

MECANISMOS DE ADAPTACIÓN ECOFISIOLÓGICA DE ANFIBIOS ANUROS A ZONAS ÁRIDAS**MECHANISMS OF ECOPHYSIOLOGICAL ADAPTATION OF ANURAN AMPHIBIANS TO ARID ZONES**

David Ramiro Aguillón Gutiérrez.¹

1. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez del Estado de Durango, Av. Universidad S/N, Fracc. Filadelfia, 35010 Gómez Palacio, Durango, México.

Autor para correspondencia: davidrag@ujed.mx

RECIBIDO: 05/11/2018

RESUMEN

ACEPTADO: 06/12/2018

PALABRAS CLAVE:

Amphibia,
Salientia,
desiertos,
fisiología ecológica.

KEYWORDS:

Amphibia,
Salientia,
deserts,
physiological ecology.

Los anfibios anuros son animales vertebrados que tienen un proceso de metamorfosis y que pasan una parte de su vida en el agua y otra en la tierra, en tierra, la mayoría permanecen cerca de zonas húmedas, no obstante, algunas especies se han adaptado a vivir en ambientes áridos, caracterizados por bajos niveles de humedad, suelos salinos y temperaturas altas. Los anuros presentan alta plasticidad fenotípica, con lo cual consiguen desarrollar diversos mecanismos de adaptación ecofisiológica ante las condiciones adversas de este tipo de ambientes, incluyendo la aceleración del desarrollo, formación de madrigueras y capullos, estivación, osmorregulación (donde se involucra el balance hídrico, la formación de orina y la excreción del nitrógeno), y termorregulación (conseguida a través de la reflectancia, la coloración de la piel, la disminución del metabolismo y la postura corporal). Cada especie de anuro que vive en zonas áridas presenta uno o varios mecanismos ecofisiológicos que le favorecen en la adaptación a tal ecosistema. Por lo tanto, esta contribución tiene por objetivo explicar de forma general los principales mecanismos de adaptación ecofisiológica de anfibios anuros a zonas áridas. La información sintetizada en este trabajo es fundamental para entender estos mecanismos y podría ser de gran utilidad en la conservación de estas especies y de los ecosistemas donde habitan.

ABSTRACT

Anuran amphibians are vertebrate animals, which have a process of metamorphosis and spend part of their lives in water and another on land. In land, most of them remain close to wet areas, although some species have adapted to arid environments, characterized by low levels of humidity, saline soils and high temperatures. The anurans have high phenotypic plasticity, with which they manage to develop various mechanisms of ecophysiological adaptation because of the adverse conditions of this type of environment, including phenotypic plasticity, acceleration of development, formation of burrows and cocoons, estivation, osmoregulation (where the hydric balance, formation of urine and excretion of nitrogen are involved), and thermoregulation (obtained by the reflectance, coloration of the skin, decrease of metabolism and the corporal posture). Each type of anuran that lives in arid zones presents one or several ecophysiological mechanisms that favor its adaptation to that ecosystem. Therefore, this contribution aims to explain in a general way the main mechanisms of ecophysiological adaptation of anuran amphibians to arid zones. The information synthesized in this work is fundamental to understand these mechanisms and could be very useful in the conservation of such species and the ecosystems where they live.

INTRODUCCIÓN

Los anfibios están asociados a ambientes acuáticos, pues la mayoría de las especies de este grupo pasan las primeras etapas de su desarrollo en el agua, y es hasta la metamorfosis, cuando generalmente salen de este ambiente para pasar parte de su tiempo, como adultos, en ambientes terrestres. Aunque gran parte de la biodiversidad de anfibios anuros se encuentra en zonas tropicales, caracterizadas por alta humedad relativa, existen también anuros en zonas semiáridas y áridas. Para contrarrestar la escasez de agua característica de estos ecosistemas, estos animales han desarrollado evolutivamente mecanismos ecofisiológicos y comportamientos muy diversos. Algunos de estos mecanismos son la estivación, la formación de madrigueras y capullos, la reflectancia, la coloración, la postura corporal, la disminución del metabolismo, la retención de líquidos y la permeabilidad cutánea entre otros. También, factores como la depredación y la densidad poblacional influyen en la supervivencia de los anuros en los desiertos (Newman, 1987). Uno de los aspectos clave en fisiología es la “homeostasis”, que se define como la capacidad que tienen los organismos de conservar la uniformidad o estabilidad del medio interno, independientemente de las condiciones externas (López de la Rosa, 1987), de ahí que los seres vivos que habitan en ambientes adversos desarrollen esa gran diversidad de mecanismos y estrategias para mantener su homeostasis a pesar de las condiciones adversas del ambiente. Desde hace más de 300 millones de años, los anfibios han colonizado diferentes ambientes terrestres, y han mantenido una cercanía con los ambientes acuáticos, especialmente aquellos de agua dulce; por otra parte, fueron los primeros vertebrados en salir del agua y los únicos que tienen un proceso de metamorfosis, no obstante, han demostrado capacidad de adaptación para ambientes muy diferentes y las zonas áridas no son la excepción (Terentyev, 1961). Los desiertos o zonas áridas son ecosistemas frágiles y los anfibios son el grupo de vertebrados más amenazado (Blaustein y Wake, 1995). Por eso es importante conocer y describir los mecanismos ecofisiológicos que la evolución le ha permitido desarrollar a este grupo de vertebrados para sobrevivir en zonas áridas podrá ayudar a conservar mejor tanto a esos ecosistemas como a estos organismos y evitar que se rompa esa sutil relación entre el organismo y su ambiente. Por lo tanto, el objetivo de esta revisión es explicar de forma general los principales mecanismos de adaptación ecofisiológica de anfibios anuros a zonas áridas. El presente trabajo explica además las características generales de los anfibios anuros, de las zonas áridas y de la ecofisiología. A su vez, los mecanismos de adaptación ecofisiológica tratados en este documento son: aceleración del desarrollo, estivación, estacionalidad, nocturnidad, formación de madrigueras y capullos, osmorregulación, termorregulación, competencia interespecífica y migración.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ANFIBIOS ANUROS

