

Metamorfosis: cambio de forma durante el desarrollo

Julio César Cruz
IBIGEO-CCT-Salta

La transición de un renacuajo a una rana es una de las más llamativas transformaciones que ocurren durante el ciclo de vida de la mayoría de los anuros, en una pequeña fracción de tiempo del periodo de vida y se denomina metamorfosis. El fenómeno es un apasionante ejemplo de reestructuración morfológica, fisiológica y ecológica; y tiene una gran relevancia en el estudio de la biología del desarrollo. La metamorfosis también ocurre en otros grupos animales (insectos, crustáceos, peces) pero aquí nos centraremos en sapos y ranas para explicar como un renacuajo se convierte en una rana en un periodo tan corto de tiempo.

La continuidad de la vida animal es de forma cíclica. La sucesión de una generación a otra a través de la reproducción está representada en lo que se denomina un ciclo de vida. Una buena forma de describir este ciclo es tomando como inicio al huevo; la célula capaz de dar origen a un nuevo individuo.

En los anfibios actuales —agrupados en Anura (sapos y ranas), Caudata (salamandras y tritones) y Gymnophiona (cecilias)— la reproducción en general tiene lugar en el agua. Luego de la fecundación del huevo el desarrollo comienza con sucesivas divisiones celulares que resultan en una esfera hueca denominada blástula. A partir de la blástula, una serie de movimientos e interacciones entre células (proceso conocido como gastrulación) dan origen a tres capas celulares denominadas hojas embrionarias o germinales (endodermo, mesodermo y ectodermo). Una vez finalizada la gastrulación se diferencian los distintos órganos y tejidos en lo que se conoce como organogénesis. Toda esta serie de eventos constituyen el periodo embrionario o embriogénesis. En el caso de los anfibios, el desarrollo posterior puede ser directo o indirecto, dependiendo de la ausencia o presencia de una etapa larval. El desarrollo indirecto implica un ciclo de vida bifásico, con dos fases diferentes tanto morfológica (renacuajo versus rana) como ecológica (acuático versus terrestre) que tienen continuidad por medio de la metamorfosis.

La metamorfosis (del griego *meta* “cambio” + *morphe* “forma”) es una transición en la historia de vida de ciertos organismos multicelulares desde un estadio larval a un estadio juvenil (o adulto) que afecta la morfología, fisiología y ecología del animal de manera irreversible. Esta transición es parte del ciclo de vida y ocurre en insectos (ej: mariposas, moscas, cigarras), invertebrados marinos (ej. tunicados, equinodermos), peces (lenguado) y en la mayoría de los anfibios. En los anfibios involucra básicamente una reestructuración de la morfología (por ejemplo en órganos locomotores y de la alimentación), cambios fisiológicos (por ejemplo el funcionamiento de diferentes órganos, la maduración gonadal) y ecológicos (todo lo que refiere a la transición de un medio acuático a terrestre).

Entre los anuros, los renacuajos habitan charcos, acequias, ríos, lagunas o huecos de árboles; son en general omnívoros y se alimentan de partículas en suspensión y detritos. Ellos tienen a la cola como órgano locomotor por excelencia. Mientras que la mayoría de las ranas y los sapos viven fuera del agua, son carnívoros y predadores; no presentan cola pero tienen dos pares de extremidades para la locomoción (Fig. 1). Las diferencias morfológicas y de hábitat entre los renacuajos y los adultos de los anuros son extremadamente marcadas y hacen que la metamorfosis sea la más espectacular entre los anfibios.

