

00381
REC. 12/24/69
19

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

DESARROLLO EMBRIONARIO, PLACENTACION Y SU RELACION
CON EL CUERPO LUTEO Y LA ATRESIA FOLICULAR EN
Sceloporus mucronatus y *Sceloporus grammicus*,
(SAURIA: IGUANIDAE)

TESIS

QUE COMO PARTE DE LOS REQUISITOS
PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)
PRESENTA

MARICELA VILLAGRAN SANTA CRUZ

MEXICO, D.F.

1969

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE

RESUMEN	1
ANTECEDENTES	5
I Desarrollo embrionario	5
II Estructura del ovario de los reptiles	6
A.- Diferenciación ovárica y desarrollo morfológico de las gónadas	6
B.- Morfología ovárica en el adulto	6
1.- Desarrollo folicular.....	10
2.- Vitelogenésis.....	11
3.- Atresia folicular.....	12
4.- Cuerpo lúteo.....	13
a) Morfología.....	14
b) Regresión del cuerpo lúteo.....	15
c) Función del cuerpo lúteo.....	16
III Estructura del oviducto de los reptiles	17
1.- Morfología.....	18
2.- Regionalización.....	19
3.- Retención de esperma.....	21
4.- Retención de huevos.....	22
IV Viviparidad en reptiles	23
1.- Distribución de la viviparidad.....	23
2.- Viviparidad en lacertillos.....	24
3.- Ventajas de la retención de los huevos.....	24
4.- Viviparidad en la familia Iguanidae.....	25
V. Placentación	26
1.- Placentación en el orden Squamata.....	27
2.- Placentación en el suborden Lacertilia.....	27
3.- Desarrollo de las membranas extraembionarias.....	29
4.- Tipos de placentas en reptiles.....	36
 OBJETIVOS	 44
AREA DE ESTUDIO	45
MATERIAL Y METODOS	46
RESULTADOS	
<u>Sceloporus mucronatus</u>	
Desarrollo embrionario	49
Ovarios	
Cuerpo lúteo.....	57
Foliculos atrésicos.....	64
Morfología del oviducto	68
Placentación	
ETAPA I	72

ETAPA II.....	81
ETAPA III.....	85
Sceloporus grammicus	
Desarrollo embrionario.....	87
Ovario	
Cuerpo lúteo.....	93
Atresia folicular.....	99
Morfología del oviducto.....	102
Placentación	
ETAPA I.....	109
ETAPA II.....	112
ETAPA III.....	115
DISCUSION	
Desarrollo embrionario.....	119
Cuerpo lúteo.....	123
Atresia folicular.....	126
Morfología del oviducto.....	128
Placentación.....	130
LITERATURA CITADA.....	146

RESUMEN

El presente estudio fue realizado con ejemplares hembras adultas de dos poblaciones de lacertilios de Sceloporus mucronatus y S. grammicus del área boscosa de la Sierra del Ajusco, México. Los aspectos que se tratan incluyen: desarrollo embrionario, placentación y su relación con el cuerpo lúteo y la atresia folicular, así como la regionalización del oviducto y la zona de retención de esperma.

Con base en los resultados obtenidos es posible determinar que ocurren cambios en la estructura del cuerpo lúteo, atresia folicular y la placenta a través del desarrollo embrionario en ambas especies.

Es evidente que el desarrollo embrionario es largo (7 meses), ocurre a través del otoño e invierno y en general presenta un patrón de dos etapas; en la primera se observan estadios de desarrollo embrionario menores de 30 (según Dufaure y Hubert, 1961), es notable una diapausa embrionaria en los primeros meses de desarrollo, de hecho el peso embrionario no es evidente debido a que no hay un incremento apreciable. Esta etapa coincide con una fase de actividad del cuerpo lúteo denotada por el gran volumen y sus características a nivel histológico, y a nivel placental la presencia de una placenta coriovitelina.

La segunda etapa de desarrollo embrionario comprende estadios mayores de 30, periodo en el que es notable el incremento del peso embrionario. El inicio de esta etapa coincide con cambios en la actividad del cuerpo lúteo, ya que se observa un gran decremento del volumen luteal así como cambios en la estructura a nivel histológico; sin embargo, en este momento es notorio el incremento en el volumen y en el número promedio de los folículos atrésicos y la presencia de una placenta corioalantoidea en el polo embrionario y una onfaloplacenta en el polo abembrional. En estadios avanzados de esta segunda etapa de desarrollo embrionario (38-40) el cuerpo lúteo ha disminuido notablemente en volumen y ya no muestra actividad a nivel histológico, sigue ocurriendo atresia folicular en un menor número, la placenta corioalantoidea muestra un mayor desarrollo y finalmente se estructura una onfalolantoplacenta en el polo abembrional.

Estos resultados permiten indicar que el desarrollo embrionario y los cambios en la estructura histológica del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación son sucesos que están íntimamente relacionados entre sí y se sugiere que el proceso que han seguido se ha dado como una respuesta a las necesidades fisiológicas de los embriones en desarrollo.

El oviducto de estas especies muestra la mismas regiones que han sido reportadas para otros lacertilios esto es: infundíbulo, tubo, útero y vagina, con características estructurales propias de cada región. Finalmente es evidente que la zona de retención de esperma en S. grammicus es en las criptas de la región media y anterior de la vagina.

INTRODUCCION

Dada la riqueza biótica que presenta nuestro país, debido en gran parte a su variación climática y fisiográfica, la fauna mexicana cuenta con una gran abundancia y diversidad, por lo que su estudio ha resultado de gran interés, como lo demuestran una gran cantidad de trabajos que enfocan diferentes aspectos (Sánchez 1969, Terán y Gómez, 1981). Sin embargo, es claro que a través de la historia, los investigadores han delimitado sus áreas de trabajo hacia ciertos grupos, relegando en cierta forma a la clase de los reptiles. Actualmente se han realizado pocos estudios por investigadores mexicanos acerca de su biología y menos aún en lo que respecta a su reproducción.

Podemos decir primeramente que la clase de los reptiles tiene una gran importancia evolutiva, porque dentro de este grupo se tiene la evidencia viva de la evolución en diferentes aspectos y de manera especial en la reproducción. Se sabe que los reptiles constituyen una parte primordial de los ecosistemas, algunos son recursos naturales de importancia y en general son animales muy plásticos para el análisis y la comprensión de los procesos biológicos trascendentales como es el caso de la reproducción ovípara, ovovivípara y vivípara, y este último es el objeto del presente estudio.

La viviparidad se asocia generalmente con los mamíferos y a menudo se ha considerado como una característica exclusiva de mamíferos euterios. Sin embargo, algunos mamíferos ponen huevos, mientras que otros organismos no mamíferos dan a luz a jóvenes vivos. Representantes de varios grupos de invertebrados se reproducen por viviparidad (celenterados, moluscos, anélidos, onicóforos y artrópodos), así como representantes de prácticamente todas las clases

de vertebrados, excepto aves. Con esto nos damos cuenta de que la viviparidad en el reino animal muestra poca relación con el linaje evolutivo del cual proceden los mamíferos, por lo que debe ser entendida como una adaptación desarrollada bajo diversas presiones ambientales (van Tienhoven, 1968; Hogarth, 1976).

Estudios realizados previamente han planteado la necesidad de conocer a nivel histológico, las estructuras que están en relación con esta forma de reproducción; lo cual nos proporcionará elementos importantes para comprender e interpretar las formas de reproducción en otros grupos de vertebrados.

En la actualidad se han estudiado las placentas de 25 especies de lacertilios, siendo 4 de estas americanas y sólo una de ellas mexicana.

En México existe un total de 1210 especies y subespecies de reptiles de los cuales aproximadamente la mitad son lacertilios (Smith y Smith, 1976) y sólo de algunos Fitch (1970) aporta notas acerca de su reproducción. Por otro lado hasta la actualidad sólo se han descrito los ciclos reproductores de 13 especies de saurios: Sceloporus grammicus microlepidotus (Guillette y Casas, 1980); Sceloporus bicanthalis (Guillette, 1982); Eumeces copei (Guillette, 1983); Sceloporus mucronatus (Méndez y Villagrán, 1983); Glenosaura rectinata e Iguana iguana (Casas y Valenzuela, 1984); Sceloporus grammicus (Ortega y Barboult, 1984); Sceloporus formosus (Guillette y Sullivan, 1985); Sceloporus megalapidurus (Godínez, 1985); Sceloporus grammicus (Martínez, 1985); Sceloporus grammicus disparilis (Guillette y Bearce, 1986); Basilis imbricata (Guillette y Casas, 1987); Sceloporus torquatus (Méndez et al. manuscrito).

Siete de estas especies habitan en las Montañas que rodean el

Valle de México, todas ellas son vivíparas por lo que resulta bastante interesante la evolución convergente en esta estrategia reproductiva, debido a lo cual se han seleccionado para este estudio dos especies del género Sceloporus que provienen de grupos diferentes según el estudio de Larsen (1975): Sceloporus grammicus pertenece al grupo II subgrupo A y Sceloporus mucronatus perteneciente al grupo III subgrupo D, y que habitan a diferente altitud sobre el nivel del mar, 3400 y 3230 metros sobre el nivel de mar respectivamente.

Sceloporus mucronatus y Sceloporus grammicus microlepidotus son lagartijas vivíparas que se encuentran a grandes altitudes en el Eje Neovolcánico Transversal en México. Los machos presentan la actividad testicular durante la primavera y verano, mientras que las hembras muestran la máxima actividad gonadal hacia fines del verano y principios de otoño. Las hembras permanecen preñadas durante los meses de invierno y paren sus crías en la siguiente primavera (abril-mayo). El tamaño de la camada se encuentra positivamente correlacionado con el tamaño del cuerpo de la hembra. El cortejo y apareamiento, ocurren antes del inicio de la vitelogénesis y la fertilización se lleva a cabo mediante el espermatozoide almacenado previamente en el tracto reproductor de la hembra (Méndez y Villagrán, 1983, Méndez et al., 1988, Méndez, 1989).

ANTECEDENTES

I. DESARROLLO EMBRIONARIO

El desarrollo embrionario de los saurópsidos ha sido estudiado por numerosos investigadores, la mayor parte de estos estudios se refiere a las aves (pollo, pato paloma), por las facilidades de obtención de este material. en cambio, en el grupo que corresponde a los reptiles, la información es escasa. Comenzaron a ser estudiados con curiosidad desde fines del siglo pasado, en que Veldon (1883) publicó sus observaciones sobre el desarrollo precoz de Lacerta muralis. Strahl y Martin (1888) investigaron el desarrollo del ojo pineal en Lacerta vivipara y Anolis fragilis. Giacomini (1893), publicó numerosos trabajos sobre anexos embrionarios de reptiles. Strahl y Krautstrunk en 1902 dieron a conocer otra investigación sobre el desarrollo precoz de Lacerta vivipara.

La primera tabla de desarrollo de una lagartija fue hecha por K. Peter (1904) y se refiere al desarrollo de Lacerta scilla. Mas tarde, en 1964 Dufaure y Hubert, describen la tabla de desarrollo de Lacerta (Zootoca) vivipara, Jacquin. Posteriormente Lemus y Duvauchelle (1966) contribuyen la estudio del desarrollo embriológico de reptiles chilenos y aportan la tabla de desarrollo para Liolaeumus tenuis tenuis. Más tarde en 1967 Lemus realiza la tabla de desarrollo de la lagartija vivipara Liolaeumus cravenhorati. Los progresos en el conocimiento del desarrollo normal han permitido la realización de interesantes trabajos experimentales, tales como los de Bellairs (1951), sobre el desarrollo de los embriones de reptiles "in vitro"; de Maderson (1962), que cultivó estos embriones empleando el mismo método; de Hubert (1964), sobre fisuración de blastodiscos de Lacerta vivipara y de Dufaure, quien estudió, en 1964, la sensibilidad de los

tubérculos genitales de los embriones de reptiles a las hormonas sexuales; todo lo cual revela un creciente interés por la incorporación de este grupo de animales como material biológico experimental (Lemus y Duvauchelle, 1966).

II. ESTRUCTURA DEL OVARIO DE LOS REPTILES

Los ovarios de todos los reptiles están compuestos de diferentes tipos de tejidos cuyas funciones principales son: 1) producción y liberación de gametos y 2) secreción de esteroides sexuales (Licht, 1979). Sin embargo, la composición del ovario de los reptiles varía a través del año de acuerdo con el estado reproductivo del animal el cual está determinado por una variedad de factores tales como temperatura, fotoperiodo, cantidad de lluvia y alimento (Jones, 1981; Duval et al., 1982).

A. Diferenciación ovarica y desarrollo morfológico de las gónadas.

En Lacerta vivipara (Duffaure, 1966) al inicio del desarrollo existen dos estructuras llamadas crestas germinales las cuales se forman del epitelio celómico a uno y otro lado del mesenterio dorsal. Las crestas germinales están compuestas de dos zonas, la corteza primaria y la médula primaria. Las células germinales primordiales se originan extraembrionariamente y migran a la gónada via transporte pasivo junto con los tejidos embrionarios circundantes y/o a través del sistema circulatorio (Hardisty, 1977).

Como en otros vertebrados, el ovario de los reptiles se forma de la proliferación del tejido cortical y la médula permanece poco desarrollada (Duffaure, 1966).

B. Morfología ovarica en el adulto

La morfología ovarica de varias especies de reptiles en estado

adulto ha sido descrita por un gran número de autores (Brooks, 1906; Betz, 1963; Guraya y Varma, 1976; Dodd, 1977; Fox, 1977; Guraya, 1978; Jones *et al.*, 1982a; Faraj y Hashem, 1980; Zug *et al.*, 1982). La siguiente descripción se basa en estos trabajos.

Los ovarios de la mayoría de los reptiles son pareados, corresponden a estructuras con formas redondas a alargadas. Se les encuentra dentro de la cavidad abdominal, suspendidos de la pared dorsal del cuerpo por el mesovario (Fig. 1). Hay una tendencia hacia la asimetría en muchas especies de reptiles; la cual se caracteriza porque uno de los ovarios es más grande y/o está situado más anteriormente que el otro (Brooks, 1906; Mulath, 1946; Fox, 1977; Mayhew, 1963).

El ovario está rodeado por un epitelio escamoso el cual se continúa con el mesovario. La corteza está compuesta de un estroma poco denso, tejido vascular y nervioso, tejido germinal (pequeñas regiones o lechos que producen ovocitos primarios a partir de ovogonias a través de toda la vida), folículos en varios estados de desarrollo, cuerpos luteos y folículos atrésicos (Miller, 1948; Duke, 1978). (Fig. 2).

Las diferencias que existen en la morfología ovarica entre las especies de reptiles son las siguientes: (1) el número de folículos grandes (vitelogénicos), (2) distribución y número de lechos germinales y (3) la estación (es) en la que ocurra la vitelogénesis, ovulación y oviposición (Dodd, 1977).

El estroma ovárico (cortical) está compuesto de fibras de colágena y diferentes tipos celulares conjuntivos entre los que predominan los fibroblastos. Por lo que la función principal de dicho

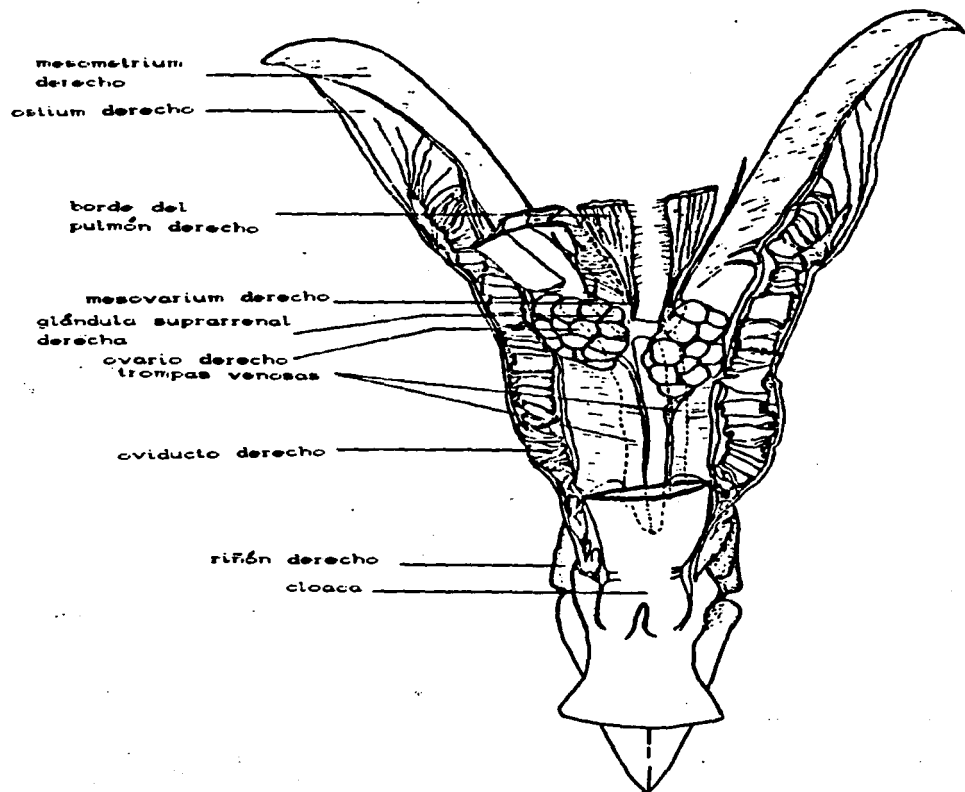


Fig. 1.- Vista ventral del sistema urogenital femenino de lacertilios (Mulaik, 1946).

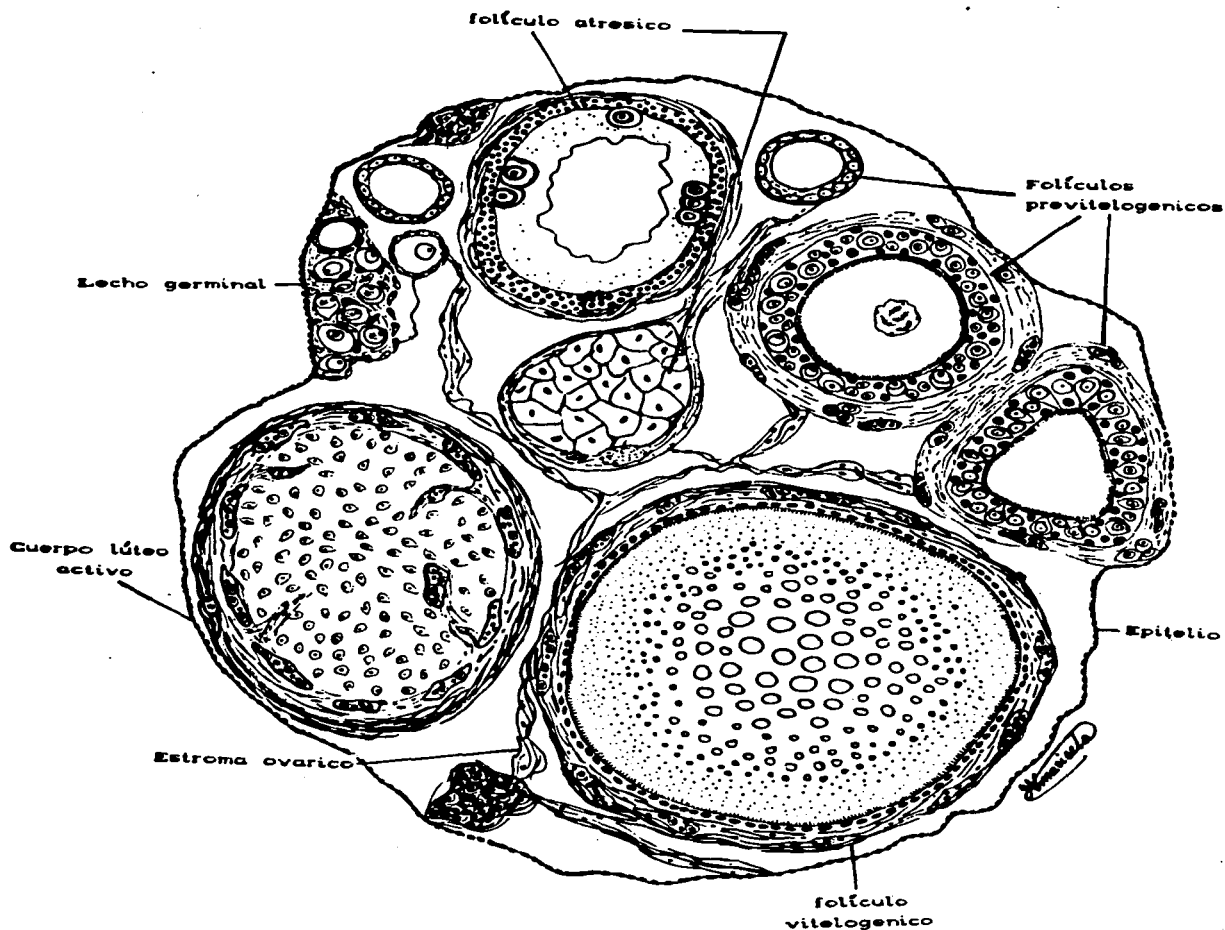


Fig. 2.- Morfología general del ovario de los lacertillos.

estroma corresponde a proporcionar una armadura de soporte para los vasos sanguíneos, nervios y folículos localizados dentro del cortex (Dodd, 1977).

Uno o más lechos germinales se localizan en la superficie dorsal ovárica (Fig. 2). Dentro de cada lecho germinal hay ovogonias dividiéndose mitóticamente, ovocitos desnudos y folículos primarios. Los folículos en crecimiento surgen del lecho germinal (Jones *et al.*, 1982). El número de lechos germinales por ovario es un carácter específico de la especie y hay una correlación positiva entre el número de lechos germinales y el número de folículos en crecimiento y atrésicos (Jones, 1978; Jones *et al.*, 1982).

1. Desarrollo Folicular.

Los ovocitos dentro del lecho germinal adquieren una simple capa de células epiteliales aplanadas (capa folicular o granulosa). Las células de esta capa son similares morfológicamente y se originan del epitelio superficial del lecho germinal (Guraya, 1978; Tokars, 1978). El ovocito y esta capa epitelial que los rodea son denominados en conjunto folículo (Fig. 2). Sin embargo, dentro de la literatura, los términos ovocito y folículo son con frecuencia usados indistintamente.

Cuando los folículos migran del lecho germinal, esta capa granulosa cambia de una capa simple a una capa múltiple (Fig. 2). En este momento la granulosa llega a ser polimórfica, y esta compuesta de 3 tipos celulares: células pequeñas, intermedias y piriformes (Guraya, 1978; Laughran *et al.*, 1981). Solo las células pequeñas de la granulosa muestran actividad mitótica (Laughran *et al.*, 1981). En este desarrollo temprano las células piriformes forman procesos citoplásmicos que cruzan la zona pelúcida (Dodd, 1977; Guraya, 1978).

Laughran *et al.*, 1981). Se forman abundantes microvellosidades de la membrana celular del ovocito y se extienden hacia la zona pelúcida formando una posible ruta de comunicación intracelular entre los ovocitos y las células de la granulosa que los rodean (Guraya, 1978; Laughran *et al.*, 1981).

Por fuera de la granulosa, existe una membrana basal que la separa de la teca (Fig. 2). La teca está formada principalmente de tejido conjuntivo y esta ricamente abastecida de vasos sanguíneos. La teca se divide en dos zonas, la interna presenta más células y es conocida como teca interna y la externa es más fibrosa y se le denomina teca externa (Laughran *et al.*, 1981).

2. Vitelogénesis.

Los folículos vitelogénicos son aquellos en fase de formación de vitelo y pueden presentar coloraciones del blanco cremoso al amarillo (Dodd, 1977) Dentro de la granulosa las células piriformes decrecen en tamaño degeneran y desaparecen hasta que llega ser una simple capa monomórfica (Dodd, 1977; Guraya, 1978) (Fig. 2). Durante la vitelogénesis las dos capas tecales continúan diferenciándose, la teca externa adquiere muchos vasos sanguíneos. Con el crecimiento folicular la teca llega a ser estrecha y extremadamente delgada en folículos próximos a madurar (Dodd, 1977).

Espey (1978) propone un modelo de ovulación para todos los vertebrados, en el cual varios cambios bioquímicos y estructurales ocurren en un folículo maduro o "receptivo" permitiendo la degradación del tejido conectivo que sostiene al ovocito. La ruptura del folículo es debido a la tensión del ovocito grande sobre la pared folicular debilitada.

3. Atresia folicular

La atresia folicular ha sido definida como la condición durante la cual el folículo pierde su integridad y el ovocito no es ovulado (Byskov, 1978)

La atresia folicular es común en reptiles. Esta puede ocurrir en cualquier estadio de desarrollo folicular, sin embargo la atresia es más común en ovarios post-ovulatorios que también contienen cuerpos luteos. Los folículos atrésicos más frecuentemente formados corresponden a folículos vitelogénicos (Betz, 1963; Guraya y Varma, 1976; Dodd, 1977; Byskov, 1978; Callard *et al.*, 1978 Jones *et al.*, 1982a). El inicio de la atresia folicular usualmente se marca porque las células de la granulosa y algunas veces las células tecales invaden al ovocito y remueven el contenido del folículo.

El mecanismo por el cual la atresia folicular se inicia y se controla no se conoce. Sin embargo, se ha observado un incremento de atresia folicular posterior al "stress", después de la administración de corticosteroides, o de sustancias tóxicas y también en seguida de la hipoxia (Browning, 1973; Dodd, 1977). Además, hay una correlación positiva entre los niveles de progesterona en plasma y la atresia folicular (Yaron, 1972a; Lance y Callard, 1978; Guillette *et al.*, 1981).

Browning (1973) sugirió que la atresia folicular puede deberse a una baja en los niveles de gonadotropinas resultando con esto un fracaso para mantener los ovocitos vitelogénicos. También ha sido demostrado que el "stress" y el incremento en las concentraciones de progesterona y corticosterona en el plasma, reduce los niveles circulantes de gonadotropina (Bourne y Seamark, 1972).

Weir y Rowlands (1977) hacen hincapié en la importancia de ver la

atresia como un proceso funcional, así como degenerativo.

Los reptiles, difieren de los mamíferos y aves, en que producen ovocitos primarios a partir de ovogonias, por lo que varios ovocitos se desarrollan cada ciclo reproductor para ser ovulados. Una posible función de la atresia folicular puede ser la reducción del número de ovocitos ovulatorios (Betz, 1963; Browning, 1973; Byskov, 1978; Jones *et al.*, 1982). Los folículos atrésicos de la mayoría de los reptiles examinados presentan de débil a fuerte actividad de la enzima $\Delta^{4-5}3\beta$ hydroxysterolide deshidrogenasa (3β -HSD) (Byskov, 1978). Esta enzima participa en varios pasos importantes en la síntesis de hormonas esteroides como es el caso de la conversión de pregnenolona a progesterona.

Subsecuentemente, las otras hormonas esteroides, estrógenos, andrógenos y corticosteroides son sintetizados a partir de la progesterona. Esto sugiere que la función de los folículos atrésicos es asistir al cuerpo luteo en la síntesis de hormonas esteroides (Browning, 1973, Arslan *et al.*, 1976). Wilkinson (1962) menciona que la atresia folicular es mayor después de la ovulación cuando el cuerpo luteo está presente. Finalmente, Crews y Licht (1974, 1975) plantean la hipótesis de que un factor, hasta ahora no identificado, secretado por los folículos atrésicos puede influir en el periodo refractario del ovario después de la estación de crianza.

4.- Cuerpo lúteo.

Después de la ovulación, el tejido folicular remanente (la granulosa y las tecas) desarrolla una estructura endocrina conocida como cuerpo lúteo.

Los cuerpos lúteos están siempre presentes en vertebrados, sin

embargo pueden durar poco tiempo en aves y ciclostomos (Browning, 1973). Dentro de los reptiles, el cuerpo lúteo ha sido descrito en especies ovíparas y vivíparas. Sin embargo, la función luteal en reptiles, no es bien entendida. Además aún cuando la morfología del cuerpo lúteo es similar en muchas de las especies de reptiles examinadas, existen muy pocos datos comparativos al respecto (Fox, 1984).

a) Morfología.

Inmediatamente después de la ovulación el tejido folicular remanente, (granulosa y teca), presenta una apariencia flácida y vacía (Weekes, 1934; Guraya y Varma, 1976). En este tiempo, el cuerpo lúteo consiste de una estructura sacular, esto es, una cavidad folicular rodeada por las capas de tejido remanente. Inmediatamente después de la ovulación el volumen del cuerpo lúteo es grande. Cuando se reduce de tamaño, la granulosa y la teca sufren un cambio morfológico considerable, las células de la granulosa se hipertrofian e invaden la cavidad folicular. Algunos autores han argumentado que ocurren divisiones mitóticas y de este modo se incrementa el número de células de la granulosa (Weekes, 1934). Característicamente, estas células adquieren grandes gotitas de lípidos y gránulos en su citoplasma, llenan la cavidad folicular y llegan a ser la masa de células luteales (MCL) del cuerpo lúteo. Estas células son esféricas y no se tñen uniformemente. La mayoría son grandes en tamaño (25 μ de diámetro); sin embargo, células pequeñas se encuentran esparcidas entre éstas. Las células luteales característicamente presentan un núcleo redondeado grande u ovoide que está localizado centralmente, y posee uno o tres nucleolos.

Las capas tecales que rodean la MCL sirven como una red de

soporte de tejido conectivo vascular. Las dos capas son distintas, la teca interna es delgada y más celular en apariencia que la teca externa. Las células de la teca interna se hipertrofian; en algunos trabajos se considera que también ocurre mitosis en la teca, incrementándose el número de células así como su tamaño (Weekes, 1934).

Normalmente las fibras de la teca externa llegan a ser más densas cuando el número de fibroblastos se incrementa. Estas células producen fibras las cuales obstruyen la abertura que deja el ovocito ovulado. Sin embargo, en algunas especies la abertura nunca se cierra completamente.

Conforme el tejido luteal continúa su desarrollo, llega a ser una estructura compacta constituida de tres distintas capas: La masa central de cuerpo lúteo que es invadida por vasos sanguíneos y fibroblastos y que está rodeada por una teca interna celular y vascular hipertrofiada y una teca externa fibrosa.

b) Regresión del cuerpo lúteo.

El tiempo de vida luteal es más bien una característica de la especie. Este varía considerablemente entre las especies de reptiles que han sido examinadas. No obstante, muchos investigadores han notado que en escamosos ovíparos existe correlación positiva entre el tiempo de regresión luteal y la oviposición (Bragdon, 1952; Betz, 1963; Callard *et al.*, 1972 a. Browning, 1973; Lance y Callard, 1978; Guillette, 1981, Jones y Guillette, 1982; Zug *et al.*, 1982, Jones *et al.*, 1982 b).

Una vez formado el cuerpo lúteo presenta un decremento lineal en peso (Jones *et al.*, 1982b, 1983a) así como un decremento en diámetro (Guillette, 1981; Guillette *et al.*, 1981).

Dentro de la masa del cuerpo lúteo el primer signo de luteolisis es un incremento de vacuolas intracelulares (Guraya y Varma, 1976; Guillette, 1979; Guillette *et al.*, 1984). La degeneración parece ocurrir rápidamente y es seguida por la aparición de núcleos picnóticos y en forma de hoz dentro de las células de la masa del cuerpo lúteo (Guraya y Varma, 1976; Guillette 1981; Jones *et al.*, 1983a), macrófagos, así como fibras de tejido conectivo de las capas tecales invaden la masa del cuerpo lúteo. Adicionalmente, células de la teca interna llegan a ser vacuoladas y el número de fibroblastos en esta capa se incrementa. En este estado la teca externa es delgada y más fibrosa. Además la teca entera presenta menos vascularización (Guraya y Varma, 1976). Al final del estado de involución, el cuerpo lúteo se reduce considerablemente y presenta un volumen y diámetros pequeños. A través de un proceso desconocido, se acumulan pigmentos en el tejido remanente y todo persiste como una cicatriz, homóloga al cuerpo albicans del ovario de mamíferos (Guraya y Varma, 1976).

El mecanismo que controla la duración del cuerpo lúteo no se conoce (Jones y Guillette, 1982). Guillette *et al.* (1984) han demostrado que la prostaglandina exógena $F_2\alpha$ (PGF $_2\alpha$) induce la luteolisis o muerte del cuerpo lúteo en *Anolis carolinensis*. Esto ha planteado la hipótesis de que una distribución no sistémica o fuente de PGF $_2\alpha$ puede disparar la luteólisis.

c) Función del cuerpo lúteo.

Muchos autores han discutido la posible función del cuerpo lúteo de los reptiles, así como sus secreciones, específicamente la progesterona (Fox, 1984). Sin embargo, el papel de la progesterona en los reptiles permanece como un enigma. La información que se tiene de la función del cuerpo lúteo en reptiles, se deriva de correlaciones

con los cambios, tanto morfológicos del tracto reproductor, así como con los parámetros histológicos del cuerpo lúteo y de la concentración de esta hormona en el plasma (Browning, 1973).

Fox (1984) menciona que los pocos estudios acerca de la función del cuerpo lúteo en reptiles sólo reflejan características individuales, y considera que no se pueden hacer generalizaciones concernientes a la función luteal puesto que no se han realizado estudios comparativos.

