

Curso: BIOLOGÍA ANIMAL (2009)

PHYLUM: CHORDATA

CLASE: AMPHIBIA

ORIGEN Y EVOLUCIÓN.

Los anfibios se originaron de un grupo de peces óseos (sarcopterigios) durante el período Devónico (hace más de 350 millones de años). Fueron los primeros tetrápodos, un grupo monofilético integrado por animales que desarrollaron miembros locomotores y perfeccionaron la respiración pulmonar para poder conquistar el medio terrestre (Fig. 1).

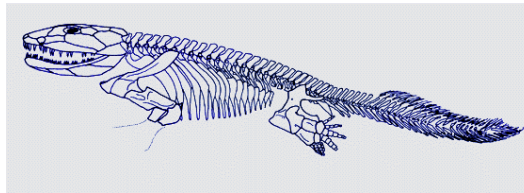


Figura 1. Esqueleto de *Acanthostega* uno de los primeros anfibios conocidos.

La condición tetrápoda trajo diversas innovaciones. En primer lugar, el desarrollo de una locomoción terrestre, favoreció la aparición de miembros locomotores y cinturas (pectoral y pélvica), que permitieron la articulación de éstos con el tronco. En el esqueleto axial aparecen las costillas, entre cuyas funciones se encuentra la de brindar sostén a la musculatura que soporta a los órganos. Se compacta la parte posterior del cráneo, surge la escotadura ótica, y se reduce el número de elementos óseos en la región olfativa.

La radiación de los anfibios ocurrió durante el período Carbonífero, y a fines del Paleozoico, ya se encuentran representantes de los tres órdenes vivos Fig. 2): los Urodelos (salamandras, axolotes, tritones), los Gimnofionas (cecilias, animales fosoriales carentes de miembros locomotores) y los Anuros (ranas y sapos). En nuestro país, habitan en estado silvestre 49 especies de Anuros, una especie de Gimnofiona y ninguna especie de Urodelo.

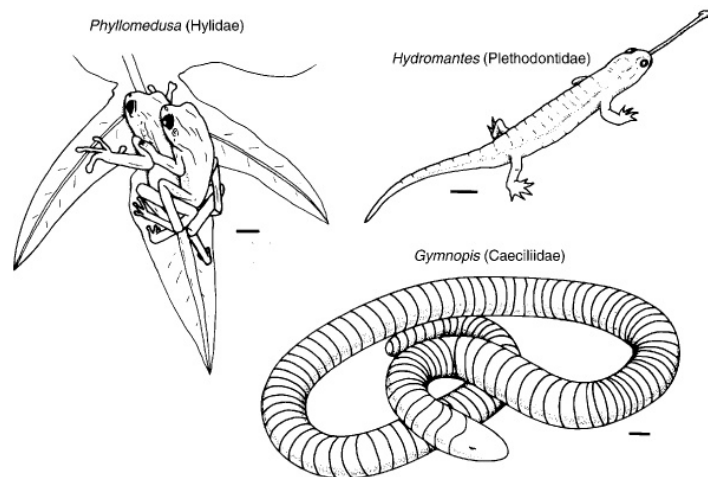


Figura 2. Representantes de los tres órdenes de anfibios vivos: **A.** Anura (*Phyllomedusa* sp.), **B.** Urodela (*Hydromantes* sp.) y **C.** Gymnophiona (*Gymnopsis* sp.). Escala – 1cm. Modificado de Zug *et al* (2001).

DIAGNOSIS

Las especies vivientes poseen las siguientes características:

1. Gnatostomados.
2. Piel desnuda (cubierta de glándulas que dan al animal un aspecto lustroso). Algunas especies poseen osteodermos.

3. Cráneo osificado en la etapa adulta.
4. Plan general de los miembros posteriores pentadáctilo.
5. Corazón del adulto con tres cavidades y el de la larva con dos.
6. Poecilothermos ectotermos (no tienen la capacidad de regular su temperatura interna, la cual fluctúa en función a las variaciones del medio).

El término "anfibio" significa "doble vida". Hace referencia a una de las cualidades más características del grupo, pues la mayoría de las especies posee larvas acuáticas (respiración por branquias, carencia de miembros locomotores) mientras que los adultos son, en general, terrestres (respiran por pulmones y tienen patas). La metamorfosis es el conjunto de cambios morfológicos y funcionales que ocurren en el cuerpo del animal, durante la transición desde la larva al adulto.

