

Forma, tamaño y tiempo en la ontogenia de Anfibios y Reptiles

Marissa Fabrezi¹, Silvia Inés Quinzio¹, Julio César Cruz¹, Mariana Chuliver Pereyra¹, Adriana Manzano², Virginia Abdala^{3,4}, María Laura Ponsa⁵, Yanina Prieto², Javier Goldberg¹

¹ Instituto de Bio y Geociencias del NOA (CONICET). CCT-Salta. 9 de julio 14. Rosario de Lerma-4405, Salta, República Argentina.

² Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción. Diamante-3205, Entre Ríos. República Argentina.

³ Instituto de Biodiversidad Neotropical (CONICET-UNT). CCT-Tucumán. Horco Molle sin número. Yerba Buena 4105. República Argentina.

⁴ Cátedra de Biología General, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Miguel Lillo 205. San Miguel de Tucumán-4000, Tucumán, República Argentina.

⁵ Unidad Ejecutora Lillo (CONICET-FML). CCT- Tucumán. Miguel Lillo 251. San Miguel de Tucumán-4000, Tucumán, República Argentina.

Recibido: 29 Septiembre 2016

Revisado: 5 Mayo 2017

Aceptado: 17 Junio 2017

Editor Asociado: D. Buckley

ABSTRACT

Forms, size and time in ontogeny of Amphibians and Reptiles. In the life of an organism (ontogeny), phenotypic changes happen throughout the time. This contribution is a review of: a) terms and definitions used in studies of the ontogeny, b) the importance to distinguish between shape variation (development) and size variation (growth); and c) the need to consider the real time (age) in which the ontogeny takes place. Based on available information about the ontogeny among tetrapods with emphasis in anurans and nonavian sauropsids, it is outlined the need to increase the information about the ontogeny for comparative studies. We denote the relevancy to get tables of development to identify ontogenetic variation, the study of three fundamental components of ontogenies (it forms - size-time), and the processes that the age organizes (development and growth) to contribute the paradigm of the Evolution of the Development.

Key words: Development; Growth; Age; Life cycle; Tetrapods.

RESUMEN

En la vida de un organismo (ontogenia) suceden cambios fenotípicos a lo largo del tiempo. Esta contribución es una revisión de: a) términos y definiciones usados en estudios de la ontogenia, b) la importancia de distinguir entre la variación de la forma (desarrollo) y del tamaño (crecimiento); y c) la necesidad de considerar el tiempo real (edad) en el que se organiza la ontogenia. Sobre la base de información disponible de la ontogenia en tetrápodos con énfasis en anuros y saurópsidos no avianos, se destaca la necesidad de incrementar la información sobre la ontogenia para estudios comparados. Enfatizamos en la relevancia y pertinencia de contar con tablas de desarrollo donde se describa la variación en trayectorias ontogenéticas y el estudio de los tres componentes fundamentales de las ontogenias (forma-tamaño-tiempo) y los procesos que la edad organiza (desarrollo y crecimiento) para avanzar en el paradigma de la Evolución del Desarrollo.

Palabras claves: Desarrollo; Crecimiento; Edad; Ciclo de vida; Tetrápodos.

Introducción

El estudio de la forma animal implica asumir una serie de premisas: 1) la forma animal resulta de la integración de diversos componentes (células

organizadas, órganos y tejidos) que tienen roles individuales; 2) la forma animal tiene una naturaleza dinámica con cambios a lo largo del tiempo (diferen-

ciación); 3) la forma animal tiene condicionamientos que responden a leyes físicas que definen su tamaño en el tiempo (crecimiento); 4) la forma animal tiene la capacidad de realizar una función que resulta de la integración de las partes que la componen en una secuencia temporal definida, es decir que la combinación dinámica de la forma y el tamaño ajusta funciones en el tiempo que tienen consecuencias evolutivas (Alberch *et al.*, 1979).

Durante la embriogenia, se producen tres procesos que afectan a la forma inicial: crecimiento, morfogénesis y diferenciación (Maienschein, 2007). El crecimiento es un proceso que involucra multiplicación celular y posibilita la morfogénesis y la diferenciación (Fig. 1). Las células involucradas en el crecimiento interactúan entre ellas y migran, en un proceso que se denomina morfogénesis, para luego diferenciarse en el momento en que llegan a destino. Sin embargo, y a pesar de que mucho se ha investigado sobre los cambios de forma y tamaño que ocurren durante la embriogenia, es necesario enfatizar que la comprensión de la evolución de la forma animal requiere una visión integrada de su variación en toda la ontogenia.

La ontogenia implica cambios de forma y tamaño que ocurren en la vida de un organismo (edades) desde la fertilización (de Beer, 1940). Corresponde a una trayectoria unidireccional que tiene un comienzo y un final y puede ser analizada como la suma de las trayectorias de los diversos componentes (células organizadas, tejidos y órganos) de la forma. La forma/tamaño de cada componente tiene una secuencia temporal y espacial ordenada, cuyas variaciones interespecíficas son detectadas mediante el análisis comparado (Arthur, 2004). Estas variaciones pueden generarse por 1) alteraciones en los tiempos absolutos de desarrollo (heterocronía), 2) cambios en la secuencia espaciotemporal (*repat-terning*) o espacial (heterotopía), 3) variación en la cantidad de desarrollo o heterometría, y 4) aparición de novedades morfológicas (heterotipia).

Durante mucho tiempo la Anatomía Comparada ha trabajado la forma y el tamaño como atributos estáticos que definen un taxón mientras que la Embriología ha restringido la variación de la forma y el tamaño animal a los cambios iniciales en el desarrollo de taxones modelo. Este hecho ha subestimado la importancia de la variación de la ontogenia en la evolución de los distintos linajes animales. Esta situación comenzó a cambiar al surgir un nuevo paradigma en las Ciencias Biológicas, conocido como

Evo-Devo (Evolución del Desarrollo), que intenta comprender de manera integral la evolución de los fenotipos (Müller, 2007).

En este contexto, coincidimos en la necesidad de recuperar el valor del estudio de la forma animal sin perder de vista que es el resultado de las combinaciones entre procesos de desarrollo y crecimiento en el tiempo y su expresión funcional tanto intrínseca como extrínseca. Para ello realizamos una revisión de términos ampliamente usados en estudios

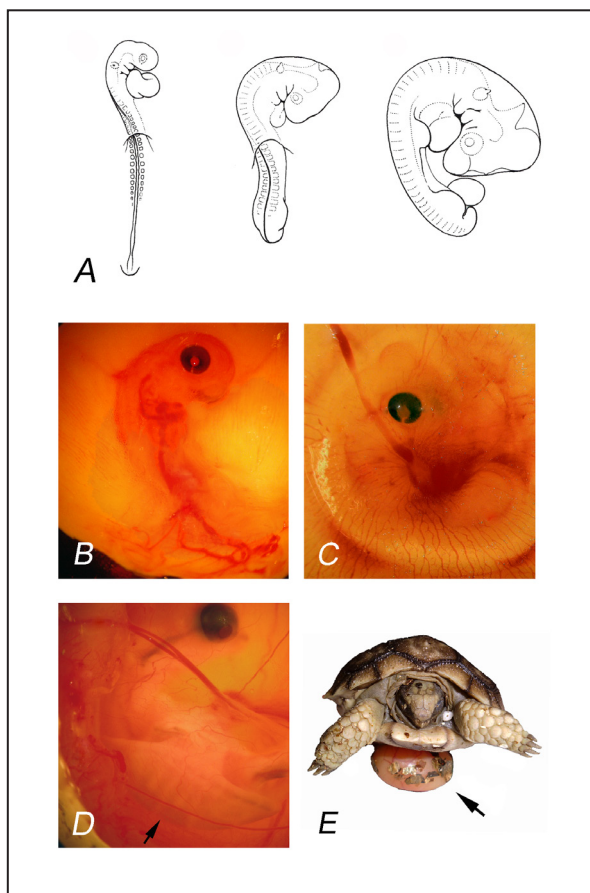


Figura 1. Crecimiento y diferenciación. A. Los esquemas representan estadios embrionarios en un ave que implican crecimiento y cambios de forma que afectan el eje anteroposterior del cuerpo: flexión craneal, flexión cervical y flexión del tronco. B-D. Estadios del desarrollo en la tortuga *Phrynops hilarii*. B. Embrión con flexión craneal y cervical. C. Embrión en el que ya se produjo la flexión del tronco. D. Embrión en el que la diferenciación del caparazón se encuentra avanzado. La flecha señala el caparazón. E. Individuo en el momento de la eclosión. En los embriones de saurópsidos, la fertilización y los estadios iniciales de clivaje y morfogénesis (organización de hojas embrionarias) pueden ocurrir en el oviducto antes de que el embrión quede aislado por la cáscara del huevo. El desarrollo embrionario ocurre dentro de los límites de la cáscara y allí el embrión crece y sus órganos y sistemas se diferencian. El aumento de tamaño del embrión ocurre a expensas de la conversión de la masa y energía provista por el vitelo o yema. La flecha señala los remanentes de vitelo.

comparados cuyos significados, a pesar de resultar familiares, han sido usados de manera ambigua o poco precisa. Discutimos ejemplos de nuestras investigaciones y enfatizamos sobre la necesidad de reconocer y delimitar puntos de referencia (eventos) y segmentos (etapas o períodos) en las trayectorias que nos permitan uniformizar criterios para realizar comparaciones entre ontogenias. Nuestro objetivo es despertar el interés por el estudio de la forma animal no como una instantánea o fotografía sino como una secuencia de fenotipos en el tiempo cuya consecuencia es el proceso de evolución animal.

Conceptos claves en el estudio de la ontogenia

Eventos claves en una trayectoria ontogenética: la ontogenia transcurre en un tiempo finito comprendido entre un momento inicial y un momento final. Entre ellos, existen etapas o períodos delimitados por eventos muy claros y definidos. Estos (eventos y etapas) se utilizan en la comparación de la ontogenia de la mayoría de los grupos animales. Bajo esta

concepción, los eventos más importantes de una trayectoria son la fertilización, eclosión, madurez sexual y muerte y las etapas que delimitan son la embrionaria, juventud y adultez (Fig. 2A). En el caso del ciclo de vida complejo o bifásico, la etapa larval sucede a la embrionaria y existen diferentes interpretaciones sobre el evento que correspondería a la eclosión (Fig. 2B).

La *fertilización* ocurre cuando dos células sexuales y haploides (gametas) se fusionan (singamia) para crear una nueva célula diploide llamada huevo o cigoto. La fertilización tiene dos consecuencias: la combinación de genomas derivados de dos progenitores que se transmiten a la descendencia y el comienzo de las interacciones que permiten que el desarrollo proceda (Gilbert, 1997). Hall (1992) sostiene que la fertilización es la primera y la más importante interacción epigenética de la ontogenia, ya que dos células completamente diferentes (óvulo y espermatozoide) interactúan y se fusionan bajo circunstancias naturales. Estas interacciones se dan

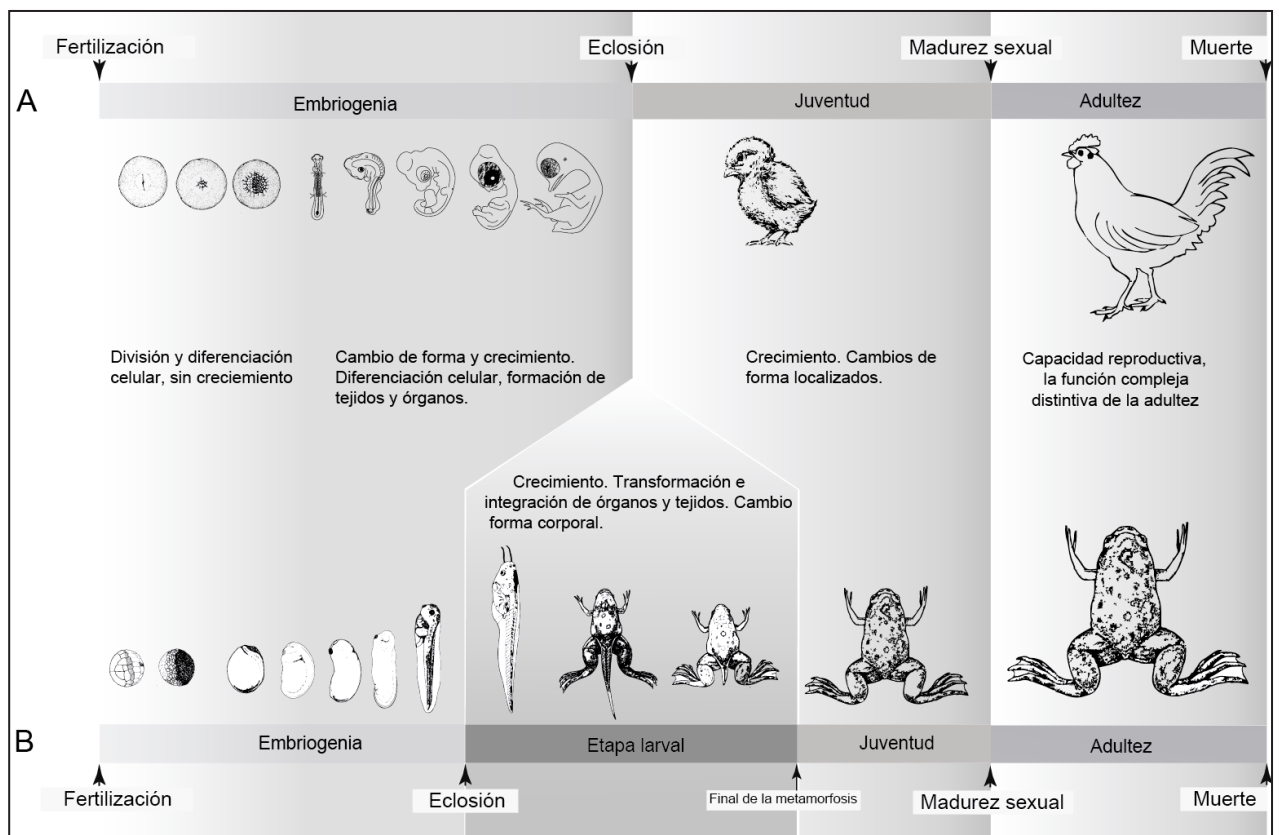


Figura 2. Comparación de dos trayectorias ontogenéticas en las que se destacan los eventos clave. En A, la trayectoria representa el desarrollo de un organismo (pollo) en el que el individuo de vida libre, es morfológicamente y ecológicamente similar al adulto. En B, la trayectoria representa al desarrollo de un organismo con un ciclo de vida complejo o bifásico (*Xenopus laevis*), donde la forma de vida libre es morfológica y ecológicamente distinta adulto. Este segmento adicional de la trayectoria ontogenética es la etapa larval. En la primer parte de esta etapa predomina el crecimiento mientras que los procesos de transformación corporal están concentrados hacia el final de la misma, se suceden rápidamente durante la metamorfosis.

en la siguiente secuencia: 1) reconocimiento y vinculación entre el espermatozoide y la matriz extracelular que rodea al óvulo; 2) penetración a través de la cubierta y reacción acrosómica; y 3) vinculación y subsecuente fusión entre el espermatozoide y la membrana plasmática del ovocito (Meslin *et al.*, 2012). Una vez que estas interacciones se han producido puede ocurrir la fusión del material genético. La fertilización es un punto de referencia para dar comienzo a la ontogenia.

La *eclosión* es un evento físico-químico por medio del cual el individuo abandona el huevo e inicia su vida libre. Los términos nacimiento y eclosión pueden ser usados indistintamente. En los grupos vivíparos, particularmente mamíferos, el nacimiento de nuevos individuos está controlado en gran medida por las contracciones del útero de la madre. En anamniotas y amniotas ovíparos, el evento de eclosión o nacimiento tiene que ver con el esfuerzo del embrión para despojarse de las membranas que lo rodean sin participación alguna de la madre (Gilbert, 1997). En los saurópsidos, monotremas y anuros con desarrollo directo, existe una estructura tegumentaria y dehiscente llamada diente del huevo con la que el embrión rompe la cáscara para eclosionar.

Es importante destacar que el concepto de vida libre se refiere a la adquisición de capacidades individuales para el movimiento y la alimentación en un ambiente no limitado y distinto al medio materno (*i.e.* envolturas de huevo, útero, oviducto). Sin embargo, existen algunas excepciones a esta definición tan precisa. En los marsupiales, por ejemplo un neonato no es un individuo de vida libre ya que no tiene capacidades para la termorregulación y locomoción que son suplidos en el marsupio materno. La eclosión o nacimiento no implica el inmediato funcionamiento del mecanismo de alimentación y/o locomoción. Los reptiles recién eclosionados se alimentan de restos vitelinos por ejemplo (Fig. 1E).

En formas con ciclo de vida complejo, la eclosión origina una serie de formas de vida libre que en anuros conocemos como renacuajos (Fig. 2B).

La *madurez sexual* es un punto en el que convergen aspectos morfológicos, fisiológicos y del comportamiento que determinan la adquisición de capacidad reproductiva. Entre los aspectos morfológicos, nos referimos a la finalización de la gonadogénesis y diferenciación de conductos asociados a las gónadas, la aparición de caracteres sexuales como la genitalia externa, coloración, ornamenta-

ciones y anexos tegumentarios y en determinados casos, un tamaño mínimo distinto para hembras y machos. Los aspectos fisiológicos y bajo control de hormonas sexuales se refieren a que se completa el primer ciclo de gametogénesis. Finalmente, entre los aspectos comportamentales también hay un control endócrino que actúa en la selección de pareja, cortejo, vocalización, etc.