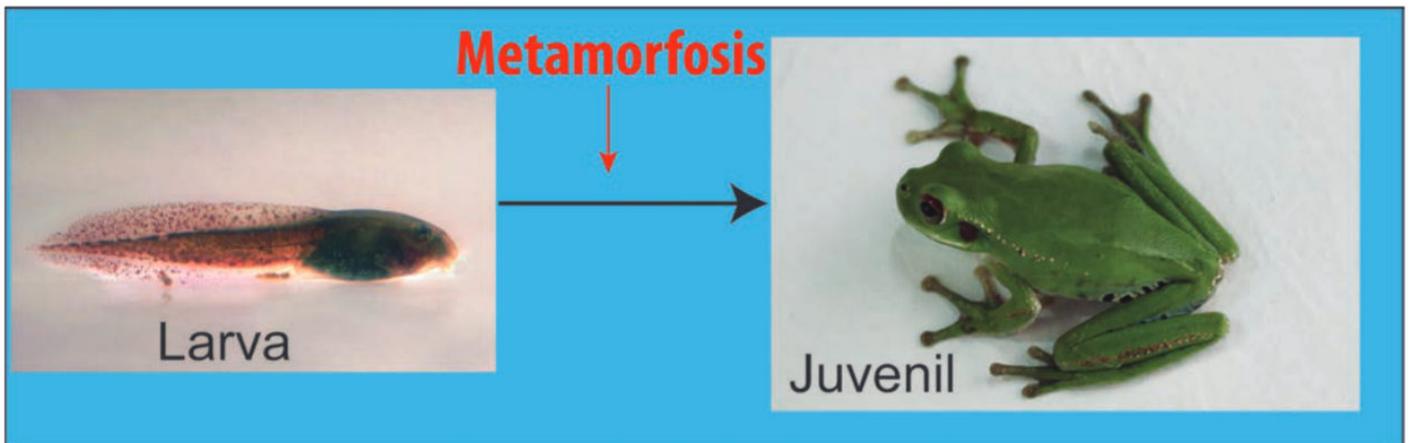


Figura 1. Extremos morfológicos en una rana (*Boana riojanus*) con ciclo de vida bifásico. La metamorfosis involucra un completo cambio del plan corporal.

¿QUE DISPARA LA METAMORFOSIS?

Los anfibios en general se reproducen en cuerpos de agua de distinta duración, lo cual va a condicionar la longitud del periodo larval (el tiempo en el que una especie pasa como renacuajo puede variar entre 15 días a dos años y el tiempo en que una especie vive después de la metamorfosis puede ser de meses a 25 años). Además, las condiciones fisicoquímicas de los cuerpos de agua junto con la disponibilidad de alimentos, los efectos de la temperatura, el fotoperiodo y la interacción con otros organismos de la misma u otras especies (incluyendo predadores) pueden modificar el tiempo de desarrollo y crecimiento de un renacuajo. Entonces, la metamorfosis está condicionada por distintos factores ambientales a los que están expuestos los renacuajos y las hormonas actúan en respuesta a esto.

Las interacciones entre el organismo y el ambiente son procesadas internamente por el sistema neuroendócrino. Siendo la metamorfosis por excelencia disparada y coordinada por una molécula producida en la glándula tiroidea, la hormona tiroidea (HT). Desde principios del siglo pasado se ha demostrado que esta hormona es claramente esencial en la metamorfosis, ya que desencadena procesos en distintos órganos y tejidos como la proliferación, muerte, diferenciación o migración celular. Si bien no es la única hormona involucrada en este fenómeno, su ausencia impide que se continúe con el programa normal de desarrollo y que la metamorfosis se complete.

Etkin (1936) infirió un modelo de cambios endócrinos de la HT en la circulación sanguínea de los renacuajos sobre la base de las características histológicas de la glándula tiroidea. Además propuso términos para describir las distintas etapas larvales relacionando niveles de HT y los cambios morfológicos, como: premetamorfosis, renacuajos sin grandes cambios pero generalmente con marcado crecimiento y con muy bajos niveles de HT; prometamorfosis, renacuajos con gran crecimiento de las extremidades posteriores y un aumento en los niveles de HT; y clímax metamórfico, renacuajos con transformaciones morfológicas y altos niveles de HT. La caracterización de la glándula tiroidea ha sido de gran utilidad para entender la actividad endócrina y correlacionar la misma con la secuencia de cambios morfológicos que se dan durante el desarrollo (Fig. 2).