ANATOMÍA

La piel de los anfibios consta de una capa dérmica y una epidermis. Los anfibios mudan la capa más externa de la piel periódicamente, aunque es muy difícil hallar sus mudas debido a que suelen ser ingeridas por el propio individuo. La piel es una estructura intermedia entre la de los animales terrestres y los acuáticos. Además de cumplir la función de protección, interviene en el intercambio gaseoso (respiración) complementando o sustituyendo la función de los pulmones (las glándulas mucosas humedecen la piel para favorecer el intercambio). La piel posee además glándulas venenosas (secretoras de sustancias usadas para defensa). En algunas especies estas formaciones se agrupan formando macizos glandulares: las glándulas paratoides (detrás de la cabeza) y las paracnémicas (en las patas de algunos sapos).

El cráneo de los Gimnofionas y Urodelos es una estructura compacta, pero en los Anuros, el cráneo presenta una notoria reducción, transformándose en un conjunto de "barras óseas", que dan a este complejo óseo un aspecto de "vacío" (Fig. 3). El cráneo (que en muchas especies puede tener hueso dérmico) articula con la primera vértebra a través de dos cóndilos occipitales. Los anfibios carecen de paladar secundario, por lo que las coanas se abren en el techo de la boca. Los dientes, cuando existen, pueden ubicarse no solamente en el maxilar y la mandíbula, sino que existen especies que poseen dientes en otros huesos de origen dérmico (premaxilar) y del complejo palatino (vómer, palatino).

La columna vertebral consta de una sola vértebra cervical, el atlas, que articula con el cráneo y la primera dorsal. Al atlas le siguen alrededor de ocho vértebras dorsales en los Anuros, y hasta 15 en los Urodelos. Los anfibios sólo tienen una vértebra sacra, que articula con la cintura pélvica (esto no ocurre en los anfibios Gimnofionas). Finalmente en Urodelos y Gimnofionas se encuentran las vértebras caudales, de número variable (hasta 100 en algunas especies). En los Anuros, carentes de cola, la vértebra sacra articula con una estructura alargada denominada urostilo (resultado de la fusión de las vértebras caudales), que se ubica entre los ileones. Las costillas pueden estar presentes o no, y cuando lo están, se presentan fusionadas a las vértebras, o articuladas por una o dos cabezas.

Las cinturas escapular y pélvica sirven de unión entre el esqueleto axial y los miembros. Los Gimnofionas carecen de ambas cinturas. La cintura escapular de Anuros y Urodelos consta de: supraescapular, escápula, coracoides, clavícula (esta última falta en Urodelos) y esternón. La cintura pélvica articula con la vértebra sacra, y posee tres elementos a cada lado: el íleon, el isquion y el pubis (Fig. 4). Los miembros, cuando están presentes, presentan cinco sectores: propodio (húmero y fémur), epipodio (radio-ulna y tibia-fíbula), mesopodio (muñeca y tobillo), metapodio (palmas de las manos y plantas de los pies) y falanges.

