



¿Por qué la retención de los huevos en especies ovíparas es un paso a la viviparidad?: un ejemplo con lagartijas

Why is the egg retention in oviparous species a step to viviparity?: an example with lizards

AURELIO RAMÍREZ-BAUTISTA^{1*}, RACIEL CRUZ-ELIZALDE², ANA PAOLA MARTÍNEZ-FALCÓN¹, URIEL HERNÁNDEZ-SALINAS³, CHRISTIAN BERRIOZABAL-ISLAS⁴






¹ Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.

² Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.

³ Instituto Politécnico Nacional, CIIDIR Unidad Durango, Durango, México.

⁴ Programa Educativo de Ingeniería en Biotecnología. Universidad Politécnica de Quintana Roo., Cancún, Quintana Roo, México.

*ramibautistaa@gmail.com

-  AURELIO RAMÍREZ-BAUTISTA
-  RACIEL CRUZ-ELIZALDE
-  ANA PAOLA MARTÍNEZ-FALCÓN
-  URIEL HERNÁNDEZ-SALINAS
-  CHRISTIAN BERRIOZABAL-ISLAS

Recibido: 11/17/2020
Aceptado: 29/01/2021
Publicado: 04/02/2021

LICENCIA:
Este trabajo se publica bajo una Licencia Creative Commons Reconocimiento 4.0 Internacional.



CÓMO CITAR:

Ramírez-Bautista A., R. Cruz-Elizalde, Martínez-Falcón A. P., Hernández-Salinas U., Berriozabal-Islas C. (2021). ¿Por qué la retención de los huevos en especies ovíparas es un paso a la viviparidad?: un ejemplo con lagartijas. Cuadernos de Biodiversidad (60), 26-32. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2021.60.03>

RESUMEN

Se presenta una revisión sobre las hipótesis ecológicas y fisiológicas en la transición de la oviparidad a la viviparidad usando como grupo modelo a las lagartijas (Squamata). Además, se incluyen ejemplos de especies de lagartijas que prueban la retención de los huevos en el oviducto durante el desarrollo embrionario prolongado en altas latitudes y ambientes templados de montaña. Las hipótesis ecológica y fisiológica indican que el clima frío favorece la retención del huevo por tiempos prolongados y la disminución de glándulas calcáreas, favoreciendo el paso evolutivo a la viviparidad en este grupo de vertebrados. Actualmente, hace falta estudios con especies ovíparas que habitan ambientes templados de altas latitudes (climas fríos) y de ambientes templados de montañas que presentan retención de huevos en estadios avanzados.

Palabras claves: oviparidad, viviparidad, hipótesis, lagartijas, retención de huevos, clima frío.

ABSTRACT

A review on the ecological and physiological hypotheses in the transition from oviparity to viviparity is presented using lizards (Squamata) as a model group. In addition, examples of lizard species are included that test the retention of eggs in the oviduct during prolonged embryonic development in high latitudes and temperate mountain environments. The ecological and physiological hypotheses indicate that the cold climate favors the retention of the egg for long periods of time and the decrease in calcareous glands, favoring the evolutionary passage to viviparity in this group of vertebrates. To date, studies are needed with oviparous species that inhabit temperate environments at high latitudes (cold climates) and temperate mountain environments that present egg retention in advanced stages.

Key words: oviparity, viviparity, hypotheses, lizards, eggs retention, cold weather.

INTRODUCCIÓN

Entre los diferentes grupos biológicos que conforma a los reptiles, se estima que la viviparidad ha evolucionado más de 100 veces entre algunas de las más de 6000 especies de lagartijas y culebras del planeta; mientras que, para más de 250 especies de tortugas, 21 especies de cocodrilos, y dos de tuatara, se mantiene la condición o modo de reproducción ovíparo, produciendo huevos con una capa calcárea (Guillette, 1993). Una razón evolutiva que ha marcado la transición de la oviparidad a la viviparidad, se debe a que la Clase Reptilia, en la que tradicionalmente se han colocado estos cinco grupos, es parafilético (Vitt & Caldwell, 2014), sin embargo, solo las culebras y lagartijas forman un grupo monofilético, esto quiere decir, que ambos grupos comparten el mismo ancestro común excluyendo al resto de reptiles (tortugas, cocodrilos y tuatara), siendo así, estos dos grupos (lagartijas y culebras) tienen el potencial filogenético para evolucionar de una condición ovípara a una vivípara, siempre y cuando las restricciones ambientales (e.j., bajas temperaturas o alta mortalidad de las crías) y fisiológicas (baja producción de calcio) ejerzan cierta presión selectiva para generar dicho cambio (Vitt & Caldwell, 2014). Numerosos investigadores alrededor del mundo han tratado de explicar cómo surgió la viviparidad en reptiles (Squamata), poniendo a prueba hipótesis ecológicas y fisiológicas (Blackburn, 1982; Shine, 1983a, b; Guillette, 1993). Este conocimiento, ha llevado a entender los pasos evolutivos que se dieron en las especies ovíparas con retención de huevos en el oviducto (Guillette, 1981, 1993).

