

Heterocronía y variación morfológica en anuros

Marissa Fabrezi

Instituto de Bio y Geociencias. CONICET-Universidad Nacional de Salta. Mendoza 2. 4400-Salta. República Argentina

Recibido: 28 Julio 2011

Revisado: 28 Setiembre 2011

Aceptado: 4 Octubre 2011

Editor Asociado: F. Vera Candiotti

RESUMEN

El concepto de heterocronía está ligado a la variación en la ontogenia y es frecuente en estudios de morfología comparada, involucra tanto a caracteres individuales como a todo el organismo, al tamaño y a la forma y lleva implícito el tiempo en el cual ocurre una trayectoria ontogenética. El estudio de la heterocronía ha generado un conjunto de términos, definiciones y modelos en los que se confunde el origen de la variación (cambio heterocrónico) con sus consecuencias morfológicas en procesos evolutivos. En este trabajo se revisan algunos conceptos muy usados en el estudio de la heterocronía con ejemplos de la variación durante el desarrollo en anuros.

Palabras clave: Pedomorfosis; Peramorfosis; Tamaño; Forma.

ABSTRACT

Heterochrony is a concept referred to ontogenetic variation and is frequently used in comparative morphology. It involves single traits, the whole organism, size, shape and has implicit the timing in which an ontogenetic trajectory occurs. The study of heterochrony has produced terms, definitions and models in which sometimes the heterochronic variation overlaps with its morphological results and evolutionary processes. Herein, the revision of some of these terms and definitions is discussed with data of developmental variation in anurans.

Key words: Paedomorphosis; Peramorphosis; Size; Shape.

Introducción

El desarrollo animal en sí ofrece una infinidad de perspectivas para su estudio que convergen en lo que hoy llamamos Evo-Devo, un nuevo programa de investigación ubicado en la interfase de las interrelaciones causales-recíprocas entre el desarrollo y la evolución de los organismos, a múltiples escalas y niveles de análisis que une conceptos de la Biología del Desarrollo y de la Biología Evolutiva, desde genética a epigénesis; desde el nivel molecular al del organismo; desde un punto de vista histórico a uno funcional, con el intento de proporcionar una visión más comprensiva de la forma animal, enfatizando en el problema de la evolución de los fenotipos (Müller, 2007). En este contexto, la Morfología cobra un nuevo significado en estudios evolutivos, como lo han demostrado las investigacio-

nes de los apéndices pares de los vertebrados en una serie de abordajes que combinan la expresión génica, la morfogénesis de los cartílagos primarios de las aletas pectorales en tiburones y la interpretación del esqueleto de las aletas del fósil devónico *Tiktaalik roseae* (Daeschler *et al.*, 2006; Shubin *et al.*, 2006; Dahn *et al.*, 2007; Shubin, 2009). El descubrimiento de *T. roseae* y los estudios comparativos derivados, más amplios que aquellos centrados en organismos modelo, demuestran que el abordaje multidimensional que propone la Evolución del Desarrollo promete avanzar en nuestra comprensión de los grandes temas de la Evolución.

Aún cuando la Evolución del Desarrollo como disciplina en construcción, todavía es materia de debate desde que determinados grupos de investi-

gación asumen que no existirían diferencias entre ella y la Genética del Desarrollo, el hecho de que ésta sea vista como un programa de investigación independiente y conceptualmente diferente a la Genética del Desarrollo y a la Biología Evolutiva ha generado un impulso en el diseño de nuevos proyectos en los que el re-descubrimiento de ideas y conceptos propuestos desde la Embriología clásica y la Anatomía se convierten en algo novedoso.

Como morfológa, el concepto de heterocronía me ha resultado deslumbrante por su riqueza desde el momento en que cursaba Embriología y Anatomía Comparadas, en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán. Utilizábamos como guía el Curso de Anatomía y Fisiología Comparadas que el Dr. Konstatin Gavrilov había elaborado para sus estudiantes de Biología y Odontología a los que llamábamos los «Cuadernos de Gavrilov». En los Cuadernos (Gavrilov, 1958–1981), había traducciones del Inglés, Alemán, Francés y Ruso de las grandes ideas de morfológos del siglo XIX y principios del XX que eran ilustradas con ejemplos de la anatomía de embriones, larvas y adultos de distintos grupos animales (¡el curso comprendía la embriología y anatomía de los metazoos!) y más allá, cada clase consistía en observar y dibujar preparados anatómicos que llenaban el aula, discutir la variación de órganos y sistemas, aplicar los conceptos de analogía, homología, esbozo, vestigio, etc. y contrastarlo con literatura, que incluía la variación en el registro fósil. Esta pequeña historia personal señala la orientación (o más bien el sesgo) del porqué voy a desarrollar este punto de vista considerando la variación en la morfología y la heterocronía durante el desarrollo tardío.

Para empezar, conviene repasar algunos conceptos e ideas generales que nos ayudarán a entender el punto de vista. En la Figura 1 se representa un esquema del desarrollo animal en el que se resumen los procesos involucrados en una secuencia. Durante la gametogénesis, la meiosis es un tipo de división celular exclusivo de las líneas germinales. En el desarrollo inicial, la determinación y la diferenciación celular conducen a tipos celulares especializados que indican que una célula o región representará tal o cual grupo celular y en los que existe una dependencia de signos que rodean a las células, como la inducción. Durante el desarrollo tardío, la cantidad procesos de división, interacción, organización e integración celular se expanden de

manera notable; generan crecimiento y originan estructuras tan diversas como los apéndices pares, el oído, o el sistema circulatorio que en conjunto conducen al establecimiento de un plan corporal distintivo. Entre el desarrollo inicial y el desarrollo tardío, existe un estado (estado filotípico) en el cual el embrión, llamado farínula, presenta todas las características fundamentales del plan corporal del linaje al que pertenece (notocorda, sacos faríngeos, etc.). La farínula es el estado del desarrollo que presenta menor variación entre taxa y representa así la forma animal que une la ontogenia de un taxón dado con la historia del linaje al que pertenece.

El concepto de heterocronía se usa para describir alteraciones en el tiempo de los eventos de desarrollo a través de los cuales los cambios morfológicos y las novedades se originan durante la evolución de un linaje. Por esta razón está ligado a las influencias recíprocas entre desarrollo y evolución y entre ontogenia y filogenia. Desde su origen, el concepto de heterocronía dio lugar a la proposición de una gran cantidad de términos e interpretaciones en los que los límites entre procesos (del desarrollo y evolutivos) y patrones (morfológicos y filogenéticos) se superponen entre sí y confunden. Sobre el tema, existe una abundante y variada literatura pero la mayoría de los autores que teoriza sobre la heterocronía insiste en los trabajos de Gould (1977) y Alberch *et al.* (1979) y en algunos ejemplos clásicos como las curvas de edad y crecimiento en primates. Quiero evitar proporcionar una gran cantidad de citas o discutir interpretaciones puntuales que pueden desviar el objetivo inicial de esta contribución y me voy a limitar a presentar los trabajos en los que encuentro un marco conceptual para interpretar los datos.

A partir del momento en que Haeckel formuló su Ley Biogenética, basada en secuencias de desarrollo en las que trataba a la heterocronía como un cambio de secuencia, numerosos estudios han demostrado la recapitulación cuando se analizan caracteres simples (Richardson y Keuck, 2002). Para Haeckel, la recapitulación, como adición de pasos terminales en una secuencia ontogenética, se opone a la cenogénesis que se aplica a casos donde la alteración en una secuencia ocurre en estadios iniciales o intermedios, no al final de la ontogenia.

De Beer (1940) al comparar la variación entre estados «inmaduros» y «adultos» con respecto a un antecesor, definió ocho posibilidades de variación heterocrónica que:

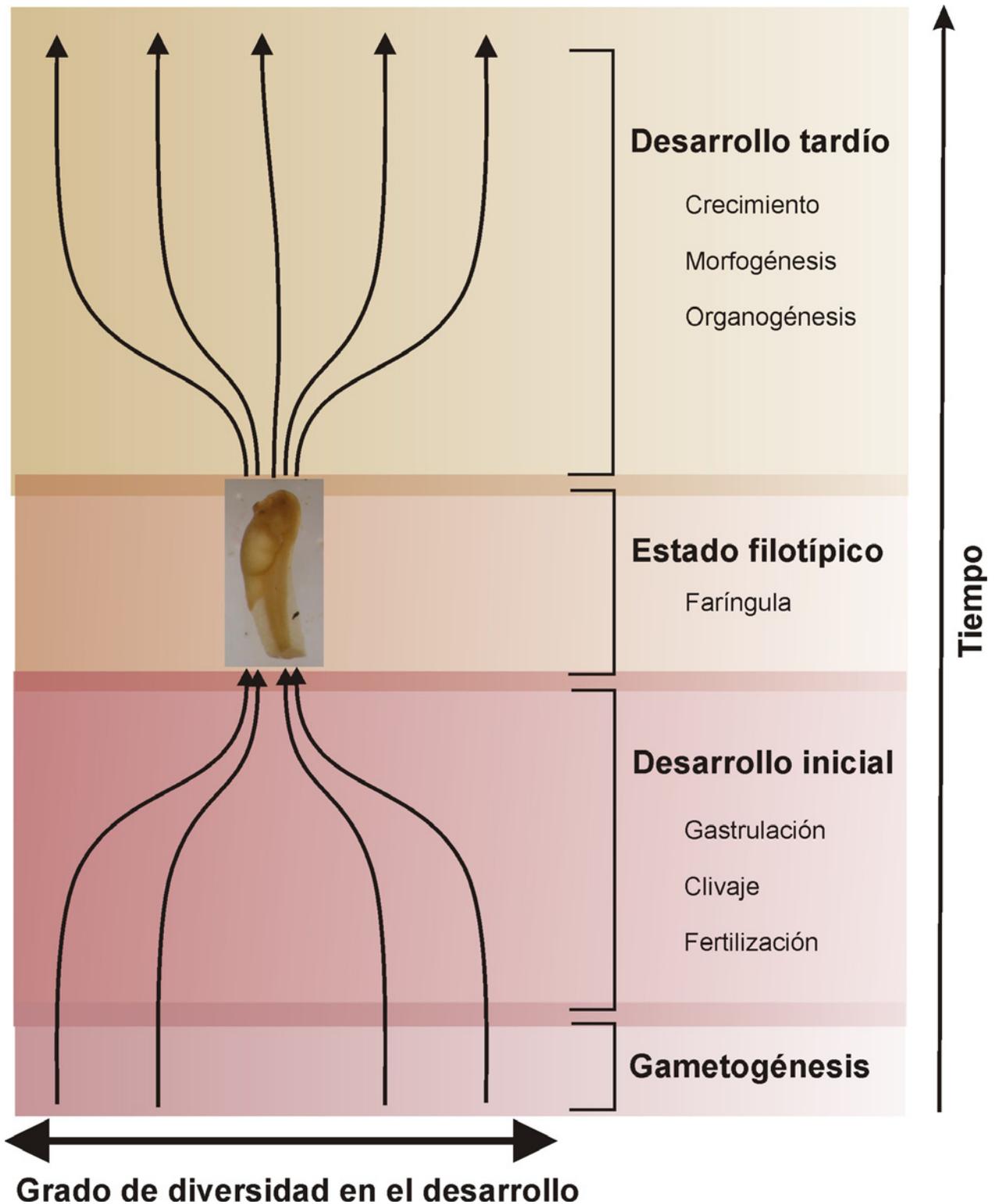


Figura 1. Diagrama del reloj de arena (modificado de Carlson, 2003) donde se representa la secuencia en el desarrollo animal. La expansión de las bases indica un incremento en la diversidad en los procesos de desarrollo y también de la variación morfológica con respecto al desarrollo inicial y el estado filotípico.