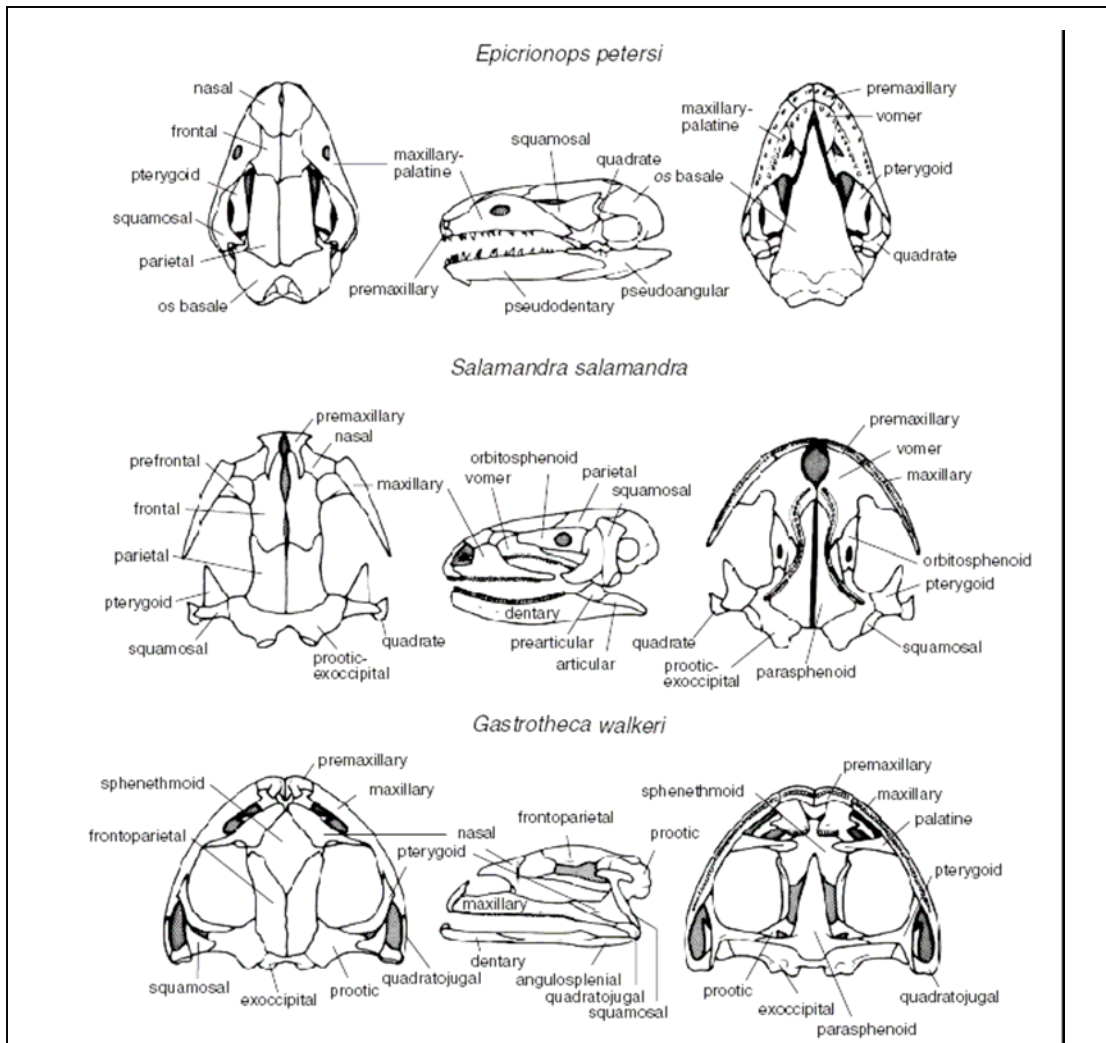


Figura 3. Esqueleto craneal de representantes de los tres clados existentes de anfibios. Vista dorsal, lateral y ventral (de izquierda a derecha) de la cecilia *Epicrionops petersi*, la salamandra *Salamandra salamandra* y el anuro *Gastrotheca walkeri*. Tomado de Zug et al. (2001).

