

---

## METAMORFOSIS DEL APARATO DIGESTIVO DE LARVAS CARNÍVORAS DE *CERATOPHRYS CRANWELLI* (ANURA: LEPTODACTYLIDAE)

---

ZANDRA E. ULLOA KREISEL

Universidad Nacional de Tucumán, Fac. de Cs. Naturales e Inst. M. Lillo. Cát. de Anatomía y Embriología Comparadas. Miguel Lillo 251, 3er. Piso, Tucumán, Argentina. E-mail: zulloa@csnat.unt.edu.ar

**RESUMEN.** Las larvas carnívoras de *Ceratophrys cranwelli* presentan un tubo digestivo más corto que la mayoría de las larvas de anuros, tiene 6 veces la longitud del cuerpo del renacuajo y se caracteriza también por tener un estómago larval.

El presente trabajo tiene como objetivo el determinar el grado de transformaciones en la cavidad bucofaríngea y tubo digestivo en larvas de esta especie durante la metamorfosis y comparar las estructuras digestivas estudiadas en otras especies de Leptodactylidae de la subfamilia Ceratophryinae y especies con otros hábitos alimenticios.

Palabras clave: cavidad bucofaríngea, tracto digestivo, larvas, metamorfosis, Anura, Leptodactylidae.

**ABSTRACT.** Carnivorous larvae from *Ceratophrys cranwelli* present a digestive tube shorter than most of the anuran larvae, have 6 times a tadpole's body length and they are also characterized by the presence of a larval stomach.

The aim of this work is determine the grade of transformations in the buccopharyngeal cavity and digestive tube during the metamorphosis in larvae of this species and compare the digestive structures studied in other species of Leptodactylidae of the subfamily Ceratophryinae and another species with different diets.

Key words: buccopharyngeal cavity, digestive tract, larvae, metamorphosis, Anura, Leptodactylidae.

### INTRODUCCIÓN

*Ceratophrys cranwelli* es un anuro característico de la región semi-árida del Chaco occidental argentino, la cual presenta inviernos secos y veranos con lluvias. Los adultos de estas especies sobreviven durante el período de sequía excavando en el fango y sepultándose, con muy poca o ninguna actividad. Entre los meses con lluvias de octubre a febrero, se alimentan y reproducen, realizando la puesta de huevos en charcos temporarios.

Altig & Johnston (1989) caracterizaron las larvas carnívoras de diferentes géneros, entre las que se encuentra *Ceratophrys*, como formas exótrofas carnívoras con estructuras bucales queratinizadas, a *Lepidobatrachus* sin estructuras bucales queratinizadas y a *Hymenochirus* como larvas macrófagas (se alimentan de pequeños crustáceos) con algunas partes bucales queratinizadas.

Entre los tres géneros de Leptodactylidae que

conforman la subfamilia Ceratophryinae, se encuentra *Ceratophrys* cuyas larvas tienen un pico córneo con bordes aserrados, dentículos y papilas bucales bien desarrollados (Fernández & Fernández, 1921). Las estructuras orales internas se caracterizan por una gran reducción en la cantidad de papilas del techo y piso de la boca, pliegue medio, cestos branquiales, filtros branquiales y trampa mucosa de alimentos (Wassersug & Heyer, 1988). *Chacophrys*, con su única especie *Chacophrys pierottii*, presenta el disco oral ventral con papilas marginales y un sistema dentario desarrollado (Faivovich & Carrizo, 1992), en cambio, *Lepidobatrachus* y específicamente *Lepidobatrachus laevis*, el pico córneo está ausente, los dentículos y las papilas bucales están reducidas. En las estructuras orales internas hay reducción de las papilas y pérdida de la superficie mucosa para atrapar el alimento y filtros branquiales (Wassersug & Heyer, 1988).

