

NEOTROPICALES

J.M.Cei

Las interrelaciones endócrinas que presiden la actividad gametógena en los anfibios, desde los centros hipotalámicos a los estímulos gonadótropos sobre las células germinales e intersticiales, han sido repetidamente analizadas y discutidas en los últimos años (crf. Van Oordt, 1960). Considerada como actividad cíclica y estacional por las características decididamente estereotípicas de estos Vertebrados, la producción de espermios ha sido referida a dos tipos fundamentales, en función de su ritmo anual: el tipo continuo, y el tipo discontinuo. Este último a su vez, se ha diferenciado entre ciclos potencialmente continuos, con interrupción estacional dictada por acción epistática de factores diversos, y ciclos discontinuos autónomos, es decir, con bloqueo periódico autorregulado de la espermatogénesis debido a factores constitucionales internos o genéticos (Cei, 1944; Galgano, 1952; Van Oordt, 1960).

La temperatura ambiental se ha definido como el factor externo de mayor importancia para la regulación de las distintas fases fisiológicas de la gametogénesis, por los umbrales de sensibilidad propios de las células endócrinas y a la vez, por la sensibilidad y resistencia al frío o al calor de las células germinales. Por razones ecológicas evidentes, es comprensible la influencia escasa o nula de la luz en el ciclo anual de los anfibios, comprobada experimentalmente por distintos autores.

El factor temperatura se ha invocado como determinante de la interrupción estacional de la ola gametógena en las especies de ciclo potencialmente continuo, cuyos ejemplos más conocidos son Rana esculenta y formas eurasiáticas afines (nigromaculata, ridibunda, graeca), en las cuales la supresión periódica invernal de la espermatogénesis puede anularse en condiciones experimentales de optimum térmico. Claro está que una inmediata simplificación del esquema funcional podría llevarnos a establecer tres estadios progresivos de especialización en la regulación de los procesos gonádicos: un primer estadio representado por formas de actividad gametógena continua, con brotes sucesivos arítmicos,

propias de climas cálidos con escasa variación anual; un segundo estadio, de formas adaptadas para vivir en climas templados y con variación estacional sensible (verano-invierno), pero con gametogénesis potencialmente continua, afectada pues por los límites térmicos anuales; un tercer estadio de formas especializadas para subsistir en ambientes con períodos invernales muy fríos, cuya gametogénesis se regularía con ritmo propio, interno, independiente del ritmo estacional o ambiental. Es obvio que sólo estudios comparativos, en condiciones naturales y experimentales de todos los elementos de las faunas anfibias regionales pueden proporcionar datos suficientes para un análisis objetivo y crítico del esquema mencionado.

Aparte los trabajos originariamente realizados sobre las especies eurasiáticas, y en grado menor sobre las formas neárticas, se han reunido nuevos elementos de estudio en los últimos años sobre especies de las regiones indo-orientales (Basu y Mondal, 1961-1962; Church y The Djin Tek, 1958; Church, 1960), y de las regiones neotropicales, las que serán particularmente objeto de las presentes observaciones.

Durante varios años he estudiado, con oportunos controles histológicos, la evolución del ciclo espermatogénico en Bufo nidius, Hylas, Leptodactylidos, Ceratofrídidos y Microhílidos del continente sudamericano, principalmente de los territorios meridionales, trópico-subtropicales, templados y fríos. Efectivamente, la existencia de formas de ciclo continuo o potencialmente continuo, aparece confirmada en determinadas regiones, como el Chaco y la selva pluvial subtropical. Bufo arenarum, paracnemis, marinus, ictericus y granulosus major, subtropicales y Bufo spinulosus de Chile, presentan actividad gametogénica en todas las estaciones, y asimismo Leptodactylus ocellatus, prognathus, laticeps y probablemente pentadactylus. El efecto negativo de las bajas temperaturas invernales se revelan cuando éstas actúan por las degeneraciones celulares, a partir de las espermatogonias secundarias, y por las fluctuaciones de los componentes histológicos de la gónada según los meses del año. También creo que puedan referirse a aquellos tipos funcionales Leptodactylus bufonius, Lepidobatrachus asper y Phyllomedusa savignii, anfibios chaqueños muy característicos, Physalaemus fuscumaculatus, de Chaco y sector central pampeano, Pseudis paradoxa y Lysapsus mantydactylus de las cuencas del Pilcomayo-Paraná. Pleurodema cinerea y Pleurodema tucumana del Noroeste argentino y varias especies del género Hyla, como raddiana (= pulchella andina) y trachytorax.