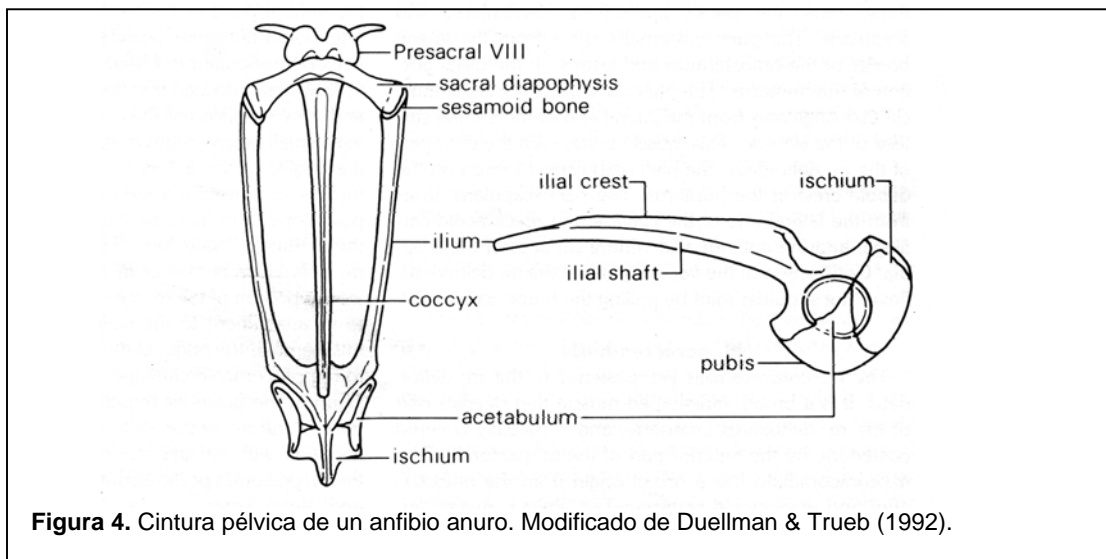


Figura 4. Cintura pélvica de un anfibio anuro. Modificado de Duellman & Trueb (1992).

En la boca de las larvas de los Anuros no se observan dientes sino filas de queratodontes. Las mismas cumplen la función de raspar las superficies para obtener microorganismos de los cuales se alimentan los renacuajos, o en otros casos “roer” los detritos. A la boca le sigue el esófago ciliado, y luego el estómago, sin función digestiva (sólo almacenamiento). El intestino es delgado y muy largo, tiene forma espiral, reflejando una clara adaptación a la alimentación herbívora. En las larvas de los Urodelos, el tubo digestivo tiene más similitud con el del adulto.

En los anfibios adultos el aparato digestivo comienza en la boca, en cuya cavidad suele existir una lengua muscular. En la mayoría de los Anuros se destaca la presencia de una lengua protráctil que se fija al piso de la boca por su parte anterior y sirve como elemento para capturar las presas vivas. En algunos Urodelos la lengua puede faltar, pero cuando está presente, es una estructura pegajosa que adhiere a las presas y ayuda a la deglución. Cuando existen dientes éstos son pequeños y de implantación acrodonta. La dentición es homodonta y polifiodonta. El esófago es corto y comunica directamente con el estómago, que es un órgano muy distensible. El mismo comunica con la primera porción del intestino delgado a través de un esfínter denominado píloro. El intestino delgado es recto en Urodelos y Gimnofionas, y enrollado en Anuros. Puede distinguirse una porción anterior, con función digestiva (porción duodenal); y una posterior, con funciones de absorción (porción ilíaca). El intestino grueso, que se encuentra enrollado, posee como función principal la resorción del agua. El aparato digestivo termina en la cloaca, en la cámara coprodeal; dorsalmente a ella hay otra cámara donde se acumula y concentra la orina, el urodeo. El aparato digestivo posee dos glándulas principales: el hígado y el páncrea.

En los renacuajos la respiración es principalmente branquial, y para ello la larva posee tres pares de branquias. En los Anuros, en las etapas tempranas del desarrollo, estos órganos son estructuras externas que luego son cubiertas por un pliegue, formándose una cámara a cada lado de la cabeza, que comunica al exterior por el espiráculo. Luego se forman branquias internas que son muy ramificadas, y se fijan a los arcos branquiales. En los Urodelos y Gimnofionas, las branquias son siempre externas no existiendo cámara ni espiráculo. Por otra parte, la piel es muy irrigada, y realiza intercambio gaseoso, para lo cual recibe la sangre por la arteria pulmocutánea y vuelve por las venas cutáneas. Las larvas realizan el intercambio gaseoso, mayoritariamente por la piel de la aleta. En la mayoría de las especies de anfibios, cuando aún no completan su metamorfosis, las branquias se reabsorben y la función respiratoria es realizada principalmente por los pulmones. Estos son órganos bastante simplificados, ya que en algunas especies son sólo sacos sin pliegues pero con epitelio respiratorio. Los pulmones más complejos son los de los Anuros, que poseen pliegues, láminas y cámaras. Algunos Urodelos carecen de pulmones (familia Plethodontidae) y los Gimnofionas carecen de pulmón izquierdo.