En la actualidad, es bien sabido que la transición entre el modo de reproducción ovíparo a vivíparo es una condición de retención de los huevos en el oviducto de la hembra, esto trae como consecuencia cambios morfológicos (forma del cuerpo), fisiológicos (reducción de glándulas calcáreas), ecológicas (cambios del ambiente en temperatura, humedad, alimento), entre otros factores (Guillette, 1981). En las lagartijas, dicha retención es aceptada como un proceso gradual que resulta de un evento de selección direccional para incrementar la retención prolongada de los huevos dentro del oviducto de la madre. Dicha retención tiene varias explicaciones, tanto ecológicas

como fisiológicas (Shine, 1983a; Guillette, 1993). En este escrito ejemplificaremos distintos casos con el grupo de lagartijas, un grupo que ha servido para probar distintas teorías e hipótesis sobre la evolución de la viviparidad.

EXPLICACIÓN ECOLÓGICA

La explicación ecológica se basa en la viabilidad de los huevos, es decir, una vez que los huevos son fertilizados por el esperma del macho en las especies ovíparas, si las condiciones del ambiente no son las adecuadas en temperatura, humedad o en estar libre de agentes patógenos, como hongos y bacterias, los huevos no pueden ser depositados en los nidos. En algunos casos la hembra retiene los huevos en el oviducto por un periodo corto de tiempo, continuando así, con el desarrollo embrionario. El tiempo de retención de los huevos depende en su mayoría de las condiciones del ambiente (buenas o malas), pero también de la especie; por ejemplo, en especies de ambientes tropicales, que son típicamente ovíparas, la retención de los huevos puede variar de entre tres a ocho días, pasado este tiempo, los huevos son depositados en los nidos alcanzando un estadio de desarrollo “temprano” (Dufaure & Hubert, 1961), para posteriormente completar el desarrollo embrionario en el exterior.

La retención de los huevos incrementa de acuerdo con las condiciones ambientales, principalmente con las fluctuaciones de temperaturas, y, por lo tanto, con la latitud y elevación; en estos ambientes, se ha visto que en especies consideradas como ovíparas, la retención de los huevos es más prolongada, y se explica por las bajas temperaturas en estos ambientes (Guillette, 1981, 1993). Históricamente, el fenómeno de la retención del huevo o huevos por tiempos prolongados (Rodríguez-Díaz & Braña, 2012), fue conocido como “ovoviparidad” (especies de altas latitudes que presentan estadios de desarrollo embrionario avanzado, y que por el escaso conocimiento del tema, había problema de ubicar a las especies como ovíparas o vivíparas); sin embargo, Guillette (1993), lo cambió por “especies incipientes a la viviparidad” (la retención de los huevos en el oviducto con un desarrollo embrionario avanzado,

es un paso intermedio a la viviparidad). Esto abre la posibilidad de entender que en los ambientes de altas latitudes y de montaña (ambientes templados), las especies de lagartijas retienen sus huevos por un tiempo más amplio. En los ambientes de montaña y templados de México, se sabe que la mayoría de las especies de lagartijas del género *Sceloporus* son vivíparas, excepto por algún grupo que tiene los dos modos de reproducción, ovíparos y vivíparos (bimodal). Por ejemplo, en ambientes montañosos de la Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Oriental y Occidental, se distribuye el grupo *scalaris*, incluye especies de lagartijas que se encuentra dentro del género *Sceloporus* que vive en montañas de ambientes templados. Dicho grupo presenta el modo ovíparo (*Sceloporus aeneus*, *S. aurantius*, *S. brownorum*, *S. chaneyi*, *S. slevini*, *S. unicanthalis*, y *S. scalaris*) y vivíparo (*S. bicanthalis*, *S. goldmani*, y *S. subniger*; Ramírez-Bautista *et al.*, 2017). Considerando lo anterior, las zonas de montañas ubicadas en dichas provincias biogeográficas, y en elevaciones por arriba de los 2,500 m, la mayoría de las especies que ahí habitan, son vivíparas, aunque también se pueden encontrar especies ovíparas, tales como *S. aeneus* (Guillette, 1981).

