figura 13. La variación intraespecífica en la rana andina (*Boana riojana*) implica plasticidad en el tiempo del período larval que puede variar entre las cohortes.

## ¿Qué nos mostraron estas ranas?

La gran diferencia en los tiempos de desarrollo dependió principalmente de cuándo ocurrió el evento de reproducción y se concentró en la primera mitad del desarrollo larval. La metamorfosis concluyó aproximadamente en la misma época en ambas cohortes, a finales de la primavera y los especímenes de ambas series alcanzaron el mismo tamaño corporal al finalizar la metamorfosis.

Aparentemente, la tasa de desarrollo larval se volvió más "canalizada" (menos variable) una vez que la glándula tiroidea se activó al avanzar el desarrollo y aproximarse a la metamorfosis, periodos que fueron cronológicamente más similares entre las series. La diferenciación y cambios en

caracteres estructurales de la piel, el esqueleto y los testículos ocurrió siempre en estadios larvales determinados independientemente de si se trataba de renacuajos con más días de desarrollo. Diferente a lo que se observó en la diferenciación ovárica, que dependió de los días de desarrollo. Un hallazgo adicional en la cohorte de desarrollo más largo, fue la presencia de dos morfotipos larvales bien diferenciados.

### Nuevos avances en el estudio de ranas acuáticas *Telmatobius*

En los últimos tiempos, investigamos la biología de las ranas acuáticas de la especie *Telmatobius pisanoi* (ver [Cruz y Fabrezi 2025. Temas BGNOA, vol. aniversario](#)). Son ranas microendémicas que habitan arroyos permanentes de montaña por encima de los 3000 m s.n.m. en regiones de pequeños valles intermontanos. En la mayoría de los casos sus larvas hacen ocupación de los cuerpos de agua junto con la rana andina *Boana riojana*. Los renacuajos alcanzan un gran tamaño corporal (entre 8 y 10 cm) y tardan varios meses en alcanzar la metamorfosis (Figura 4), con una dinámica larval más bien parecida a la rana andina que habita en los mismos cursos de agua en estos ambientes de altura.

### ¿Qué observamos en estas ranas?

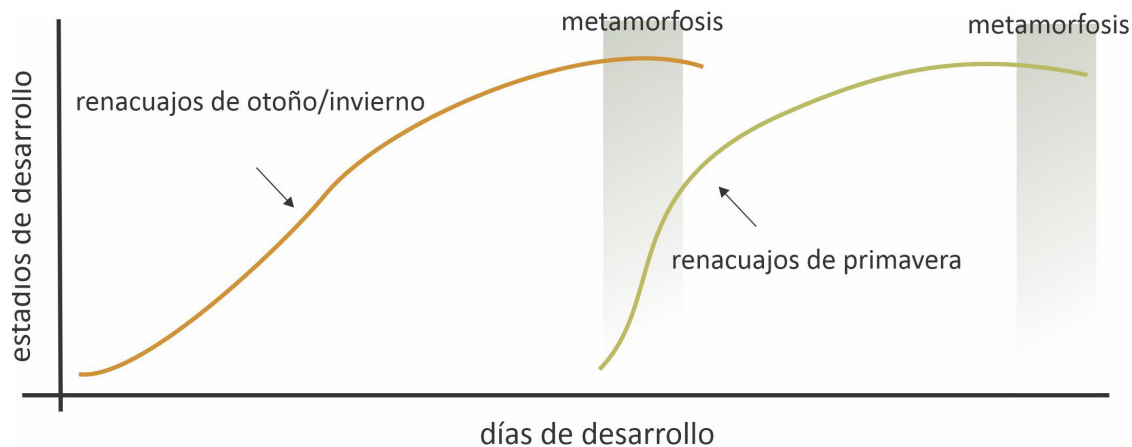
Los adultos tienen una gran dependencia del agua, debido a las condiciones "hostiles" y la gran amplitud térmica fuera de ella. Sin embargo, se alimentan de invertebrados en superficie o fuera del agua durante horarios nocturnos o de mucha humedad (Figura 1).