Browning (1973) sugirió que la secreción del cuerpo lúteo puede tener algunos posibles papeles endócrinos, entre los que incluyó: (1) la estimulación de la región posterior del oviducto para la retención de espermatozoides; (2) inhibición de la maduración nuclear del ovocito y de la ovulación; (3) la estimulación de las glándulas del oviducto para secretar las cubiertas del ovocito, tales como albumen, gelatina o cascarón del huevo; (4) la inhibición de la secreción de gonadotropina hipofisaria, con lo que se evita la maduración de una nueva serie de ovocitos, así como la reducción (por atresia) del número de ovocitos ovulados por especies vivíparas; (5) la inhibición de la motilidad del oviducto o útero durante la temporada de la formación del cascarón, lo que permite que los huevos sean retenidos un corto periodo para la oviposición en especies ovíparas y un largo periodo en especies vivíparas; (6) la estimulación de la vascularización uterina para provisión de los nutrientes, y de la receptividad uterina para la formación placentar en especies vivíparas.

III ESTRUCTURA DEL OVIDUCTO DE LOS REPTILES

La madurez estacional del ovario en escamados está acompañado de un marcado crecimiento, así como de un desarrollo de los oviductos

(Wilkinson, 1965; Christiansen, 1973; Fawcett, 1975; Jones y Guillette, 1982). Los cambios estacionales en la morfología de los oviductos ha sido demostrada con los siguientes experimentos: (1) ovariectomía; (2) tratamiento con gonadotropinas exógenas y (3) tratamiento con esteroides ováricos exógenos. Las secreciones ováricas pueden regular el buen funcionamiento del oviducto. Las principales funciones del oviducto en escamados ovíparos parecen ser el recibir los huevos después de la ovulación; la calcificación de los mismos y la expulsión de estos (oviposición) por contracciones musculares.

1.-Morfología.

La morfología del oviducto de los reptiles ha sido descrita por numerosos trabajos (Fox, 1984). En general los oviductos de diferentes especies de escamados son bastante similares. Sin embargo, ha habido cierta controversia con relación al número de regiones del mismo. La falta de acuerdo puede ser debido a que se han considerado especies diferentes. Sin embargo, la gran discrepancia se debe a la tendencia de cambiar regiones aparentemente similares o de subdividir estas regiones. Un intento para unificar la regionalización del oviducto de varios escamados ha sido hecho por Cuellar (1966) y por Guillette (1981), cuyas regiones son descritas aquí. Los oviductos de los lacertilios son estructuras pareadas que se originan embriológicamente de los conductos Mullerianos (Hopper y Hart, 1980). En algunas especies, un oviducto puede ser más grande que el otro.

El oviducto a todo lo largo está compuesto histológicamente por tres capas de tejidos, las cuales varían en desarrollo en cada región: (1) la capa más externa es la serosa, compuesta principalmente de tejido conjuntivo; (2) una capa media de músculo liso (miometrio)

compuesta de una capa de fibras circulares (interna) y una de fibras longitudinales (externa); (3) una capa endometrial interna, la cual incluye un epitelio que varía según la región de que se trate y una lámina propia compuesta de fibras de tejido conjuntivo, vasos sanguíneos, nervios y en algunas regiones glándulas de tipo tubulo-alveolar (Cuellar, 1966; Fox, 1977).

2.- Regionalización del oviducto.

El oviducto está además dividido longitudinalmente en 4 regiones (Fig. 3). Estas son el infundíbulo, tubo, el útero y la vagina (Cuellar, 1970, Gullette y Jones, 1985; Uribe *et al.*, 1988).

La región más anterior del oviducto es el infundíbulo. Está compuesto de una ancha abertura, el ostium abdominal (Fig. 3) que tiene un epitelio densamente ciliado. El ostium recibe los huevos ovulados y los conduce hacia el tubo. En toda esta región la pared es extremadamente delgada y puede presentar pliegues. Las capas musculares son poco desarrolladas y la lámina propia casi no presenta glándulas. Dentro del propio infundíbulo, el epitelio es ciliado en parches (esto es células ciliadas alternando con no ciliadas) y también contiene esparcidas células globosas secretoras de moco. El epitelio es de escamoso a cúbico bajo y consta de una sola capa.

La porción más posterior del infundíbulo ha sido denominada "el tubo, una región intermedia entre el útero y el infundíbulo" (Cuellar, 1966) (Fig. 3). Esta región difiere del propio infundíbulo en tener una mucosa que se repliega, cuyo epitelio cilíndrico simple ciliado alterna con células no ciliadas, el miometrio presenta una delgada capa circular interna y una longitudinal externa. Las células del epitelio en esta región parecen ser de naturaleza glandular. Fox

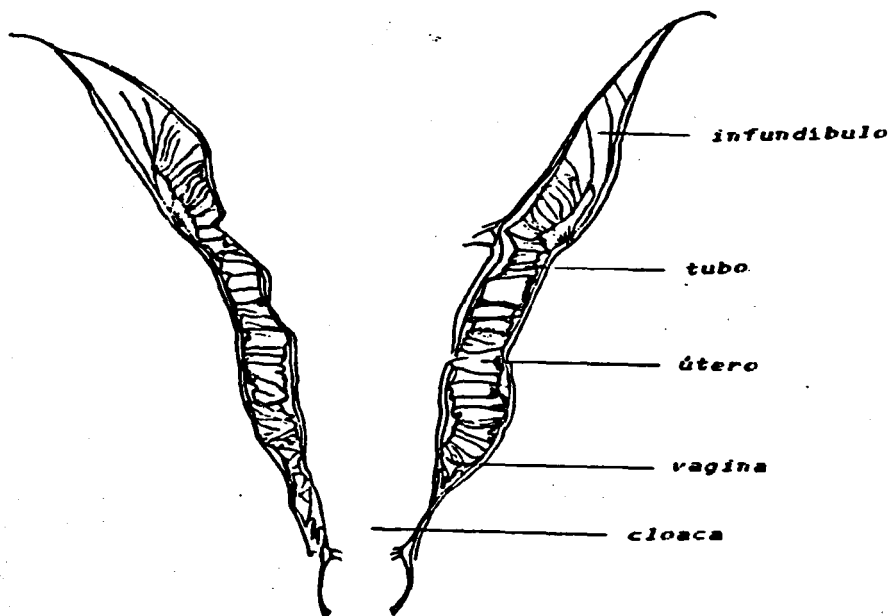


Fig. 3.- Regionalización del oviducto. (según Cuellar, 1966). Se hacen (1977) y Christiansen (1973), así como otros sugieren que el albumen resaltar únicamente los oviductos para mostrar las divisiones anatómicas que hacen de este. (basado en el esquema 1).

(1977) y Christiansen (1973), así como otros sugieren que el albumen es secretado en esta región.

El tubo conduce hacia la gruesa pared del útero, el cual está dividido en dos regiones, el útero anterior y el útero posterior (Fig. 2). Ambas regiones del útero se caracterizan por una desarrollada capa muscular circular y una muscular longitudinal externa. Las dos regiones del útero son diferenciadas por el tejido glandular presente.

El útero anterior es la porción del oviducto que retiene los huevos hasta la oviposición. En esta región, la lámina propia es muy desarrollada en especies ovíparas. Las glándulas tubo-alveolares son numerosas y se ha sugerido por numerosos autores que son responsables de la secreción de los constituyentes de la membrana del cascarón (ver Fox, 1977). El epitelio es una simple capa de células cúbicas bajas a cúbicas.

El útero posterior es un segmento muy corto y es similar en apariencia al útero anterior especialmente en especies ovíparas. Este es de pared muy gruesa, sin embargo es más glandular y vascular que el útero anterior.

La región más posterior del oviducto es la vagina la cual conduce a la cloaca. La vagina (Fig. 3) es una corta región sin glándulas y con una luz estrecha. La capa muscular está bien desarrollada, especialmente la capa circular interna. El epitelio vaginal está arreglado en pliegues y es muy ciliado. En algunas especies los pliegues semejantes a criptas del epitelio vaginal funcionan como estructuras de retención de espermatozoides.

3.- Retención de espermatozoides.

Adams y Cooper (1988) mencionan que la retención de esperma ocurre en varias especies de reptiles escamados. Los lacertillos en los que se ha observado esto son: (Uta stansburiana: Cuellar 1966; Xantusia vicilla: Yaron, 1972; Eumeces egregius: Schafer y Roeding, 1973. Sceloporus jarrovi: Goldberg, 1970; S. s. zeneue y S. s. bicantialis: Guillette, 1981; Chamealeo pumilis. Veth, 1974 (revisado por Fox, 1977 y Guillette, 1981). Los reportes de retención de esperma se han basado en observaciones histológicas del esperma en el oviducto y en la observación de huevos fértiles puestos por hembras después de una prolongada separación de los machos (Cuellar, 1966, Adams y Cooper, 1988).

El sitio del oviducto donde los espermatozoides se almacenan y las estructuras en las que ellos están retenidos varía entre las especies; en la mayoría de los reptiles se reporta que el esperma se retiene en la vagina.

4.-Retención de huevos.

El tiempo de oviposición es probablemente un carácter específico de la especie. La variación en la duración de la gestación está relacionada con ciertos factores ambientales, tales como temperatura, y humedad (Guillette, 1981; Jones y Guillette, 1982; Duval et al., 1982).

Se sabe que la mayoría de los escamados ovíparos retienen los huevos en el útero sólo hasta que se completa la calcificación del cascarón; por lo que el desarrollo embrionario no ocurre en el útero. Sin embargo, muchos retienen los huevos en el útero después de que se ha formado la cáscara del huevo (Fox, 1984).

IV VIVIPARIDAD EN REPTILES

La viviparidad en los vertebrados ha sido de interés para los biólogos durante muchos años. En peces, anfibios y reptiles, los estudios se han enfocado principalmente a los aspectos anatómicos de esta modalidad de reproducción. En años recientes, ha ocurrido un resurgimiento del interés y los estudios se enfocan a las adaptaciones fisiológicas y endocrinas relacionadas con la evolución de la viviparidad (Guillette, 1987).

De los reptiles vivientes, aproximadamente el 20% presenta viviparidad, y todos corresponden al orden Squamata (lacertilios, anfisbaenidos y serpientes). De estos se ha realizado una análisis de los datos reproductivos y taxonómicos y se han determinado casi 100 orígenes diferentes de este tipo de reproducción (Guillette, 1982, 1987; Shine 1987). Las especies de reptiles vivíparos no sólo están esparcidas geográficamente sino que también se encuentran en un rango diverso de hábitats, niveles de humedad, cines altitudinales y latitudinales (Tinkle y Gibbons, 1977, Shine y Berry, 1978).

i.- Distribución de la Viviparidad.

La distribución del viviparismo sobrepasa los límites taxonómicos. Yaron (1972) y Shine y Bull (1979) han sugerido que los diversos patrones de viviparidad observados en reptiles indican que el fenómeno está evolucionando repetidamente en varios grupos taxonómicos, estas ideas coinciden con las observaciones realizadas por Weeks (1933, 1935) para especies australianas, así como para especies euroasiáticas (Sergeev 1940) por lo que un gran número de filogenias separadas de viviparidad tuvieron que haber ocurrido.

2.- Viviparidad en Lacertillos.

La viviparidad en el Suborden Lacertilia tuvo un origen independiente en las familias Agamidae, Anguidae, Anniellidae, Cordylidae, Chamaleontidae, Gekkonidae, Iguanidae, Lacetidae, Scincidae, Xantusidae, Xenosauridae. (Fitch, 1970, Packard et al., 1977, Tinkle y Gibbons, 1977, Shine y Bull, 1979).

3.- Ventajas de la retención de los huevos.

La retención de los huevos tiene implicaciones importantes relacionadas con la evolución de la viviparidad, con esto se ha sugerido que la retención es un paso intermedio en la evolución de la viviparidad (Sergeev, 1940)

Como ya se mencionó anteriormente, las especies ovíparas retienen los huevos en el útero por algún tiempo, esto es, que no todo el desarrollo embrionario ocurre en el útero; algunas otras especies retienen los huevos en el útero después de terminada la formación del cascarón del huevo (Fox, 1984). Hay numerosas ventajas selectivas de la retención de huevos en el último periodo del desarrollo embrionario. La sobrevivencia de la descendencia se aumenta debido a las siguientes ventajas: (1) protección a la humedad extremosa; (2) beneficios termorreguladores; (3) protección de los huevos a la depredación y (4) el tiempo de nacimiento coincide con la presencia de alimento (Tinkle y Gibbons, 1977; Guillette, 1981).

Se ha observado que la mayoría de las especies de los subordenes Lacertilia y Serpentes considerados como ovíparas retienen los huevos en el útero hasta estadios muy avanzados, (cercaos al estadio 30, según Dufaure y Hubert, 1961), y se argumenta que es ventajoso para ellos dado que durante estos estadios obtienen protección

intrauterina. Al ser ovipositados se presentan evidentes cambios tales como, incremento de peso, incremento en el volumen, mayor demanda de oxígeno y absorción de agua, todo esto debido al incremento de metabolismo, ya que si los huevos con cáscara se retuvieran hasta el fin de la gestación, existirían problemas de anoxia dado que el transporte de oxígeno de la madre al feto se vería impedido por el cascarón del huevo y por la escasa irrigación sanguínea del útero; además la madre se encontraría más expuesta a la depredación por el sobrepeso (Shine, 1983).

Por otra parte se ha considerado que ante factores ambientales adversos tales como; bajas temperaturas, corta temporada de productividad, alta depredación de huevos, condiciones xéricas y presencia de microorganismos del suelo, los reptiles han adoptado la estrategia reproductiva que les permita la sobrevivencia de los embriones hasta el estadio final del desarrollo embrionario, produciéndose varias adaptaciones, tales como: la desaparición del cascarón y modificaciones uterinas (mayor irrigación sanguínea y aparición de una estructura placentaria), todo esto con el fin de facilitar el intercambio materno-fetal de oxígeno, agua y en ocasiones metabolitos (Guillette, 1981)

4.- Viviparidad en la Familia Iguanidae.

Dentro de la familia Iguanidae se ha encontrado que los géneros que contienen especies vivíparas son Phrynosoma y Sceloporus. Este último consta de 68 especies, 28 de las cuales son vivíparas (Guillette *et al.*, 1980). Debido a que este género presenta especies que ocupan un extenso intervalo de latitudes, altitudes y hábitats, Guillette *et al.* (op. cit) hacen un análisis de los ambientes

geográficos, de la filogenia y del ciclo de vida en relación a la viviparidad y oviparidad y plantean que: "Entre especies ovíparas de Sceloporus habitantes de ambientes fríos (altas altitudes y latitudes) aquellas que presentan retención de huevos tienen una ventaja selectiva sobre especies que no la presentan.

La retención de huevos tiende a la ovoviviparidad, en la cual, estos son alojados en el útero, propiciando el surgimiento de la placenta como una adaptación primordial para suministrar oxígeno y agua al embrión. Finalmente la viviparidad evoluciona como un rasgo irreversible, por lo cual la radiación subsecuente de las formas vivíparas produce especies que pueden ocupar medios ambiente no originales, así como hábitos arborícolas o saxícolas".

V. PLACENTACION

La dificultad de definir claramente la relación materno fetal en reptiles vivíparos es muy grande por que estos vertebrados presentan aparentemente todos los estadios de viviparidad y placentación (Guillette, 1987). Sin embargo, la definición de placenta de Mossman (1937 como "una íntima aposición o fusión de los órganos fetales a los tejidos maternos para intercambio fisiológico", es la más usada.

Mientras el interés en la placentación en mamíferos ha experimentado un considerable crecimiento acompañado por una expansión de la información, la contribución de trabajos sobre reptiles para el estudio de placentación comparada todavía presenta la expectativa de trabajos nuevos a pesar de la antigüedad del descubrimiento de la placenta en reptiles (Stuarti, 1851).

Los reptiles vivíparos con sus fases transicionales en los ciclos vivíparos ofrecen un interesante campo de estudio e investigación.

Muchos géneros presentan formas ovíparas, ovovivíparas y vivíparas y proveen una oportunidad para estudiar los mecanismos que conducen a la viviparidad y la evolución de la placenta (Parameswaran, 1962).

1.- Placentación en el Orden Squamata.

Varios ejemplos de viviparidad han sido reconocidos en reptiles. Desde que Giacomini (1891) describió el primer ejemplo de placentación en el lacertilio italiano Chalcides chalcides.

Veekes (1935) ha confirmado que entre los reptiles la placentación ha surgido independientemente muchas veces en el curso de la evolución y es común el desarrollo de placentas similares.

Subsecuentemente, la placentación ha sido descrita para 36 especies representando 11 familias de escamados (Yaron, 1985). La variación entre estas especies es evidente en el grado y tipo de elaboración de la aposición de los tejidos maternos y fetales. Sin embargo, las características generales de desarrollo y la estructura de los sitios potenciales de intercambio placental son similares (Stewart, 1988).

2.- Placentación en el Suborden Lacertilia.

El primer reporte de placentación entre los reptiles del suborden Lacertilia (CUADRO I), fué la descripción macroscópica de la placenta de Chalcides tridactylus (Seps chalcides) (Studiati, 1851). Posteriormente, Giacomini en (1891) describe histológicamente la placenta de la misma especie, y en (1906) el mismo autor describe la placentación en otro lacertilio Chalcides ocellatus.

Flynn (1923) describió la ocurrencia de una verdadera alantoplacenta en un lacertilio australiano Tillicia scincoides.

Harrison y Weekes (1925) reportan una placenta alantoica en Lyrosoma entrecasteauxi.

Habowski (1926) hace un estudio comparativo en Lacerta scilla, Lacerta vivipara y Aneides fragilis.

Weekes (1927 - 1935), publicó una serie de documentos sobre placentación en 13 lacertilios scincidos australianos. La familia Scincidae es una gran familia de lacertilios y el 69% de todos los lacertilios vivíparos son Scincidos (Stewart, 1988). Dentro de las especies vivíparas están los ejemplos más extremos de placentación, así como especies con reducido volumen de vitelo y ambos patrones de nutrición embrionaria, lecitotrófica y placentotrófica. (Stewart, 1988).

Ten Cate-Hoedemaker (1933) describió los estadios avanzados de placentación en el lacertilio Chalcides chalcides, comparando los resultados de esta placenta con la de los mamíferos.

Boyd, (1942) describió los oviductos, membranas fetales y placentación del lacertilio Hoplodactylus maculatus.

Heimlich y Heimlich (1950) describen la placenta cortioalantoidea y la placenta cortiovitelina en Xantusia vicilla. Miller (1951) también contribuye al conocimiento de la placentación en esta especie y más tarde Yaron (1974, 1977, 1985) publica la primera descripción y microfotografías de la onfaloplacenta de esta especie.

El desarrollo y la placentación de Leiolaemus cravenhorstii fue descrita por Lemus (1967) y por Lemus y Badines (1967).

Goldberg (1970) denota una placenta cortioalantoidea y una placenta saco vitelina en Sceloporus jarrovi. Más tarde Guillette et al. (1981) observaron que la placenta cortioalantoica aparece después del establecimiento de la onfaloplacenta.

Guillette (1981, 1982) y Guillette y Jones (1985) reportan una placenta corioalantoidea ricamente vascularizada en el polo embrionario y en el polo contrario una placenta cortovitelina caracterizada igualmente por una rica vascularidad para Sceloporus bicenthamis.

Para el lacertilio Mabuva heathi, Blackburn et al (1984) y Blackburn (1985), han descrito el huevo más pequeño de squamatas asociado con un placenta corioalantoidea.

Uno de los últimos trabajos sobre el desarrollo de las membranas extraembrionarias y placentación es el de Stewart (1985) para la especie Gerrhonotus coeruleus.

Yaron (1985) hace una integración del conocimiento de la placentación y gestación, estructura, función y control endócrino en reptiles.

Finalmente Stewart (1988) realizó una revisión e integración del desarrollo, diversidad estructural y evolución de la placenta en reptiles.

Los trabajos recientes se han enfocado a tratar especializaciones morfológicas, intercambio fisiológico, aspectos endócrinos de la gestación y consideraciones evolutivas (Stewart, 1988).

Stewart y Blackburn (1988) hacen una revisión de la literatura sobre la terminología de la placenta en reptiles y revela que hay una gran confusión en los términos asignados a diferentes órganos placentales, por lo que propone una nomenclatura precisa para estudios posteriores.

3.- Desarrollo de las Membranas Extraembrionarias.

En el desarrollo y organización de la placenta en los reptiles intervienen membranas extraembrionarias, que surgen en parte, como

CUADRO I.- Especies de lacertilios en los que se han descrito algunos aspectos de la placenta.

Taxa	Descripción	Referencia
Fam. ANGUIDAE <u>Anolis fragilis</u>	Histología	Giersberg, (1922) Hrabowski, (1926) Jacobi, (1936)
Fam. CHAMAELEONTIDAE <u>Bradypodion rufum</u>	Breve definición Transferencia placentar y efectos endócrinos	Burrage (1973) Veith (1974)
Fam. GEKKONIDAE <u>Hemidactylus flaviviridis</u>	Histología	Dutta (1944)
<u>Hoplodactylus maculatus</u>	Anatomía, histología, desarrollo	Boyd (1942)
Fam. IGUANIDAE <u>Liolemaus cravenhorsti</u>	Histología	Lemus (1967) Lemus y Badinez (1976)
<u>Sceloporus bicinctus</u>	Histología y función endócrina	Guillette, (1981, 1982); Guillette y Jones (1985)
<u>Sceloporus jarrovi</u>	Histología Histología y función endócrina	Goldberg, (1970); Guillette et al. (1981)
Fam. LACERTIDAE <u>Lacerta vivipara</u>	Histología Histología Histología de la cá- mara uterina Estructura placentar	Giersberg (1922) Hrabowski (1926) Jacobi (1936) Panigel, (1951, 1956)
Fam. SCINCIDAE <u>Chalcides chalcides</u>	Anatomía Histología	Studiati (1851); Giacomini (1891) Cate-Hoedemaker (1933)

Continuación CUADRO I

<u>Chalcides ocellatus</u>	Histología Histología, desarrollo y ultraestructura	Giacomini (1906) Vetth (1974)
<u>Ecernia cunninghami</u> <u>E. striolata</u> <u>E. whitei</u>	Histología y desarrollo	Weekes (1930)
<u>Gerrhonotus</u> <u>coeruleus</u>	Histología y desarrollo	Stewart (1985)
<u>Hemiercis</u> <u>quadrilineatum</u>	Histología y desarrollo	Weekes (1930)
<u>Laelolopisma</u> <u>antirecasteuaxii</u>	Histología Histología y desarrollo	Harrison y Weekes (1925) Weekes (1930)
<u>L. metallica</u> <u>L. ocellatum</u> <u>L. pretiosa</u>	Histología	Weekes (1930)
<u>L. spenceri</u>	Histología y desarrollo	Weekes (1929)
<u>L. weekesae</u>	Histología	Weekes (1929)
<u>Mabuva multifasciata</u> <u>M. heathi</u>	Histología Huevo microléctito, bre- ve descripción de la Morfología y transfe- rencia de nutrientes	Weekes (1930) Blackburn et al (1981) Blackburn et al (1984) Blackburn (1985)
<u>Sphenomorphus guoyi</u>	Histología y desarrollo	Weekes (1927) Thompson (1977)
<u>Tiliqua nigrolutea</u> <u>T. scincoides</u>	Histología y desarrollo Anatomía e histología Histología y desarrollo	Weekes (1930) Flynn (1925) Weekes (1930, 1934)
<u>Tachydogaurus</u> <u>rugosus</u>	Anatomía	Haacke (1885)
Fam. XANTUSIADAE <u>Xantusia vicilis</u>	Histología y desarrollo Breve descripción Histología, función placentar y efectos	Heimlich y Heim- lich (1950) Miller (1951) Yaron (1972, 1974, 1977)

protección del embrión, y más especialmente para proveer su nutrición, respiración y excreción, tales membranas son: el saco vitelino, el corion, el amnios y el alantoides (Fig. 4); las características generales de la estructura de las membranas extraembrionarias de reptiles se comparten con todos los otros vertebrados amniotas (Stewart, 1988).

Entre los reptiles, la mayoría de las descripciones del desarrollo de las membranas extraembrionarias para los escamados son para especies vivíparas. Stewart (1988), realiza una revisión de la formación de las membranas extraembrionarias y es como sigue:

El blastodisco de reptiles se desarrolla sobre la superficie de una gran masa de vitelo la cual se forma en el ovocito dentro del ovario durante la vitelogenésis. El huevo ovulado está rodeado por una membrana vitelina acelular. La cubierta del huevo consiste de una membrana del cascarón fibrosa (interna) y una capa calcarea (externa) o sólo una membrana fibrosa. Todas estas cubiertas del huevo son secretadas por el oviducto.

De la segmentación meroblástica, resulta una agregación de células denominada blastodisco, el cual descansa sobre la gran superficie de vitelo (Hubert, 1985). Este blastodisco está compuesto de dos capas celulares diferentes, una masa superior llamada epiblasto y una inferior denominada hipoblasto. Estas dos capas están separadas por el blastocelo, mientras una segunda cavidad, la cavidad subgerminal se sitúa entre el hipoblasto y el vitelo. La porción transparente del blastodisco, que se sitúa sobre la cavidad subgerminal constituye el área pelúcida mientras la porción más periférica es denominada área opaca.

La futura diferenciación del epiblasto durante la gastrulación

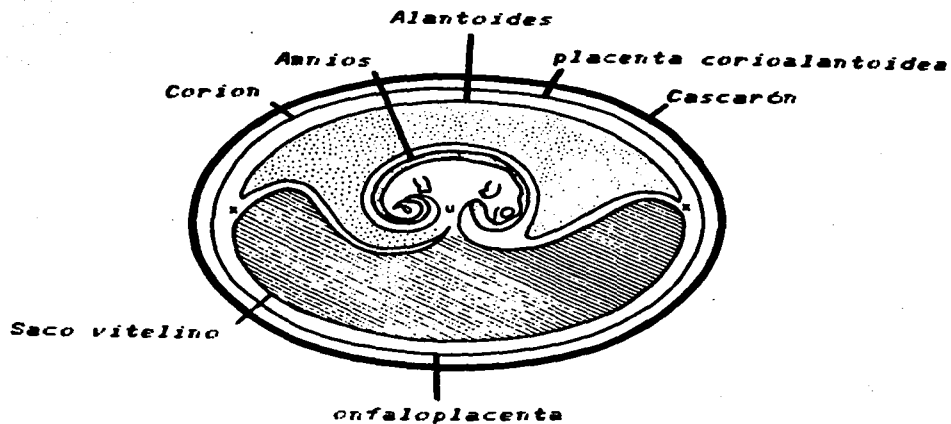


Fig. 4.- Esquema de las membranas extraembrionarias de un reptil durante el desarrollo embrionario. El corion y en saco vitelino pueden fusionarse en algunos lugares y en las formas vivíparas se establece una placentación ya sea a nivel del corioalantoides o del corion saco vitelino. (tomado de Bellairs, 1970).

produce característicamente tres capas germinales, ectodermo, mesodermo y endodermo en las serpientes, mientras que en los lacertilios el endodermo surge del hipoblasto (Hubert, 1985).

Inicialmente, las células de la periferia del área opaca migran circunferencialmente alrededor del saco vitelino produciendo una capa extraembrionaria externa de ectodermo y una capa extraembrionaria interna de endodermo, estas capas se extienden rodeando toda la masa de vitelo formando una onfalopleura bilaminar que separa al vitelo de la membrana del cascarón.

El mesodermo extraembrionario primero aparece como una organización de células entre el ectodermo y el endodermo, entre el área pelúcida y el margen interno del área opaca. El sitio inicial de hematopoyesis se sitúa dentro de esta capa mesodérmica y la zona de vascularización que subsecuentemente se desarrolla se denomina área vasculosa. Los canales vasculares del área vasculosa se comunican con un gran vaso circunferencial, el senus terminalis. Estos vasos irradian centralmente y eventualmente comunican con el embrión formando los primordios de la circulación vitelina.

El crecimiento mesodérmico entre las capas de ectodermo y endodermo continúa avanzando y forma la pared del saco vitelino, constituida de tres capas, (ectodermo, mesodermo no vascularizado y endodermo), a la cual se le ha denominado onfalopleura.

El área vasculosa, con el senus terminalis se extiende hacia este mesodermo para formar una onfalopleura trilaminar vascularizada o membrana coriovitelina. La lámina mesodérmica subsecuentemente se abre formando una somatopleura externa (constituida de ectodermo y mesodermo no vascularizado) a la que se le denomina corion y una esplacnopleura interna (formada de ectodermo y endodermo) llamada

membrana del saco vitelino. Entre esta somatopleura y esplacnopleura se sitúa el celoma extraembrionario, cavidad hacia la cual crecen el amnios y el alantoides en su desarrollo.

La migración mesodérmica ventral al senus terminalis en los escamados es única entre los amniotas. Una agregación de células mesodérmicas, inicialmente visibles en el margen principal del senus terminalis, invaden la masa de vitelo para formar una estructura distinta paralela a la circunferencia del huevo. Estas células organizan una doble capa que se extiende como una membrana continua dentro del saco vitelino a través de lo ancho del polo vegetativo. Este patrón de desarrollo separa una capa de vitelo de la masa principal de vitelo y se le ha denominado masa aislada de vitelo. Por lo menos en algunas especies, la onfalopleura de la masa aislada de vitelo permanece libre de mesodermo y por lo tanto, en contraste con la situación en otros reptiles y aves una onfalopleura bilaminar persiste en el polo vegetativo.

En todos los reptiles la amniogénesis ocurre por plegamiento y es similar en características generales al patrón de las aves y la mayoría de los mamíferos (Fisk y Tribe, 1949). Los primordios de los pliegues amnióticos, se forman como extensiones del área pelúcida en frente de la región cefálica del embrión y crecen en posición dorsal a este. Más tarde el mesodermo se asocia con estos pliegues cefálicos y laterales mismos que crecen y se proyectan hacia arriba y cubren al embrión. Cuando estos pliegues se cierran forman el amnios (ectodermo - mesodermo) y el corion (mesodermo - ectodermo) dorsal al embrión.

El alantoides se desarrolla como una evaginación del intestino posterior embrionario, crece hacia el celoma entre la somatopleura y la esplacnopleura y forma un gran saco que se expande y rodea casi

toda la circunferencia del huevo. El alantoides de esta manera aísla la esplacnopleura vascularizada de la circunferencia del huevo y esta fusión con la somatopleura forma la membrana corioalantoidea, la cual es vascularizada por lo vasos sanguíneos del alantoides. En algunas especies, el alantoides invade la hendidura vitelina entre la masa aislada de vitelo y el propio saco vitelino y llega a vascularizar esta región.

4.- Tipos de Placentas en Reptiles Vivíparos.

Se han descrito cuatro tipos de placentas estructuralmente distintas para los reptiles vivíparos: 1) la placenta coriovitelina que está definida como la aposición de la onfalopleura trilaminar vascularizada a) la placenta corioalantoidea, que está compuesta de una membrana corioalantoidea y el epitelio uterino adyacente; 3) una onfaloplacenta, la cual consiste de la aposición del epitelio uterino con la onfaloieura no vascularizada (ectodermo, endodermo) de la masa aislada de vitelo y estructuras asociadas y 4) una placenta onfalialantoidea que se forma cuando la membrana externa del alantoides llega a unirse con el margen interno de la onfaloplacenta (Stewart y Blackburn, 1988; Stewart, 1988). (CUADRO II).

La variación estructural dentro de cada categoría de placentación sugiere varios grados de especialización placentaria entre las diferentes especies.

La placenta coriovitelina se sitúa siempre en la región del polo vegetativo, se desarrolla ontogenéticamente temprano y consiste de la aposición de la onfalopleura trilaminar vascularizada (ectodermo mesodermo y endodermo) con el epitelio uterino (Fig. 4) (Luckett, 1977, Stewart, 1985). La placenta coriovitelina se interrumpe cuando la

CUADRO II.- Placentación en escamados. Se muestra el tipo de placenta y las estructuras embrionarias que las constituyen. Tomado de Stewart, (1989), (en prensa).

Tipo de Placenta	Componentes embrionarios	Referencia
Cortiovitelina	Onfalopleura trilaminar (ectodermo, mesodermo del area vascular, endodermo)	Mossman (1937) Stewart (1985)
Onfaloplacenta	Ectodermo, endodermo de la masa aislada de vitelo, mesodermo intravitelino, saco vitelino, (mesodermo endodermo)	Weekes (1927 a)
Onfaloalantoidea	Ectodermo, endodermo de la masa aislada de vitelo, mesodermo intravitelino, membrana externa del alantoides (mesodermo, endodermo)	Stewart y Blackburn (1988)
Cortioalantoidea	Corion (ectodermo, mesodermo), membrana externa del alantoides (mesodermo, endodermo).	Harrison y Weekes (1925)

somatopleura y la esplanopleura se separan durante la formación del celoma extraembrionario. El alantoides en su desarrollo crece hacia el celoma extraembrionario y se expande para fusionarse con la somatopleura (corion), ocurriendo un contacto dorsal al embrión. La íntima aposición del cortioalantoides vascularizado con el epitelio uterino constituye la placenta cortioalantoidea (Fig.4) la cual es una prominente estructura en todos los reptiles vivíparos, pero con diferentes grados de diferenciación (Bauchot, 1965, Stewart, 1988). La placenta cortioalantoidea puede ser extremadamente rudimentaria como en Lacerta vivipara (Pantigel, 1956) o altamente especializada como en Leiolopisma weekesi (Weekes, 1929). Weekes (1935) define tres tipos de placenta cortioalantoidea en escamados: (CUADRO III).