EXPLICACIÓN FISIOLÓGICA Y DE CONDUCTA

El desarrollo embrionario durante la retención del huevo se ve favorecido por el cuidado de las hembras en el momento de llevar los huevos dentro de su cuerpo (oviducto), protegiéndolos de las altas y bajas temperaturas locales (Guillette, 1993). El comportamiento de termorregular (las hembras gestantes salen de sus microhábitats, y se colocan en sitios donde llegan los rayos del sol para absorber el calor, el cual, es necesario para ayudar a un buen desarrollo embrionario) por parte de las hembras, para proteger a sus huevos (retención corta) en ambientes cálidos o templados de montaña (retención prolongada), indica el grado de avances en los estadios de desarrollo embrionario (Dufaure & Hubert, 1961). Los cambios anatómicos y fisiológicos que se han detectado (experimentos) en los

diferentes grados de retención de los huevos (considerando las diferentes latitudes donde ocurren), es explicado por el desarrollo o evolución de una placenta. Por ejemplo, en las especies de lagartijas del género *Mabuya* (Guillette, 1993), esta estructura funciona transmitiendo los nutrientes vía madre-embrión. El grado de evolución de la placenta en lagartijas se ha señalado que es aún más especializada que en mamíferos, y se encuentra correlacionada con el tiempo de retención de los huevos, y a su vez, con un grado de menor producción de glándulas calcáreas y producción de progesterona derivada de los cuerpos lúteos (Guillette, 1993).

En otros grupos de vertebrados con modo de reproducción vivípara, se tiene evidencia de huevos calcáreos (residuos). Las glándulas calcáreas, tienen la función de producir carbonato de calcio que se sintetiza para dar resistencia a la cáscara del huevo. Esta evidencia ha sido observada en canguros (Tyndale-Biscoe & Renfree, 1987). Entre los reptiles (Squamata), el grado de reducción y pérdida de glándulas calcáreas, ha sido un enigma, ya que no ha sido fácil de comprobar (experimentos) con especies que se distribuyen desde las partes más bajas (trópicos) a las más altas (altas latitudes o altitudes). Shine *et al.* (1983a, b) han sugerido que otros grupos, como las tortugas y cocodrilos carecen de un potencial evolutivo para llegar a la viviparidad, aquí, algunas de las restricciones adaptativas:

1. Para evolucionar a la viviparidad, ambos grupos deberían presentar una reducción del grosor del huevo calcáreo para el intercambio de gases (para la respiración) en un ambiente intrauterino.
2. Esta inhabilidad de experimentar una reducción de la cáscara del huevo, puede estar relacionado con la fuente de iones de calcio para el desarrollo de los huevos, hecho que no podría ocurrir, ya que, durante el desarrollo embrionario de ambos grupos de reptiles, se cree que las hembras movilizan y fijan el calcio contenido en la superficie interna de los huevos, el que es absorbido y utilizado en la osificación del esqueleto de los embriones.

3. Cualquier reducción en el contenido de calcio de los huevos, probablemente afectaría adversamente la mineralización para la formación de los huevos.
4. Una reducción adaptativa en la calcificación de los huevos calcáreos sería un elemento necesario en la evolución de la transición de la oviparidad a la viviparidad. Hecho que debe ser acompañado con cambios ambientales que ocurren sobre los hábitats utilizados por dichos grupos.

Estos son algunos de los pasos (e.j., cambios evolutivos) que deberían ocurrir para que surgiera la viviparidad en tortugas y cocodrilos. No obstante, se cree, que, en las lagartijas, debido a que son organismos de tamaños más pequeños, por utilizar menor cantidad de iones de calcio, y por su alto grado de adaptabilidad al ambiente, el surgimiento de la viviparidad, ha ocurrido más de una vez, sin tener registro que este hecho sea reversible.