Los principales eventos de reproducción se dan cuando empiezan a elevar las temperaturas (primavera) y al final de la temporada de lluvias e inicio del otoño (Figura 14). Los renacuajos que inician el periodo larval al final de la temporada de lluvia atraviesan todo el invierno como tales y alcanzan la metamorfosis en primavera, mientras que los de primavera alcanzan la metamorfosis antes del otoño.

A pesar de que las poblaciones de estas ranas están restringidas a pequeños ambientes aislados, los renacuajos exhiben escasa variación mientras que los adultos presentan diferencias entre las poblaciones (tamaño, coloración).

El estudio de las etapas larvales en ranas que habitan arroyos permanentes de altura nos mostró que el periodo larval implica un gran crecimiento, pero un desarrollo relativamente lento. Las bajas temperaturas del agua sobre todo en invierno, donde los ríos incluso se congelan, estarían enlenteciendo el desarrollo en el invierno para que la metamorfosis ocurra en mejores condiciones.

Figura 14. *Telmatobius pisanoi* tiene dos principales eventos de reproducción al año, en primavera y en otoño. Las larvas nacidas en otoño alcanzan la metamorfosis al finalizar la primavera. Las larvas nacidas en primavera metamorfosean al comenzar el otoño.



### Integrando conocimientos de la ecología larval, las respuestas del desarrollo y los mecanismos hormonales en la evolución de los anuros

Al estudiar el desarrollo larval de las diferentes especies de ranas del NOA, identificamos ciertas generalidades que comparten la mayoría de las especies. Estas generalidades son:

El tamaño de los renacuajos exhibe una relación directa entre el crecimiento y la duración del desarrollo del período larval (especies con larvas más grandes tienen más días de desarrollo) con excepciones (Figura 15). El tamaño larval tiene que ver con el microhábitat, las especies con larvas pequeñas se encuentran en la periferia de los charcos o acequias, generalmente entre la vegetación; mientras que las especies con larvas más grandes son activas nadadoras en charcos extensos con determinada profundidad, arroyos o ríos de montaña y se alimentan en la columna de agua a diferentes alturas.

La cola es un componente importante para definir el tamaño de una larva. En especies con larvas pequeñas, la cola suele tener una longitud igual o menor que el cuerpo; mientras que en larvas grandes o gigantes la cola tiene una longitud mayor que el cuerpo. En el caso de *Pseudis platensis*, la cola supera más de dos veces la longitud del cuerpo.

Varias especies presentes en el NOA, exhiben una marcada plasticidad que implica variaciones en tasas de desarrollo y crecimiento que pueden tener diferentes causas: la desecación de los charcos, la calidad y cantidad de alimento y la amplitud térmica, etc.

El tamaño del cuerpo en una larva en la metamorfosis no es indicador del tamaño del adulto ya que las tasas de crecimiento antes y después de la metamorfosis parecen ser independientes y esto dependerá de diferentes factores (calidad y cantidad de alimento, condiciones climáticas, longevidad,

etc.). En el NOA las especies varían entre las que viven entre 2 y 3 años a especies mucho más longevas con 11 y hasta 14 años.

Estas generalidades surgieron cuando comparamos el desarrollo larval de diferentes especies, pero también cuando existe variación dentro de una misma especie. La variación intraespecífica, ya sea por el tamaño en la metamorfosis o por la duración del período larval, fueron aspectos que nos llevaron a explorar experimentalmente su relación con señales endocrinas. Comenzamos esta exploración con las hormonas tiroideas porque son las que actúan en ínfimas cantidades al comenzar el desarrollo larval y en una descarga importante para desencadenar la metamorfosis.

