

De salamandras

su desarrollo y evolución

Texto y fotos



David
Buckley



Mario
García-París



¿Te gusta pasear por un bosque las noches de lluvia? ¿Sueles asomarte a los pilones y abrevaderos de los pueblos que visitas? ¿Te entretienes en mirar bajo los troncos caídos y piedras cuando paseas por el campo? Si es así, seguro que más de una vez te has encontrado, junto a otros muchos animales fascinantes, con alguna salamandra.

El término salamandra se utiliza informalmente para hablar de los anfibios urodelos o con cola (Caudata), que junto a las ranas y sapos (Anura) y los menos conocidos anfibios ápodos, las cecilias (Gymnophiona), forman los tres órdenes de anfibios modernos. Dentro de las salamandras, además, reconocemos un grupo de urodelos con una tendencia a la vida acuática más acusada, los tritones. Se conocen alrededor de 665 especies de salamandras y tritones actuales (Amphibiaweb) que clasificamos en 10 familias. La diversidad de especies fósiles es también significativa (LISANFOS), conociéndose especies de hace más de 160 millones de años.

Las salamandras no constituyen el grupo de anfibios más numeroso (hay más de 6400 especies de anuros), pero su diversidad es sorprendente. Por ejemplo, algunas especies de salamandras no

“Las salamandras no constituyen el grupo de anfibios más numeroso pero su diversidad es sorprendente. Algunas especies no sobrepasan los 40 mm mientras que otras llegan a medir más de metro y medio y pesar más de 30 kg”

sobrepasan los 40 milímetros (salamandras del género *Thorius*), mientras que otras llegan a medir más de metro y medio y pesar más de 30 kg (las salamandras gigantes japonesas y chinas, género *Andrias*). Encontramos salamandras en muchos nichos diferentes, desde el nivel del mar a más de 3500-4000m. Pero hablando de diversidad, lo que más destaca es su va-

riabilidad en modos de reproducción y de desarrollo. Si pensamos en cómo se reproducen los anfibios, en seguida nos viene a la mente el ciclo típico ‘bifásico’ de ranas y sapos, en el que el macho y la hembra adultos se aparean en una cópula o amplexo. Durante el amplexo, la hembra libera sus huevos y el macho sus espermatozoides. Los huevos se fecundan quedan-



Ejemplares de salamandras que representan las especies de menor y mayor tamaño respectivamente dentro de la familia Plethodontidae. A) Representante del género *Thorius*, que con apenas unos centímetros se encuentra entre los ejemplares más pequeños conocidos, y B) *Pseudoeurycea sierraoccidentalis*, que junto con *P. belli*, *P. gigantea* y *P. maxima* representan las especies más grandes de la familia



Una de las salamandras de mayor tamaño conocido, *Cryptobranchus alleganiensis*, salamandra gigante americana relacionada con las japonesas y chinas del género *Andrias*. Estos ejemplares llegan a medir más de 70 cm.

do normalmente en el agua, protegidos entre la vegetación o aglutinados en masas gelatinosas. Una vez completado el desarrollo embrionario, de cada huevo eclosiona una pequeña larva o renacuajo acuático, con branquias para la respiración, que pasa un tiempo en el agua alimentándose y preparándose para la metamorfosis. La metamorfosis implica un cambio drástico en la forma del renacuajo y en su fisiología, permitiéndole abandonar el medio acuático e iniciar como juvenil la fase terrestre del ciclo. Este ciclo anfibio, sin embargo, se ha modificado repetidas veces en las salamandras, desembocando en espectaculares adaptaciones.

Para empezar, en el 90% de las especies de salamandras la fecundación de los huevos ocurre dentro de las hembras (fecundación interna). Los machos de estas especies organizan sus espermatozoides en pequeñas bolsas (espermátóforos) que depositan en el suelo para que las hembras los absorban con los labios de la cloaca durante la cópula. El esperma queda almacenado en unas 'espermatecas', en algunos casos durante meses o incluso más de un año. Cuando los huevos están maduros y listos, se produce la ovulación y fecundación de los huevos dentro de los oviductos maternos. La fecundación interna conlleva, por tanto, el separar el momen-