Del conjunto de eventos de una trayectoria ontogenética, la madurez sexual es el más difuso y difícil de definir en ausencia de reproducción.

La *muerte* es el evento terminal de la ontogenia que consiste en la extinción de los procesos homeostáticos de un organismo.

Etapas claves en las trayectorias: son conjuntos o secuencias de (fenotipos) o estadios de desarrollo y se reconocen como embriogenia, juventud y adultez. De acuerdo a Richardson (1999) los estadios del desarrollo son “agrupamientos temporales de estados de caracteres morfológicos” lo cual resume e integra los componentes temporales y espaciales del desarrollo (Fig. 3).

La *embriogenia* inicia la trayectoria ontogenética de un individuo entre la fertilización y la eclosión. Para un linaje dado, la embriogenia puede mostrar variación significativa en cuanto a su duración. Para que comience el desarrollo embrionario existen dos condicionamientos fundamentales: a) la formación de un nuevo genoma y b) la expresión de esa información asociada a la estructura espacial y a la interacción de los componentes del cigoto que ya mencionamos y que se denominan interacciones epigenéticas (modificaciones del fenotipo no genéticas). Todos los estadios del desarrollo embrionario ocurren separados del ambiente externo por las envolturas embrionarias y/o membranas del huevo y dependen de nutrientes maternos (Arthur, 2004). Los embriones iniciales corresponden a los estadios de clivaje, de blástula y de gástrula (con predominio de procesos morfogenéticos), mientras que los embriones tardíos son aquellos en los que predomina el crecimiento y la diferenciación, por ello en estos se incrementa la diversidad de formas (Figs. 1 y 2). La embriogenia es un período en el que reglas o restricciones del desarrollo (*developmental constraints*) mantienen cierta estabilidad fenotípica (Schwenk y Wagner, 2003) pero a medida que se incrementa la complejidad, se expande la variación estructural y así, un proceso de morfogénesis en el que predominan las mismas reglas, puede conducir a la diferenciación de una aleta, un brazo o un ala

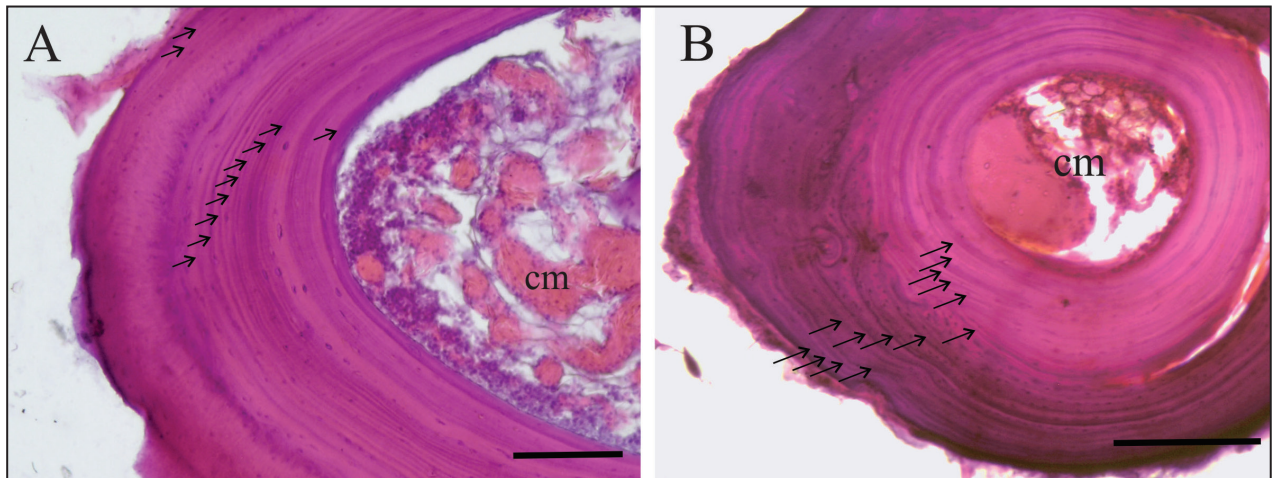


Figura 3. Cortes transversales de la falange subterminal del dedo IV de la pata en especímenes adultos de *Ceratophrys cranwelli*. A, espécimen macho (LHC 81 mm) con 11 ± 1 LAGs. B, espécimen macho (LHC 84,6 mm) con 14 ± 1 LAGs. Tinción de Hematoxilina - Eosina.

(Shubin y Alberch, 1986).

La embriogenia ofrece un abanico de posibilidades de variación temporal y espacial en un linaje. En algunos organismos, se puede enlentecer la actividad metabólica hasta el punto de simular un detenimiento del desarrollo, proceso llamado diapausa embrionaria, como ocurre en grupos de vertebrados amniotas como tortugas, camaleones (Andrews y Donoghue, 2004), canguros, osos hormigueros, mulitas, pandas y murciélagos (Sandell, 1990; Knott *et al.*, 2013). El tiempo en que el embrión pasa en un estadio de diapausa es variable y depende de las condiciones ambientales; sin embargo esta variación temporal no tiene consecuencias para el embrión al momento de eclosionar. En las tortugas de agua dulce *Phrynops hilarii*, con dos puestas por año, una en otoño (comienzo la temporada de bajas temperaturas y de altos niveles hidrométricos o inundaciones) y otra en primavera-verano (altas temperaturas y bajos niveles hidrométricos), inmediatamente iniciado el desarrollo comienza la diapausa. Dependiendo de la temporada, la diapausa será de larga (más o menos 8 meses) o corta duración (más o menos 3 meses). Lo curioso e interesante es que los embriones de ambas puestas sincronizan el nacimiento en temporada con temperatura y humedad favorables para la supervivencia de los recién eclosionados (Booth, 2002; Prieto, 2015).

A medida que avanza la embriogenia las características diagnósticas del linaje al que pertenece el embrión se van diferenciando (por ejemplo las extremidades, el caparazón, algunas estructuras tegumentarias como las cubiertas de las mandíbulas, plumas, pelos y escamas; Fig. 2A). En los animales

con desarrollo directo, la embriogenia avanza hasta la completa diferenciación de los órganos y sistemas, de manera tal que en el momento de iniciar la vida libre el individuo cuenta con la mayoría de las capacidades para cumplir con sus funciones vitales.

En anfibios con ciclos de vida complejos, los estadios larvales comprenden trayectorias ontogenéticas de individuos que llevan una vida autónoma ya que son capaces de alimentarse y/o trasladarse por sí mismos, con morfología, fisiología y ecología diferente del adulto. La etapa larval comprende desde la eclosión hasta el final de la metamorfosis (Fig. 2B). La diversidad morfológica y ecológica de las larvas incluye formas sin capacidad de alimentarse (especies en las que el período larval se cumple a expensas del vitelo materno o larvas endótroficas) y/o trasladarse (ranas marsupiales, dendrobátidos) hasta aquellas especies en las que los procesos de desarrollo son tan rápidos e intensos que las larvas son más parecidas morfológica y ecológicamente a los adultos (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi, 2011; Fabrezi *et al.*, 2016).

Resulta importante destacar que el término larva no implica un grado de homología entre diferentes grupos animales sino más bien refiere a los estadios posteriores al embrión, que necesariamente deben pasar por un proceso de metamorfosis (Minelli, 2003). La metamorfosis es un conjunto de cambios ontogenéticos abruptos e irreversibles entre un estado postembrionario de vida libre multicelular (larva) a un estado pre-reproductivo (juvenil), que implica la transformación del plan corporal (Heyland *et al.*, 2005) (Fig. 2B). La metamorfosis involucra procesos de desarrollo que implican pér-

dida de estructuras larvales, formación de nuevas estructuras que serán funcionales en el adulto y remodelación de otras (Dodd y Dodd, 1976).

En la literatura, la larva ha sido considerada: a) como el producto de procesos morfogenéticos que gradualmente transforman al embrión en una forma más compleja (Darwin, 1859); b) como estadios adicionales en los ciclos de vida con diferenciación postembrionaria que se elimina en la transición metamórfica (Wassersug, 1975; McEdward y Janies, 1993); y c) como estadios juveniles no reproductivos (de Beer, 1940).

En la Figura 2 se muestra un esquema que representa nuestra interpretación de los ciclos de vida complejos, siguiendo la opción b) antes mencionada. En esta interpretación la trayectoria adicional que incluye los estadios larvales y la metamorfosis se considera resultado de *repatterning* [cambios espacio-temporales sin consecuencias en la forma final (Zelditch, 2003)]. En la etapa larval, coexisten tres conjuntos de sistemas de cambio ontogenético: a) sistemas de órganos y elementos anatómicos que se remodelan durante la metamorfosis (por ejemplo arcos viscerales, sistema digestivo, piel) y que presentan una secuencia temporal y espacial diferente en las formas con desarrollo directo; b) sistemas de órganos y elementos anatómicos que son exclusivos de los estadios larvales (branquias internas, cola, estructuras orales queratinizadas) que podrían ser asumidas como novedades morfológicas y que desaparecen durante la metamorfosis; y c) sistemas de órganos y elementos anatómicos que serán funcionales a partir de la metamorfosis (por ejemplo, las extremidades, las gónadas) y son los que nos permite establecer ciertas equivalencias entre estadios larvales y embriones de taxones con desarrollo directo. El resultado al finalizar la metamorfosis es la formación de un plan corporal similar al del adulto y comparable con un recién nacido de las especies con desarrollo directo (Fig. 2).

La *juventud* comprende fenotipos de vida libre desde la eclosión, o fin de la metamorfosis, hasta la madurez sexual. Las trayectorias ontogenéticas más importantes de la juventud implican principalmente crecimiento somático y procesos de desarrollo relativos a la maduración sexual (Figs. 2–4). En general, los juveniles han alcanzado el plan corporal adulto y la mayoría de los sistemas son funcionales, especialmente la alimentación y locomoción (McEdward y Janies, 1993). El comienzo de la juventud implica una paulatina puesta en marcha de las funciones

y capacidades de la vida libre. Por ejemplo, en las tortugas de agua dulce, los “juveniles tempranos” no se alimentan los primeros 15 días post-eclosión ya que se nutren de los restos de vitelo (Packard *et al.*, 1988; Prieto, 2015) (Fig. 1E).

De Beer (1940) distingue las estructuras juveniles, como todo aquello que aparece o se desarrolla previo al estadio adulto, considerando esto último como la adquisición de la forma y tamaño final. Este criterio ha sido seguido por numerosos autores que definen diferentes estadios juveniles sobre la base del grado de osificación, la microhistología ósea, cantidad de vascularización de los huesos y/o ausencia de fusión de epífisis y diáfisis (Banbury y Maglia, 2006; Horner *et al.*, 2000; Maisano, 2002), patrones de coloración (Pérez i de Lanuza *et al.*, 2012) o simplemente en un tamaño sustancialmente menor al que se ha señalado como máximo en una especie (Ponssa *et al.*, 2010; Streicher *et al.*, 2012; Lange *et al.*, 2012; Esperón Rodríguez y Gallo Reynoso, 2013; Vera y Ponssa, 2014; Vera *et al.*, 2015). La definición de juvenil, por lo tanto, se basa tácitamente más en la ausencia de algo en relación al adulto (madurez sexual, tamaño máximo, etc.) que en una caracterización morfológica particular.

Otro problema que surge al analizar la etapa de juventud representa su extensión. Si se considera la juventud en su concepción de “sin cambios morfológicos” podría pensarse al tamaño (el cual cambia) como un indicador indirecto de la edad lo cual conlleva ignorar que: 1) el tamaño no aumenta necesariamente con el tiempo y 2) el crecimiento de los individuos depende de múltiples factores ambientales e intrínsecos, por lo cual no siempre hay una correspondencia directa entre tamaño y edad. En este sentido, una serie de tamaño no debería ser considerada sinónimo de serie ontogenética; las observaciones y conclusiones que posibilita la primera pueden estar sesgadas por diferencias de tamaño entre individuos de una misma especie. En algunas especies de anuros (*e.g.* *Pseudis* sp., *Telmatobius atacamensis* y *Chacophrys pierottii*) el tamaño al finalizar la metamorfosis es ligeramente menor que el tamaño de los adultos y por ello no resulta fácil distinguir a simple vista si un espécimen sin saco vocal (carácter sexual secundario del macho) es un individuo recién metamorfoseado o una hembra adulta (Fabrezi y Quinzio, 2008; Fabrezi *et al.*, 2009; 2010). Algo parecido podría ocurrir en las especies miniatura.

Existen diferentes técnicas para determinar la

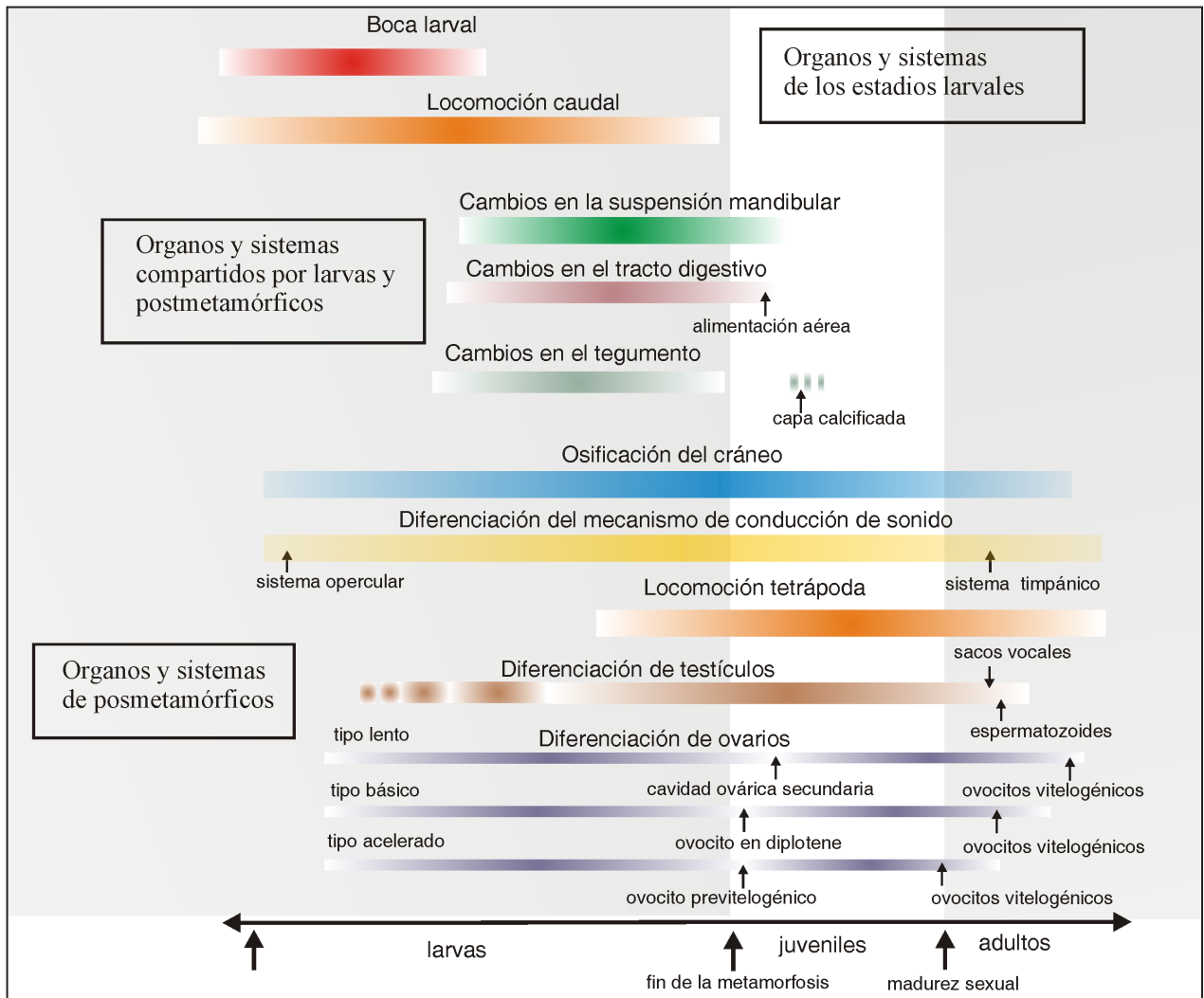


Figura 4. Representación esquemática de las trayectorias ontogenéticas que ocurren después de la eclosión e inicio de la vida libre en la mayoría de los anuros (Fabrezi *et al.*, 2010). La metamorfosis es un proceso que determina la desaparición de sistemas y órganos larvales o su transformación en sistemas y órganos completamente diferentes de los larvales. Otras trayectorias involucran el desarrollo de órganos y sistemas que no son afectados o influenciados por la metamorfosis y pueden exhibir mayor variación al no estar restringidos por la metamorfosis. En la figura los rectángulos coloreados representan cada una de las trayectorias y las interrupciones implican eventos que presentan mayor variación.

edad cuya aplicación depende del tipo de organismo y de las etapas del desarrollo que se analizan. Se pueden obtener datos de la edad al criar especímenes en cautiverio o laboratorio, aunque extrapolar los resultados de condiciones no naturales simplifica o reduce las variables extrínsecas que influyen en la ontogenia (Packard, 1999). En animales en condiciones naturales, la captura, marcado y recaptura de individuos permite obtener información de la edad y el tamaño de los individuos y facilita la obtención de datos demográficos, pero requiere de poblaciones estables (Schmidt *et al.*, 2002; Campbell *et al.*, 2009; Lettink, 2012).