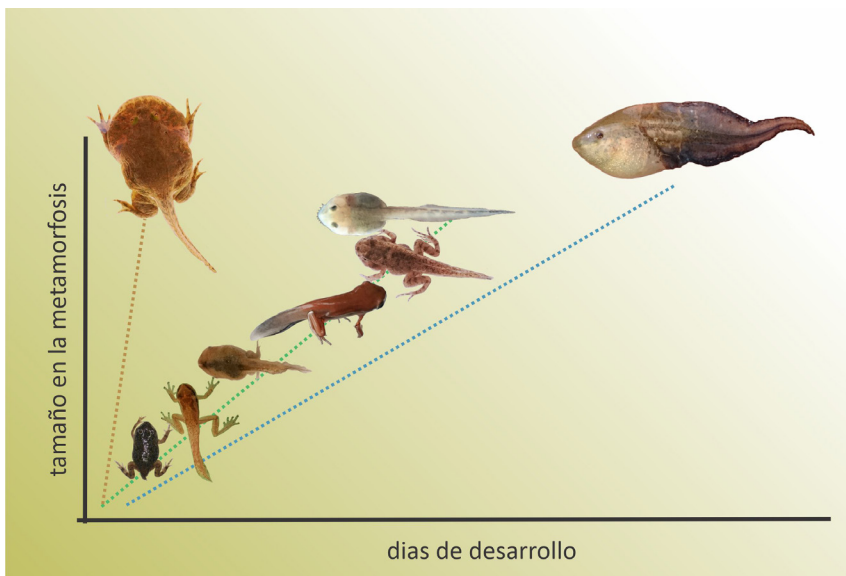


Figura 15. La variación entre especies en el tamaño del cuerpo al comenzar la metamorfosis es importante porque es el tamaño a partir del cual comienza el crecimiento postmetamórfico. En la mayoría de las especies (línea punteada verde) el crecimiento del cuerpo de la larva, independientemente de cuanto crezca la cola, tiene una relación directa con los días de desarrollo. Sin embargo, hay especies que alcanzan un gran tamaño al metamorfosear porque crecen aceleradamente como los escuerzos de agua (línea punteada marrón), o especies que crecen muy lentamente por mucho tiempo (*Pseudis platensis*, *Telmatobius pisanoi*) (línea punteada azul).

La inhibición de la función de la glándula tiroideas en larvas de diferentes especies provocó un aumento del tamaño de sus larvas, mientras que el suplemento de hormona tiroidea aceleró el desarrollo larval.

La respuesta a estos experimentos varió con las especies, a pesar de dosis semejantes: dos especies (*Dermatonotus muelleri* y *Leptodactylus macrosternum*) que habitan en la región chaqueña fueron más sensibles a la administración de suplemento de hormona que una especie que habita en los valles (*Pleurodema borellii*). Además, la intensidad de la respuesta fue mucho más pronunciada en *Dermatonotus muelleri* que en *Leptodactylus macrosternum* demostrando que las especies tienen diferencias en la sensibilidad y también en intensidad en las respuestas. La mayoría de las especies de anuros del NOA exhiben una variación en sus etapas larvales en las que la altitud, el clima y las condiciones particulares de cada humedal (cantidad y calidad de alimento, competencia y depredación, etc.) disparan señales endocrinas que influyen sobre las características específicas

de cada especie definiendo desarrollos más o menos variables o plásticos (Figura 16). A partir de diferentes estudios, de campo y laboratorio, pudimos entender el desarrollo de *Pseudis platensis* como un caso especial de la evolución de anuros en el que una débil actividad de la glándula tiroidea resulta en un desarrollo lento.

Diferente en los escuerzos, la calidad del alimento muy rico en grasas, proteínas y precursores de hormonas tiroideas (por ejemplo los crustáceos) actúa tempranamente sobre los tejidos sensibles para acelerar el crecimiento y el desarrollo y, en el caso de *Lepidobatrachus*, producir la desorganización de esos cambios de manera tal que la metamorfosis ocurre de una manera diferente. La carnivoría, la fisiología de la glándula tiroidea y las tasas de desarrollo aceleradas son aspectos integrados de la evolución de estas ranas que ha sido posible en humedales temporarios de la ecorregión chaqueña de una manera única.

