



Sobreviure malgrat les dificultats: els amfibis i la perpetuació de les espècies

Gustavo A. Llorente 

Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals,
Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona

Resum: Els amfibis són actualment un dels grups de vertebrats més amenaçats del món. Les causes són diverses i quasi totes d'origen antròpic. Malgrat aquest declivi generalitzat, encara existeix una gran biodiversitat d'amfibis. En general, aquest grup, com que tenen un cicle biològic bifàsic (fase larvària aquàtica i fase adulta terrestre) és especialment sensible a la disminució i a la desaparició de les seves poblacions, fonamentalment per modificació dels seus hàbitats. Es pot pensar que, com a grup, els amfibis tenen dificultats intrínseques per a la seva supervivència, però la realitat està molt lluny d'aquesta afirmació. L'inici de la història evolutiva d'aquest grup, a partir dels peixos sarcopterigis, representa el primer pas per accedir a terra ferma i aprofitar uns recursos que abans no estaven al seu abast. Així doncs, la seva diversificació ha comportat una variabilitat d'estratègies de reproducció sorprenents. Aquest article esmenta el pas a terra ferma i fa una revisió de les estratègies reproductores dels amfibis que els han permès, malgrat les adversitats, distribuir-se àmpliament i sobreviure fins als nostres dies.

Summary: SURVIVING DESPITE DIFFICULTIES: AMPHIBIANS AND THE PERPETUATION OF THE SPECIES. – Amphibians are currently one of the most threatened vertebrate groups in the world. There are many reasons for this problem, but almost all of them are of anthropogenic origin. However, despite this widespread decline, there is still a great biodiversity of amphibians. They have a biphasic life cycle (an aquatic larval stage and a terrestrial adult stage) and are usually especially prone to reduction and extinction of their populations, particularly as a result of modification of their habitats. It might therefore be thought that amphibians have intrinsic difficulties for survival, but this is far from being true. The beginning of their evolutionary history, from sarcopterygian fishes, was the first step towards reaching land and taking advantage of new resources, and their diversification has led to a surprising variety of reproduction strategies. This paper deals with the move to land and reviews the reproductive strategies of amphibians that have allowed them, despite adversity, to spread widely and survive to this day.

Introducció

Els amfibis sempre han despertat una fasciació contradictòria entre els humans. Fins i tot, investigadors naturalistes de gran renom han manifestat una opinió no gaire favorable envers aquest grup de vertebrats. En la seva obra magna *Systema naturae per regna tria naturae* el naturalista Carl von Linné (Linné, 1758) descriu els amfibis d'una manera clara en què demostra la seva repulsió intel·lectual per aquest grup, escriu literalment: “*Amphibia: pleraque horrent Corpore frigido, Colore lurido, Sceleto cartilagineo, Vita tenaci, Cute fœda, Facie torva, Obtutu meditabundo, Odore tetro, Sono rauco, Loco squalido, Veneno horrendo; non itaque in horum numerum sese jactavit eorum Auctor.*”; és a dir: Amfibis: La major part horrorosos de cos fred, coloració pàl·lida, esquelet cartilaginós, existència llefiscosa,

pell nua, aspecte repugnant, actitud meditativa, olor ofensiu, veu greu, hàbits esqualids i verí terrible, és per això que el Creador no ha exercit el seu poder per fer molts d'ells.

Com es pot constatar, moltes vegades la impressió personal i els sentiments de repugnància poden influir en l'anàlisi científica i en les descripcions d'autors tan importants en la història de la biologia com pot ser Linné.

Hi ha moltes possibilitats d'anàlisi de la biodiversitat, però per valorar la seva importància tant en general com d'algun grup d'organismes en particular, no es pot fugir de considerar en aquesta anàlisi l'eix evolutiu. Cal respondre a les següents preguntes: D'on surt un determinat grup d'organismes? Quines són les seves relacions amb els seus avantpassats evolutius? Quin és el seu lloc a la natura? Sempre cal considerar que cada espècie és fruit d'un procés evolutiu únic i

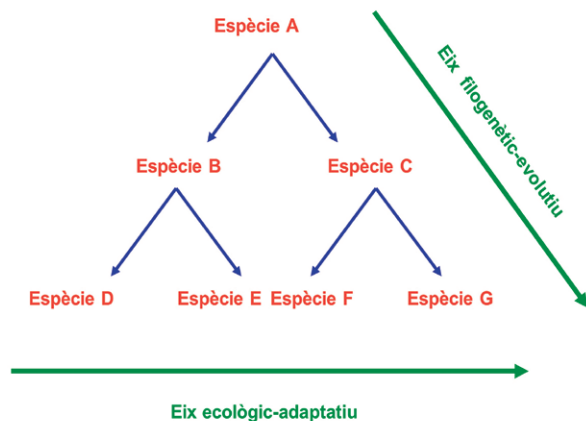


Figura 1. Els dos eixos d'anàlisi dels organismes. Ecològic adaptatiu i filogenètic evolutiu.

irrepetible. Poden existir espècies semblants, que ocupin un mateix nínxol ecològic i que representin dins del ecosistema un paper similar, poden ser equivalents, però mai seran iguals entre si. Cadascuna de les espècies i, d'igual manera, els grups taxonòmics més grans, tenen una història única i han evolucionat canviant al llarg del temps, modelats contínuament per la selecció natural, aquell mecanisme explicitat fa més de 150 anys per Charles Darwin (Darwin, 1859).

Per aquestes raons cal revisar encara que sigui ràpidament, d'on venen i qui són els amfibis.

Podem analitzar els organismes des d'un punt de vista evolutiu considerant dos eixos: l'ecològic adaptatiu, que estudia la biologia de les diferents espècies per si mateixes així com la seva relació amb l'ambient i l'eix filogenètic evolutiu, que considera les relacions evolutives i l'origen dels diferents grups al llarg de temps. Avui dia, aquestes relacions es poden deduir amb tècniques d'estudi

basades en la morfologia i/o en dades moleculars (fig. 1). Aquest sistema d'anàlisi genera grups que comparteixen un antecessor comú. Als grups que comparteixen el mateix antecessor se'ls anomena grups germans. Així, els humans som el grup germà dels ximpanzés (incloent als bonobos). Això vol dir que compartim en el nostre origen com homínids un antecessor comú. Si avancem en el temps, compartim un antecessor més recent amb els australopitecs, que també es troben dins del grup dels homínids. D'aquesta manera podem establir, a diversos nivells, les relacions evolutives entre diferents grups al llarg del temps i reconstruir la nostra història.