El orden Anura o Salientia está conformado por ranas y sapos. Anura significa “sin cola”, lo cual es una característica propia de este grupo en la fase adulta. La etapa embrionaria y larvaria suelen pasarla dentro del agua, al llegar a la metamorfosis y convertirse en adultos estos organismos salen del agua y migran hacia ambientes terrestres, aunque manteniendo cercanía con ambientes acuáticos para realizar varias de sus funciones como alimentarse, escapar de depredadores, copular y ovopositar. Las larvas son fitófagas y los adultos son carnívoros, ayudando a controlar plagas de insectos, a su vez, los anfibios anuros son presa de otros animales como serpientes, aves y murciélagos. La longitud hocico-cloaca en adultos va de menos de 1 a 35 cm según la especie y el peso va desde unos cuantos gramos hasta 3.3 kg en el caso de la rana Goliath de África (*Conraua goliath*). Anatómicamente poseen una piel desnuda, con glándulas parótidas, mucosas y venenosas, lengua (no todas las especies), tímpanos, sacos vocales para producir un canto o llamado a la hembra (en el caso de los machos), un corazón tricamerado y carecen de diafragma, así mismo, sus extremidades posteriores son más grandes y con mayor masa muscular que las anteriores. Algunas especies tienen capacidad de regenerar estructuras y tejidos por epimorfosis. Las diferentes especies presentan coloraciones diversas y algunas pueden ser aposemáticas. En cuanto a la reproducción, generalmente el macho abraza a la hembra en una posición llamada amplexus, la mayoría presenta fertilización externa, colocando los huevecillos en el agua, aunque algunos los colocan en tierra. Poseen tres tipos de respiración, branquial (en etapa larvaria), pulmonar y cutánea (en etapa adulta). Se distribuyen en todos los continentes exceptuando la Antártida. Actualmente muchas poblaciones de anfibios anuros han sufrido un declive en cuanto a su densidad, algunas especies padecen algunas enfermedades consideradas emergentes (por ejemplo, la quitridomicosis), y algunas otras se han extinguido en épocas recientes (Blaustein y Wake, 1995). Los anfibios son de gran utilidad como modelos de experimentación fisiológica, embriológica y biomédica y recientemente como bioindicadores de la calidad y salud ambiental (Cogger y Zweifel, 1992; Nozdrachev y Polyakov, 1994; Hickman et al., 2002; Halliday y Adler, 2007; Babaeva, 2009). Actualmente se conocen 7018 especies de anuros (Frost, 2018), siendo el orden de anfibios más numeroso.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAS ZONAS ÁRIDAS

En general, se considera un desierto aquella área con una baja precipitación pluvial (<90 a 500 mm de precipitación por año), con un bajo contenido de humedad del suelo, una baja humedad atmosférica, un suelo desnudo, salino y seco, con movimientos de aire mayores que en climas húmedos, pequeñas perturbaciones ciclónicas y

temperaturas diurnas altas. Durante el día, el desierto absorbe el 90% de la radiación solar que calienta el suelo y la capa inferior del aire, pues las partículas de polvo y las nubes solamente desvían un 10%, mientras que, en la noche, se pierde el calor que se acumuló durante el día, al escapar hacia las capas superiores de la atmósfera el 90% de ese calor. Existen diferentes criterios para clasificar a los desiertos, por ejemplo, el criterio geomorfológico, de acuerdo al tipo de suelo, el criterio basado en la precipitación y la temperatura, criterios geográficos, criterios biológicos y agrícolas, entre otros. En general, las zonas áridas se clasifican en zonas extremadamente áridas o hiperáridas, zonas áridas y zonas semiáridas. El potencial biológico de los desiertos está severamente limitado por la escasez de agua, por ejemplo, la vegetación xerófila está adaptada a esta condición. En cuanto a la vida animal, hablando más precisamente de especies de anfibios, se identifican tres grupos ecomorfológicos: fosorial, terrestre y semiacuático, y su reproducción y ciclo de vida suelen aprovechar al máximo el breve periodo de lluvias, resultando muchas veces en una forma de reproducción explosiva. Actualmente los desiertos son ecosistemas amenazados, pues actividades antropogénicas como la ganadería (sobrepastoreo), la agricultura, la sobreexplotación de recursos naturales, la contaminación, el cambio climático y la introducción de especies exóticas pone en grave riesgo a estos ecosistemas, favoreciendo la desertificación, y formando zonas que no tienen los elementos naturales de los desiertos (Cloudsley-Thompson, 1977; Leopold, 1979; Hernández, 2006; Granados-Sánchez et al., 2012; León de la Luz et al., 2013; Schalk et al., 2015; Griffis-Kyle, 2016).

¿QUÉ ES LA ECOFISIOLOGÍA?