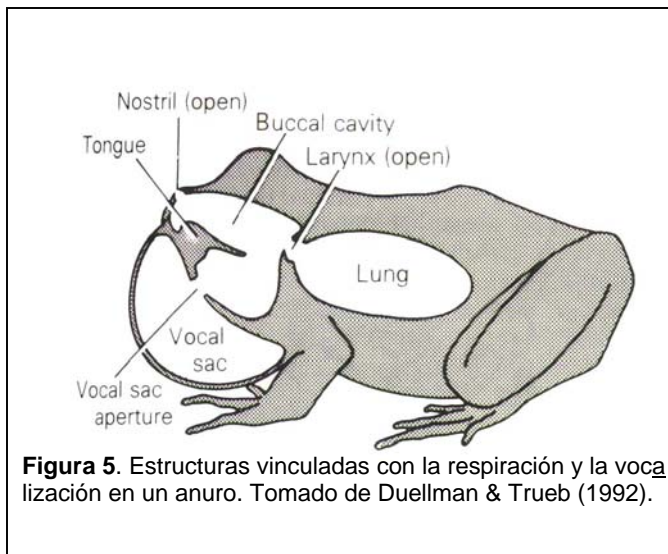


Figura 5. Estructuras vinculadas con la respiración y la vocalización en un anuro. Tomado de Duellman & Trueb (1992).

El mecanismo de ventilación involucra a los orificios nasales (que se abren y cierran), la laringe (que actúa de igual modo) y el piso de la boca (que sube y baja). Las vocalizaciones (típicas de los anuros) se realizan haciendo pasar aire desde los pulmones a la cavidad bucal (con la boca y los orificios nasales cerrados), a través de las cuerdas vocales de la laringe, y desde allí al saco vocal. Luego el aire es devuelto por el saco volviendo a pasar a los pulmones para ser utilizado nuevamente. El saco vocal no sólo actúa como reservorio de aire sino también como caja de resonancia para amplificar (Fig. 5).

En las larvas, con respiración branquial, la circulación es similar a la de los peces. El corazón posee dos cavidades y por él sólo circula sangre venosa. Al corazón ingresa un seno venoso que trae sangre sin oxigenar de todo el cuerpo. En los anfibios adultos la circulación es doble, o sea que existe un circuito venoso (transporta sangre sin oxigenar proveniente de los tejidos) y otro arterial (lleva sangre oxigenada a los mismos). Sin embargo, el corazón posee sólo tres cavidades: dos aurículas y un ventrículo (Fig. 6).