A.— aparecen en el estado inmaduro del antecesor y en la ontogenia descendiente se reconocen como: 1) variación en estado inmaduro que

produce adaptación sin afectar la forma del adulto; **cenogénesis**; 2) variación en estado inmaduro y en el adulto, donde el nuevo estado adulto se desvía

del antecesor, **desviación**; 3) desarrollo somático demorado con respecto al desarrollo de los órganos reproductores; **pedogénesis** y **neotenia**, y 4) el desarrollo de un carácter que conduce a un vestigio; **reducción**.

B.— se reconocen en el estado «adulto» del antecesor y en la ontogenia descendiente pueden aparecer como: 1) diferencias que distinguen individuos en estados adultos, como variedades, razas; **variación** entre adultos (intraespecífica); 2) como caracteres vestigiales en estados seniles; **retardación**; 3) un exceso de ontogenia en los adultos; **hipermorfosis**, y 4) una precoz aparición de rasgos ancestrales en estados juveniles, **aceleración**.

De Beer (1940) consideró que tanto la pedomorfosis (introducción de caracteres juveniles del ancestro en estados adultos de la descendencia por desviación, pedogénesis o neotenia) y la gerontomorfosis (caracteres que estaban presentes en los adultos del ancestro y aparecen modificados en estados adultos de la descendencia por variación, hipermorfosis o aceleración) tenían efectos en la filogenia de manera opuesta ya que la gerontomorfosis produce recapitulación mientras que las variaciones pedomórficas son antirecapitulatorias o neogenéticas.

Después de varios años de latencia del concepto, Gould (1977) insistió en la idea del paralelismo entre ontogenia y filogenia y señaló a la heterocronía como proceso fundamental para la generación de cambio con consecuencias en la filogenia. En este contexto, caracterizó la variación de tres parámetros —tiempo, forma y tamaño— en los linajes con respecto a una ontogenia ancestral para definir los tipos de cambios y sus consecuencias en la evolución. Gould (1977) resaltó el parámetro tiempo en la interpretación de la heterocronía y la conceptualizó en seis tipos principales a los que representó gráficamente, utilizando un reloj, en el que la combinación de la posición de las agujas que representan la forma y el tamaño definen cada tipo de heterocronía con respecto a una ontogenia ancestral en la que las agujas están en posición 0 (Fig. 2). Cabe destacar que en los modelos de Gould (1977) la distinta ubicación de las agujas que representan forma y tamaño con respecto al tiempo, ponen de manifiesto la independencia en el desarrollo de estas dos variables.

Posteriormente, Alberch *et al.* (1979) con la idea de proporcionar un marco conceptual más dinámico que el de Gould (1977) plantearon una se-

rie de modelos para ocho tipos de cambios heterocrónicos con consecuencias en la filogenia representados de manera sencilla en gráficos de coordenadas cartesianas. En estos modelos la forma y el tamaño fueron los elementos a partir de los cuales se representó la variación en los tiempos inicial y final y la velocidad de desarrollo (Fig. 3). Tanto en las interpretaciones de Gould (1977) y Alberch *et al.* (1979) se reconoce un marco conceptual para entender el rol de las heterocronías sobre las ontogenias de todo el organismo y es en este punto, donde encontramos ciertas dificultades para delimitar con precisión las ideas de forma y tamaño y de desarrollo y crecimiento.

Reilly *et al.* (1997) revisaron la historia y evolución del concepto de heterocronía y centraron su estudio en los cambios simples que en conjunto afectan a todo el organismo. Reconocieron que en la definición y el estudio de la heterocronía hay implícitos seis aspectos importantes que no se deben dejar de lado: 1) la existencia de una hipótesis que proponga la trayectoria de la ontogenia ancestral, 2) asumir que un cambio heterocrónico puede o no tener consecuencias en la variación morfológica, 3) delimitar con precisión el descriptor del rasgo a analizar; 4) contar con información real o inferencia explícita con respecto al tiempo (edad) en el que ocurren las trayectorias en la ontogenia ancestral y la descendiente, 5) contar con trayectorias ontogenéticas en las que las secuencias (variación en el tiempo) sean completas, y 6) asumir la independencia de los rasgos somáticos y reproductores. A partir de estas premisas, estos autores redefinieron la heterocronía con una nueva terminología que distingue: 1) los patrones morfológicos que ocurren al comparar ontogenias individuales de aquellos patrones que tienen consecuencia en la variación intra e interespecífica, y 2) los procesos de desarrollo en ontogenias individuales de los procesos evolutivos intra e interespecíficos (Fig. 4). El trabajo de Reilly *et al.* (1997) contribuyó con una extensa argumentación a la discusión de los términos neotenia y progénesis para identificar procesos heterocrónicos. Además, resaltaron la necesidad de definir el estado terminal de una trayectoria ontogenética como la porción de la curva donde la pendiente se acerca a 0 para comparar curvas de un mismo rasgo sin tener que referir el estado terminal a otro componente de la variación (madurez sexual, tamaño, etc.).

Smith (2001; 2002; 2003) revisó las distintas

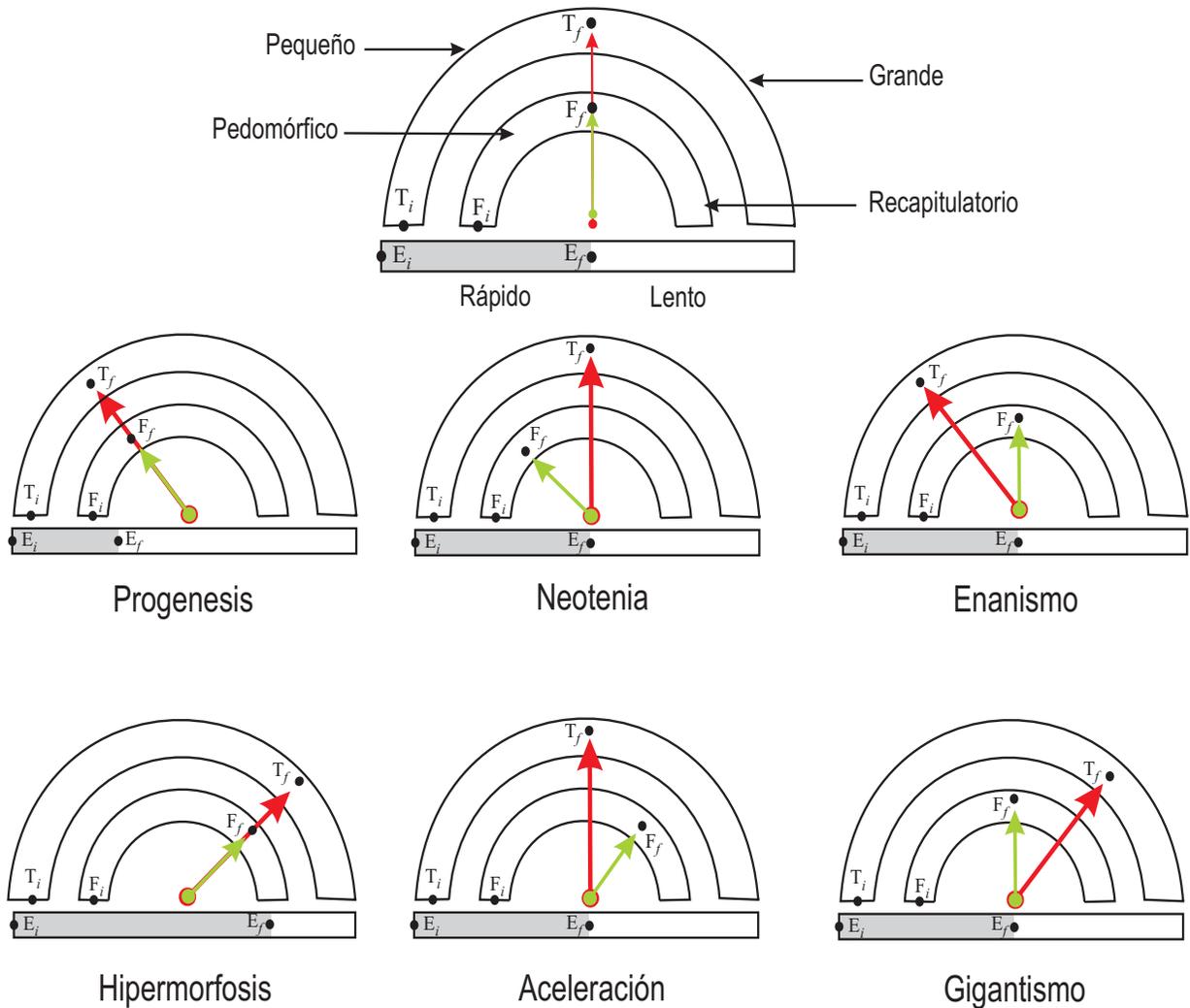
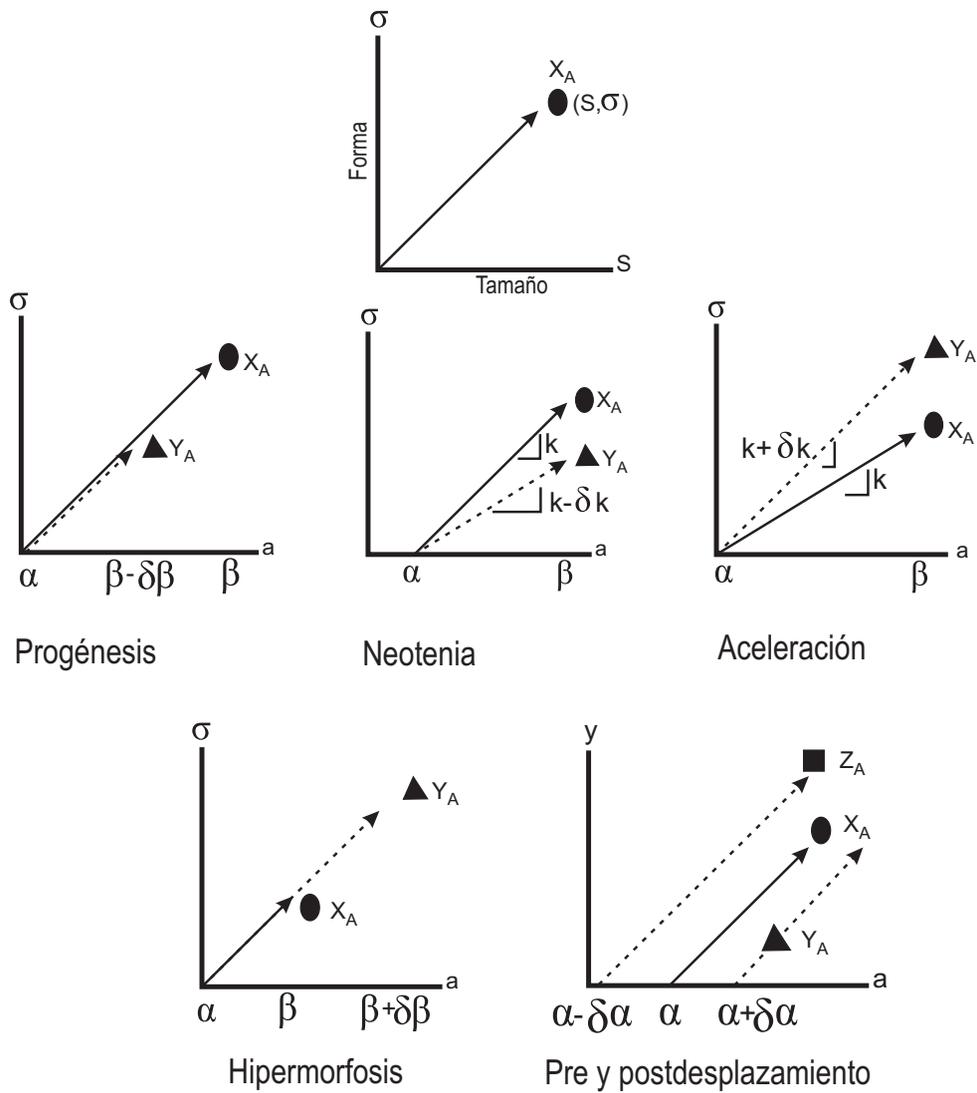