La esqueletocronología (Hemelaar, 1985; Leclair y Castanet, 1987) ha sido ampliada y exitosamente

utilizada para estimar la edad en distintos grupos de vertebrados (Tucker, 1997; Valdecantos *et al.*, 2007; Matsuki y Matsui, 2009). Consiste en diferenciar períodos de crecimiento activo y de crecimiento lento en el tejido óseo en especies de vertebrados de áreas con estacionalidad (Fig. 3) y al combinar parámetros como el tamaño y la edad, y otro tipo de información morfológica (*e.g.* sexo) se pueden estimar tasas de crecimiento (Castanet, 1978). Además tiene la ventaja de poder ser aplicada en especímenes de colección (Fabrezi y Quinzio, 2008; Casale *et al.*, 2011; Snover *et al.*, 2013). Esta técnica ha sido usada en el análisis de trayectorias ontogenéticas y ha permitido estimar tasas de crecimiento en varios grupos de tetrápodos (Zug *et al.*, 2002; Goshe *et al.*, 2010; Mouden *et al.*,

1999; Roitberg y Smirinia, 2006; Tinsley y Tocque, 1995; Jakob *et al.*, 2002; Erişmiş *et al.*, 2009). Sin embargo, se podría cuestionar que el depósito de los anillos puede alterar su periodicidad por condiciones ambientales (Duarte Varela y Cabrera, 2000) y/o la posible resorción de anillos (Chen *et al.*, 2011; Mao *et al.*, 2012; Gutiérrez *et al.*, 2013).

Los caracteres y/o atributos relacionados con el desarrollo sexual, también podrían ser indicadores de etapas juveniles. En algunas especies, las formas no reproductivas presentan un patrón de coloración particular que nos permite asignarlos a categorías juveniles (Pérez i de Lanuza *et al.*, 2012). Sin embargo, en ausencia de caracteres de la morfología externa, los juveniles son reconocidos por las características de sus órganos sexuales internos y/o por el estado de sus gónadas.

La etapa juvenil ha tenido un lugar menor en la diagnosis de los fenotipos a pesar de la cantidad de ejemplos que revelan la importancia de conocer las trayectorias ontogenéticas de órganos y sistemas en esta etapa. Por ejemplo, en las serpientes de la familia Viperidae que presentan gran variabilidad tanto en la morfología de la cabeza como en los tipos de presas que consumen, hay un alto grado de especialización morfológica en el cráneo en relación con la edad. En los juveniles, la forma y tamaño de estructuras cefálicas tales como el largo del hueso cuadrado, largo de las mandíbulas y ancho general de la cabeza difieren entre las serpientes especialistas —que comen solo mamíferos durante toda su vida— y las generalistas —que comen otro tipo de presas como anfibios, reptiles y recién en estadios adultos— mamíferos (Cundall y Greene, 2000; López *et al.*, 2013).

La caracterización de juveniles sobre la base de forma, tamaño y edad hace posible detectar desviaciones importantes de las ontogenias (Figs. 4 y 5). Por lo menos una de las especies de ranas del género *Pseudis* se caracterizan porque el crecimiento, el desarrollo somático y la gonadogénesis alcanzan sus etapas finales al finalizar la metamorfosis (Fabrezi y Goldberg, 2009; Fabrezi *et al.*, 2009; 2010) (Fig. 5). Esta combinación de trayectorias ontogenéticas que implican diferencias con otras es vista en ontogenias muy particulares (de Beer, 1930; Gould, 1977; Reilly *et al.*, 1997) y pone de manifiesto la capacidad de variación y evolución de las distintas etapas de la ontogenia.

La *adultez* corresponde a los estadios de un organismo cuyo tejido reproductivo se vuelve funcio-

nal, es decir presenta madurez gonadal, acompañado de dimorfismo sexual, si es que existe (www.xenbase.org; <http://rgd.mcw.edu>). Convencionalmente se considera que la adultez implica que el desarrollo se ha completado. De Beer (1940) describió a la forma adulta como el resultado final de la ontogenia, mientras que Gould (1977) consideró que es la llegada a la madurez sexual. En general, existe una concepción de ver al adulto como una forma final rígida, inmodificable con un diseño complejo y altamente específico para su modo de vida.

Alcanzar el estadio adulto implica no sólo desarrollo, en el que se incluye la maduración y capacitación de las células germinales y la diferenciación de caracteres sexuales secundarios, sino también crecimiento. Sin embargo el desarrollo nunca se completa enteramente, ya que la forma de un organismo no se fija definitivamente y la diferenciación celular no cesa durante su vida (Kellicot, 1913). Resulta interesante destacar que la forma adulta, madura sexualmente, puede ser alcanzada antes de que algunos procesos de crecimiento se hayan detenido, es decir que el tamaño a la madurez sexual y el tamaño máximo que una especie puede alcanzar no son necesariamente coincidentes. Por otra parte y dentro de los límites de una especie, la edad de adultez de machos y hembras puede ser diferente y eso implica una variación en tamaño-forma en función del tiempo que corresponde al dimorfismo sexual.

En una ontogenia, la adultez comprende a todos los estadios capaces de reproducirse, involucra envejecimiento y senescencia y su punto final es la muerte. El envejecimiento es el proceso biológico que involucra una serie de cambios estructurales y funcionales que aparecen con el paso del tiempo (“desgaste”) y no son consecuencia de enfermedades ni accidentes, mientras que la senescencia es el proceso degenerativo complejo que termina naturalmente con la vida funcional de un órgano u organismo. Senectud y envejecimiento parecerían superponerse y definir una etapa de la adultez asociada a la disminución de la efectividad y eficiencia de ciertas funciones como por ejemplo la reproducción, locomoción, etc. Esta etapa ha sido escasamente considerada en el contexto de la Biología Comparada, posiblemente porque se asume que un animal en condiciones naturales rara vez la alcanza (Kirkwood y Rose, 1991; Monaghan *et al.*, 2008; entre otros). Exceptuando a los mamíferos y en especial a los humanos, son limitados los casos en los que se estudian los posibles efectos de la vejez y

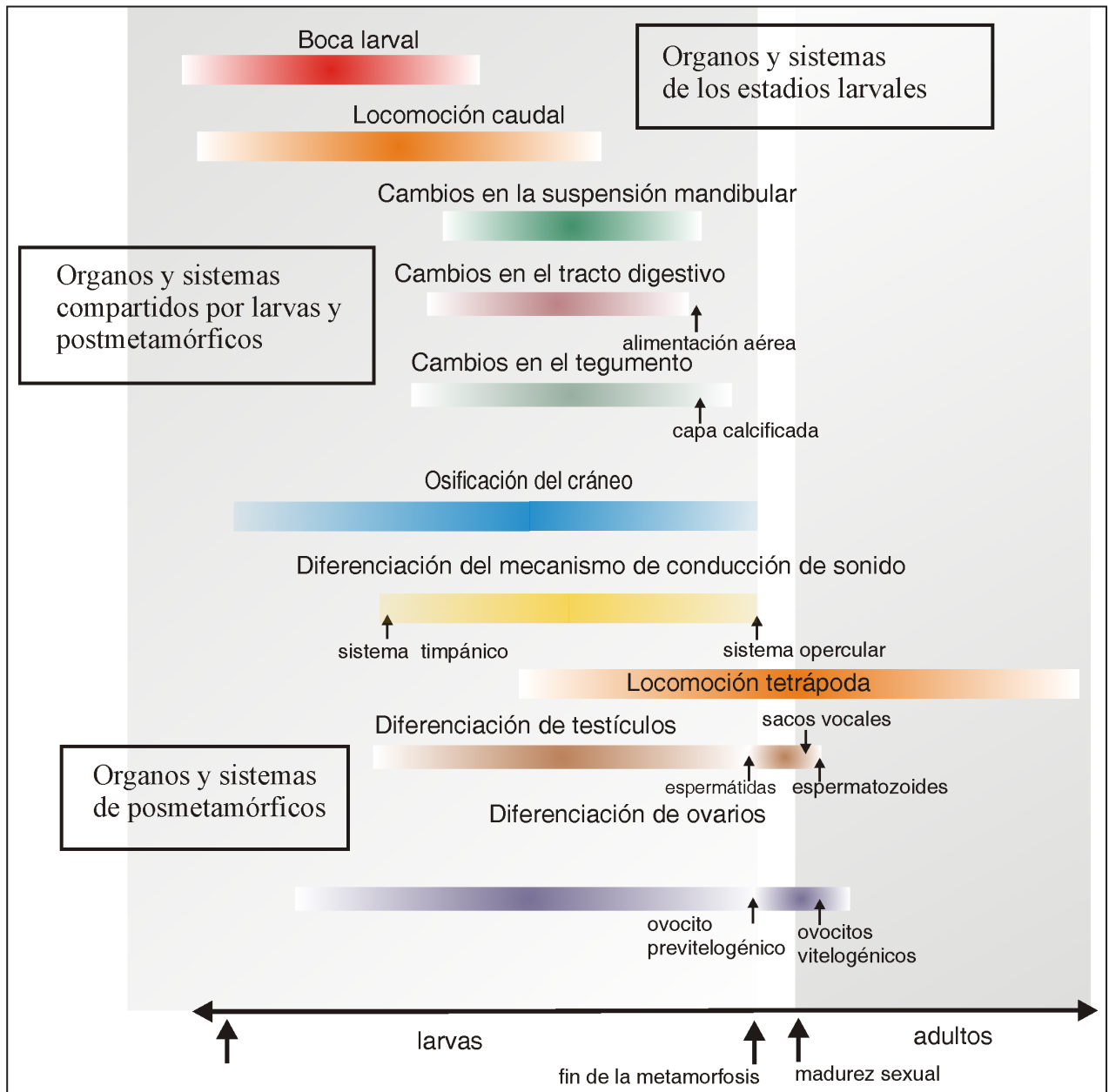


Figura 5. Representación esquemática de las trayectorias ontogenéticas que ocurren después de la eclosión e inicio de la vida libre en *Pseudis platensis* (datos tomados de Fabrezi *et al.*, 2010). Como en la mayoría de los anuros, la metamorfosis es un proceso que determina la desaparición de sistemas y órganos larvales o la transformación de otros. En esta especie, el desarrollo de órganos y sistemas que no son afectados o influenciados por la metamorfosis parecen alcanzar su forma postmetamórfica al finalizar la metamorfosis.

la senectud sobre los fenotipos. Kara (1994) describe en anfibios el aumento de las uniones de las fibras paralelas de colágenos (*cross-linking*), la acumulación de pigmentos en la piel y la disminución del metabolismo como algunos efectos de la senescencia y el envejecimiento. Smirnov (1994) describe la aparición de huesos supernumerarios y asimetrías de huesos en especímenes de *Xenopus laevis* criados en laboratorio durante varios años. También se ha descrito la senescencia en el músculo esquelético

en mamíferos tanto de pequeño como gran tamaño (Hindle *et al.*, 2009a; 2009b; Hämäläinen *et al.*, 2015) y algunas evidencias de senescencia fisiológica en parámetros hematológicos (hematocrito, albumina, creatinina) de especímenes salvajes del ciervo *Capreolus capreolus* (Jégo *et al.*, 2014).

Los estudios de esqueletocronología y los datos directos de edad permitirían ordenar las secuencias de adultos para establecer trayectorias ontogenéticas de los cambios de forma-tamaño (incluyendo los

relacionados con la vejez y la senectud). En algunas especies de *Ceratophrys* (Anura, Ceratophryidae), la presencia de placas óseas dorsales puede considerarse un signo de adultez o quizás de senescencia. En *C. cranwelli*, los escudos dorsales están ausentes en especímenes con menos de 70 mm de longitud hocico cloaca; mientras que en especímenes de mayor talla, el número de escudos (7–11) incrementa con la edad (11–14 anillos de crecimiento, Fig. 3) y el tamaño (74–84 mm), lo que sugiere que la presencia de estas estructuras depende de un tamaño y/o edad mínimos (Fabrezi y Quinzio, 2008; Quinzio y Fabrezi, 2012).

Este breve repaso de las distintas etapas de la ontogenia y de las particularidades de los ciclos de vida, demuestra que los cambios en la forma y el tamaño tienen trayectorias independientes. Paralelamente, destaca que la variación temporal nos permite distinguir cuál es la posición de una determinada forma/tamaño en la trayectoria ontogenética. Así, una trayectoria ontogenética acompañada de los tiempos en que transcurre resulta necesaria para interpretar como varían las tasas y velocidades en procesos de desarrollo y crecimiento.

Tablas de desarrollo

El estudio de los cambios durante la ontogenia requiere de aproximaciones que permitan ordenar temporalmente la variación fenotípica. En distintos grupos se han propuesto tablas de desarrollo con una subdivisión en estadios discretos y ordenados, cada uno de los cuales es una imagen separada arbitrariamente del eje temporal de la etapa, en la vida de un organismo que se analice (de Beer, 1940). El orden temporal (secuencia), nos permite comparar individuos en etapas de la ontogenia que definimos como equivalentes. Cada estadio es designado por un número, letra o cualquier convención que permita organizar la secuencia unidireccional que representa un intervalo específico en la ontogenia.

En general, una tabla de desarrollo facilita la identificación de estadios sobre la base de caracteres exomorfológicos claramente definidos (pliegues neurales, esbozo de la extremidad, etc.) (Hoopwood, 2007). Si bien el uso de caracteres de la morfología externa facilita la comparación de organismos enteros, se pueden organizar tablas de desarrollo también de sistemas y órganos internos. Una de las tablas de uso más extendido en los estudios herpetológicos es la tabla de desarrollo de *Xenopus* (Nieuwkoop y Faber, 1994), que caracteriza en simultáneo, la mor-

fología larval y su correlato con la anatomía interna de cada estadio.

Otra característica de las tablas de desarrollo es que representan una secuencia graficada de morfologías. En una tabla, el carácter o los caracteres diagnósticos de un estadio deben ser ilustrados con la mayor claridad. Si el carácter que define el estadio es evaginación del dedo IV, este carácter debe ser mostrado mediante una ilustración (dibujo y/o fotografía) que facilite su reconocimiento.

Los caracteres que se usarán para diagnosticar los estadios deben ser indiscutibles, por ejemplo: presencia de una papila en el borde del labio; 3 hileras de dientes, largo del esbozo igual a dos veces el ancho, etc. Cada estadio debe ser descrito de manera concisa, telegráfica y sin usar verbos, independientemente de la condición precedente y subsecuente, por ejemplo: ángulo de la boca entre la narina y el ojo; esbozo de la pata en forma de paleta.

Cuando la serie ontogenética se obtiene a partir de la cría en condiciones de laboratorio o cautiverio, la información sobre los tiempos en que ocurren los estadios o las etapas y algunas condiciones de cría (temperatura, iluminación, volumen de agua, acidez, cantidad de alimento) constituyen datos adicionales muy importantes que se deben agregar como observaciones en la tabla. Sin embargo, las series ontogenéticas obtenidas en el campo, tienen un atributo fundamental que es que nos proveen del tiempo entre estadios que nos aproxima a la condición natural y real para una especie, aun cuando no podamos cuantificar variables que en laboratorio pueden ser controladas.

Para los distintos grandes grupos de vertebrados, se han elaborado tablas de desarrollo en especies modelo, en especies de criadero y/o domésticas y en especies silvestres (Tablas 1 y 2) y en algunos casos incluyen la variación en rasgos de la morfología interna. Mientras más específica sea la tabla, más detallada será la caracterización de los estadios (Dünker *et al.*, 2000). Por ejemplo en anuros, dos tablas de desarrollo embrionario y larval son ampliamente usadas: la tabla de Nieuwkoop y Faber (1994) para el pípido *Xenopus laevis* que describe 66 estadios desde la fertilización hasta la ausencia completa de cola y la tabla de Gosner (1960) que resume en 46 estadios el desarrollo embrionario y larval de *Incillus valliceps*. Esta última es más simple y sus estadios resultan más fáciles de identificar en la mayoría de los anuros que tienen larvas tipo IV (diferentes a las larvas tipo I de los Pipoidea); sin embargo la tabla

Tabla 1. Información disponible en formato de tablas de desarrollo para los anfibios. El volumen de información publicada no representa ni el 1,5% de la diversidad de anfibios actuales y con familias en las que se desconocen la mayoría de los aspectos de sus ontogenias. EE: estadios embrionarios; EL: estadios larvales; EM: estadios metamórficos. DCN; desarrollo en condiciones naturales; DCL: Desarrollo en condiciones de laboratorio; DI: desarrollo interno; ME: morfología externa; E: esqueleto; Hi: histología.