En las larvas carnívoras el tubo digestivo es corto, como es el caso de *Lepidobatrachus laevis* (Ruibal & Thomas, 1988). En *Ceratophrys ornata*, la longitud alcanza entre 3-4 veces la longitud del cuerpo del renacuajo y se reduce durante el clímax metamórfico a 2 veces la longitud del cuerpo (Fry & Kaltenbach, 1992; 1999).

En formas con diferentes hábitos alimenticios las larvas presentan una mayor longitud en su tracto digestivo y su reducción durante la metamorfosis es mucho mayor, como en las larvas de *Rana pipiens* (Janes, 1934) que se reduce más de un 75%, en *Bufo arenarum* (Giménez *et al.*, 1991) un 82% y en *Rana catesbeiana* un 84% (Sumiya & Horiuchi, 1980).

Para su estudio el tracto digestivo en las larvas de anuros está representado por la cavidad bucofaríngea, el intestino anterior (esófago y región gástrica), el intestino medio e intestino posterior. Cada una de estas regiones sufren cambios durante la metamorfosis, acompañando también el cambio de hábito alimenticio, de micrófago, herbívoro o suspensívoro a carnívoro, a diferencia de lo que ocurre en las larvas carnívoras como *Ceratophrys ornata* (Fry & Kaltenbach, 1999), que sufren transformaciones morfológicas graduales en el tubo digestivo, sin cambiar básicamente de hábito alimenticio. Las modificaciones a nivel de las capas histológicas (mucosa, submucosa, muscular y serosa) del tubo digestivo son más drásticos en las larvas con hábitos herbívoros o micrófagos, como en *Pleurodema borellii* (Ulloa & Terán, 1998).

En los renacuajos la región gástrica puede ser: 1) un simple tubo con paredes delgadas y sin estructuras glandulares, como *Bufo bufo* (Barrington, 1946), *Bufo arenarum* (Giménez *et al.*, 1991); 2) una estructura glandular sin secreción ácida llamada por Lambertini (1929) "manicotto glandulare", como en *Pseudis paradoxus caribensis* (Rada & Bello, 1988), *Pleurodema borellii* (Ulloa & Terán, 1998) y *Rana ridibunda*, así como otras especies estudiadas por Griffiths (1961), en 30 géneros dentro de 9 familias; 3) una estructura ensanchada a modo de estómago sin secreción ácida, en las larvas oófagas de *Osteophilus brunneus* (Lanoo *et al.*, 1987; Carroll *et al.*, 1991); 4) un estómago larval con secreción ácida, como en los renacuajos

carnívoros de *Lepidobatrachus laevis* (Carroll, 1991; Ruibal & Thomas, 1988) y *Ceratophrys ornata* (Fry & Kaltenbach, 1999).

Entre la información existente hasta el momento sobre la metamorfosis en larvas de esta especie se pueden citar a Lavilla & Fabrezi (1992), quienes describieron la anatomía craneal de *Leptodactylus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli*; Fabrezi & García (1994), quienes caracterizaron el aparato hiobranquial en *Pleurodema borellii* y *Ceratophrys cranwelli* y Wild (1997) que describe la ontogenia del esqueleto en *Ceratophrys cornuta*.

El trabajo tiene como objetivo el determinar el grado de transformaciones ocurridas durante la metamorfosis en la cavidad bucofaríngea y tubo digestivo en las larvas carnívoras de *Ceratophrys cranwelli* y comparar estos cambios con los de otras especies dentro de la subfamilia Ceratophryinae y con otras larvas de diferentes hábitos alimenticios.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron larvas carnívoras depredadoras de *Ceratophrys cranwelli*, parte de los ejemplares utilizados para el estudio se capturaron durante el mes de enero de 1996 en el cruce de las rutas provinciales n° 30 y 34, en el departamento de Anta de la provincia de Salta, en la región del Chaco Salteño, Argentina. Un grupo de larvas de estadio 38 en adelante se criaron en el laboratorio para obtener la serie de desarrollo, alimentándolas con lombrices de tierra y renacuajos de *Pleurodema borellii*. Luego se separaron los estadios 33 al 46, equivalentes a los de la tabla de desarrollo de Gosner (1960), los estadios 33 al 41 corresponden a la etapa previa al clímax metamórfico (parte de la premetamorfosis y prometamorfosis completa) y los estadios 41 al 46 al clímax metamórfico, según Etkin (1968).