Tipo I.- Es el tipo más común de placenta cortioalantoidea y el

más simple en forma (Fig. 5A). Hay reducción parcial en el tamaño del tejido epitelial materno y embrionario, por lo que se propicia una cercana aposición de corriente sanguínea materna y embrionaria. Esta estructura es muy similar en las diferentes especies para las cuales ha sido descrita; se cree que es la más primitiva y la predecesora de todos los otros tipos placentales de los reptiles. La placenta tipo I es observada en la mayoría de los reptiles examinados. (CUADRO III).

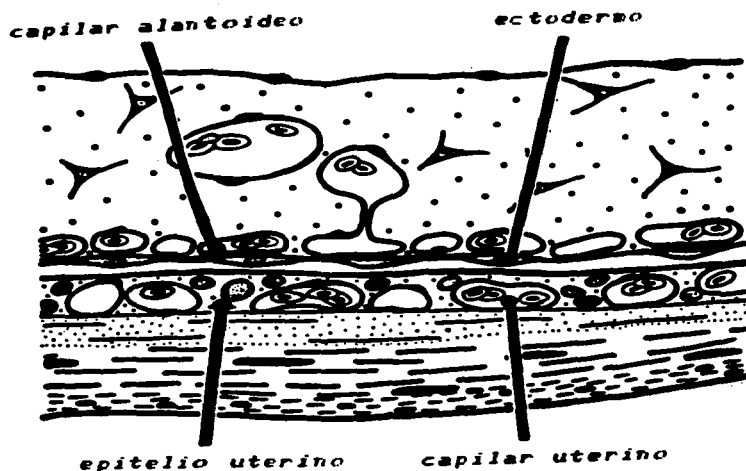


Fig. 5A.- Esquema de la placenta cortioalantoidea tipo I de *Sphenomorphus quoyi*. (modificación de Weekes 1927 b). tomado de Stewart (1989).

CUADRO III.- Tipo de placenta corticoalantoidea en los lacertillos estudiados (según la clasificación de Veekes)

Taxa	Tipo de placenta
Fam. ANGUIDAE	
<i>Anolis fragilis</i>	I
Fam. CHAMAELEONTIDAE	
<i>Bradypodion pumilus</i>	*
Fam. GEKKONIDAE	
<i>Hemidactylus flaviviridis</i>	I
<i>Hoplodactylus maculatus</i>	I
Fam. IGUANIDAE	
<i>Liolaemus cravenhorsti</i>	*
<i>Sceloporus bicinctus</i>	I
<i>Sceloporus jarrovi</i>	II
Fam. LACERTIDAE	
<i>Lacerta vivipara</i>	I
Fam. SCINCIDAE	
<i>Chalcides chalcides</i>	III
<i>Chalcides ocellatus</i>	II
<i>Ecernia cunninghami</i>	I
<i>E. striolata</i>	I
<i>E. whitei</i>	I
<i>Gerrhonotus coeruleus</i>	*
<i>Hemieris quadrilineatus</i>	I
<i>Leiolopisma entrecastejauxi</i>	III
<i>L. metallica</i>	II
<i>L. ocellatum</i>	II
<i>L. pretiosa</i>	II
<i>L. spenceri</i>	*
<i>L. veekesae</i>	III
<i>Mabuia multifasciata</i>	I
<i>M. heathi</i>	III
<i>Sphenomorphus quoyi</i>	I
<i>Tiliqua nigrolutea</i>	I
<i>T. scincoides</i>	II
<i>Tachydromastix rufosus</i>	*
Fam. XANTUSIADAE	
<i>Xantusia vicinis</i>	I

Tipo II.- La placenta corioalantoidea tipo II es una estructura mas compleja (Fig. 5B) los capilares maternos se elevan hacia pequeños pliegues. exponiéndose en la superficie de estos, quedando situados entre las células del epitelio. La capa de ectodermo coriónico puede ser gruesa y glandular y esta estrechamente unido a las células maternas. Hay una cierta penetración del epitelio materno por procesos pseudopodiales de las células del ectodermo coriónico. La adherencia del tejido embrionario al tejido materno es muy fuerte, pero esencialmente superficial. Varias especies de lacertillos presentan esta placenta. (CUADRO III).

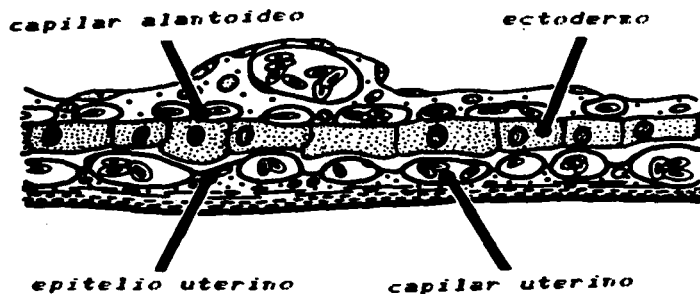


Fig. 5B.- Esquema de la placenta corioalantoidea tipo II de *Leiolopisma ocellatum*. (Modificación de Weekes, 1927 b). Tomado de Stewart.(1989).

La onfaloplacenta se situa en el polo vegetativo (Fig. 6) y consiste de mesodermo intravitelino, endodermo vitelino de la masa aislada de vitelo y la onfalopleura de la masa aislada de vitelo en aposición con el epitelio uterino. La onfalopleura de la masa aislada de vitelo descrita como bilaminar o trilaminar nunca es vascularizada.

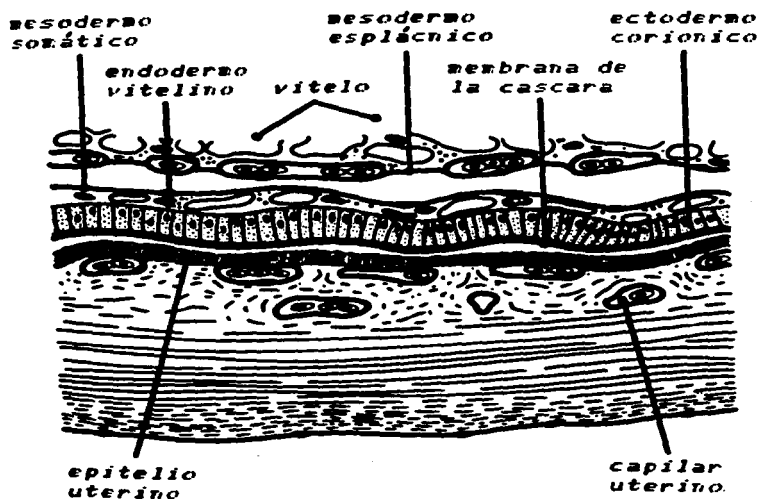


Fig. 6.- Esquema de la onfaloplacenta de squamatas (*Sphenomorphus* ~~sp.~~, basado en Veekes (1927 b). El mesodermo somático y esplácnico limitan la grieta vitelina, la cual separa la masa aislada de vitelo del propio saco vitelino. La membrana del cascarón separa los tejidos fetales y maternos. Tomado de Stewart y Blackburn, (1968).

En muchas especies, el alantoides se expande hacia la hendidura vitelina, para formar el limite interno de la masa aislada de vitelo. esta estructura resultante es la contribución fetal para la placenta onfalotalantoidea, la cual contiene todos los elementos de la onfaloplacenta, con la adición de la vascularizada membrana externa del alantoides como la capa más interna. La placenta onfalotalantoidea es casi siempre precedida de onfaloplacentación .

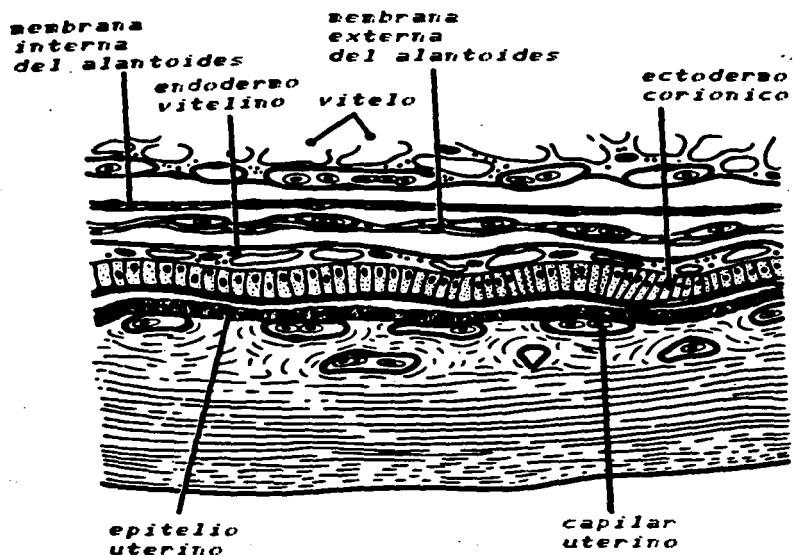


Fig. 7.- Esquema de la placenta onfalotalantoidea. Esta placenta se forma cuando el alantoides se extiende dentro de la grieta vitelina. (Según Stewart y Blackburn, 1988).

OBJETIVOS

Objetivo general.

Considerando los antecedentes anteriormente expuestos y debido a que existe limitada información con respecto a la viviparidad de los lacertilios mexicanos se ha considerado importante iniciar esta investigación cuyo objetivo principal es: Comparar el desarrollo embrionario, la placenta, cuerpo lúteo y atresia folicular y sugerir la interrelación fisiológica entre estas tres estructuras en Sceloporus grammicus y Sceloporus mucronatus, para definir las diferencias y semejanzas entre estas 2 especies que muestran como convergencia evolutiva la misma estrategia de reproducción vivípara otoñal.

Objetivos particulares.

Para cubrir este objetivo general, los aspectos particulares que se abordan para cada especie son:

- 1.- Categorizar los embriones durante el periodo de desarrollo embrionario.
- 2.- Establecer en el ovario:
 - la presencia y cambios del cuerpo lúteo durante la gestación.
 - la presencia y cambios de la atresia folicular durante el periodo de gestación.
- 3.- Determinar en el oviducto:
 - la estructura y regionalización
 - zona de retención de esperma.
- 4.- Determinar la histología placentaria, para definir:
 - a) tipo (s) de placenta (s) que se presenta a lo largo del periodo de gestación.
 - b) Funcionalidad de la placenta en el transporte de agua y metabolitos (a grosso modo).

AREA DE ESTUDIO

Las poblaciones estudiadas se localizan en la Sierra del Ajusco, misma que está ubicada al sur de la Ciudad de México, en los lugares conocidos como Monte Alegre (D.F.), con una altitud de 3200 msnm. y en las cercanías de El Capulín (Edo de México), con una altitud de 3400 m.s.n.m.

De acuerdo con García (1973), los datos que proporciona la estación meteorológica de Monte Alegre ubican a esta zona con un clima de tipo semifrío, con verano fresco y largo, la temperatura media anual es entre 5°C y 12°C. Los meses donde se concentra la mayor precipitación son julio, agosto y septiembre.

De acuerdo con los datos proporcionados por el Observatorio Meteorológico Nacional (1975-1980), hay dos máximos de temperatura, el más elevado se tiene en mayo (9.72 °C) y durante el establecimiento de las lluvias se abate un poco la temperatura para volver a subir en agosto (9.04 °C).

Lo más sobresaliente en cuanto a la hidrología de Monte Alegre, es el arroyo temporal que se forma del manantial conocido como Monte Alegre, además durante la temporada de lluvias suelen existir arroyuelos que fluyen hacia el cauce principal. En El Capulín no existen cuerpos de agua importantes, llegando a formarse en la época de lluvias sólo charcos temporales (Shimada, 1972).

Las zonas de estudio están dentro de un bosque de coníferas (Rzedowski, 1981), dentro de la subdivisión de los bosques de Pinus, siendo las especies dominantes en el estrato arbóreo Pinus hartwegii y Abies religiosa, frecuentemente acompañados por algunas especies de encinos (Quercus) y alises (Alnus firmifolia) de acuerdo con Benítez (1986).

MATERIAL Y METODOS.

Para la realización de este trabajo se colectaron mensualmente de octubre de 1986 a mayo de 1987 de 4 a 6 ejemplares de hembras adultas de Sceloporus mucronatus en el Parque Nacional Cumbres del Ajusco y el mismo número de hembras adultas de Sceloporus grammicus en el Capulín, Estado de México.

- En el laboratorio cada uno de los ejemplares se sacrifico por inhalaciones de cloroformo.

- Se disecaron para extraer ovarios, oviductos y embriones en su caso, posteriormente estas estructuras fueron fijadas en formal al 10% neutro.

- Los ovarios se procesaron para su estudio histológico de la siguiente manera: deshidratación en alcoholes graduales de 50% a absoluto (durante 30 minutos en cada uno de ellos), aclaramiento en xilol y aceite de cedro (con cambios de 30 minutos), inclusión en parafina de punto de fusión de 56 - 58 C (3 cambios de 30 minutos cada uno, siendo el primero en xilol-parafina en proporción 1:1), se hicieron cortes en un microtomo de parafina a 7 micras de grosor y los cortes fueron teñidos con hematoxilina - eosina.

Los ovarios de cada hembra fueron examinados histológicamente y se determinó el número de cuerpos lúteos presentes, además con un ocular micrométrico (100 X) se midió el diámetro del largo y ancho de cada uno, para determinar el volumen total (V. CL.) y el volumen de la masa de cada cuerpo luteo (V. MCL.) de acuerdo con el método de Jones (1970) usando la formula:

$$V. CL. = 4/3 \pi (a^2 b)$$

En donde, V. CL. = volumen del cuerpo luteo, a = 1/2 del diámetro luteal menor y b = 1/2 del diámetro luteal mayor.

De lo anterior se obtuvo una medida promedio mensual para cada animal, y los registros de todos los animales que presentaron el mismo estadio de desarrollo embrionario (Duffaure y Hubert, 1961) se promediaron para obtener una media y un error estandar para cara estructura.

-Con el objeto de determinar la variación del cuerpo lúteo a través del periodo de gestación los datos del volumen se analizaron usando una prueba de Análisis de varianza (ANDEVA) y una prueba de rangos multiples de Duncan para determinar los cambios significativos (Bruning y Kintz, 1977).

De la misma manera se determinó el número de folículos atrésicos presentes en el ovario y se registró el diámetro del folículo atrésico mayor.

Se hizo un análisis de la estructura histológica del cuerpo lúteo y de los folículos atrésicos, para determinar la condición y cambios de los mismos durante el periodo de desarrollo embrionario.

Los oviductos de hembras no grávidas fueron procesados con los mismos métodos de deshidratación, aclaramiento, inclusión en parafina, corte y tinción, utilizados para los ovarios. En seguida se analizaron histológicamente para determinar su estructura y regionalización, así como el sitio de retención de esperma.

Los oviductos del lado derecho que contenían embriones o huevos fueron tratados de acuerdo con la técnica para huevos con gran cantidad de vitelo, propuesta por Yaron (1971), con la siguiente modificación: los tres cambios en n-butanol fueron a de 4 horas cada uno y el tercero de 26 horas, después de este tratamiento los oviductos se procesaron con los mismos métodos de inclusión, corte y tinción mencionados anteriormente.

Así mismo se realizó un estudio histológico en serie de la placenta para determinar los cambios de esta estructura a través del desarrollo embrionario, tomando como base el trabajo realizado por Stewart (1985).

Las observaciones histológicas se realizaron en un Fotomicroscopio Zeiss, y se tomaron fotografías con película Kodack 135 mm, 100 ASA.

Los embriones del oviducto izquierdo se clasificaron de acuerdo con la tabla de desarrollo propuesta por Duffaure y Hubert (1961), denotándose los eventos y rasgos morfológicos más sobresalientes de cada estadio de desarrollo embrionario

Con el objeto de tratar de establecer el posible transporte de agua y metabolitos por la placenta, una vez categorizados los embriones se separaron por estadio de desarrollo y se determinó su peso húmedo (P.H.) en una balanza analítica Sauter (0.0001 gr). En seguida para obtener su peso seco (P.S.) se colocaron en un horno a 60 C y se pesaron sucesivamente hasta obtener en tres ocasiones un peso constante siguiendo la metodología de Méndez et al. (1980)

RESULTADOS

Sceloporus mucronatus

DESARROLLO EMBRIONARIO.

Las observaciones realizadas nos permiten determinar que los huevos del lacertilio S. mucronatus son huevos telolécitos, esto es que presentan una gran cantidad de vitelo. Estos huevos están rodeados por una membrana vitelina acelular y externamente por una membrana del cascarón que se sabe es secretada por el oviducto.

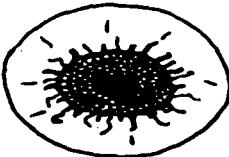

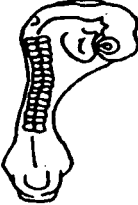
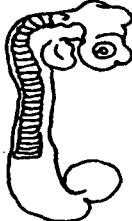
Los ejemplares de esta especie tienen un periodo de gestación de 7 meses, que ocurre a través del invierno y principios de la primavera (octubre - abril).

La evolución del desarrollo embrionario a través de los meses se observa como sigue: (CUADRO IV)

OCTUBRE: En este mes fué posible observar los huevos dentro del útero, presentando ya un estadio de segmentación. La segmentación por la gran cantidad de vitelo es de tipo meroblástica (parcial) por lo que las divisiones ocurren en una agregación de células esto es el blastodisco se desarrolla sobre la superficie de la gran masa de vitelo; este disco embrionario compuesto de pequeñas blastómeras coincide con el estadio de desarrollo 4, de acuerdo con Dufaure y Hubert (1966). (CUADRO IV).

NOVIEMBRE: Se observan los estadios de desarrollo 20, 23, 26 y 30. (CUADRO IV). En el estadio 20 se observan 7 pares de somitas y la formación del tubo neural en la región anterior. En el estadio 23 ya son evidentes 15 pares de somitas, se han diferenciado 4 vesículas cerebrales (telencéfalo, diencefalo, mesencefalo y rombencefalo), se forma el primer esbozo cardiaco y se diferencian las vesículas ópticas primarias. En el estadio 26 se observan 25 pares de somitas, las

CUADRO IV.- Desarrollo embrionario de *Sceloporus mugronatus*

MES	ESTADIO DE DESARROLLO	EVENTOS MAS SOBRESALIENTES	ESQUEMA
OCTUBRE	4	<p><i>Segmentación</i> El disco embrionario está completamente pavimentado de pequeños blastómeros</p>	
NOVIEMBRE	20	<p><i>Formación del tubo neural en la región anterior, son evidentes 7 pares de somitas.</i></p>	
	23	<p><i>Se ha formado 4 vesículas cerebrales (telencéfalo, diencefalo, mesencéfalo y rombencéfalo), aparecen 15 pares de somitas, se forma el esboso cardíaco</i></p>	
	26	<p><i>La vesícula óptica y el cristalino se diferencian la 1- y 2- hendiduras branquiales se abren, son evidentes 25 pares de somitas.</i></p>	

vesículas ópticas secundarias y el cristalino ya se han diferenciado. La primera y segunda hendiduras branquiales se abren y la región del tronco se cierra casi ventralmente. En los embriones en estadio de desarrollo 30, lo más sobresaliente es la pigmentación de los ojos y la aparición de los muñones de los miembros bordeados por una pequeña cresta. (CUADRO IV).

DICIEMBRE: Los estadios de desarrollo que se observaron fueron 31, 32 y 33 CUADRO IV. Continúa el desarrollo ocular y de los miembros; los ojos se hacen más prominentes y los muñones de los miembros están aplanados en su porción más distal, estos embriones fueron categorizados en el estadio 31. Ya en el estadio 32 la paleta de cada miembro está diferenciada en el zigopodium y el stylopodium, las dos primeras hendiduras branquiales siguen abiertas y un esbozo de la región parietal ha empezado a aparecer. En el estadio 33, el perfil de los miembros es serpenteado, en cada paleta es posible diferenciar tres dedos, en el ojo se desarrolla un párpado circular, en la boca, se desarrolla la mandíbula inferior y finalmente es posible observar los penes bien desarrollados. (CUADRO IV).

En los estadios de desarrollo anteriormente citados la masa embrionaria o peso seco de los embriones fué baja de hecho no es evidente, no así el peso seco del vitelo, en el que se observa una disminución a través del desarrollo embrionario (Fig. 8).

ENERO: los embriones presentan el estadio de desarrollo 36, en donde lo más característico es que ya se observan algunas escamas en el cuerpo, los dedos de los miembros ya se han individualizado, se han pigmentado en la punta y ya presentan uñas (CUADRO IV).

FEBRERO: Los embriones presentan estadios de desarrollo 37 o 38. Es característico del estadio 38 observar que los dígitos de los

Continuación CUADRO IV

NOVIEMBRE

30

Pigmentación de los ojos, los muñones de los miembros están bordeados por una pequeña cresta.



DICIEMBRE

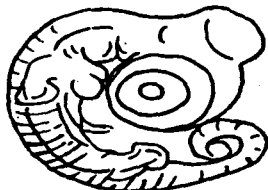
31

Los ojos son más prominentes los muñones de los miembros están aplanados en su porción más distal.



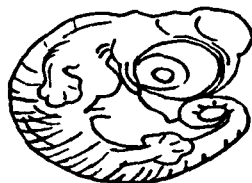
32

La paleta de cada miembro se diferencia en el sigopodium y el stylopodium.



33

El perfil de los miembros es serpenteado, en cada paleta es posible diferenciar tres dedos, en el ojo se desarrolla un párpado circular, posible observar los penes bien desarrollados.

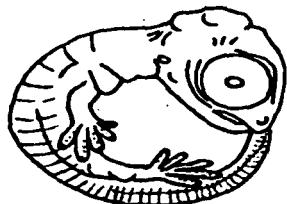


Continuación CUADRO IV

ENERO

36

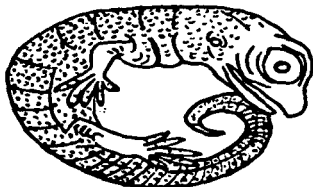
Ya se observan algunas escamas en el cuerpo, los dedos de los miembros ya se han individualizado, pigmentado en la punta y ya presentan uñas.



FEBRERO

38

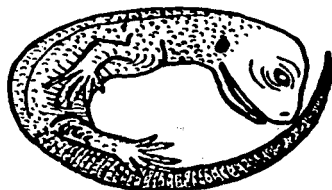
Los dígitos de los miembros anteriores y posteriores están completamente separados de la palma, algunas escamas se esbosan en las patas, los globos oculares son menos prominentes, las escamas del cuerpo son aparentes.



MARZO

39

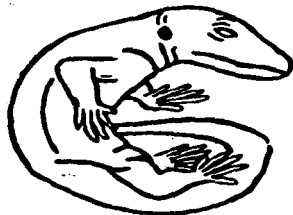
Coloración de las escamas de todo el cuerpo, las patas y dedos también están cubiertas de escamas, grandes escamas se diferencian en la boca y en la mandíbula inferior y es distinguible el collar característico de la especie.



ABRIL

40

Las escamas están completamente diferenciadas y pigmentadas en todo el cuerpo, el embrión ha adquirido la coloración que presentará al nacer y las características de un neonato.



miembros anteriores y posteriores están completamente separados de la palma, las uñas de diferenciación, algunas escamas se esbozan en la patas, los globos oculares son menos prominentes, el borde interno del párpado llega casi al cristalino, las escamas del cuerpo son muy aparentes. (CUADRO IV).

MARZO y ABRIL: En los embriones del estadio 39 lo más característico es la coloración de las escamas de todo el cuerpo, las patas y los dedos de estas están también cubiertos de escamas, grandes escamas se diferencian en la boca y en la mandíbula inferior y finalmente es distinguible el collar característico de la especie. En el estadio 40 las escamas están completamente diferenciadas y pigmentadas en todo el cuerpo, el embrión ha adquirido la coloración que presentará al nacer y las características de un neonato. (CUADRO IV).

Los datos de peso seco hacen evidente que la masa embrionaria permanece relativamente sin cambios aparentes durante los primeros estadios de desarrollo embrionario y se incrementa notablemente en los últimos estadios de desarrollo (36 al 40) (Fig. 8).

El peso seco de los embriones comparado con el peso seco de los huevos recién ovulados indica que ocurre una baja de 19.1% durante la gestación (Fig. 8).

El peso húmedo de los huevos se incrementa un 268% durante la gestación, indicando con esto una significativa captación de agua (Fig. 9).

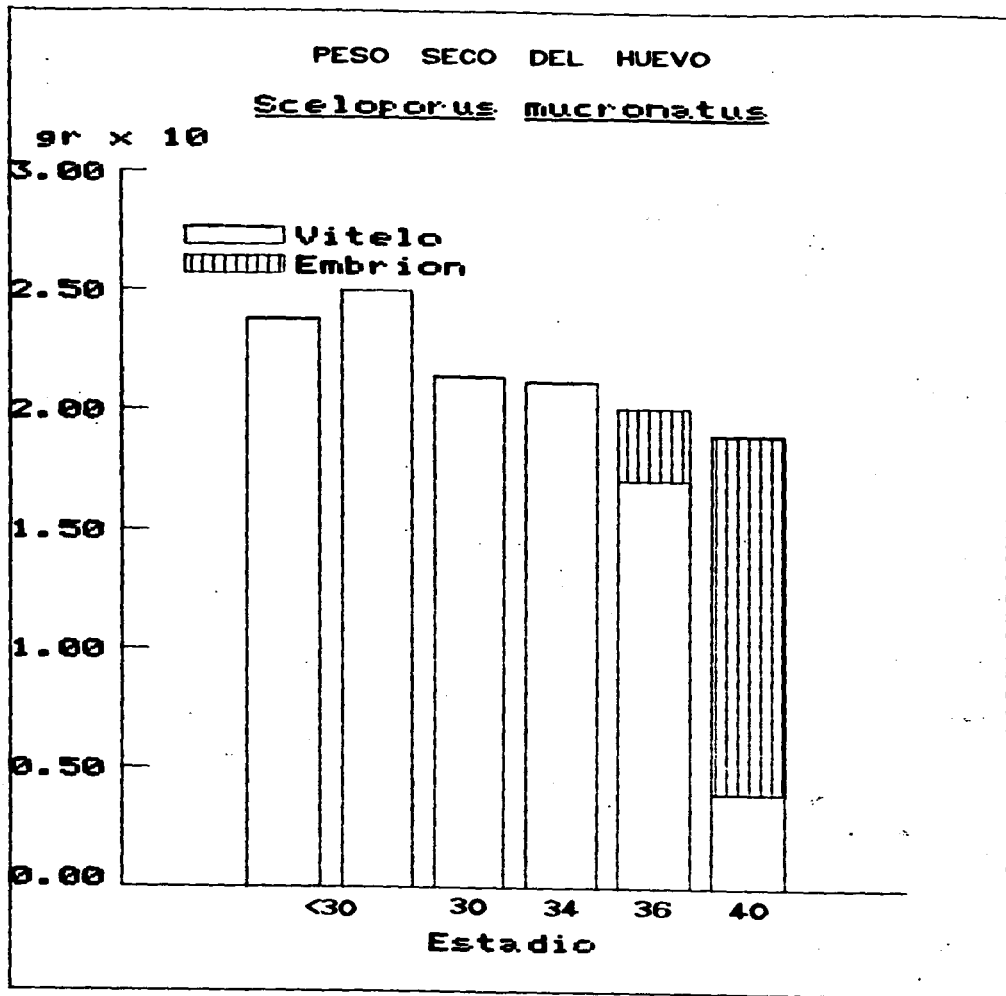


Fig. 8.- Variación del peso seco del embrión y del vitelo a través del desarrollo embrionario del lacertilio Sceloporus mucronatus.

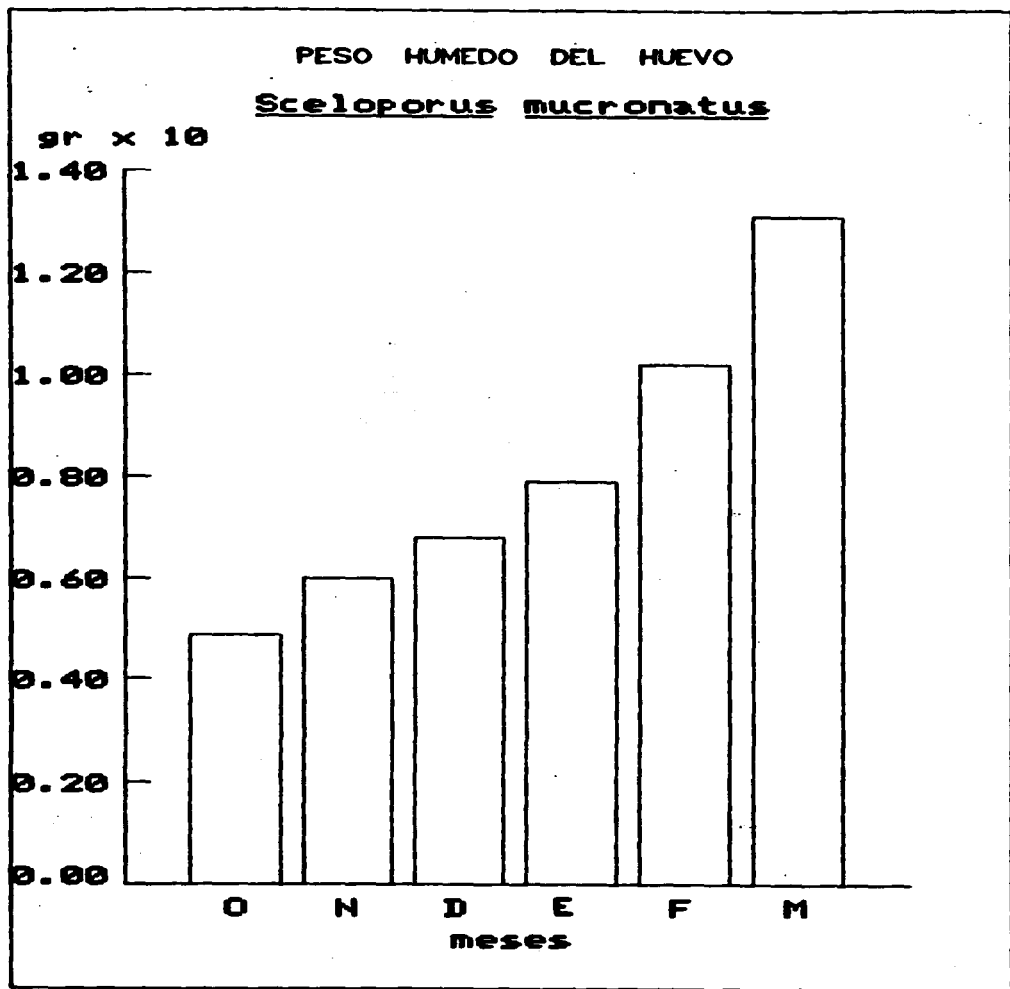


Fig. 9.- Cambios en el peso húmedo durante la gestación del lacertillo Sceloporus mucronatus.

OVARIOS

CUERPO LÚTEO.

En los ovarios analizados durante este estudio, fué posible identificar folículos previtelogénicos, folículos atrésicos y cuerpos lúteos. Nuestro trabajo fué enfocado a los folículos atrésicos y a los cuerpos lúteos y los resultados son los siguientes:

El número promedio de cuerpos lúteos por ovario fué de 5.

En los ovarios de hembras colectadas a principios del mes de octubre, fué posible observar algunas estructuras con una depresión central, indicando con esto que ha ocurrido la ovulación y por lo tanto se ha iniciado la formación de un cuerpo lúteo en cada folículo roto. Histológicamente los folículos recién ovulados son grandes, de forma irregular, de apariencia flácida, presentan una gran cavidad en el centro y es también evidente la rotura por donde salió el ovocito; las células de la granulosa y de las tecas han iniciado su crecimiento y multiplicación, invadiendo apenas sólo la parte más externa de la gran cavidad, por lo que los hemos considerado folículos postovulatorios. Los cambios en los caracteres merísticos y en la histología del cuerpo lúteo muestran dos etapas de desarrollo lúteo, una al principio de la gestación y el otro en la gestación avanzada.

Cuerpo lúteo durante el principio de la gestación.

En la primera etapa de formación del cuerpo lúteo, esto es al principio del desarrollo embrionario o en el periodo de gestación temprana, a fines de octubre y en noviembre las observaciones histológicas denotan cambios evidentes en la organización del cuerpo lúteo, esto es que está completamente formado. En este estadio ya no es evidente el sitio de rompimiento del folículo, la forma en general

es más compacta, ya está bordeado por una firme teca constituida de tejido conjuntivo, algunas fibras de las células de la teca convergen hacia el centro del cuerpo lúteo, la granulosa ha constituido la masa de células lúteas (MCL), estas células son ovaladas compactas, los núcleos son grandes, claramente teñidos y contienen un distinguible nucleólo, el citoplasma es granuloso y presenta vacuolas (Figs. 10 y 11).