La ecofisiología, fisiología ecológica o fisiología ambiental es la ciencia que se encarga de estudiar los mecanismos de adaptación fisiológica de los organismos a las condiciones ambientales, esto es, la interacción de los organismos con su ambiente a nivel morfofisiológico, incluyendo aspectos bioquímicos, embriológicos, evolutivos y etológicos. La ecofisiología tiene como objetivo comprender un aspecto ecológico de los organismos, pero alcanzable mediante métodos fisiológicos. Esta ciencia surgió en la década de 1950 gracias a los trabajos de eminentes fisiólogos como George A. Bartholomew y Knut Schmidt-Nielsen, entre otros. Evidentemente es una ciencia híbrida, resultado de la unión de la fisiología y la ecología. La ecofisiología abarca el estudio de mecanismos como el intercambio físico, térmico y material con el ambiente y la bioenergética, y aunque los datos primarios de la ecofisiología son fisiológicos, deben ser interpretados en el contexto ecológico. A diferencia de la fisiología tradicional, la ecofisiología se interesa principalmente en el estudio de los organismos en su ambiente natural y no en condiciones de laboratorio, aunque muchas veces, éstos serán necesarios. Algunas de las técnicas

de las que se vale la ecofisiología animal son la captura/recaptura, trampeo y marcaje de organismos, merística y morfometría, radiotelemetría, encierros metabólicos, obtención de parámetros biofísicos, reproductivos y demográficos, análisis genéticos, endocrinológicos, hematológicos, inmunológicos, dietéticos y nutricionales y uso de radioisótopos y biomarcadores. Esta ciencia también podría ayudar a comprender mejor aspectos fenológicos, biogeográficos y de nicho ecológico de las especies, especialmente bajo el enfoque de cambio global e igualmente para generar información útil sobre la fisiología experimental y biomédica (Tracy et al., 1982; Díaz, 2001; McNab, 2002; Bradshaw 2003).

MECANISMOS DE ADAPTACIÓN ECOFISIOLÓGICA DE ANFIBIOS ANUROS A ZONAS ÁRIDAS

Los mecanismos a continuación descritos reflejan la complejidad y diversidad de adaptaciones que los anfibios han desarrollado evolutivamente para sobrevivir en estas áreas, considerando que algunos mecanismos ecofisiológicos son compartidos por muchas especies de anuros del desierto, como la formación de madrigueras y capullos, hasta otros que solamente han sido observados en una sola especie, por ejemplo, el caso de la rana encerada (*Phyllomedusa sauvagii*) que es la única especie de anuro que se conoce que puede beber (McClanahan et al., 1994). Así mismo, algunos mecanismos y adaptaciones están profundamente estudiados y entendidos, mientras que otros permanecen aún sin comprenderse. Desde aspectos bioquímicos hasta etológicos, las adaptaciones ecofisiológicas de los anfibios a las zonas áridas nos muestran la capacidad de este grupo biológico de sobrevivir en estos ambientes adversos.

Aceleración del desarrollo. La aceleración del desarrollo está ligada a la plasticidad fenotípica, la cual se define como la capacidad de un individuo de desarrollarse en más de un fenotipo, en otras palabras, las diferentes condiciones ambientales producen diferentes fenotipos durante el desarrollo normal. La “norma de reacción” se define como el potencial de los organismos de generar un número infinito de pequeñas variaciones en su fenotipo (Gilbert y Epel, 2009). Los anfibios pueden presentar plasticidad fenotípica ante diferentes condiciones ambientales, por ejemplo, al encontrarse en la etapa larvaria, el sapo de espuelas sirio (*Pelobates syriacus*) es capaz de acelerar su desarrollo como respuesta a la desecación de las charcas en las que vive, y como consecuencia, algunos individuos resultan de un tamaño menor al momento de la metamorfosis (Székely et al., 2010), sin embargo, es una adaptación que le permite a esta especie sobrevivir en ambientes áridos en los cuales el calor produce una rápida evaporación del agua de las charcas en las que se desarrollan. Así mismo, el sapo verde *Bufo viridis* se reproduce en charcas temporales del desierto egipcio y exhiben plasticidad extrema en la aceleración de la

metamorfosis. La duración de las charcas depende de la profundidad y la frecuencia de las lluvias. Las larvas que habitan charcas de corta duración alcanzan la metamorfosis antes de aquellas larvas que habitan charcas de larga duración. Las larvas completan su desarrollo rápidamente antes de que la charca se seque, aunque su tamaño es más pequeño al momento de la metamorfosis. Esto muestra que las larvas de anfibios tienen una respuesta adaptativa ante estas variaciones ambientales (Hussein y Darwish, 2000).

El sapo cavador (*Scaphiopus couchi*) habita en el Desierto Sonorense, uno de los lugares más secos y calientes de Norteamérica, con temperaturas que superan los 50°C. Para sobrevivir, los adultos permanecen en madrigueras bajo áreas de vegetación densa, formando membranas con su piel que son semipermeables, lo que reduce la pérdida de humedad. En estas circunstancias la velocidad metabólica del sapo se reduce marcadamente y se vuelve en gran parte dependiente de las reservas de grasa que tiene en el cuerpo. Morfológicamente cuenta con una especie de espolón o protuberancia córnea en las extremidades posteriores con las que cava su madriguera, donde pasará de ocho a nueve meses. Además, estos animales se desarrollan muy rápido, pues las larvas eclosionan solamente 48 horas después de la ovoposición y en 10 días ya tienen las extremidades (Mayhew, 1965; Leopold, 1979). La plasticidad fenotípica y la norma de reacción durante el desarrollo de esta especie es adaptativa, pues el tamaño del individuo al momento de la metamorfosis está correlacionado con la duración de la etapa larvaria (Newman, 1988). Otro anuro que acelera su desarrollo cuando descienden los niveles de agua es el sapo de espuelas (*Pelobates cultripes*), el cual desarrolla este mecanismo gracias al aumento de niveles endógenos de corticosterona y de hormona tiroidea (Gomez-Mestre et al., 2013).