Relacions filogenètiques dels amfibis

Els amfibis són la mostra viva del fonamental pas evolutiu que va succeir fa uns 400 milions d'anys, en el període geològic anomenat Devonià. Tots els tetràpodes (aquells organismes vertebrats que compartim, entre altres característiques, unes extremitats formades per un seguit d'ossos –húmer, radi, ulna o cúbit, carp, metacarp i dits en l'extremitat anterior i fèmur, tíbia, fíbula o peroné, tars, metatars i dits en l'extremitat posterior–). Aquest tret va esdevenir un pas fonamental en la història evolutiva dels vertebrats. Els amfibis actuals són el grup corona viu, que deriva d'un determinat grup dels primers amfibis que van aconseguir la conquesta de la terra ferma. Els amfibis tenen el privilegi de ser el grup germà de tota la resta de tetràpodes.

Però de quin grup deriven els amfibis? Doncs, per les dades que es tenen es van originar a partir d'un grup de peixos molt singular. Aquest grup de peixos ossis es troben dins del gran grup de pisciformes anomenat sarcopterigis. Aquest nom fa al·lusió a uns peixos que presenten unes aletes par-

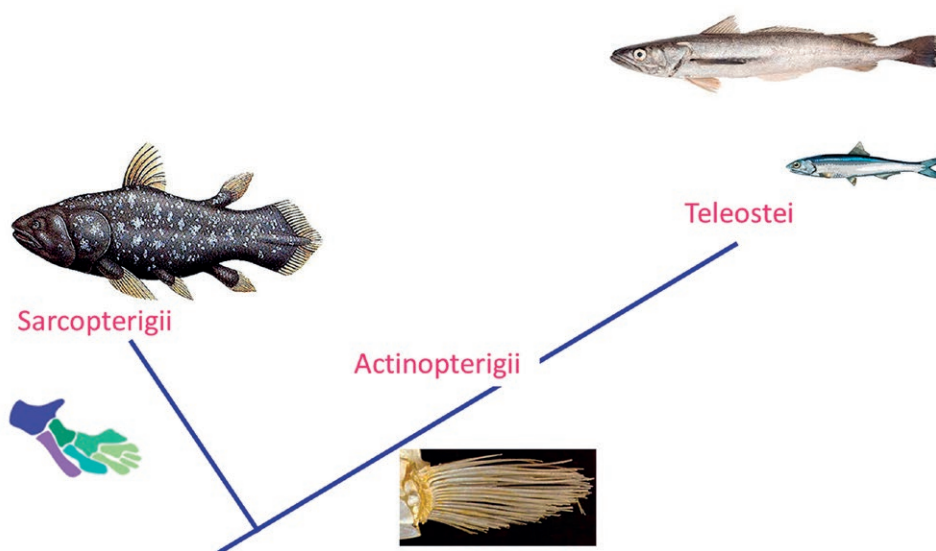


Figura 2. Relacions filogenètiques entre els sarcopterigis i els actinopterigis. Es pot observar els dos tipus d'aletes la sarcopterígia, amb el seu eix ossi en el braçet carnós i la neopterígia amb radis i elements basals sustentadors.

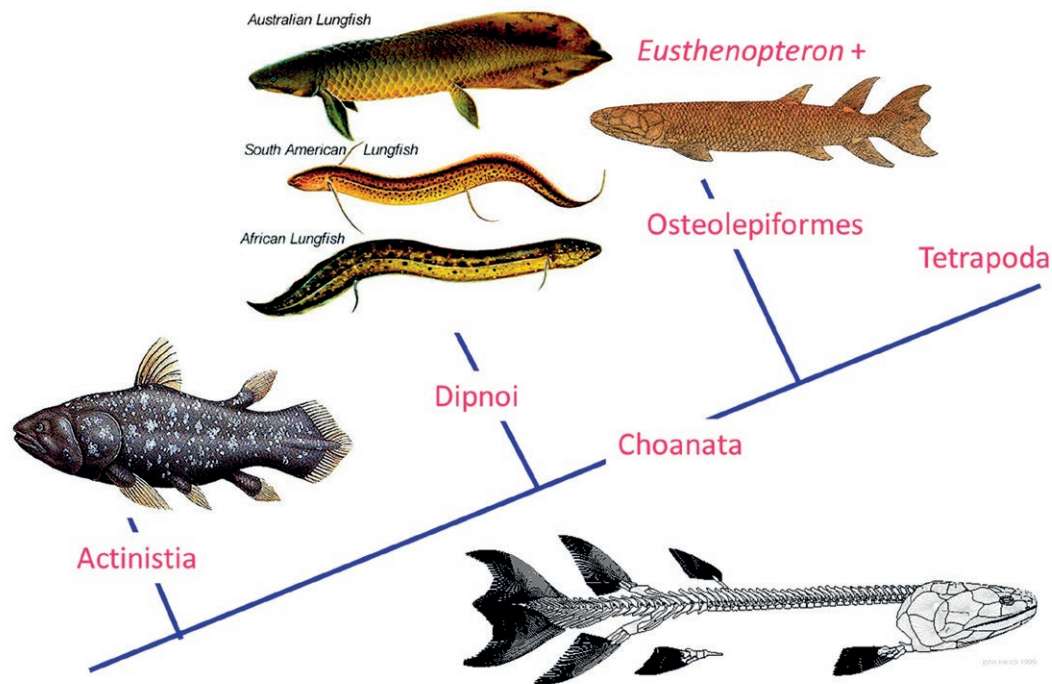


Figura 3. Relacions filogenètiques entre els sarcopterigis. L'esquelet pertany a l'osteolepiforme *Eusthenopteron*.