Sin embargo, una perfecta correspondencia entre actividad gametógena y curva térmica anual, aceptando ésta última como factor básico ("basic factor") en el sentido propuesto por Van Dordt (1960), si bien se reconoce para las especies ahora mencionadas, es más incierta en otras, lo que demuestra una posible existencia de factores internos de autoregulación del ciclo en formas tropicales ya no estrictamente, o mejor dicho pasivamente vinculado al ciclo o fluctuación estacional natural. Phyllomedusa sauvagii por ejemplo, de Tucumán, en febrero, y en presencia de temperaturas óptimas, manifiesta actividad espermatogénica escasa (Caruso, 1949); esto se observa aun en Dermatonotus mulleri, microhílido chaqueño. En Leptodactylus chaqueensis la espermatogénesis, escasa y abortiva desde abril a setiembre, a pesar de las temperaturas óptimas entre marzo y junio en gran parte de su habitat, se reactiva sólo en la segunda mitad de setiembre y se concluye en diciembre, con interrupción completa entre diciembre y marzo (Cei, 1948, 1949, 1950). Pero esta especie convive en muchos lugares (Corrientes, Santa Fé) con su forma críptica simpátrida, L. ocellatus, de ciclo netamente continuo. Hyla raddiana (o pulchella) de ciclo continuo en Salta y Tucumán, sigue siéndolo también en las montañas de Taff del Valle (3500 m.) con temperaturas muy bajas en el período invernal, evidenciando sólo un modesto aumento de degeneraciones celulares (Caruso, 1949).

Es interesante recordar en este punto las observaciones de Basu y Mondal (1961) sobre Rana tigrina de Calcuta, India, de la cual estudiaron detenidamente el ciclo anual. Este batracio que vive exactamente en los mismos ambientes de Bufo melanostictus, sapo de ciclo netamente continuo, aun a pesar de ser forma tropical y de la débil variación climática en Calcuta, presenta actividad gametogénica reducida entre octubre y febrero. Los autores parecen dudar si el nivel de hormona gonadótropa fluctúa allí en los meses "invernales" o si intervienen otros factores de sensibilidad tisular, no mejor definidos.

Tenemos luego otro aspecto interesante de estos problemas en los Telmatobiidos andinos. Se trata de anfibios muy especializados para la vida en biótopos alto-montanos, donde las temperaturas son sumamente bajas en determinados períodos del año. He estudiado Telmatobius hauthali schreiteri Vellard en las montañas de Taff del Valle (Tucumán), y tengo algunos datos sobre Telmatobius montanus Philippi de la cordillera al sur de Mendoza, y Batrachophrynus patagonicus Gallardo, de La-

guna Blanca, Neuquén, Patagonia. Estos animales se caracterizan por su ciclo espermatogénico continuo, aun en el período invernal de temperaturas muy bajas, suficientes para provocar la degeneración total de las células germinales en actividad, en especies como Rana esculenta o Rana graeca. Se deben entonces admitir factores filéticos de especialización adaptativa que han revestido un papel particular en la evolución del ciclo gametógeno de Telmatobiinae, y quizás el umbral de resistencia al frío de las células germinales, no haya representado un carácter adaptativo de gran importancia en la distribución pasada y actual del grupo en el curso de los fenómenos biogeográficos terciarios del poblamiento de las altas cumbres andinas.

El único anfibio sudamericano que hasta ahora se puede asignar al tipo de ciclo discontinuo autorregulado, bien estudiado anteriormente en las Ranas europeas y subárticas del grupo temporaria (Cei, 1942-1944; Van Oordt, 1956-1960), es una Pleurodema, Pleurodema bufonina, distribuida entre los valles cordilleranos al sur de Mendoza (Pehuenche) y el Estrecho de Magallanes, donde en muchos lugares es representante exclusivo de los anuros y, sin duda, el más austral del mundo. El paralelismo entre ciclo sexual y distribución de Pleurodema bufonina y los de Rana temporaria y afines, subárticos, es llamativo y podría efectivamente hablarse de un verdadero caso de "bipolaridad fisiológica" en el sentido evolutivo (Cei, 1961).