Estivación, estacionalidad y nocturnidad. La estivación es el estado de letargo en el que permanecen algunos animales en periodos de calor o sequía, en otros términos, es un aletargamiento en respuesta a temperaturas ambientales elevadas y/o a un peligro de deshidratación. A su vez, el aletargamiento es una forma de heterotermia temporal, durante la cual algunos animales disminuyen su actividad corporal, incluyendo la tasa metabólica. La estacionalidad indica que los organismos son activos principalmente en alguna estación del año e inactivos en otras, y la nocturnidad se refiere al comportamiento en que un animal es más activo durante la noche que durante el día (Eckert et al, 1990). Estos mecanismos y procesos les permiten a los anfibios adaptarse mejor a los ambientes áridos y semi-áridos, sin embargo, ecológicamente suelen ser difíciles de estudiar, ya que la actividad de estos organismos se limita a un breve periodo del año. Los anuros enfrentan la desecación por la permeabilidad de su piel, por ello la mayoría son nocturnos y activos cuando las temperaturas son más bajas y la humedad

atmosférica es más elevada. La región de Caatinga en Brasil, por ejemplo, se considera semi-árida, ya que puede tener periodos de sequías de varios meses o incluso mayores a un año. En esta región viven cinco familias de anfibios anuros: Hylidae (incluyendo Phyllomedusinae), Leptodactylidae, Bufonidae, Microhylidae y Pipidae, las cuales difieren en cuanto a los mecanismos de adaptación a este ambiente: por ejemplo, algunas reducen los niveles de evaporación del agua al producir secreciones serosas generando una piel poco permeable, mientras que en otras se favorece la absorción de agua y tienen una piel muy permeable (Predavec y Dickman, 1993; Navasa et al., 2004; Halliday y Adler, 2007).

Las ranas del desierto de Australia del género *Neobatrachus*, *Cyclorana* y *Heleioporus* experimentan una deshidratación significativa, acumulan grandes concentraciones de urea y mantienen una presión osmótica durante el periodo de estivación. Estos anfibios cuentan con sistemas enzimáticos insensibles a los efectos de la urea, o bien la acumulación de esta sustancia en el organismo es un mecanismo para ocasionar una depresión metabólica durante la estivación (Withers y Guppy, 1996). En las zonas áridas del Norte de México (Desierto Chihuahuense y Desierto Sonorense) habitan algunas especies de anuros, por ejemplo, el sapo de las planicies (*Anaxyrus cognatus*) que llega a poner hasta 54,000 huevos en las charcas, sin embargo, muchas veces las charcas se secan antes de que eclosionen los huevos. Estos individuos presentan un crecimiento rápido y se reproducen a la llegada de las lluvias, y después de la ovoposición se vuelven a refugiarse enterrándose. Otra especie característica de estos ambientes es el sapo *Scaphiopus couchii* de hábitos nocturnos, y puede subsistir hasta tres años sin salir de su madriguera, su reproducción está igualmente asociada a la temporada de lluvias (Lemos-Espinal y Smith, 2008, 2009; Oliver-López et al., 2009, Lemos-Espinal et al, 2015).

Formación de madrigueras y capullos. Una madriguera es un agujero o túnel que un animal excava en el suelo con el fin de refugiarse y protegerse de depredadores o de condiciones climáticas adversas. En el desierto de Namibia habitan anfibios como *Xenopus laevis*, *Tomopterna delalandii*, *Phrynomerus annectens* y *Poyntonophrynus hoeschi* que tienen como estrategia para soportar las condiciones áridas la formación de madrigueras, además de las mencionadas especies, algunas de los géneros *Bufo*, *Ptychocheilus* y *Breviceps* forman capullos queratinizados de estrato córneo que ofrecen una barrera para el movimiento de agua hacia el exterior. Estas adaptaciones ocurren en respuesta al problema de la conservación del agua, y están relacionadas a la función y tamaño de la vejiga, regulación hormonal para el balance hídrico y el grado en que la pérdida de agua puede ser tolerada (Channing, 1976; Loveridge, 1976).

En el desierto Gibson localizado en la parte central

de Australia viven la rana de madriguera estival *Neobatrachus aquilonius* que a veces forma un capullo y la rana *Notaden nichollsi* que no lo forma. Algunos experimentos mostraron que las *N. aquilonius* que formaron capullo, estaban llegando al agotamiento de sus reservas de agua de la vejiga, presentando una osmolaridad de orina similar a la del plasma, en contraste, los individuos de esta especie que no formaron capullo estaban más hidratados y mantienen mejor el balance hídrico, pues los sitios donde habitan conservan mejor la humedad del suelo. Por otro lado, *N. nichollsi* habita sitios en los que hay mayor cantidad de humedad en el suelo, por lo que no es necesaria la formación del capullo (Cartledge et al., 2006).