ticulars. Aquestes aletes (pectoral i pèlvica) estan unides al cos del peix per un bracet carnos que té una sèrie d'ossos interns que són homòlegs als ossos de les extremitats dels tetràpodes. Aquesta característica els situa en la mateixa línia filètica. Avui dia, de sarcopterigis vius, només tenim els dipnous o peixos pulmonats i els celacants que representen una pàl·lida mostra de la biodiversitat de sarcopterigis que existien al Devonià. La resta de peixos (exceptuant els taurons, les rajades i les llampreses) són peixos que presenten un esquelet ossi, però una aleta molt diferent, sense aquests bracets carnosos. Són els peixos més comuns i presenten radis ossis units a uns elements basals diferents. Aquesta aleta anomenada "Neoptèrgia" és una característica que defineix (entre d'altres caràcters) als peixos actinoptèrgis (o d'aletes espinoses) que conformen un altre grup diferent amb la seva pròpia trajectòria evolutiva (fig. 2). Cal esmentar que moltes vegades s'ha considerat l'existència de pulmons com un caràcter imprescindible per poder conquerir la terra ferma. Això és totalment cert, però la presència de pulmons és una condició necessària, però no suficient ja que l'aparició de diverticles que estaven comunicats amb la part anterior del tub digestiu i que tenien les possibilitats d'intercanviar gasos de l'aire amb la sang (és a dir, pulmons) es va donar molt aviat. Aquests "pulmons" permeten als peixos complementar la respiració aquàtica (per brànquies) amb l'aèria. Evolutivament parlant, el que va succeir és que, aquestes vesícules només van quedar funcionals com pulmó a uns determinats grups de peixos, mentre que en d'altres, o bé es

va perdre (taurons, per exemple), o es va aprofitar per esdevenir un òrgan implicat en la flotabilitat com és la bufeta natatòria present en gran part dels peixos actinoptèrgis.

Dins dels sarcopterigis, els osteolepiformes, un grup de peixos depredadors i amb un crani robust, constitueixen el grup germà dels tetràpodes (Vargas i Zardoya, 2012). Una novetat evolutiva els reuneix: la presència de coanes. Les coanes són els forats anatòmics que comuniquen la cavitat nasal amb el paladar i per tant amb la part bucal. Aquesta comunicació permet que l'aire atmosfèric pugui penetrar dins dels pulmons sense necessitat de tenir la boca oberta. Els peixos coanats podien complementar la respiració branquial amb la respiració aèria de tal manera que aprofitaven els dos recursos d'intercanvi de gasos. Actualment els dipnous presenten unes obertures semblants a les coanes, però estudis de desenvolupament embrionari han demostrat que no són veritables coanes homòlogues a les dels tetràpodes i per tant es troben quelcom allunyats de la línia filètica que condueix als tetràpodes (fig. 3).

El pas a terra ferma

Una troballa fòssil molt important (Daeschler, 2006) es va produir l'any 2004 a l'illa d'Ellesmere al Canadà. Es tractava d'un peix sarcopterigi que va rebre el nom científic de *Tiktaalik roseae* (fig. 4) que en la llengua dels esquimals (inuktitut) vol dir "lota" que és el nom d'un peix d'aigua dolça. La característica més important d'aquest fòssil és la seva barreja de caràcters propis de pisciforme així



Figura 4. Restes fòssils i reconstrucció de *Tiktaalik*. (Foto del fòssil: E. Solà, [Wikimedia Commons](#), CC BY-SA 3.0; reconstrucció: Obsidian Soul, [Wikimedia Commons](#), CC BY 4.0).

com de tetràpode; brànquies, pulmons i escates pisciformes, articulacions dels ossos semblants a les dels tetràpodes, incloent una articulació del canell que permet una mobilitat important a la part distal de l'aleta, costelles robustes i, sobretot, *Tiktaalik* és el peix més antic conegut que té un coll, amb la cintura pectoral separada del crani que dona més llibertat de moviments al cap per a la captura de preses, tant a terra com a aigües poc profundes (Shubin, 2008). Encara que la seva posició filogenètica és objecte de discussió, *Tiktaalik* és un meravellós exemple de com s'ha pogut produir el pas a terra ferma, i per tant, accedir a uns recursos alimentaris i hàbitats nous no ocupats encara per cap vertebrat.

Aquestes noves adquisicions morfològiques, juntament amb l'acció de nous promotors dels gens implicats en el desenvolupament de les diferents estructures corporals, van obrir la porta a la conquesta de terra ferma. Un nou grup de vertebrats va començar la colonització del medi terrestre: els amfibis. Els amfibis constitueixen el grup germà dels peixos del grup elpistostègids dins del qual es troba *Tiktaalik roseae*.

Els primers tetràpodes

El tetràpode considerat més antic és *Acanthostega gunnari* (fig. 5), les restes fòssils del qual van ser trobades a Groenlàndia en uns sediments de fa 365 milions d'anys i que ja presenta extremitats clarament de tetràpode amb vuit dits perfectament estructurats. Aquest primer amfibi respirava per pulmons i brànquies i era fonamentalment aquàtic ja que les extremitats no podien suportar el seu pes i servien tant com estructures natatòries que funcionaven com remos com per apartar la vegetació del fons per amagar-se i per sostenir el seu cap massís i treure'l fora de l'aigua per respirar l'aire atmosfèric més ric en oxigen que l'aquàtic (Clack, 2009). La cua plana i amb aleta confirma la seva vida aquàtica o fins i tot semiaquàtica. Els desplaçaments terrestres serien semblants als que fa una foca quan s'arrossega per terra.

El pas següent ve representat pel gènere *Ichthyostega* de fa uns 367 milions d'anys (fig. 6). Aquest gènere, amb una mida d'uns 1,5 m, presenta costelles i extremitats robustes amb set dits encara que, funcionàvem com si fossin cinc ja que tres no se separaven molt entre si. Ja es pot consi-