Anura		
<i>Adelophryne maranguapensis</i>	15EE. DCL, a 23° C.	de Lima <i>et al.</i> (2016)
<i>Agalychnis dacnicolor</i>	46 EE y EL. DCL, 50 días a 30° C.	Morrisett (1986)
<i>Altiphrynoideus malcolmi</i>	EL. 12–33 días.	Wake (1980)
<i>Alytes obstetricans</i>	44 EL.	Cambar & Martin (1959), Crespo (1979)
<i>Anaxyrus woodhousii</i>	25 EE y EL. DCN y DCL.	Gosner & Black (1954)
<i>Arenophryne rotunda</i>	15 EE. DCL, 64 días a 17–20° C.	Anstis <i>et al.</i> (2007)
<i>Arthroleptis poecilnotus</i>	8 EE hasta la eclosión. 20 días.	Lamotte & Perret (1963a)
<i>Ascaphus truei</i>	21 EE. DCL.	Wernz & Storm (1969), Brown (1975)
<i>Atelopus flavescens</i>	46 EE y EL. DCL, 140 días a 22,8° C.	Gawor <i>et al.</i> (2012)
<i>Austrochaperina pluvialis</i>	15 EE. DCL, 34 días a 20–30° C.	Anstis <i>et al.</i> (2011)
<i>Batrachyla antartandica</i>	11 EE. DCL, 18 días a 18° C.	Formas & Pugín (1971)
<i>Batrachyla leptopus</i>	EE y EL según Shumway (1940) y Taylor & Kollros (1946)	Busse (1971)
<i>Batrachyla taeniata</i>	29 EE y EL. DCL, 6 meses a 18° C.	Jorquera & Molinari (1979)
<i>Boana raniceps</i>	46 EE y EL. DCN, 76 días.	Vizzoto (1967)
<i>Bombina orientalis</i>	25 EE. DCL, 10 días. 19 EE hasta fin de neurulación. DCL a 9–25° C.	Sussman & Betz (1978) Michael (1981)
<i>Breviceps adspersus</i>	9 EE. Morfogénesis del condrocáneo y saco nasal.	Swanepoel (1970)
<i>Calyptocephalella gayi</i>	14 EE. DCL. Incluye DI. 14EE. DCL; 20 días a 18° C.	Jorquera & Pugin (1975) Jorquera & Izquierdo (1964)
<i>Chiromantis rufescens</i>	EL basados en medidas corporales.	Lamotte & Perret (1963b)
<i>Cophixalus ornatus</i>	15 EE. DCL, 31 días a 19,7–29 ° C.	Anstis <i>et al.</i> (2011)
<i>Cophixalus hosmeri</i>	15 EE. DCL, a 20–30 ° C.	Anstis <i>et al.</i> (2011)
<i>Cornufer vitianus</i>	10 EE. DCL, 29 días a 25° C.	Narayan <i>et al.</i> (2011)
<i>Crinia nimbus</i>	17 EE y EL. DCL, 365 días.	Mitchell & Swain (1996)
<i>Dendrobates auratus</i>	25 EE. DCL, 19–21 días a 18–23 ° C.	Hervas <i>et al.</i> (2015)
<i>Dendropsophus minutus</i>	3 EL aislados entre 20 y 30 días de DCN.	Vizzoto (1967)
<i>Dermatonotus muelleri</i>	20 EL. DCN, 25 y 30 días. Incluye DI.	Fabrezi <i>et al.</i> (2012)
<i>Duttaphrynus melanostictus</i>	43 EE y EL. DCL, 43 días a 32° C.	Khan (1965)
<i>Eleutherodactylus coqui</i>	15 EE. DCL, 17–26 días.	Townsend & Stewart (1985)
<i>Engystomops spp.</i>	23 EE. 3 días. Con marcado de la expresión génica.	Romero-Carvajal <i>et al.</i> (2009)
<i>Engystomops guayaco</i>	23 EE. DCL, 77 horas a 18–23° C.	Andrade Cahueñas (2015)
<i>Epipedobates machalilla</i>	25 EE. DCL, 20 días. Incluye DI.	Del Pino <i>et al.</i> (2004)
<i>Espadarana callistomma</i>	25 EE. DCL, 12 días a 18–23° C.	Salazar-Nicholls & Del Pino (2015)
<i>Euphyctis cyanophyctis</i>	25 EE. DCL, 11 días a 20° C.	Ramaswami & Lakshman (1959)
<i>Eupsophus calcaratus</i>	16 EL. Incluye morfología músculo-esquelética del cráneo	Vera Candiotti <i>et al.</i> (2005)
<i>Eupsophus emiliopugini</i>	46 EE y EL. DCL, 64 días a 16° C. Incluye morfología músculo-esquelética del cráneo.	Vera Candiotti <i>et al.</i> (2011)
<i>Feihyla kajau</i>	17 EL. DCL, 110 días a 27° C.	Das <i>et al.</i> (2016)
<i>Fejervarya cancrivora</i>	25 EE. DCL, 73 horas.	Alcala (1962)
<i>Gastrotheca riobambae</i>	25 EE. DCL, 88 días a 17° C.	Elinson & Del Pino (1985), Del Pino & Escobar (1981)

M. Fabrezi *et al.* — Desarrollo y crecimiento en tetrápodos

<i>Geocrinia laevis</i>	26 EE. DCL a 15° C.	Gollmann & Gollmann (1991)
<i>Geocrinia victoriana</i>	26 EE. DCL a 15° C.	Gollmann & Gollmann (1991)
<i>Heleioporus eyrei</i>	46 EE y EL. DCL, 14 días.	Packer (1966)
<i>Hoplobatrachus tigerinus</i>	55 EE y EL. DCL, 60 días a 26–30° C.	Agarwal & Niazi (1977)
<i>Hyalinobatrachium fleischmanni</i>	23 EE. DCL, 5 días a 18–23° C.	Salazar-Nicholls & Del Pino (2015)
<i>Hydrophylax leptoglossa</i>	46 EE y EL. DCL, 68–72 días a 25–29° C.	Saha & Gupta (2011)
<i>Hyla arborea</i>	25 EE y eclosión temprana. DCL, 9 días.	Sayim & Kaya (2008)
<i>Hyla avivoca</i>	46 EE y EL. DCL, 46 días a 28,5–31,5° C.	Volpe <i>et al.</i> (1961)
<i>Hyla japónica</i>	46 EE y EL. DCL.	Iwasawa & Futugami (1992)
<i>Hyloxalus vertebralis</i>	25 EE. DCL, 19–21 días a 18–23° C.	Hervas <i>et al.</i> (2015)
<i>Hylarana albolabris</i>	EL basados en medidas corporales.	Lamotte <i>et al.</i> (1957)
<i>Hyperolius puncticulatus</i>	20 EE. DCL, 100 hs. a 22–25° C.	Chipman <i>et al.</i> (1999)
<i>Incillus valliceps</i>	46 EE y EL. DCL, 46 días a 25° C.	Limbaugh & Volpe (1957), Gosner (1960)
<i>Ischnocnema guentheri</i>	30 EE. DCL, 30 días.	Lynn & Lutz (1946a)
<i>Ischnocnema nasuta</i>	5 EE. DCL, 28 días.	Lynn & Lutz (1946b)
<i>Kaloula conjuncta</i>	25 EE. DCL, 39 horas.	Alcala (1962)
<i>Kurixalus eiffingeri</i>	46 EE y EL. DCL, 53 días a 25° C.	Kishimoto & Hayashi (2017)
<i>Lepidobatrachus laevis</i>	22 EE. DCL, 28 horas a 28° C.	Amin <i>et al.</i> (2015)
<i>Lepidobatrachus spp.</i>	EL avanzados equivalentes a Gosner (1960).	Fabrezi & Quinzio (2008)
<i>Leptodactylodon ventrimarmoratus</i>	EL basados en morfometría.	Amiet (1970)
<i>Leptodactylus albilabris</i>	29 EE y EL. DCN, 73 días.	Dent (1956)
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	46 EE y EL. DCN, 84 días.	Vizzoto (1967)
<i>Leptodactylus macrosternum</i>	EL equivalentes a Gosner (1960).	Vizzoto (1967)
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	EL equivalentes a Gosner (1960).	Vizzoto (1967)
<i>Limnonectes visayanus</i>	25 EE. DCL, 141 horas.	Alcala (1962)
<i>Lithobates pipiens</i>	25 EE. DCL, 11 días. 25 EL. DCL, 90 días a 20° C.	Shumway (1940) Taylor & Kollros (1946)
<i>Lithobates sylvaticus</i>	23 EE. DCN y DCL, 7 días. Incluye DI.	Pollister & Moore (1937)
<i>Mantidactylus betsileanus</i>	46 EE y EL. DCN y DCL, 89 días a 22–25° C.	Scheld <i>et al.</i> (2013)
<i>Metacrinia nicholli</i>	15 EE. 74 días.	Anstis (2008)
<i>Microhyla ornata</i>	45 EE y EL. DCL, 40 días.	Shimizu & Ota (2003)
<i>Myersiella microps</i>	11 EE. Desarrollo en 21 días.	Izeckson & Jim (1971)
<i>Myobatrachus gouldii</i>	15 EE. DCL, a 17–20° C.	Anstis <i>et al.</i> (2007)
<i>Nectophrynoides occidentalis</i>	8 EE. DCL, 265 días.	Lamotte & Xavier (1972)
<i>Nectophrynoides tornieri</i>	Embrión en la eclosión y 5 estadios post-eclosión hasta pérdida de cola.	Orton (1949)
<i>Odontophrynus cordobae</i>	45 EE y EL. DCL, 60 días.	Grenat <i>et al.</i> (2011)
<i>Odorrana tormota</i>	32 EE y EL. DCL, 64 días a 18–24° C.	Xiong <i>et al.</i> (2010)
<i>Oreobates barituensis</i>	14 EE. DCL, 35–40 días a 20–25° C.	Goldberg <i>et al.</i> (2012)
<i>Philautus viridis</i>	14 EE. DCN y DCL, 46 días.	Bahir <i>et al.</i> (2005)
<i>Pelophylax porosus</i>	45 EE y EL. DCL, 79 días a 21–29° C.	Iwasawa & Morita (1980)
<i>Phyloria sphagnicolus</i>	37 EE y EL. DCL, 55 días.	De Bavay (1993)
<i>Phrynobatrachus francisci</i>	12 EE, EL y postmetamórficos. 29 días.	Lamotte & Dzieduszycka, (1958)
<i>Phrynomantis microps</i>	EL basados en morfometría.	Lamotte (1964)
<i>Phyllomedusa azurea</i>	7 EE avanzados hasta la eclosión	Salica <i>et al.</i> (2011)
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	14 EE hasta la eclosión. 7 días.	Salica <i>et al.</i> (2011)
<i>Physalaemus albonotatus</i>	46 EE y EL. DCL.	Gómez <i>et al.</i> (2016)

<i>Physalaemus nattereri</i>	46 EE y EL. DCN, 32 días.	Vizzoto (1967)
<i>Pipa arrabali</i>	11 EE. DCN.	Araújo <i>et al.</i> (2016)
<i>Pleurodema bibroni</i>	12 EE. DCL, 195 horas a 18° C.	Izquierdo & Pereda (1964)
<i>Pleurodema brachyops</i>	25 EE. DCL, 72 horas.	León-Ochoa & Donoso-Barros (1969)
<i>Polypedates leucomystax</i>	25 EE. DCL, 104 horas.	Alcala (1962)
<i>Polypedates teraiensis</i>	46 EE y EL. DCL, 58 días a 26–32° C.	Chakravarty <i>et al.</i> (2011)
<i>Pseudacris crucifer</i>	37 EE y EL. DCL, 45 días.	Gosner & Rossman (1960)
<i>Pseudacris ocularis</i>	37 EE y EL. DCL, 45 días.	Gosner & Rossman (1960)
<i>Pseudhymenochirus merlini</i>	EL basados en morfometría.	Lamotte (1963)
<i>Pseudis paradoxa</i>	EL equivalentes a Gosner (1960).	Vizzoto (1967)
<i>Pseudis platensis</i>	13 EL. 180 días de DCN. Incluye DI.	Fabrezi & Quinzio (2008), Fabrezi <i>et al.</i> (2009; 2010), Fabrezi & Goldberg (2009)
<i>Rana temporaria</i>	54 EE y EL. DCL, 74 días a 18–20° C.	Dabagyan & Sleptsova (1991)
<i>Rhacophorus arboreus</i>	46 EE y EL. DCL, 44 días a 22° C.	Iwasawa & Kawasaki (1979)
<i>Rhacophorus pardalis</i>	25 EE. DCL, 239 horas.	Alcala (1962)
<i>Rhinella arenarum</i>	25 EE. DCL. 11 días a 18° C.	Del Conte & Sirlin (1952)
<i>Rhinella schneideri</i>	46 EE y EL. DCN, 91 días.	Vizzoto (1967)
<i>Rhinoderma darwini</i>	26 EE y EL. DCL, 75 días a 18° C.	Jorquera <i>et al.</i> (1972)
<i>Sanguirana everetti</i>	25 EE. DCL, 152 horas.	Alcala (1962)
<i>Scaphiopus holbrooki</i>	25 EE y EL. DCN y DCL.	Gosner & Black (1974)
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	46 EE y EL. DCN, 59 días.	Vizzoto (1967)
<i>Scinax fuscovarius</i>	46 EE y EL. DCN, 91 días.	Vizzoto (1967)
<i>Sclerophrys arabica</i>	45 EE y EL. DCL, 99 días. Caracterización de la estructura hepática en 22 EL (hasta la metamorfosis).	Ba-Omar <i>et al.</i> (2004) Sayed <i>et al.</i> (2015)
<i>Spea bombifrons</i>	25 EE y EL. DCL, 32 días a 23–25° C.	Trowbridge (1941, 1942)
<i>Spea intermontana</i>	32 EE avanzados y EL. DCL, 12–19 días a 25–30° C.	Hall <i>et al.</i> (1997)
<i>Uperodon globulosus</i>	46 EE y EL. DCL, 72 días a 25–27° C.	Narzari & Bordoloi (2013)
<i>Xenopus laevis</i>	23 EE. DCL, 38 días. 66 EE y EL. DCN y DCL, 58 días.	Weisz (1945) Nieuwkoop Faber (1994)
Gymnophiona		
<i>Caecilia orientalis</i>	4 EE. DCN.	Pérez <i>et al.</i> (2009)
<i>Ichthyophis kohtaoensis</i>	20 EE y EL. DCL, 300 días.	Dünker <i>et al.</i> (2000)
<i>Typhlonectes compressicaudus</i>	21 EE.	Sammouri <i>et al.</i> (1990)
Caudata		
<i>Ambystoma jeffersonianum</i>	EM. Incluye DI.	Grant (1931)
<i>Ambystoma macrodactylum</i>	22 EL. DCL a 20° C.	Watson and Russell (2000)
<i>Ambystoma maculatum</i>	40 EE. DCL, 11 días a 20° C.	Harrison (1969)
<i>Ambystoma mexicanum</i>	13 EE y EL, incluye esqueletogénesis. 40 EE. DCL, 23 días.	Nye <i>et al.</i> (2003) Schreckenberg & Jacobson (1975)
<i>Ambystoma opacum</i>	EM. Incluye DI.	Grant (1931)
<i>Cynops pyrrhogaster</i>	25 EE. DCL, 42 días a 18° C. Incluye histomorfología.	Anderson (1943)
<i>Desmognathus aeneus</i>	33 EE. DCL, 68–75 días.	Marks & Collazo (1998)
<i>Ensatina eschscholtzii</i>	20 EE. DCL.	Collazo & Keller (2010)
<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>	9 EE. DCL, 71 días.	Collazo & Marks (1994)
<i>Lissotriton vulgaris</i>	63 EE y EL. DCL, 138 días a 16–18° C.	Glücksohn (1931)
<i>Notophthalmus viridescens</i>	EM. 9 días.	Grant (1930)

<i>Plethodon cinereus</i>	9 EE. DCL. Incluye histomorfología de glándula tiroides. 24 EE. DCN, 72 días. Incluye histomorfología.	Dent (1942) Kerney (2011)
<i>Pleurodeles waltl</i>	50 EE y EL. DCL, 110 días a 18° C.	Shi & Boucaup (1995)
<i>Taricha torosa</i>	40 EE. DCL, 20 días a 17° C.	Twitty & Bodenstern (1948)
<i>Triturus carnifex</i>	36 EE. DCL, 10 días.	Horner & Macgregor (1985)
<i>Gyrinophilus porphyriticus</i>	20 EE. DCL, 71 días a 13–14° C.	Collazo & Marks (1994)
<i>Hynobius nigrescens</i>	60 EE. DCL, 80 días a 17° C. Hasta fin de la metamorfosis.	Iwasawa & Yamashita (1991)
<i>Necturus maculosus</i>	49 EE y EL. DCL, 126 días a 17–18° C. Incluye DI.	Eycleshymer & Wilson (1910)
<i>Onychodactylus japonicus</i>	72 EE y EL. DCL, > 150 días a 10 ± 1° C.	Iwasawa & Kera (1980)
<i>Proteus anguinus</i>	22 EE. DCL, 75 días a 10–13° C.	Briegleb (1962)
<i>Triturus cristatus</i>	62 EE y EL. DCL, 110 días a 16–18° C.	Glücksohn (1931)
<i>Triturus ivanbureschi</i>	19 EE y EL. DCL, 120 días a 20° C.	Lukanov & Tzanov (2016)
<i>Tylotriton zieglerei</i>	10 EE y EL. DCL y DCN.	Bernardes <i>et al.</i> (2017)

Tabla 2. Información disponible en formato de tablas de desarrollo para los saurópsidos no avianos. Los datos condensados en esta tabla representan menos del 1% de la diversidad del grupo y los trabajos seminales hasta la década del '60 fueron compilados en Gans & Billet (1985). En el caso de las serpientes, el vacío de información es manifiesto para algunos grupos basales (tiflópidos y leptotiflópidos) y los muy diversos colúbridos. EE: estadios embrionarios; EL: estadios larvales; EM: estadios metamórficos. DCN; desarrollo en condiciones naturales; DCL: Desarrollo en condiciones de laboratorio; ME: morfología externa; E: esqueleto; HI: histología.