Figura 2. Modelos de Gould (1977) mostrando los dominios de la heterocronía y el punto de partida (ontogenia ancestral) y los seis tipos de heterocronía en su forma pura. La flecha verde indica la forma y la roja el tamaño. Las abreviaturas corresponden a: E_i , edad inicial, E_f , edad final; F_i , forma inicial, F_f , forma final; T_i , tamaño inicial, T_f , tamaño final. Progenesis, fin de la ontogenia con temprana madurez sexual. Neotenia, desarrollo somático lento. Enanismo, crecimiento lento con desarrollo constante. Hipermorfosis, tardía maduración sexual con prolongado crecimiento. Aceleración, desarrollo somático acelerado. Gigantismo, rápido crecimiento.

interpretaciones de la heterocronía y definió dos aspectos principales de su estudio: la heterocronía de crecimiento y la heterocronía de secuencia. Para Smith (2002), la heterocronía de crecimiento, basada en los criterios de Gould (1977) y Alberch *et al.* (1979) sobre el cambio en la forma y tamaño puede llevar a reemplazar el tiempo por el tamaño y ello lleva a que algunos estudios de «heterocronía» resulten en realidad estudios de alometría. Agregó que ya que la heterocronía de crecimiento requiere de trayectorias ontogenéticas en las que la velocidad juega un papel importante en la variación y también involucra diferentes tipos de procesos de desarrollo (diferenciación celular, especificación re-

gional de las partes del cuerpo, cambios estructurales como el reemplazo de hueso por cartílago) que no están ligados a la forma y/o el tamaño, no siempre resulta una herramienta para el estudio de aspectos del desarrollo que tienen consecuencias en la evolución. Smith (2001, 2002, 2003) destacó las ventajas en la utilidad de la heterocronía de secuencia, que parte de la idea que el desarrollo se caracteriza por una serie de eventos donde los cambios en los eventos en sí mismos, al considerar cualquier tipo de evento y/o parte de una trayectoria ontogenética son el foco del estudio. La heterocronía de secuencia reduce los problemas originados en el uso ambiguo de tamaño y tiempo



Parámetro	Tipo de cambio	Proceso	Expresión morfológica
Velocidad de crecimiento	k_s Disminución $-\delta k_s$	Enanismo	Pedomorfosis
	Incremento $+\delta k_s$	Gigantismo	Peramorfosis
Velocidad de desarrollo	k_σ Disminución $-\delta k_\sigma$	Neotenia	Pedomorfosis
	Incremento $+\delta k_\sigma$	Aceleración	Peramorfosis
Tiempo final de crecimiento	β Disminución $-\delta\beta$	Progénesis	Pedomorfosis
	Incremento $+\delta\beta$	Hipermorfosis	Peramorfosis
Tiempo inicial de crecimiento	α Disminución $-\delta\alpha$	Post-desplazamiento	Pedomorfosis
	Incremento $+\delta\alpha$	Pre-desplazamiento	Peramorfosis

y permite el análisis de los cambios temporales en el desarrollo cuando estos no pueden ser caracterizados por tamaño y forma. Smith (2001) propuso el uso de las secuencias como un método de estandarización en donde el desarrollo reconoce su propio tiempo para una evento dado cuando otros eventos han sido completados. La comparación interespecífica de trayectorias ontogenéticas permite establecer donde algunos caracteres de distintas unidades modulares del embrión se disocian y aquellos que han co-evolucionado y para resaltarlos, Schlosser (2001) propuso un método gráfico muy práctico.

En el análisis de la variación morfológica, tanto la heterocronía de crecimiento como la heterocronía de secuencias, ofrecen un sinnúmero de herramientas para interpretar la variación como consecuencia del desarrollo. Sin embargo, la historia y evolución de las ideas de heterocronía, las dificultades metodológicas para estudiar el desarrollo y definir los parámetros objeto de estudio y las particularidades del desarrollo del grupo animal que se analiza convergen con cierta dificultad en la comparación e interpretación de las ontogenias.

En la Figura 1, tres procesos importantes caracterizan el desarrollo tardío, organogénesis, morfogénesis y crecimiento, que se superponen pero son independientes. En la organogénesis y la morfogénesis los procesos celulares implican la construcción de los componentes del plan corporal mientras que el crecimiento involucra el arreglo de esos componentes con un incremento en las dimensiones espaciales a lo largo del tiempo. El crecimiento es un aspecto del desarrollo pero el desarrollo puede ocurrir sin crecimiento (Richtsmeier, 2003). La morfogénesis conduce a la forma y el crecimiento actúa sobre la forma y el tamaño.

Tablas de desarrollo y tiempo

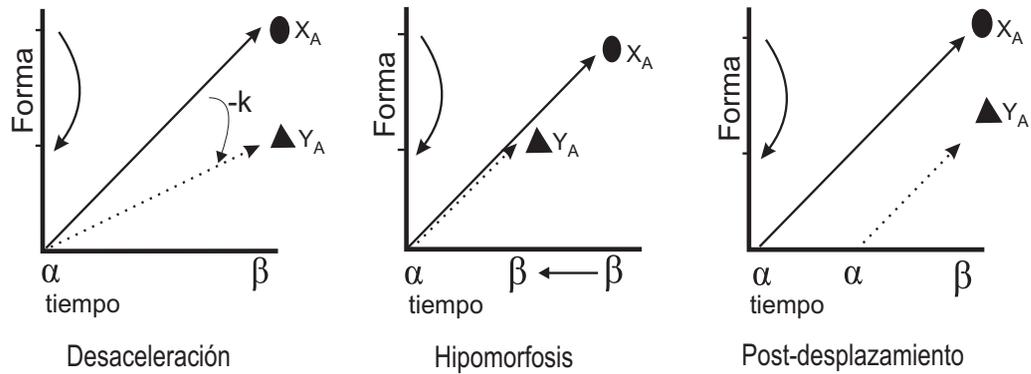
Es importante destacar que para describir y comparar trayectorias ontogenéticas necesitamos definir puntos de referencia que sean un indicador de

tiempo para entender donde comienza y termina una secuencia. Para ello son fundamentales las tablas de desarrollo que permiten fijar eventos del desarrollo (estadios) en una secuencia estándar donde ubicar las trayectorias. En anfibios hay tablas de desarrollo estándar para especies con desarrollo directo y con desarrollo larval. En los anuros con desarrollo directo, la eclosión es un evento en el tiempo de la ontogenia que indica que los procesos de organogénesis y morfogénesis han alcanzado un punto que permiten la vida libre del individuo y comienza la etapa postembrionaria. En los anuros con desarrollo larval, el fin de la vida embrionaria se establece en el momento en que las branquias externas desaparecen y comienza la alimentación de la larva, mientras que el fin de la vida larval es marcado por la completa ausencia de la cola. Al comparar las ontogenias de dos anuros, la eclosión (en una especie con desarrollo directo) y la pérdida de la cola (en una especie con desarrollo larval) serían puntos de referencia equivalentes en la ontogenia (Schlosser, 2001).

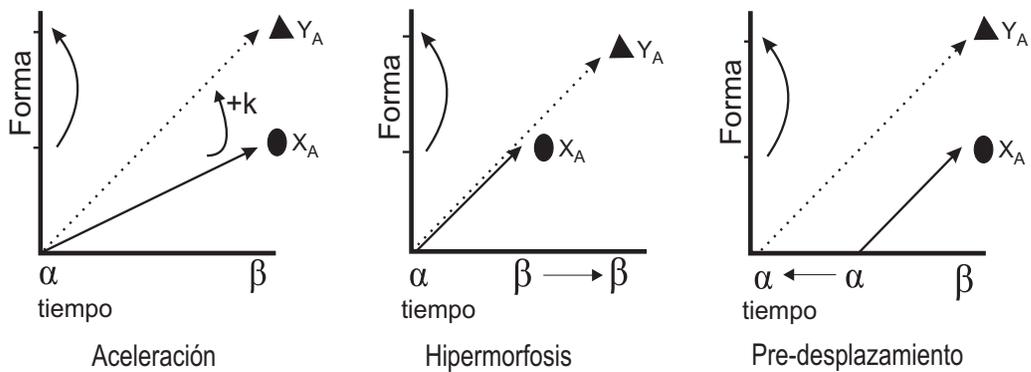
A partir de la eclosión de un embrión y/o la pérdida completa de la cola (fin de la metamorfosis) existen varios estadios que se denominan con cierta laxitud estadios postmetamórficos, metamorfoseados, juveniles, subadultos, adultos y que se organizan como series de tamaño sin precisar mayores detalles. En conjunto, deberían llamarse estadios «anuros propiamente dichos» ya que involucran diferentes etapas no maduras sexualmente, maduras y también seniles que habría que caracterizar. Estas etapas de la ontogenia involucran procesos morfogenéticos como diferenciación gonadal, osificación, desarrollo de caracteres sexuales secundarios, o de crecimiento. Son muy importantes en los estudios de la variación durante el desarrollo y también exhiben una altísima variación interespecífica e intraespecífica (especialmente diferencias entre los sexos).

El estado adulto se define por su capacidad reproductora, esto implica que en sus gónadas las

< **Figura 3.** La interpretación de Alberch *et al.* (1979) del tamaño S y la forma de un organismo (δ), donde k es la tasa o velocidad del crecimiento, α es la edad inicial del crecimiento y β la edad final del crecimiento que puede ser inferida por el límite del tamaño o la forma. X_A representa la ontogenia ancestral. Progénesis y neotenia son perturbaciones negativas que producen descendientes pedomórficos, la progénesis porque el crecimiento se detiene antes, y la neotenia por una tasa de crecimiento negativa de la forma. Aceleración e hipermetamorfosis son perturbaciones positivas que producen descendientes peramórficos. La aceleración por un incremento en la velocidad de crecimiento y la hipermetamorfosis por una prolongación del tiempo final del mismo. Pre y posdesplazamiento se refieren a cambios en la edad a la cual una estructura comienza su ontogenia y resultan peramórficos o pedomórficos respectivamente a una misma velocidad de desarrollo. En la tabla, la distinción entre parámetros a analizar, tipos de cambio, procesos y consecuencias morfológicas de estos autores.