El material se fijó en líquido de Bouin y se conservó en alcohol 70°. La otra parte del material utilizado pertenece a la colección herpetológica de la Fundación M. Lillo N° FML 04203, correspondiendo a estadios 35 y 38 de la tabla de desarrollo de Gosner (1960), fijados en formol 4%.

**Fig. 1.** Cavity bucofaríngea in *Ceratophrys cranwelli* in the stage 34. **a)** Techo. C: coanas; P.P: papilas postnasales; P. M: pliegue medio. **b)** Piso. P.I: papilas infralabiales; P. L: papilas linguales; P.T: papilas del techo bucal; V.V: velo ventral; C.B: cestos branquiales; G: glotis. Escala= 1 mm.

En las larvas de estadios pertenecientes a las distintas etapas de la metamorfosis, se tomó la longitud del cuerpo, correspondiente a la longitud entre el hocico y límite posterior de la cavidad abdominal y se relacionó esta medida con la longitud total del tubo digestivo.

Para realizar los estudios histológicos, los especímenes de cada estadio de desarrollo se disecaron al nivel de la porción media de la región abdominal, se extrajeron las diferentes porciones del tubo digestivo y se eliminaron los contenidos alimenticios para poder procesar el material.

Las muestras se incluyeron en paraplast. Los cortes histológicos se efectuaron en micrótopo de deslizamiento, con un espesor de 6 µm. La coloración histomorfológica que se empleó fue hematoxilina-eosina.

Las observaciones se hicieron en microscopio óptico, quedando documentadas en dibujos y fotografías.

## RESULTADOS

### *Etapas previas al clímax metamórfico*

#### I. Estructuras orales internas

Techo de la boca: las coanas son grandes, con posición anterior y orientadas oblicuamente, ubicadas aproximadamente a un 10% de la distancia boca-esófago. La cavidad prenasal es mediana y de forma triangular. La pared anterior de las coanas es alta y más ancha que la posterior, el extremo posterior se continúa en forma de pliegue con la pared del borde del techo de la boca. La pared posterior tiene la misma altura y ambas paredes tienen bordes irregulares y sin papilas. Existen 2 pares de papilas postnasales, las más grandes son cónicas y se ubican entre el extremo posterior de las coanas y el pliegue medio. El pliegue medio es angosto, de forma triangular con el borde libre y algunas veces puede presentar pústulas. La arena del techo bucal carece de papilas, pero tiene numerosas pústulas. El techo bucal no tiene velo dorsal ni zona glandular (Fig. 1a).

Cavidad Faríngea: Los 2 cojines de presión de posición posterior y lateral, asociados a la primera y segunda cámara filtradora, con un

surco transversal simple. Estas estructuras se observan con mayor facilidad entre los estadios 38-41 (Figs. 1a y 2).

Piso de la boca: presenta forma triangular o de campana, angosto en la parte anterior y más amplio en la posterior, el ancho de la cavidad es aproximadamente igual al largo. Tiene 4 papilas infralabiales, 2 papilas anterolaterales anchas, orientadas transversalmente, con borde libre irregular y otras 2 centrales posteriores y simples. Las 2 papilas linguales son medianas y simples. El primordio lingual se esboza en el estadio 33 y se desarrolla en mayor medida a partir del estadio 37 (Fig. 3). La arena del piso bucal (A.P.B.) es de forma triangular y presenta en cada lado 4 papilas grandes espaciadas entre sí, con 3 papilas más pequeñas y laterales a ambos lados. Hay escasas pústulas laterales al A.P.B. Carece de estructuras secretoras.

Los pliegues o hendiduras bucales son medianos, orientados transversalmente y sin perforar. El velo ventral con escasa superficie libre, sin espículas de soporte y bordes lisos, limitado más ampliamente a la zona de la primera cámara filtradora, curvándose dorsalmente la parte media del velo.