Pleurodema bufonina, que he observado en sus poblaciones sur-cordilleranas de Mendoza, de Santa Cruz, de Neuquén, de Aysén en Chile (Cei y Codoceo, 1957), posee un período breve de intensa y sincrónica espermatogénesis, entre noviembre y enero, seguida por interrupción autónoma de la ola proliferativa espermatogonial, independiente ya de las temperaturas ambientales que pueden ser óptimas. Los túbulos seminíferos se reducen sólo a gonias primarias, con limitadas mitosis, y a matas abundantes de nuevos espermios, reproduciendo exactamente el cuadro histológico de una Rana temporaria, con la cual un corte de la gónada podría confundirse. Estas condiciones permanecen estables entre febrero y octubre, y es imposible reactivar la espermatogénesis detenida, aun con exposición prolongada a temperaturas óptimas, por lo menos en el 75% de los individuos de una muestra poblacional. La analogía es así evidente con especies del "Kreis" de Rana temporaria, como Rana arvalis de Europa Central, donde los factores internos de autoregulación se presentan también con expresión fenotípica individual diferente (Cei, 1944).

Otra especie de Pleurodema, P. bibroni, acompaña a bufonina en cierta parte de su área geográfica, como Aysén y Neuquén, siendo además común en todo Chile, en el Norte hasta los valles tropicales desérticos de Copiapó en Atacama. En el cuadro general evolutivo de la actividad gametógena de los Anuros neotropicales, es interesante la comparación de ambas especies. Pleurodema bibroni presenta espermatogénesis de tipo continuo sin variaciones estacionales significativas, pero en muestras de Chile central (Santiago), a la vez del mes de mayo (1964) o de julio (1960), se nota en un 15-20 % de los individuos una actividad gametógena más reducida y en algunos casos su supresión. Esta observación hace suponer que en bibroni ya pueden existir factores internos de autoregulación del ciclo pero, con expresión fenotípica limitada, y probablemente de valor adaptativo reducido, a diferencia de bufonina, donde el bloqueo invernal de las células espermatogoniales es condición fenotípica normal y adquiere verdadero carácter específico. El estudio del ciclo anual de bibroni merece ser extendido a las poblaciones del extremo sur, como Aysén, simpátridas con bufonina.

Se debe subrayar que la interrupción autónoma de la espermatogénesis de Pleurodema bufonina, en muestras de la cordillera (Pehuenche, 1900 m.), es completa en el mes de mayo, cuando en los mismos biótopos y hasta más arriba (2500 m.) todos los ejemplares capturados de Telmatobius montanus se caracterizan por actividad gametogénica sumamente regular e intensa. Igualmente en Laguna Blanca, Neuquén, ya en febrero, con temperaturas óptimas. Pleurodema bufonina bloquea regularmente toda actividad espermatogénica, la que se mantiene al contrario, como en el mes de enero, en el simpátrida Batrachophrynus patagonicus.

..... La comparación de nuestros datos preliminares sobre los ciclos gametogénicos anuales de los anuros neotropicales, demuestra que en el continente su evolución ha seguido a grandes rasgos las líneas adaptativas previstas en los esquemas teóricos que se desprenden desde los trabajos más antiguos de Witschi (1924) y Galgano (1936). A las formas de ciclo continuo, sin ritmo anual definido, propias de regiones tropicales de clima uniforme, se añaden formas aptas para subsistir en climas más diferenciados estacionalmente, con alteraciones periódicas de la espermatogénesis debidas a efectos epistáticos de las bajas temperaturas invernales. Luego, la evolución del ciclo en sus aspectos adaptativos, parece haber recorrido dos vías distintas: una, la de la especialización celular para un "rate" de actividad mitótica y meiótica o en-

dócrina en presencia de temperaturas muy bajas, intolerable para otros phyla; otra, la del progresivo bloqueo autónomo de la actividad proliferativa y espermatogénica durante un período estacional prolongado hasta determinar un verdadero ritmo fisiológico, independiente de los factores ambientales. El primer caso es el de los Telmatobiinae, y probablemente de ciertos Hylidos, únicos pobladores de los altiplanos andinos, hasta los límites nivales. El segundo tiene como su expresión final Pleurodema bufonina de los habitats de tundra sub antárticos, y su llamativo paralelismo con los Ránidos de las tundras árticas. Será interesante investigar si las etapas intermedias de los procesos evolutivos muy complejos que pueden haberlos precedido, puedan quizás encontrarse en aquellas manifestaciones esporádicas de regulación autónoma, en aparente contraste con el principio general de la dependencia del ciclo de los factores ambientales, fundamentalmente térmicos, señaladas en Pleurodema bibroni de Chile central, y hasta en formas tropicales como Rana tigrina, o algunos de nuestros Anfibios subtropicales del dominio chaqueño.

RESUMEN

Se hace un análisis de las características endócrino-ambientales del ciclo sexual, especialmente masculino, en Anuros de Sudamérica. Prevalecen ciclos continuos, con relativamente leves variaciones estacionales, pero ciclos discontinuos se verifican con carácter de autoregulación, a la vez en ambientes sub-antárticos, fríos, y en ambientes tropicales o subtropicales cálidos.