PEDOMORFOSIS



PERAMORFOSIS

Patrón/Proceso	Patrón	Proceso
Desacelerado/Desaceleración	Pedomórfico (Interespecífico)	Pedomorfosis (Interespecífico)
Hipomórfico/Hipomorfosis	Pedotípico (Intraespecífico)	Pedogénesis (Intraespecífico)
Demorado/Post-dezplazamiento		
Acelarado/Aceleración	Peramórfico (Interespecífico)	Peramorfosis (Interespecífico)
Hipermórfico/Hipermorfosis	Peratípico (Intraespecífico)	Peramorfosis (Intraespecífico)
Adelantado/Pre-dezplazamiento		
Combinación	Isomórfico (Interespecífico)	Isomorfosis (Interespecífico)
	Isotípico (Intraespecífico)	Isogénesis (Intraespecífico)

células sexuales (ovocitos vitelogénicos y espermatozoides) se encuentran listas para iniciar un nuevo ciclo de vida. Algunos estudios de heterocronía (Alberch *et al.*, 1979) en los que estados terminales de desarrollo y crecimiento somático se ligan al estado adulto o la madurez sexual (ambos involucrados en las definiciones de neotenia y progénesis) han generado confusión y por esta razón, Reilly *et al.* (1997) propusieron el uso de trayectorias independientes para los caracteres de desarrollo somático y de desarrollo sexual, en donde el estado terminal en cualquier trayectoria sea considerado como su asíntota.

Forma

El parámetro forma se refiere tanto a la forma de un carácter individual, un complejo de caracteres o a la forma de un organismo en un momento dado en el que se asume se adquieren una serie de características definitivas. La variación en el desarrollo de la forma de un carácter se puede plantear independientemente del tamaño, considerando solamente aspectos cualitativos de su morfogénesis. Por ejemplo, si la trayectoria a comparar entre dos especies se refiere al fémur, la secuencia estaría dada por los siguientes eventos: aparición del esbozo cartilaginoso, diferenciación de las epífisis, desarrollo de la cresta femoral, osificación de la diáfisis, osificación de epífisis. Si se toma como ejemplo el vómer de los anuros, reconocemos en una especie una serie de cambios progresivos que culminan en un hueso complejo (Fig. 5 A-E); mientras que en otra especie la forma definitiva es más simple (Fig. 5F). En ambos casos la forma es una característica independiente del tamaño y es posible sostener que en el segundo caso el vómer es incompleto. Hay formas complejas, definidas por la sumatoria de trayectorias ontogenéticas que implican morfogénesis y crecimiento. Por ejemplo la forma del autopodio de la extremidad posterior en los anuros que resulta de la combinación del crecimiento diferencial de los tejidos interdigitales y la morfogénesis y crecimiento diferencial de los metatarsales y falanges (Goldberg y Fabrezi, 2008).

Con respecto a la forma final del organismo, en los anfibios, la ontogenia implica dos entidades morfológicas y/o funcionales claramente diferen-

tes después del estado de faríngrula (Fig. 1). En las etapas postembrionarias, los procesos de desarrollo y crecimiento continúan, ya sea directamente para alcanzar la forma final de los adultos de algunas especies (desarrollo directo) o bien la forma larval de otras especies. Cabe destacar que la forma final de cada gran etapa del ciclo de vida de un anuro, son sólo puntos de referencia para ubicar las trayectorias ontogenéticas y que no necesariamente representan o están ligados a los extremos de trayectorias particulares.

Las larvas presentan un conjunto de caracteres que desaparecen y otros que sufren transformaciones muy profundas durante la metamorfosis, a partir de ese momento se organizará una nueva forma que se desarrolla y crece en el adulto de la especie. Aquí cabe plantearse cuál es la forma final de la larva. Se podría decir que ésta es alcanzada durante los estadios prometamórficos de Etkin (1936) ya que en ellos se encuentran completamente desarrollados y son funcionales todos los caracteres larvales que desaparecerán durante la metamorfosis (tubo anal, sistema de la línea lateral, disco oral y cola, por ejemplo) o bien, que la forma final de la larva se adquiere cuando la trayectoria ontogenética de todos los caracteres larvales se completa (fin de la metamorfosis) para continuar con procesos de desarrollo y crecimiento que conduzcan a la forma del adulto.

El criterio usado para definir el estadio adulto se refiere al individuo sexualmente maduro. En las especies con dimorfismo sexual, algunos caracteres sexuales secundarios como los sacos vocales y el canto, las callosidades nupciales, etc. corresponden a un macho adulto; mientras que en especies sin dimorfismo sexual los machos adultos se identifican por los testículos desarrollados y con signos de espermatogénesis. Los ovarios con ovocitos vitelogénicos confirman el estadio adulto de las hembras. Para definir la forma adulta en una especie ¿lo hacemos siempre con la certeza de que es la forma de un individuo sexualmente maduro o inferimos que es una forma adulta por el tamaño? Se debe tener en cuenta que en una serie ontogenética postembrionaria o postmetamórfica la forma adulta y/o madura sexualmente puede ser alcanzada antes de que algunos procesos de crecimiento se

< **Figura 4.** Los seis tipos de cambios puros en los tiempos de desarrollo como fueron planteados por Reilly *et al.* (1997). Las flechas indican la hipótesis sobre la dirección del cambio si la ontogenia ancestral es X_A . Estos autores sugirieron distinguir entre patrones y procesos según su nivel de ocurrencia como se indica en la tabla.

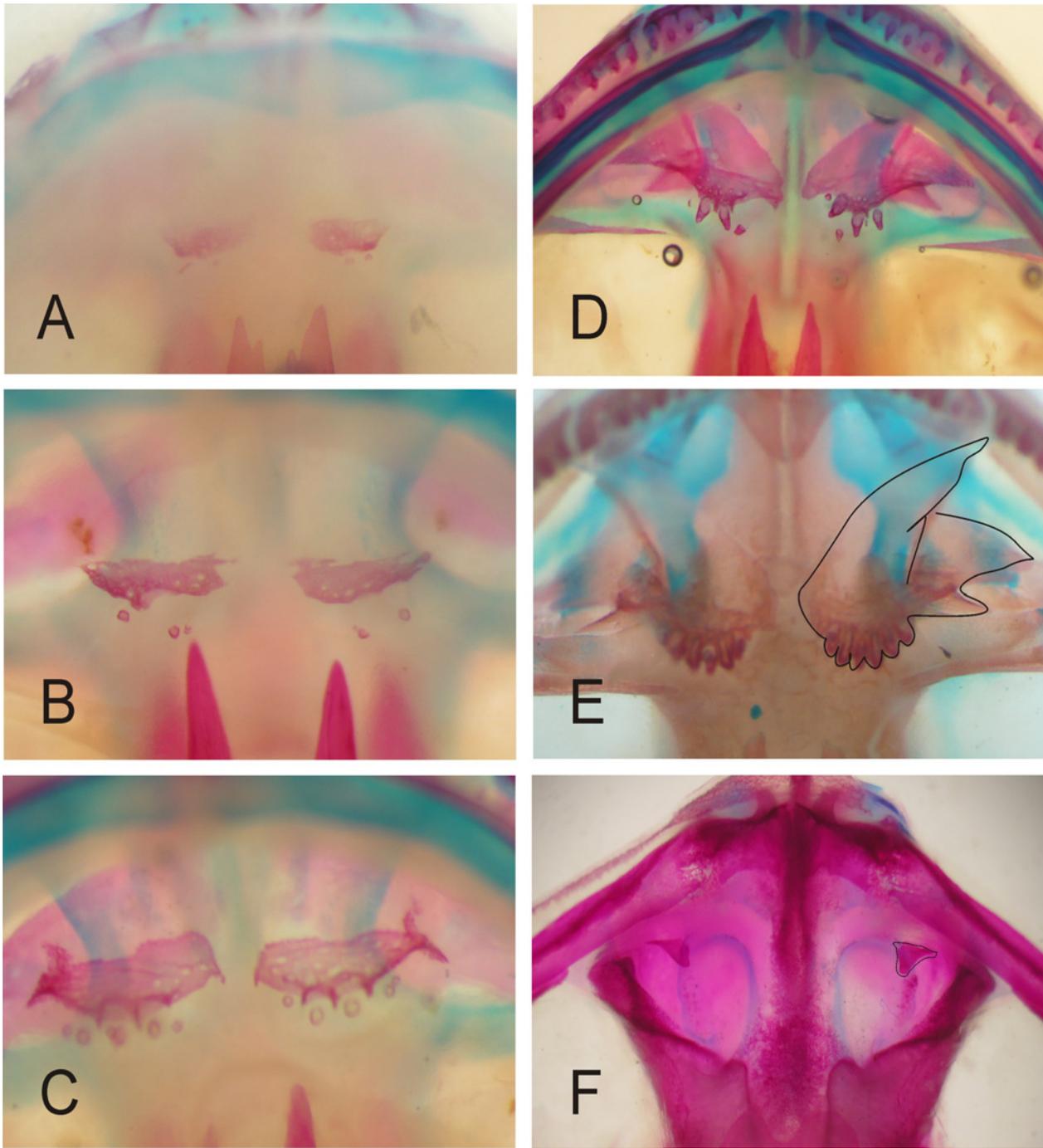


Figura 5. A–E. Secuencia del desarrollo del vómer en *Pseudis paradoxa*. A. Aparición del esbozo del hueso. B. Diferenciación del proceso dentígero. C. Diferenciación de los procesos pre y postcoanal. D. Diferenciación del proceso anterior. E. El vómer es un hueso completo con todas las partes características del vómer de anuros. F. Vómeres de *Dermatotonotus muelleri*. La ausencia de procesos dentígero, proceso anterior y proceso postcoanal ponen de manifiesto una secuencia con menor número de cambios morfológicos.

hayan detenido. El comienzo de la madurez sexual es el evento de la ontogenia que debería servir como punto de referencia para definir una forma adulta y no el tamaño y se debe tener en cuenta que no es una «edad» límite para describir las trayectorias ontogenéticas.

Tamaño

El tamaño es consecuencia del crecimiento. En las ontogenias, el tamaño es el parámetro del desarrollo más susceptible a las influencias de factores extrínsecos (dieta, predación, competencia, humedad, temperatura, reproducción). Existe en un momen-

to dado un tamaño final o al menos un tamaño en el cual el crecimiento parece detenerse (asíntota del crecimiento corporal).

Como en la forma, el tamaño puede ser analizado considerando tanto a caracteres individuales como a todo el organismo y para ello normalmente usamos métodos cuantitativos de descripción.

Al analizar caracteres individuales es importante tener en cuenta que la variación de tamaño en una estructura dada puede ser isométrica, es decir todas sus partes crecen de la misma manera o alométrica, donde una de las partes crece de manera diferente al resto. Para algunos autores, esta variación con un cambio evolutivo en la cantidad de desarrollo de una entidad se denomina heterometría (Arthur, 2004).