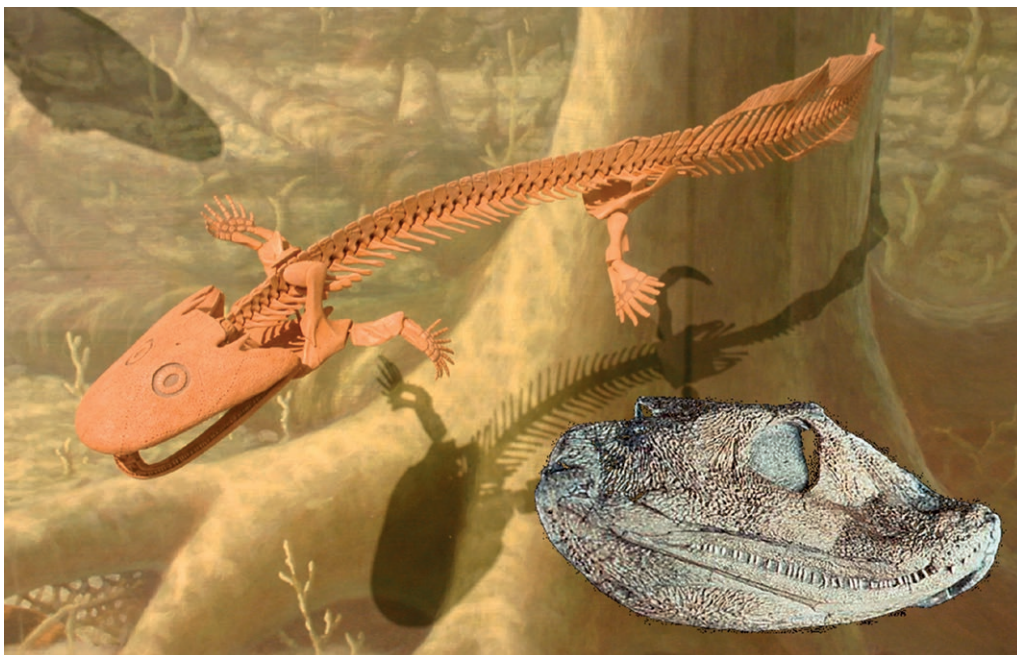


Figura 5. Crani i reconstrucció del l'esquelet fòssil de *Acanthostega* (Il·lustració: Ryan Somma, [Wikimedia Commons](#), CC BY-SA 2.0).

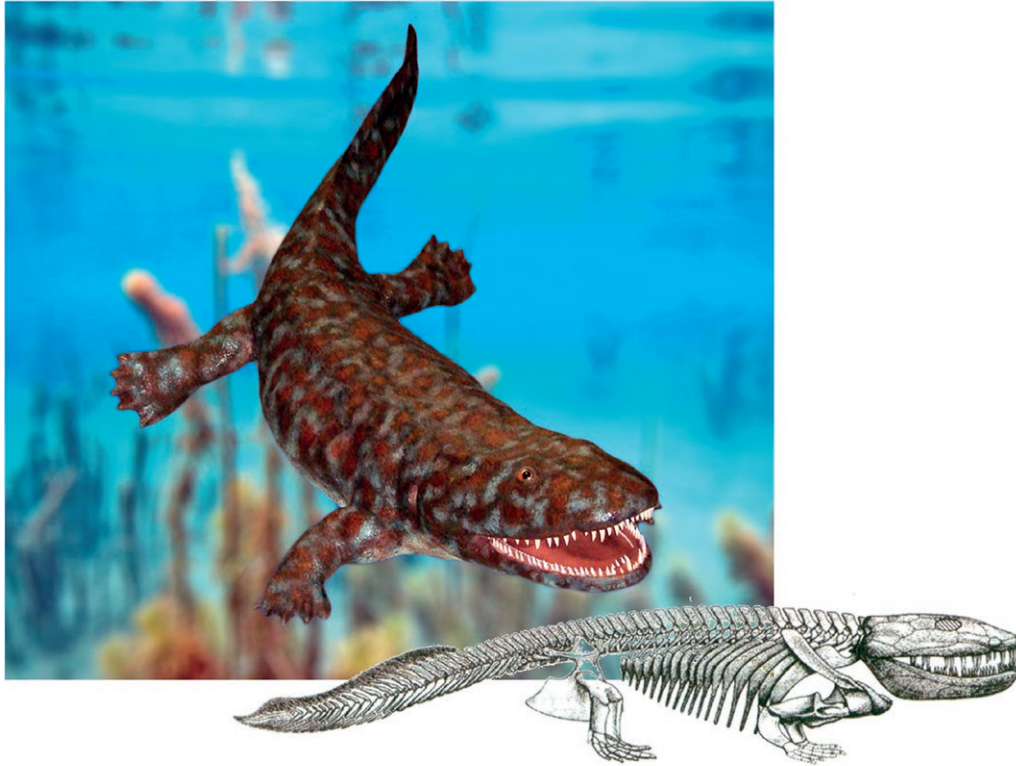


Figura 6. Esquelet i reconstrucció d' *Ichthyostega* (Il·lustració: Günter Bechly; [Wikimedia Commons](#), CC BY-SA 3.0).

derar un amfibi més terrestre encara que constitueix un grup diferent dels amfibis actuals. *Ichthyostega*, com *Acanthostega*, tenia un crani molt massís amb els ulls situats a la part dorsal (figs. 5 i 6).

Els lissamfibis

A partir d'aquests moments el registre fòssil comença a ser més abundant i apareixen formes d'amfibis molt variades, de mides diverses que tenen una part del seu cicle biològic que es desenvolupa a terra ferma. Fa uns 251-201 milions d'anys apareixen els grups actuals d'amfibis els anomenats lissamfibis o amfibis de pell llisa. són els gimnofions, amfibis tropicals, llargs amb el cos anellat i sense extremitats i alguns amb escates, els urodels, com la salamandra i els tritons, tetràpodes de locomoció tetràpode i els anurs amb un cos perfectament adaptat al salt encara que després apareixen espècies marxadores però que conserven la morfologia adaptada al salt, serien el grup de les granotes i dels gripaus. Tots ells presenten dents amb una mena d'arrel llarga que rep el nom de pedicel (fig. 7).

Com es pot veure, els amfibis (el nom vol dir dues vides amphi-bios) constitueixen un grup molt antic i encara que, com hem vist, van aconseguir conquerir la terra ferma, no poden fugir en el seu cicle biològic de l'ambient aquàtic. La immensa majoria necessiten aquest medi per reproduir-se i tenen un desenvolupament larvari fins que fan un canvi radical amb reordenació de teixits i òr-

gans que comporta un profund canvi morfològic: la metamorfosi. La larva és diferent en els tres grups d'amfibis, però en la immensa majoria de les espècies es troben a l'aigua. Qui no coneix els capgrossos d'un amfibi anur? I, qui no s'ha sentit fascinat en veure com un capgròs es transforma en granota? Moltes vegades no som conscients d'aquest canvi radical que pateix en tota la seva morfologia un capgròs en el seu camí per transformar-se en granota o gripau juvenil.

La dependència del medi aquàtic per a la reproducció no és l'únic requisit per a la seva supervivència ja que també els juvenils i els adults depenen de la humitat ambiental per viure. Per exemple, la salamandra comuna, una espècie d'amfibi urodel, necessita quan és adult, per sortir del seu amagatall i traslladar-se per terra per satisfer les seves funcions vitals gairebé més d'un 90% d'humitat ambiental. No totes les espècies tenen un requisit tan marcat, però totes necessiten un alt nivell d'humitat en l'ambient. D'altra banda els ous no tenen closca i han de ser dipositats, com ja s'ha esmentat, en el medi aquàtic.