A partir de este tiempo tal organización del cuerpo lúteo permite determinar el volumen total (VCL), el volumen de la masa luteal (VMCL) y el diámetro de la teca (DTCL) (Fig. 12) La variación de estos parámetros durante el periodo de gestación en Sceloporus mucronatus da una idea de los cambios en su actividad, la cual se corrobora con el análisis de variancia (ANDEVA) que se les practicó y que resultó significativo ($F(2,9)=101228, p=0.008$).

En octubre y noviembre, los volúmenes del cuerpo luteo y de la masa del cuerpo luteo son los más altos (1.39 mm y 0.36 mm respectivamente), así como el diámetro de la teca (151 μ) (Fig. 12).

Cuerpo lúteo durante la gestación avanzada

A partir del mes de diciembre el volumen total del cuerpo luteo y de la masa luteal sufren un cambio significativo observándose un gran decremento (0.24 mm y 0.14 mm respectivamente); así como una disminución en el diámetro de la teca luteal (60 μ) (Fig. 12) Coincidiendo todo esto con el primer signo de degeneración del cuerpo lúteo, el cual se marca por un incremento en los espacios intercelulares de las células luteas, así como el inicio de la degeneración de sus núcleos (núcleos picnóticos), es también evidente la invasión de la masa del cuerpo lúteo por fibras de tejido conjuntivo de la teca (Fig. 13). En los siguientes meses (enero,

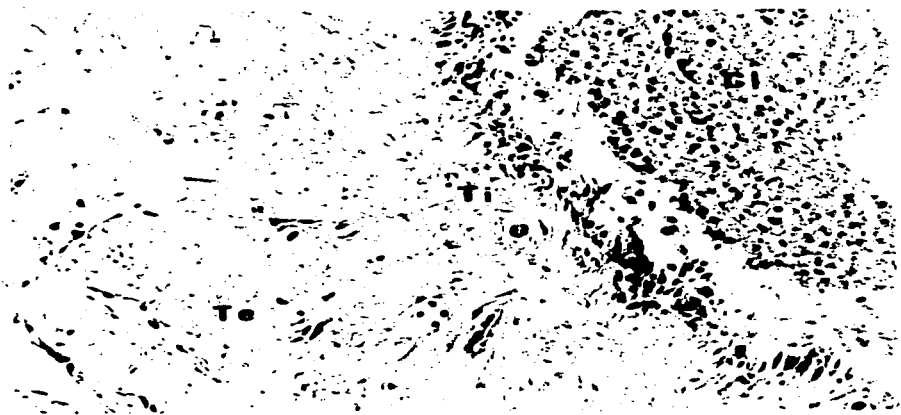


Fig. 10.- Cuerpo lúteo (CL) de *S. mucronatus* en octubre, teca interna (TI), teca externa (TE). 200 X.

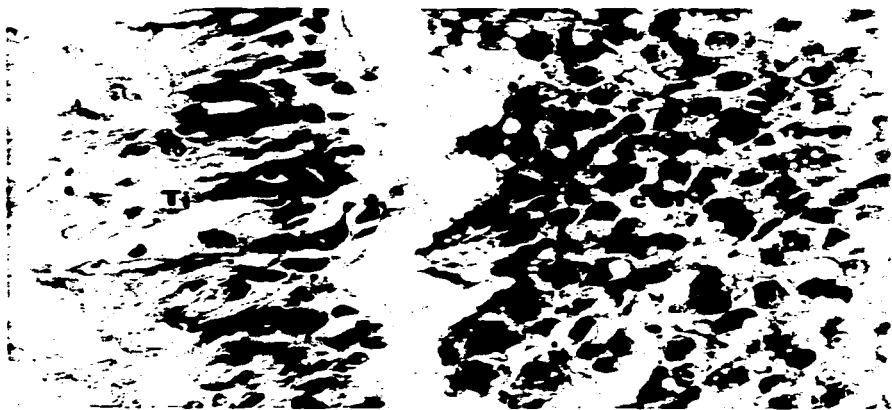


Fig. 11.- Detalle de las células del cuerpo lúteo (cCL), de *S. mucronatus* a fines de octubre y principios de noviembre, teca interna (TI). 500 X.

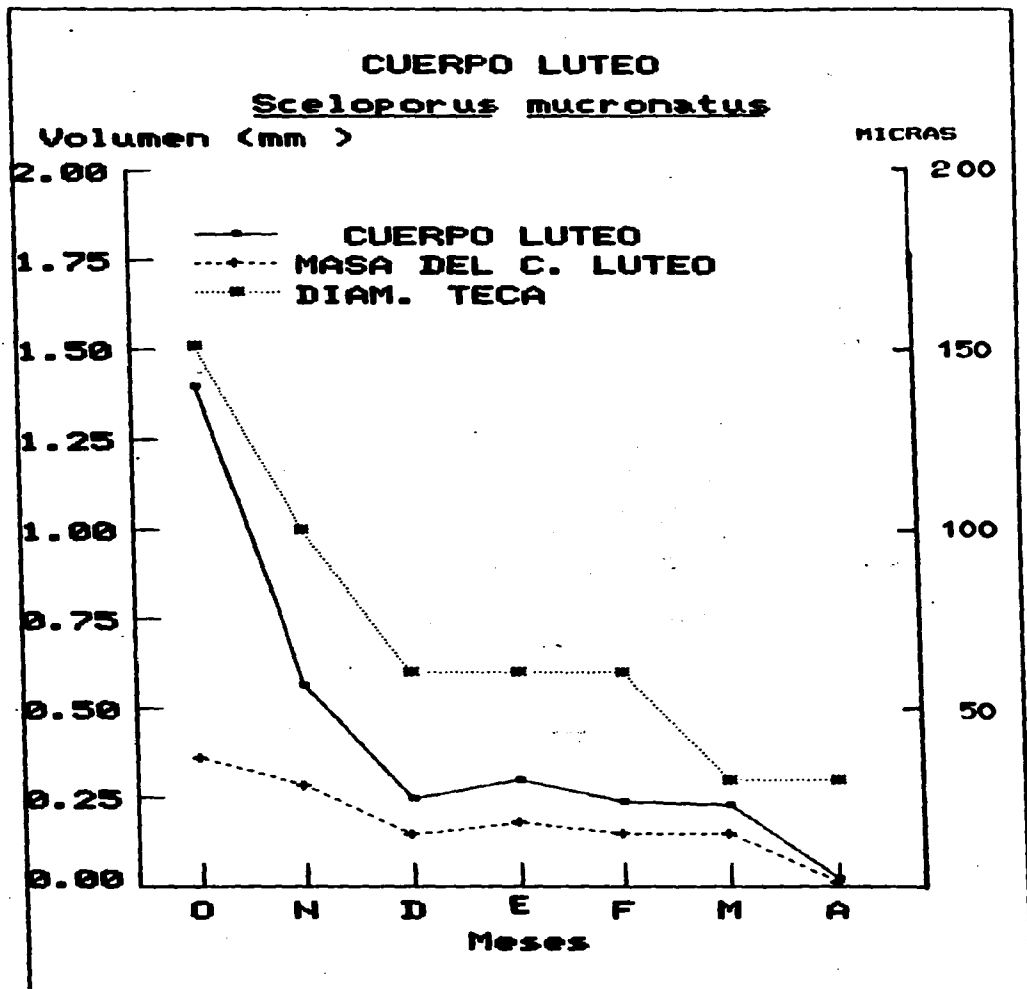


Fig. 12.- Variación del volumen total del cuerpo lúteo, volumen de la masa del cuerpo lúteo y del diámetro de la teca luteal a través del periodo de gestación en *S. mucronatus*.

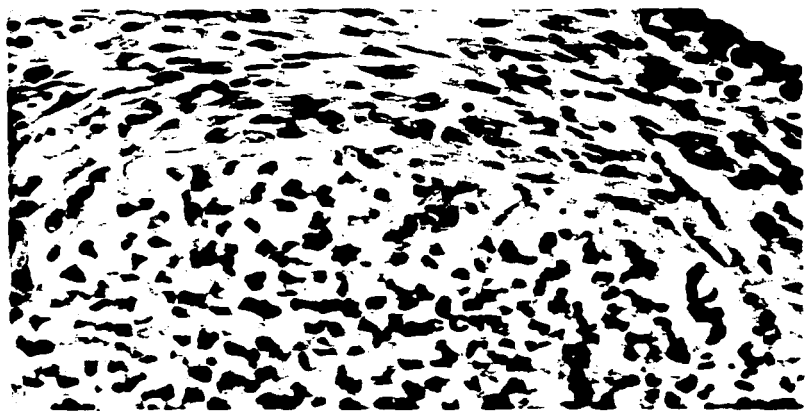


Fig. 13.- Cuerpo lúteo de *S. mucronatus* en diciembre. Células de la masa del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCl), teca interna (Ti), teca externa (Te), fibras de la teca interna invadiendo la masa del cuerpo lúteo (f). 500 X.

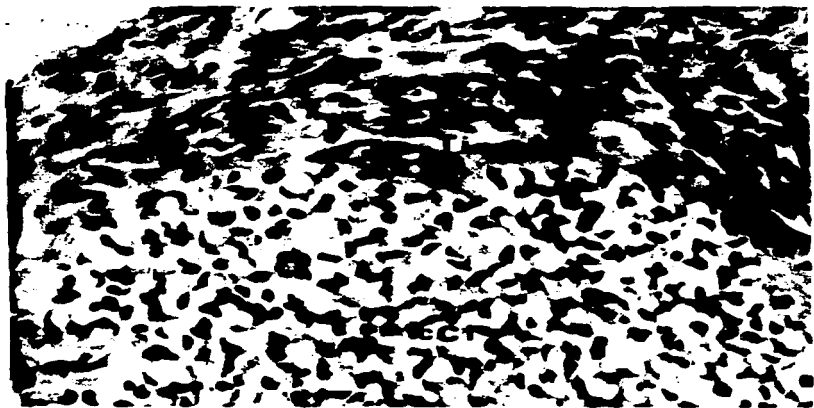


Fig. 14.- Cuerpo lúteo de S. mucronatus en enero. Células del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCL), teca interna (TI), teca externa (TE). 500 X.

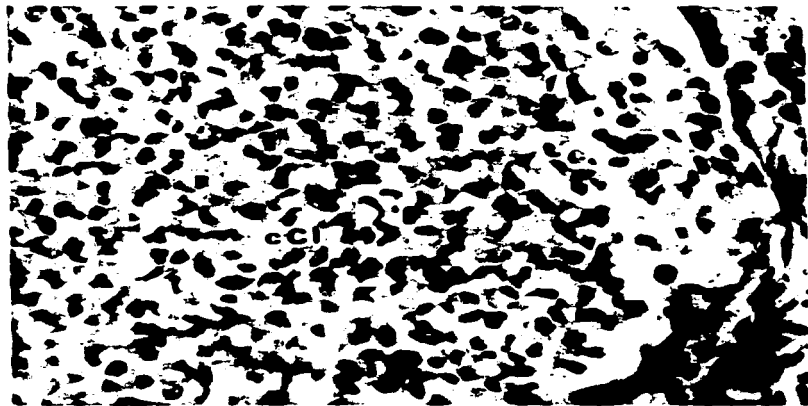


Fig. 15.- Cuerpo lúteo de S. mucronatus del mes de febrero. Detalle de las células del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCL), teca interna (TI). 500 X.

febrero y marzo) estos volúmenes siguen disminuyendo paulatinamente y finalmente en abril se observa el valor más bajo de estas estructuras (0.24 mm, 0.012 mm y 30 μ) (Fig. 12). Este decremento en el volumen luteal se ve reflejado en la estructura histológica, ya que en este estadio el cuerpo lúteo es más compacto, las células lúteas son más pequeñas que en la etapa anterior, el incremento en el espacio intercelular es muy aparente, en la teca son distinguibles las dos capas, una teca interna de apariencia más celular que la teca externa, la cual es más fibrosa, la masa luteal presenta distinguidos septos formados por proyecciones fibrosas de la teca interna y finalmente todas las células de la masa del cuerpo lúteo presentan degeneración de sus núcleos (núcleos picnóticos) (Fig. 16).

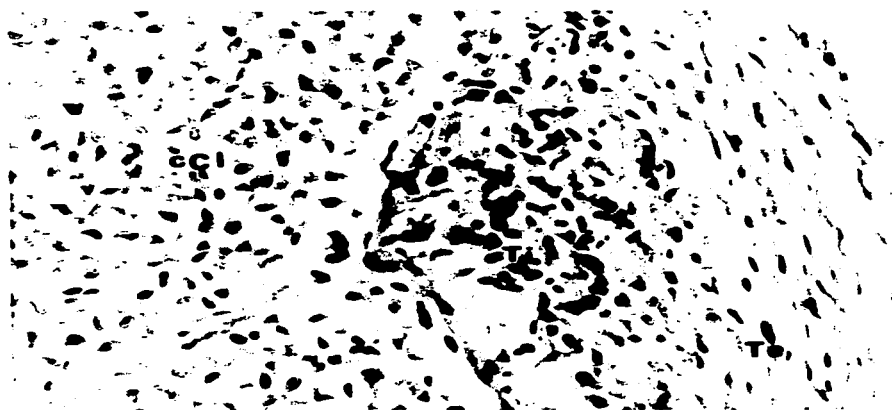


Fig. 16.-Cuerpo lúteo de *S. mucronatus* correspondiente al mes de abril, células del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCL), teca interna vascular (TI), teca externa fibrosa (TE). 500 X.

FOLICULOS ATRESICOS.

Los folículos atrésicos estuvieron presentes en el ovario de Sceloporus mucronatus durante todo el periodo de gestación. Esta atresia folicular fué evidente en folículos de diferente estadio de desarrollo, es decir desde vitelogénicos en el mes de octubre (Fig. 17), hasta en previtelogénicos de diferente tamaño en los siguientes meses; indicando con esto que el diámetro de los folículos atrésicos durante la gestación varía notablemente (Fig. 18) Cabe hacer notar que en octubre, noviembre, diciembre y enero los folículos atrésicos mostraron una estructura secretora (Figs. 19, 20 y 21.).

El proceso de atresia se indicó por la desaparición de la zona pelúcida, invasión del ovocito por las células de la granulosa y en algunas ocasiones por las células tecales; el epitelio folicular se transforma en una capa de células gigantes que se vierten hacia el vitelo o citoplasma, los fibroblastos de la teca pasan entre estas células gigantes hacia el centro del ovocito (Fig. 22).

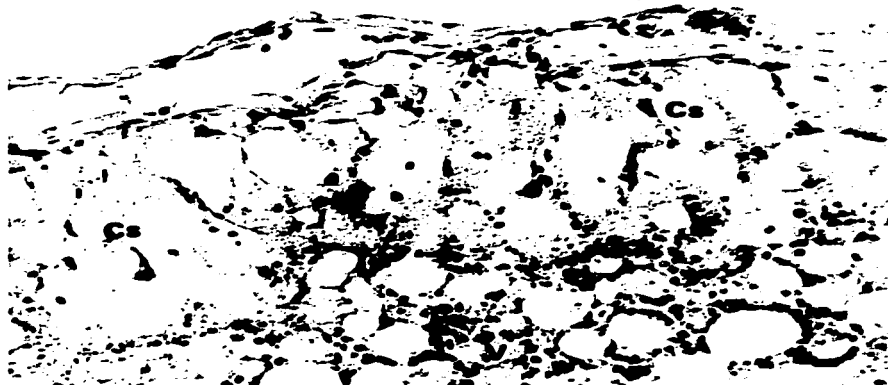


Fig. 17.- Atresia folicular de folículo vitelogénico del mes de octubre, en el ovario de S. mucronatus. Células secretoras (Cs), vitelo (V). 200 X

ATRESIA FOLICULAR
Sceloporus mucronatus

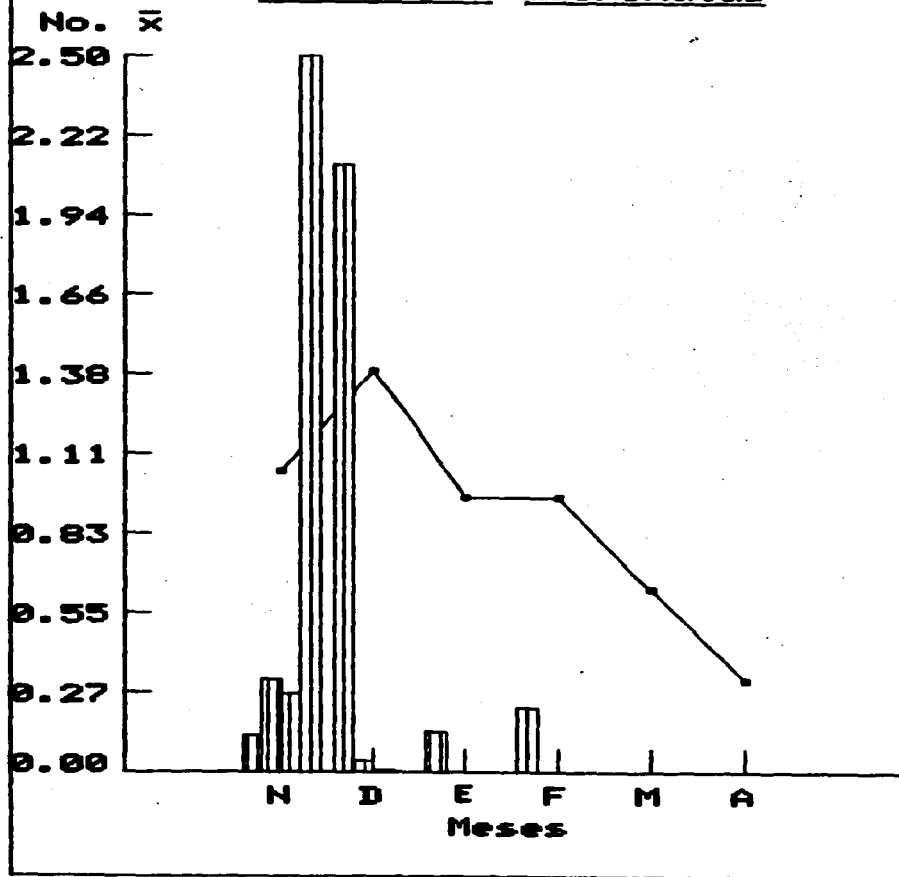


Fig. 18.- Variación del volumen y del número promedio de los folículos atréticos a través del periodo de gestación en S. mucronatus.

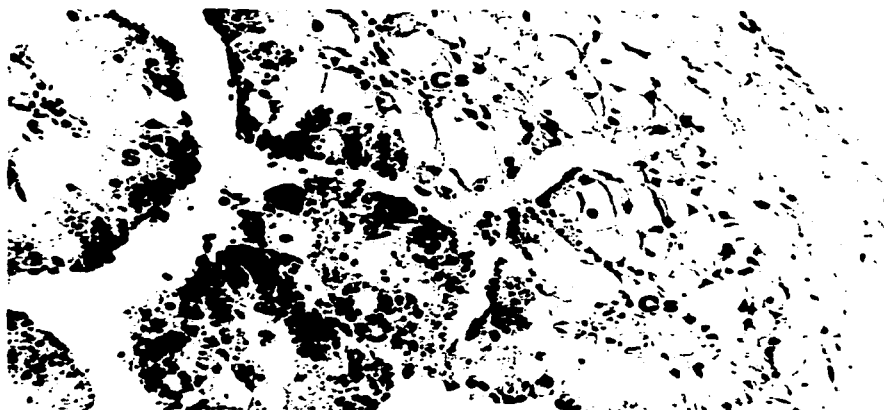


Fig. 19.- Folículo atrésico de *S. mucronatus*, presente en el mes de octubre. Células secretoras (Cs), Secreción (S). 200 X.

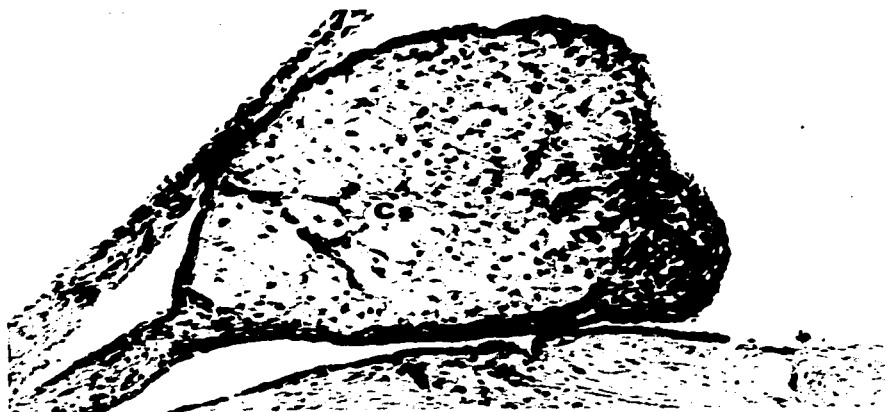


Fig. 20.- Folículo atrésico de en el ovario de *S. mucronatus*, en noviembre. Células secretoras (Sc), secreción (S). 200 X.



Fig. 21.- Atresia folicular de *S. mucronatus* presente en diciembre Secrestón (S). 78.75 X.



Fig. 22.- Atresia en folículo previtelogénico, en el ovario de *S. mucronatus*. Teca (T), células grandes de la granulosa (Cg) invadiendo el citoplasma del ovocito. 200 X.

MORFOLOGIA DEL OVIDUCTO

Los oviductos de Sceloporus mucronatus son estructuras pareadas que ha sido posible dividirlos en las siguientes regiones:

infundibulo, tubo, útero, y vagina.

La siguiente es una descripción del oviducto antes de la ovulación:

El infundibulo antes de la ovulación se caracteriza por su pared delgada, presenta externamente una cubierta peritoneal unida a una capa muscular (miotometrio) compuesta de una capa de músculo liso circular (interna) y una capa de músculo liso longitudinal (externa). No se observaron estructuras glandulares en la lámina propia, sólo es evidente el tejido conjuntivo. El epitelio de esta región consiste de células cúbicas ciliadas y no ciliadas (Fig. 23).



Fig. 23.- Infundibulo. S. mucronatus. Luz del oviducto (L), epitelio cúbico ciliado y no ciliado (E), vaso sanguíneo (v), tejido conjuntivo (T). 500 X.

La región del tubo presenta una mucosa que en algunos sitios se repliega, el epitelio es cilíndrico bajo con células ciliadas y no ciliadas, el tejido conjuntivo es una delgada capa vascularizada, las capas de músculo liso circular y longitudinal también son delgadas, externamente se observa una serosa (Fig. 24).

El útero es la región más gruesa, más larga y plegada del oviducto, es en donde se lleva a cabo la incubación de los huevos y el desarrollo embrionario. El útero externamente presenta una serosa, seguida por una doble capa de músculo liso que consiste de capas longitudinal y circular, este miometrio limita con un tejido conjuntivo vascularizado y se caracteriza por la presencia de glándulas. La luz de esta región es amplia, el epitelio que la recubre es cúbico ciliado y no ciliado, en algunos sitios este epitelio forma invaginaciones hacia el tejido conjuntivo (Figs. 25 y 26).



Fig. 24.- Tubo. Luz del oviducto (L), epitelio cilíndrico bajo, con células ciliadas y no ciliadas (E), tejido conjuntivo (T), en *S. mucronatus*. 500 X.

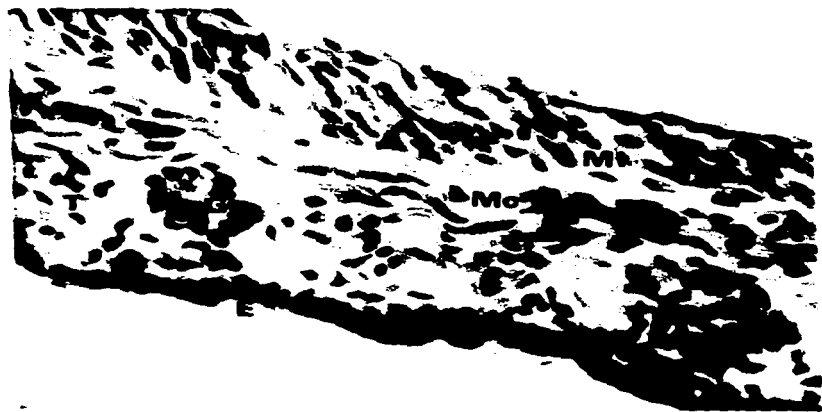


Fig. 25.- Utero. Epitelio cúbico ciliado y no ciliado (E), tejido conjuntivo (T), glándulas (G), músculo liso circular (Mc), músculo liso longitudinal (ML), de S. mucronatus, 500 X.



Fig. 26.- Utero. Epitelio cúbico ciliado y no ciliado (E), glándula (G), tejido conjuntivo (T), muscular (M), serosa (S), de S. mucronatus, 500 X.

En la porción de la vagina el epitelio forma pliegues, las células tienen una apariencia cúbica, pero en general son irregulares ciliadas y no ciliadas. No se observan glándulas en el tejido conjuntivo, las capas de músculo liso circular y longitudinal son gruesas, externamente se observa una serosa (Fig. 27).

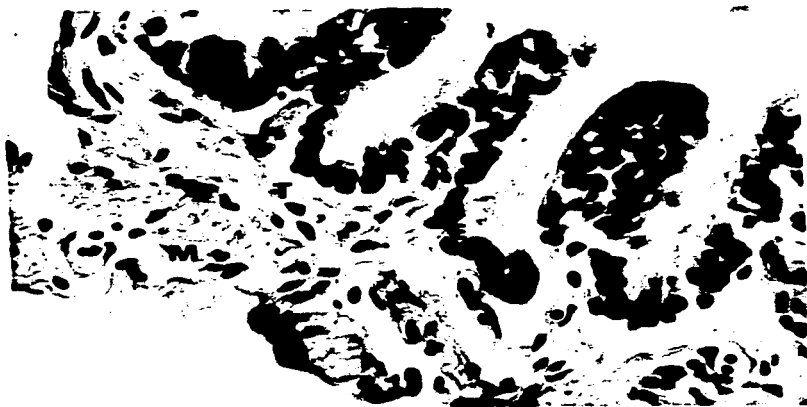


Fig. 27.- Vagina. Epitelio cilíndrico ciliado y no ciliado (E), tejido conjuntivo (T), miometrio (M), en *S. mucronatus*. 500 X.

PLACENTACION

A través del desarrollo embrionario de Sceloporus mucronatus es posible observar el desarrollo ontogenético de las membranas extraembrionarias, así como la intervención de estas en la formación de cada uno de los tipos placentarios, esto es la placenta coriovitelina, la onfaloplacenta, la placenta corioalantoidea y la onfaloalantoplacenta.

Con estas observaciones y tomando como base la clasificación que hace Stewart (1985) de la placentación en Gerrhonotus coerules y utilizando la terminología que proponen Stewart y Blackburn (1988) es posible definir 3 etapas de la formación de la placenta en Sceloporus mucronatus, las cuales son:

ETAPA I.- Caracterizada por la presencia de una placenta coriovitelina que se localiza en el área extraembrionaria inmediata al embrión (Fig. 28).

ETAPA II.- Definida por la formación de una placenta corioalantoidea en el polo embrionario y una onfaloplacenta en el polo abembrional (Fig. 29).

ETAPA III.- Determinada por la formación de una placenta corioalantoidea en el área embrionaria y una onfaloalantoplacenta en el polo abembrional (Fig. 30).

ETAPA I

Los embriones clasificados en esta etapa correspondieron al mes de noviembre y presentan los estadios de desarrollo del 20 al 30.

Placenta coriovitelina

En las hembras de Sceloporus mucronatus los huevos que se localizaron dentro del oviducto, se encontraron rodeados por la

membrana de la cáscara que en algunos puntos se ve que está formada de dos capas, una zona homogénea y una zona estriada de (Fig. 31).

Inmediatamente adyacente a esta membrana de la cáscara se observa una capa continua de células cúbicas que rodean al vitelo a partir del polo embrionario hacia el polo vegetal, llegando hasta la "zona naval", esto es el ectodermo coriónico, o trofoblasto. En seguida la la membrana extraembrionaria que está en contacto con este ectodermo coriónico es el mesodermo, el cual sólo rodea al vitelo hasta el senus terminalis. Una tercera membrana extraembrionaria unida a este mesodermo, pero que se continúa más allá del senus terminalis y que en el polo vegetal se pone en contacto con el corion es el endodermo (Fig. 32). Por lo tanto en este momento, las membranas extraembrionarias que se han organizado son:

Una onfalopleura trilaminar (ectodermo, mesodermo y endodermo) limitada hasta el senus terminalis, esta onfalopleura está constituyendo parte de la placenta coriovitelina, la parte materna la forma la pared uterina en la que se pueden observar con claridad cada uno de sus constituyentes; esta pared uterina en un mismo huevo puede presentarse con cambios en algunos sitios formando pliegues, mismos que coinciden o se interdigitan con la membrana de la cáscara y con las membranas extraembrionarias, en otros sitios el epitelio uterino es alto pero no es plegado, en algunos otros sitios este epitelio se edematiza observándose sólo núcleos esparcidos y finalmente en algunos sitios (zona embrionaria) este epitelio se erosiona y los vasos sanguíneos maternos se abren paso entre las células epiteliales. La otra membrana que se ha constituido a partir del senus terminalis hacia el polo vegetal es la onfalopleura bilaminar constituida de ectodermo y endodermo (Figs. 28, 31, 32 y 33).

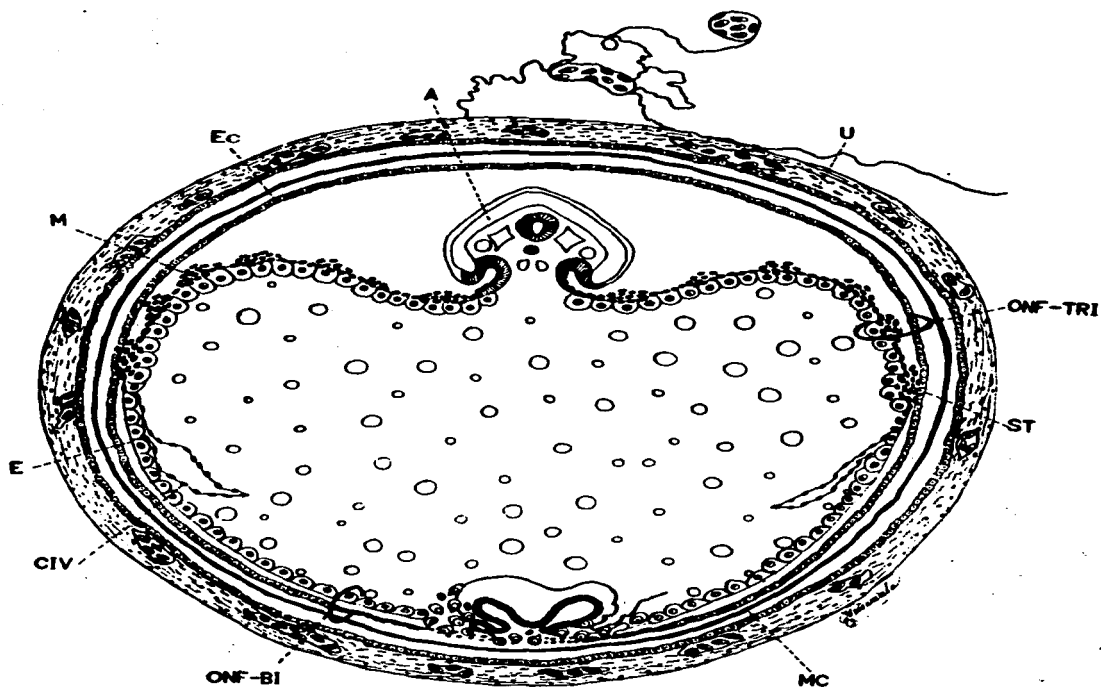


Fig. 28.- Placentación ETAPA I. En esta etapa temprana del desarrollo de las membranas extraembrionarias, la expansión del mesodermo extraembrionario y su subsecuente vascularización ha formado el área vascularosa y una onfalopleura trilaminar (ectodermo, mesodermo y endodermo), el polo abembrional se caracteriza por una onfalopleura bilaminar (ectodermo, endodermo).

A - amnios, CIV - células intravitelinas, Ec - ectodermo, E - endodermo, M - mesodermo, MC - membrana de la cáscara, ONF-BI - onfalopleura bilaminar, ONF-TRI - onfalopleura trilaminar, ST - senus terminalis, U - útero.