Para determinar el tamaño del organismo, en los anuros, es importante considerar la etapa del ciclo de vida. En algunos estudios, se consideró el peso corporal como un indicador de tamaño pero éste no siempre resulta un buen parámetro. En el caso de las larvas por ejemplo, la cantidad y el tipo de contenido del intestino influyen notablemente sobre el peso real del espécimen y por esta razón, es más habitual el uso de longitudes. En especímenes postmetamórficos o posteclosión, se utiliza la longitud entre el hocico y la cloaca para dar una aproximación del tamaño del cuerpo. En el estudio de las larvas, el tamaño de las mismas se refiere a la longitud entre el hocico y el extremo de la cola (siempre y cuando está sea completa). Sin embargo, para describir la trayectoria ontogenética del tamaño en una especie dada, se debe considerar sólo el tamaño del cuerpo de la larva (longitud entre el hocico y el punto medio entre la bases de las extremidades posteriores) ya que la cola no será un componente del tamaño definitivo. Sin embargo, la variación entre la longitud total de la larva y la longitud del cuerpo de la larva de una especie en una trayectoria son buenos descriptores de crecimiento si la cola crece más en relación al cuerpo o no.

Tiempo

Una trayectoria ontogenética tiene un comienzo y un final que ocurren dentro de límites de tiempo para cada especie y la finitud de la misma tiene como límite máximo la duración de una generación. Tanto el tiempo inicial como el tiempo final de una trayectoria ocurren en momentos dados que corresponden a determinadas «edades» y el tiempo entre ambas edades indica la tasa o velocidad media en la

que esa trayectoria ocurre.

A pesar de la importancia del parámetro tiempo en los estudios de las ontogenias, la escasez de datos es un factor que muchas veces limita la comprensión integral de la variación. La información sobre la duración en condiciones naturales de los ciclos de vida en anuros está limitada a muy pocas especies y por lo tanto, algunos eventos se consideran como «edades» de referencia sin contar con valores absolutos de tiempo. Se ha mencionado por ejemplo la madurez sexual como el evento que denota el comienzo de la vida adulta, la aparición de las extremidades anteriores y la completa desaparición de la cola indican el comienzo y el fin de la metamorfosis respectivamente. Estos eventos permiten de manera indirecta establecer edades para describir una secuencia y formular comparaciones.

Trayectorias ontogenéticas y heterocronía de crecimiento

En la Figura 6 se grafican datos tomados de la literatura (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011) que siguen las interpretaciones de Gould (1977), Alberch *et al.* (1979) y Reilly *et al.* (1997) y se consideran dos hipótesis filogenéticas para asignar la ontogenia ancestral de los ceratofrinos. Si se asume que el tamaño final de la larva es aquel en que la pendiente es 0 y que la forma final de la larva se alcanza cuando la piel del miembro anterior se fusiona a la piel de la pared del cuerpo [que justamente coincide con la liberación de los miembros anteriores del estadio 42 (Gosner, 1960) o al comenzar la metamorfosis (Etkin, 1936)], las variaciones entre el tiempo del crecimiento y desarrollo que se observan entre las distintas ontogenias no corresponden a las variaciones nombradas o definidas por Gould (1977) al graficarlas en el esquema del reloj. Al aplicar las definiciones de cambios simples de Alberch *et al.* (1979) y las precisiones dadas por Reilly *et al.* (1999) para comparar trayectorias, es posible determinar los tipos de variación en el crecimiento que están involucrados considerando la curva de crecimiento en función del tiempo (sin necesidad de considerar el estado de desarrollo larval) o la curva de desarrollo sin considerar el crecimiento. En cada caso y según la hipótesis filogenética en la que se realice la interpretación el patrón resultante será claramente acelerado o desacelerado, con incremento o disminución de tamaño.

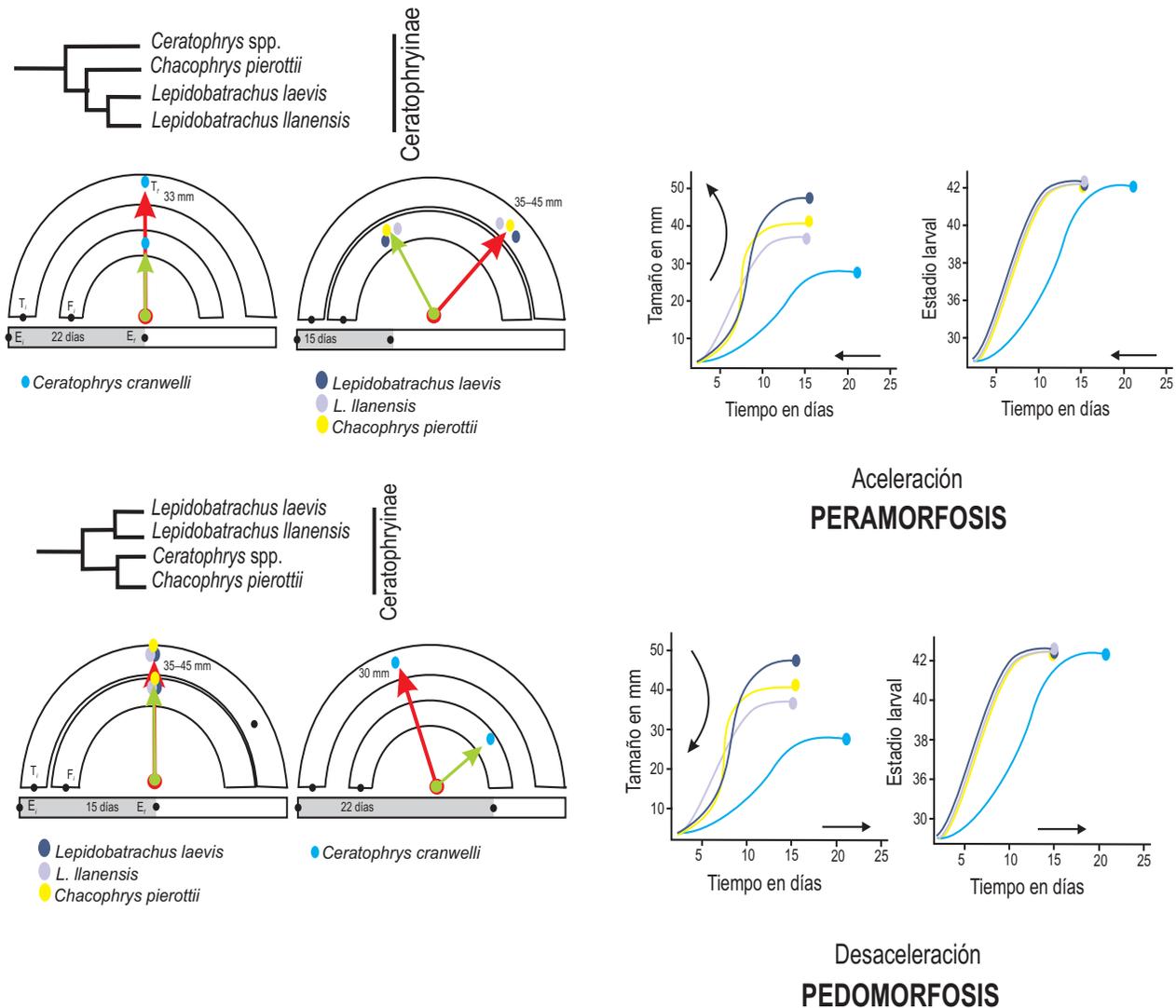


Figura 6. Trayectorias ontogenéticas en los ceratofrinos en las que se conoce el tiempo (en días) desde la fertilización hasta alcanzar con determinado tamaño el estadio 42 de la Tabla de Gosner (datos tomados de Quinzio *et al.*, 2006; Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011). A. Interpretación siguiendo las relaciones de la hipótesis propuesta por Fabrezi y Quinzio (2008). B. Según la hipótesis de Frost *et al.* (2006). Aplicación de los gráficos de Gould (1977), el reloj de la izquierda representa la ontogenia ancestral, el reloj de la derecha la ontogenia derivada. La posición de las agujas no coincide con las variantes propuestas por este autor. En los esquemas de coordenadas, a la izquierda las trayectorias de crecimiento (tamaño) versus el tiempo y a la derecha la trayectoria para alcanzar el estadio 42 (forma) versus el tiempo siguiendo los esquemas de Alberch *et al.* (1979) y Reilly *et al.* (1997). Como se observa, la velocidad (pendiente de las curvas) es fundamental para entender el tipo de heterocronía que afecta crecimiento y/o desarrollo.

Si analizamos otro ejemplo (Fig. 7) donde comparamos el crecimiento de larvas en hílidos y asumimos una hipótesis filogenética en la que *Pseudis paradoxa* es un taxón derivado, al representar los datos de tiempo, forma y tamaño en los relojes de Gould (1977) la larva de *Pseudis paradoxa* exhibe un patrón de desarrollo (forma) y crecimiento (tamaño) lento que conduce a una larva de gran tamaño. Al seguir las interpretaciones de Alberch *et al.* (1979) y Reilly *et al.* (1997) y analizar las trayectorias de forma y tamaño por separado, encon-

tramos un predominio de desaceleración que determina un gran tamaño larval o que el estadio 42 se alcance luego de un largo tiempo de desarrollo. En la primera aproximación, la de Gould, el conflicto se origina al asociar el crecimiento, con el desarrollo y el tiempo en una misma ontogenia. Sin embargo, al comparar trayectorias independientes, son las tasas de desarrollo las que determinan cuándo se alcanza la forma terminal (estadio larval 42) o el tamaño final y evidencian los procesos involucrados. En este punto es donde los términos

gigantismo/enanismo e hiper morfosis/hipo morfosis, (Alberch *et al.*, 1979; Reilly *et al.*, 1997) no responden a un tipo de cambio en la ontogenia sino son su consecuencia.

La heterocronía de crecimiento es importante para interpretar la evolución del tamaño en un linaje. Sin embargo, la combinación de distintas perturbaciones heterocrónicas tiene resultados que no necesariamente reflejan cuál de ellas ha predominado si se desconoce el tiempo en el que ocurre la trayectoria. Por esta razón conviene evitar el uso de los términos pedomorfosis y peramorfosis cuando se aplican exclusivamente sobre la base del tamaño final.

Trayectorias ontogenéticas y heterocronía de secuencias

En esta segunda parte se hará referencia a la variación en la morfogénesis, es decir aquella que condiciona la forma y para ello también se tendrán en cuenta las etapas larvales.

Para describir el desarrollo larval en anuros se utilizan tablas que caracterizan el cambio progresivo en la forma de distintos rasgos exomorfológicos. La tabla más usada es la Tabla de Gosner (1960) que resume en 46 estadios la secuencia de desarrollo entre la fertilización y la ausencia completa de cola. Siguiendo esta tabla (Gosner, 1960) se pueden describir las trayectorias ontogenéticas de algunos caracteres para formular comparaciones que pueden ser usadas en análisis interespecíficos y detectar heterocronías.