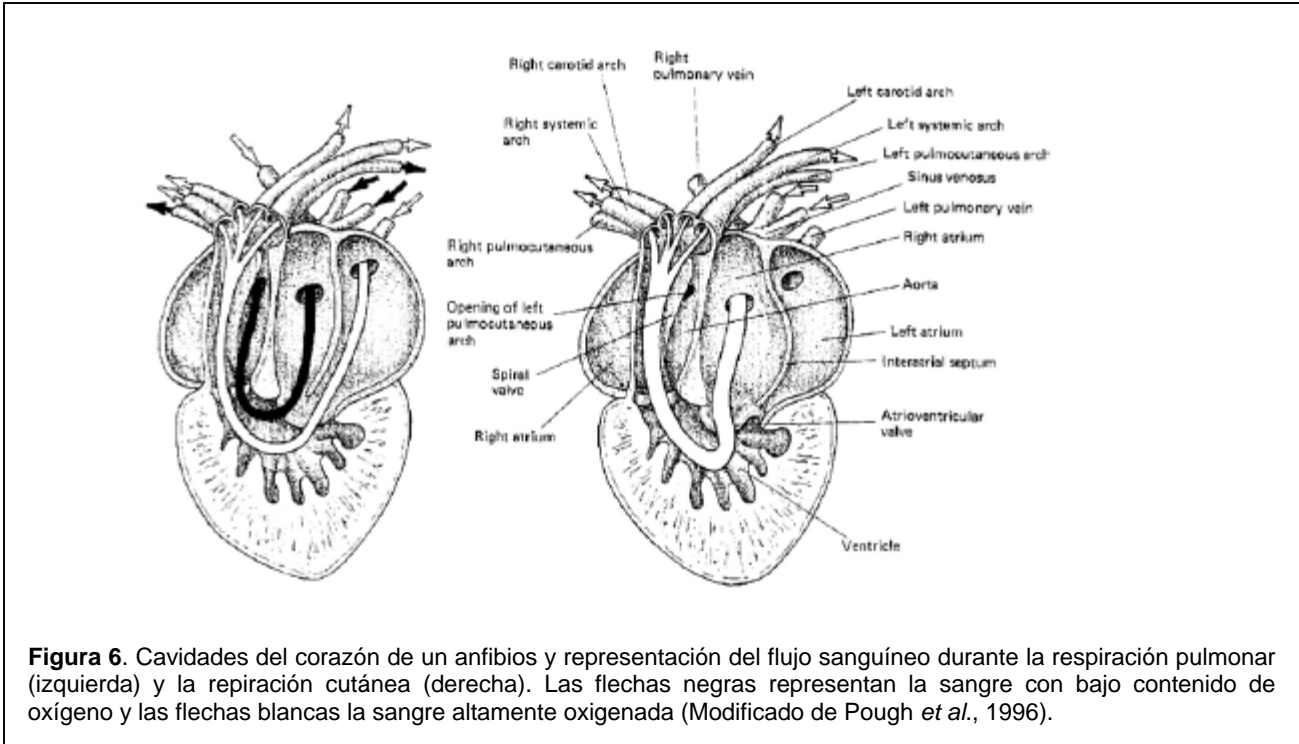


Figura 6. Cavidades del corazón de un anfibios y representación del flujo sanguíneo durante la respiración pulmonar (izquierda) y la respiración cutánea (derecha). Las flechas negras representan la sangre con bajo contenido de oxígeno y las flechas blancas la sangre altamente oxigenada (Modificado de Pough *et al.*, 1996).

En el sistema nervioso de los anfibios se esbozan los hemisferios cerebrales y el encéfalo se recubre con dos meninges (piamadre y duramadre). En la mayoría de las larvas (y en los adultos de muchas especies) se puede observar la presencia de la línea lateral. Los ojos de los anfibios suelen estar protegidos por párpados, y tienen estructuras similares a los de cualquier vertebrado (retina, cristalino, pupila), salvo en especies de hábitos fosoriales, en general ápodos, en los que estos órganos se hallan cubiertos por una capa de piel. La retina de los anfibios es capaz de regenerarse durante toda la vida. El oído interno, además de la papila basilar, posee una estructura especial denominada *papilla amphibiorum*. En el oído medio se encuentra la columela (que falta en los Gimnofionas). Los anfibios poseen papilas gustativas en el epitelio bucal, la lengua y la piel de los maxilares, mientras que el epitelio que reviste las coanas es de naturaleza olfatoria. El órgano de Jacobson es un quimiorreceptor revestido de epitelio olfativo, y los Gimnofionas poseen un par de tentáculos de funciones sensoriales en contacto con este órgano.

Las larvas de los Gimnofionas poseen sistema excretor del tipo holonefros, y las de Anuros y Urodelos presentan pronefros. En Urodelos y Gimnofionas adultos los riñones tienen forma alargada, y en los Anuros estos órganos presentan la característica forma redondeada con que se conocen en la mayoría de los vertebrados. El esquema estructural de los mismos, en la mayoría de los anfibios, es el llamado opistonéfrico. El aparato urinario finaliza en la cloaca, a expensas de la cual en la mayoría de las especies se forma la vejiga urinaria (en algunas especies de anfibios es el lugar donde se produce gran parte de la reabsorción del agua).

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

El aparato reproductor en las hembras consta de un par de ovarios a los que siguen los oviductos, los cuales a veces fusionan sus extremos inferiores para formar un ovisaco donde pueden alojar a las crías las especies con retención de embriones. En el oviducto desembocan glándulas accesorias, que segregan sustancias albuminoideas para recubrir a los óvulos y brindarles protección, principalmente mecánica y contra la desecación. El aparato reproductor de los machos consta de un par de testículos, vinculados al aparato urinario, con el que suelen tener conductos comunes. En muchos bufónidos existe el órgano de Bidder (un ovario atrofiado, que en machos muy viejos puede adquirir funcionalidad).