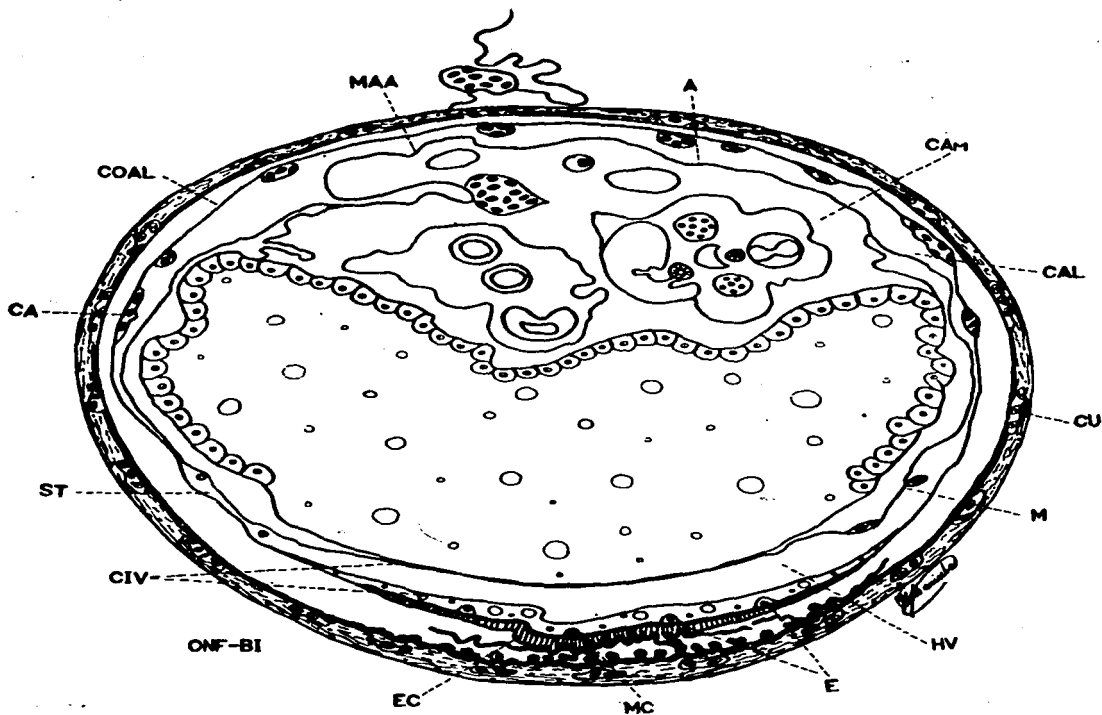


Fig. 29.- Placentación ETAPA II. En un estadio intermedio en el desarrollo de las membranas extraembrionarias, el alantoides se ha extendido sobre el polo embrionario y junto con el corion y la pared uterina se constituye la placenta corioalantoidea. El mesodermo intravitelino ha invadido el vitelo y está separando la masa aislada de vitelo y formando así la hendidura vitelina. En el polo abembrional se ha constituido la onfalopleura (onfalopleura biambrinaria y la pared uterina).

A - amnios, MAA - membrana amniótica alantoidea, CAL - cavidad alantoidea, CAM - cavidad amniótica, CA - capilar alantoideo, CU - capilar uterino, CIV - células intravitelinas, COAL - corioalantooides, EC - ectodermo croriónico, E - endodermo, HV - Hendidura vitelina, MC - membrana de la cáscara, M - mesodermo, ONF-BI - onfalopleura biambrinaria, ST - senus terminalis.

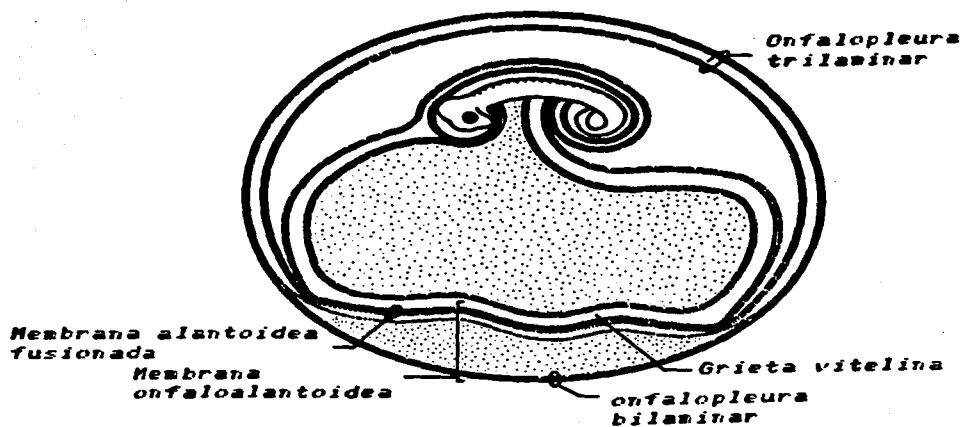


Fig. 30.- Placentación ETAPA III. Estado avanzado en el desarrollo de las membranas extraembrionarias. La placenta cortioalantoidea presenta una mayor extensión. El alantoides ha invadido la hendidura vitelina y se fusiona a la porción periférica de la masa aislada de vitelo. En el polo abembrional, la onfalopleura bilaminar, la masa aislada de vitelo y la membrana externa del alantoides forman la membrana onfaloalantoidea que en unión con la pared uterina conforman la onfaloalantoplacenta.



Fig. 31.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus*. Cuviertas del huevo dentro del útero. Pared uterina (Pu), epitelio uterino (Eu), membrana de la cascara (Mc), ectodermo coriónico (Ec). 800 X.



Fig. 32.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus*. Onfalopleura trilaminar. Endodermo (E), mesodermo (M), ectodermo coriónico (Ec), membrana de la cascara (Mc), epitelio uterino (Eu). 800 X.



Fig. 33.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus*. Onfalopleura bilaminar. Endodermo (E), ectodermo cortónico (Ec), membrana de la cáscara (Mc). 500 X.

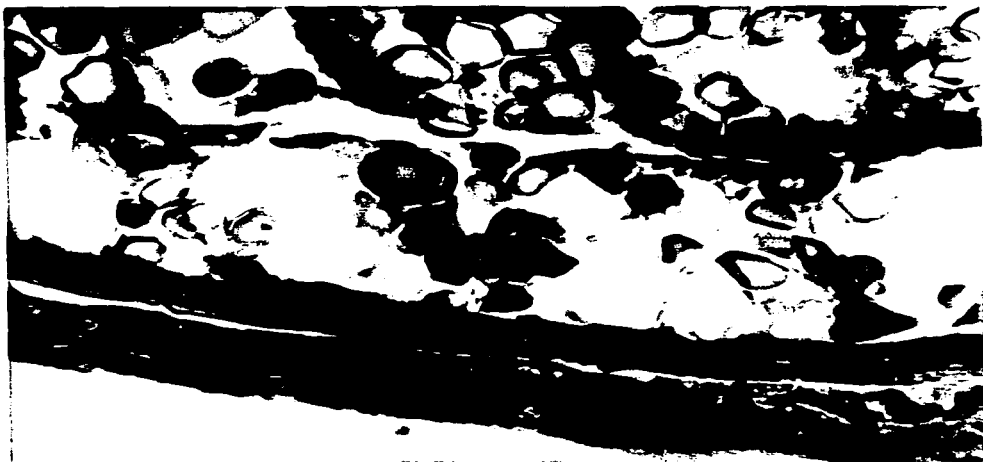


Fig.-34.- Placentación etapa I. *S. mucronatus*. Organización de las células intravitelinas, (Civ) en posición ventral al senus terminalis. Ectodermo cortónico (Ec), membrana de la cáscara (Mc), pared uterina (Pu). 500 X.

En esta etapa a partir del senus terminalis es posible observar que hay un tipo celular que se introduce al vitelo formando proyecciones fibrosas, estas son las células intravitelinas (Figs. 34, 35 y 36).

En el polo vegetativo, es posible observar la zona del "vitelo naval", en la que ocurre una transformación del vitelo y de las células ectodérmicas y endodérmicas (Fig. 37).

Cabe hacer notar que en algunos sitios las membranas extraembrionarias que rodean a los huevos forman pliegues, mismos que son coincidentes con la membrana de la cáscara y con la pared uterina (Fig. 31).



Fig. 35.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus*. Células intravitelinas (Civ), endodermo (E), ectodermo coriónico (Ec), membrana de la cáscara (Mc), epitelio uterino (Eu), capilar uterino (Cu). 500 X.



Fig. 36.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus*. Detalle de la organización de las células intravitelinas (Civ), ectodermo coriónico (Ec), membrana de la cascara (Mc), epitelio uterino (Eu), capilar uterino (Cu). 500 X.



Fig. 37.- Placentación ETAPA I. *S. mucronatus* Polo abembrional. Zona nasal (Zn), ectodermo coriónico (Ec), membrana de la cascara (Mc), pared uterina (Pu). 78.75 X.

ETAPA II

Dentro de esta etapa quedan incluidos los embriones de los meses de diciembre y enero, correspondiendo con los estadios de desarrollo del 30 al 36.

Placenta Cortioalantoidea y Onfaloplacenta

En esta etapa ya es evidente la formación de una placenta cortioalantoidea, esto es que el alantoides ya se ha desarrollado se situó en posición dorsal al embrión y sus membranas se han puesto en contacto con el corion de la previa placenta cortiovitelina, por lo que esta última ha sido reemplazada por la placenta cortioalantoidea (Fig. 29).

En esta zona la membrana de la cáscara ya no es evidente, por lo que en algunos sitios es posible observar la cercanía de los vasos sanguíneos maternos y fetales. La pared uterina que está en contacto con el cortioalantoides es muy delgada, las capas musculares se han adelgazado, en el tejido conjuntivo los vasos sanguíneos han proliferado y han aumentado de calibre y es posible observar que estos vasos se abren paso entre las células del epitelio uterino. (Figs. 38 y 39).

Las células intravitelinas que se introdujeron a partir del senus terminalis, han proliferado y han formado una doble membrana dentro de la masa de vitelo en el polo vegetal. Esta doble membrana está delimitando la hendidura vitelina y ha separado la capa de vitelo del propio saco vitelino, por lo que en esta región es evidente una onfalopleura bilaminar (ectodermo y endodermo) limitando externamente la capa aislada de vitelo que en aposición con la pared uterina forman la onfaloplacenta (Figs. 40 y 41).

En este sitio, el epitelio coriónico o trofoblasto de la



Fig. 38.- Placentación ETAPA II. *S. mucronatus*. Placenta corioalantoidea. Capilar uterino (Cu), epitelio uterino (Eu), corioalantoides (C), capilar alantoideo (Ca), membrana del amnios (Ma), embrión (Em), 500 X.



Fig. 39.- Placentación ETAPA II. *S. mucronatus*. Placenta corioalantoidea. Epitelio uterino (Eu), capilar uterino (Cu), capilar alantoideo (Ca), membrana del amnios (Ma), embrión (Em). 500 X.

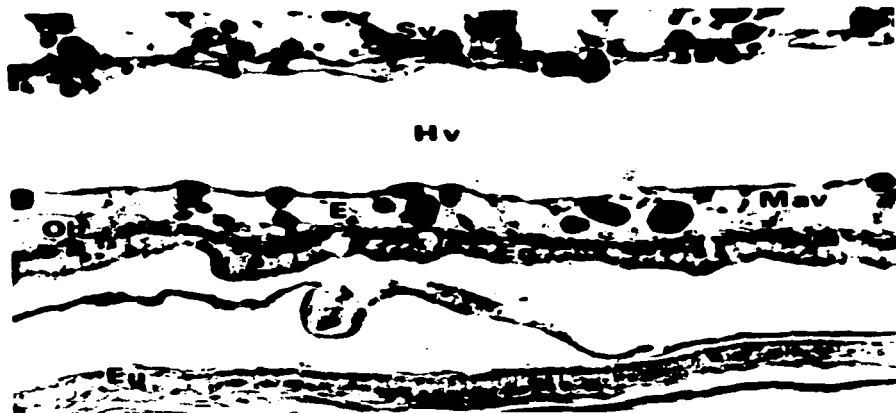


Fig.- 40.- Placentación ETAPA II. *S. mucronatus*. Onfaloplacenta. Saco vitelino (SV), hendidura vitelina (Hv), masa aislada de vitelo (Mav), onfalopleura bilaminar (Ob), endodermo (E), ectodermo cortíco (Ec), epitelio uterino (Eu). 256 X.

onfaloplacenta es una banda engrosada que tiene la apariencia de un epitelio cilíndrico, este trofoblasto se engruesa sólo a nivel de la capa aislada de vitelo.

La membrana de la cáscara es evidente en esta zona, existen puntos de contacto en los que esta membrana forma pliegues (Figs. 40. y 41).

La pared uterina que forma la onfaloplacenta, se ha engrosado, (tejido conjuntivo vascularizado, capas musculares y serosa) hay un cambio muy evidente en la mucosa uterina ya que presenta un epitelio cilíndrico (Figs. 40, 41 y 42).

En general el cambio evidente de esta zona con relación a la etapa anterior es el engrosamiento de esta pared uterina.



Fig- 41.- Placentación ETAPA II. *S. mucronatus*. Onfaloplacenta. Hendidura vitelina (Hv), capa aislada de vitelo (Cav), membrana de la cascara (Mc), epitelio uterino (Eu), pared uterina (Pu). 200 X.

ETAPA III

En esta etapa quedan incluidos los embriones de los meses de febrero, marzo y abril, son de gestación avanzada, por lo que presentan los estadios de desarrollo 37 o 38, 39 y 40.

Esta etapa se caracteriza por la persistencia de la placenta corioalantoidea y la aparición de la onfaloplacenta (Fig. 30).

Como ya se mencionó anteriormente la placenta corioalantoidea sigue siendo evidente, solo que la vascularización se a incrementado tanto en el corion como en la pared uterina, incluso los vasos son más grandes (Fig. 42). Es también evidente el adelgazamiento de ambas membranas, practicamente los capilares son los más conspicuos.



Fig. 42.- Placentación ETAPA III. *S. mucronatus*. Placenta corioalantoidea. Pared uterina con mayor cantidad de vasos sanguíneos (Pu), capilar alantoideo (Ca), membrana del amnios (Ma), embrión (Em). 200 X.

Es evidente que conforme avanza la gestación, algunos de los anexos embrionarios se desarrollan más, este es el caso del alantoides, ya que su crecimiento hacia el celoma extraembrionario hace que se extienda hasta la hendidura vitelina, por lo que su membrana externa se pone en contacto con la onfaloplacenta previamente formada.

ETAPA II). Esta nueva relación de membranas junto con la pared uterina constituyen la onfaloalantoplacenta (Figs. 30 y 43).



Fig. 43.- Placentación ETAPA III. *S. mucronatus*. Onfaloalantoplacenta. Saco vitelino (Sv), capilar de la membrana intravitelina (Civ), cavidad del alantoides (Cal), Membrana del alantoides (Ma), onfopleura bilaminar (Ob), endodermo (E), ectodermo coriónico (Ec), restos de la membrana de la cascara (Mc), pared uterina (Pu), epitelio uterino (Eu). 200 X.

RESULTADOS DE Sceloporus grammicus

DESARROLLO EMBRIONARIO

OCTUBRE: De la misma manera que para S. mucronatus, las hembras de S. grammicus, presentan un periodo de gestación que dura 7 meses, el cual se inicia en octubre, mes en el que fueron encontrados huevos dentro del oviducto presentando un estadio de desarrollo embrionario al que le fué asignado el 4 de la tabla de desarrollo propuesta por Duffaure y Hubert (1966) (CUADRO V)

NOVIEMBRE: Se determinaron los estadios de desarrollo de 10, 20 y 26, el estadio 10 se caracteriza porque se presenta un surco medio que marca el primer esbozo de la ranura neural, la hoja mesodérmica alcanza la base de la región cefálica, las características de los estadios 20 y 26 son semejantes a los de la especie Sceloporus mucronatus. (CUADRO V).

DICIEMBRE: los embriones encontrados presentaron el estadio 28, en el que se pueden observar 35 pares de somitas, se abre la tercera hendidura branquial, el ventrículo y la aurícula del corazón se diferencian. (CUADRO V).

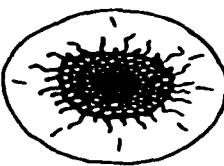



ENERO: Se observa el estadio 30. La masa embrionaria o peso seco de los embriones de este estadio y los anteriormente mencionados es insignificante (Fig. 44), lo que si es evidente es el incremento del peso seco del vitelo (CUADRO V).

FEBRERO: Son característicos los estadios de desarrollo 32 y 36.

MARZO Y ABRIL: Se encontraron embriones a los se les categorizó con los estadios 37, 38, 39 y 40, las características más sobresalientes en cada una de estas etapas corresponden con las mismas características de Sceloporus mucronatus. (CUADRO V).

Los datos del peso seco de los embriones indican que no hay

CUADRO V.- Desarrollo embrionario de *Sceloporus grammicus*.

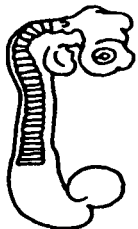
MES	ESTADIO DE DESARROLLO	EVENTOS MAS SOBRESALIENTES	ESQUEMA
OCTUBRE	4	Segmentación	
NOVIEMBRE	10	Se presenta un surco medio que marca el primer esbozo de la ranura neural, la hoja mesodérmica alcanza la base	
	20	de la región cefálica. Formación del tubo neural en la región anterior, son evidentes 7 pares de somitas.	
	23	Se ha formado 4 vesículas cerebrales (telencéfalo, diencefalo, mesencéfalo y rombencéfalo), aparecen 15 pares de somitas, se forma el esbozo cardíaco	

Continuación CUADRO V

NOVIEMBRE

26

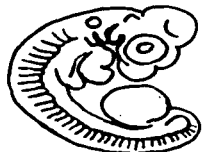
La vesícula óptica y el cristalino se diferencian la 1- y 2- hendiduras branquiales se abren, son evidentes 25 pares de somitas.



DICIEMBRE

28

Son evidente 35 pares de somitas, se abre la tercera hendidura branquial, se diferencian el ventrículo y la aurícula.



ENERO

30

Pigmentación de los ojos, los muñones de los miembros están bordeados por una pequeña cresta.



FEBRERO

32

La paleta de cada miembro se diferencia el sigopodium y el stylopodium.

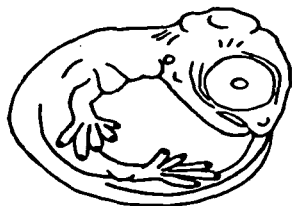


Continuación CUADRO V

FEBRERO

36

Ya se observan algunas escamas en el cuerpo, los dedos de los miembros ya se han individualizado, pigmentado en la punta y ya presentan uñas.



MARZO

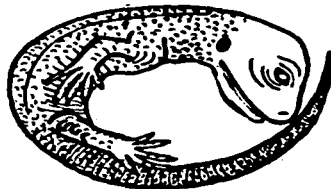
38

Los dígitos de los miembros anteriores y posteriores están completamente separados de la palma, algunas escamas se esbozan en las patas, los globos oculares son menos prominentes, las escamas del cuerpo son aparentes.



39

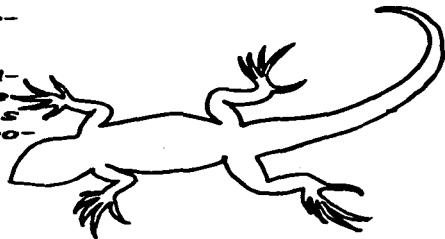
Coloración de las escamas de todo el cuerpo, las patas y dedos también están cubiertas de escamas, grandes escamas se diferencian en la boca y en la mandíbula inferior y es distinguible el collar característico de la especie.



ABRIL

40

Las escamas están completamente diferenciadas y pigmentadas en todo el cuerpo, el embrión ha adquirido la coloración que presentará al nacer y las características de un neonato.



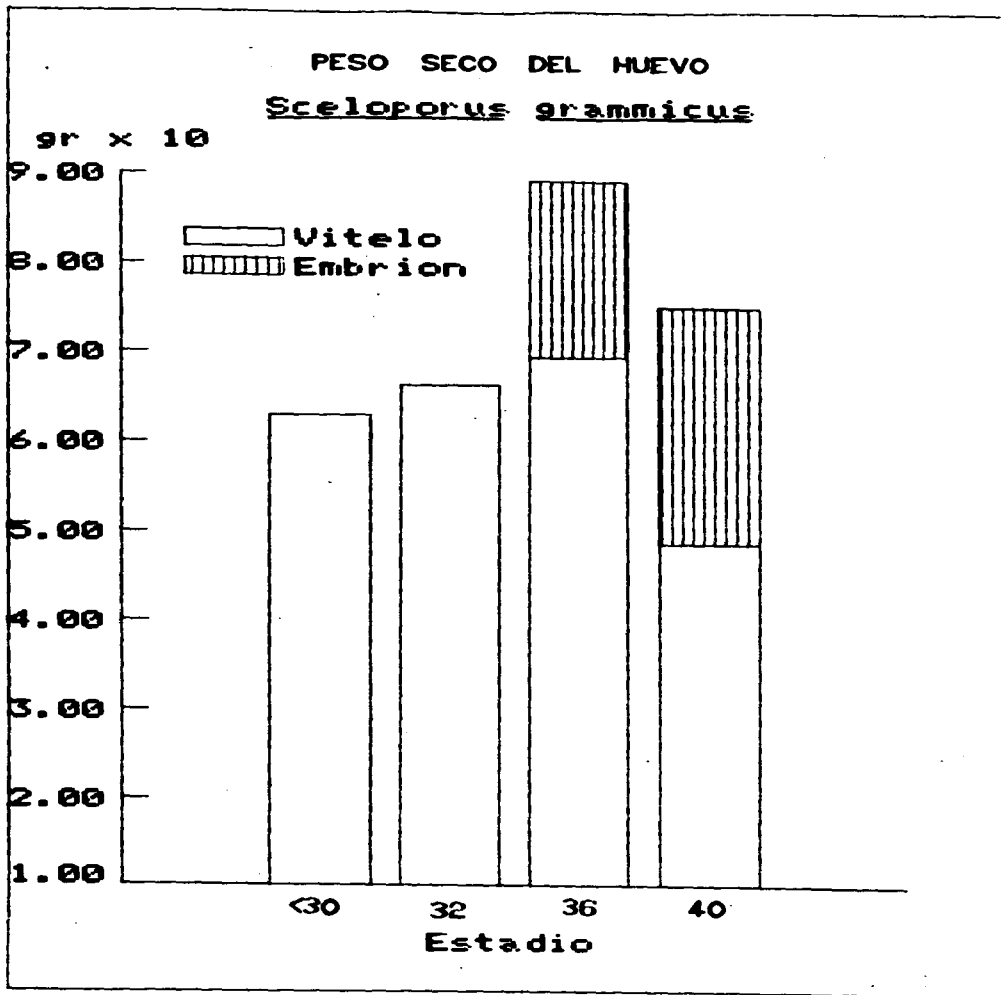


Fig. 44.- Variación del peso seco del huevo y del vitelo a través del desarrollo embrionario, en S. grammicus.

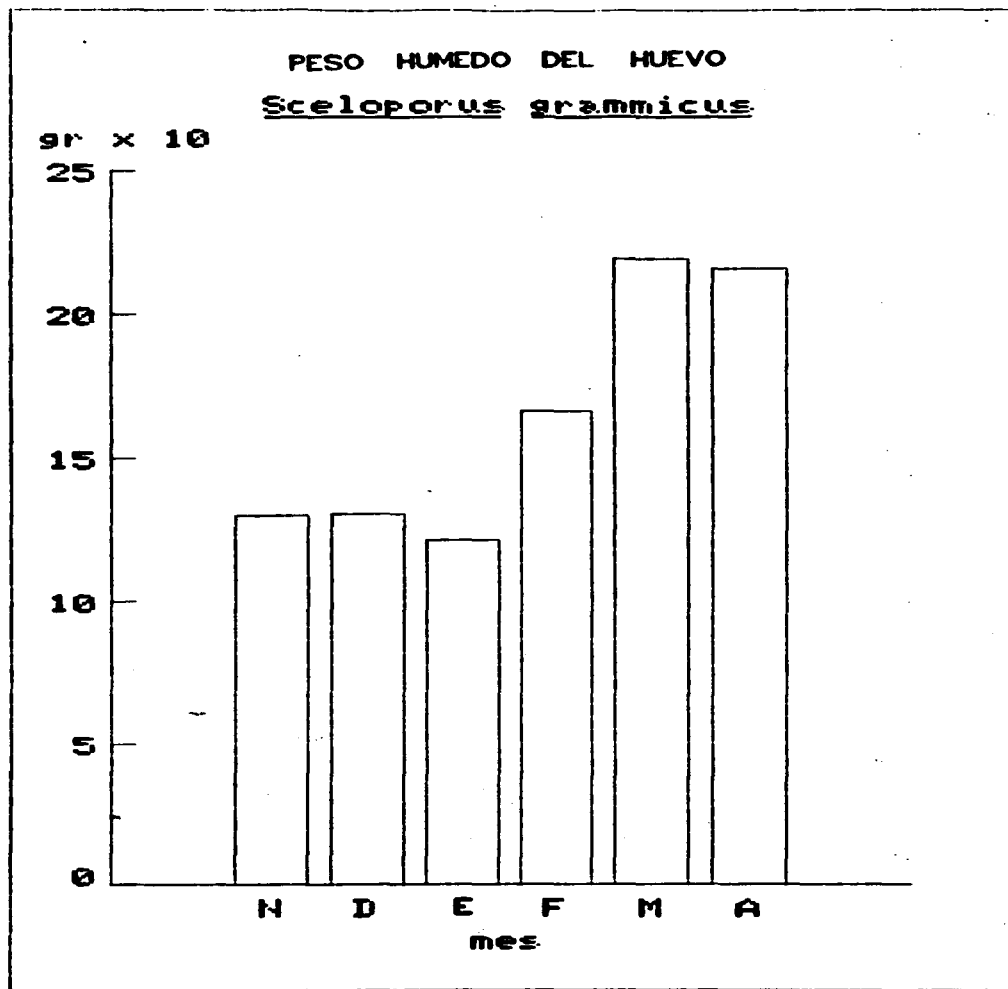


Fig. 45- Cambios en el peso húmedo del huevo durante la gestación en el lacertillo S. grammicus.

cambios notables en los primeros estadios de desarrollo, este parámetro se incrementa notablemente en los estadios de desarrollo del 36 al 40 (Fig. 44), siendo también notable que en el estadio 40 hay un marcado descenso en el peso seco del vitelo.

El peso humedo de los huevos se incrementa un 166 % durante la gestación (Fig. 45).

El peso seco de los embriones casi a punto de nacer, comparado con el peso seco de los huevos recién ovulados indica que ocurre una baja del 34% durante la gestación (Fig. 44).

OVARIO

CUERPO LÚTEO.

En Sceloporus grammicus la ovulación ocurre en octubre, por lo que los folículos postovulatorios son grandes, de forma irregular y es característica la rotura del folículo, cuando el cuerpo lúteo se empieza a organizar las células de la granulosa y de la teca inician su proliferación y la invasión de la cavidad folicular (Fig. 45). De la misma manera que para S. mucronatus los cambios en el tamaño y la morfología histológica denotan dos etapas en el desarrollo del cuerpo lúteo.

Cuerpo lúteo durante el principio de la gestación.

En la primera etapa de formación del cuerpo lúteo, al principio de la gestación en octubre y noviembre las observaciones histológicas denotan cambios evidentes en la organización del cuerpo lúteo, esto es, que está completamente formado. En este estadio ya no es evidente el sitio de rompimiento del folículo, la forma en general es más compacta, está bordeado por una firme teca constituida de tejido conjuntivo, algunas fibras de las células de la teca convergen hacia

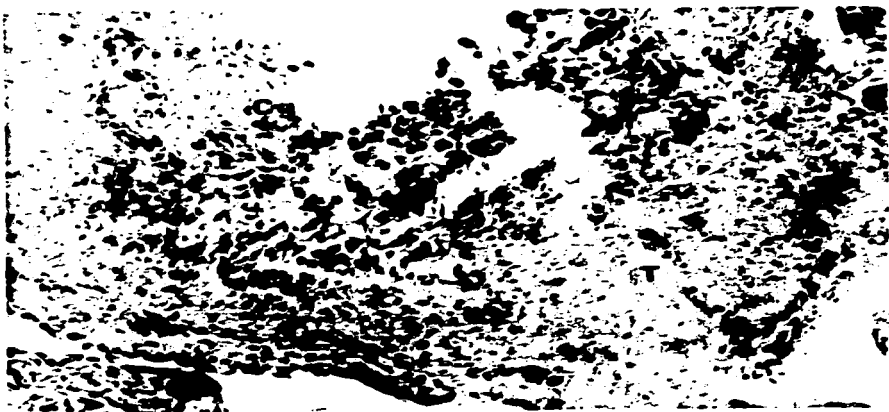


Fig.- 45.- Folículo postovulatorio de S. grammicus de octubre. Tecas (T), células de la granulosa en proliferación (Cg). 200 X.

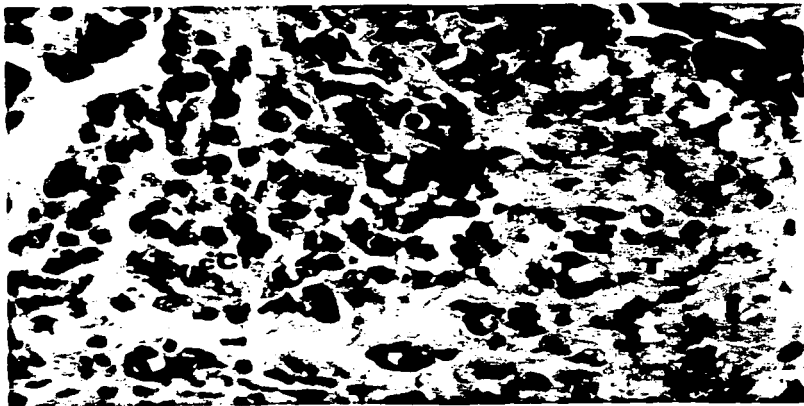


Fig. 46.- Cuerpo lúteo de fines de octubre y noviembre, en S. mucronatus. Detalle de las células lúteas del cuerpo lúteo (cCL), teca (T). 500 X.

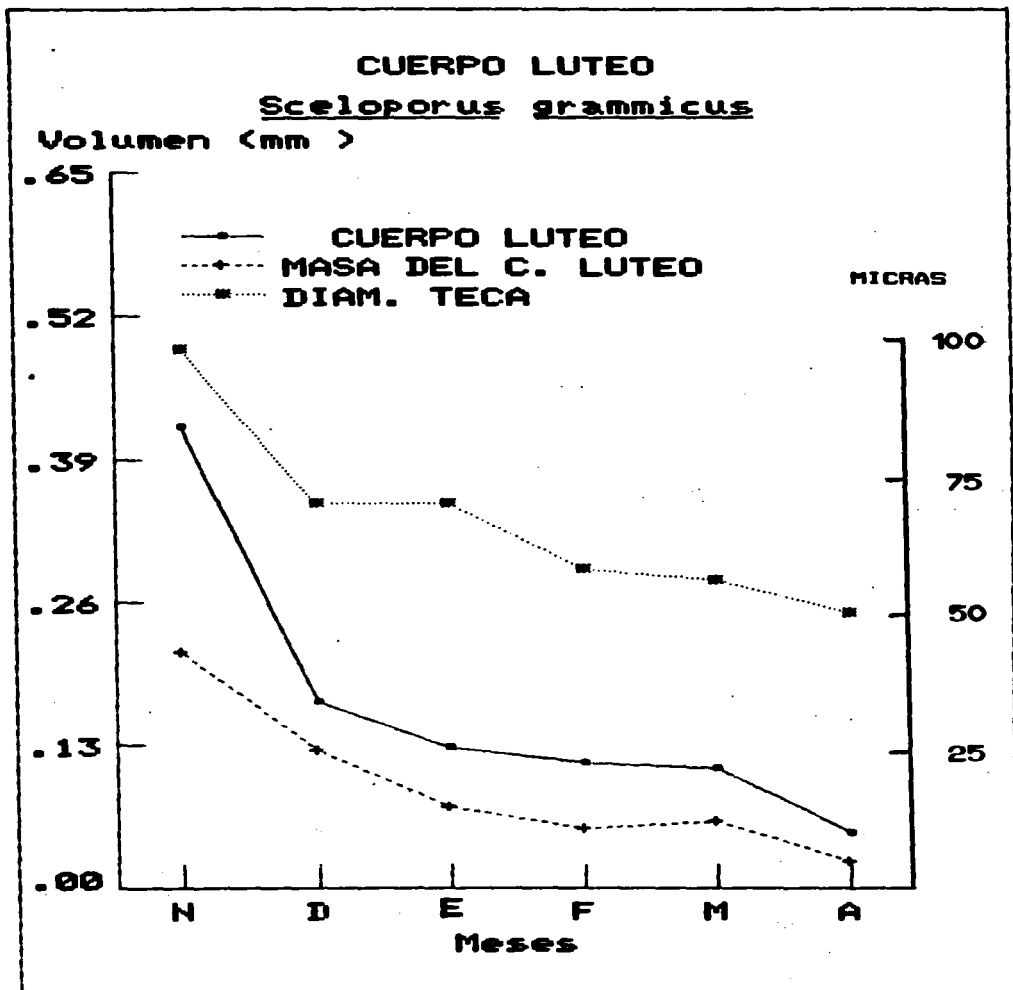


Fig. 47.- Variación del volumen total del cuerpo lúteo, de la masa del cuerpo lúteo y del diámetro de la teca luteal a través de la gestación en *S. grammicus*.

el centro del cuerpo lúteo, la granulosa ha constituido la masa de células lúteas (MCL), estas células son ovaladas compactas, los núcleos son grandes, claramente teñidos y contienen un nucleolo, el citoplasma es granuloso y presenta vacuolas (Fig. 46).

A partir de este tiempo tal organización del cuerpo lúteo permite determinar el volumen total (VCL), el volumen de la masa luteal (VMCL) y el diámetro de la teca (DTCL) (fig. 47) La variación de estos parámetros durante el periodo de gestación en Sceloporus grammicus nos da una idea de los cambios en su actividad, ya que de acuerdo con el análisis de varianza (ANDEVA) fué significativo ($F(2,9) = 16.395, p = 0.0005$).