La hipótesis más aceptada sobre esta posibilidad es la del clima frío, la cual señala que la evolución de la viviparidad se dio en ambientes fríos, que comúnmente se encuentran en altas latitudes y elevaciones. En consecuencia, la retención de los huevos debe ser explicada bajo el marco de la hipótesis fisiológica y, por lo tanto, se debe entender que la evolución de la viviparidad se da bajo un conjunto de cambios ecológicos, fisiológicos y ambientales que han ocurrido repetidas ocasiones en lagartijas (Hipótesis ecológica-fisiológica; Guillette, 1981, 1993; Shine 1983a, b). La transición gradual de la oviparidad a la viviparidad se basó en la creencia de la retención del huevo o huevos, la cual tuvo que ser primero y seguida por la pérdida de glándulas calcáreas, para finalmente llegar al desarrollo de una placenta (Guillette, 1981, 1982, 1993).

EJEMPLOS DE ESPECIES CON RETENCIÓN DE HUEVOS EN MÉXICO

El número de especies de reptiles en el mundo es de 11,341 hasta agosto del año 2020 (Uetz et al., 2020); entre los que están las lagartijas (6,905 especies). La riqueza de especies de lagartijas para

México, es una de las más altas, con 484 especies, representando el 7.0% de la riqueza a nivel mundial. Este número (484) de especies de lagartijas, está representado por especies ovíparas (334 especies) y vivíparas (150 especies). Las familias de lagartijas más diversas que presentan ambos modos de reproducción, son Phrynosomatidae (147 especies) y Anguidae (48 especies). Dentro de la primera familia (Phrynosomatidae), se encuentra el género *Sceloporus* que presenta el modo de reproducción ovípara (56 especies) y vivípara (42 especies), aunque este número puede variar de acuerdo con el autor (Méndez de la Cruz *et al.*, 1998). Este es el género con mayor diversidad de especie, y con mayor distribución en México, pues sus integrantes se han registrado desde el nivel del mar y por arriba de los 4,000 m, habitando una alta diversidad de formas vegetales, principalmente ambientes templados de montaña, ambientes áridos, y semiáridos. En este grupo, se ha estudiado la ecología, fisiología y conducta de especies de montaña, por ejemplo, las especies hermanas del grupo *scalaris*, *S. bicanthalis* (vivípara) y *S. aeneus* (ovípara), y se ha demostrado que esta última logra retener sus huevos hasta una avanzada etapa de desarrollo embrionario (Castaños *et al.*, 2009; García-Collazo *et al.*, 2012). Otra especie del grupo es *S. scalaris* (ovípara), que habita áreas de montañas y templadas de la Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre Oriental, y Occidental; esta especie logra retener sus huevos del estadio 31 al 39, completando el desarrollo embrionario hasta el 40 cuando eclosionan (ovípara) o nacen las crías (vivípara; Dufaure & Hubert, 1961). Otra especie ovípara, que se cree logra retener sus huevos en las partes más altas de su distribución, es *S. variabilis*, ésta se distribuye en las partes más bajas (nivel del mar) de los ambientes tropicales de México hasta los ambientes templados de montaña (2,700 m); el primer registro que se encontró con embriones avanzados (sin comentar el estadio de desarrollo embrionario) fue de la parte más norteña de su distribución (Fitch, 1970), por lo que, este autor, mencionó que la especie tenía los dos modos de reproducción, ovípara y vivípara; sin embargo, en la actualidad, este hecho no se ha confirmado, ya que no se conoce con exactitud los grados de retención de huevos en poblaciones de altas latitudes. En estudios

recientes (Cruz-Elizalde & Ramírez-Bautista, 2016), se ha observado que el tamaño y la frecuencia de puestas cambia entre poblaciones, disminuyendo conforme aumenta la elevación (Figura 1). De tal manera, que la retención de los huevos se tendría que probar con sus poblaciones más norteñas y de mayor elevación en su área de distribución.

El grado de variación en la retención de huevos por la hembra de una especie, varía de acuerdo con las condiciones del ambiente, principalmente por la temperatura, precipitación, o disponibilidad del recurso alimento, por mencionar algunos (García-Collazo *et al.*, 2012). Considerando los grupos de sceloporinos que tienen las dos formas de reproducción, como el grupo *scularis*, se espera que las poblaciones de las especies ovíparas presenten variación en los grados de retención de los huevos entre poblaciones de bajas (31-33.5 estados de desarrollo) y altas elevaciones (33-38 estados de desarrollo). Un patrón semejante debería ser observado en las especies del género *Phrynosoma* con integrantes tanto ovíparas