Destacamos la diversidad de las comunidades larvales de los charcos temporarios del verano, los cuales constituyen simultáneamente reservorios para que otros organismos también inicien o cumplan sus ciclos de vida. A pesar de su corta existencia, estos charcos no sólo son fundamentales para la supervivencia de las especies, sino también participan en redes tróficas dentro del mismo humedal como en sus entornos.

Finalmente, también resaltamos que el estudio de la variación intra e interespecífica del período larval resume las interacciones entre el ambiente y las hormonas en la evolución de los ciclos de vida.

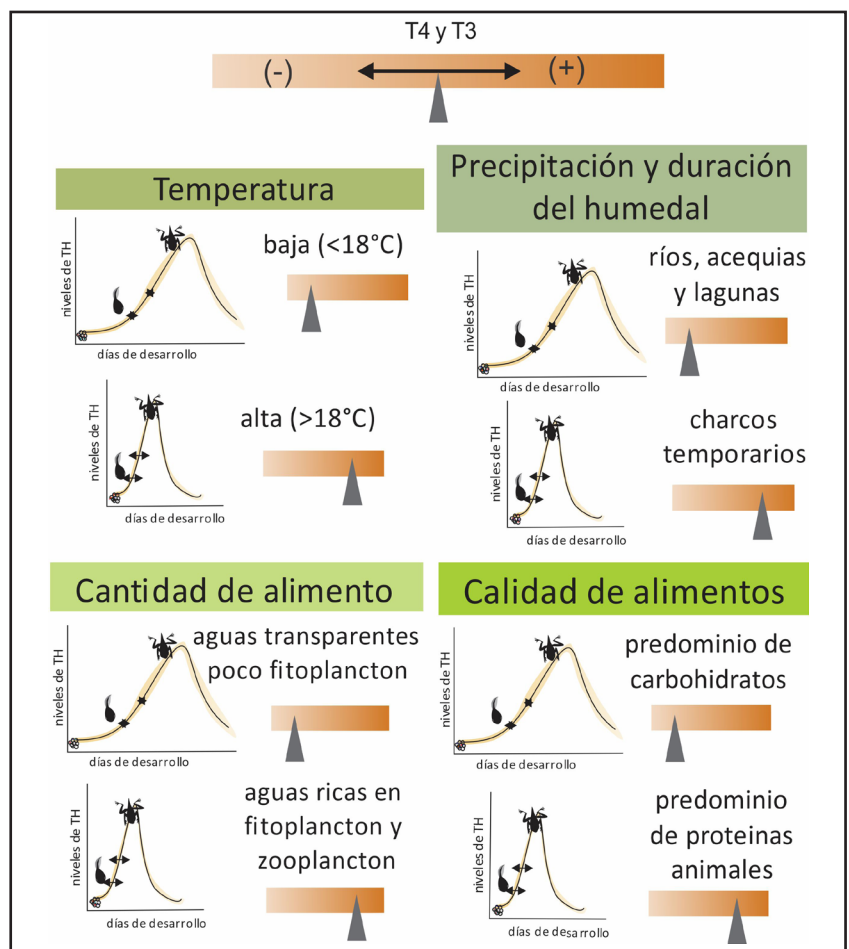


Figura 16. Modelo a partir del cual podemos entender la interacción entre las hormonas tiroideas y el desarrollo de las distintas especies de anuros del NOA. Los niveles de hormonas tiroideas se extrapolan a partir de observaciones de la histomorfología de la glándula tiroidea.