En la ontogenia de anuros con ciclos de vida bifásico, el desarrollo comprende tres conjuntos de caracteres, cuya diferenciación se inicia en etapas embrionarias y que tienen comportamientos diferentes en sus trayectorias (Fabrezi, 2011): 1) los caracteres exclusivos de las larvas, como el disco oral, sus estructuras queratinizadas y las papilas que lo delimitan, el espiráculo, el tubo anal y la cola; todos ellos desaparecen durante la metamorfosis, es decir su trayectoria implica diferenciación, desarrollo, forma final larval y desaparición; 2) caracteres que en las larvas tienen determinada configuración y función y cambian durante la metamorfosis para constituir las configuraciones y funciones de la «forma adulta» típica. Por ejemplo el esqueleto de los arcos viscerales (mandíbulas, hioides y arcos branquiales), el intestino, la piel; sus trayectorias comprenden diferenciación, desarrollo, forma larval, transformación, desarrollo y forma definiti-

va; y 3) caracteres que comienzan a desarrollarse en etapas larvales y que adquieren funcionalidad en etapas postmetamórficas como las extremidades, la lengua, el complejo opercular-timpánico; con trayectorias que comprenden diferenciación, desarrollo y forma definitiva. En los tres casos, las secuencias pueden mostrar variaciones heterocrónicas.

En la Figura 8 se representa la variación en las secuencias de caracteres larvales, caracteres que se transforman y caracteres que pertenecen a los estadios «anuros propiamente dichos». Las áreas sombreadas delimitan eventos de la ontogenia que podrían ser considerados como puntos de referencia para inferir tiempos o «edades» relativas: el comienzo de la metamorfosis, identificado por la liberación de las extremidades anteriores y el fin de la metamorfosis por la ausencia completa de cola. En varias especies de neobatracios (*Leptodactylus bufonius*, *L. chaquensis*, *L. fuscus*, *L. latinasus*, ceratofrinos, *Physalaemus biligonigerus*, *Trachycephalus typhonius*), el tubo anal desaparece antes del inicio de la metamorfosis. Inmediatamente, la cola comienza a acortarse y a sufrir una disminución general que implica la reducción de las aletas y luego de la musculatura, hasta quedar reducida a un muñón de tejido atrofiado que puede desprenderse (Fabrezi, 2011). Al comparar la secuencia de desaparición de caracteres larvales entre hílidos (*Phyllomedusa* spp., *Scinax* spp; *Pseudis paradoxa*) tanto la desaparición del tubo anal como la reducción de la cola comienzan después de la liberación de las extremidades anteriores con un retraso notable en *Pseudis paradoxa* (Figura 8A). Fabrezi (2011) señaló que la desaparición de estos caracteres larvales se encuentra demorada en especies en las que el tubo anal está muy desarrollado (en forma de embudo) y la longitud de la cola es proporcionalmente mayor a la longitud del cuerpo larval.

En el segundo ejemplo (Fig. 8B) se presentan las secuencias en el desplazamiento del ángulo de la boca que involucra el alargamiento y transformaciones de los cartílagos mandibulares (palatoc cuadrado, infrarostrales y cartílagos de Meckel). Cabe destacar que en las larvas de los neobatracios el ángulo de la boca siempre se encuentra por delante de la narina. A partir de esta posición inicial que se mantiene hasta el estadio 42 (Gosner, 1960) se caracterizan cuatro morfologías sobre la base de la posición del ángulo de la boca entre el comienzo y el fin de la metamorfosis. Esto

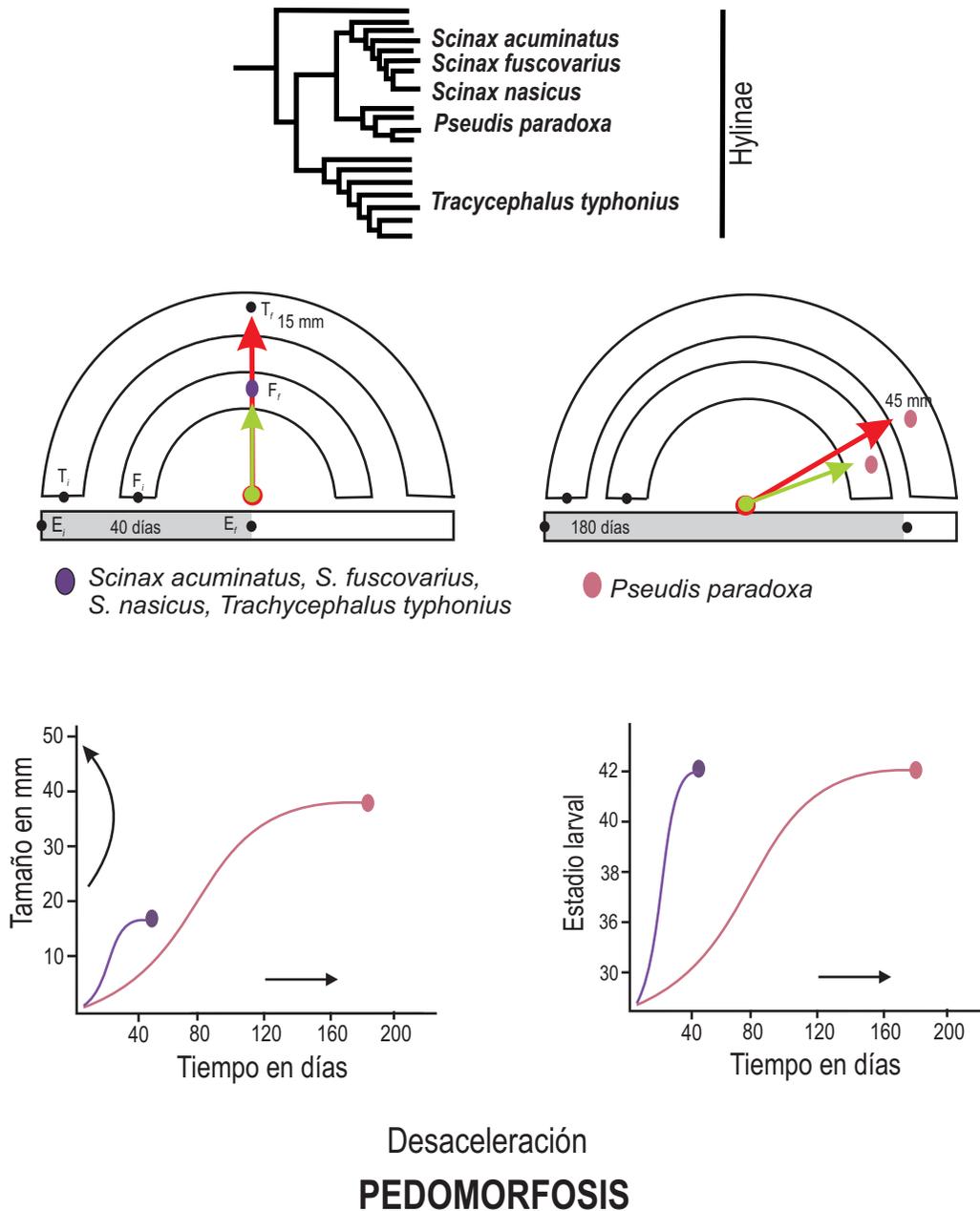


Figura 7. Trayectorias ontogenéticas en hílidos en las que se conoce el tiempo (en días) desde la fertilización hasta alcanzar con determinado tamaño el estadio 42 de la Tabla de Gosner (datos tomados de Fabrezi *et al.*, 2009; Fabrezi, 2011). La interpretación de las relaciones sigue la hipótesis propuesta Frost *et al.* (2006). Aplicación de los gráficos de Gould (1977), el reloj de la izquierda representa la ontogenia ancestral, el reloj de la derecha representa la ontogenia derivada. La posición de las agujas coincide con la definición de hiper morfosis propuesta por este autor. En los esquemas de coordenadas, a la izquierda las trayectorias de crecimiento (tamaño) versus el tiempo y a la derecha la trayectoria para alcanzar el estadio 42 (forma) versus el tiempo siguiendo los esquemas de Alberch *et al* (1979) y Reilly *et al* (1997). Como se observa, la velocidad (pendiente de las curvas) es fundamental para entender el tipo de heterocronía que afecta crecimiento y/o desarrollo.

es fácil de identificar en numerosas especies; sin embargo, el alargamiento de las mandíbulas puede continuar en estadios postmetamórficos hasta alcanzar o sobrepasar el nivel de la membrana timpánica o posterior. Al comparar los cambios metamórficos en la boca de los ceratofrinos, es

manifiesta las diferencias en la posición inicial entre las larvas de *Ceratophrys* y *Chacophrys* y las de *Lepidobatrachus*. En las larvas de *Lepidobatrachus*, la posición inicial del ángulo de la boca, es semejante a la de la *Chacophrys* y *Ceratophrys* cuando ya han comenzado la metamorfosis. Como resultado,