como vivíparas; sin embargo, también se sabe que las especies ovíparas de los ambientes tropicales y semiáridos presentan una retención de huevos en el momento en que las condiciones ambientales (temperatura, humedad, entre otros) no son las óptimas para colocarlos en los nidos (Shine, 1983a). Un ejemplo más de retención de los huevos se probó en la lagartija ovípara, *S. spinosus*, que, a su vez, tiene relación filogenética con su clado hermano (grupo o taxon hermano, relacionados por pertenecer a la misma línea filogenética, considerado como grupo monofilético) *S. formosus* (vivípara). La retención de huevos entre poblaciones de *S. spinosus* varió entre estadios de desarrollo, del 28 al 34, de esta forma fue posible identificar variación poblacional del adelgazamiento de las membras calcáreas (Calderón-Espinosa *et al.*, 2006). Esto mostró que una especie ovípara que está relacionada filogenéticamente con una especie vivípara, tienen la habilidad de retener los huevos con desarrollo continuo, como lo es *S. spinosus* (Calderon-Espinosa *et al.*, 2006).

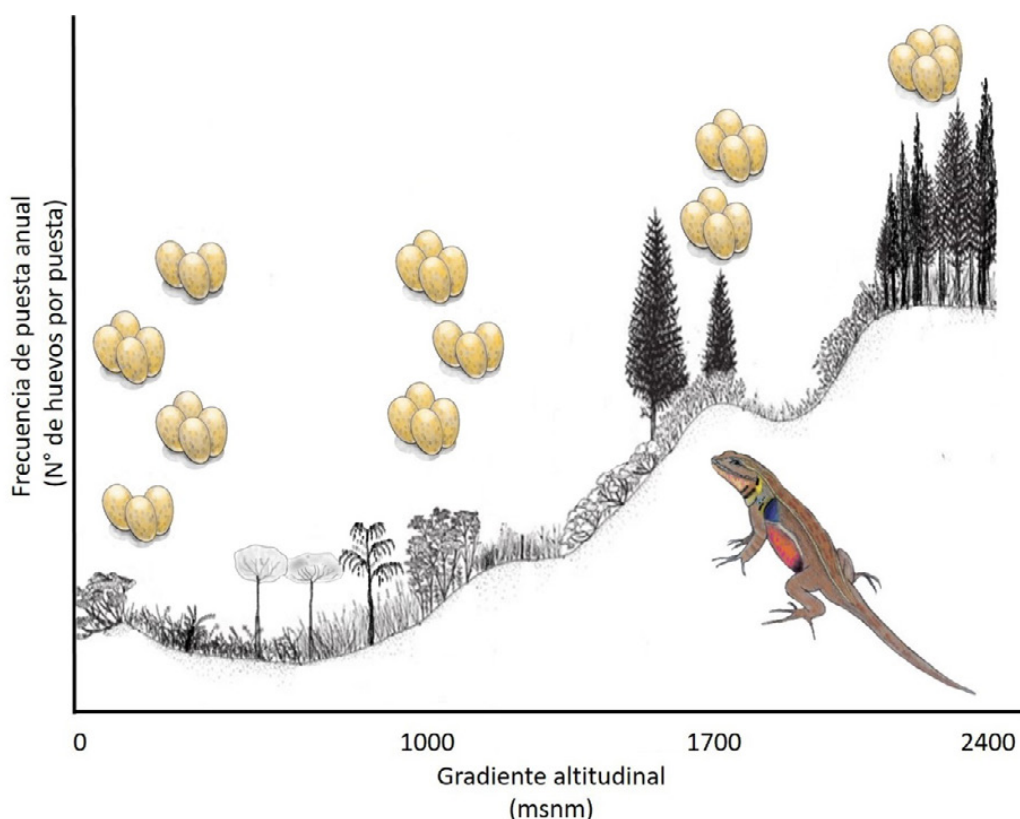


Figura 1. Variación de la frecuencia y tamaño de la puesta a través de un rango altitudinal, un ejemplo con la lagartija ovípara, *Sceloporus variabilis*.