La disminució i desaparició de les poblacions d'amfibis arreu del món

Des dels anys 1980 s'ha detectat una disminució dramàtica de les poblacions d'amfibis arreu del món que s'ha transformat en una de les amenaces més crítiques de la biodiversitat del planeta (Blaustein i Wake, 1990; McCallum, 2007). La Unió

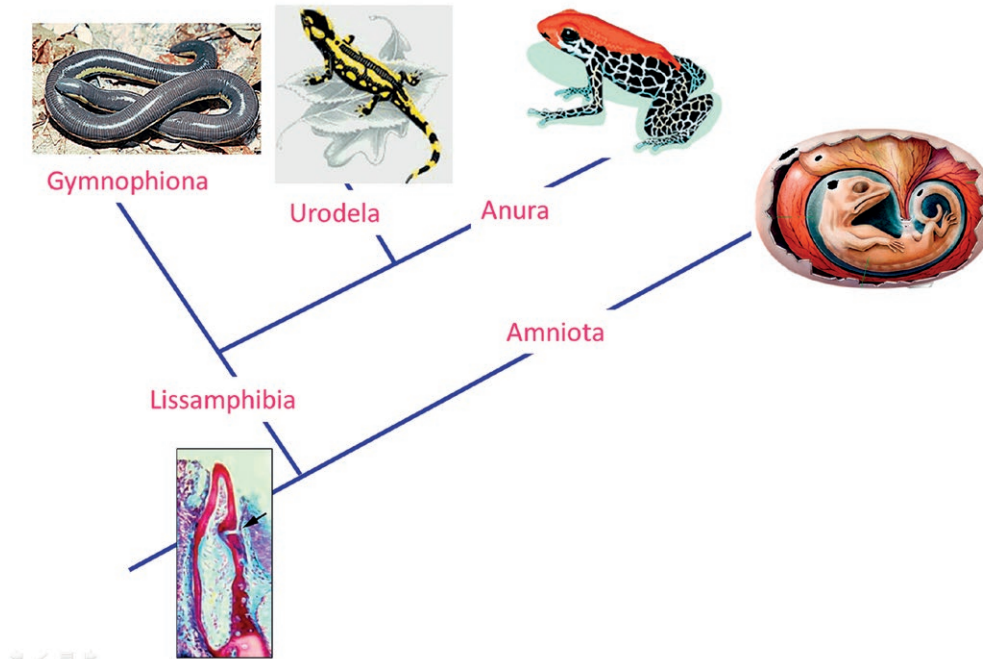


Figura 7. Relacions filogenètiques dels lisamfibis. A baix a l'esquerra, dent amb pedicel característic dels amfibis. A la dreta ou amniota.

Internacional per a la Conservació de la Natura (IUCN) va comunicar que les taxes d'extinció dels amfibis són, com a mínim 211 vegades més grans que la taxa d'extinció de fons i l'estimació puja fins a 25.000-45.000 vegades si també s'inclouen en l'anàlisi les espècies amenaçades (296) en perill crític (The IUCN Red List of Threatened Species, Version 2017). Les causes d'aquest declivi són variades i moltes actuen en conjunt essent la modificació i destrucció de l'hàbitat, la contaminació, les malalties i el canvi climàtic global els principals factors implicats.

Com podem veure, aquest grup té un risc de disminució de les seves poblacions així com de desaparició d'espècies molt alt. Però si atenem a la seva història evolutiva com hem vist abans, la dependència del medi aquàtic i de la humitat podria haver restringit la seva distribució mundial

i això no ha estat així. Ecològicament es poden tenir dues estratègies reproductives: o tenir molta descendència, la qual cosa comporta l'existència d'una gran mortalitat, o tenir poca descendència però amb una gran cura parental de tal manera que la supervivència dels nou nats augmenta molt fins assolir l'edat reproductora. Entre aquest dos extrems es pot establir un gradient més o menys acusat entre nombre de descendents i mortalitat associada. Generalment els organismes que són presa dels depredadors tendeixen a la primera estratègia i els mateixos depredadors, a la segona. En el món dels amfibis, la mortalitat larvària és molt gran, però ve compensada pel gran nombre d'ous que depositen (taula 1). Això és degut al fet que molts tenen fecundació externa i els nounats estan sotmesos a molts riscos i a una forta mortalitat. És a dir, la

Taula 1. Nombre d'ous per posta en diverses espècies d'amfibis de Catalunya. Quan la posta és fragmentada es proporciona el nombre d'ous per femella. En el cas del tòtil un mascle porta els ous de diverses femelles.

Nom comú	Nom científic	Posta	Posta per femella
Tòtil	<i>Alytes obstetricans</i>	180	60
Gripau comú	<i>Bufo spinosus</i>	15.000	
Tritó pirinenc	<i>Calotriton asper</i>	50	
Granota pintada	<i>Discoglossus pictus</i>	600	1.500
Gripau corredor	<i>Epidalea calamita</i>	55.000	
Reineta	<i>Hyla meridionalis</i>	20	650
Tritó alpi	<i>Ichthyosaura alpestris</i>	450	
Tritó ibèric	<i>Lissotriton boscai</i>	250	
Tritó palmat	<i>Lissotriton helveticus</i>	250	
Gripau d'esperons	<i>Pelobates cultripes</i>	6.000	
Granota de punts	<i>Pelodytes punctatus</i>	600	
Granota verda	<i>Pelophylax perezi</i>	600	7.000
Granota roja	<i>Rana temporaria</i>	400	2.000
Salamandra	<i>Salamandra salamandra</i>	70	
Tritó verd	<i>Triturus marmoratus</i>	400	



Figura 8. D'esquerra a dreta i de dalt a baix: capgròs d' *Alytes dickhilleni*, larves d' *Ichthyosaura alpestris*, *Ascaphus truei*, amplexus de *Calotriton asper*, *Eleutherodactylus coqui*, *Salamandra salamandra fastuosa*, *S.s. bernardezi*, *Ambystoma mexicanum* neotènic i *Siphonops annulatus* (Creative Commons i Wikimedia Commons).