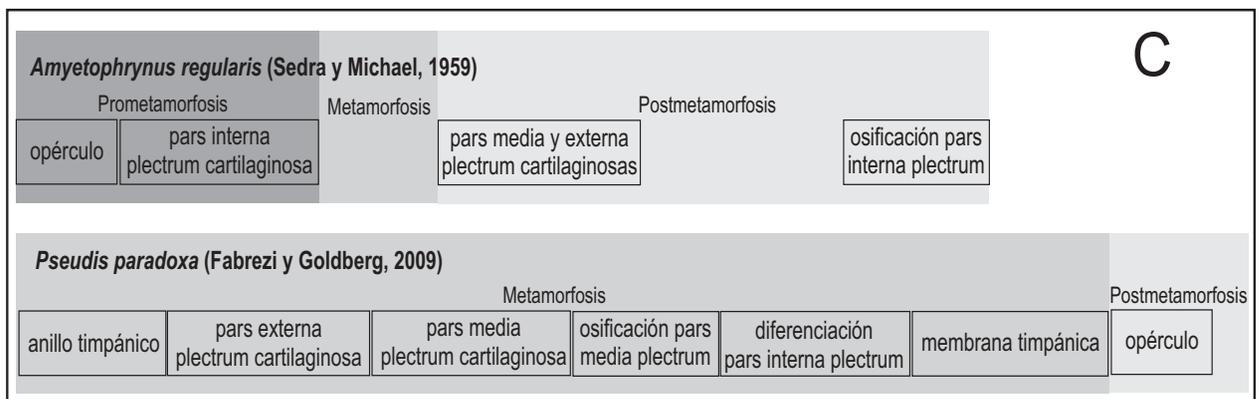
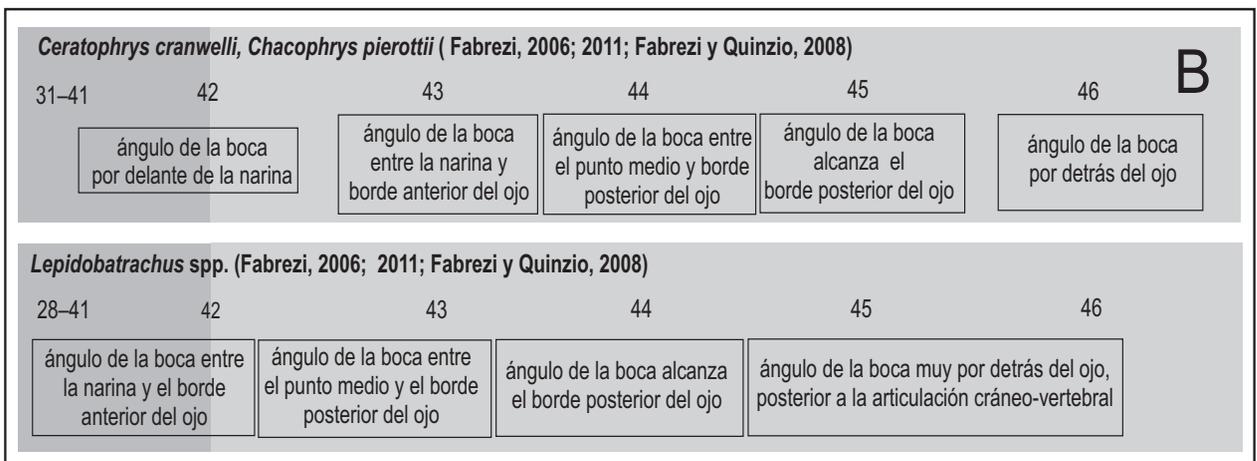
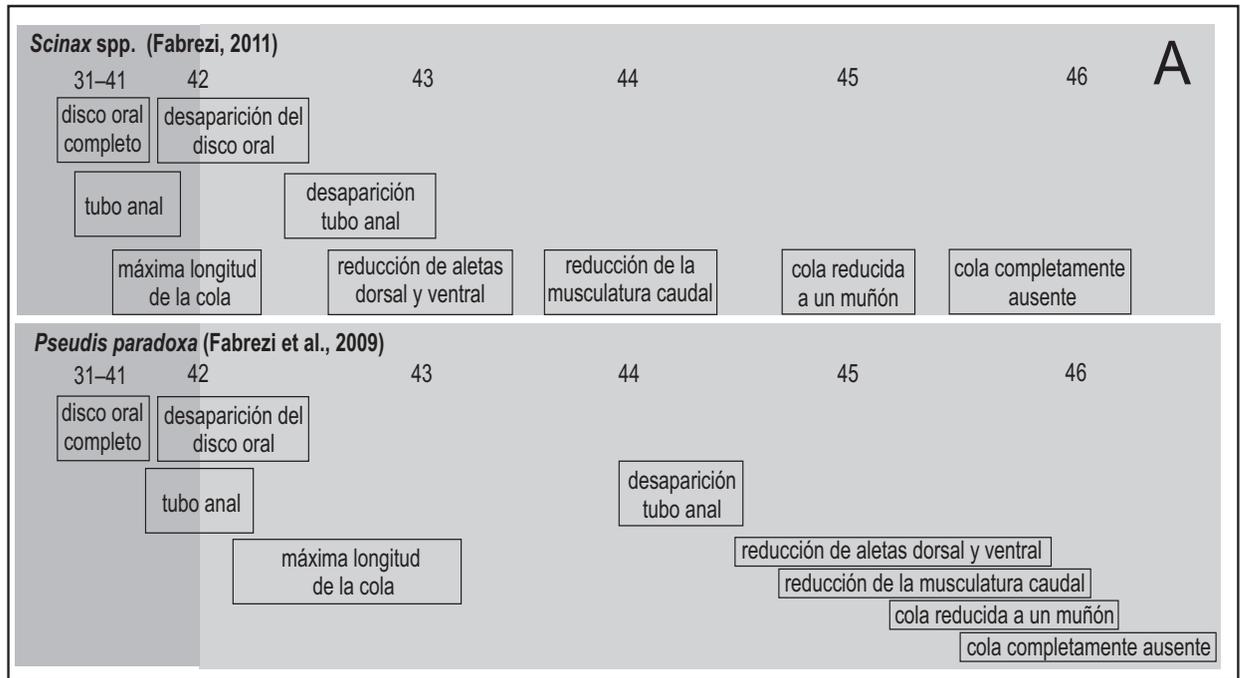


Figura 8. Heterocronías en las secuencias. A. Secuencias de desaparición de caracteres propios de las larvas. B. Secuencias de cambios de caracteres larvales a adultos durante la metamorfosis. C. Secuencia de desarrollo de caracteres adultos.

en *Lepidobatrachus* las morfologías durante la metamorfosis también se encuentran adelantadas y tienen consecuencias en la forma definitiva, ya que las especies de *Lepidobatrachus* son las únicas entre los anuros con la suspensión mandibular ubicada tan atrás (Fabrezi, 2006; Fabrezi, 2011). Es importante detenerse aquí en un punto de la variación durante el desarrollo en la que existe una variación temporal (heterocronía) pero también espacial (heterotopía). Al comenzar el desarrollo larval, en *Lepidobatrachus* los cartílagos mandibulares (palatoc cuadrado, cartílago de Meckel e infrarostral) presentan una configuración claramente diferente a la del resto de las larvas que determina relaciones espaciales de la musculatura mandibular y las ramas del trigémino que se desvían de la relación que exhiben todos los anuros tanto en larvas como en adultos (Haas, 2001).

En el tercer caso (Fig. 8C) se comparan dos secuencias de desarrollo del sistema opercular-timpánico característico de los anuros. Aunque la información sobre este tema se conoce para muy pocas especies (ver síntesis en Fabrezi y Goldberg, 2009), la completa descripción en *Amyetophrynus regularis* (Sedra y Michael, 1959) podría ser extensiva a otras especies o al menos coincide con lo generalizado por Hetherington (1988) quien propuso que la diferenciación del sistema opercular precede a la del sistema timpánico que estaría asociado con las frecuencias relativas a las vocalizaciones en etapas reproductoras. En *Pseudis paradoxa*, la secuencia difiere en varios aspectos: 1) hay un cambio en la secuencia del desarrollo del sistema timpánico, que en la mayoría de las especies comienza bien avanzada la metamorfosis o en estadios postmetamórficos; esta alteración podría tener alguna relación con el avanzado desarrollo gonadal (ovarios con ovocitos previtelogénicos y testículos con espermátidas) que presentan los renacuajos de *Pseudis* al finalizar la metamorfosis y que indican que en *Pseudis* la edad reproductora o el estadio adulto es alcanzado casi inmediatamente finalizada la metamorfosis (Downie, *et al.*, 2009; Fabrezi *et al.*, 2010); 2) hay un retraso en el tiempo de diferenciación del sistema opercular hacia etapas postmetamórficas; como en otras ranas con adultos acuáticos [*Xenopus laevis* (Trueb y Hanken, 1992), *Pipa pipa* (Trueb *et al.*, 2000)]. Dado que el sistema opercular transmite vibraciones de baja frecuencia del sustrato (Jaslow *et al.*, 1988), se podría especular que completa su desarrollo antes de fina-

lizar la metamorfosis en el caso de las formas terrestres; 3) la alteración en la secuencia de desarrollo de los distintos componentes del sistema timpánico no incide en su forma final ya que presenta la misma configuración que en todos aquellos anuros en los que el sistema es completo; 4) la heterocronía de secuencias permite dilucidar cuestiones de homología ya que la disociación de eventos del desarrollo en este caso, pone de manifiesto que la pars externa del plectro y el anillo timpánico se originarían en relación con el palatoc cuadrado y no con la pars media-interna del plectro.

Heterocronías y terminología

Uno de los aspectos fundamentales en el estudio de las ontogenias y su variación, es la dificultad de adecuar el caso de estudio a modelos o enunciados propuestos y también a las diferentes terminologías usadas para referirse a un mismo problema o a la inversa, el mismo término para distintos problemas. Por otro lado, la ausencia de variación no implica que no exista heterocronía; la carencia de datos del desarrollo deja de lado información muy importante para entender la diversificación y relaciones entre especies. A continuación se discutirán algunos términos e interpretaciones que considero deberíamos usar con sumo cuidado en el estudio de la variación durante el desarrollo.

Los términos pedomorfosis y peramorfosis, se refieren a procesos y se aplican a heterocronías que revelan menor o mayor cantidad de desarrollo, entendiendo que la cantidad de desarrollo está determinada por la combinación de la variación temporal de una trayectoria ontogenética (tiempo inicial, tiempo final y velocidad). Cuando la resultante es negativa, el resultado es pedomorfosis; si es positiva se trata de peramorfosis y si se compensan, seguramente el resultado es isomorfosis. El tiempo es un componente implícito en la heterocronía y por lo tanto es necesario para entender los cambios en el desarrollo.

Los términos hipomorfosis e hiperomorfosis, que se aplican a cualquier trayectoria en la que no varían la velocidad y el tiempo inicial, sino el tiempo final (Alberch *et al.*, 1979; Reilly *et al.*, 1997), no son componentes de la variación en sí, sino su consecuencia y no tienen una relación directa con procesos de pedomorfosis o peramorfosis cuando no se tiene la certeza de que la velocidad y tiempo inicial sean los mismos en las trayectorias que se comparan.

Un caso extremo de hipomorfosis (referido al tamaño) se asocia al proceso evolutivo de miniaturización que parece ser característico de algunos linajes y que también se relaciona con pedomorfosis. Trueb y Alberch (1985) describieron la secuencia de desarrollo de los huesos del cráneo en anuros y propusieron que algunos patrones podrían relacionar a las especies de tamaños pequeños con la pérdida de algunos huesos (palatino, vómer, cuadradoyugal), huesos que no se pierden en especies de tamaño grande. Yeh (2002) exploró entre los anuros la variación intraordinal en el tamaño de los adultos, la forma del cráneo y osificaciones y describió algunos patrones que podrían ser predictivos para algunos linajes que exhiben una tendencia a la reducción de tamaño. En estos estudios, hay un establecimiento a priori que relaciona tamaño pequeño/desarrollo incompleto con un proceso de pedomorfosis.

Los términos progénesis y neotenia se refieren a casos muy estrictos en donde la comparación involucra tamaño/ forma en una misma ontogenia. El primero se define por tamaño (pequeño) con madurez sexual, se asocia a pedomorfosis pero no necesariamente implica este proceso ya que quizás la forma final (definida por la madurez sexual) y el tamaño pueden ser también producto de aceleración. Los ejemplos de neotenia se refieren a larvas con madurez sexual, el término no se aplica a taxa con desarrollo directo, en anfibios, larvas maduras sexualmente ocurren entre los urodelos y sólo hay un caso conocido entre los anuros (*Spahenorhynchus bromelicola*, Bokermann, 1974). Reilly *et al.* (1997) plantearon un análisis muy preciso de la problemática de heterocronías en *Ambystoma* y explicaron los aspectos de la variación heterocrónica que están involucrados en lo que se conoce como neotenia contrastando dos aspectos: la extensión en tiempo del desarrollo larval y la aceleración en la maduración gonadal. Tanto progénesis como neotenia son términos que deberían ser usados en un contexto comparado en el que los tiempos de desarrollo somático y gonadal y del tamaño sean conocidos.