Pequeño embrión de salamandra común, *Salamandra atra*, después de 19 días de desarrollo. En este estado, los embriones eclosionados se mueven libremente en los úteros maternos

to de la cópula con el de la fecundación, con grandes consecuencias tanto fisiológicas, como ecológicas y evolutivas. Por ejemplo, la fecundación interna ha permitido que un grupo de salamandras desarrollen un modo de reproducción vivíparo, algo bastante inusual en anfibios (sólo se conocen unas seis especies de anuros vivíparos, aunque se piensa que el 15% de las cecílias presentarían este modo de reproducción). La reproducción vivípara implica que las hembras guardan los huevos fecundados en su interior y que los embriones completan todo su desarrollo dentro de las madres. Una vez completado, las madres paren pequeños juveniles terrestres ya metamorfoseados. Este tipo de reproducción ocurre, por ejemplo en la salamandra alpina, *Salamandra atra*, con gestaciones que llegan a durar entre tres y cinco años. Las hembras de esta especie secretan una especie de 'leche' nutritiva en



La fecundación interna junto con procesos de retención oviductal permiten la aparición de fenómenos heterocrónicos que conducen a un modo de reproducción vivíparo. En la imagen, *S. salamandra bernardezi* pariendo la segunda de sus crías.

una zona específica de sus úteros que va a servir como aporte extra de nutrientes para que los embriones completen su desarrollo. Otro caso singular es el de la salamandra común, *Salamandra atra*, presente en la Península Ibérica. La reproducción vivípara ha evolucionado en algunos linajes del norte peninsular. En este caso, las gestaciones son más cortas y las hembras no secretan ninguna sustancia nutritiva. Para completar su desarrollo, los embriones aceleran su desarrollo dentro de los úteros maternos, en especial los órganos y estructuras relacionados con la alimentación. Estas alteraciones de las secuencias del desarrollo, con estructuras que se desarrollan antes o después de lo normal, se conocen como heterocronías. En este caso, el desarrollo precoz heterocrónico de las



El desarrollo precoz de los órganos relacionados con la alimentación permiten al embrión de la salamandra común alimentarse de los huevos no fecundados, e incluso de otros embriones, dentro del útero materno.

estructuras ligadas a la alimentación permite a los embriones alimentarse de los huevos no fecundados y otros embriones que se encuentran en los úteros maternos. Estos fenómenos de canibalismo intrauterino son característicos de la salamandra común pero también se han visto en otros grupos de animales vivíparos (en algunos tiburones, por ejemplo)

El ciclo bifásico también se ha alterado de manera más drástica en otros grupos de sala-



Otro tipo de alteración en el desarrollo de las salamandras ocurre en el caso de los ajolotes (género *Ambystoma*) en los que, al carecer de metamorfosis, la madurez sexual se alcanza en forma de larva. En la foto un ejemplar de *Ambystoma tigrinum*.

mandras. De sobra conocidos son los famosos ajolotes (*Ambystoma mexicanum*), las salamandras mexicanas que nunca llegan a metamorfosearse, alcanzando la madurez sexual en forma de larvas. Este fenómeno, denominado pedomorfosis, se produce por una alteración decisiva durante el desarrollo: el desarrollo de órganos y tejidos del cuerpo, somáticos, que deberían transformarse para dar lugar a las estructuras adultas adaptadas a la vida terrestre se frena comparado con el desarrollo de los tejidos implicados en la reproducción. Los individuos

“La fecundación interna, que conlleva el separar el momento de la cópula con el de la fecundación, ha permitido que un grupo de salamandras desarrollen un modo de reproducción vivíparo, algo bastante inusual en anfibios”



Eurycea bislineata, habitante de zonas de bosques templados, así como cursos de agua dulce, e incluso zonas urbanas. Como otros plelodóntidos, carecen de pulmones, por lo que la respiración se realiza a través de la piel. Su fecundación es interna y en muchos casos las madres de *Eurycea* quedan al cuidado de las puestas hasta la eclosión de las larvas.

nunca alcanzan la metamorfosis, pero sí alcanzan la madurez sexual. El proceso se conoce como neotenia y junto a la progénesis (fenómeno contrario, aceleración del desarrollo de las gónadas en relación a los tejidos somáticos) son los dos procesos de alteración en la secuencia de los

procesos de desarrollo (heterocronías) que dan lugar a la pedomorfosis. La pedomorfosis no es exclusiva de los ajolotes y ocurre en muchas especies diferentes de salamandras. En estos casos, la fase terrestre del ciclo anfibio queda totalmente eliminada.