En noviembre, los volúmenes del cuerpo lúteo y de la masa del cuerpo lúteo los más altos (0.429 mm y 0.214 mm respectivamente), así como el diámetro de la teca (98 μ) (Figs. 47 y 48)

Cuerpo lúteo durante la gestación avanzada

A partir del mes de diciembre el volumen total del cuerpo luteo y de la masa luteal han disminuido significativamente (0.174 mm y 0.125 mm respectivamente), y es también evidente una reducción en el diámetro de la teca luteal (Fig. 47)

En enero, febrero y marzo estos parámetros continúan disminuyendo paulatinamente (Fig. 47), coincidiendo con un cambio a nivel histológico, el cual se inicia en enero y se marca por un incremento en los espacios intercelulares de las células luteas, así como el inicio de la degeneración de sus núcleos (núcleos picnóticos), es también evidente la invasión de la masa del cuerpo lúteo por fibras de tejido conjuntivo de la teca (Fig. 49).

Finalmente en abril el volumen total del cuerpo lúteo así como el volumen de su masa (0.051 mm y 0.02 respectivamente) y el diámetro la



Fig. 48.- Cuerpo lúteo de noviembre, en *S. grammicus*. Detalle de las células de la masa del cuerpo lúteo (cCL), teca (T). 500 X.



Fig. 49.- Cuerpo lúteo de *S. grammicus*, en el mes de enero. Detalle de las células del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCL), fibras del tejido conjuntivo de la teca interna invadiendo la masa de células luteas (ft). 500 X.

teca (50 μ) alcanzan sus valores mínimos; las células lúteas son más pequeñas que en la etapa anterior, el espacio intercelular aumenta, la teca interna es más celular que la teca externa, la cual es más fibrosa, la masa luteal presenta distinguibles septos formados por proyecciones fibrosas de la teca interna y finalmente todas las células de la masa del cuerpo lúteo presentan degeneración de sus núcleos (núcleos picnóticos) (Fig. 50).

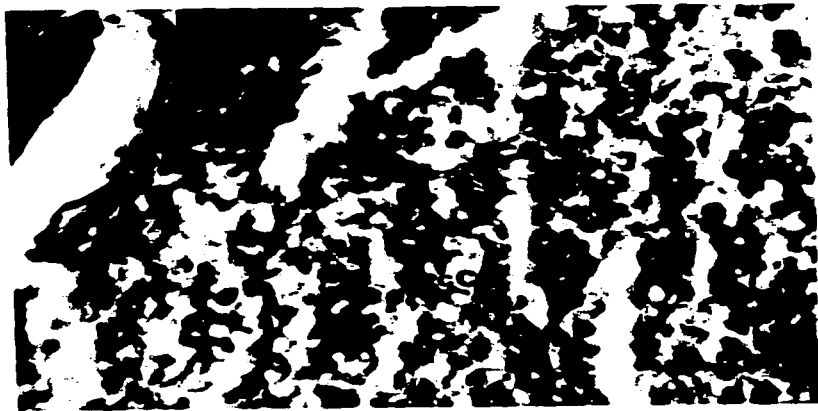


Fig. 50.- Cuerpo lúteo de *S. mucronatus* en abril. Detalle de las células del cuerpo lúteo con núcleos picnóticos (cCL), teca (T). 500 X

ATRESIA FOLICULAR.

Las observaciones realizadas en los ovarios de *S. grammicus* desde octubre a marzo, demuestran que hay atresia folicular en todo este tiempo. La atresia ocurre en folículos de diferente tamaño, en noviembre es evidente que ocurre en los folículos más grandes, pero en los siguientes meses el tamaño es variable (Figs. 51 y 52).

Cabe hacer notar que en febrero se observa un decremento del promedio de la atresia y en seguida en los meses posteriores este promedio de atresia disminuye (Fig. 51).

Fueron también evidentes los folículos atrésicos con una estructura secretora (Fig. 53) y folículos atrésicos en donde hay una desorganización del citoplasma del ovocito y de las células foliculares (Fig. 54).



Fig. 5a.- Atresia folicular de *S. grammicus* en noviembre. Células de la granulosa en proliferación e hipertrofia (cg), tejido conjuntivo del estroma del ovario (Tj). 200 X.

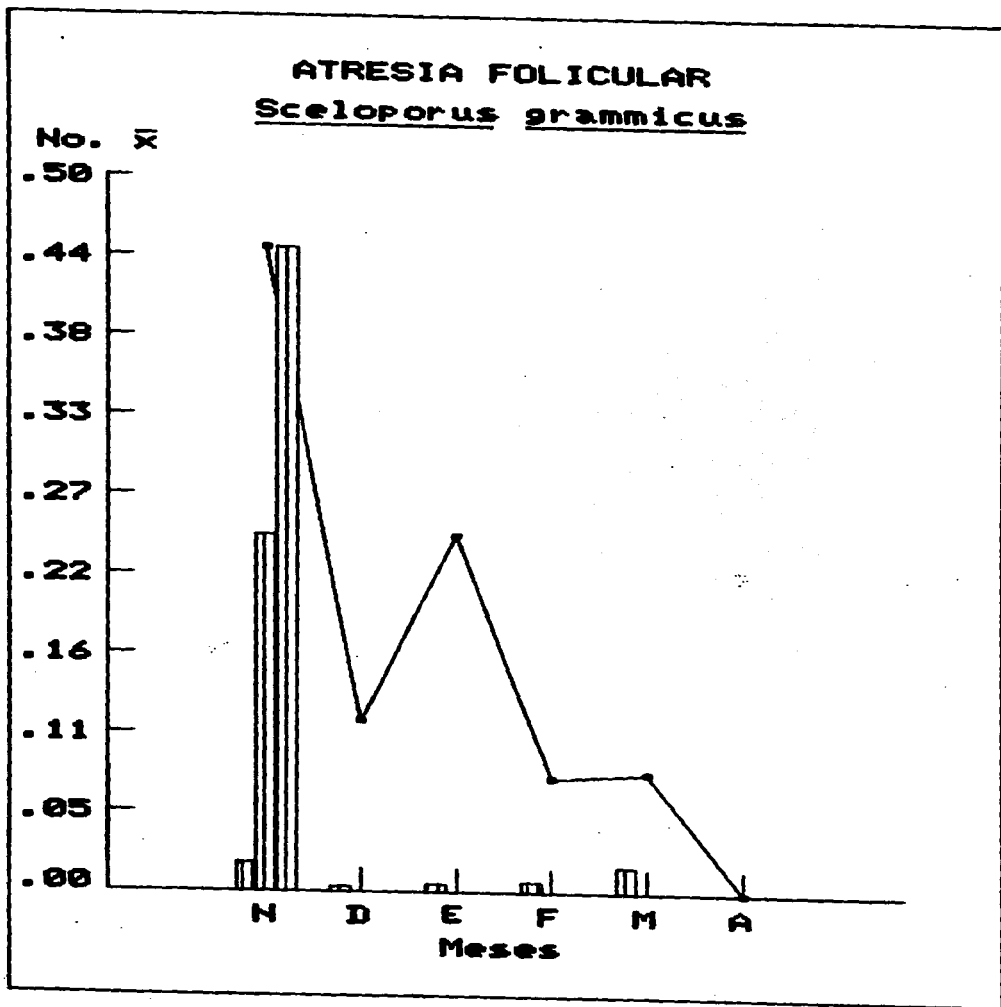


Fig. 51.- Variación del volumen y del número promedio de los folículos atresicos a través del periodo de gestación en S. grammicus.



Fig. 53.- Folículo atrésico de S. grammicus en el mes de enero. Células secretoras del folículo atrésico (Cs), teca (T). 500 X.

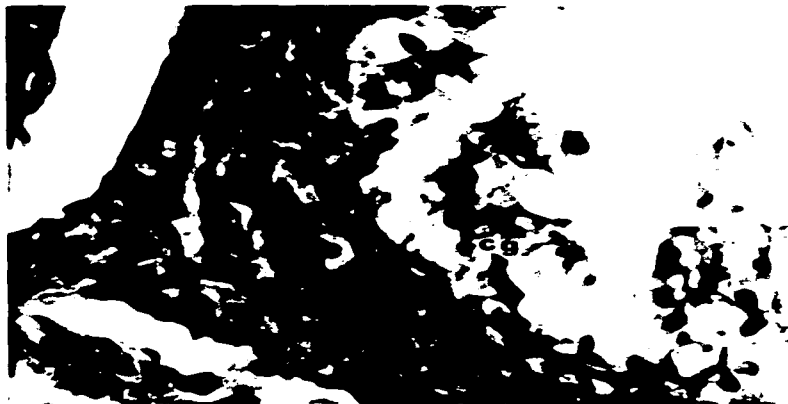


Fig. 54.- Atresia folicular de S. grammicus de marzo. Células de la granulosa invadiendo la cavidad folicular (cg), teca (T). 500 X.

MORFOLOGIA DEL OVIDUCTO

Los oviductos de Sceloporus grammicus son estructuras pareadas que ha sido posible dividirlos en las siguientes regiones:

infundíbulo, tubo útero y vagina

La región infundibular presenta una pared delgada antes de la ovulación en octubre, las células epiteliales son cilíndricas ciliadas y no ciliadas, el tejido conjuntivo es muy laxo y las dos capas musculares (circular y longitudinal) son delgadas, externamente se observa una serosa. (Fig. 55).

La región del tubo se caracteriza por una mucosa plegada. El epitelio es columnar con células ciliadas y no ciliadas, en el tejido conjuntivo los vasos sanguíneos son evidentes. Se observa una delgada capa de músculo circular interna y otra longitudinal externa, por último se observa una serosa (Fig. 56).

El útero se caracteriza por la presencia de una amplia luz, el epitelio que recubre la mucosa es cúbico con células ciliadas y no ciliadas y en algunos sitios es posible observar parches de cilios, en el tejido conjuntivo son muy evidentes estructuras glandulares, las capas musculares son más gruesas que en las regiones anteriores, la capa más externa es la serosa. (Figs. 57 y 58).

La vagina, por sus características se ha dividido en tres regiones: vagina anterior, vagina media y vagina posterior.

En la vagina anterior se presenta una mucosa muy plegada en las criptas de esos pliegues es donde se observa una gran cantidad de espermatozoides adheridos por su cabeza a las células epiteliales, estas células epiteliales son uniformemente ciliadas. (Figs. 59a, 59 y 60).

Frecuentemente, las bases de las criptas entre los pliegues



Fig. 55.- Infundibulo. Luz del oviducto (L), epitelio cilíndrico ciliado y no ciliado (E), vaso sanguíneo (v), en S. grammicus. 500 X.

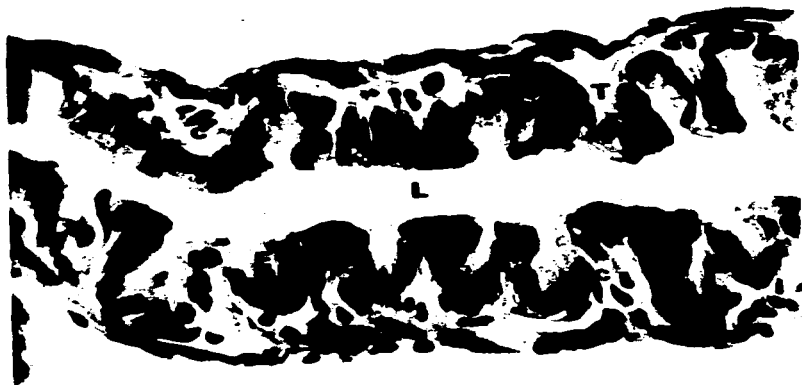


Fig. 56.- Tubo. Luz del oviducto (L), epitelio cilíndrico ciliado y no ciliado (E), capilares (c), tejido conjuntivo (T), de S. grammicus. 500 X.



Fig. 57.- Utero. Luz del oviducto (L), epitelio cilíndrico ciliado y no ciliado (E), cilios (c), tejido conjuntivo (T), glándulas (G), muscular (M), de *S. grammicus*. 500 X.



Fig. 58.- Utero. Luz del útero (L), epitelio cilíndrico ciliado y no ciliado (E), cilios (c), tejido conjuntivo (T), glándulas (G), de *S. grammicus*. 500 X.

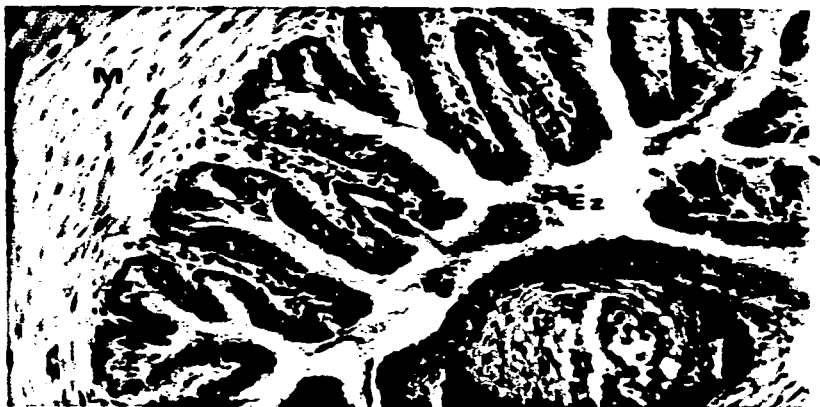


Fig. 59 a.- Vagina anterior. **Miometrío (M)**, **tejido conjuntivo (C)**, **epitelio cilíndrico plegado (E)**, **espermatozoides (Es)**, en *S. mucronatus*. 200 X.

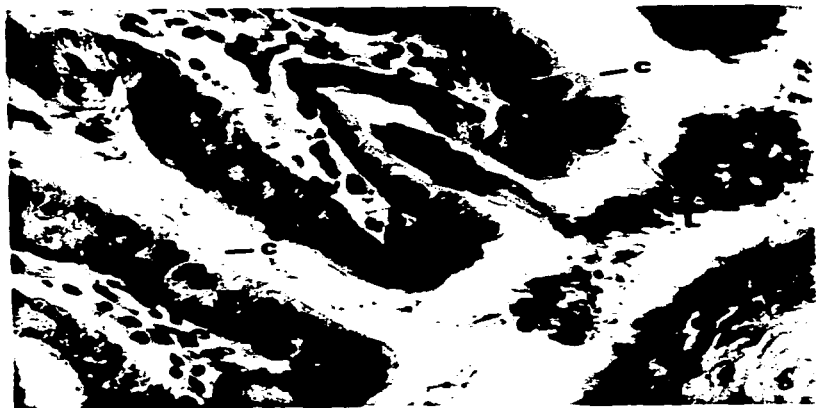


Fig. 59.- Detalle de la imagen anterior. **Epitelio cilíndrico continuamente ciliado (E)**, **cilios (c)**, **luz del útero con espermatozoides (Es)**. 500 X.

forman sacos cerrados dentro de la mucosa, en donde tambien hay espermatozoides, las capas musculares son más evidentes, por último recubre una serosa

La vagina media se caracteriza porque se sigue observando ese epitelio plegado, con células ciliadas con depresiones en donde se se observan espermatozoides, las dos capas de musculo liso son más gruesas que en la región anterior. (Fig. 60).

La vagina posterior, la cual se continúa con la cloaca, se caracteriza por presentar un epitelio estratificado, este epitelio es plegado, por debajo del mismo se observa un tejido conjuntivo laxo con algunos vasos sanguíneos, una gruesa capa de músculo liso compuesta de una capa circular (interna) y una capa de músculo longitudinal (externa) (Figs. 61 y 62).

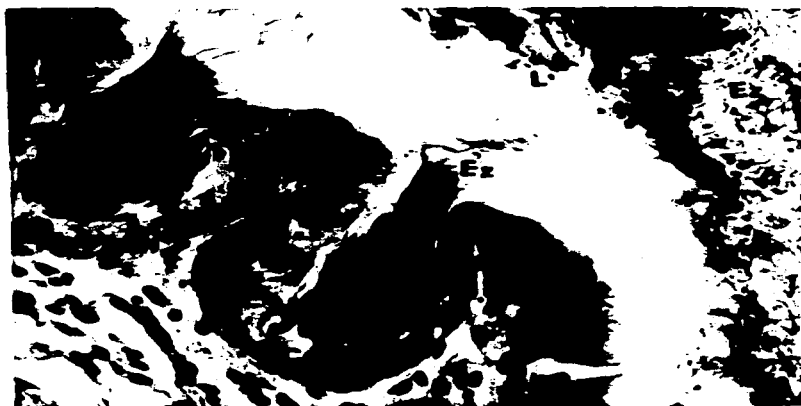


Fig. 60.- Vagina media. *S. grammicus*. Pliegues y criptas del epitelio vaginal de una hembra con retención de esperma. Epitelio uniformemente ciliado (E), cripta del epitelio con espermatozoides (Ce), espermatozoides (Ez), luz de la vagina con espermatozoides (L). 500 X.

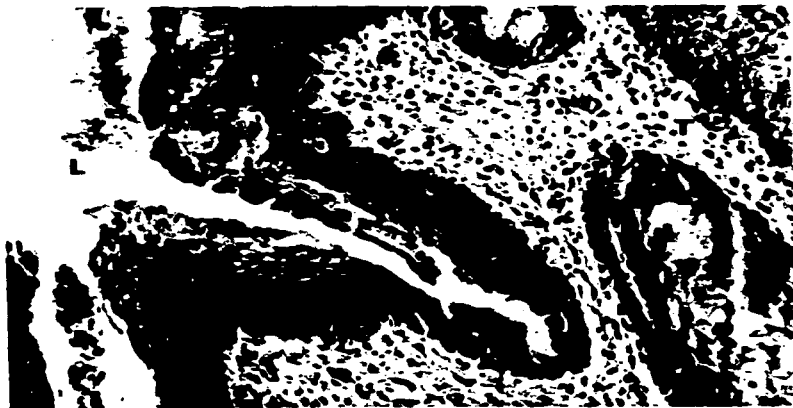


Fig. 61.- Vagina posterior. *S. grammicus*. Luz de la vagina (L), grandes pliegues de la pared (Pp), epitelio estratificado (Ee), tejido conjuntivo (T), secreción (S). 200 X.

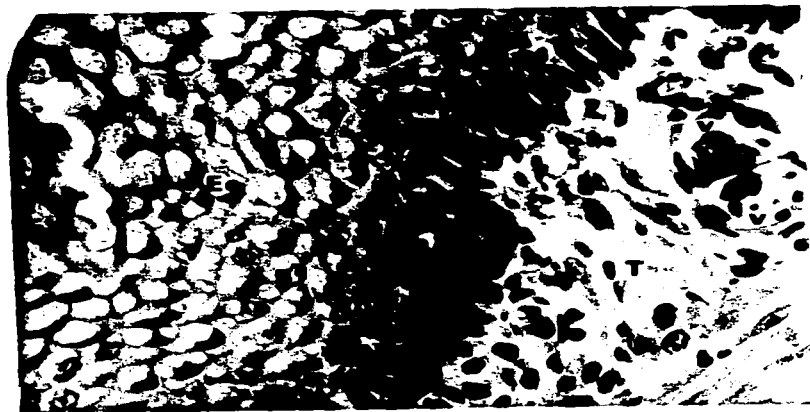


Fig.- 62.- Vagina posterior. *S. grammicus*. Detalle del epitelio estratificado (Ee), tejido conjuntivo (T), vasos sanguíneos (v). 500X

Cabe hacer notar que en oviductos en los que no se observaron espermatozoides la región de la vagina posterior no presenta un epitelio estratificado, sino más bien un epitelio cúbico uniformemente cilíndrico. (Fig. 63).

PLACENTACION

De la misma manera que para Sceloporus mucronatus la observación y análisis del desarrollo embrionario así como de las membranas extraembrionarias y la participación de estas en la formación de la placenta, permiten definir 3 etapas en el desarrollo placentario de Sceloporus grammicus, las cuales son:

ETAPA I.- Caracterizada por la presencia de una placenta coriovitelina que se localiza en el área extraembrionaria inmediata al embrión.. (Fig. 28).

ETAPA II.- Definida por la formación de una placenta corioalantoidea en el polo embrionario y una onfaloplacenta en el polo abembrional (Fig. 29).

ETAPA III.- Determinada por la formación de una placenta corioalantoidea en el área embrionaria y una onfaloplacenta en el polo abembrional. (Fig. 30).

ETAPA I

Placenta coriovitelina.

Los primordios de la formación de la placenta corioalantoidea y coriovitelina se observan en los embriones que presentaron los estadios de desarrollo 10 al 28 según la clasificación de Duffaure y Hubert (1966), y que corresponde a los meses de noviembre y diciembre.

En esta etapa fue posible observar que el huevo dentro del oviducto está rodeado totalmente por una membrana llamada del cascarón

la cual lo separa del epitelio uterino. Adyacente a esta membrana del cascarón se encuentra el ectodermo coriónico constituido por una simple capa de células cúbicas que rodean casi completamente al vitelo. Bajo el ectodermo coriónico se localiza una capa de mesodermo vascularizado que se extiende desde la zona embrionaria sobre la superficie del saco vitelino y termina lateralmente en el senus terminalis, el cual rodea la superficie dorsal de la masa de vitelo y delimita el área vasculosa. Existe una tercera membrana de origen endodérmico que se extiende a partir del embrión y recubre al vitelo en todo su volumen (endodermo vitelino) (Figs. 63 y 64).

La unión del ectodermo externo, el mesodermo y el endodermo vitelino produce una onfalopleura trilaminar vascularizada, la cual junto con la pared uterina ha sido denominada placenta coriovitelina. (Figs. 29, 63 y 64).

La zona del saco vitelino ventral no es vascularizada por lo que a este nivel se observa una onfalopleura bilaminar formada por ectodermo externo y endodermo la cual está presente desde el senus terminalis al polo vitelino (Fig. 65) excepto en la región del "vitelo naval", en donde se está dando un cambio en la estructura de esta región, las células coriónicas y endodérmicas se hipertrofian, aumentan de tamaño, y proliferan hacia el interior, los glóbulos vitelinos se reventan y aparece una zona eosinófila formando interdigitaciones hacia la parte interna del vitelo. (Fig. 66).

Una hilera de células intravitelinas (de apariencia escamosa) se extiende desde el senus terminalis hacia el polo vitelino. Estas células forman una agregación inmediatamente ventral al senus terminalis y se sitúan dentro del vitelo paralelamente a la circunferencia del saco vitelino (Fig. 65).



Fig. 63.- Placentación ETAPA I. *S. grammicus*. Vitelo (Vt), onfalopleura trilaminar (Ot), endodermo (E), mesodermo (M), ectodermo coriónico (Ec), senus terminalis (St), membrana de la cascara (Mc), Pared uterina (Pu). 200 X



Fig. 64. Placentación ETAPA I. *S. grammicus*. Detalle de la onfalopleura trilaminar (Ot), endodermo (E), mesodermo (M), ectodermo coriónico (Ec), membrana de la cascara (Mc), pared uterina (Pu), capilar uterino (Cu). 500 X.

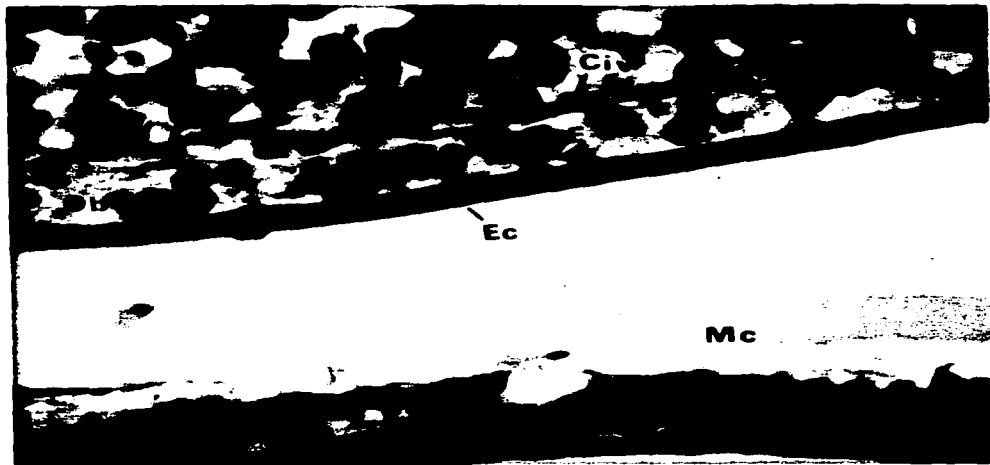


Fig. 65.- Placentación ETAPA I. S. grammicus. Onfalopleura bilaminar (Ob) endodermo (E), ectoderma coriónico (Ec), células intravitelinas (Civ), membrana de la cáscara (Mc), pared uterina (Pu). 500 X.



Fig. 66.- Placentación ETAPA I. S. grammicus. Polo abembrional. Detalle de la zona naval (Zn). 200 X.

En la pared uterina, es posible observar las dos capas musculares (circular y longitudinal), el tejido conjuntivo está bien vascularizado y las células del epitelio adyacente a la membrana del cascarón son generalmente cúbicas. No hay regiones restringidas de hipertrofia celular ni tampoco regiones donde se concentren los capilares (Figs. 63, 64, y 65).

ETAPA II

Placenta Corioalantoidea y Onfaloplacenta

Los embriones que presentaron las características placentarias que se mencionarán en seguida, fueron de los meses de enero y febrero y correspondieron a los estadios de desarrollo embrionario avanzados (del 30 al 36).

El establecimiento de una membrana corioalantoidea vascularizada es la característica más notable de esta etapa (Fig. 29). El alantoides al expandirse se pone en contacto con el corion dorsal del embrión y los primeros capilares aparecen en esta zona. La membrana corioalantoidea reemplaza completamente a la onfalopleura trilaminar en esta etapa. El corioalantoides no se extiende más allá del senus terminalis, éste último se ha desplazado ventralmente hacia el polo vegetativo. Este corioalantoides en contacto con la pared uterina conforman la placenta corioalantoidea. La membrana del cascarón en esta zona ya no es evidente (Figs. 29 y 67).

En la zona de la alantoplacenta, la pared uterina que está en relación con la membrana corioalantoidea, es muy vascularizada, siendo posible observar los vasos sanguíneos maternos que se abren paso entre las células epiteliales quedando incluso en el límite del epitelio



Fig. 67.- Placentación ETAPA II. *S. grammicus*. Placenta cortioalantoidea. Pared uterina (Pu), capilar uterino (Cu), capilar alantoideo (Ca). 200 X.



Fig. 68.- Placentación ETAPA I. *S. grammicus*. Onfaloplacenta. Vitelo (V) hendedura vitelina (Hv), onfalopleura bilaminar (Ob), pared uterina (Pu). 78.75 X

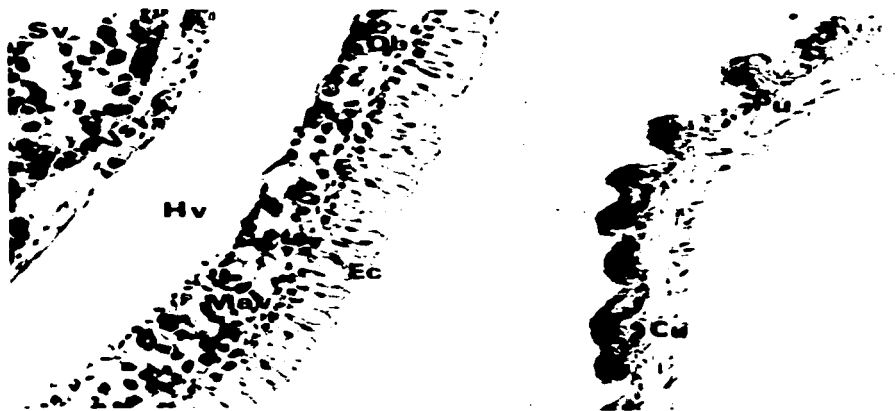


Fig.- 69.- Placentación ETAPA II. *S. grammicus*. Onfaloplacenta. Saco vitelino (Sv), vasos sanguíneos intravitelinos (Vsi), hendidura vitelina (Hv), masa aislada de vitelo (Mav), onfalopleura bilaminar (Ob), endodermo (E), ectodermo coriónico (Ec), pared uterina (Pu), capilar uterino (Cu). 800 X.

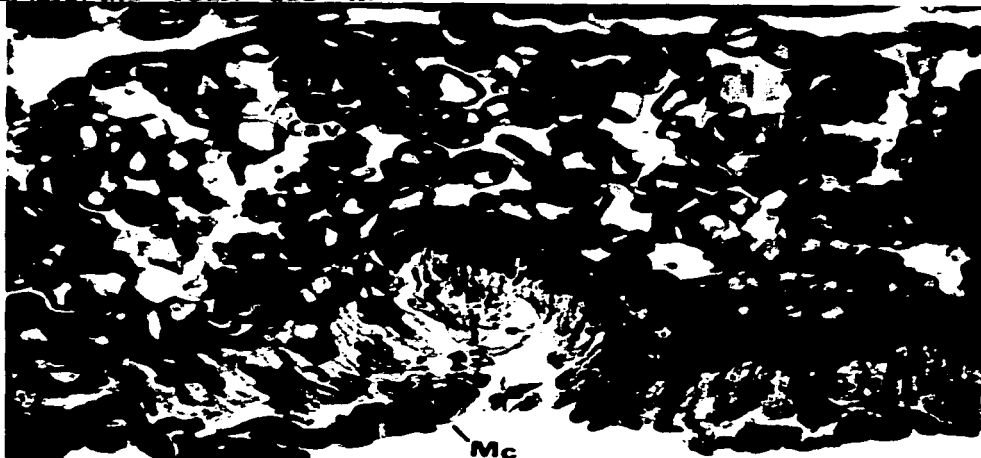


Fig. 70.- Placentación ETAPA II. *S. grammicus*. Detalle de la capa aislada de vitelo (Cav) del ectodermo coriónico (Ec) y de la membrana de la cáscara (Mc). 500 X.

uterino (Fig. 67).

En el polo abembrional las células intravitelinas han formado una banda continua ventral al senus terminalis, provocando la formación de una estrecha hendidura la cual está bordeada por las células intravitelinas. La hendidura vitelina separa una porción ventral del vitelo del propio saco vitelino. Esta porción aislada de vitelo está limitada externamente por una onfalopleura bilaminar no vascularizada, que en unión con la pared uterina constituyen la onfaloplacenta. (Figs. 68 y 69). En esta zona es posible observar el epitelio cortioónico o trofoblasto engrosado dando la apariencia de ser un epitelio cilíndrico. La membrana de la cáscara se ha reducido y se encuentra, unida al corion (Figs. 68, 69 y 70).

En la región de la onfaloplacenta el epitelio uterino que está en contacto con la onfalopleura bilaminar se ha transformado, es plegado y más alto que en la etapa anterior (Figs. 68 y 69).

ETAPA III

Placenta Cortioalantoidea y Onfalalantoplacenta

Estos tipos placentarios fueron observados en los embriones de los meses de marzo y abril y correspondieron a los estadios de desarrollo embrionarios 38 - 40.

En esta etapa el cortioalantoideo que constituye la placenta cortioalantoidea está muy vascularizado. El epitelio uterino que está en contacto con la membrana cortioalantoica es muy plano y en algunos sitios es posible observar como los vasos sanguíneos maternos se abren paso entre las células epiteliales (Figs. 71 y 72).

El evento más sobresaliente de esta etapa es que el alantoides en su desarrollo ha crecido tanto que se extiende por el celoma

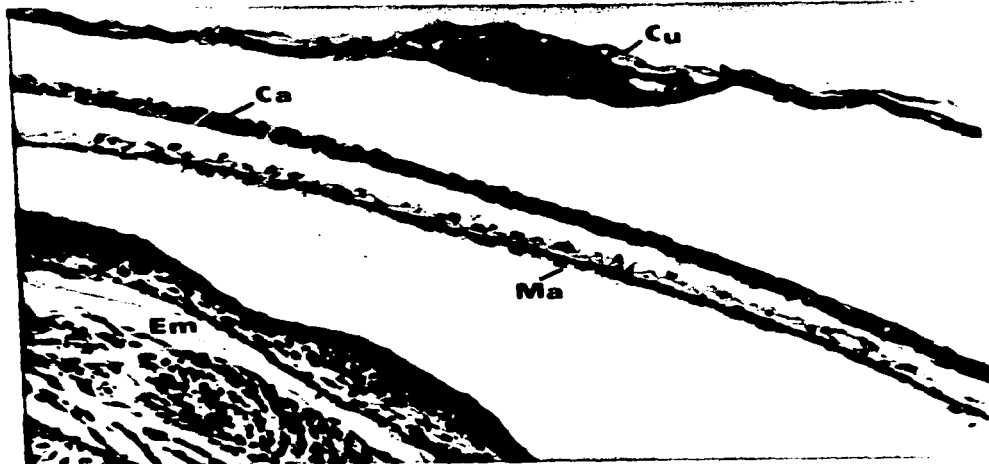


Fig. 71.- Placentación ETAPA III. *S. grammicus*. Placenta cortioalantoidea. Capilar uterino (Cu), Capilar alantoideo (Ca), membrana del amnios (Ma), embrión (Em). 200 X.