Osmorregulación. Diversos mecanismos están involucrados con la osmorregulación, entre ellos mecanismos endócrinos (hormonales), mecanismos de permeabilidad y mecanismos de excreción. La osmorregulación depende de diferentes aspectos, como la composición corporal, la estructura de los órganos excretores, el balance hídrico, la formación de orina, la excreción del nitrógeno, la regulación iónica, la pérdida de solutos, la temperatura, la salinidad ambiental y el pH (Griffin-Novick, 1976; Massieu, 1998; McDiarmind y Altig, 1999). Los anfibios hacen frente a dos condiciones de vida: la acuática y la terrestre, y el sistema excretor o urinario debe estar adaptado a ambas condiciones, para ello regula la tasa de filtración glomerular para controlar el porcentaje de pérdida de agua y recuperar agua de la vejiga urinaria. El proceso de reabsorción está bajo control del sistema endócrino. El riñón de los anfibios larvales posee una nefrona simple llamada pronefros, en el cual el filtrado pasa primero al celoma y luego a los túbulos pronefricos a través de los nefrostomas. Al metamorfosear y convertirse en adulto, los pronefros se convierten en riñones, aunque carecen de asa de Henle (Moyes y Schulte, 2007). Los anfibios que habitan ambientes áridos tienen una respuesta adaptativa a la deshidratación disminuyendo la pérdida de agua por la orina y aumentando el nivel de absorción cutánea de agua. Esta respuesta se determina por una hormona neurohipofisaria, la arginina vasotocina, similar a la hormona antidiurética de los mamíferos. Los anfibios producen escasa orina y almacenan urea en el cuero cuando hay poca agua. La rana argentina *Pleurodema nebulosum* produce orina hipotónica en ambientes de alta salinidad, y la especie *Chiromantis xerampelina* (rana arborícola gris) es uricotélica, lo que significa que excreta ácido úrico como principal catabolito nitrogenado, lo que la hace más resistente a la desecación. En cuanto a la permeabilidad cutánea, es mayor en los anfibios terrestres que en los acuáticos (Loveridge, 1976; Cloudsley-Thompson, 1977; Goldstein, 1981). Como ya se mencionó, los sapos cavadores (*Scaphiopus*) forman madrigueras y capullos y alternativamente acumulan urea en sus tejidos, lo cual aumenta la concentración de los fluidos del cuerpo sobre aquellos del suelo circundante. El resultado es un flujo de agua del suelo hacia los tejidos del animal.

Esto requiere el catabolismo de proteínas y una elevada tolerancia de los músculos a las soluciones hipertónicas de urea (Granados-Sánchez et al., 2012). Algo similar ocurre con la rana de madriguera (*Smilisca dentata*) que habita una zona semiárida en Aguascalientes y Jalisco, México, la cual utiliza como mecanismos fisiológicos para sobrevivir en condiciones de sequía, la acumulación de grandes porciones de agua en la vejiga y la formación de un capullo formado por capas de piel ligeramente endurecidas que la envuelven totalmente sellando inclusive los párpados y la boca (Vázquez-Díaz y Quintero-Díaz, 2005; Quintero-Díaz y Vázquez-Díaz, 2009). En las Dunas de Viesca localizadas en el estado de Coahuila, México, especies como el sapo de las planicies (*Anaxyrus cognatus*), el sapo verde (*Anaxyrus debilis*), la rana olivo (*Gastrophryne olivacea*), el sapo cavador (*Scaphiopus couchii*) y el sapo de espuelas (*Spea multiplicata*) presentan también diversos tipos de mecanismos de adaptación a su hábitat árido, tales como absorber agua a través de la piel desde el sustrato y tener una reproducción explosiva durante las primeras lluvias (Castañeda-Gaytán et al., 2004, 2008, Canseco-Márquez et al., 2010). De tal modo que el sapo de espuelas occidental (*Spea hammondi*) de las llanuras secas y desiertos de Norteamérica, puede soportar hasta un 60% de pérdida de agua, mientras que la rana Pig acuática (*Lithobates grylio*) solamente soporta un 40% (Halliday y Adler, 2007). Igualmente, los anuros en ambientes secos se rehidratan más rápido que aquellos de ambientes húmedos, pues la piel de la superficie ventral es fina y rica en vasos sanguíneos, formándose un “parche” muy absorbente, por lo que para estos animales es suficiente colocarse en un suelo húmedo para rehidratarse. Otra característica que les permite permanecer bajo tierra por largos periodos (meses o años) sin secarse es almacenar agua en la vejiga, y cuando la necesitan la difunden al cuerpo a través de las paredes de este órgano. Una vez que llegan las lluvias la salida desde debajo de la tierra ocurre por una disminución de la presión barométrica asociada a las tormentas. Las ranas australianas como la *Cyclorana cultripes* y *C. platycephala* que retienen agua poseen glándulas linfáticas abolsadas y grandes que, cuando están llenas de agua, suponen la mitad de su peso, además de que también forman un capullo epidérmico impermeable compuesto de una mucosidad endurecida (Cogger y Zweifel, 1992; Halliday y Adler, 2007). La rana arborícola de California (*Hyla cadaverina*) guarda un 25% de su peso corporal en forma de orina diluida, y conforme va perdiendo agua por evaporación, el agua de la orina se recicla hacia el cuerpo, en cambio, la rana encerada (*Phyllomedusa sauvagii*) genera una cubierta serosa en su cuerpo que evita la pérdida de humedad, esta capa serosa es un lípido protector producido por minúsculas glándulas en la piel (McClanahan et al., 1994).