En la mayoría de las especies de Anuros la fecundación es externa. Esto significa que el óvulo y el espermatozoide se unen fuera del cuerpo de la hembra. La hembra es, por lo tanto, ovulípara, o sea que deposita óvulos que el macho riega con esperma, durante el “amplexo” o abrazo nupcial. Los huevos se depositan en cuerpos de agua o en la cercanía de los mismos pues de lo contrario podrían secarse y morirían los embriones. Luego comienza el desarrollo de los mismos donde se cumple un proceso de transformación denominado metamorfosis. Este proceso comienza dentro del huevo, y continúa luego de la eclosión para dar una larva nadadora ápoda (renacuajo), la que luego desarrolla los miembros posteriores y finalmente los anteriores. La metamorfosis culmina con la resorción de la cola, originándose un juvenil de aspecto similar al adulto aunque de menor tamaño. Existen especies con excepcionales mecanismos reproductivos, como la incubación en cámaras subepidérmicas, bajo pliegues epiteliales (“marsupio”) o con incubación gástrica y a pesar que la fecundación externa es la estrategia generalizada existen Anuros con fecundación interna. En estas especies la fecundación se produce por aposición de cloacas y la hembra “pare” crías, que se han nutrido del vitelo del huevo o de secreciones de los oviductos. Existe una especie de Anuro que posee verdadera fecundación interna a expensas de un órgano intromisor eréctil.

En los Gimnofionas y Urodelos la estrategia general es la fecundación interna. Los machos de los Gimnofionas poseen un faldeo, que es una eversión de la cloaca que introducen dentro de la cloaca de la hembra. En algunas especies la hembra deposita los huevos (ovíparas) mientras que en otras las crías pueden desarrollarse en el “útero” materno (que es el oviducto modificado o conducto de Müller), nutriéndose a expensas de secreciones del mismo. En los Urodelos la fecundación interna se produce a través de un espermatóforo que el macho introduce en la cloaca de la hembra luego de complejos despliegues nupciales. Existen especies de Urodelos en las cuales la fecundación es externa, y el macho riega los óvulos que libera la hembra con esperma. La estrategia más novedosa la presenta una especie en que si bien el macho deposita un espermatóforo la hembra coloca sus óvulos sobre el mismo, sin que éste se introduzca en su cuerpo. En las etapas larvales muchas especies poseen estructuras anexas como los balancines (salamandras), que actúan para complementar los movimientos de locomoción hasta que surgen los miembros. Las larvas de algunos anuros presentan órganos adhesivos, formados por elementos hioideos con función de fijación.

Los huevos de los anfibios se encuentran recubiertos por una membrana secretada por el ovario, y a su paso por el oviducto dicho huevo se recubre de sucesivas cápsulas gelatinosas. Estas estructuras tienen como función no sólo proteger el huevo contra la acción mecánica sino que también, a expensas de su superficie externa adherente, permiten la cohesión de las puestas. Las membranas son permeables para facilitar el intercambio con el medio, motivo por el cual los huevos pueden deshidratarse al quedar expuestos fuera del agua. La principal fuente de alimento del embrión en las etapas tempranas del desarrollo lo constituye el vitelo, aún en las especies vivíparas o incubadoras (aunque luego de un tiempo las especies vivíparas suelen segregar sustancias nutritivas en el oviducto, que el embrión es capaz de raspar).

Una vez que se produce la eclosión, la larva respira por branquias externas, incluso en las especies vivíparas. Luego esas branquias son cubiertas por un opérculo de poco desarrollo para después reabsorberse (Gimnofionas y Urodelos), o son cubiertas por un opérculo muy desarrollado, que comunica al exterior por un espiráculo, dando lugar a branquias internas (Anuros). Los miembros de los Urodelos surgen en una secuencia antero-posterior, mientras que los de los Anuros lo hacen en sentido contrario. La metamorfosis de los anfibios consiste en una serie de cambios post-embrionarios, que involucran transformaciones estructurales, fisiológicas, bioquímicas y comportamentales. Hay tres grupos de cambios: regresión de estructuras funcionales, transformación de estructuras larvales y desarrollo de estructuras y funciones nuevas. El control de la metamorfosis es principalmente endócrino.

ECOLOGÍA Y COMPORTAMIENTO

Los anfibios son, en general, nocturnos, aunque en las regiones húmedas pueden existir especies activas durante el día. Algunas especies se vuelven reproductivamente activas luego de grandes lluvias, mientras que otras lo están todo el año. Existen mecanismos comportamentales para evitar la desecación, como enrollarse (salamandras), ubicarse en las axilas de plantas acumuladoras de agua (hílidos), agruparse (los juveniles de algunos sapos) o construir madrigueras (algunos leptodactílidos).