femella fa la posta a l'aigua i el mascle la fecunda. Aquesta situació no sempre és així, Els gimnions tenen fecundació interna i poden depositar els ous en forats o en llocs humits a prop de punts d'aigua. Els urodels, com els gimnofions, també tenen fecundació interna, però molt particular. En general, el mascle deposita una massa gelatinosa, molt estructurada i, al cim d'aquesta massa es troben els espermatozous. Aquesta estructura s'anomena espermatòfor. Després fa uns moviments rituals i molt precisos amb la cua i les extremitats juntament amb desplaçaments pel fons de les basses, i arriba, segons les espècies, a una mena de dansa característica fins que atrau a la femella sobre l'espermatòfor que és capturat pels llavis de la cloaca i es produeix llavors la fecundació. Alguns, com pot ser el tritó pirinenc (*Calotriton asper*), els mascles capturen la femella amb la cua i la mantenen immòbil (fig. 8). Aquests comportaments estan lligats al fet que aquesta espècie viu en torrents de muntanya on el corrent sol ser fort. La metamorfosi dels urodels és menys dràstica que en els anurs. La larva sol ser carnívora, les brànquies són externes i els pulmons funcionen molt d'hora, encara que hi ha famílies d'urodels que no tenen pulmons i que respiren per la pell.

Estratègies reproductives

En els anurs, la reproducció comença amb vocalitzacions dels mascles que atrauen les femelles als llocs de posta. El cant és fort i ressona gràcies a unes expansions anomenades sacs vocals que poden ser expansions a ambdós costats de la boca o de la part inferior de la gola. El cicle biològic general comporta que de l'ou surti un capgròs (fig. 8). Als estadis inicials tenen brànquies externes però de seguida la paret del cos creix i delimita una cambra branquial. La cua està ben desenvolupada i serveix per a la natació. Conforme passa el temps el capgròs es desenvolupa. Primer ho fan les extremitats posteriors (contràriament a les larves d'urodels) i quan apareixen les anteriors ja s'està produint una reestructuració profunda del cos del capgròs que presenta un aspecte de granota o gripau juvenil amb cua. És el moment de finalització de la metamorfosi que culmina amb la reabsorció total de la cua. Els capgrossos són fonamentalment herbívors o detritívors encara que també hi ha espècies amb capgrossos carnívors. Hi ha espècies d'anurs que tenen fecundació interna. Dues d'aquestes espècies, molt característiques, es distribueixen per l'oest d'Amèrica del Nord. Es tracta de les granotes amb cua (As-

caphus truei, *A. montanus*). Presenten la cloaca molt desenvolupada que es desplaça a l'exterior tot formant una "cua" que s'utilitza per a transferir l'esperma a la femella (fig. 8).

Molt característica dels amfibis anurs és la seva manera d'aparellament en les espècies de fecundació externa. El mascle abraça la femella per alguna part del cos. L'abraçada rep el nom d'amplexus i es classifica en: axil-lar, quan el mascle abraça la femella per les axil·les (com ho fa, per exemple, el gripau comú [*Bufo spinosus*]); inguinal quan l'amplexus es produeix per la cintura pèlvica (p. ex. *Rhinoderma darwinii*); d'adherència quan el mascle, molt més petit que la femella queda adherit al seu dors mitjançant secrecions cutànies enganxoses; cloacal, quan els dos sexes se situen en direccions oposades i contacten les cloaques (p. ex. molts *Dendrobates*). Un amplexus singular el presenta *Nyctibatrachus humayuni*, un anur distribuït per l'oest de l'Índia. En aquesta espècie no hi ha amplexus, però sí un comportament de fregament sobre la femella fins que aquesta fa la posta i després el mascle fecunda el ous fregant-se altra vegada contra la posta (de vegades, aquest comportament s'anomena amplexus "a cavall" (fig. 9).

La supervivència moltes vegades ha implicat la necessitat d'independitzar-se del medi aquàtic (Wells, 2007). Ja hem vist que el cicle bifàsic (aigua-terra) dels amfibis és un tret definitori d'aquest grup. Malgrat aquest tret general trobem moltes espècies que poden tenir independència

de l'aigua més o menys acusada. Hi ha espècies que han assolit el viviparisme. En aquestes espècies els ous fecundats romanen en els oviductes de les femelles i es desenvolupen en el seu interior. Els embrions s'alimenten del vitel de l'ou. En les salamandres (*Salamandra salamandra*) les femelles tenen un "part" en el qual s'alliberen a l'aigua larves amb brànquies que continuen el seu desenvolupament en les basses o rierols fins que metamorfosen en juvenils terrestres. Altres amfibis presenten desenvolupament directe. Aquestes espècies no passen per un estadi larvari de vida lliure sinó que tot el desenvolupament es fa dins l'ou. Quan arriba el moment de l'eclosió surt un juvenil (p. ex. *Eleutherodactylus coqui* de Cuba [fig. 8], en la qual el mascle transfereix aigua als embrions que s'estan desenvolupant i *Pristimantis gaigei* de Meso-Amèrica i Colòmbia).

Un cas extraordinari el presenten algunes poblacions de *Salamandra salamandra*. La població càntabra (*S. s. bernardezi*) i la que habita al sud-est dels Pirineus (*S. s. fastuosa*), exhibeixen una estratègia ben diferent. Retenen les larves en el seu interior fins a la seva completa metamorfosi i, finalment, alliberen exemplars subadults totalment desenvolupats: són organismes vivípar. Encara que en cap moment la mare transfereix a les larves substàncies nutritives, les larves que es troben als oviductes s'alimenten, en primera instància d'ous no fecundats que es troben al mateix oviducte. Aquestes larves desenvolupen molt ràpidament mandíbules que els permeten ingerir larves menys



Figura 9. Els diferents tipus d'amplexus en els amfibis anurs. D'esquerra a dreta i de dalt a baix: axil-lar, cefàlic, d'adherència, cloacal, inguinal i a cavall.



Figura 10. D'esquerra a dreta i de dalt a baix: *Phyllomedusa bicolor*, *Engystomops pustulosus*, *Alytes obstetricans*, *Pipa americana*, *Flectonotus fissilis*, *Gastrotheca estictopleura*, *Dendrobates pumilio*, *Rhinoderma darwinii*, *Ambystoma tigrinum* (Creative Commons i Wikimedia Commons).

desenvolupades que no s'han pogut alimentar amb els òvuls i que són més petites. D'aquesta manera, el canibalisme intrauterí proporciona l'aliment (energia) necessari per finalitzar el desenvolupament larvari. En aquestes poblacions aïllades, el viviparisme va sorgir potser com a conseqüència de l'escassetat de zones humides on alliberar les larves (Buckley *et al.*, 2007).