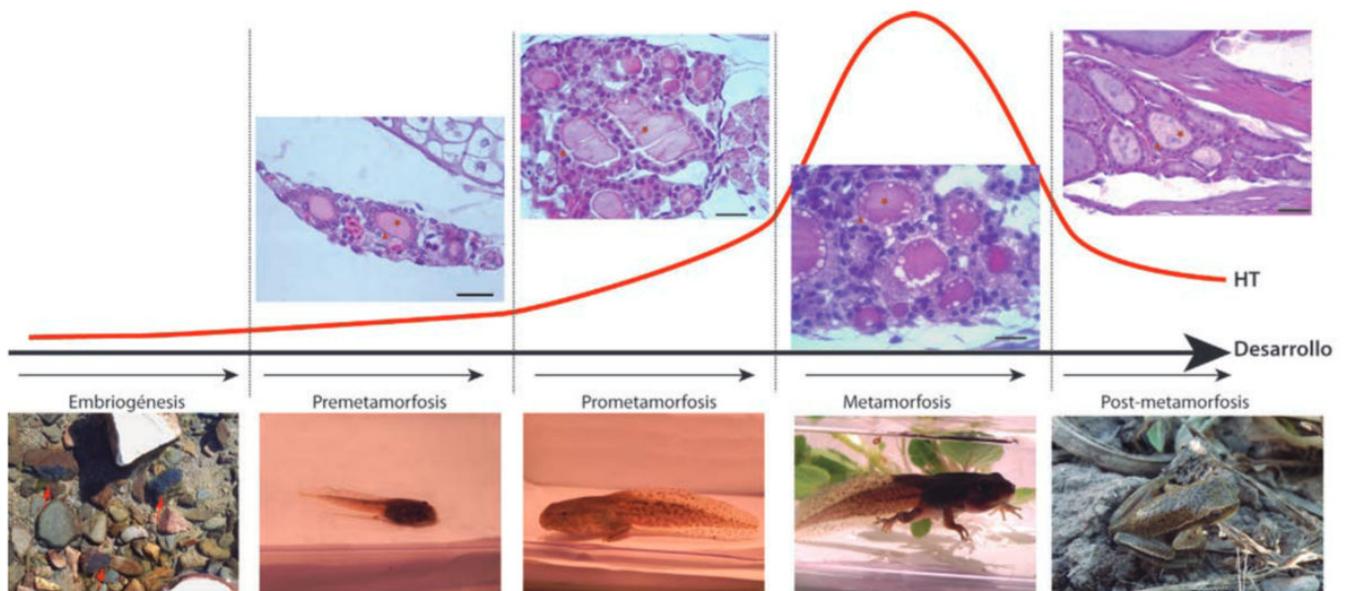


Figura 2. Desarrollo de *Boana riojanus*, desde la embriogénesis en el huevo (flechas rojas) pasando por el periodo larval (pre, pro y metamorfosis) hasta el organismo juvenil (post-metamorfosis). El desarrollo está regulado por la hormona tiroidea (HT), secretada por la glándula tiroidea. La glándula se forma al inicio del periodo larval pero se ha detectado la presencia de HT de origen materno durante la embriogénesis.

Los niveles de HT se indican con la curva roja. En la larva los niveles de HT en circulación van en aumento a medida que avanza el desarrollo y alcanzan un pico durante la metamorfosis. El grado de actividad glandular está correlacionado con los niveles de HT en sangre y las características histológicas de la glándula tiroidea (imágenes superiores). Durante la premetamorfosis la glándula muestra poca cantidad de folículos que pueden o no tener presencia de coloide (estrella) en el lumen (cavidad del folículo), además de presentar células foliculares (triángulo) pobres en citoplasma que pueden ser planas o cúbicas.

Durante esta etapa, la actividad secretoria de la glándula es escasa y condiciona la duración de la premetamorfosis. En la prometamorfosis hay un aumento considerable del tamaño glandular además de la cantidad de coloide en el interior de los folículos. Hay un aumento progresivo de la altura de las células foliculares que pueden ser cúbicas o incluso columnares hacia el final de esta etapa. Durante la metamorfosis las células foliculares alcanzan su máxima altura, son columnares con gran actividad secretora, en coincidencia al pico máximo de HT presente en la circulación. Hacia el final de la metamorfosis la glándula se reduce, hay menor cantidad de coloide en los folículos y la altura de las células foliculares disminuye. Estas últimas características son similares a las encontradas en las glándulas de los individuos después de la metamorfosis. Barra de escala: 30 μ m.

Otros estudios con resultados similares condujeron a generalizaciones en el comportamiento de la glándula y si bien hay un patrón que se repite en la mayoría de las ranas y sapos, hay especies que en condiciones naturales escapan a estas generalizaciones. Por ejemplo hay especies que habitan el chaco semiárido que se desarrollan y crecen muy rápido (15 a 22 días) como los escuerzos (*Ceratophrys cranwelli*, *Chacophrys pierottii*, *Lepidobatrachus laevis* y *L. llanensis*) y otras, como la rana *Pseudis paradoxa* con un periodo larval prolongado (6 meses) cuyo renacuajo puede alcanzar los 16 cm (Fabrezi, 2011). En los escuerzos, las glándulas tiroides muestran características de poca actividad y sugiere la posible influencia de HT exógena o de su herencia materna, mientras que *P. paradoxa* presenta una muy baja actividad tiroidea durante el periodo larval temprano (premetamorfosis) en el que crece aproximadamente el 75 % de su tamaño larval final, donde la baja tasa de desarrollo coincide con la baja actividad tiroidea (Cruz, 2017).

¿QUÉ PASA EN LAS RANAS QUE NO PRESENTAN METAMORFOSIS?

Evolutivamente, los tres grupos de anfibios tendrían ancestros con ciclo de vida bifásico, de larva acuática y adulto terrestre. No obstante con distinta frecuencia la etapa larval ha sido eliminada de la historia de vida de algunos linajes. En este caso nace del huevo un organismo juvenil similar al adulto, aunque de menor tamaño. Previo al nacimiento, el embrión dentro del huevo ya tiene una morfología general con apariencia de rana (boca, ojos, dos pares de extremidades), pero además mantiene rasgos larvales como la cola (a veces modificada para la respiración) y un intestino con reserva de nutrientes (como la yema de huevo) denominado endodermo nutricional (Fig. 3).