Testudines		
<i>Apalone spinifera</i>	16 EE post-oviposición. DCL, 87 días. ME.	Greenbaum & Carr (2002)
<i>Carettochelys insculpta</i>	26 EE post-oviposición. DCL, 26 días a 24° C. ME.	Beggs <i>et al.</i> (2000)
<i>Caretta caretta</i>	19 EE post-oviposición. DCL, 73 días a 25° C y 36 a 31° C. ME. 32 EE pre y post oviposición. DCL a 29° C.	Billett <i>et al.</i> (1992) Miller (1985)
<i>Chelonia mydas</i>	31 EE pre y post oviposición. DCL a 29° C. ME. 7 EE post-oviposición. 24 EE post-oviposición.	Miller (1985) Penyapol (1958) Domantay (1968)
<i>Chelydra serpentina</i>	24 EE post-oviposición. DCL, 140 días a 20° C y 63 días a 30° C. ME.	Yntema (1968)
<i>Chrysemys picta</i>	23 EE pre y post oviposición. 95 días de DCL. ME.	Mahmoud <i>et al.</i> (1973), Cordero & Janzen (2014)
<i>Dermochelys coriacea</i>	31 EE pre y post oviposición. DCL a 20° C. 11 EE post-oviposición. ME.	Miller (1985) Deraniyagala (1939)
<i>Emydura subglobosa</i>	17 EE post-oviposición. 65 días de DCL. ME y E.	Werneburg <i>et al.</i> (2009)
<i>Eretmochelys imbricata</i>	31 EE pre y post oviposición. DCL a 20° C. ME. 6 EE post-oviposición. 6 días de duración. ME.	Miller (1985) Deraniyagala (1939)
<i>Mauremys japonicus</i>	26 EE post-oviposición. DCL, 64 días a 26° C y 47 a 30° C. ME.	Okada <i>et al.</i> (2011)
<i>Lepidochelys olivacea</i>	31 EE post-oviposición. DCN y DCL, 55 días. ME. 31 EE pre y post oviposición. DCL a 29° C. ME.	Craatz (1982) Miller (1985)
<i>Pelodiscus sinensis</i>	23 EE post-oviposición. DCL, 48 días. ME.	Tokita & Kuratani (2001)
<i>Testudo hermanni</i>	26 EE post-oviposición. DCL, 90 días a 30° C. ME.	Guyot <i>et al.</i> (2004)
<i>Trachemys callirostris</i>	17 EE post-oviposición. DCL, 58 días a 30° C. ME e HI.	Quintero Gavilán (2010)
<i>Trachemys scripta</i>	26 EE post-oviposición. DCL, 90 días. ME.	Greenbaum (2002)
Crocodylia		
<i>Alligator mississippiensis</i>	28 EE post-oviposición. DCL, 70 días. ME. 20 EE post-oviposición. 28 días. ME e HI.	Ferguson (1985) Hua <i>et al.</i> (2004)

<i>Caiman latirostris</i>	28 EE post-oviposición. DCL, 66 días. ME.	Iungman <i>et al.</i> (2008)
<i>Crocodylus niloticus</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 70 días. ME.	Peterka <i>et al.</i> (2010)
<i>Crocodylus porosus</i>	15 EE post-oviposición. DCN y DCL, 86 días. ME.	Magnuson & Taylor (1980)
<i>Melanosuchus niger</i>	24 EE post-oviposición. DCN, 90 días. ME.	Vieira <i>et al.</i> (2011)

Squamata: Lacertilia

<i>Anolis sagrei</i>	19 EE pre y post-oviposición. Desarrollo en condiciones casi naturales en laboratorio, 28 días. ME.	Sanger <i>et al.</i> (2008)
<i>Agama impalearis</i>	42 EE pre y post-oviposición. Desarrollo en condiciones casi naturales en laboratorio, 55 días. ME.	Mouden <i>et al.</i> (2000)
<i>Agama impalearis</i>	42 EE pre y post-oviposición. DCL, 60 días. ME.	Mouden <i>et al.</i> (2000)
<i>Calotes versicolor</i>	42 EE pre y post-oviposición. DCL, 60 días. ME e Hi.	Muthukkaruppan <i>et al.</i> (1970)
<i>Calyptommatus sinebrachiatus</i>	12 EE pre y post-oviposición. DCL, 45 días. ME.	Muthukkaruppan <i>et al.</i> (1970)
<i>Chamaeleo bitaeniatus</i>	28 EE post-oviposición. DCL. ME e Hi.	Pasteels (1956), Milaire (1957)
<i>Chamaeleo calyptratus</i>	EE basados en morfogénesis de las extremidades.	Díaz & Trainor (2015)
<i>Chamaeleo chamaeleon</i>	37 EE pre y post-oviposición. DCL, 150 días a 26° C y 180 días a 29° C. ME, HI y morfogénesis del autopodio.	Hurle <i>et al.</i> (1987)
<i>Chamaeleo lateralis</i>	37 EE pre y post-oviposición. DCL, 150 días a 26° C y 180 días a 29° C. ME.	Blanc (1974)
<i>Cnemidophorus uniparens</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 31 días a 25–28° C. ME e HI.	Billy (1988)
<i>Eublepharis macularis</i>	14 EE post-oviposición. DCL, 52 días. ME.	Wise <i>et al.</i> (2009)
<i>Hemidactylus turcicus</i>	4 EE post-oviposición. DCL, 60 días a 30° C. ME.	Werner (1971)
<i>Lacerta agilis</i>	41 EE pre y post-oviposición. ME.	Peter (1904), Rieppel (1994)
<i>Lacerta viridis</i>	32 EE post-oviposición. DCL, 46 días a 26° C. ME.	Dhouailly & Saxod (1974)
<i>Liolaemus gravenhorstii</i>	43 EE pre y post-oviposición. DCL, 90 días a 22° C. ME.	Lemus (1967)
<i>Liolaemus tenuis</i>	43 EE post-oviposición. DCL, 130 días a 26° C. ME.	Lemus <i>et al.</i> (1981)
<i>Niveoscincus ocellatus</i>	10 EE intrauterinos. DCN, 105 días. ME, Hi y desarrollo gonadal.	Neaves <i>et al.</i> (2006)
<i>Nothobatrachia ablephara</i>	12 EE post-oviposición. DCL, 45 días. ME.	Roscito & Rodrigues (2012)
<i>Paroedura pictus</i>	27 EE pre y post-oviposición. DCL, 60 días. ME, expresión génica y E.	Noro <i>et al.</i> (2009)
<i>Plestiodon latiscutatus</i>	12 EE post-oviposición. DCL, a 25°C.	Kuriyama & Hasegawa (2017)
<i>Podarcis muralis</i>	32 EE post-oviposición. DCL, 46 días a 20° C. ME.	Dhouailly & Saxod (1974)
<i>Ptyodactylus hasselquistii guttatus</i>	21 EE post-oviposición. DCL, 60 días a 30° C. ME.	Werner (1971)
<i>Sphaerodactylus argus</i>	14 EE post-oviposición. DCL 60 días a 30° C. ME.	Werner (1971)
<i>Tropidurus ivanbureschi</i>	15 EE post-oviposición. DCL, 75 días a 23°C.	Py-Daniel <i>et al.</i> (2017)
<i>Uta stansburiana</i>	30 EE post-oviposición. ME.	Andrews & Greene (2011)
<i>Varanus indicus</i>	13 EE post-oviposición. DCL, 80 días. ME.	Gregorovicova <i>et al.</i> (2012)
<i>Varanus panoptes</i>	15 EE post-oviposición. DCL, 186 días a 29,5° C. ME e Hi y esqueleto.	Werneburg <i>et al.</i> (2015)
<i>Zootoca vivipara</i>	40 EE intrauterino. ME.	Dufaure & Hubert (1961)

Squamata: Sphenodontia

<i>Sphenodon punctatus</i>	21 EE post-oviposición. ME.	Dendy (1899), Moffat (1985)
----------------------------	-----------------------------	-----------------------------

Squamata: Amphisbaenia

<i>Amphisbaena darwini heterozonata</i>	12 EE post-oviposición. DCL. ME y E.	Montero <i>et al.</i> (1999)
---	--------------------------------------	------------------------------

Squamata: Serpentes

<i>Boaedon fuliginosus</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 60 días. ME y E.	Boback <i>et al.</i> (2012)
----------------------------	---	-----------------------------

<i>Bothropoides jararaca</i>	7 EE. DCN, 7 días. ME y E.	Polachowski & Werneburg (2013)
<i>Naja haje</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 51–55 días. ME.	Khannoon & Evans (2014)
<i>Naja kaouthia</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 60–65 días. ME y E.	Jackson (2002)
<i>Piton sebae</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 75. ME y E.	Boughner <i>et al.</i> (2007)
<i>Psamophis sibilans</i>	10 EE post-oviposición. DCL, 50 días a 30°C	Khannoon & Zahradnicek (2017)
<i>Thamnophis sertali sertali</i>	37 EE intrauterinos. ME.	Zher (1962)
<i>Vipera aspis</i>	43 EE intrauterinos. ME.	Hubert & Dufaure (1968), Hubert <i>et al.</i> (1966)

de desarrollo de *Xenopus laevis* es más informativa ya que hace referencia al desarrollo de órganos y sistemas de la anatomía interna.

Las Tablas 1 y 2 presentan una versión sintética de la información disponible sobre el desarrollo en dos grupos de tetrápodos. En ellas se ponen en evidencia el énfasis que existió en el estudio del desarrollo inicial con una caracterización de estadios tempranos que implican sobre todo morfogénesis. Esto tiene que ver con la dificultad de organizar series ontogenéticas y también por la presunción de la ausencia de cambio morfológico cuando el organismo ha alcanzado un plan corporal que no cambiará.

En anfibios (Tabla 1), en los que el desarrollo externo facilita el estudio del desarrollo embrionario y larval y es factible obtener datos sobre los tiempos y variables ambientales en las que se produce el desarrollo, se puede acceder a tablas de desarrollo para menos de 120 especies que representan una insignificante fracción del total de las especies existentes. Sobre la variación de la ontogenia posteclosión/postmetamorfosis todavía no existe información que nos permita describir patrones relativos a tasas de crecimiento y tasas de desarrollo de juveniles y/o procesos de envejecimiento y senectud. En este contexto, un caso interesante de la evolución del desarrollo ha sido descrito en *Xenopus laevis* de criaderos en los que la aparición espontánea de renacuajos sin tiroides que crecen por largos períodos de tiempo sin metamorfosear nos plantean la posibilidad de la existencia de larvas (como una extensión del desarrollo postembrionario) que sufren envejecimiento y senectud (Rot-Nikcevic y Wassersug, 2003; 2004; Kerney *et al.*, 2009).

En los saurópsidos, con excepción de la abundante literatura para las aves, el desarrollo inicial es poco conocido (Tabla 2). En general la mayoría de las tablas de desarrollo embrionario comienzan en el momento de la oviposición y poco se sabe de los

tiempos del desarrollo embrionario inicial entre la fertilización y la oviposición. La incorporación de esta información al estudio de las ontogenias y la construcción de tablas de desarrollo serían bienvenidas para comprender la biodiversidad de linajes tan disímiles.

Los mamíferos son el grupo mejor estudiado en todas las etapas de la ontogenia y algunos linajes, como aquellos que pueden ser criados en cautiverio y que tienen una elevada fertilidad y rápido desarrollo (*e.g.* conejos, ratas, comadrejas), son usados como modelo por las ciencias experimentales. Desde el punto de vista de la Evo-Devo, los estudios de la ontogenia llevados a cabo en los murciélagos han puesto en evidencia cómo la edad, el tamaño y ciertos caracteres fenotípicos se han combinado en este grupo con resultados que incrementaron su diversificación y longevidad (Barja, 2002; Brunet-Rossinni, 2004; Brunet-Rossinni y Austad, 2004; Cretokos *et al.*, 2005). Las investigaciones realizadas en los murciélagos han proporcionado una perspectiva novedosa sobre el papel de la edad en la evolución animal (Brunet-Rossinni y Austad, 2004).

Consideraciones finales

Desde nuestro punto de vista, los tres componentes fundamentales de las ontogenias (forma-tamaño-tiempo) y los procesos que la edad organiza (desarrollo y crecimiento) son el gran aporte de la Morfología al estudio de la evolución de los fenotipos que propone la Evo-Devo (Evolución del Desarrollo).

Aquí, hemos destacado la riqueza de información que el estudio de toda la ontogenia puede proporcionar para comprender la variación de la forma animal y también enfatizamos en la necesidad de organizar e incrementar la información sobre secuencias y tablas de desarrollo ya que hasta el momento sólo se conoce una pequeña fracción de la diversidad existente, sólo en el caso de los tetrápodos.

La información, sintetizada en formato de tabla de desarrollo, que puede describir una trayectoria ontogenética como la juventud en un taxón dado, constituye una herramienta que en la formación del biólogo no tiene la dimensión que debería tener. Más aun cuando el término biodiversidad se hace cada vez más frecuente, es necesario asumir que a) una especie es algo más que la diagnosis de un estado de la ontogenia, b) que la ontogenia es variación del tamaño y la forma en el tiempo, y c) que la variación en el tiempo, es evolución.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Fernando Lobo, Agustín Scanferla, Florencia Vera Candiotti, Miriam Vera, Jessica Fratani y Gabriela Fontanarrosa por sus aportes a la discusión planteada en el marco del taller financiado por el PICT 616 (a MF) y que dio origen al primer manuscrito de este trabajo. A los editores de Cuadernos de Herpetología, Diego Baldo y David Buckley por haber contribuido a una revisión detallada que mejoró la versión final. El financiamiento de esta investigación corresponde a fondos de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica: PICT 616 y 510.

Literatura citada

- Agarwal, S.K. & Niazi, I.A. 1977. A normal table of developmental stages of the Indian bull frog, *Rana tigrina* Daud (Ranidae, Anura, Amphibia). *Proceedings of the National Academy of Sciences, India - Section B: Biological Sciences* 47: 79–92.
- Alcala, A.C. 1962. Breeding behavior and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. *Copeia* 1962: 679–726.
- Alberch, P.; Gould, S.J.; Oster, G.F. & Wake, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296–317.
- Amiet, J.L. 1970. Morphologie et développement de la larve de *Leptodactylodon ventrimarmoratus* (Boulenger) (Amphibien: Anoure). *Annales de la Faculte des Sciences du Cameroun* 4: 53–71.
- Amin, N.M.; Womble, M.; Ledon-Rettig, C.; Hull, M.; Dickinson, A. & Nascone-Yoder, N. 2015. Budgett's frog (*Lepidobatrachus laevis*): A new amphibian embryo for developmental biology. *Developmental Biology* 405: 291–303.
- Anderson, P. 1943. The normal development of *Triturus pyrrhogaster*. *Anatomical Record* 86: 59–63.
- Andrade Cahueñas, C. 2015. Desarrollo y somitogénesis de *Engystomops guayaco* (Anura:Leptodactylidae) desde el huevo fecundado hasta la eclosión del renacuajo. Tesina de grado Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Escuela de Ciencias Biológicas.
- Andrews, R.M. & Donoghue, S. 2004. Effects of temperature and moisture on embryonic diapause of the veiled chameleon (*Chamaeleo calyptratus*). *Journal of Experimental Zoology* 30: 629–635.
- Andrews, R.M. & Greene, V.W. 2011. Character variation in embryonic development of the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Herpetology* 45: 451–454.
- Anstis, M. 2008. Direct development in the Australian myobatrachid frog *Metacrinia nichollsi* from Western Australia. *Records of the Western Australian Museum* 24: 133–150.
- Anstis, M.; Roberts, J.D. & Altig, R. 2007. Direct development in two myobatrachid frogs, *Arenophryne rotunda* Tyler and *Myobatrachus gouldii* Gray, from Western Australia. *Records-Western Australian Museum* 23: 259–271.
- Anstis, M.; Parker, F.; Hawkes, T.; Morris, I. & Richards, S.J. 2011. Direct development in some Australopapuan microhylid frogs of the genera *Austrochaperina*, *Cophixalus* and *Oreophryne* (Anura: Microhylidae) from northern Australia and Papua New Guinea. *Zootaxa* 3052: 1–50.
- Araújo, O.G.; Haddad, C.F.; Silva, H.R. & Pugener, L.A. 2016. A simplified table for staging embryos of the pipid frog *Pipa arrabali*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 88: 1875–1887.
- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ba-Omar, T.; Ambu-Saidib, I.; Al-Bahrya, S. & Al-Khayata, A. 2004. Embryonic and larval staging of the Arabian Toad, *Bufo arabicus* (Amphibia: Bufonidae). *Zoology in the Middle East* 32: 47–56.
- Bahir, M.M.; Meegaskumbura, M.; Manamendra-Arachchi, K.; Schneider, C.J. & Pethiyagoda, R. 2005. Reproduction and terrestrial direct development in Sri Lankan shrub frogs (Ranidae: Rhacophorinae: *Philautus*). *The Raffles Bulletin of Zoology* 12: 339–350.
- Banbury, B. & Maglia, A.M. 2006. Skeletal Development of the Mexican Spadefoot, *Spea multiplicata* (Anura: Pelobatidae). *Journal of Morphology* 67: 803–821.
- Barja, G. 2002. Rate of generation of oxidative stress-related damage and animal longevity. *Free Radical Biology and Medicine* 33: 1167–1172.
- Beggs, K.; Young, J.; Georges, A. & West, P. 2000. Ageing the eggs and embryos of the pig-nosed turtle, *Carettochelys insculpta* (Chelonia: Caretto helydidae), from northern Australia. *Canadian Journal of Zoology* 78: 373–392.
- Bernardes, M.; Rauhaus, A.; Michel, C.; Pham, C.T.; Nguyen, T.Q.; Le, M.C.; Pasmans, F.; Bonkowski, M. & Ziegler, T. 2017. Larval development and breeding ecology of Ziegler's Crocodile Newt, *Tylotriton ziegleri* Nishikawa, Matsui and and Nguyen, 2013 (Caudata: Salamandridae), compared to other *Tylotriton* representatives. *Amphibian & Reptile Conservation* 11: 72–87.
- Billett, F.S.; Collins, P.; Goulding, D.A. & Sutherland, J. 1992. The development of *Caretta caretta*, at 25–34°C, in artificial nests. *Journal of Morphology* 213: 251–263.
- Billy, A.J. 1988. Observations on the embryology of the unisexual lizard *Cnemidophorus uniparens* (Teiidae). *Journal of Zoology* 215: 55–81.
- Blanc, F. 1974. Table de développement de *Chamaeleo lateralis* Gray, 1831. *Annales D'Embryologie et de Morphogenese* 7: 99–115.
- Boback, S.M.; Dichter, E.K. & Mistry, H.L. 2012. A developmental staging series for the African house snake, *Boaedon (Lamprophis) fuliginosus*. *Zoology* 115: 38–46.
- Booth, D. 2002. Incubation of rigid-shelled turtle eggs: do hydric conditions matter? *Journal of Comparative Physiology B*