Cavidad Faríngea: Los cestos branquiales son pequeños, cubiertos lateralmente por el velo ventral, son más anchos que largos, ocupando cada uno un 10% de la superficie del piso de la boca, en vista dorsal.

No se observa la trampa branquial de alimento. La glotis está totalmente descubierta, orientada antero-posteriormente, con labios gruesos y dispuesta de frente a la abertura de la boca. El embudo esofágico es mediano (Figs. 1b y 3).

#### II. Observaciones anatómicas del tubo digestivo

En el intestino anterior se encuentra el esófago que se ubica en la parte dorsal de la cavidad abdominal en la porción media anterior; es un tubo largo con paredes gruesas y pliegues longitudinales, el cual se continúa con el estómago que se ubica en la parte ventral y en forma transversal, ocupando gran parte de la cavidad abdominal. Esta región es la porción del tubo digestivo más voluminosa y con paredes blanquecinas y con una capa muscular importante en la región pilórica, la que se dirige hacia la parte anterior

**Fig. 2.** Cavity bucofaríngea in *Ceratophrys cranwelli* in the stage 39. Techo. C: coanas; P.P: papilas postnasales; P.M: pliegue medio; C.P: cojines de presión. Escala= 1 mm.

**Fig. 3.** Cavity bucofaríngea in *Ceratophrys cranwelli* in the stage 39. Piso. P.I: papilas infralabiales; P.L: papilas linguales; P.T: papilas del techo bucal. V.V: velo ventral; C.B: cestos branquiales; G: glotis. Escala= 1 mm.

derecha y se continúa con el duodeno que se dobla hacia la región dorsal dirigiéndose en sentido posterior. Al finalizar la prometamorfosis el estómago reduce su volumen.

El intestino medio es relativamente corto, forma asas que se ubican en la porción dorso-lateral izquierda de la cavidad abdominal con paredes delgadas en las que se observan pequeños pliegues longitudinales. En el estadio 39 adquiere una posición ventral, ocupando más lugar en la cavidad abdominal.

El intestino posterior tiene un gran ensanchamiento en su primera porción y se ubica en la parte medial anterior, aumentando de volumen durante esta etapa y ubicándose dorsalmente. En su última porción es más delgado, largo y se encuentra en posición dorsal dirigiéndose hacia la cloaca, que está en la región posterior de la cavidad abdominal (Fig. 4).

La longitud del tubo digestivo es aproximadamente un poco más de 6 veces la longitud del cuerpo de los renacuajos, desde unas 6.73 veces en los estadios iniciales hasta unas 6.41 veces en los estadios finales de la etapa.

### III. Observaciones histológicas

El esófago tiene una mucosa con numerosos pliegues, con un epitelio de revestimiento pseudoestratificado, con células cilíndricas ciliadas y caliciformes. La submucosa está formada por tejido conectivo laxo que penetra en el eje de los pliegues longitudinales. La capa muscular presenta fibras en sentido circular en la porción interna y una capa muy delgada de fibras longitudinales externamente. La serosa está estrechamente contactada con la capa muscular (Fig. 5a).

En el estómago, se distinguen dos zonas, una región medial anterior o fúndica y otra región posterior o pilórica. En la primera, la mucosa presenta un epitelio simple de revestimiento con abundantes células cilíndricas secretoras de mucus, de núcleo grande central y citoplasma homogéneo; escasas células cilíndricas ciliadas y células caliciformes, estos dos últimos tipos de células aumentan en número en zonas que no tienen glándulas subyacentes. La capa glandular presenta numerosas glándulas tubulares multicelulares que se disponen en sentido lon-

gitudinal y están constituidas por células cúbicas con núcleo grande, formando en algunas porciones del estómago larval una capa gruesa. La capa muscular es fina (Fig. 5b). A partir del estadio 40 el epitelio de la mucosa y las glándulas tubulares se reducen (Fig. 5d) y renuevan entre los estadios 41-42.