Termorregulación: Existen diversos mecanismos que ayudan a controlar la termorregulación, por ejemplo, la reflectancia, la coloración de la piel, la disminución del

metabolismo y la postura corporal. El mantenimiento de una temperatura corporal constante requiere que el animal se encuentre en equilibrio térmico, eso significa que la producción de calor es igual a la pérdida del mismo. La transferencia de calor entre el cuerpo y el ambiente ocurre por conducción, convección, radiación y evaporación, las cuales ocurrirán dependiendo de diversos factores y circunstancias en que se encuentre el organismo. Estudios realizados con anfibios en laboratorio han hecho aportaciones sobre la aclimatación térmica, la pérdida de agua por evaporación, y sobre el comportamiento en gradientes de temperatura y humedad, mientras que los estudios realizados en campo han considerado las temperaturas corporales y el comportamiento de termorregulación. Por lo tanto, los estudios de ecología térmica ofrecen información importante sobre ecofisiología, conducta y efectos del cambio climático (Brattstrom, 1979; Lara-Reséndiz y Luja, 2018). Las respuestas termorreguladoras aumentan la pérdida de calor y disminuyen la producción del mismo, o viceversa según sea el caso (Scheer, 1969; Svendsen y Carter, 1987). El color de la piel y el tipo de cromatóforos encontrada en ella son importantes para reflejar la luz y absorber menos radiación. La especie *Hyperolius viridiflavus* (rana común de caña), por ejemplo, posee una capa de iridóforos en la piel, cabe destacar que el número de iridóforos aumenta de cuatro a seis veces en la temporada seca. Gracias a esa capa, esta especie refleja el 35% de la radiación con un espectro de 300-2900 nm, esto le permite soportar la alta radiación solar de las temporadas calurosas en las zonas áridas que habita (sabana africana). Además, la forma de su cuerpo en medio cilindro y su postura le permiten exponer menos superficie corporal a la radiación. Otro mecanismo utilizado por esta especie consta en disminuir el metabolismo y la actividad física para minimizar la pérdida de agua por evaporación, aunque esto se ha observado en individuos juveniles (Geise y Linsenmair, 1988; Kobelt y Linsenmair, 1986, 1992, 1995). La rana arborícola *Litoria rubella* que habita los desiertos del norte de Australia tiene una piel altamente resistente a la evaporación del agua, esto gracias a su capacidad de cambiar su color de un típico gris o café a un blanco, pues disminuye el índice de melanóforos y esto le permite evitar el sobrecalentamiento cuando recibe la luz solar en forma directa. Lo mismo ocurre con la rana arborícola gris (*Chiromantis xerampelina*) que cambia su color de gris a blanco (McClanahan et al., 1994; Withers, 1995).

Competencia interespecífica y migración. La competencia entre individuos de diferentes especies está ligada a la supervivencia en ambientes áridos, al menos en el caso de los anuros. Los anfibios anuros de la ecorregión del Desierto Chihuahuense como *Scaphiopus couchii* (sapo cavador), *Gastrophryne olivacea* (sapo de boca angosta), *Anaxyrus speciosus* (sapo de Texas) y *Anaxyrus punctatus* (sapo de puntos rojos) compiten por ocupar los sitios de reproducción. Puesto que estos sitios son efímeros, se ha observado

que cuando son ocupados por varias especies, las probabilidades de las larvas de una determinada especie de llegar a la metamorfosis son menores que cuando el sitio es ocupado solamente por esta misma especie. Esta información es útil para determinar la idoneidad de hábitat y proponer sitios de conservación para estos organismos (Dayton y Fitzgerald, 2001, 2006). Muchas especies animales migran para escapar de las condiciones ambientales adversas, sin embargo, no todas las especies pueden aplicar este mecanismo. Un ejemplo es la rana arborícola (*Pseudacris hypochondriaca curta*) que habita en las zonas áridas de Baja California Sur, México, aunque siempre cercana a los oasis de este hábitat, y a pesar de que algunos oasis están separados por algunos cientos de metros, no hay movimiento de ranas entre ellos debido a las condiciones de extrema aridez, traducida en altas temperaturas y humedad relativa baja, funcionando como una barrea física entre los oasis (Luja y Rodríguez-Estrella, 2016).

CONCLUSIONES

Los anfibios de zonas áridas han desarrollado evolutivamente mecanismos fisiológicos y comportamentales que les permiten tener una mejor adaptación a estos ambientes caracterizados por una baja disponibilidad de agua y temperaturas altas. Existen diversos mecanismos que ayudan a los anfibios anuros a sobrevivir en ambientes secos, pero algunos de los más importantes son la aceleración del desarrollo, la estivación, la estacionalidad, la nocturnidad, la formación de madrigueras y capullos, la osmorregulación y la termorregulación. Debido a que hoy día muchas especies de anfibios han sufrido declives poblacionales y están en peligro de extinción, conocer sus mecanismos de adaptación ecofisiológica podría ayudar a resolver problemas de modelado de nicho ecológico, relaciones hidrotermales, bioenergética y adaptación al cambio climático acelerado (Brattstrom, 1979; Bovo et al., 2018; Lara-Reséndiz y Luja, 2018) y a generar estrategias de conservación, de tal modo que estos animales sigan siendo parte importante de los desiertos, y a su vez, que estos ecosistemas sigan ofreciéndole a este grupo biológico, así como a muchos otros, la oportunidad de seguir evolucionando y de mantener el equilibrio ecológico tan necesario para la continuidad de todas las formas de vida.

LITERATURA CITADA.

- Babaeva, A.G. 2009. Regeneración, hechos y perspectivas. Academia Rusa de Ciencias Médicas. Moscú, Rusia. 333 pp. (En ruso).
- Blaustein, A.R. y Wake, D.B. 1995. The puzzle of declining amphibian populations. *Sci. Am.* 272: 52-57.
- Bovo, R.P., Navas, C.A., Tejedo, M., Valença, S. y Gouveia, S.F. 2018. Ecophysiology of amphibians: Information for best mechanistic models. *Diversity*

10:1-14.