Otros términos tales como cenogénesis, tienen muy poco uso pero quizás representen un tipo de variación durante el desarrollo que no estaría contemplada en los ejemplos. Haeckel la consideró opuesta a la recapitulación (adición de pasos en la parte final de una secuencia) y la refirió a caracteres que se incorporan en etapas juveniles por

heterocronía, heterotopía o adaptación larval. Tanto el concepto propuesto por Haeckel como sus posteriores interpretaciones, incluida la de Beer (1940) que lo restringe a «variación en estados juveniles (adaptación) sin afectar a los adultos» fueron ampliamente discutidas por Gould (1977). El término fue reintroducido por Blanco y Alberch (1992) en un análisis de la variabilidad en el desarrollo del carpo/tarso de los urodelos en el que se especula que la heterocronía actúa sobre las extremidades en desarrollo en respuesta a la existencia de demandas funcionales (cabe destacar que las extremidades en desarrollo de los urodelos con ciclos de vida bifásico participan en la locomoción y exhiben alta variación intraespecífica en sus patrones de desarrollo). El término cenogénesis es complicado porque asocia la alteración en la trayectoria con una explicación funcional (causal) sin afectar la forma final. Al analizar este concepto con información relacionada sobre la variación en la ontogenia de los anuros surgen algunos posibles ejemplos: 1) variación intraespecífica en la presencia/ausencia del apéndice nasal durante el desarrollo larval de *Chacophrys pierottii* (Quinzio *et al.*, 2006) aunque no existe una explicación tentativa sobre la adaptación o función que el mismo cumple; 2) la disociación en la secuencia de desarrollo del aparato opercular-timpánico en *Pseudis paradoxa*, que se especuló tendría alguna relación con la madurez sexual casi inmediatamente después de la metamorfosis.

Heterocronías, desarrollo larval y variación morfológica

Los ejemplos presentados consideran la variación durante el desarrollo larval sobre la base de tamaño, forma final y tiempos de desarrollo.

Al analizar heterocronías de crecimiento larval el parámetro tiempo revela cuando hay aceleración y en que casos se puede establecer peramorfosis (Fig. 6) o cuando hay desaceleración y el resultado es pedomorfosis (Fig. 7).

Al analizar las heterocronías en las secuencias, algunas de estas especies presentan también perturbaciones. Una tardía desaparición de los caracteres larvales asociada a un temprano fin del desarrollo de los caracteres funcionales de las etapas postmetamórficas no tiene consecuencias en la forma terminal en el caso de *Pseudis paradoxa* (Fig. 8A y C). Sin embargo, en el caso de las especies de *Lepidobatrachus* en las que se observa una apari-

ción inicial en la larva de morfologías que generalmente ocurren durante la metamorfosis hay consecuencias morfológicas en la forma final única que alcanzan los adultos (Fig. 8B). Sería este un ejemplo en el que claramente la heterocronía, que se evidencia por procesos de desarrollo y crecimiento acelerados, sumada a la heterotopía, conduce a una innovación morfológica.

Llama la atención que en la literatura que aborda tendencias evolutivas y diversificación de linajes, se ha enfatizado en la pedomorfosis como generadora de innovaciones (Clarke, 1996). Sin embargo, otros tipos de variaciones en el desarrollo como las heterotopías juegan un papel clave en el origen de novedades morfológicas. Algunos ejemplos frecuentes tienen que ver con el desarrollo de ciertas estructuras esqueléticas como los elementos intercalares en neobatrachios (Manzano *et al.*, 2007) y la osificación dorsal del hioides en *Lepidobatrachus* (Fabrezi y Lobo, 2009). En estos casos, en términos estrictos, la aparición de nuevas estructuras implica la adición de nuevas trayectorias a una ontogenia.

Desde mi punto de vista, el estudio de la variación durante el desarrollo debe profundizar los siguientes aspectos principales: 1) distinguir entre los parámetros forma y tamaño; 2) distinguir claramente la heterocronía de crecimiento y heterocronía de secuencias; 3) contar con muestras que comprendan series ontogenéticas completas, en las que las trayectorias puedan ser descriptas y comparadas desde su comienzo hasta el final; 4) contar con datos de los tiempos en los que ocurren los eventos; la heterocronía es básicamente un concepto que se refiere a la variación temporal (tiempo de inicio, velocidad y tiempo final). Si bien obtener estos datos en la ontogenia es difícil no es una tarea imposible; y 5) partir de una distinción clara entre el cambio heterocrónico y su consecuencia en la morfología.

Agradecimientos

Esta contribución surge de críticas, sugerencias y discusiones durante muchos años con Virginia Abdala y Marcos Vaira, quienes además hicieron observaciones sobre el manuscrito. Silvia Quinzio y Javier Goldberg aportaron información y discusión para profundizar el concepto de heterocronía. Demián Slodki sumó interesantes interrogantes a esta cuestión. David Buckley, Florencia Vera Candiotti y un revisor anónimo hicieron comenta-

rios muy enriquecedores durante el proceso de revisión. Este trabajo es parte del proyecto PIP-CONICET 0239.

Literatura citada

- Alberch, P.; Gould, S.J.; Oster, G.F. & Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5:296–317.
- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge University Press.
- Blanco, M.J. & Alberch, P. 1992. Caenogenesis, developmental variability, and evolution in the carpus and the tarsus of the marbled newt *Triturus marmoratus*. *Evolution* 46:677–687.
- Bokermann, W.C.A. 1974. Observações sobre desenvolvimento precoce em *Sphaenorhynchus bromelicola* Bok. 1966 (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 34:35–41.
- Carlson, B.M. 2003. Developmental Mechanisms: Animal: 74–83. En B.K Hall & W. M. Olson (eds.), *Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press.
- Clarke, B.T. 1996. Small size in amphibians-its ecological and evolutionary implications. *Symposium Zoological Society of London* 69:201–224.
- Daeschler, E.B.; Shubin, N.H. & Jenkins, F.A.. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* 440:757–763.
- Dahn, R.D.; Davis, M.C.; Pappano, W.N. & Shubin, N.H.1. 2007. Sonic hedgehog function in chondrichthyan fins and the evolution of appendage patterning. *Nature* 445:311–314.
- de Beer, G. 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford University Press, Oxford.
- Downie, J.R.; Sams, K. & Walsh, P.T. 2009. The paradoxical frog *Pseudis paradoxa*: Larval anatomical characteristics, including gonadal maturation. *Herpetological Journal* 19:1–10.
- Etkin, W. 1936. The phenomena of anuran metamorphosis. III. The development of the thyroid gland. *Journal of Morphology* 59:68–89.
- Fabrezi, M. 2006. Morphological evolution of Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44:153–166.
- Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. *Evolutionary Biology* DOI:10.1007/s11692-011-9128-5.
- Fabrezi, M. & Goldberg, J. 2009. Heterochrony during skeletal development of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae) and the early offset of skeleton development and growth. *Journal of Morphology* 270: 205–220.
- Fabrezi, M. & Lobo, F.J. 2009. Hyoid skeleton, related muscles, and morphological novelties in the frog *Lepidobatrachus* (Anura, Ceratophryidae). *The Anatomical Record* 292:1700–1712.
- Fabrezi, M. & Quinzio, S.I. 2008. Morphological evolution in Ceratophryinae frogs (Anura, Neobatrachia): The effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. *Zoological Journal of the Linnean Society*

- 154:752–780.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I. & Goldberg, J. 2009. The giant tadpole and delayed metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 43:228–243.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I. & Goldberg, J. 2010. The ontogeny of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae): Heterochrony and the effects of larval development in the postmetamorphic life. *Journal of Morphology* 271:496–510.
- Frost, D.R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R.H.; Haas, A.; Haddad, C.F.B.; de Sá, R.O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S.C.; Raxworthy, C.J.; Campbell, J.A.; Blotto, B.L.; Moler, P.; Drewes, R.C.; Nussbaum, R.A.; Lynch, J.D.; Green, D.M. & Wheeler, W.C. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of American Museum of Natural History* 297:1–370.
- Gavrilov, K. 1958–1981. Curso de Anatomía y Fisiología Comparadas (La Evolución, Embriología, Tegumento, Esqueleto (2 fascículos). Órganos respiratorios (4 fascículos). Escuela Universitaria de Ciencias Naturales y Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Tucumán.
- Goldberg, J. & Fabrezi, M. 2008. Development and variation of the anuran webbed feet (Amphibia. Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society* 152:39–58.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183–190.
- Gould, S.J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Haas, A. 2001. Mandibular arch musculature of anuran tadpoles, with comments on homologies of amphibian jaw muscles. *Journal of Morphology* 247:1–33.
- Hetherington, T.E. 1988. Metamorphic changes in the middle ear: 339–357. *En: Frittsch, B.; Ryan, M.J.; Wilczynski, W.; Hetherington, T.E. & Walkowiak, W. (eds.). The Evolution of the Amphibian Auditory System. New York: Wiley Interscience.*
- Jaslow, A.P.; Hetherington, T.E. & Lombard, R.E. 1988. Structure and function of the amphibian middle ear: 69–91. *En: Frittsch, B.; Ryan, M.J.; Wilczynski, W.; Hetherington, T.E. & Walkowiak, W. (Eds.). The Evolution of the Amphibian Auditory System. New York: Wiley Interscience.*
- Manzano, A.S.; Fabrezi, M. & Vences, M. 2007. Intercalary elements, treefrogs, and the early differentiation of a complex system in the Neobatrachia. *The Anatomical Record* 290:1551–1567.
- Müller, G.B. 2007. Six memos for Evo-Devo: 499–524. *En: M.D. Laubichler & J Maienschein (eds.): From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution. The MIT Press, Cambridge.*
- Quinzio, S.I.; Fabrezi, M. & Faivovich, J. 2006. Redescription of the tadpole of *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Anura: Ceratophryidae). *South American Journal of Herpetology* 1:202–209.
- Reilly, S.M.; Wiley, E.O. & Meinhardt, D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: The distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:119–143.
- Richardson, M.K. & Keuck, G. 2002. Haeckel's ABC of evolution and development. *Biological Reviews* 77:495–528
- Richtsmeier, J.T. 2003. 2003. Growth: Animal: 161–169. *En: B.K Hall & W. M. Olson (eds.) Keywords & Concepts in Evolutionary Developmental Biology. Harvard University Press.*
- Schlosser, G. 2001. Using heterochrony plots to detect the dissociated coevolution of characters. *Journal of Experimental Zoology* 291:282–304.
- Sedra, S.N. & Michael, M.L. 1959. The ontogenesis of the sound conducting apparatus of the Egyptian toad, *Bufo regularis* Reuss, with a review of this apparatus in Salientia. *Journal of Morphology* 104:359–375.
- Shubin, N. 2009. Your inner fish: a journey into the 3.5-billion-year history of the human body. New York: Vintage Books.
- Shubin, N.H.; Daeschler, E.B. & Jenkins, F.A.. 2006. The pectoral fin of *Tiktaalik roseae* and the origin of the tetrapod limb. *Nature* 440: 764–771.
- Smith, K.K. 2001. Heterochrony revisited: The evolution of developmental sequences. *Biological Journal of the Linnean Society* 73:169–186.
- Smith, K.K. 2002. Sequence heterochrony and the evolution of development. *Journal of Morphology* 252:82–97.
- Smith, K.K. 2003. Time's arrow: heterochrony and the evolution of development. *Integrative Journal of Developmental Biology* 47:613–621.
- Trueb, L. & Alberch P. 1985. Miniaturization and the anuran skull: A case study of heterochrony: 113–121. *En: H.R. Duncker & G. Fleisher (eds.), Vertebrate Morphology. New York: Gustav Fischer Verlag.*
- Trueb, L. & Hanken, J. 1992. Skeletal development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae). *Journal of Morphology* 214:1–41.
- Trueb, L.; Pügener, L.A. & Maglia, A.M. 2000. Ontogeny of the bizarre: An osteological description of *Pipa pipa* (Anura: Pipidae), with and account of skeletal development in the species. *Journal of Morphology* 243:75–104.
- Yeh, J. 2002. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56:2628–2641.