En la porción posterior o región pilórica la mucosa tiene pliegues con un epitelio cilíndrico simple, con células de borde estriado y sin glándulas tubulares subyacentes. Presenta una capa muscular más gruesa, siendo mucho más abundantes las fibras circulares internas que las longitudinales externas. La serosa es una capa delgada (Fig. 5c).

El intestino medio presenta un epitelio simple de revestimiento con abundantes células cilíndricas de borde estriado que forman pliegues, con escaso tejido conectivo laxo en la submucosa y capa muscular de desarrollo medio (Fig. 5e).

El intestino posterior con paredes muy delgadas que tienen un epitelio simple con abundantes células cilíndricas secretoras de mucus y células caliciformes. El tejido conectivo de tipo laxo poco desarrollado y una capa muscular muy delgada (Fig. 5g). Los cambios histológicos en el intestino medio y posterior ocurren al finalizar esta etapa durante el estadio 41 (Figs. 5f y 5h).

### *Clímax metamórfico*

#### I. Estructuras orales internas

Techo de la boca: las coanas se tornan circulares y presentan un borde liso. La cavidad prenasal aumenta de superficie y desaparecen las estructuras larvales, tales como las papilas postnasales, pliegue medio y las papilas de la arena del techo de la boca, quedando el techo libre de papilas.

Piso de la boca: las 4 papilas infralabiales se mantienen durante los primeros estadios de esta etapa luego se transforman, a medida que se desarrolla la lengua, la cual ocupa gran espacio en la parte anterior de la boca. Desaparecen las papilas del piso de la boca y se ocluyen los cestos branquiales, todo esto ocurre a partir de los estadios 43 y 44.

**Fig. 4.** Aparato digestivo en *Ceratophrys cranwelli* en el estadio 41, vista ventral. C: corazón; E: esófago; Est: estómago; H: hígado; I.M: intestino medio; I.P: intestino posterior; V.B: vesícula biliar.

## II. Observaciones anatómicas

Entre los estadios 42 al 44 se produce un mayor acortamiento del tubo digestivo, en el estadio 46 alcanza una longitud 2.38 veces mayor que la longitud del cuerpo. La porción anterior del intestino medio entre los estadios 42 y 43 presenta sus paredes de color blanquecino tornándose luego más gruesas y manteniendo las asas. El intestino posterior reduce su diámetro al finalizar esta etapa, estadios 45- 46.

## III. Observaciones histológicas

El esófago presenta un epitelio pseudoestratificado ciliado con abundantes células caliciformes. La capa de tejido conectivo se torna un poco más densa y aumenta su espesor. Las fibras musculares circulares y longitudinales forman una capa gruesa, características que se

repiten en el resto del tubo digestivo (Fig. 6a).

En la capa mucosa del estómago, entre los estadios 42-43 aparece el epitelio secundario con abundantes células cilíndricas secretoras de mucus, escasas células caliciformes y algunas células cilíndricas ciliadas. La capa de tejido conectivo es más gruesa y densa. Al finalizar el clímax metamórfico (estadios 45-46), se observan fosetas gástricas profundas y una capa glandular importante con células mucosas en el cuello de las glándulas. Se destaca la formación de la *muscularis mucosae* subyacente a la capa glandular (Fig. 6b).

En el intestino medio, la mucosa presenta numerosas vellosidades y está conformada por un epitelio monoestratificado con numerosas células cilíndricas de borde estriado y algunas células caliciformes. (Fig. 6c).

La histogénesis del epitelio de la mucosa del intestino posterior se realiza entre los estadios 43-44 y al finalizar el clímax se observan un epitelio de células cilíndricas secretoras de mucus con abundantes células caliciformes (Fig. 6d).

### DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La metamorfosis del aparato digestivo en *Ceratophrys cranwelli* se puede definir como leve, macroscópicamente se mantiene la forma básica de las distintas porciones del tubo digestivo, aunque se reduce a un tercio su longitud durante el clímax metamórfico, sin evidenciar histológicamente una gran vacuolización del epitelio ni aporte de tejidos degenerados en el lumen del tubo digestivo. Los cambios ocurren principalmente entre los estadios 42 al 44 (Gosner, 1960) del clímax metamórfico. A diferencia de lo que pasa en las larvas de hábitos herbívoros, donde hay un acortamiento mayor del tubo digestivo y cambios histológicos más drásticos (Barrington, 1946; Griffiths, 1961; Ulloa & Terán, 1998).

Las larvas presentan varias especializaciones morfológicas que las asemejan a las características del aparato digestivo postmetamórfico y que se relacionan, probablemente, con el hábito alimenticio carnívoro.

Las especializaciones encontradas en la cavidad bucofaríngea son la ausencia de pliegues laterales y velo dorsal, cavidad bucal ancha, glotis descubierta y de posición vertical, ausencia de trampa mucosa de alimento y embudo esofágico amplio.

El tubo digestivo presenta un estómago larval probablemente con función digestiva, debido a que el contenido estomacal se digiere en esta zona principalmente y pasa al intestino medio desintegrado. El intestino medio es relativamente corto, en comparación con el de las especies herbívoras, pero en relación con las demás porciones del tubo digestivo es la región más larga, formando escasas asas.

Estas especializaciones también se reflejan en la conformación de un cráneo amplio, con mandíbulas y cartílagos hiobranquiales hipertrofiados que constituyen una adaptación a la

carnivoría obligada (Hanken, 1992, 1993).

Las estructuras larvales típicas que se pierden durante el clímax metamórfico son los rostradontes, las papilas infralabiales, linguales, de la arena del piso bucal, y postnasales; el pliegue medio y las estructuras branquiales. El epitelio de revestimiento primario de todo el tubo digestivo.

Característicamente en las larvas de *Ceratophrys cranwelli* se encuentra una dilatación importante en la primera porción del intestino posterior que se pierde durante la metamorfosis, adquiriendo un diámetro menor.

En *Ceratophrys cranwelli* existe básicamente una continuidad en cuanto a los hábitos alimenticios y pocos cambios morfológicos a realizar en la cavidad bucofaríngea, pero en comparación con *Lepidobatrachus laevis*, son más numerosos estos cambios, ya que esta última especie tiene mayores especializaciones al hábito megalófago carnívoro. Un ejemplo de ello son las estructuras observadas en las larvas de esta especie por Wassersug & Heyer (1988), la cual tiene una abertura bucal mayor, ausencia de rostradontes, papilas bucales y filtros branquiales.

Las estructuras orales internas observadas en *Ceratophrys cranwelli* presentan una gran similitud con las observadas en *Ceratophrys aurita* (Wassersug & Heyer, 1988), excepto la diferenciación de las papilas infralabiales centrales en dos simples y no en una sola, como se observó en las larvas de esta última especie.

Los cambios metamórficos más destacables ocurridos en el tubo digestivo son el engrosamiento de las paredes por el aumento de la capa muscular y de tejido conectivo. En el estómago, la presencia de numerosas fosetas digestivas, células mucosas del cuello de las glándulas digestivas y la presencia de *muscularis mucosae*. El intestino medio presenta numerosas vellosidades intestinales. La reducción del diámetro del intestino posterior. Estos cambios se pueden considerar poco drásticos a comparación con los ocurridos en las larvas de *Pleurodema borellii* (Ulloa & Terán, 1998) y demás larvas herbívoras (Barrington, 1946; Griffiths, 1961).