Bradshaw, D. 2003. Vertebrate ecophysiology, an introduction to its principles and applications. Cambridge University Press. Reino Unido. 275 pp.

Brattstrom, B.H. 1979. Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory. *Amer. Zool.* 19: 345-356.

Canseco-Márquez, L., Gutiérrez-Mayén, y M.G. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. CONABIO. Ciudad de México, México. 302 pp.

Cartledge, V.A., Withers, P.C., McMaster, K.A., Thompson, G.G. y Bradshaw, S.D. 2006. Water balance of field-excavated aestivating Australian desert frogs, the cocoon forming *Neobatrachus aquilonius* and the non-cocooning *Notaden nichollsi* (Amphibia: Myobatrachidae). *J. Exp. Biol.* 209: 3309-3321.

Castañeda-Gaytán, G., García-de la Peña, C. y Lazcano-Villarreal, D. 2004. Notes on Herpetofauna 5: Herpetofauna of the Sand Dunes of Viesca, Coahuila, Mexico: Preliminary List. *Bull. Chicago Herp. Soc.* 39: 65-68.

Castañeda-Gaytán, G., García-de la Peña, C. y Lazcano-Villarreal, D. 2008. Herpetofauna de las Dunas de Viesca y su hábitat. Universidad Autónoma de Nuevo León. 154 pp.

Channing, A. 1976. Life histories offrogs in the Namib desert. *Zool. Africana* 11: 299-312.

Cloudsley-Thompson, J.L. 1977. Man and the biology of arid zones. Edward Arnold (Publishers) Ltd, 25 Hill Street, Londres, Inglaterra. 255 pp.

Cogger, H.G. y Zweifel, R.G. 1992. Reptiles y anfibios. Lunwerg. Barcelona, España. 240 pp.

Dayton, G.H. y Fitzgerald, L.A. 2001. Competition, predation, and the distributions of four desert anurans. *Oecologia* 129(3): 430-435.

Dayton, G.H. y Fitzgerald, L.A. 2006. Habitat suitability models for desert amphibians. *Biol. Conserv.* 132: 40-49.

Díaz, M. 2001. Ecología experimental y ecofisiología: bases para el uso sostenible de los recursos naturales de las zonas áridas neo-tropicales. *Interciencia* 26(10): 472-478.

Eckert, R., Randall, D. y Augustine, G. 1990. Fisiología animal, mecanismos y adaptaciones. 3ª edición. Interamericana-Mc Graw-Hill. Madrid, España. 683 pp.

Frost, D.R. 2018. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, Estados Unidos. <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Fecha de consulta: 20 de Diciembre de 2018.

Geise, W. y Linsenmair, K.E. 1988. Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment IV. Ecological significance of water economy with comments on thermoregulation and energy allocation. *Oecologia* 77(3): 327-338.

Gilbert, S.F. y Epel, D. 2009. Ecological developmental Biology, integrating epigenetics, medicine and evolution. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.

Goldstein, L. 1981. Fisiología comparada. Interamericana. Ciudad de México, México. 454 pp.

Gomez-Mestre, I., Kulkarni, S. y Buchholz, D.R. 2013. Mechanisms and consequences of developmental acceleration in tadpoles responding to pond drying. *PlosOne* 8(12): 1-12.

Granados-Sánchez, D., Hernández-García, M.A. y López-Ríos, G.F. 2012. Ecología de los desiertos del mundo. Universidad Autónoma Chapingo Texcoco. Estado de México, México. 503 pp.

Griffin, D.R. y Novick, A. 1976. Estructura y función animal. CECSA. Ciudad de México, México. 286 pp.

Griffis-Kyle, K.L. 2016. Physiology and ecology to inform climate adaptation strategies for desert amphibians. *Herpetol. Conserv. Biol.* 11: 563-582.

Halliday, T. y Adler, K. 2007. La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles. Libsa. Madrid, España. 240 pp.

Hernández, M.H. 2006. La vida en los desiertos mexicanos. Colección La Ciencia para Todos, 213. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México, México. 188 pp.

Hickman, C.P., Roberts, L.S. y Larson, A. 2002. Principios integrales de zoología. 11ª edición. McGraw-Hill Interamericana. Madrid, España. 895 pp.

Hussein, H.K. y Darwish, A.D.M. 2000. Variation in developmental duration and metamorphosis of the green toad, *Bufo viridis* in temporary ponds as an adaptation to desert environment. *Pakistan J. Biol. Sci.* 3: 1784-1789.

Kobelt F. y Linsenmair, K.E. 1986. Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment I. The skin of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* in wet and dry season

conditions. *Oecologia* 68: 533-541.

Kobelt, F. y Linsenmair, K.E. 1992. Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia: Anura: Hyperoliidae) to its arid environment VI. The iridophores in the skin as radiation reflectors. *J. Comp. Physiol. B* 162: 314-326.

Kobelt, F. y Linsenmair, K.E. 1995. Adaptations of the reed frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) to its arid environment. VII. The heat budget of *Hyperolius viridiflavus nitidulus* and the evolution of an optimized body shape. *J. Comp. Physiol. B* 165: 110-124.

Lara-Reséndiz, R. y Luja, V.H. 2018. Body temperatures of some amphibians from Nayarit, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 89: 577-581.

Lemos-Espinal, J.A. y Smith, H.M. 2008. Anfibios y reptiles del estado de Coahuila, México. CONABIO. Ciudad de México, México. 550 pp.