Quan els hàbitats aquàtics es troben envoltats de terra hostil amb dificultat per a la vida dels amfibis alguns urodels han patit un procés anomenat pedomorfosi o neotènia, que consisteix en conservar una morfologia juvenil (somàtica, en aquest cas larvària, amb brànquies), però amb una maduració de les gònades que correspon a un individu adult. En aquests casos tenim un organisme que es reproduïx essent una larva. Així, per mitjà del retard en el desenvolupament de les estructures somàtiques, la neotènia possibilita que l'organisme "fugui" de les seves formes adultes altament especialitzades i torni a la labilitat del jove, tot preparant-se per a noves direccions evolutives (Gould, 1977). El cas més conegut és el de l'axolotl (*Ambystoma mexicanum*) (fig. 8). En altres espècies existeix una neotènia facultativa o es poden trobar poblacions neotèniques en llocs específics.

Un altre aspecte lligat a augmentar la supervivència de les larves i evitar la depredació és la cura parental. En el cas dels gimnofions, que popularment són coneguts com cecilies (cegues) ja que tenen ulls rudimentaris, atrofiats o coberts per la pell. Encara que la majoria són ovíparas amb larves nedadores hi ha espècies ovovivíparas amb desenvolupament intrauterí en les quals les larves s'alimenten de secrecions intrauterines que funcionen com una mena de "llet". Algunes envolten la posta amb el seu cos i la protegeixen. La cecília de Kenya, *Boulengerula taitana* presenta una característica interessant. Vigila els ous i, quan les larves eclosionen, la mare desenvolupa una pell gruixuda i nutritiva que els joves mengen. Aquest comportament també es troba en l'espècie sud-americana *Siphonops annulatus* (fig. 8). Les salamandres gegants de la Xina i el Japó també tenen cura dels seus ous.

La vigilància dels ous també es troba als amfibis anurs. Per exemple, *Phyllomedusa bicolor* diposita els ous sobre una fulla (fig. 10), de vegades enrotllada sobre si mateixa que penja sobre un punt d'aigua. Els ous són vigilats dels possibles perills que poden afectar la posta. Els capgrossos, quan eclosionen rellisquen fins al final de la fulla i cauen a l'aigua que es troba a sota. D'aquesta manera s'augmenta la supervivència dels ous.

Altres espècies d'anurs, durant l'amplexus, el mascle bat l'aigua i barreja unes secrecions mucoses formant un niu d'escuma on es troben els ous. Aquesta escuma solidifica en la part externa i protegeix els ous de la possible dessecació dels punts d'aigua i els permet protegir-se dels depredadors. La granota americana (des de Mèxic fins a Colòmbia) *Engystomops pustulosus* n'és un exemple (fig. 10).

Un cas molt proper és el tòtil (*Alytes obstetricans*). En aquest cas l'amplexus és terrestre el mascle, situat sobre la femella, actua d'obstetra obrint amb les potes posteriors la cloaca de la femella, i facilita així la posta dels ous. Conforme van sortint el mascle els enrotlla en les potes posteriors. Durant tot el desenvolupament el mascle transporta la posta i la mulla regularment fins que els capgrossos estan llestos per sortir, el tòtil s'apropa a l'aigua i allibera la posta (fig. 10).

La granota sud-americana (*Pipa pipa*), amfibi molt aquàtic presenta un desenvolupament directe sense fase larvària que comporta un sorprenent comportament reproductor. La femella porta els ous sobre l'esquena en unes petites depressions adherits mercès a una secreció de la cloaca. Els ous s'enfonsen dins la pell. La cua del capgròs en desenvolupament capta oxigen. Al cap d'unes setmanes els juvenils s'obren pas a través de la pell i comencen a viure lliurement (fig. 10).

Mols anurs tropicals transporten els ous sobre el seu cos. Per exemple, *Flectonotus fissilis* sobre l'esquena dins d'una espècie de bossa obrerta. Les granotes tropicals anomenades granotes marsupials (gènere *Gastrotheca*) ho fan dins d'una bossa tancada que s'obre sobre la cloaca (fig. 10). Moltes vegades els ous es transporten fins l'eclosió de les larves encara que algunes espècies transporten fins i tot els juvenils com ho fa *Hemiphractus fasciatus* que presenta ous de desenvolupament directe.

Molt coneguts són els anurs de la família dels dendrobàtids (*Dendrobates imitator*, *D. pumilio*, *Phyllobates terribilis* i molts més; fig. 10). Són granotes que tenen secrecions verinoses, algunes emprades pels nadius sud-americans per enverinar les seves fletxes utilitzades per caçar (d'aquí prové el nom anglès: *poison dart frogs*). Els capgrossos s'adhereixen gràcies a la mucositat de la pell a l'esquena dels seus pares (mascle o la femella (depenent de l'espècie) i són transportats fins als tolls d'aigua a terra o bé en els que es troben dins de plantes epífites (bromèlies). Algunes espècies vigilen els capgrossos i els proporcionen aliment mitjançant l'emissió d'òvuls sense fecundar que són menjats per les larves.

Un altre cas de cura parental sorprenent és el de les dues espècies granotes del gènere *Rhinoderma* (fig. 10). Després de l'amplexus la femella diposita a terra uns 30 i 40 ous. Els mascles esperen fins al moment en el qual els embrions donen els primers senyals de moviment i s'introdueixen els ous a la boca, i arriben als sacs vocals, que

són molt grans, on romanen fins que eclosionen i es desenvolupen fins la seva metamorfosi. En aquest moment abandonen la boca del seu progenitor per una obertura situada per sota de la llengua. Realment, "vomiten" els seus fills.

Però el cas més sorprenent és el de les dues espècies de gripauets del gènere *Rheobatrachus*. Aquestes espècies, malauradament extintes, es distribuïen en unes àrees molt restrictives de l'est australià. Aquestes granotes tenien un comportament que recordava al de *Rhinoderma*, però en aquest cas era la femella la qui s'empassava els ous. *Rheobatrachus* era l'únic gènere animal conegut que incubava els ous dins l'estómac gràcies a la desconexió del sistema enzimàtic utilitzat per a la digestió. La gelatina dels ous i els capgrossos segreguen prostaglandines que impedeixen la secreció àcida de l'estómac. Quan els juvenils estaven formats completament sortien a l'exterior per la boca.