Comparando la morfología del tubo digestivo de las larvas de *Ceratophrys cranwelli*, con las larvas de especies relacionadas filogenéticamente



**Fig. 5.** Tubo digestivo en larvas de *Ceratophrys cranwelli*. **a)** Esófago (Estadio 35). C.C: células cilíndricas ciliadas. **b)** Estómago, región fúndica (Estadio 35). C.G: capa con glándulas tubulares. **c)** Estómago, región pilórica (Estadio 35). C.S: epitelio con células secretoras de mucus. **d)** Estómago (Estadio 41). R: renovación de tejidos. P: páncreas. **e)** Intestino medio (Estadio 35). C.B.E: epitelio con células de borde estriado. **f)** Intestino medio (Estadio 43). V: células de aspecto vacuolar durante la renovación. **g)** Intestino posterior (Estadio 35). C: células caliciformes. **h)** Intestino posterior (Estadio 43). V: células de aspecto vacuolar durante la renovación. Escala= 50 µm.

**Fig. 6.** Tubo digestivo en larvas de *Ceratophrys cranwelli* al finalizar el clímax metamórfico. **a)** esófago (Estadio 44). C.C: células cilíndricas ciliadas. T.C: tejido conectivo más denso. C.M: capa muscular más gruesa. **b)** estómago (Estadio 45). C.S: epitelio con células secretoras de mucus. CMC: células mucosas del cuello. G: glándulas gástricas. M.M: *muscularis mucosae*. **c)** intestino medio (Estadio 44). C.B.E: epitelio con células de borde estriado. **d)** intestino posterior (Estadio 45). C: células caliciformes. Escala= 50  $\mu$ m.

dentro de la subfamilia Ceratophryinae, encontramos una gran semejanza entre las larvas con hábito carnívoro, tanto a nivel anatómico como histológico, como es el caso de *Ceratophrys ornata* (Fry & Kaltenbach, 1999) y *Lepidobatrachus laevis* (Ruibal & Thomas, 1988).

En la descripción de la larva de *Chacophrys pierottii*, hecha por Faivovich y Carrizo (1992), los autores consideran que la larva es herbívora y presenta un intestino medio largo, enrollado en doble espiral, característico de las especies con este régimen alimenticio.

Sokol (1975) considera que las larvas de anuros no presentan un verdadero estómago, ya que no producen una secreción ácida para la digestión de los alimentos, lo cual puede ser cierto para las larvas herbívoras, micrófagas o generalistas, e incluso para las oófagas como determinaron Lannoo *et al.* (1987) en *Osteopilus brunneus*, en las que se considera que la morfología del tubo digestivo también es similar a la de las larvas carnívoras, pero se presume que la digestión de los huevos no se produce en el estómago sino en el intestino delgado y éste primero sería utilizado para almacenar el alimento.

En las larvas carnívoras, se observa la presencia de un estómago larval, ya que éste produce una secreción ácida, como lo establecieron Ruibal y Thomas (1988) en *Lepidobatrachus laevis*. En las larvas de *Ceratophrys cranwelli* no se han realizado estudios histoquímicos para determinar el tipo de secreción, pero por las observaciones histomorfológicas y la apariencia de los contenidos estomacales, es muy probable que ocurra lo mismo que en la primera especie.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a la Dra. Teisaire por la lectura y aportes hechos al trabajo y a la Dra. Gabriela Perotti por haberme facilitado parte del material para la completar la serie de desarrollo.

#### BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

ALTIG, R. & G.F. JOHNSTON. 1989. Guilds of anuran larvae: Relationships among

- developmental modes, morphologies and habitats. *Herpetol. Monogr.* 3: 81-109.
- BARRINGTON, E. J. 1946. The delayed development of the stomach in the frog *Rana temporaria* and the toad *Bufo bufo*. *Proc. Zool. Soc. London* 116: 1-21.
- CARROLL, E. J., Jr., A. M. SENEVIRATNE & R. RUIBAL. 1991. Gastric pepsin in an anuran larvae. *Develop. Growth Differ.* 33: 499-507.
- ETKIN, W. 1968. Metamorphosis, edited by W. Etkin and L. I. Gilbert. New York: Meredith Corp.
- FABREZI, M. & G. GARCÍA. 1994. Metamorfosis del aparato hiobranquial en *Pleurodema borellii* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta Zool. Lilloana* 42: 189-196.
- FAIVOVICH, J. & G. R. CARRIZO. 1992. Descripción de la larva de *Chacophrys pierottii* (Vellard, 1948) (Leptodactylidae, Ceratophryinae). *Alytes* 10 (3): 81-89.
- FERNÁNDEZ, K. & M. FERNÁNDEZ. 1921. Sobre la biología y reproducción de algunos batracios argentinos. I. *Cystignathidae*. *Ann. Soc. Cient. Argentina* 91: 97-140.
- FRY, A. E. & J. C. KALTENBACH. 1992. Gastrointestinal tract length in two species of anuran tadpoles, *Ceratophrys ornata* and *Rana pipiens*. *Am. Zool.* 32: 23A.
- FRY, A. E. & J. C. KALTENBACH. 1999. Histology and lectin-binding patterns in the digestive tract of the carnivorous larvae of the anuran, *Ceratophrys ornata*. *J. Morphol.* 241(1): 19-32.
- GIMÉNEZ, H. R., M. ACIAR & M. C. de MARTÍN. 1991. Histological and length changes of *Bufo arenarum* digestive tube, during normal and induced metamorphosis. *Rev. Brasil. Biol.* 51(1): 57-64.
- GRIFFITHS, I. 1961. The form and function of the foregut in anuran larvae (Amphibia, Salientia) with particular reference to the manicotto glandulare. *Proc. Zool. Soc. London* 137: 249-283.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with

- notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- HANKEN, J. 1992. Life history and morphological evolution. *J. Evol. Biol.* 5: 549-557.
- HANKEN, J. 1993. Model system versus outgroups: alternative approaches to the study of head development and evolution. *Amer. Zool.* 33: 448-456.
- JANES, R. G. 1934. Studies on the amphibian digestive system. I. Histological changes in the alimentary tract of anuran larvae during involutions. *J. Exp. Zool.* 67: 73-91.
- LAMBERTINI, G. 1929. Il manicotto glandulare di *Rana esculenta*. *Ric. Morfol. Roma* 9: 71.
- LANNOO, M. J., D. S. TOWNSEND & R. J. WASSERSUG. 1987. Larval life in the leaves: arboreal tadpole types, with special attention to the morphology, ecology, and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (Hylidae) larva. *Fiel-diana N.S.* 38: 1-31.
- LAVILLA, E. O. & M. FABREZI. 1992. Anatomía craneal de larvas de *Lepidobatrachus llanensis* y *Ceratophrys cranwelli* (Anura: Leptodactylidae). *Acta zool. lilloana XLII* (1): 5-11.
- RADA, D. & R. BELLO. 1988. Morfología e histología del sistema digestivo de la larva de *Pseudis paradoxus caribensis* Gallardo, 1961. (Amphibia: Pseudidae). *Iheringia* 2: 69-91.
- RUIBAL, R & E. THOMAS. 1988. The obligate carnivorous larvae of the frog, *Lepidobatrachus laevis* (Leptodactylidae). *Copeia* 3: 591-604.
- SOKOL, O. 1975. The Phylogeny of Anuran Larvae: A new look. *Copeia* 1: 1-23.
- SUMIYA, M. & S. HORIUCHI. 1980. Some aspects of the shortening of the small intestine in *Rana castebeiana* larvae during metamorphosis. *Zool. Magazine* 89: 176-182.
- ULLOA, Z. & H. TERÁN. 1998. Cambios anatómicos e histológicos del tubo digestivo en larvas de *Pleurodema borellii* (Anura: Leptodactylidae) durante la metamorfosis. *Acta zool. lilloana.* 44: 57-68.
- WASSERSUG, R. J. & W. R. HEYER. 1988. A survey of internal oral features of Leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contrib. Zool.* N° 457: 1-99.
- WILD, E. R. 1997. Description of the adult skeleton and developmental osteology of the hyperossified horned frog, *Ceratophrys cornuta* (Anura: Leptodactylidae). *J. Morphol.* 232: 169-206.