- 172: 627–633.
- Boughner, J.C.; Buchtova, M.; Fu, K.; Diewert, V.; Hallgrimsson, B. & Richman, J.M. 2007. Embryonic development of *Python sebae*. I. Staging criteria and macroscopic skeletal morphogenesis of the head and limbs. *Zoology* 110: 212–230.
- Briegleb, W. 1962. Zur biologie und ökologie des grottenolms (*Proteus anguinus* Laur.1768). *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere* 51: 271–334.
- Brown, H.A. 1975. Temperature and development of the tailed frog, *Ascaphus truei*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 50: 397–505.
- Brunet-Rossinni, A.K. 2004. Reduced free-radical production and extreme longevity in the little brown bat (*Myotis lucifugus*) versus two non-flying mammals. *Mechanisms of Ageing and Development* 125: 11–20.
- Brunet-Rossinni, A.K. & Austad S.N. 2004. Ageing studies on bats: a review. *Biogerontology* 5: 211–222.
- Brusca G.J.; Brusca R.C. & Gilbert S.F. 1997. Characteristics of Metazoan Development: 3–19. *En: Gilbert, S.F. & Raunio, A.M. (eds.), Embryology. Constructing the organism*. Sinauer Associates Inc Publ., Sunderland.
- Busse, K. 1971. Desarrollo de *Batrachyla leptopus* Bell con observaciones sobre su ecología y comportamiento (Amphibia, Leptodactylidae). *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 15: 5–64.
- Cambar, R. & Martin, S. 1959. Table chronologique du développement embryonnaire et larvaire du crapaud accoucher (*Alytes obstetricans* Laur.). *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux* 98: 3–33.
- Campbell, T.S.; Irvin, P.; Campbell, K.R.; Hoffmann, K.; Dykes, M.E.; Harding, A.J. & Johnson, S.A. 2009. Evaluation of a new technique for marking anurans. *Applied Herpetology* 6: 247–256.
- Casale, P.; Conte, N.; Freggi, D.; Cioni, C. & Argano, R. 2011. Age and growth determination by skeletochronology in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) from the Mediterranean Sea. *Scientia Marina* 75: 197–203.
- Castanet, J. 1978. Les marques de croissance osseuse comme indicateurs de l'âge chez les lézards. *Acta Zoologica* 59: 35–48.
- Chakravarty, P.; Bordoloi, S.; Grosjean, S.; Ohler, A. & Borkotoki, A. 2011. Tadpole morphology and table of developmental stages of *Polypedates teraiensis* (Dubois, 1987). *Alytes* 27: 85–115.
- Chen, B.Y.; Liao, W.B & Mi, Z.P. 2011. Body size and age of the China wood frog (*Rana chensinensis*) in northeastern China. *North-Western Journal of Zoology* 7: 236–242.
- Chipman, A.D.; Haas, A. & Khaner, O. 1999. Variations in anuran embryogenesis: yolk-rich embryos of *Hyperolius punctulatus* (Hyperoliidae). *Evolution & Development* 1: 49–61.
- Collazo, A. & Keller, R. 2010. Early development of *Ensatina eschscholtzii*: an amphibian with a large, yolky egg. *EvoDevo* 2010: 1–6.
- Collazo, A. & Marks, S.B. 1994. Development of *Gyrinophilus porphyriticus*: identification of the ancestral developmental pattern in the salamander family Plethodontidae. *Journal of Experimental Zoology* 268: 239–258.
- Cordero, A.G. & Hanzen, F.J. 2014. An enhanced developmental staging table for the painted turtle, *Chrysemys picta* (Testudines: Emydidae). *Journal of Morphology* 275: 442–55.
- Crastz, F. 1982. Embryonic stages of the marine turtle *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz). *Revista de Biología Tropical* 30: 113–120.
- Crespo, E.G. 1979. Contribuição para o conhecimento da biologia dos *Alytes* ibéricos, *Alytes obstetricans boscai*, Lataste 1879 e *Alytes cisternasii* Bosca 1879 (Amphibia, Salientia): a problemática da especiação de *Alytes cisternasii*. Tesis, Universidade de Lisboa, Portugal.
- Cretekos, C.J.; Weatherbee, S.D.; Chen, C-H.; Badwaik, N.K.; Niswander, L.; Behringer, R.R. & Rasweiler, J.J. 2005. Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancies in captive-bred animals. *Developmental Dynamics* 233: 721–738.
- Cundall, D. & Greene, H.W. 2000. Feeding in snakes: 293–333. *En: Schwenk K. (ed.), Feeding: Form, Function and Evolution in Tetrapod Vertebrates*. San Diego Academic Press, California.
- Dabagyan, N.V. & Sleptsova, L.A. 1991. The Common Frog *Rana temporaria*: 283–305. *En: Dettlaff, T.A. & Vassetzky, S.G. (eds.), Animal Species for Developmental Studies*. Springer US, New York.
- Darwin, C. 1859. On the Origin of Species by means of Natural Selection. John Murray, London.
- Das, I.; Hedeir, H.; Pui, Y.M.; Hertwig, S.T. & Haas, A. 2016. Larval external morphology and development in *Feihyla kajau* (Dring, 1983) (Amphibia: Anura: Rhacophoridae). *Raffles Bulletin of Zoology* 64: 319–328.
- De Bavay, J.M. 1993. The developmental stages of the sphagnum frog, *Kyarranus sphagnicolous* Moore (Anura, Myobatrachidae). *Australian Journal of Zoology* 41: 151–201.
- de Beer, G.R. 1930. Embryology and evolution. The Clarendon Press, Oxford.
- de Beer, G.R. 1940. Embryos and ancestors. The Clarendon Press, Oxford.
- de Lima, A.V.P.; Reis, A.H.; Amado, N.G.; Cassiano-Lima, D.; Borges-Nojosa, D.M.; Oriá, R.B. & Abreu, J.G. 2016. Developmental aspects of the direct-developing frog *Adelophryne maranguapensis*. *Genesis* 54: 257–271.
- Del Conte, E. & Sirlin, J.L. 1952. Pattern series of the first embryonic stages in *Bufo arenarum*. *Anatomical Record* 112: 125–135.
- Del Pino, E.M. & Escobar, E. 1981. Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs. *Journal of Morphology* 167: 277–295.
- Del Pino, E.M.; Avila, M.E.; Perez, O.D.; Benitez, M.S.; Alarcon, I.; Noboa, V. & Moya, I.M. 2004. Development of the dendrobatid frog *Colostethus machalilla*. *International Journal of Developmental Biology* 48: 663–670.
- Dendy, A. 1899. Outlines of the development of the tuatara, *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 42: 1–87.
- Dent, J.N. 1942. The embryonic development of *Plethodon cinereus* as correlated with the differentiation and functioning of the thyroid gland. *Journal of Morphology* 71: 577–601.
- Dent, J.N. 1956. Observations on the life history and development of *Leptodactylus albilabris*. *Copeia* 1956: 207–210.
- Deraniyagala, P.E.P. 1939. The Tetrapod Reptiles of Ceylon – Vol. 1, Testudines & Crocodylians. Colombo Museum of Natural History, Ceylon.
- Díaz Jr., R.E. & Trainor, P.A. 2015. Hand/foot splitting and the 're-evolution' of mesopodial skeletal elements during the evolution and radiation of chameleons. *BMC Evolutionary Biology* 15: 184.
- Dhouailly, D. & Saxod, R. 1974. Les stades de développement de

- Lacerta muralis* Laurent. Entre la ponte et l'éclosion. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 99: 489–494.
- Dodd, M.H.I. & Dodd, J.M. 1976. The biology of metamorphosis: 467–599. En: Lofts, B. (ed.), *Physiology of the Amphibia*. Academic Press Inc., New York.
- Domantay, J.S. 1968. Notes on the development and breeding habits of *Chelonla mydas*. *Acta Manilana Serie A* 4: 87–109.
- Duarte Varela, C. & Cabrera, M. 2000. Testing skeletochronology in Black Tegu lizards (*Tupinambis merianae*) of known ages. *Herpetological Review* 31: 224–226.
- Dufaure, J.P. & Hubert, J. 1961. Table de développement du lézard vivipare *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara* Jacquin. *Archives d'Anatomie Microscopique et de Morphologie Experimentale* 50: 309–328.
- Dünker, N.M.; Wake, H. & Olson, W.M. 2000. Embryonic and larval development in the caecilian *Ichthyophis kohtaoensis* (Amphibia, Gymnophiona): A staging table. *Journal of Morphology* 243: 3–34.
- Elinson, R.P. & del Pino, M.E. 1985. Cleavage and gastrulation in the egg-brooding, marsupial frog, *Gastrotheca riobambae*. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 90: 223–232.
- Erişmiş, U.C.; Arıkan, H.; Konuk, M. & Guarino, F.M. 2009. Age structure and growth of the Caucasian parsley frog, *Pelodytes caucasicus* (Boulenger 1896) from Turkey. *Russian Journal of Herpetology* 16: 19–26.
- Esperón Rodríguez, M. & Gallo Reynoso, J.P. 2013. Juvenile and subadult feeding preferences of the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*) at San Benito Archipelago, Mexico. *Aquatic Mammals* 39: 125–131.
- Eycleshymer, A.C. & Wilson, J.M. 1910. Normal plates of the development of *Necturus maculosus*: 1–50. En: Keibel, F. (Ed.). *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere II*, Gustav Fischer Verlag, Vienna.
- Fabrezi, M. 2011. Heterochrony in growth and development in anurans from the Chaco of South America. *Evolutionary Biology* 38: 390–411.
- Fabrezi, M. & Goldberg, J. 2009. Heterochrony during skeletal development of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae) and the early offset of skeleton development and growth. *Journal of Morphology* 270: 205–220.
- Fabrezi, M. & Quinzio, S.I. 2008. Morphological evolution in Ceratophyinae frogs (Anura, Neobatrachia): the effects of heterochronic changes during larval development and metamorphosis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 752–780.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I. & Goldberg, J. 2009. The giant tadpole and delayed metamorphosis of *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 43: 228–243.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I. & Goldberg, J. 2010. The ontogeny of *Pseudis platensis* (Anura, Hylidae): Heterochrony and the effects of larval development in the postmetamorphic life. *Journal of Morphology* 271: 496–510.
- Fabrezi, M.; Quinzio, S.I.; Goldberg, J. & De Sá, R.O. 2012. The Development of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae: Gastrophryinae). *Journal of Herpetology* 46: 363–380.
- Fabrezi, M.; Quinzio S.I.; Goldberg, J.; Cruz, J.C.; Chuliver Pereyra, M.; Wassersug, R.J. 2016. Developmental changes and novelties in ceratophryid frogs. *EvoDevo* 2016: 5. DOI: 10.1186/s13227-016-0043-9
- Ferguson, M.J. 1985. The reproductive biology and embryology of crocodylians: 329–491, Vol 14. En: Gans, C.; Billett, F. & Maderson, P.F.A. (eds.). *Biology of the Reptilia*. John Wiley and Sons, New York.
- Formas, J.R. & Pugín, E. 1971. Reproducción y desarrollo de *Batrachyla antartandica* (Barrio) (Anura, Leptodactylidae). *Boletín del Museo de Historia Natural (Chile)* 32: 201–213.
- Gans, C. & Billett, F. 1985. *Biology of the Reptilia*. Development B. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto and Singapore.
- Gawor, A.; Rauhaus, A.; Karbe, D.; Van Der Straeten, K.; Lötters, S. & Ziegler, T. 2012. Is there a chance for conservation breeding? Ex situ management, reproduction, and early life stages of the harlequin toad *Atelopus flavescens* Duméril & Bibron, 1841 (Amphibia: Anura: Bufonidae). *Amphibian & Reptile Conservation* 5: 29–44.
- Gilbert, S.F. 1997. *Developmental Biology*. Sinauer Associates Inc Publ., Sunderland, Massachusetts.
- Glücksohn, S. 1931. Äussere entwicklung der extremitäten und stadieneinteilung der larvenperiode von *Triton taeniatus* Leyd. und *Triton cristatus* Laur. *Archiv Entwicklungsmechanik* 125: 341–405.
- Goldberg, J.; Vera Candiotti, F. & Akmentins, M.S. 2012. Direct-developing frogs: ontogeny of *Oreobates barituensis* (Anura: Terrarana) and the development of a novel trait. *Amphibia-Reptilia* 33: 239–250.
- Gollmann, B. & Gollmann, G. 1991. Embryonic development of the myobatrachine frogs *Geocrinia laevis*, *Geocrinia victoriana*, and their natural hybrids. *Amphibia-Reptilia* 12: 103–110.
- Gómez, M.L.; Zaracho, V.H. & Sandoval, M.T. 2016. Desarrollo embrionario-larval y metamorfosis de *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leptodactylidae). *Revista Veterinaria* 27: 21–27.
- Goshe, L.R.; Avens, L.; Scharf, F.S. & Southwood A.L. 2010. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. *Marine Biology* 157: 1725–1740.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183–190.
- Gosner, K.L. & Black, I.H. 1954. Larval Development in *Bufo woodhousei fowleri* and *Scaphiopus holbrooki holbrooki*. *Copeia* 1954: 251–255.
- Gosner, K.L. & Rossman, D.A. 1960. Eggs and larval development of the treefrogs *Hyla crucifer* and *Hyla ocularis*. *Herpetologica* 16: 225–232.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Grant, M.P. 1930. Diagnostic stages of urodele metamorphosis with reference to *Amblystoma punctatum* and *Triturus viridescens*. *Anatomical Record* 45: 1–25.
- Grant, M.P. 1931. Diagnostic stages of metamorphosis in *Amblystoma jeffersonianum* and *Amblystoma opacum*. *Anatomical Record* 51: 1–15.
- Greenbaum, E. & Carr, J. 2002. Staging criteria for embryos of the spiny softshell turtle, *Apalone spinifer* (Testudines: Trionychidae). *Journal of Morphology* 254: 272–291.
- Greenbaum, E. 2002. A standardized series of embryonic stages for the emydid turtle *Trachemys scripta*. *Canadian Journal of Zoology* 80: 1350–1370.
- Gregorovicova, M.; Zahradnicek, O.; Tucker, A.S.; Velensky, P. & Horacek, I. 2012. Embryonic development of the monitor lizard, *Varanus indicus*. *Amphibia-Reptilia* 33: 451–468.
- Grenat, P.; Zavala Gallo, L.; Salas, N. & Martino, A. 2011. External changes in embryonic and larval development of *Odontophrynus cordobae* Martino et Sinsch, 2002 (Anura: Cycloramphidae). *Biologia* 66: 1148–1158.