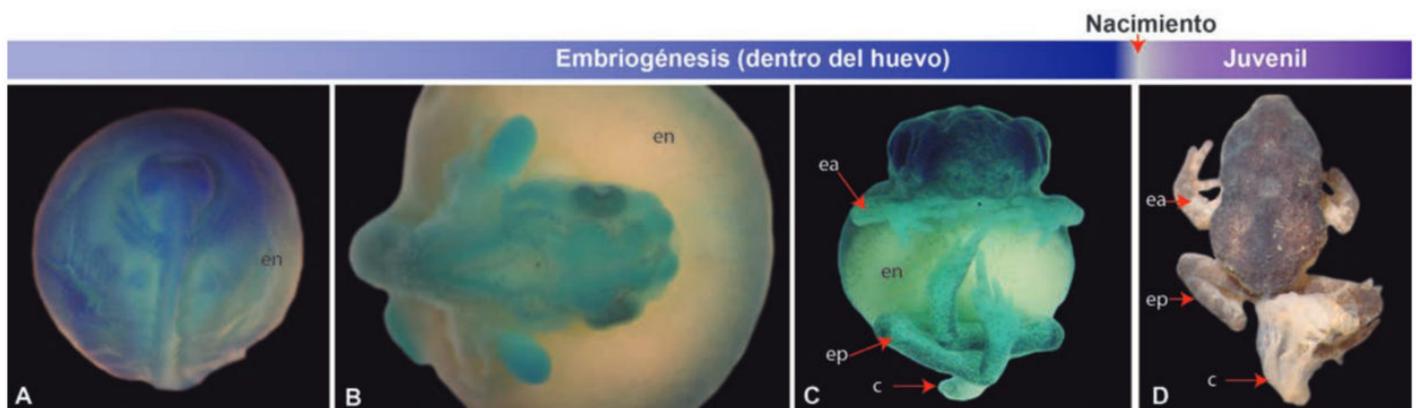


Figura 3. Desarrollo directo de *Oreobates barituensis*. Dentro del huevo se desarrolla de forma gradual un organismo con un plan corporal similar al del adulto (A, B, C) y nace un organismo juvenil (D). El desarrollo también está regulado por las hormonas tiroideas, que son determinantes para el momento previo al nacimiento (C). Abreviaturas: c cola, ea extremidad anterior, en endodermo nutricional, ep extremidad posterior. Fotos cedidas gentilmente por Javier Goldberg.

La transición desde embrión a un organismo juvenil sin tener que pasar por la etapa de renacuajo también requiere hormonas tiroideas. Esto se observó de forma experimental en una rana de desarrollo directo de Puerto Rico (*Eleutherodactylus coqui*) en la que la inhibición de la síntesis de la hormona tiroidea (con metimazol, un disruptor endócrino comúnmente utilizado para tratar el hipertiroidismo) detiene el nacimiento. Los embriones presentan desarrollo incompleto de la piel, la musculatura del cuerpo, los cartílagos mandibulares y el tracto digestivo. Además se ve afectada la reducción de la cola y la desaparición del endodermo nutricional. Se observó además que todos los efectos del metimazol pueden ser revertidos adicionando HT exógena, de manera que claramente estos eventos de transformación morfológica son dependientes de HT. La descripción del desarrollo de la glándula tiroidea en esta rana mediante histología demostró que la misma presenta cambios que están correlacionados con estas transformaciones morfológicas. El pico de actividad glandular fue asociada con los cambios morfológicos que suceden antes del nacimiento y que son comparables a los cambios metamórficos propios de los renacuajos. De hecho algunos autores la denominaron como una metamorfosis críptica (camuflada).

Lo descrito sintetiza la complejidad del desarrollo animal relacionando la forma, las hormonas y la influencia de factores externos. La integración de estos tres aspectos del desarrollo por el sistema neuroendócrino desencadena una respuesta capaz de enlentecer o acelerar la metamorfosis, haciendo evolutivamente distintivo el desarrollo para cada especie

LITERATURA RECOMENDADA

Cruz, J.C. 2017. Histomorfología de la glándula tiroidea durante la ontogenia en *Pseudis paradoxa* (Anura, Hylidae). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. pp.173.

Etkin, W. 1936. The phenomena of the anuran metamorphosis. III. The development of the thyroid gland. *Journal of Morphology*, 59, 68–89.

Fabrezi, M. 2011. Ciclos de vida en ranas del Gran Chaco. [Temas de Biología y Geología del NOA, 1:105–113.](#)