Las especies ovíparas que habitan en altas latitudes, y en montañas del norte y centro de México, deben tener diferentes grados de retención de los huevos, por el hecho de que habitan ambientes fríos; esto podría apoyar la teoría que señala que en altas elevaciones (ambientes fríos), es posible la retención de los huevos como un estado intermedio hacia la viviparidad (Guillette, 1993). Aún es incierto, al menos en el género *Sceloporus* la razón de por qué en altas latitudes no ha evolucionado la viviparidad al 100%, y la explicación a esto, se debe a la carencia de rasgos morfológicos (forma del cuerpo) y fisiológicos (disminución de glándulas calcáreas) que facilite la retención prolongada de los huevos, condición de estado intermedio entre oviparidad y viviparidad; otra es que, las especies vivíparas, no han invadido sitios de altas latitudes, ya que la viviparidad en especies del género *Sceloporus* está asociada con el periodo de gestación, que ocurre en los meses más fríos del año (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998). Sin embargo, para apoyar estas hipótesis, es necesario explorar especies de otras familias o géneros de lagartijas, como Anguidae, *Phrynosoma* y *Celestus*, que tienen ambos modos de reproducción, y siendo la distribución de éstas, amplia.

REFERENCIAS

- Blackburn, D. G. (1982). Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-Reptilia* 3: 185-2005. DOI: 10.1163/156853882X00419
- Calderon-Espinosa, M. L., Andrews, R. M. & Méndez de la Cruz, F. R. (2006). Evolution of egg retention in the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological, environmental, and phylogenetic factors. *Herpetological Monographs*, 20: 147-158. DOI: 10.1655/0733-1347(2007)20
- Castaños, M., Villagrán, M., Rodríguez, F., Méndez, F., Hernández, O. & Martínez A. (2009). Histología de las membranas extraembrionarias durante la retención intrauterina en *Sceloporus aeneus* (Squamata: Phrynosomatidae). *Acta Zoologica Mexicana*, 2: 303-314.
- Cruz-Elizalde, R. & Ramírez-Bautista, A. (2016). Reproductive cycle and reproductive strategies among populations of the Rose-bellied lizard *Sceloporus variabilis* (Squamata: Phrynosomatidae) from Central Mexico. *Ecology and Evolution*, 6 (6): 1753-1768. DOI: 10.1002/ece3.1998
- Dufaure, J. P. & Hubert, J. (1961). Table de developement du lézard vivipare: *Lacerta (Zooteca) vivipara* Jacquin. *Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp.*, 50: 309-328.
- Fitch, H. S. (1970). *Reproductive cycles in the lizards and snakes*. The University of Kansas Museum of Natural History. 247 p.
- García-Collazo, R., M. Villagrán-Santa Cruz, M., Morales-Guillaumin, E., Meza Lázaro, R. N. & Méndez-de la Cruz, F. (2012). Egg retention and intrauterine embryonic development in *Sceloporus aeneus* (Reptilia: Phrynosomatidae): implications for the evolution of viviparity. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83: 802-808. DOI:10.7550/rmb.33595
- Guillette, L. J. Jr., (1981). On the occurrence of oviparous and viviparous forms of the Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*, 37:11-15. <https://www.jstor.org/stable/3891790>
- Guillette, L. J. Jr. (1982). The evolution of viviparity and placentation in the high elevation Mexican lizard, *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*, 38: 94-103. <https://www.jstor.org/stable/3892365>
- Guillette, L. J. Jr. (1993). The evolution of viviparity in lizards, ecological, anatomical, and physiological correlates lead to new hypotheses. *BioScience*, 11:742-751. DOI: 10.2307/1312318
- Méndez-de la Cruz, F. R., Villagrán-Santa Cruz, M. & Andrews R. M. (1998). Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica*, 54 (4): 521-532. <https://www.jstor.org/stable/3893444>
- Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Hernández-Salinas, U., Lozano, A. & Grummer, J. A. (2017). Reproductive trait variation in the *Sceloporus scalaris* species group (Squamata: Phrynosomatidae) from the Transvolcanic Belt, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122: 838-849. DOI: 10.1093/biolinnean/blx100.

- Rodríguez-Díaz, T. & Braña, F. (2012). Altitudinal variation in egg retention and rates of embryonic development in oviparous *Zootoca vivipara* fits predictions from the cold-climate model on the evolution of viviparity. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 1877-1887. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2012.02575.x
- Shine, R. (1983a). Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica*, 39:1-8. <https://www.jstor.org/stable/3892470>
- Shine, R. (1983b). Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*, 57: 397-405. DOI: 10.1007/BF00377186
- Uetz, P. Freed, P. & Hošek J. (2020) The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org>. Accessed 17 November 2020.
- Tyndale-Biscoe, H y M. Renfree. 1987. *Reproductive physiology of marsupials*. New York: Cambridge University Press. 476 p.
- Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles*. Elsevier. 757 p.