- Gutiérrez, J.A.; Piantoni, C. & Ibagüengoytia, N.R. 2013. Altitudinal effects on life history parameters in populations of *Liolaemus pictus argentinus* (Sauria: Liolaemidae). *Acta Herpetologica* 8: 9–17.
- Guyot, G.; Pieau, C. & Renous, S. 1994. Développement embryonnaire d'une tortue terrestre, la tortue d'Hermann, *Testudo hermanni* (Gmelin, 1789). *Annales des Sciences naturelles Zoologie* 15: 115–137.
- Hall, B.K. 1992. *Evolutionary Developmental Biology*. Chapman and Hall, Londres.
- Hall, J.A.; Larsen Jr., J.H. & Fitzner, R.E. 1997. Postembryonic ontogeny of the Spadefoot Toad, *Scaphiopus intermontanus* (Anura: Pelobatidae): external morphology. *Herpetological Monographs* 11:124–178.
- Hämäläinen, A.; Dammhahn, M.; Aujard, F. & Kraus, C. 2015. Losing grip: Senescent decline in physical strength in a small-bodied primate in captivity and in the wild. *Experimental Gerontology* 61: 54–61.
- Harrison, R.G. 1969. Harrison stages and description of the normal developmental of the spotted salamander, *Ambystoma punctatum* (Linn.): 44–66. *En: Harrison, R.G. (ed.), Organization and development of the Embryo*. Yale Univ. Press, New Haven.
- Hemelaar, A. 1985. An improved method to estimate the number of year rings resorbed in phalanges of *Bufo bufo* (L) and its application to population from different latitudes and altitudes. *Amphibia-Reptilia* 6: 323–343.
- Hervas, F.; Torres, K.P.; Montenegro-Larrea, P. & del Pino, E.M. 2015. Development and gastrulation in *Hyloxalus vertebralis* and *Dendrobates auratus* (Anura: Dendrobatidae). *Amphibian & Reptile Conservation* 8: 121–135.
- Heyland, A.; Hodin, J. & Reitzel, A.M. 2005. Hormone signaling in evolution and development: a non-model system approach. *BioEssays* 27: 64–75.
- Hindle, A.G.; Horning, M.; Mellish, J.A.E. & Lawler, J.M. 2009a. Diving into old age: muscular senescence in a large-bodied, long-lived mammal, the Weddell seal (*Leptonychotes weddellii*). *Journal of Experimental Biology* 212: 790–796.
- Hindle, A.G.; Lawler, J.M.; Campbell, K.L. & Horning, M. 2009b. Muscle senescence in short-lived wild mammals, the soricine shrews *Blarina brevicauda* and *Sorex palustris*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology* 311: 358–367.
- Hoopwood, N. 2007. A history of normal plates, tables and stages in vertebrate embryology. *The International Journal of Developmental Biology* 51: 1–26.
- Horner, H.A. & Macgregor, H.C. 1985. Normal development in newts (*Triturus*) and its arrest as a consequence of an unusual chromosomal situation. *Journal of Herpetology* 19: 261–270.
- Horner, J.R.; De Ricqlès, A. & Padian, K. 2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 115–129.
- Hua, T.M.; Wang, C.L. & Chen, B.H. 2004. Stages of embryonic development for *Alligator sinensis*. *Zoological Research* 25: 263–271.
- Hubert, J. & Dufaure, J.P. 1968. Table de développement de la vipère aspic: *Vipera aspic*. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 93: 135–148.
- Hubert, J.; Dufaure, J.P. & Collins, J.P. 1966. Matériaux pour une table de développement de *Vipera aspic* L.I. Le période d'organogénèse. *Bulletin de la Société Zoologique de France* 91: 779–781.
- Hurle, J.M.; Garcia-Martinez, V.; Garan, Y.; Climent, V. & Blasco, M. 1987. Morphogenesis of the prehensile autopodium in the common chameleon (*Chamaeleo chamaeleo*). *Journal of Morphology* 194: 187–194.
- Lungman, J.; Piña, C.I. & Siroski, P. 2008. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Genesis* 46: 401–417.
- Iwasawa, H. & Kawasaki, N. 1979. Normal stages of development of the Japanese green frog *Rhacophorus arboreus* (Okada and Kawano). *Japanese Journal of Herpetology* 8: 22–35.
- Iwasawa, H. & Kera, Y. 1980. Normal stages of development of the Japanese lungless salamander, *Onychodactylus japonicus* (Houttuyn). *Japanese Journal of Herpetology* 8: 73–89.
- Iwasawa, H. & Morita, Y. 1980. Normal stages of development in the frog, *Rana brevipoda porosa* (in Japanese, English summary). *Zoological Magazine* 89: 65–75.
- Iwasawa, H. & Futagami, J. 1992. Normal stages of development of a tree frog, *Hyla japonica* Günther. *Japanese Journal of Herpetology* 14: 129–142.
- Iwasawa, H. & Yamashita, K. 1991. Normal stages of development of a Hynobiid salamander, *Hynobius nigrescens* Stejneger. *Japanese Journal of Herpetology* 14: 39–62.
- Izeckson, E. & Jim, J. 1971. Observações sobre o desenvolvimento e os hábitos de *Myersella sunnigra* (Miranda-Ribeiro) (Amphibia, Anura, Microhylidae). *Arquivos do Museu Nacional* 54: 69–73.
- Izquierdo, L. & Pereda, J. 1964. Influencia de la temperatura ambiental sobre el desarrollo de *Pleurodema bibroni*. *Archivos de Biología Médica y Experimental* 1: 141–151.
- Jackson, K. 2002. Post-ovipositional development of the monocled cobra, *Naja kaouthia* (Serpentes: Elapidae). *Zoology* 105: 203–214.
- Jakob, C.; Seitz, A.; Crivelli, A.J. & Miaud, C. 2002. Growth cycle of the marbled newt (*Triturus marmoratus*) in the Mediterranean region assessed by skeletochronology. *Amphibia-Reptilia* 23: 407–418.
- Jégo, M.; Lemaître, J.F.; Bourgoïn, G.; Capron, G.; Warnant, C.; Klein, F.; Gilot-Fromont, E. & Gaillard, J.M. 2014. Haematological parameters do senesce in the wild: evidence from different populations of a long-lived mammal. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 2745–2752.
- Jorquera, B. & Izquierdo, L. (1964). Stages of normal development of *Calyptocephalella gayi* (the Chilean frog). *Biologica (Santiago, Chile)* 36: 43–53.
- Jorquera, B.; Pugín, E. & Goicoechea, O. 1972. Tabla de desarrollo normal de *Rhinoderma darwini*. *Archivos de Medicina Veterinaria* 4: 1–15.
- Jorquera, B. & Pugín, E. 1975. Organogénesis de la rana chilena (*Calyptocephalella caudibervera*) (Amphibia, Leptodactylidae). *Museo Nacional de Historia Natural, Chile. Publicación Ocasional* 20: 3–29.
- Jorquera, B. & Molinari, E. 1979. Estados de desarrollo normal de *Batrachyla taeniata* (Girard). *Medio Ambiente* 4: 89–102.
- Kara, T.C. 1994. Ageing in amphibians. *Gerontology* 40: 161–173.
- Kellicot, W.E. 1913. *Outlines of chordate development*. Henry Holt and Company, New York.
- Kerney, R. 2011. Embryonic staging table for a direct-developing salamander, *Plethodon cinereus* (Plethodontidae). *Anatomical Record* 294: 1796–1808.
- Kerney, R.; Wassersug, R. & Hall, B.K. 2009. Skeletal advance and arrest in giant non-metamorphosing African clawed frog

- tadpoles (*Xenopus laevis*: Daudin). *Journal of Anatomy* 20: 1–12.
- Khan, M.S. 1965. A normal table of *Bufo melanostictus* Schneider. *Biología* 11: 1–39.
- Khannoon, E.R. 2015. Developmental stages of the climbing gecko *Tarentola annularis* with special reference to the claws, pad lamellae, and subdigital setae. *Journal of Experimental Zoology (Mol.Dev.Evol.)* 324B: 450–464.
- Khannoon, E.R. & Evans, S.E. 2014. The embryonic development of the Egyptian cobra *Naja h. haje* (Squamata: Serpentes: Elapidae). *Acta Zoologica* 95: 472–483.
- Khannoon, E.R. & Zahradnicek, O. 2017. Postovipositional development of the sand snake *Psammophis sibilans* (Serpentes: Lamprophiidae) in comparison with other snake species. *Acta Zoologica* 98: 144–153.
- Kirkwood, T.R.L. & Rose, M.R. 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 332: 15–24.
- Kishimoto, K. & Hayashi, F. 2017. The complete embryonic and larval stages of the oophagous Frog *Kurixalus eiffingeri* (Rhacophoridae). *Current Herpetology* 36: 37–45.
- Knott, K.K.; Roberts, B.M.; Maly, M.A.; Vance, C.K.; DeBeauchamp, J.; Majors, J.; Riger, P.; DeCaluwe, H. & Kouba, A.J. 2013. Fecal estrogen, progesterone and glucocorticoid metabolites during the estrous cycle and pregnancy in the giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*): evidence for delayed implantation. *Reproductive Biology and Endocrinology* 11: doi: 10.1186/1477-7827-11-83.
- Kuriyama, T. & Hasegawa, M. 2017. Embryonic developmental process governing the conspicuousness of body stripes and blue tail coloration in the lizard *Plestiodon latiscutatus*. *Evolution & Development* 19: 29–39.
- Lamotte, M. 1963. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. XIV. Le développement larvaire de *Hymenochirus (Pseudohymenochirus) merlini*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 25: 944–953.
- Lamotte, M. 1964. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. XIV. Le développement larvaire de *Phrynomantis microps*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 26: 228–237.
- Lamotte, M. & Dzieduszycka, S.D. 1958. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. VII. Le développement larvaire de *Phrynobatrachus francisci*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 20: 1071–1086.
- Lamotte, M.; Lauwarier, G. & Perret, J.-L. 1957. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. V. Le développement larvaire de *Rana (Hylarana) albolabris*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 19: 1312–1327.
- Lamotte, M. & Perret, J.-L. 1963a. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. XV. Le développement direct de l'espèce *Arhrolpetis peocilonotus*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 25: 277–284.
- Lamotte, M. & Perret, J.-L. 1963b. Contribution à l'étude des batraciens de l'Ouest africain. XIV. Le développement larvaire de *Chiromantis rufescens*. *Le Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 25: 265–276.
- Lamotte, M. & Xavier, F. 1972. Les amphibiens anoures a developpement direct d'Afrique. Observations sur la biologie de *Nectophrynoides tornieri* (Roux). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 97: 413–428.
- Lange, R.; Gruber, B.; Henle, K.; Sarre, S.D. & Hoehna, M. 2012. Mating system and intrapatch mobility delay inbreeding in fragmented populations of a gecko. *Behavioral Ecology* 24: 1260–1270.
- Leclair, R. & Castanet, J. 1987. A skeletochronological assessment of age and growth in the frog *Rana pipiens* Schreber (Amphibia, Anura) from Southwestern Quebec. *Copeia* 1987: 361–369.
- Lemus, D. 1967. Contribución al estudio de la embriología de reptiles Chilenos. II. Tabla de desarrollo de la lagartija vivipara *Liolaemus gravenhorti* (Reptilia-Squamata-Iguanidae). *Biológica* 40: 39–61.
- Lemus, D.; Illanes, J.; Fuenzalida, M.; De La Vega, Y.P. & Garcia, M. 1981. Comparative analysis of the development of the lizard *Liolaemus tenuis tenuis*. II. A series of normal postlaying stages in embryonic development. *Journal of Morphology* 169: 337–349.
- León-Ochoa, J. & Donoso-Barros, R. 1969. Desarrollo embrionario y metamorfosis de *Pleurodema brachyops* (Cope) (Salientia, Leptodactylidae). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 42: 355–379.
- Lettink, M. 2012. Herpetofauna: population estimates (using capture-mark-recapture data) v1.0. Inventory and monitoring toolbox: herpetofauna. Department of Conservation Te Papa Atawhai.
- Limbaugh, B.A. & Volpe, E.P. 1957. Early development of the Gulf Coast toad, *Bufo valliceps* Wiegmann. *American Museum Novitates* 1842: 1–32.
- López, M.S.; Manzano, A.S. & Prieto, Y.A. 2013. Ontogenetic variation in head morphology and diet in two snakes (Viperidae) from northeastern Argentina. *Journal of Herpetology* 47: 406–412.
- Lukanov, S. & Tzankov, N. 2016. Life history, age and normal development of the Balkan-Anatolian crested newt (*Triturus ivanbureschi* Arntzen and Wielstra, 2013) from Sofia district. *North-Western Journal of Zoology* 12: 22–32.
- Lynn, W.G. & Lutz, B. 1946a. The development of *Eleutherodactylus guentheri* STDNR. 1864. *Boletim do Museu Nacional* 71: 26–46.
- Lynn, W.G. & Lutz, B. 1946b. The development of *Eleutherodactylus nasutus* Lutz (Salientia). *Boletim do Museu Nacional* 79: 1–30.
- Magnusson, W.E. & Taylor, A.J. 1980. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in aging eggs in the field. *Australian Wildlife Research* 7: 479–485.
- Mahmoud, I.Y.; Hess, G.L. & Klicka, J. 1973. Normal embryonic stages of the western painted turtle, *Chrysemys picta bellii*. *Journal of Morphology* 141: 269–280.
- Maienschein, J. 2007. To Evo-Devo through cells, embryos, and morphogenesis: 109–121. *En: Laubichler, M.D. & Maienschein, J. (eds), From Embryology to Evo-Devo. A History of Developmental Evolution. The MIT Press, Cambridge.*
- Maisano, J.A. 2002. Terminal fusions of skeletal elements as indicators of maturity in squamates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 268–275.
- Mao, M.; Huang, Y.; Mi, Z.P.; Liu, Y.H. & Zhou, Q. 2012. Skeletochronological study of age, longevity and growth in a population of *Rana nigromaculata* (Amphibia: Anura) in Sichuan, China. *Asian Herpetological Research* 3: 258–264.
- Marks, S.B. & Collazo, A. 1998. Direct development in *Desmognathus aeneus* (Caudata: Plethodontidae): a staging table. *Copeia* 1998: 637–648.
- Matsuki, T. & Matsui, M. 2009. The validity of skeletochronology in estimating ages of Japanese clouded salamander, *Hynobius nebulosus* (Amphibia, Caudata). *Current Herpetology* 28: 41–48.
- McEdward, L.R. & Janies, D.A. 1993. Life cycle evolution in