Los anfibios adultos son principalmente carnívoros (atrópodos, moluscos), mientras que las larvas son herbívoras. Tanto larvas como adultos componen la dieta de algunos invertebrados y todas las clases de vertebrados. Cumplen un papel fundamental en el transporte de nutrientes desde el medio acuático al terrestre, a expensas de su “doble vida”, pues durante la etapa larvaria incorporan compuestos que obtienen de las plantas acuáticas, los cuales llegan al medio terrestre en la etapa adulta. Los anfibios presentan mecanismos “pasivos” para evitar la depredación (coloraciones crípticas, disruptivas o aposemáticas), comportamentales (escape, tanatosis, cambios de tamaño, vocalizaciones intimidatorias), y químicas.

Entre los comportamientos más llamativos se encuentran los despliegues de cortejo. Los Urodelos utilizan canales de comunicación química y visual, y realizan verdaderas danzas nupciales inducidas por el macho con el objetivo final hacer que el espermatozoido se introduzca en el cuerpo de la hembra. Sin embargo son los Anuros quienes tienen los despliegues más conspicuos, pues éstos involucran además de los movimientos, vocalizaciones. La llamada nupcial, que es realizada por el macho, no sólo tiene como objetivo atraer a la hembra, sino que también es un mecanismo de segregación interespecífica y de selección intraespecífica. Los Anuros no sólo tienen vocalizaciones nupciales, también presentan cantos de advertencia, cantos de agresión y cantos vinculados a la variación de condiciones ambientales (temperatura, humedad, presión atmosférica).

SISTEMÁTICA DE LA CLASE (según Frost *et al.*, 2009): Existen más de 6433 especies vivientes de anfibios. Se listan sólo las familias presentes en Uruguay.

Orden Gymnophiona: anfibios carentes de miembros locomotores (cecilias). Están pobremente representados en el registro fósil (sólo del Paleoceno). Probablemente el orden haya experimentado una radiación de las familias durante el Jurásico. En la actualidad se encuentran en Centro y Sudamérica, algunas zonas de África, Sudeste de Asia y unas pocas islas de Oceanía. Se conocen cerca de 174 especies vivientes.

Familia: Caeciliidae

Orden Caudata: anfibios que poseen miembros y cola (salamandras, tritones, axolotes). Los primeros registros fósiles datan del Jurásico Medio. En la actualidad su distribución es típicamente holártica (Norteamérica y Eurasia), aunque existe una familia que llega hasta el norte de Sudamérica. Se conocen más de 580 especies vivientes. No tiene representantes en Uruguay.

Orden Anura: anfibios con miembros, pero cola ausente en el estado adulto (ranas, sapos). La distribución actual de este orden abarca todos los continentes llegando hasta latitudes extremas en el hemisferio norte. Sólo faltan en el Ártico, la Antártida y algunas islas oceánicas. Es el orden más rico entre los anfibios, contando en la actualidad con 5679 especies vivientes conocidas.

Familia: Bufonidae

Familia: Ceratophryidae

Familia: Cycloramphidae

Familia: Hylidae

Familia: Leiuperidae

Familia: Leptodactylidae

Familia: Microhylidae

Familia: Ranidae (representada por una especie exótica)

BIBLIOGRAFÍA COMPLEMENTARIA:

Duellman, W. & L. Trueb. 1994. *Biology of the Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. 670 pp.

Kardong, K. V. 1999. *Vertebrados. Anatomía Comparada, Función, Evolución*. Mc. Graw Hill – Interamericana Editores. 732 pp.

McDiarmid, R. W. & R. Altig. 1999. *Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae*. The University of Chicago Press. 444 pp.

Pough, F. H.; R. M. Andrews; J. E. Cadle; M. L. Crump; A. H. Savitzky & K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall Eds. 578 pp.

Pough, F. H.; J. B. Heiser & W. N. McFarland. 1996. *Vertebrate Life*. Fourth Edition. Prentice Hall Eds. 798 pp.

Stebbins, R. C. & N. W. Cohen. 1997. *A natural history of Amphibians*. Princeton University Press. 316 pp.

Zug, G. R. 1993. *Herpetology: an Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press. 527 pp.