### ***Las colecciones científicas como base de la investigación***

***Los distintos resultados obtenidos durante todos los años de investigaciones de los sapos y ranas de nuestra región que se sintetizaron en este artículo implicaron la consulta de numerosas publicaciones, trabajos de campo para registrar observaciones y la colecta de especímenes de referencia. También implicó procesar parte de ese material con diferentes técnicas para su examen macroscópico y microscópico; llevar adelante experimentos y elaborar estos resultados para desarrollar las interpretaciones.***

***El material examinado en nuestras investigaciones no es descartado sino que se encuentra depositado, catalogado y organizado en colecciones del IBIGEO como un producto más de la labor científica que desarrollamos, aún desde antes de la creación de IBIGEO y como un compromiso con las instituciones de ciencia (ver [Goldberg y Quinzio 2011. Temas BGNOA, vol.1, n°1](#)).***

***Entre los objetivos de su creación, el Instituto de Bio y Geociencias del NOA se propuso la generación y organización de colecciones científicas. La colección de anfibios, cuenta con algo más de 2800 lotes de larvas y ejemplares adultos en su mayor parte de la provincia de Salta aunque también cuenta con registros de otras localidades. Además, se conservan colecciones de esqueletos, preparados histológicos y tejidos para análisis moleculares.***

---

#### REFERENCIAS Y LITERATURA RECOMENDADA

---

CRUZ JC. 2018. Metamorfosis: cambio de forma durante el desarrollo. [Temas de Biología y Geología del NOA, 8 \(1\): 13-17.](#)

CRUZ JC, M FABREZI. 2025. Acuáticas y enigmáticas: ranas *Tematobius* en la Cordillera Oriental de Salta, Argentina. [Temas de Biología y Geología del NOA, 2025, vol aniversario.](#)

FABREZI M, S QUINZIO, A MANZANO, V ABDALA. 2013. Las ranas mono en Argentina. [Temas de Biología y Geología del NOA, 3 \(2\): 41-48.](#)

FABREZI M, C CAMARDELLI, F HONGN, A ARAMAYO, JC CRUZ, C MONTERO LÓPEZ, G CÓRDOBA, A GUEVARA. 2022. Provincias geológicas, provincias fitogeográficas y ecorregiones del NOA. [Temas de Biología y Geología del NOA, 12 \(2\): 4-19.](#)

- FABREZI M, JC CRUZ. 2023. El Yodo en la naturaleza. [Temas de Biología y Geología del NOA, 13 \(2\): 10-15.](#)
- FABREZI M, R MONTERO, JC CRUZ. 2023. Humedales. [Temas de Biología y Geología del NOA, 13 \(3\): 15-22.](#)
- GOLDBERG J, F VERA CANDIOTI. 2019. Quisiera ser grande (sin metamorfosear en el intento). [Temas de Biología y Geología del NOA, 9 \(2\): 55-63.](#)
- GOLDBERG J. 2015. ¿Qué se puede ser y hacer? Notas sobre adaptación y plasticidad. [Temas de Biología y Geología del NOA, 5 \(1\): 5-10.](#)
- GOLDBERG J. 2020. Tengo una rana en mi baño: historia natural de la rana hocicuda común *Scinax fuscovarius*. [Temas de Biología y Geología del NOA, 10 \(2\): 29-34.](#)
- GOLDBERG J, S QUINZIO. 2011. Los Museos de Ciencias Naturales al descubierto: un espacio para conservar, investigar y educar. [Temas de Biología y Geología del NOA, 1 \(1\): 13-20.](#)
- HOORN C, FP WESSELINGH, H TER STEEGE, ... A ANTONELLI. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330 (6006): 927-931.
- PORTIK DM, JW STREICHER, JJ WIENS. 2023. Frog phylogeny: A time-calibrated, species-level tree based on hundreds of loci and 5,242 species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 188, 107907.
- QUINZIO S. 2013. Estimación de edad en sapos y ranas. [Temas de Biología y Geología del NOA, 3 \(1\): 9-13.](#)
- QUINZIO S. 2017. La mecanorrecepción en larvas de anuros. [Temas de Biología y Geología del NOA, 7 \(1\): 2-3.](#)