Ensatina eschscholtzi platensis. Plelodóntido de los bosques de coníferas y robles americanos. El cuidado parental de los huevos abarca toda la duración de su desarrollo, que al ser directo, es decir concluye con la eclosión de pequeñas salamandritas terrestres, tarda muchos meses en completarse. Durante todo este tiempo la madre permanece junto a los huevos, proporcionándoles protección gracias a las secreciones de su piel.

Otra modificación distinta ocurre en las salamandras de la familia Plethodontidae. Estas salamandras se caracterizan, entre otras cosas, por carecer de pulmones en su fase adulta, por lo que su respiración se produce exclusivamente a través de la piel. Además, los plelodóntidos presentan un tipo de desarrollo que denominamos directo. Después del amplexo y la fecundación interna de los huevos, las hembras depositan los huevos en tierra, normalmente semi-enterrados u ocultos bajo troncos. En muchos casos, las madres se quedan junto a sus puestas, protegiéndolas de depredadores y dándoles protección contra patógenos gracias a las secreciones anti-

fúngicas y bactericidas de su piel. De los huevos eclosionan juveniles terrestres. En este caso, la fase larvaria acuática se suprime completamente. Los pletodóntidos tienen una independencia del agua que no es común en anfibios y que les ha permitido explotar nichos ecológicos poco habituales como árboles o plantas epífitas (bromelias, por ejemplo).

“Las salamandras son auténticas joyas de la evolución que llevan campeando por estos lares desde hace millones de años y que nos estamos encargando de hacer desaparecer a un ritmo escalofriante”

En los ejemplos anteriores, las alteraciones de los ciclos de desarrollo han tenido grandes repercusiones tanto en la ecología de las especies como en sus patrones de diversificación y evolución. Decíamos que las salamandras constituyen un grupo muy diverso, pero toda esa diversidad se distribuye de una forma muy heterogénea entre las 10 familias de salamandras, así como geográficamente. Por ejemplo, la familia Plethodontidae reúne a más de 440 especies (más de dos tercios de todas las salamandras que se conocen), todas ellas con desarrollo directo. Los pletodóntidos

son casi exclusivos del nuevo mundo y son los únicos que han colonizado el trópico. Las únicas excepciones son ocho especies del género *Hydromantes* que viven en Europa y una especie asiática (*Karsenia koreana*). La familia Salamandridae, euroasiática salvo dos géneros norteamericanos, presenta dos grupos bien diferenciados: los tritones (87 especies) y las que a veces se conocen como “verdaderas salamandras” (18 especies), 12-14 de las cuales son vivíparas.

La familia Hynobiidae (60 especies) se encontraría exclusivamente en Asia. Y hay otras familias norteamericanas, como las ‘sirenas’ (Sirenidae) y Amphiumidae que tan solo incluyen tres o cuatro especies de salamandras cada una, con una morfología muy derivada y adaptadas a la vida en zonas pantanosas. Las salamandras han sido históricamente, y continúan siendo, un grupo excepcional para estudiar el cómo, cuándo, dónde



Tritón de la especie *Notophthalmus viridescens*, con una gran distribución americana, desde el Sur de Canadá hasta el sureste de los Estados Unidos. Los tritones pertenecen a la familia Salamandridae, pero se diferencian de las salamandras típicas por presentar la cola comprimida lateralmente y tener hábitos más acuáticos en general.

y el porqué de las diferencias en patrones de diversidad que vemos entre grupos de organismos. Un grupo fascinante para cualquiera interesado en evolución.

¿Decías que nunca te habías paseado por un bosque una noche de lluvia o niebla, que nunca se te había ocurrido rebuscar entre la vegetación de un pilón o debajo de los troncos caídos mientras

paseas por el campo? Pues no dudes en hacerlo en cuanto tengas ocasión. Además de disfrutar con una fauna impresionante y de inmensa belleza, podrás verte cara a cara con una de estas salamandras, auténticas joyas de la evolución que llevan campeando por estos lares desde hace millones de años y que nos estamos encargando de hacer desaparecer a un ritmo escalofriante. **NM**