Fig. 72.- Placentación ETAPA III. *S. grammicus*. Detalle de la cercanía los vasos sanguíneos maternos y fetales. Capilar uterino (Cu), capilar alantoideo (Ca), membrana del amnios (Ma), embrión (Em). 200 X

extraembrionario invadiendo la hendidura vitelina, poniéndose en contacto con la capa aislada de vitelo, por lo que al unirse las membranas de la onfaloleura bilaminar, la masa aislada de vitelo y del alantoides forman la membrana onfaloalantoidea, y esta en unión con la pared uterina constituyen la onfaloalantoplacenta (Fig. 30).

Hay un incremento de vasos sanguíneos que aparentemente son del alantoides que ha penetrado al espacio que ocupaba la hendidura vitelina (Figs. 73, 74 y 75).

En esta zona la membrana de la cáscara se rompe, en algunos sitios da la apariencia de desintegrarse y en algunos otros se observan restos; junto con secreción, células aisladas y restos celulares formando lo que se conoce como coágulo (Fig. 73).

En esta etapa, el epitelio uterino que está en contacto con la onfaloalantoplacenta presenta células cúbicas y en algunas de ellas es posible observar microvellostidades. Los demás tejidos que conforman la pared uterina no muestran cambios evidentes (Fig. 75).

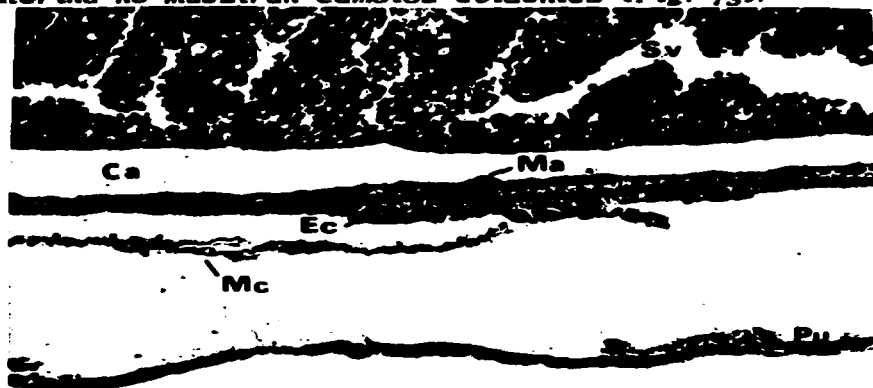


Fig. 73.- Placentación ETAPA III. *S. grammus*. Onfaloalantoplacenta. Saco vitelino (Sv), Cavidad del alantoides (Ca), Membrana vascularizada del alantoides (Ma), ectodermo coriónico (Ec), restos de la membrana de la cáscara (Mc), pared uterina (Pu). 78.75 X.



Fig. 74.- Placentación ETAPA III. *S. grammicus*. Onfaloplacenta. Detalle de las membranas del alantoides en unión con la onfalopleura bilaminar de la previa onfaloplacenta. Capilar intravitelino (Civ), membrana interna del alantoides (Mia), membrana externa del alantoides (Mea), capa aislada de vitelo (Cav), ectodermo coriónico (Ec). 500 X.



Fig. 75.- Placentación ETAPA III. *S. grammicus*. Detalle de la unión entre la membrana del alantoides con la onfalopleura bilaminar. Vasos intravitelinos (Vi), Cavidad alantoidea (Ca), membrana del alantoides (Ma), capa aislada de vitelo reducida (Cav), células del endodermo (E), ectodermo coriónico (Ec). 500 X.

DISCUSION

En Sceloporus mucronatus y Sceloporus grammicus, la ovulación ocurre en octubre con la subsecuente fertilización y formación del blastodisco. El desarrollo embrionario dura 7 meses en las dos especies, pero existen algunas diferencias a través de este periodo. En ambas especies en los meses de otoño (octubre, noviembre) el desarrollo embrionario es semejante alcanzando el estadio 26; en los meses invernales (diciembre, enero y febrero) el desarrollo embrionario es más lento en Sceloporus grammicus ya que los embriones encontrados corresponden a los estadios 28 - 36, en cambio en Sceloporus mucronatus los estadios son del 30 al 38; finalmente en los meses primaverales (marzo, abril) los estadios en S. grammicus van del 37 al 40 y en S. mucronatus del 39 al 40.

Estos datos hacen evidente que existe una tasa de desarrollo embrionario más reducida para S. grammicus. Este fenómeno podría estar respondiendo a las diferentes altitudes en las que se encuentran ambas especies, ya que S. grammicus se encuentra a 3400 m.s.n.m. y S. mucronatus a 3200 m.s.n.m., coincidiendo esto con la observación de Tinkle y Hadley (1973) en Sceloporus jarrovi, ya que en elevaciones bajas (1500 m) el desarrollo embrionario invernal es más rápido que en elevaciones altas (3000 m); para la misma especie Goldberg (1971) no observó desarrollo embrionario durante los mismos meses en hembras obtenidas aproximadamente a 2000 metros.

Ruby (1977) observó que la longitud de la gestación o la tasa de desarrollo embrionario está correlacionada positivamente con la cantidad de calentamiento invernal y la absorción de calor en S. jarrovi. Esto puede explicar la disparidad en la tasa de desarrollo embrionario durante el invierno, esto es que con el frío invernal

decrece la cantidad de tiempo de calentamiento disponible y por lo tanto decrece la tasa de desarrollo embrionario y el periodo de gestación es más lento y más largo.

La duración del desarrollo embrionario es dependiente de la temperatura y además es un caracter específico de la especie (Sain - Giron, 1985). La influencia de la temperatura es particularmente clara en las regiones templadas durante los meses que son frios, se tiene el dato de que el nacimiento puede ser retrasado por varias semanas y algunas veces por varios meses si el desarrollo no se ha terminado cuando los animales entran a hibernar (Saint-Giron, 1985). Aparte de la influencia de la temperatura la duración del desarrollo embrionario es también un caracter específico que puede variar substancialmente entre las especies. Se puede generalizar que a una temperatura dada, la tasa de desarrollo puede incrementarse con el tamaño del cuerpo de las especies (Sain- Giron 1985).

La mayoría de las diferencias son simplemente debido a las distintas tasas de embriogénesis (Tinkle y Gibbons, 1977). Sin embargo diversos lacertilios muestran una diapausa embrionaria de duración variable al principio del desarrollo embrionario o en la temporada invernal como ocurre en Chamaeleo chamaeleon (Bons y Bons, 1960) o en lacertilios que tienen un periodo de gestación prolongado como ocurre en Sceloporus jarrovi (Goldberg, 1971) y Sceloporus grammicus microlepidotus (Guillette y Casas, 1980).

En Sceloporus jarrovi se ha observado que otra de las limitantes del desarrollo embrionario en zonas frias es la temperatura corporal interna de las hembras preñadas, ya que presentan temperaturas más bajas que los machos e incluso que las hembras no preñadas, esta baja en la temperatura corporal de las hembras preñadas, podría resultar de

una insuficiente oxigenación, debido a dos razones: primero a que los requerimientos de oxígeno se incrementan durante la preñez debido al metabolismo adicional de los embriones en desarrollo (Beauchat, 1982) y segundo a que la ventilación puede ser seriamente comprometida ya que cerca del 30% de la masa corporal de una hembra preñada de esta especie es considerada masa de los embriones, esta masa está confinada a los oviductos, pero desplaza a los órganos internos del cuerpo a su posición anterior, los pulmones de las hembras son desplazados por los embriones y son compactados casi dentro del cinturón pectoral, por lo que una apropiada respuesta adaptativa es la baja de la temperatura corporal y con esto la baja en el metabolismo, (Beuchat, 1986) mismo que contribuye a disminuir la tasa del desarrollo embrionario y hacer posible la diapausa embrionaria.

Es evidente que el periodo de gestación o época de desarrollo embrionario es largo en estas dos especies (7 meses), cada uno con sus características propias y ciertas adaptaciones que le están confiriendo determinadas ventajas a la especie, entre las que podemos citar que el nacimiento de las crías ocurre en un época favorable, esto es cuando se presentan las temperaturas más altas en la zona, además de que se presenta el inicio de la temporada de lluvias, que se ha considerado muy importantes por el incremento de recurso alimenticio disponible en la zona (Gutierrez y Sánchez, 1987), lo cual es muy importante para la sobrevivencia de las crías (Casas et al., 1987). Otra de las ventajas adaptativas en este periodo de gestación y que está relacionado con el sobrepeso de la hembra al llevar dentro de su cuerpo a sus embriones, es que el tiempo al que están expuestas a la depredación por este sobrepeso es sólo los dos últimos meses de este desarrollo embrionario, ya que es en este tiempo cuando se

incrementa considerablemente el peso de sus embriones, y la habilidad para escapar al depredador se reduce en una proporción directa al sobrepeso de los embriones (Shine 1980). Todas estas estrategias forman parte de un conjunto de adaptaciones que tienen como función maximizar la probabilidad de que los organismos sobrevivan y dejen descendencia (Mayo, 1983).

En general el desarrollo embrionario se presenta en dos fases. En la primera fase se observa muy poco aumento de la masa embrionaria, de hecho el peso embrionario es insignificante, debido a que no hay un incremento apreciable. Sin embargo, en la etapa de desarrollo avanzado es evidente que los embriones presentan un incremento exponencial en la tasa de crecimiento

Cuando se compara el peso seco de los huevos recién ovulados, con el peso de los embriones previos al nacimiento se observa que hay una baja en este peso correspondiendo a un 19% en Sceloporus mucronatus y de 34% en S. grammicus. Durante el desarrollo embrionario normal en reptiles se ha observado que es común una baja de por lo menos 20% (Stewart y Castillo, 1984) o cuando más un 40% (Guillette, 1981) entre el huevo recién ovulado y el neonato; esta baja en el peso indica que la energía está siendo utilizada en el mantenimiento somático durante el desarrollo embrionario, (Guillette y Casas 1987). En otros casos se ha observado que esta diferencia de pesos permanece constante como ocurre en Basiliscus imbricatus, indicando con esto que hay un desgaste de energía en la embriogénesis, pero que energía adicional está siendo suplida para reemplazar la que está siendo utilizada, a través de un intercambio de nutrientes por vía placentar de manera que el peso del huevo recién ovulado y el peso del neonato permanece constante (Guillette y Casas, 1987). El ejemplo extremo en esta diferencia de

pesos es el de Mabuva heathi, en el que el peso seco del embrión se incrementa un 99% con relación al peso seco del huevo recién ovulado atribuyéndolo al intercambio materno fetal, especialmente por medio de la placenta corioalantoidea, implicada en la transferencia de nutrientes en esta especie (Blackburn et al., 1984).

Con relación al incremento del peso seco del vitelo hasta el estadio 36 en S. grammicus y la disminución del mismo en los estadios subsecuentes (38, 40), es posible que este incremento se deba a que exista un intercambio materno fetal, o un aporte de nutrientes a nivel del vitelo, esto es que pasen ciertas sustancias al vitelo y del vitelo al embrión cuando este las requiera, se ha visto que cabe la posibilidad de que esto ocurra a través de la onfaloalantoplacenta (Stewart, 1985) o simplemente a que el fijador (formol) sea el que esté afectando las mediciones de la masa seca del vitelo ya que se ha reportado que el formol puede alterar ligeramente el peso de la masa seca de los tejidos de los vertebrados (Yeh y Hodson, 1975; Martin, 1978) muy probablemente a través del intercambio osmótico de agua (Parker, 1963)

CUERPO LÚTEO

Las observaciones merísticas e histológicas del cuerpo lúteo a través de la gestación en Sceloporus mucronatus y S. grammicus, revelan que hay dos etapas en la actividad luteal. En la primera etapa al principio de la gestación o etapa de luteogénesis ocurre la formación típica del cuerpo lúteo, esto es el desarrollo de las teclas, la hipertrofia y proliferación de la granulosa (células foliculares), constituyendo la masa del cuerpo lúteo y se caracteriza por un gran volumen y diámetro tecal, las células luteas presentan un núcleo central y un distinguible nucleólo.

Entre los lacertilios, el cuerpo luteo que se forma de cada folículo ovulado parece ser capaz de sintetizar esteroides hormonales, como progesterona, estradiol y testosterona (Alrsian et al., 1978), de hecho se ha detectado que el cuerpo luteo es la principal fuente de progesterona durante el periodo de gravidez (Lance y Callard, 1978). Estudios recientes han demostrado una correlación positiva entre la concentración de progesterona en el plasma y la actividad histológica del cuerpo lúteo (Callard et al., 1972; Chan et al., 1973; Veith, 1974; Highfill y Mead, 1975; Callard y Lance, 1977).

Las observaciones histológicas en Sceloporus mucronatus y S. grammicus han permitido determinar que el cuerpo luteo es activo solamente en el primer tercio de la gestación ya que es cuando se observan las células luteales con un núcleo grande y redondeado y hay pocos espacios intercelulares. En la segunda etapa durante el desarrollo embrionario avanzado ocurre un significativo decremento del volumen luteal entre diciembre y enero, el volumen de la masa del cuerpo luteo y el diámetro de la teca decrecen en proporción semejante, coincidiendo con lo reportado para S. mucronatus por Méndez y Villagrán, (1983) y Estrada et al (en prensa); en forma similar a lo que ocurre en otros lacertilios como Anolis carolinensis, ya que una vez formado el cuerpo lúteo presenta un decremento lineal en peso (Jones et al., 1982, 1983) y en Sceloporus aeneus y S. jarrovi en los que ocurre un decremento en diámetro (Guillette, 1981; Guillette et al., 1981).

Dentro de la masa luteal el primer signo de luteólisis es un incremento de vacuolas intercelulares, y la aparición de núcleos picnóticos como ocurre en Hemidactylus flaviviridis (Guraya y Varma, 1976), Sceloporus aeneus (Guillette, 1981) y Anolis carolinensis

(Jones et al., 1983)

Este inicio de la degeneración del cuerpo lúteo en el primer tercio de la gestación coincide con lo reportado para otras especies vivíparas como Aneides fragilis (Cunningham y Smart, 1934) y Enhydrina schistosa (Samuel, 1944); sin embargo este no es siempre el caso de especies vivíparas. En otras especies el cuerpo luteo puede degenerar en el segundo tercio de la gestación como en Lacerta vivipara (Weekes, 1934), Sceloporus jarrovi (Goldberg, 1970; Guillette et al., 1981), Sceloporus cyanogenus (Callard et al., 1972) en otros casos puede degenerar en el último tercio de la preñez como en Chamaeleo pumilus (Veith, 1974), o permanecer activo hasta antes del parto, como sucede en Sceloporus bicanthalis (Guillette y Jones, 1985).

El significado funcional de la vida del cuerpo luteo en diferentes especies es desconocido pero la actividad luteal parece estar relacionada con la longitud y mantenimiento de la gestación, cuando menos algún tiempo de este periodo. (Veith, 1974, Guillette, y Jones 1985).

Sin embargo, en S. mucronatus y S. grammicus, el cuerpo lúteo no parece influir en el mantenimiento de toda la gestación, sino solamente en el primer tercio, ya que inicia su degeneración al final de este periodo, esto implica que los siguientes dos tercios de la gestación ocurren en ausencia del cuerpo lúteo. En algunas especies se ha visto que existe una correlación positiva entre la concentración de progesterona en plasma y la actividad del cuerpo lúteo, en los lacertillos vivíparos Chamaeleo pumilus y Sceloporus cyanogenus se ha observado que la concentración de progesterona en plasma se incrementa después de la ovulación y alcanza su concentración más alta al principio de la preñez, después de lo cual los niveles de esta hormona

declinan (Veith, 1974; Callard et al., 1972 y Callard y Doolittle, 1973).

Guillette et al. (1981) mencionan que en *S. jarrovi* hay un incremento de la progesterona en sangre similar a la que se observa durante la preñez en mamíferos euterios (Greenwald, 1978), pero esto sucede cuando el cuerpo lúteo ya muestra regresión; estos niveles de progesterona coinciden con la formación de una placenta corioalantoidea glandular sugiriendo con esto que el cuerpo lúteo no es la principal fuente de progesterona durante toda la gestación en esta especie, pudiendo ser la placenta corioalantoidea la posible fuente de esta hormona durante la preñez tardía. Otra fuente de progesterona en lacertilios son las glándulas adrenales (Bourne y Seamark, 1972; Bourne, 1981; Guillette y Fox, 1985; Guillette, 1985) o los folículos atrésicos (Browning, 1973; Guraya y Varma, 1976; Byscov, 1978).

ATRESIA FOLICULAR

En las dos especies estudiadas, los folículos atrésicos estuvieron presentes en el ovario a lo largo del desarrollo embrionario. Fue evidente que la atresia ocurrió en cualquier estadio de crecimiento folicular, pero que hubo momentos en los que la atresia se incrementó tanto en número promedio como en el volumen del folículo atrésico mayor, y también se observó una posible relación con los cuerpos lúteos presentes en el ovario durante el periodo de gestación.

Se sabe que la atresia es común en reptiles, y que puede ocurrir en cualquier estadio del desarrollo folicular, pero se ha observado que es más común y mayor después de la ovulación cuando también está presente el cuerpo lúteo (Wilkinson, 1962).

Primeramente se ha propuesto que la atresia es un mecanismo que

reduce el tamaño de la puesta, siendo una posible función la reducción del número de ovocitos ovulatorios (Betz, 1963; Browning, 1973; Byskov, 1978 Jones et al., 1982) y esto puede ser una respuesta o una protoadaptación de la viviparidad (Guillette 1981; Guillette y Casas, 1987).

En S. mucronatus y S. grammicus se observa que hay atresia cuando también hay cuerpo lúteo al principio del desarrollo embrionario. En este momento, esta atresia puede deberse a que la progesterona actúe a nivel del hipotálamo o hipófisis e inhibir la secreción de gonadotropinas, resultando con esto un deterioro de los folículos en desarrollo y por lo tanto la formación de los folículos atrésicos (Browning, 1973). Por otro lado la acción de las dos estructuras (cuerpo lúteo y folículo atrésico) podría ser una acción sinérgica ya que se ha visto que los folículos atrésicos de la mayoría de los reptiles examinados presentan de débil a fuerte actividad de la enzima 5 β hydroxysteroides deshydrogenasa (3 β -HSD) (Byskov, 1978). Esta enzima es la responsable de convertir la pregnenolona a progesterona. Subsecuentemente, las otras hormonas esteroides (estrógenos, andrógenos, corticosteroides) son sintetizados a partir de progesterona. Esta situación, aunada a la simultánea presencia de cuerpo lúteo en el ovario, sugiere que la posible función de los folículos atrésicos es asistir al cuerpo lúteo en la síntesis de hormonas esteroides (Browning, 1973, Arslan et al., 1976).

Durante la gestación más avanzada, cuando el número y el volumen de folículos atrésicos se incrementa, el cuerpo lúteo, inicia su regresión por lo que se supone una acción esteroideogénica de los folículos atrésicos para suplir la baja o ausencia de progesterona proveniente del cuerpo lúteo. Browning (1973) sugiere la hipótesis de

que el vitelo de los folículos atrésicos es un tejido hormonal esteroide en algunos vertebrados que tienen huevos megalécitos. Ya que los folículos atrésicos ocurren durante la gestación, ellos pueden ser una fuente de progesterona necesaria para el mantenimiento de los embiones en oviducto, proveyendo la progesterona acumulada en el vitelo.

En S. jarrovi Guillette et al. (1981) observan una correlación positiva mensual entre el número de folículos atrésicos y la concentración de progesterona en sangre, esto indirectamente apoya la hipótesis de que los folículos atrésicos son estructuras esteroidogénicas, sin embargo son necesarios más estudios para probarlo.

Por otro lado se ha argumentado un papel endócrino para los folículos atrésicos en reptiles (Guraya y Varma, 1976; Byscov, 1978).

Por último es evidente que disminuye el número promedio de folículos atrésicos en los meses subsecuentes, y con esto tal vez su papel endócrino.

MORFOLOGIA DEL OVIDUCTO.

La estructura histológica del oviducto de los lacertilios Sceloporus grammicus y S. mucronatus en general es similar a la ya reportada para otros lacertilios ya que presenta una sonación y estructura general similar a la reportada para otros lacertilios como Sceloporus undulatus, Phrynosoma cornutum, Holbrookia propinqua, Uta stansburiana (Cuellar, 1966) y S. aeneus y S. bicinctus (Guillette y Jones 1985).

Fue evidente que la región infundibulo/tubo no presentó glándulas, se ha sugerido que las glándulas de esta región producen el albumen (Fox, 1977), el cual sirve para retener agua en el huevo

amniota, en los reptiles vivíparos, el desarrollo embrionario dentro del cuerpo de las madres evita la necesidad de esta fuente de agua (Guillette y Jones, 1985), por lo que esta podría ser una posible explicación de la carencia de glándulas en esta región.

En la región del útero las glándulas si estuvieran presentes; se ha propuesto que las glándulas de esta región producen la cáscara (Fox, 1977); Guillette y Jones (1985) mencionan que en Sceloporus s. seneye es muy probable que estas glándulas uterinas estén involucradas con la secreción de la membrana de la cáscara, mientras que las células epiteliales secretan el calcio; de la misma manera en Crotaphytus collaris las células epiteliales de esta región secretan calcio (Uribe et al., 1988). En los reptiles vivíparos no se requiere de un cascarón calcáreo ya que el desarrollo embrionario ocurre dentro dentro del cuerpo materno y esta membrana calcárea podría provocar problemas de difusión de gases y transporte de agua, por lo que se sugiere que las glándulas uterinas podrían sólo secretar la membrana de la cáscara. Fox (1984) obtuvo datos que sugieren que las glándulas tubo alveolares de la región uterina secretan las fibras de la membrana de la cáscara. De hecho en S. mucronatus y S. grammicus cuando hay huevos en el oviducto estas glándulas no son evidentes, por lo tanto ocurre una reducción o eventual desaparición y probablemente es adaptativa.

La retención de esperma fue observada en hembras de S. grammicus y debe considerarse que es un aspecto importante de la biología reproductiva de las especies. La retención de esperma es un fenómeno común en reptiles escamados (Fox, 1956, 1963; Saint-Girons, 1975, Halpert et al., 1982). Esto ha sido observado en otros lacertílios de especies de sceloporinos como S. jarrovi (Goldberg, 1970, S. grammicus

microlepidotus (Guillette y Casas-Andreu, 1980). En las poblaciones vivíparas la retención de esperma parece necesaria para asegurar la posterior fertilización (Guillette y Jones, 1985) y sobre todo en especies en las que existe un desfase reproductor entre machos y hembras como es el caso de S. grammicus y S. mucronatus ya que la mayor actividad testicular de los machos ocurre durante la primavera y verano, mientras que las hembras presentan una máxima actividad gonadal en el otoño (Méndez y Villagrán, 1983; Méndez et al., 1988; Méndez, 1989). Obedeciendo esto a la estrategia reproductiva que presentan ambas especies, misma que ocurre en otras poblaciones de Sceloporus vivíparos como S. malachiticus (Marion y Sexton, 1971, S. formosus (Guillette y Sullivan, 1985), así como otras poblaciones de S. grammicus (Guillette y Casas, 1980; Martínez, 1985; Méndez, 1989) y de acuerdo con Casas et al., (1987) corresponden al patrón reproductivo de montaña.

El arreglo del esperma en las criptas es similar a lo registrado para Holbrookia propinqua (Adams y Cooper, 1988), ya que la orientación del esperma en el epitelio sólo ocurre en las criptas de la región media y anterior de la vagina. El arreglo del esperma registrado en varias especies sugiere que hay algún tipo de mecanismo (quizás químico) que induce la orientación (Saint-Girons, 1975) y que puede tener un valor funcional, nutricional, de refugio físico o de reducción de la actividad del espermatozoide (Cuellar, 1966; Fox, 1963; Halpert et al., 1982). Saint-Girons, (1985) menciona que este periodo de retención puede ser indispensable para la maduración del esperma.

PLACENTACION.

Con base en los resultados obtenidos podemos decir que Sceloporus

micronatus y S. grammicus, presentan un desarrollo de la placenta a través de la gestación. Este desarrollo fue dividido en tres etapas de acuerdo con Stewart (1985), Stewart y Blackburn (1988) y Stewart (en prensa) y está basado en la aparición, sucesión y permanencia de la diferentes membranas extraembrionarias que se ponen en contacto con la circunferencia del huevo y la pared uterina en ambas especies, esto es: la placenta coriovitelina, la placenta corioalantoidea, la onfaloplacenta y la onfaloalantoplacenta.

La placenta coriovitelina es transitoria, aparece al principio del desarrollo, y es reemplazada por la placenta corioalantoidea. Una vez que se establece la placenta corioalantoidea y la onfaloplacenta, persisten a través del desarrollo, o como en el caso de la onfaloplacenta que se combinan con el alantoides para formar la onfaloalantoplacenta.

La placenta coriovitelina raramente ha sido descrita, sin embargo, muy probablemente es una característica común en el desarrollo de las membranas extraembrionarias de escamados (Stewart y Blackburn, 1988).

La placenta coriovitelina, formada por la aposición de la onfalopleura trilaminar (vascularizada) y la pared uterina es el primer órgano placentario que se desarrolla en S. grammicus y S. micronatus, coincidiendo con lo que ocurre en Liolaemus cravenhorstii (Lemus y Badines, 1967); Chalcides chalcides (Luckett, 1977); y Gerrhonotus coeruleus (Stewart, 1985).

La placenta coriovitelina de S. micronatus por su estructura simple, aunque con interdigitaciones que se corresponden con el tejido materno coincide con la descripción de este tipo de placenta para S. jarrovi (Guillette et al., 1981). En cambio la placenta

coriouitelina de S. grammicus es también simple, pero no presenta interdigitaciones coincidiendo esto con lo reportado para S. senensis bicanthalis (Guillette y Jones, 1985). Tal coincidencia ocurre sólo en las interdigitaciones o no interdigitaciones de los tejidos, ya que la placenta en S. mucronatus y S. grammicus sólo se sitúa sobre el embrión, limitándose hasta el senus terminalis y en S. larrovi y S. bicanthalis se encuentra en todo el polo abembrional (Guillette, 1985; Guillette y Jones 1985).

La placenta coriouitelina, por sus características estructurales y tejidos embrionarios que la constituyen, ha sido considerada homóloga a la placenta coriouitelina de mamíferos (Hossmann, 1937).

Stewart (1985) y Stewart y Blackburn (1988) mencionan que en los estudios que se han realizado sobre placentación se han utilizado los términos de placenta saco vitelina y onfaloplacenta para referirse a cualquiera de las membranas trilaminar o bilaminar y por lo tanto frecuentemente es difícil definir si ambas membranas están presentes en una especie dada. La onfalopleura bilaminar y la trilaminar son completamente diferentes en su estructura y persistencia

Se ha propuesto que la placenta coriouitelina, tiene funciones tanto nutritivas como de transporte de agua (Cate-Hoedemaker, 1933; Boyd, 1942; Kasturirangan 1952). En contraste, Bauchot (1965) y Bellairs (1970) vieron a la placenta coriouitelina como un órgano respiratorio.

El tiempo de aparición y la estructura de la placenta coriouitelina en S. mucronatus y S. grammicus indica que es posible un intercambio de gases y agua, entre los capilares maternos y fetales. Ambos tejidos maternos y fetales son vascularizados y están situados muy cercanamente, como ocurre en G. goeruleus (Stewart, 1985). Bertin

(1952) argumenta que un huevo intercambia gases con el medio ambiente, Guillette (1982) y Guillette y Jones (1985) mencionan que el oxígeno y el agua son los dos factores más importantes que los huevos de los reptiles obtienen del medio ambiente; en las especies vivíparas, el desarrollo embrionario se lleva a cabo dentro del cuerpo materno, esto es que los embriones son retenidos en el útero, y aunque la primera etapa del desarrollo embrionario consiste principalmente de diferenciación si son requeridas relativamente bajas cantidades de oxígeno, durante este periodo de retención el oxígeno y el agua pueden ser provistos por la madre, por lo que posiblemente la función de la placenta coriovitelina sería la de intercambio gaseoso, y el agua también puede ser suministrado durante el desarrollo temprano por simple difusión entre las membranas del huevo y la pared uterina, tal captación de agua puede facilitar la licuificación del vitelo como un prerrequisito para ser utilizado por el embrión (Weekes, 1935; Parameswaran, 1962). Por otro lado se considera que no hay una transferencia de nutrientes a este nivel en estos momentos ya que esta placenta se establece en un estadio de desarrollo embrionario muy temprano (de diferenciación), cuando hay una abundante fuente de vitelo, y por lo tanto de nutrientes.

En la etapa II del desarrollo de la placenta en S. macronotus y S. grammicus se forma la placenta corioalantotóidea y la onfaloplacenta la primera es una estructura muy vascularizada que está en estrecha aposición con los capilares maternos, de hecho estos capilares y los fetales se abren paso entre las células del epitelio materno o del corion embrionario quedando en los límites entre las células epiteliales y coriónicas, una situación semejante de hipertrofia e hiperplasia celular ha sido observado en la placenta corioalantotóidea

de otros lacertilios (Weekes, 1929, 1930; Guillette et al., 1981).

Esta posibilidad de erosión de los tejidos maternos y fetales y por lo tanto la diversidad del grado de estrecha relación ha sugerido futuras investigaciones (Hoffman, 1970; Blackburn, en prensa). Algunos reportes mencionan que existe un contacto endotelio-endotelial en Sphenomorphus quoyi (Weekes, 1927) ; Leioloipsis coventryi (Weekes, 1929) Chalcides chalcides (ten Cate-Hoedemaker, 1933); o un contacto endotelial corial que sucede en Egernia cunninghami, E. striolata, E. vitel (Weekes, 1930) Chalcides chalcides (ten Cate-Hoedemaker, 1933).

Aunque hay varios estudios que refieren la función de la placenta coriovitelina, esta aun no es completamente clara. Bauchot (1965) indica que la principal función de esta placenta (y posiblemente la razón de su evolución) es el intercambio materno-fetal de factores nutricionales, estudios comparando la masa el huevo recién ovulado y el peso de los neonatos han dado esta conclusión (ver Weekes 1935); estudios utilizando electrolitos y aminoácidos radioactivos han demostrado que ocurre un intercambio de nutrientes en los tejidos de Lacerta vivipara (Panigel 1956) y Xantusia vicillii (Yaron 1977). Weekes sugiere que la función principal de esta placenta es el intercambio gaseoso y que el intercambio de nutrientes es una adaptación secundaria.

En S. mucronatus y S. grammicus, la estructura histológica de la placenta corioalantoidea, esto es, la gran superficie de contacto, el adelgazamiento de los tejidos y sobre todo la gran cantidad de vasos sanguíneos y la cercanía de estos entre los tejidos maternos y fetales; la degeneración o ausencia de la membrana de la cáscara, sugieren que la posible función de este tipo placentario en estas dos especies es el intercambio gaseoso, ya que primero que nada esta

placenta es la que va a sustituir a la previamente formada placenta coriovitelina y la posible función que se supone tenía esta última era la de intercambio gaseoso, por lo que al sustituirla continúa con la misma función; en segundo lugar la formación de la placenta corioalantoidea coincide con un estadio de desarrollo embrionario avanzado (estadio 30), momento en el que se observa un incremento en el tamaño del embrión (crecimiento exponencial), implicando un incremento en el metabolismo embrionario y consecuentemente la necesidad de incrementar el intercambio gaseoso y la cantidad de agua, situación que coincide con lo reportado para todos los embriones de vertebrados (Guillette, 1982). Dmi'el (1970) y Ackerman (1981) han demostrado que el consumo de oxígeno se incrementa exponencialmente durante el periodo en el cual el crecimiento tiene lugar. Guillette y Jones (1985) mencionan que las hembras vivíparas preñadas de S. bicenthaie tienen valores del consumo de oxígeno significativamente más grandes que los observados en hembras ovíparas de S. a. senegalensis, con estos datos estos autores sugieren que las hembras vivíparas están transportando oxígeno a sus jóvenes en desarrollo.

Por otro lado el rápido crecimiento embrionario en esta etapa no implica que la placenta corioalantoidea tenga una función nutritiva, ya que en estos momentos el vitelo presente en los huevos aun es abundante, por lo que no se requiere de un intercambio nutricional estricto para el desarrollo normal (Guillette y Jones 1985).

La degeneración o pérdida de la membrana de la cáscara en la placenta corioalantoidea también ha sido observado por Weekes (1927, 1929, 1930), Miller (1955), Ibrahim (1977), Yaron (1977, 1985), Guillette et al., (1981), Blackburn (1985) y Guillette y Jones (1985).

El patrón general de desarrollo de las membranas asociadas con el

saco vitelino es consistente en todas las especies de lacertilios estudiados, sin embargo hay variaciones y estas han estado basadas en: la migración del mesodermo ventral al senus terminalis adyacente al ectodermo coriónico, la formación de la hendidura vitelina y la distribución del alantoides (Stewart, 1985).

El crecimiento de una masa fibrosa de células planas dentro del saco vitelino ventral al senus terminalis ha sido observado en todas las especies de lacertilios en los cuales esta región ha sido estudiada y probablemente ocurra en todos los escamados (Luckett, 1977). La organización de esta estructura en S. mucronatus y S. grammicus, no queda excluida de esta generalidad, ya que ha sido evidente que la células intravitelinas forman una doble membrana y la cavidad entre estas dos agregaciones celulares es evidente, como ocurre en algunas especies como Hoplodactylus maculatus (Boyd, 1942), Chalcides chalcides (Luckett, 1977) y Gerrhonotus coeruleus (Stewart, 1985).