Lemos-Espinal, J.A. y Smith, H.M. 2009. Anfibios y reptiles del estado de Chihuahua, México. CONABIO. Ciudad de México, México. 613 pp.

Lemos-Espinal, J.A., Smith, H.M., Dixon, J.R. y Cruz, A. 2015. Anfibios y reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, México. Vol. I. CONABIO. 714 pp.

León de la Luz, J.L., Blázquez-Moreno, M.C. y Ortega-Rubio, A. 2013. ¿Qué se mueve en el desierto? Historias del matorral sarcocaulé. CIB. La Paz, Baja California Sur, México. 218 pp.

Leopold, A.S. 1979. El desierto. Time-Life. Alexandria, Virginia, Estados Unidos. 191 pp.

López de la Rosa, L.M. 1987. Las funciones básicas de los organismos. CECSA. Ciudad de México, México. 87 pp.

Loveridge, J.P. 1976. Strategies of water conservation in southern African frogs. *Zool. Africana* 11: 319-333.

Luja, V.H. y Rodríguez-Estrella, R. 2016. La rana arborícola *Pseudacris hypochondriaca curta*. Historia natural y conservación de una especie dependiente de los oasis de Baja California Sur. CONABIO. Ciudad de México, México. 79 pp.

Massieu, L. 1998. Osmorregulación. En: Fanjul, M.L., Hiriart, M. y Fernández-de-Miguel, F. (Eds.). *Biología funcional de los animales*. Siglo XXI. Ciudad de México, México. 581 pp.

Mayhew, W.W. 1965. Adaptations of the Amphibian, *Scaphiopus couchi*, to Desert Conditions. *Am. Midland Nat.* 74: 95-109.

McClanahan, L.L., Ruibal, R. y Shoemaker, V.H. 1994. Frogs and Toads in Deserts. *Sci. Am.* 270(3): 82-88.

McDiarmind, R.W. y Altig, R. 1999. Tadpoles, the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press. Chicago, Estados Unidos. 444 pp.

McNab, B.K. 2002. The physiological ecology of vertebrates, a view from energetics. Cornell University Press. Estados Unidos. 567 pp.

Moyes, C.D. y Schulte, P.M. 2007. Principios de fisiología animal. Pearson. Madrid, España. 767 pp.

Navasa, C.A., Antoniazzi, M.M. y Jared, C. 2004. A preliminary assessment of anuran physiological and morphological adaptation to the Caatinga, a Brazilian semi-arid environment. *Int. Congress Series* 1275: 298-305.

Newman, R.A. 1987. Effects of density and predation on *Scaphiopus couchi* tadpoles in desert ponds. *Oecologia* 71(2): 301-307.

Newman, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpoles in desert ponds. *Evolution* 42(4): 774-783.

Nozdrachev, A.D. y Polyakov, E.L. 1994. Animales de laboratorio: anatomía de las ranas. Vishayashkola. Moscú, Rusia. 320 pp. (En ruso).

Oliver-López, L., Woolrich-Piña, G.A. y Lemos-Espinal, J.A. 2009. La familia Bufonidae en México. CONABIO. Ciudad de México, México. 139 pp.

Predavec, M. y Dickman, C.R. 1993. Ecology of desert frogs: a study of Southwestern Queensland; En: Looney, D. y Ayers, D. (Eds.) *Herpetology in Australia, a diverse discipline*. 414 pp.

Quintero-Díaz, G.E. y Vázquez-Díaz, J. 2009. Historia natural de una rana muy mexicana. SEMARNAT. Aguascalientes, Aguascalientes, México. 169 pp.

Schalk, C.M., Montaña, C.G. y Springer, L. 2015. Morphological diversity and community organization of desert anurans. *J. Arid Environ.* 122: 132-140.

Scheer, B.T. 1969. Fisiología animal. Omega. Barcelona, España. 436 pp.

Svendsen, P. y Carter, A.M. 1987. Introducción a la fisiología animal. Manual Moderno. Ciudad de México, México. 191 pp.

Székely, P., Tudor, M. y Cogalniceanu, D. 2010. Effect of habitat drying on the development of the Eastern spadefoot toad (*Pelobates syriacus*) tadpoles.

Amphibia-Reptilia 31(3): 425-434.

Terentyev, P.V. 1961. Herpetología. Vishayashkola. Moscú. 334 pp. (En ruso).

Tracy, C.R., Turner, J.S., Bartholomew, G.A., Bennett, A., Billings, W.D., Chabot, B.F., Gates, D.M., Heinrich, B., Huey, R.B., Janzen, D.H., King, J.R., McClure, P.A., McNab, B.K., Miller, P.C., Nobel, P.S. y Strain, B.R. 1982. What Is Physiological Ecology? *Bull. Ecol. Soc. Am.* 63(4): 340-347.

Vázquez-Díaz, J. y Quintero-Díaz, G.E. 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes. CONABIO. México. 318 pp.

Vázquez-Díaz, J. y Quintero-Díaz, G.E. 2009. Historia natural de una rana muy mexicana. Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, México. 169 pp.

Withers, P.C. 1995. Evaporative water loss and colour change in the Australian desert tree frog *Litoria rubella* (Amphibia: Hylidae). *Rec. West. Austral. Museum* 17: 277-281.

Withers, P.C. y Guppy, M. 1996. Do Australian desert frogs co-accumulate counteracting solutes with urea during aestivation? *J. Exp. Biol.* 199(8): 1809–1816.