- asteroids: What is a larva? *Biological Bulletin* 184: 255–268.
- Meslin, C.; Mugnier, S.; Callebaut, I.; Laurin, M.; Pascal, G.; Poupon, A.; Goudet, G. & Monget, P. 2012. Evolution of genes involved in gamete interaction: evidence for positive selection, duplications and losses in vertebrates. *PLoS ONE* 7 doi: 10.1371/journal.pone.0044548.
- Michael, P. 1981. A normal table of early development in *Bombina orientalis* (Boulenger), in relation to rearing temperature. *Development, Growth & Differentiation* 23: 149–155.
- Milaire, J. 1957. Contribution a la connaissance morphologique et cytologique des bourgeons de membres chez quelques reptiles. *Archives de Biologie* 68: 429–512.
- Miller, J.D. 1985. Embryology of marine turtles: 269–328. *En: Gans, C.; Billett, F. & Maderson, P.F.A. (eds.), Biology of the Reptilia*. John Wiley and Sons, New York.
- Minelli, A. 2003. The development of animal form. Cambridge University Press, Cambridge-New York.
- Mitchell, N. & Swain, R. 1996. Terrestrial development in the Tasmanian frog, *Bryobatrachus nimbus* (Anura: Myobatrachinae): larval development and a field staging table. *Papers and proceedings of the Royal Society of Tasmania* 130: 75–80.
- Moffat, L.A. 1985. Embryonic development and aspects of reproductive biology in the tuatara, *Sphenodon punctatus*: Vol. 14, 493–522. *En: Gans, C.; Billett, F. & Maderson, P.F.A. (Eds.), Biology of the Reptilia*. John Wiley and Sons, New York.
- Monaghan, P.; Charmantier, A.; Nussey, D. & Ricklefs, R. 2008. The evolutionary ecology of senescence. *Functional Ecology* 22: 371–378.
- Montero, R.; Gans C. & Lions, M.L. 1999. Embryonic development of the skeleton of *Amphisbaena darwini heterozonata* (Squamata: Amphisbaenidae). *Journal of Morphology* 239: 1–25.
- Morrisett, F.W. 1986. Normal development of *Pachymedusa dacnicolor*. Ph.D Thesis, The University of Arizona, USA.
- Mouden, E.E.; Bons, J.; Pieau, C.; Renous, S.; Znari, M. & Boumezzough, A. 2000. Table de développement embryonnaire d'un lézard agamidé, *Agama impalearis* Boettger, 1874. *Annales des Sciences Naturelles. Serie Zoologie et Biologie Animale* 21: 93–115.
- Mouden, E.H.; Znari, M. & Brown, R.P. 1999. Skeletochronology and mark recapture assessments of growth in the North African agamid lizard (*Agama impalearis*). *Journal of Zoology* 249: 455–461.
- Müller, G.B. 2007. Six memos for Evo-Devo: 499–524. *En: Laubichler, M.D. & Maienschein, J. (eds.), From embryology to Evo-Devo. A history of developmental evolution*. The MIT Press, Cambridge.
- Muthukkarruppan, V.R.; Kanakambika, P.; Manickavel, V. & Veeraraghavan, K. 1970. Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*, I. a series of normal stages in the embryonic development. *Journal of Morphology* 130: 479–490.
- Narayan, E.J.; Hero, J.-M.; Christi, K.S. & Morley, C.G. 2011. Early developmental biology of *Platymantis vitiana* including supportive evidence of structural specialization unique to the Ceratobatrachidae. *Journal of Zoology* 284: 68–75.
- Narzari, J. & Bordoloi, S. 2013. Study of normal development and external morphology of tadpoles of *Microhyla ornata* and *Uperodon globulosus* of the family microhylidae (amphibia: anura) from North East India. *International Journal of Advanced Biological Research* 3: 61–73.
- Neaves, L.; Wapstra, E.; Birch, D.; Girling, J.E. & Joss, J.M.P. 2006. Embryonic gonadal and sexual organ development in a small viviparous skink, *Niveoscincus ocellatus*. *Journal of Experimental Zoology* 305A: 74–82.
- Nieuwkoop, P.D. & Faber, J. 1994. Normal table of *Xenopus laevis* (Daudin). Garland Publishing, New York.
- Noro, M.; Uejima, A.; Abe, G.; Manabe, M. & Tamura, K. 2009. Normal developmental stages of the Madagascar Ground Gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Developmental Dynamics* 238: 100–109.
- Nye, H.L.; Cameron, J.A.; Chernoff, E.A. & Stocum, D.L. 2003. Extending the table of stages of normal development of the axolotl: limb development. *Developmental Dynamics* 226: 555–560.
- Okada, Y.; Yabe, T. & Oda, S.-I. 2011. Embryonic development of the Japanese Pond Turtle, *Mauremys japonica* (Testudines: Geoe-mydidae). *Current Herpetology* 30: 89–102.
- Orton, G.L. 1949. Larval development of *Nectophrynoides tornieri* (Roux), with comments on direct development in frogs. *Annals of Carnegie Museum* 31: 257–277.
- Packard, G.C. 1999. Water relations of chelonian eggs and embryos: Is wetter better? *American Zoologist* 39: 289–303.
- Packard, G.C.; Packard, M.J.; Miller, K. & Boardman, T.J. 1988. Effects of temperature and moisture during incubation on carcass composition of hatchling snapping turtles (*Chelydra serpentina*). *Journal of Comparative Physiology B* 158: 117–125.
- Packer, W.C. 1966. Embryonic and larval development of *Heleioporus eyrie* (Amphibia: Leptodactylidae). *Copeia* 1966: 92–97.
- Pasteels, J. 1956. Une table analytique du développement des reptiles. I. Stades de gastrulation chez chéloniens et lacertiliens. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 87: 217–241.
- Penyapol, A. 1958. A preliminary study of the sea turtles in the Gulf of Thailand. *The Natural History Bulletin of the Siam Society* 17: 23–36.
- Pérez, O.D.; Lai, N.B.; Buckley, D.; Del Pino, M.E. & Wake, M.H. 2009. The morphology of prehatching embryos of *Caecilia orientalis* (Amphibia: Gymnophiona: Caeciliidae). *Journal of Morphology* 270: 1492–1502.
- Pérez i de Lanuza, G.; Font, E. & Carazona, P. 2012. Color-assortative mating in a color-polymorphic lacertid lizard. *Behavioral Ecology* 24: 273–279.
- Peter, K. 1904. Normentafeln zur entwicklungsgeschichte der zauneidechse (*Lacerta agilis*): 1–65. *En: Keibel F. (ed.), Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere*, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Peterka, M.; Sire, J.Y.; Hovorakova, M.; Prochazka, J.; Fougeirol, L.; Peterkova, R. & Viriot, L. 2010. Prenatal development of *Crocodylus niloticus niloticus* Laurenti, 1768. *Journal of Experimental Zoology B* 314: 353–368.
- Polachowski, K.M. & Werneburg, I. 2013. Late embryos and bony skull development in *Bothropoides jararaca* (Serpentes, Viperidae). *Zoology* 116: 36–63.
- Pollister, A.W. & Moore, J.A. 1937. Tables for the normal development of *Rana sylvatica*. *Anatomical Record* 68: 489–496.
- Ponssa, M.L.; Goldberg, J.; Abdala, V. 2010. Sesamoids in Anurans: New Data, Old Issues. *The Anatomical Record* 293: 1646–1668.
- Prieto, Y.A. 2015. Desarrollo embrionario de *Phrynosops hilarii* (Testudinae: Chelidae): factores ambientales y orgánicos que influyen en el proceso de diapausa. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Py-Daniel, T.; Kennedy Soares De-Lima, A.; Campos Lima, F;

- Pic-Taylor, A.; Rodrigues Pires Junior, O. & Sebben, A. 2017. A Staging Table of Post-Ovipositional Development for the South American Collared Lizard *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae). *Anatomical Record* 300: 277–290.
- Quintero Gavilán, A.F. 2010. Descripción del desarrollo embrionario en condiciones de cautiverio de la tortuga hicoetea *Trachemys callirostris callirostris* (Testudinata: Emydidae) en el parque recreativo y zoológico Piscilago (Girardot, Colombia). Ph.D. Dissertation. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Quinzio, S. & Fabrezi, M. 2012. Ontogenetic and structural variation of mineralizations and ossifications in the integument within ceratophryid frogs (Anura, Ceratophryidae). *Anatomical Record* 295: 2089–2103.
- Ramaswami, L.S. & Lakshman, A.B. 1959. The skipper-frog as a suitable embryological animal and an account of the action of mammalian hormones on spawning of same. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India* 25: 68–79.
- Romero-Carvajal, A.; Sáenz-Ponce, N.; Venegas-Ferrín, M.; Almeida-Reinoso, D.; Lee, C.; Bond, J.; Ryan, M.J.; Wallingford, J.B. & del Pino, E.M. 2009. Embryogenesis and laboratory maintenance of the foam-nesting túngara frogs, genus *Engystomops* (= *Physalaemus*). *Developmental Dynamics* 238: 1444–1454.
- Reilly, S.M.; Wiley, E.O. & Meinhardt, D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: The distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119–143.
- Richardson, M.K. 1999. Vertebrate evolution: the developmental origins of adult variation. *BioEssays* 21: 604–613.
- Rieppel, O. 1994. Studies on skeleton formation in reptiles. Patterns of ossification in the skeleton of *Lacerta agilis exigua* Eichwald (Reptilia, Squamata). *Journal of Herpetology* 28: 145–153.
- Roitberg, E.S. & Smirina, E.M. 2006. Adult body length and sexual size dimorphism in *Lacerta agilis boemica* (Reptilia, Lacertidae): between-year and interlocality variation: 175–187. *En: Corti, C.; Lo Cascio, P. & Biaggini, M. (eds.), Mainland and insular Lacertid lizards: A Mediterranean perspective*. Firenze University Press, Italy.
- Roscito, J.G. & Rodrigues, M.T. 2012. Skeletal development in the fossorial gymnophthalmids *Calyptommatius sinebrachiatus* and *Nothobachia ablephara*. *Zoology* 115: 289–301.
- Rot-Nikcevic, I. & Wassersug, R.J. 2003. Tissue sensitivity to thyroid hormone in athyroid *Xenopus laevis* larvae. *Development Growth & Differentiation* 45: 321–325.
- Rot-Nikcevic, I. & Wassersug, R.J. 2004. Arrested development in *Xenopus laevis* tadpoles: How size constrains metamorphosis. *The Journal of Experimental Biology* 207: 2133–2145.
- Saha, B.K. & Gupta, B.B.P. 2011. The development and metamorphosis of an endangered frog, *Rana leptoglossa* (Cope, 1868). *International Journal of Advanced Research* 1: 67–76.
- Salazar-Nicholls, M.J. & Del Pino, E.M. 2015. Early development of the glass frogs *Hyalinobatrachium fleischmanni* and *Espadarana callistomma* (Anura: Centrolenidae) from cleavage to tadpole hatching. *Amphibian & Reptile Conservation* 8: 89–106.
- Salica, M.J.; Haad, M.B.; Vera Candioti, M.F. & Faivovich, J. 2011. Early development of two species of *Phyllomedusa* (Anura: Phyllomedusinae). *Salamandra* 47: 144–154.
- Sammouri, R.; Renous, S.; Exbrayat, J.M. & Lescure, J. 1990. Développement embryonnaire de *Typhlonectes compressicaudus* (Amphibia, Gymnophiona). *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale* 11: 135–163.
- Sandell, M. 1990. The evolution of seasonal delayed implantation. *Quarterly Review of Biology* 65: 23–42.
- Sanger, T.J.; Losos, J.B. & Gibson-Brown, J.J. 2008. A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, development, and ecology. *Journal of Morphology* 269: 129–137.
- Sayed, A.H.; Elballouz, A.I. & Wassif, E.T. 2015. Histological and Histochemical Studies on the Early Developmental Stages of the Egyptian Toad *Bufo regularis* Reuss. *Open Journal of Animal Sciences* 5: 142–156. <http://dx.doi.org/10.4236/ojas.2015.52017>
- Sayim, F. & Kaya, U. 2008. Embryonic development of the tree frog, *Hyla arborea*. *Biologia* 63: 588–593.
- Scheld, S.; Bina Perl, R.G.; Rauhaus, A.; Karbe, D.; Van der Straeten, K.; Hauswaldt, S.; Randrianania, R.D.; Gawor, A.; Vences, M. & Ziegler, T. 2013. Larval morphology and development of the Malagasy frog *Mantidactylus betsileanus*. *Salamandra* 49: 186–200.
- Schmidt, B.R.; Schaub, M. & Anholt, B.R. 2002. Why you should use capture-recapture methods when estimating survival and breeding probabilities: on bias, temporary emigration, overdispersion, and common toads. *Amphibia-Reptilia* 23: 375–388.
- Schreckenberg, G.M. & Jacobson, A.G. 1975. Normal stages of development of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. *Developmental Biology* 42: 391–399.
- Schwenk, K. & Wagner, G.P. 2003. Constraint: 52–61. *En: Hall, B.K. & Olson, W.B. (eds), Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Shi, D. & Boucaut J.C. 1995. The chronological development of the urodele amphibian *Pleurodeles waltl* (Michah). *International Journal of Developmental Biology* 39: 427–441.
- Shimizu, S. & Ota, H. 2003. Normal development of *Microhyla ornata*: the first description of the complete embryonic and larval stages for the microhylid frogs (Amphibia: Anura). *Current Herpetology* 22: 73–90.
- Shubin, N.H. & Alberch, P. 1986. A morphogenetic approach to the origin and basic organization of the tetrapod limb. *Evolutionary Biology* 20: 319–387.
- Shumway, W. 1940. Stages in the normal development of *Rana pipiens* I. External form. *The Anatomical Record* 78: 139–147.
- Smirnov, S.V. 1994. Postmaturation skull development in *Xenopus laevis* (Anura: Pipidae): late-appearing bones and their bearing on the pipida ancestral morphology. *Russian Journal of Herpetology* 1: 21–29.
- Snover, M.L.; Balazs, G.H.; Murakawa, S.K.K.; Hargrove, S.K.; Rice, M.R. & Seitz, W.A. 2013. Age and growth rates of Hawaiian hawksbill turtles (*Eretmochelys imbricata*) using skeletochronology. *Marine Biology* 160: 37–46.
- Streicher, J.W.; Sheehy III, C.M.; Flores-Villela, O. & Campbell, J.A. 2012. Morphological variation in a polychromatic population of Chiricahua leopard frogs (*Lithobates chiricahuensis*) from Durango, Mexico. *Journal of Herpetology* 46: 387–392.
- Sussman, P. & Betz, T.W. 1978. Embryonic stages: morphology, timing, and variance in the toad *Bombina orientalis*. *Canadian Journal of Zoology* 56: 1540–1545.
- Swanepoel, J.H. 1970. The ontogenesis of the chondrocranium and of the nasal sac of the microhylid frog *Breviceps adpersus* Pentheri Werner. *Annale Universiteit Van*

- Stellenbosch 45A: 1–119.
- Taylor, A.C. & Kollros, J.J. 1946. Stages in the normal development of *Rana pipiens* larvae. *Anatomical Record* 94: 7–23.
- Tinsley, R.C. & Tocque, K. 1995. The population dynamics of a desert anuran, *Scaphiopus couchii*. *Australian Journal of Ecology* 20: 376–384.
- Tokita, M. & Kuratani, S. 2001. Normal Embryonic Stages of the Chinese Softshelled Turtle *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Zoological Science* 18: 705–715.
- Townsend, D.S. & Stewart, M.M. 1985. Direct development in *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Leptodactylidae): a staging table. *Copeia* 1985: 423–436.
- Trowbridge, M.S. 1941. Studies on the normal development of *Scaphiopus bombifrons* Cope: I. The cleavage period. *Transactions of the American Microscopical Society* 60: 508–526.
- Trowbridge, M.S. 1942. Studies on the normal development of *Scaphiopus bombifrons* Cope. II. The later embryonic and larval periods. *Transactions of the American Microscopical Society* 61: 66–83.
- Twitty, V.C. & Bodestein, D. 1948. *Triturus torosus*: 1–94. En: Rugh, R. (ed.), *Experimental Embryology*. Burgess Pub. Co., Minneapolis.
- Tucker, A.D. 1997. Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). *Marine and Freshwater Research* 48: 343–351.
- Valdecantos, S.; Lobo, F. & Martínez, V. 2007. Estimación de edades, tamaño corporal y adquisición de la madurez sexual en dos especies de *Liolaemus* (Iguania: Liolaemidae). *Cuadernos de Herpetología* 21: 31–44.
- Vera, M.C. & Ponssa, M.L. 2014. Skeletogenesis in anurans: cranial and postcranial development in metamorphic and postmetamorphic stages of *Leptodactylus bufonius* (Anura, Leptodactylidae). *Acta Zoologica* 95: 44–62.
- Vera, M.C.; Ponssa, M.L. & Abdala, V. 2015. Further data on sesamoid identity from two anuran species. *Anatomical Record* 298: 1376–1394.
- Vera Candiotti, M.F.; Úbeda, C. & Lavilla, E.O. 2005. Morphology and metamorphosis of *Eupsophus calcaratus* tadpoles (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Morphology* 262: 161–177.
- Vera Candiotti, M.F., Nuñez, J.J. & Úbeda, C. 2011. Development of the nidicolous tadpoles of *Eupsophus emiliopugini* (Anura: Cycloramphidae) until metamorphosis, with comments on systematic relationships of the species and its endotrophic developmental mode. *Acta Zoologica* 92: 27–45.
- Vieira, L.G.; Lima, F.C.; Santos, A.L.Q.; Mendonça, S.H.S.T.; Moura, L.R.; Iasbeck, J.R. & Sebben, A. 2011. Description of embryonic stages in *Melanosuchus niger* (Spix, 1825) (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphological Science* 28: 11–22.
- Vizotto, L.D. 1967. Desenvolvimento de anuros da região Norte-occidental do estado de São Paulo. Thesis. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São José do Rio Preto. Departamento de Zoologia. São Paulo, Brasil.
- Volpe, E.P. 1961. Polymorphism in the anuran populations: 221–234. En: Blair, W.F. (ed.). *Vertebrate Speciation*. Univ. Texas Press, Austin.
- Wake, M.H. 1980. The reproductive biology of *Nectophrynoides malcolmi* (Amphibia: Bufonidae), with comments on the evolution of reproductive modes in the genus *Nectophrynoides*. *Copeia* 1980: 193–209.
- Wassersug, R.J. 1975. The adaptive significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *American Zoologist* 15: 405–417.
- Watson, S. & Russell, A.P. 2000. A posthatching developmental staging table for the long-toed salamander, *Ambystoma macrodactylum krausei*. *Amphibia-Reptilia* 21: 143–154.
- Weisz, P.B. 1945. The normal stages in the development of the south african clawed toad, *Xenopus laevis*. *Anatomical Record* 93: 161–169.
- Werneburg, I.; Hugi, J.; Müller, J. & Sánchez-Villagra, M.R. 2009. Embryogenesis and ossification of *Emydura subglobosa* (Testudines, Pleurodira, Chelidae) and pat-terns of turtle development. *Developmental Dynamics* 238: 2770–2786.
- Werneburg, I.; Polachowskic, K.M. & Hutchinson, M.N. 2015. Bony skull development in the *Argus* monitor (Squamata, Varanidae, *Varanus panoptes*) with comments on developmental timing and adult anatomy. *Zoology* 118: 255–280.
- Werner, Y.L. 1971. The ontogenetic development of the vertebrae in some gekkonoid lizards. *Journal of Morphology* 133: 41–92.
- Wernz, J.G. & Storm, R.M. 1969. Pre-hatching stages of the tailed frog, *Ascaphus truei* Stejneger. *Herpetologica* 25: 86–93.
- Wise, P.A.D.; Vickaryous, M.K. & Russell, A.P. 2009. An embryonic staging table for in ovo development of *Eublepharis macularius*, the Leopard Gecko. *Anatomical Record* 292: 1198–1212.
- Xiong, R.C.; Jiang, J.P.; Fei, L.; Wang, B. & Ye, C.Y. 2010. Embryonic development of the concave-eared torrent frog with its significance on taxonomy. *Zoological Research* 31: 490–498.
- Yntema, C.L. 1968. A series of stages in the embryonic development of *Chelydra serpentina*. *Journal of Morphology* 125: 219–252.
- Zelditch, M. 2003. Space, time, and repatterning: 41–349. En: Hall, B.K. & Olson, W.B. (eds.), *Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Zehr, D.R. 1962. Stages in the normal development of the common garter snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis*. *Copeia* 1962: 322–329.
- Zug, G.R.; Balazs, J.G.; Wetherall, H.A.; Parker, D.M. & Murakawa, S.K.K. 2002. Age and growth of Hawaiian green sea turtles (*Chelonia mydas*): and analysis based on skeletochronology. *Fishery Bulletin* 100: 117–127.