SUMMARY

A comparative analysis is carried out dealing with the endocrinous and environmental relationships of the male sex-cycles of South-American Anurans. Continuous cycles are prevailing, and a very small seasonal variation is pointed out. Moreover discontinuous probably self-regulating cycles have been founded both in the sub-antarctic cold environments and the tropical or subtropical districts.

LITERATURA CITADA

- BASU, S.L. 1962. Impact of some endo- and exogenous factors on the spermatogenesis of common Indian Toad (Bufo melanostictus Schneider). Proc. Zool. Soc., 15, 2: 163-170.
- BASU, S.L. and A. MONDAL. 1961. The normal spermatogenetic cycle of the common Indian Frog Rana tigrina Daud. Folia Biol., 9, 2: 135-142.
- CARUSO, M.A. 1949. Sobre el ciclo sexual anual de algunos Hylidae del Norte Argentino (Phyllomedusa sauvagii - Hyla raddiana). Acta Zool. Lilloana, 8: 83-103.
- CEI G. (J.M.). 1942. Prime osservazioni sui fattori che regolano il ciclo spermatogenetico periodico nella Rana temporaria L. - Ereditarietà e fattori ambientali. Monit. Zool. Ital., 53: 131-151.
- 1944. Analisi biogeografica e ricerche biologiche e sperimentali sul ciclo sessuale annuo delle Rane rosse d'Europa. Monit. Zool. Ital., 54, Suppl. 1: 1-117.
- CEI, J.M. 1948. El ritmo estacional en los fenómenos cíclicos endócrino-sexuales de la Rana criolla (Leptodactylus ocellatus (L.) del Norte Argentino. Acta Zool. Lilloana, 6: 283-331.
- 1949. El ciclo sexual y el predominio de la espermatogénesis anual continua en Batracios chaqueños. Acta Zool. Lilloana, 7: 527-544.
- 1950. Leptodactylus chaqueensis n. sp. y el valor sistemático real de la especie linneana Leptodactylus ocellatus en la Argentina. Acta Zool. Lilloana, 9: 395-423.
- 1961. Bipolaridad del ciclo espermatogenético discontinuo autoregulado en los Anfibios. Rev. Soc. Arg. Biol., 37: 48-51.
- 1961. Pleurodema bufonina Bell, anfibio australe con ciclo spermatogenetico discontinuo autoregulato. Arch. Zool. Ital., 46: 167-179.
- CEI, J.M. y M. CODOCENO. 1957. Probable discontinuidad del ciclo espermatogenético de Pleurodema bufonina. Inv. Zool. Chil., 4: 77-82.
- CHURCH, G. 1960. Annual and lunar periodicity in the sexual cycle of the Javanese Toad Bufo melanostictus Schneider. Zoológica, 44, 4: 181-188.
- CHURCH, G. and TNE DJIN TEK. 1958. The reproductive cycle of the Javanese Toad Bufo melanostictus. P. II. Cycle changes in the Testes of B. melanostictus. Indonesian Council f. Sc., Djakarta.

- GALGANO, M. 1936. Intorno all'influenza del clima sulla spermatogenesis di Rana esculenta. Arch. Anat. Embr., 35:1-31.
- 1952. Saggio di classificazione delle varie modalità di svolgimento della spermatogenesis negli Anfibi. Arch. Zool. Ital., XXXVII: 193-230.
- MONDAL, A. and S.L. BASU. 1960. Spermatogenetic cycle in Bufo melanostictus Schneider. Indian J. Phys. and All. Sc., 14, 2: 43-46.
- VAN OORDT, P.G.W.J. 1956. Regulation of the spermatogenetic cycle in the common frog (Rana temporaria). Thesis. Univ. Utrecht: 1-119.
- 1960. The influence of internal and external factors in the regulation of the spermatogenetic cycle in Amphibia. Symp. Zool. Soc. Lond., 2: 29-52.
- WITSCHI, E. 1924. Die Entwicklung der Keimzellen der Rana Temporaria L. I- Urkeimzellen und Spermatogenese. Zeitschr. J. Zellen u. Gewel. Abt. B, 1: 523.

Instituto de Biología
Universidad Nacional de Cuyo
Mendoza (Argentina)

Com. III° Congreso Latinoamericano de Zoología.
Santiago de Chile - Octubre 1965. Publ. Oc. Inst. Biol.
Univ. Nac. Cuyo, 5