Dins de totes aquestes adaptacions fruit de processos evolutius relacionats directament amb la reproducció i la perpetuació de les espècies s'han seleccionats alguns sistemes reproductors compartits amb altres grups, fonamentalment peixos que són una mostra de com l'evolució pot conduir a adaptacions importants que permeten no només sobreviure en ambients més difícils sinó a noves entitats o llinatges d'organismes que romanen con entitats evolutives (Beatty, 1964). Un d'ells és la ginogènesi que consisteix en llinatges formats únicament per femelles (generalment amb una dotació genètica de més, o sigui triploides), l'òvul necessita l'activació per part d'un espermatozoide (encara que només actua d'estímul) per començar a dividir-se i desenvolupar-se. Abans, la cèl·lula germinal ha de duplicar el seu material genètic mitjançant un procés de endomitosis per evitar la formació de zigots haploides (amb la meitat d'informació genètica) inviàbles. A la llarga, la manca de recombinació genètica pot passar factura als individus. Un exemple interessant es pot trobar en els axolots *Ambystoma platyneum* és un complex híbrid triploide que té dos genomes de *A. laterale* i un de *A. jeffersonianum*. *A. texanum*, *A. barbouri* i *A. tigrinum* també tenen poblacions híbrides ginogenètiques. Generalment les poblacions estan constituïdes per individus híbrids (i no híbrids) que es reproduïen clonalment però que necessiten l'esperma d'una espècie parental per poder fer-ho. Aquests llinatges unisexuals de salamandres tenen la capacitat d'incorporar ocasionalment el genoma sencer dels mascles de les espècies que formen el complex (fig. 10).

Per últim, existeix un sistema reproductor diferent de l'anterior que rep el nom d'híbridogènesi (Ragghianti *et al.*, 2007). Com el cas anterior les poblacions són híbrides i compartides amb una de les espècies parentals. Generalment, un híbrid és estèril. En el cas de l'híbridogènesi no és així. L'híbrid té dos genomes de dues espècies diferents (A i B). En el moment de la formació dels

òvuls, aquest híbrid exclou la dotació genètica de l'espècie amb la qual està convivint, per exemple l'A. Així tots els òvuls tenen la dotació genètica de l'espècie B. Quan l'híbrid es reproduïx amb un mascle A torna a generar un híbrid AB. Diem que està "robant" genoma de l'espècie A. Per aquesta raó aquest sistema es diu Klepton (que vol dir literalment "robar"). Així un híbrid es perpetua com híbrid al llarg de les successives generacions mitjançant una reproducció hemiclinal, i no clonal com la ginogènesi. De fet la granota verda que va descriure Linné com *Rana esculenta* és de fet un híbrid de dues espècies *Pelophylax* (= *Rana*) *lessonae* i *P. ridibundus*.

Ens podem preguntar per què es mantenen aquests sistemes a la natura? Cal tenir en compte que un híbrid gairebé sempre és més resistent a diverses condicions que les espècies parentals, a més sobreviurà si resisteix les condicions externes d'una manera efectiva. Si la combinació genòmica és adient, una reproducció clonal o hemiclinal serà seleccionada, però si les condicions varien aquesta manca de variabilitat genètica (sobretot en la ginogènesi) pot no ser adequada i els híbrids tindrien més dificultat per a la supervivència, però mentrestant...

A Catalunya tenim un sistema hibridogenètic que comporta la granota verda comuna *Pelophylax perezi* i l'híbrid *Pelophylax* Klepton *grafi* que porta els genomes de *P. perezi* i de *P. ridibundus*.

Tots aquests sistemes que proporcionen un ventall de possibilitats reproductores han permès que la biodiversitat d'amfibis sigui molt elevada i confereixen una gran supervivència de les espècies, que s'han anant perpetuant fins a l'actualitat. Els amfibis són un tresor evolutiu i una mostra vivent de la història de la vida. I alguns grups porten saltant o desplaçant-se sobre la terra des del temps dels dinosaures. Mereixen tot el nostre respecte!

Bibliografia

- Beatty, R.A. 1964. Gynogenesis in vertebrates: fertilization by genetically inactivated spermatozoa. A: Carlson, W.D. i Gassner, F.X. (eds.), *Proceedings of the International Symposium on Effects of Ionizing Radiation on the Reproductive System*. Fort Collins, Colorado, 1962, pp. 229-238.
- Blaustein, A.R. i Wake, D.B. 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 203-204.
DOI: [10.1016/0169-5347\(90\)90129-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90129-2)
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-París, M. i Wake, M.H. 2007. Heterochrony, cannibalism, and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution & Development*, 9: 105-115
DOI: [10.1111/j.1525-142X.2006.00141.x](https://doi.org/10.1111/j.1525-142X.2006.00141.x)
- Clack, J.A. 2009. The fin to limb transition: new data, interpretations, and hypotheses from paleontology and developmental biology. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37: 163-179.
DOI: [10.1146/annurev.earth.36.031207.124146](https://doi.org/10.1146/annurev.earth.36.031207.124146)
- Daeschler, E.B., Shubin N.H. i Jenkins, Jr., F.A. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature*, 440: 757-763.
DOI: [10.1038/nature04639](https://doi.org/10.1038/nature04639)
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of the favored races in the struggle for life*. Londres, J. Murray.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- IUCN, 2017. Red List of Threatened Species.
<http://www.iucnredlist.org/initiatives/amphibians>
- Linné, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae*. Editio decima, reformata. Stockholm.
- McCallum, M.L. 2007. Amphibian decline or extinction? Current declines dwarf background extinction rate. *Journal of Herpetology*, 41(3): 483-491.
DOI: [10.1670/0022-1511\(2007\)41\[483:ADOECD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2007)41[483:ADOECD]2.0.CO;2)
- Shubin N.H. *Your inner fish*. Panteon books, New York.
- Vargas, P. i Zardoya, R. 2012. *El Árbol de la Vida: sistemática y evolución de seres vivos*. Pablo Vargas i Rafael Zardoya (eds.), Madrid.
- Wells, K.D. 2007. *The ecology and behavior of amphibians*. The University Chicago Press, Chicago and London .
DOI: [10.7208/chicago/9780226893334.001.0001](https://doi.org/10.7208/chicago/9780226893334.001.0001)