La presencia de la masa aislada de vitelo y el resultante arreglo en el polo abembrional del huevo, forma el armazón para un tipo especializado de placenta, esta es la onfaloplacenta, misma que es única en escamados (Harrison y Weekes, 1925; Weekes, 1935; Boyd, 1942; Hoffman, 1970; Yaron 1977). Parece ser que Harrison y Weekes (1925) introducen este término, Stewart lo utiliza en la descripción de la placenta de G. coeruleus, finalmente Stewart y Blackburn (1988) proponen que se siga utilizando para denominar a este tipo placentario, aunque exista controversia con relación a la derivación de las capas celulares específicamente asociadas con la masa aislada de vitelo, las descripciones de las características de esta placenta son sorprendentemente uniformes (Stewart y Blackburn,

1988).

En S. mucronatus y S. grammicus esta estructura placentaria presenta las células del ectodermo coriónico hipertrofiadas y alargadas, dando una apariencia de epitelio cilíndrico, coincidiendo con lo reportado por (Weekes, 1927, 1929, 1930, Boyd 1942, Helmlich y Helmlich, 1950; Hoffman 1970; Yaron 1974, 1975, 1985; Ibrahim, 1977, y Stewart, 1985). Estas células cilíndricas y la presencia de la masa aislada de vitelo no vascularizada sugiere que esta onfaloplacenta puede funcionar como un órgano de transferencia de agua o de ciertas sustancias necesarias para el desarrollo embrionario, el agua se combina con la proteína vitelina del huevo y ayuda al vitelo a su degradación. Weekes(1935), Parameswaran (1962), Stewart y Castillo (1984), han observado que agua y iones inorgánicos son absorbidos durante el desarrollo, por lo que se sugiere que los materiales entran hacia el embrión a través de la placenta en este polo vegetal, esto es la onfaloplacenta, por lo tanto las sustancias que pueden ser absorbidas por el epitelio de la onfaloplacenta pueden atravesar la masa aislada de vitelo previamente para después transportarse hacia el embrión (Stewart, 1985, Stewart y Blackburn, 1988).

En S. mucronatus y S. grammicus no se observa un crecimiento mesodérmico a partir del senus terminalis que envuelva a todo el saco vitelino, por lo que masa aislada de vitelo es una onfalopleura bilaminar que nunca llega a vascularizarse al igual que ocurre en G. coeruleus (Stewart, 1985).

En estadios de desarrollo embrionario posteriores, la placenta corioalantoidea continúa su desarrollo, esto es que el área de contacto materno-fetal se incrementa, al grado de que el crecimiento del alantoides hacia la hendidura vitelina y la unión de las membranas

del mismo con la onfaloplacenta organizan la onfalolantoplacenta.

En el desarrollo placental lo más característico de la etapa III es la formación de la onfalolantoplacenta, esto es debido al crecimiento del alantoides y su extensión hacia la hendidura vitelina, poniendo en contacto su pared externa con la onfaloplacenta, la masa aislada de vitelo llega a reducirse en los estadios de desarrollo tardíos y por lo tanto el alantoides se sitúa en estrecha proximidad al límite externo del huevo en el polo vitelino, este tipo placentario también ha sido observado en otros lacertilios (Weekes, 1927, 1929, 1930; Stewart, 1985).

Esta situación de que el alantoides entra a la hendidura vitelina y aísla completamente al saco vitelino de la periferia del huevo se ha observado en Lacerta vivipara (Hrabowski, 1926); Shenomorphus quoyi (Weekes, 1927 b), Ecernia cunninghami, E. striolata, E. whitei y Tiliqua nigrolutea (Weekes, 1930); Xantusia vicillii (Yaron 1977) y Gerronothus multicarinatus (Stewart, 1985).

En S. mucronatus y S. grammicus en esta etapa de desarrollo placental, la estructura histológica ha revelado que los tejidos maternos y fetales que constituyen la placenta corioalantoidea se han adelgazado y son muy vascularizados, por lo que se considera que esto es una respuesta adaptativa a las necesidades de los juvenes en desarrollo retenidos en el útero, (Guillette, 1982), ya que en estos momentos, el mayor tamaño (corroborado por el aumento del peso seco de los embriones), implica un aumento en la tasa metabólica y por lo tanto un aumento en el consumo de oxígeno, por otro lado se ha observado que la hemoglobina fetal tiene una alta afinidad por el oxígeno (Pough, 1977 y Grigg y Harlow 1981), por lo que es posible que se produzcan condiciones de hipoxia en el útero. En consecuencia, se

ha observado que la hipoxia produce un incremento en la capilaridad de los tejidos en aves y mamíferos y estimula la apertura de capilares preexistentes (Cassin et al., 1966; Optiz, 1951; Tenny y Ou, 1970); Guillette (1981 a) ha demostrado la hipervascularización del oviducto durante la gestación en una especie de lacertilio que retiene los huevos (S. seneus).

Otra de las adaptaciones, en las especies estudiadas es la reducción de la distancia de difusión entre la sangre materna y fetal, ya que como se mencionó anteriormente los tejidos que constituyen la placenta cortioalantoidea se han adelgazado y de hecho no son evidentes estructuras glandulares en la mucosa uterina, coincidiendo esto con lo que Guillette (1982) y Guillette y Jones (1985) proponen como respuesta a la gran demanda de oxígeno por los juvenes en desarrollo. Por lo que basándose en la evidencia de la estructura histológica, se sugiere que en esta etapa la posible función de la placenta cortioalantoidea es la de intercambio gaseoso, en combinación con la onfaloalantoplacenta, ya que es la vascularizada pared del alantoides la que se pone en contacto con la onfaloplacenta, aunque se considera que es posible que también se absorba agua a través de estas estructuras placentarias ya que el aumento de la masa húmeda de los embriones aumenta a través del desarrollo embrionario, además como ya se mencionó anteriormente es necesaria para la dilución del vitelo y la utilización de este por lo embriones en desarrollo, aunque también no se excluye la posibilidad de exista un intercambio de ciertas sustancias que no se encuentren en el vitelo y que sean necesarias para el subsecuente desarrollo embrionario.

Por las características generales del desarrollo estructural de los tipos placentarios que presentan S. mucronatus y S. grammicus

probablemente representen un estadio temprano en la evolución de la placentación de los reptiles coincidiendo con lo reportado por Stewart (1985) para las especies Gerrhonotus coeruleus y G. multicarinatus

Hasta ahora se han comparado y discutido los resultados obtenidos en S. mucronatus y S. grammicus con los datos que se tienen de los lacertillos vivíparos que se han estudiado.

En general la secuencia de eventos y la interrelación del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación en las especies estudiadas es similar, solo que en S. grammicus tiene un mes de retraso con respecto a S. mucronatus (Figs. 76, 77, 78 y 79).

Por otro lado se sugiere que esta sucesión y cambios estructurales a nivel histológico, obedecen a diferentes necesidades de los embriones en desarrollo, en sus ambientes naturales.

El análisis de los resultados obtenidos permite mencionar que el desarrollo embrionario y los cambios en la estructura histológica del cuerpo lúteo, la atresia folicular y la placentación, son sucesos que están íntimamente relacionados entre sí, y se sugiere que el proceso que han seguido se ha dado como una respuesta a las necesidades fisiológicas de los embriones en desarrollo, coincidiendo esto con lo que propone Guillette (1985), ya que principalmente los requerimientos de intercambio gaseoso de los juvenes llega a ser tal que son necesarias ciertas adaptaciones morfológicas y fisiológicas para continuar el desarrollo

La ovulación en ambas especies ocurre en el mes de octubre, un largo periodo de desarrollo embrionario transcurre a través de los meses de otoño e invierno y el parto o nacimiento ocurre en la primavera, esto hace evidente que los embriones son retenidos en el útero materno a través de este periodo.

Guillette et al., (1980) en su análisis de la viviparidad en el género Sceloporus, indicaron que la retención de huevos ocurre en los ambientes fríos de latitudes nortefías y en zonas de elevación alta;

Es evidente que los resultados obtenidos acerca del tiempo y momento en que se presenta el desarrollo embrionario en S. myronatus y en S. grammicus coinciden con este planteamiento, ya que las especies estudiadas ocurren en elevaciones altas (3200 y 3400 m.s.n.m. respectivamente); esta misma estrategia ha sido observada en otras especies de sceloporinos que habitan medios ambientes similares, como S. jarrovi (Goldberg, 1971, Guillette, et al., 1981), S. grammicus microlepidotus (Guillette y Casas-Andreu, 1980), S. seneu bicenthalis (Guillette, 1981, 1982) y de hecho se ha propuesto como una de las hipótesis de la evolución de la viviparidad en lacertilos del género Sceloporus (Guillette et al., 1980).

Este estudio aporta evidencias que permiten sugerir que el desarrollo embrionario prolongado promueve ciertas respuestas fisiológicas (esto es, cambios en la estructura histológica del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación) para que estos embriones sobrevivan lleguen a término y nazcan en el tiempo adecuado (Guillette, 1982, Guillette y Jones, 1985) siendo esto parte de la estrategia reproductiva de las especies que tiene como función maximizar la probabilidad de que los organismos sobrevivan y dejen descendencia fértil (Mayo, 1983), ya que un nacimiento prematuro puede ser inconveniente para la adecuación reproductiva de las hembras por el decremento en la sobrevivencia de los jóvenes (Guillette, 1985).

CUERPO LUTEO, ATRESIA Y PLACENTACION

Sceloporus mucronatus

Volumen (mm³)

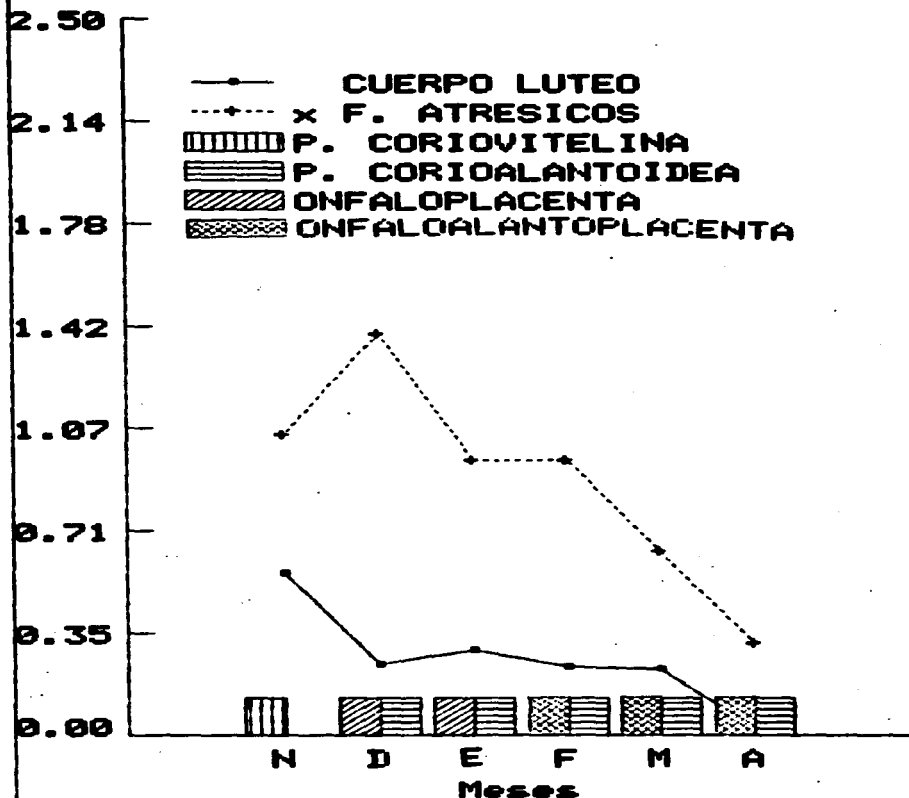


Fig. 76.- Variación del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación a través del desarrollo embrionario en S. mucronatus.

CUERPO LÚTEO, ATRESIA Y PLACENTACION

Sceloporus grammicus

Volumen (mm)

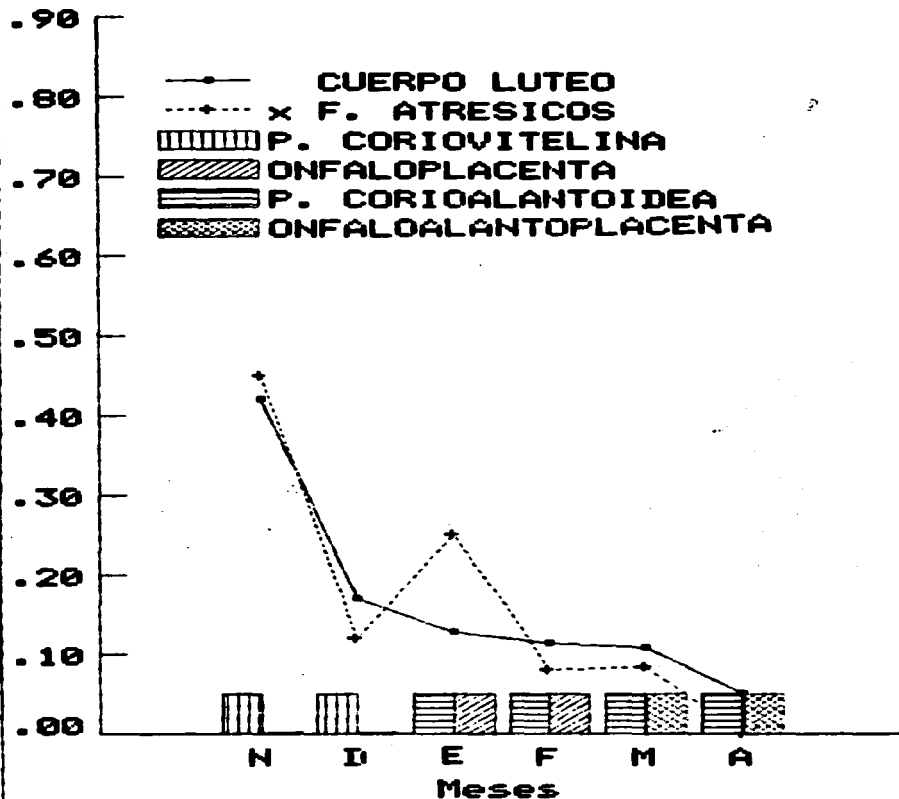


Fig. 77.- Variación del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación a través del desarrollo embrionario en S. grammicus.

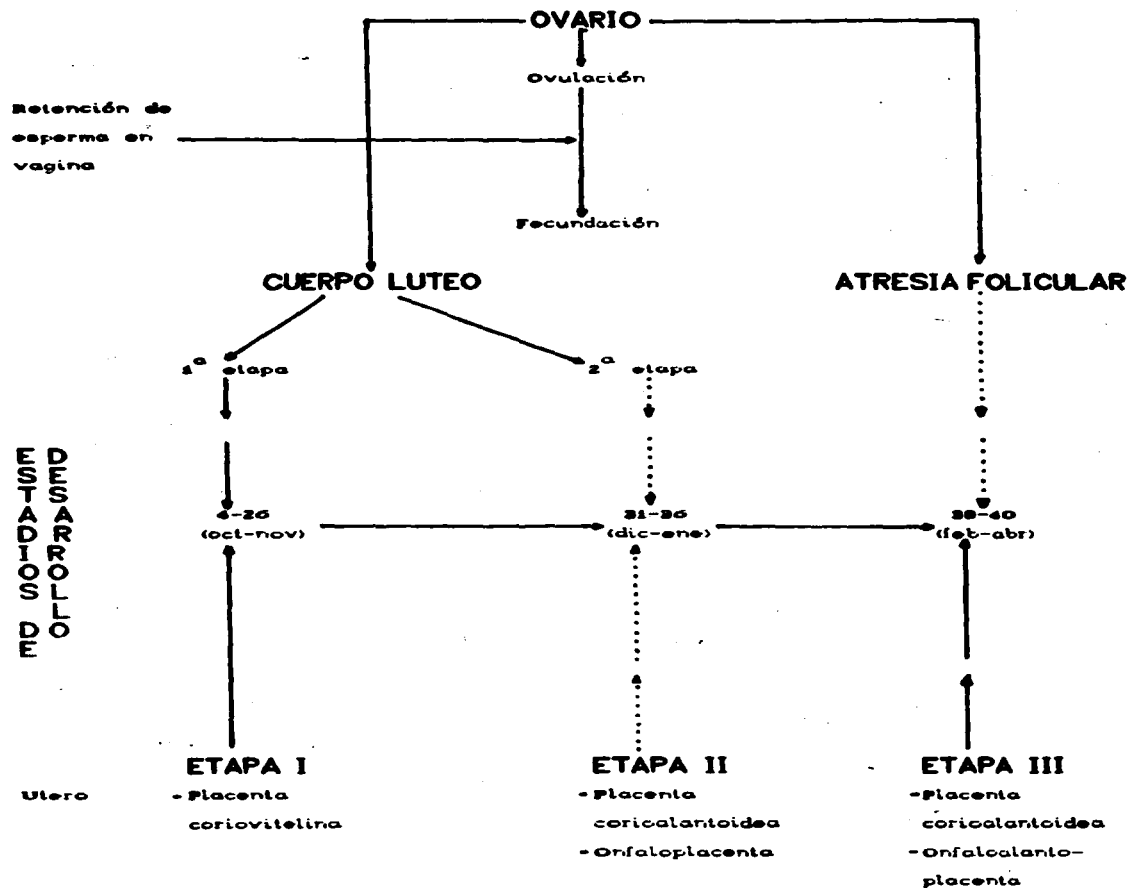


Fig. 78.- Propuesta de la posible interrelación del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación a través de la gestación en *S. macronotus*.

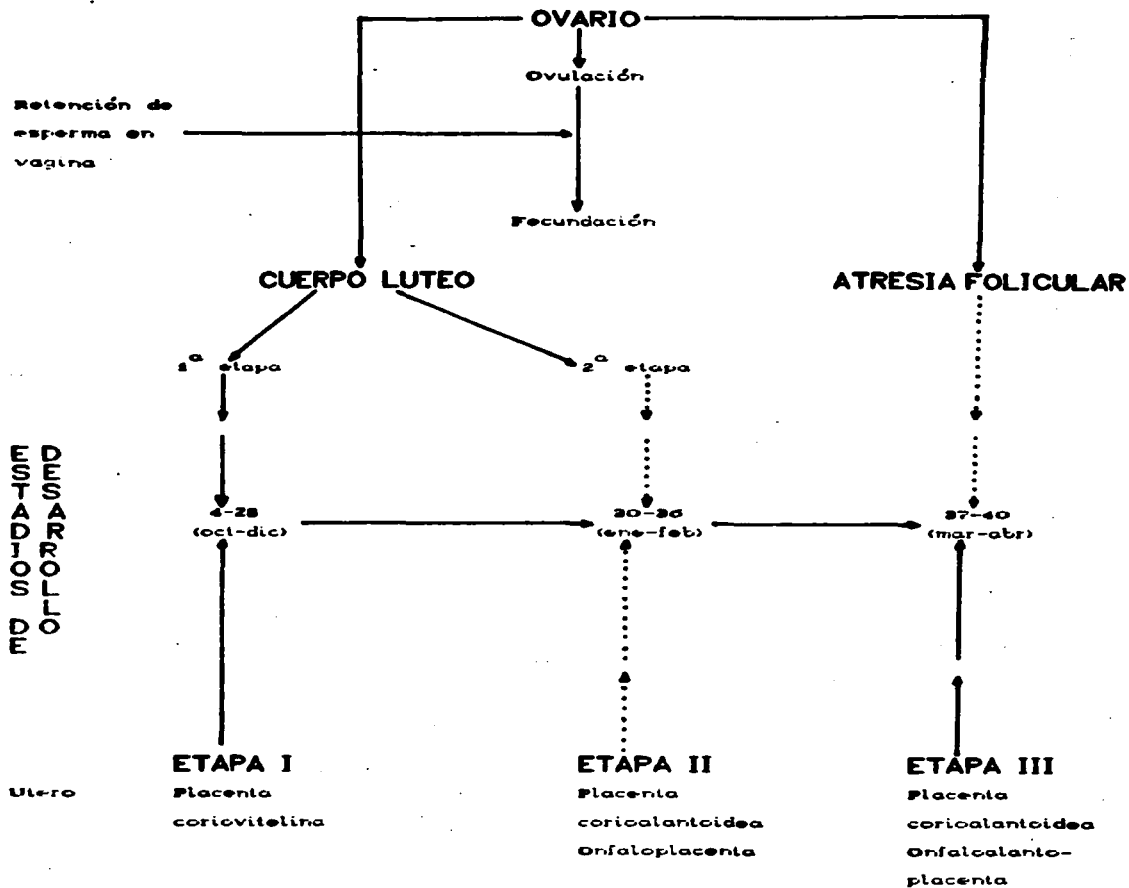


Fig. 79.- Propuesta de la posible interrelación del cuerpo lúteo, atresia folicular y placentación a través de la gestación en S. crammianus.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, R. A. 1981. Oxygen consumption by sea turtle (Chelonia Caretta) eggs during development. Physiol. Zool 54:316-324.
- Adams, C. S. and W. E. Cooper, Jr. 1988. Oviductal morphology and sperm storage in the keeled earless lizard, Holbrookia propinqua Herpetologica 44(2):190-197.
- Arslan, M., S. Jalali, and M.H. Qazi. (1976). Reproductive cycle of the female spring-tailed lizard, Uromastix hardwicki Gray. Biologica 22:51-60.
- Arslan, M., P.Zaidi, J. Lobo, A.A. Zaidi, and M.H. Qazi. 1978. Steroid levels in preovulatory and gravid lizards (Uromastix hardwicki). Gen. Comp. Endocrinol. 34:300-303.
- Badir, N. 1968. Structure and function of corpus luteum during gestation in the viviparous lizard Chalcides ocellatus Anat. Anz. 122:1-10.
- Bauchot, R. 1965. La placentation chez les reptiles. Ann. Biol. 4:547-575.
- Bellairs, A. 1951. Development of early Reptile embryos "in vitro". Nature, 167: 687-688.
- Bellairs, A. 1970. The life of reptiles. Vol. 2 Weidenfeld and Nicolson, London.
- Beuchat, C.A. 1982. Physiological and ecological consequences of viviparity in a lizard. Un publ. Ph. d. disert., Cornell University, Ithaca, New York.
- Beuchat, C. A. 1986. Reproductive influences on the thermoregulatory behavior of a live-bearing lizard. Copeia 1986(4):971-979.
- Betz, T.M. 1963. The gross ovarian morphology of the diamond-backed water snake, Natrix rhombifera, during the cycle. Copeia 1963:692-697.
- Blackburn, D.G. 1985. The evolution of viviparity and mammothphy in vertebrates with special reference to reptiles. Ph. D. Thesi, Cornell, Univ. USA.
- Blackburn, D. G. (en prensa). Late-stage placentation in the matrotrophic skink Chalcides chalcides (Sauria: Scincidae), based on specimens from the Hubrecht Laboratorium.
- Blackburn, D. G., L. J. Vitt, and C. A. Bauchot. 1984. Euterian-like reproductive specialisation in a viviparous reptile. Procc. Natl. Acad. Sci. USA 81:4860-4863.
- Bons, J. and N. Bonds. 1960. Notes sur la reproduction et le développement Chameleo chameleon L. bull. Soc. Sci. ant. phys. Maroc. 40:323-335.

- Bourne, a. r. 1981. Progesterone-like activity in the plasma of the viviparous skink Trakydosaurus ruculosus (Stump-tailed lizard). In "Proceedings of the Melbourne Herpetological Symposium" (C. B. Banks and A. A. Martin Eds.), Zoological Board of Victoria, Victoria.
- Bourne, A.R. and R.F. Seamark. 1972. Progestins in the plasma of a viviparous lizard, Tiliqua rucosa (Gray). J. Repro. Fert. 28:156-157.
- Boyd, M. M. M. 1940. The structure of the ovary and the formation of the corpus luteum in Hoplodactylus maculatus Gray. quarterly J. Microsc. Sci. 82:337-376.
- Boyd, M.M.M. 1942. The oviduct, foetal membranes, and placentation in Hoplodactylus maculatus Gray. Proc. Zool. Soc. London (A) 112:65-104.
- Bragdon, D. E. 1952. Corpus luteum formation and follicular atresia in the common garter snake, Thamnophis sirtalis. Morphol. 91: 419-445
- Brooks, B. 1906. The anatomy of the internal urogenital organs of certain north american lizards. Trans. Texas Acad. Sci. 8:23-38.
- Browning, H.C. 1973. The evolutionary history of the corpus luteum. Biol. Reprod. 8:128-157.
- Bruning, J.L., and B. Kint. 1977. Computational handbook of statistics, and Ed. Scott Foresman and Co., Glenview, Illinois. pp. 308.
- Byskov, A.G. 1978. Follicular atresia. In: R.E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution. Plenum Press. pp.533-562.
- Callard, I. P., S. W. C. Chan, and M. A. Potts. 1972. The control of the reptilian gonad. Am. Zool. 12:273-287.
- Callard, I. P., and J. Doolittle. 1973. the influence of intrahypothalamic implants of progesterone on ovarian growth and function in the ovoviviparous iguanid lizard Sceloporus cyanogenus. Comp. Biochem. Physiol. 44A:625-629.
- Callard, I.P., and V. Lance. 1977. The control of reptilian follicular cycles. In: J.H. Calaby, and C.A. Tyndale-Biscoe (eds): Reproduction and Evolution. Aust. Acad. ci. pp. 199-210.
- Callard, I.P., V. Lance, A.R. Salhanick, and D. Barad. 1978. The annual ovarian cycle of Chrysemys picta: Correlated changes in plasma steroids and parameters of vitellogenesis. Gen. Comp. Endocrinol. 35:245-257.
- Chan, S.W.C., Ziegel, S., and Callard, I.P., 1973. Plasma progesterone in snakes. Com. Biochem. Physiol. 44:631-637.

- Casas-Andreu, G. y L. G. Valenzuela. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de Glenosaura pectinata e Iguana iguana (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. An. Inst. Biol. Ser. Zoologia, UNAM. 55(2):253-262.
- Casas-Andreu, G., F. R. Méndez-de la Cruz y T. Reyna-Trujillo. 1987. The reproductive cycles of Sceloporus grammicus and their relationships with the to other viviparous Sceloporus from central and Northamerica. Joint Annual Meeting. Soc. Study Amph. Amph. Rept., Herp. League and Comité Herpetológico Nacional, México.
- Cassi, S., R.D. Gilbert, and E.M. Johnson. 1966. Capillary Development during Exposure to Chronic Hypoxia, San Antonio: Brooks A.F. Base Tech. Rep No. 66-16.
- Cate-Hoedemaker, N. J. 1933. Beitrage zur Kenntnis der Placentation bei Haten und Reptilien. Zschr. Zellforsch. mikr-Anat 18:299-345.
- Crews, D., and P. Licht. 1974. Inhibition by corpora atretica of ovarian sensitivity to environmental and hormonal stimulation in the lizard, Anolis carolinensis. Endocrinol. 95:102-106.
- Crews, D., and P. Licht. 1975. Stimulation of *in vitro* steroid production in turtle ovarian tissue by reptilian, amphibian and mammalian gonadotropins. Gen. Comp. Endocrinol. 27:71-83.
- Christiansen, J. L. 1973. Naturally and artificially induced oviductal and ovarian growth in two species of Gnemidophorus (Sauria: Teiidae) Herpetologica. 29:195-204.
- Cuellar, O. 1966. Delayed fertilization in the lizard, Uta stansburiana. Copeia 1966:549-552.
- Cuellar, O. 1970. Egg transport in lizard. J. Morph. 130:129-136.
- Cunningham, J.T. and W. A. M. Smart. 1934. The structure and origen of corpora lutea in some of the lower Vertebrata. Proc. Roy. Soc. London 116B:258-281.
- Dmi'el, R. 1970. Growth and metabolism in snake embryos. J. Embryol. Exp.Morphol. 23:761-772.
- Dodd, J.M. 1977. The structure of the ovary of nonmammalian vertebrates. In: S Zuckerman, and B.J. Veir (eds): The Ovary, and ed, vol. 1. Academic Press, New York pp 219-265.
- Dufaure, R. J. 1966. Recherches descriptives et experimentales sur les modalites et tacteurs du developpement de l'appareil genital chez le lezard vivipare (Lacerta vivipara). Arch. Anat. Microsc. Morphol. Exp. 55:437-537. (de Merchant-Larios, 1977).
- Dufaure, J.P., 1964. Sur la receptivite aux hormones sexuelles des tubercules genitaux de l'embryon de Lezard (Lacerta vivipara: Jacquin). Compt. Rend. Sen. Soc. Biol., 158: 521-523.

- Dufaure, J. P. et J. Hubert 1961. Table de développement du Lézard vivipare: Lacerta (Zootoca) vivipara Jacquin. Arch. Anat. Microscop. Morphol. Exp. 50:309-328.
- Duval, D., L.J. Guillette, Jr., and R.E. Jones. 1982. Environmental control of reptilian reproductive cycles. Biol. Reptilia 13:201-232
- Espey, L.L. 1978. Ovulation. In: r. E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution. Plenum Press. pp. 503-532.
- Estrada-Flores, E., M. Villagrán-Santa Cruz, F. R. Méndez-de la Cruz, and G. Casas-Andreu. (1990). Gonadal changes throughout the reproductive cycle of the viviparous lizard Sceloporus mucronatus (Sauria: Iguanidae). Herpetologica (en prensa).
- Faraj, A.A.A. and M. Hashem. 1980. Comparative histology of the gonads in Mabuia quinquet seniata and Acrema stellio (Reptilia: Sauria). Ann. Zool. 16:151-159.
- Fawcet, J. D. 1975. Effects of season, ovariectomy and hormone replacement therapy on the oviduct of Anolis carolinensis (Reptilia: Iguanidae). Ph. D. Thesis, Univ. of Colorado, USA.
- Fisk, A. and M. Tribe. 1949. The development of the amnion and chorion of reptiles. Proc. Zool. Soc. London. 119:83-114.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. The Univ. of Kansas Mus. of Nat. Hist.
- Flynn, T.T. 1923. The yolk sac and allantoic placenta in Perameles. Quart. Journ. Micr. Sci. 67:123-186.
- Fox, H. 1977. The urinogenital system of reptiles. Biol. Reptilia. 6:1-158.
- Fox, S. L. 1984. Ovarian and oviductal morphology during the reproductive cycle of two lizard species, Crotaphytus collaris and Eumeces obsoletus. M. S. Diss. Wichita State Univ., USA.
- Fox, W. 1956. Seminal receptacles of snakes. Anat. Rec. 124:519-539.
- Fox, W. 1963. Special tubules for sperm storage in female lizards. Nature 148:500-501.
- Giacomini, E. 1891. Materiaux pour l'étude du développement du Seps chalcides. Arch. Ital. Biol. 16:332-359.
- García, E. 1968. Los climas del Valle de México (Serie de sobretiros No. 6), Colegio de Postgraduados de la Esc. Nat. de Agricultura, Chapingo, México, D.F.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen. Instituto de Geografía, U.N.A.M., México. 252 pp.

- Giacomini, E. 1891. Materiaux pour l'etude du developpment du Seps chalcides. Arch. Ital. Biol. 16:332-359.
- Giacomini, E. 1906. Sulla maniera di gestazione e sulle annessi embrionali del Gogylus ocellatus Forsk. Mem. Accad. Sci. Bologna 3:401-440.
- Giacomini, E. 1893. Nuovo contributo alla migliore conoscenza degli annessi fetali nei Rettili. Recezione del sacco vitellino e dell'allantoide nella cavita addominale. Montit. Zool. Ital., 4.
- Godinez-Cano, E. 1985. Ciclo reproductivo de Sceloporus mexalepidurus mexalepidurus Smith (Reptilia: Sauria: Iguanidae) en la parte oriental de Tlaxcala, México. Tesis Profesional. ENEP-Istacala, UNAM.
- Goldberg, S. 1970. Seasonal ovarian histology of the ovoviviparous iguanid lizard Sceloporus jarrovi Cope. J. Morphol. 132:265-276.
- Golbberg, S. 1971. Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard Sceloporus jarrovi Cope. Herpetologica 27:123-131.
- Grigg, G.C., and P. Harlow. 1981. Afetal-maternal shift of blood oxygen affinity in an Australian viviparous lizard, Sphenomorphus suoyii (Reptilia, scincidae). J. Comp. Physio. 142:495-499.
- Guillette, L. J., Jr. 1979. Corpus luteum development and placentation in the viviparous lizard Sceloporus jarrovi. M. A. thesis, Univ. of Colorado. USA.
- Guillette, L. J., Jr. 1981. Reproductive strategies and the evolution of the viviparity in two allopatric populations of the mexican lizard, Sceloporus gessneri. Ph. D. thesis, Univ. of Colorado. USA.
- Guillette, L. J., Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation Mexican lizard Sceloporus gessneri 38:94-103.
- Guillette, L. J., Jr. 1983. Notes concerning reproduction of the montane skink, Eumeces coppi. J. Herpetology. 17:144-148.
- Guillette, L.J., Jr. 1985. the evolution of egg retention in lizards: a physiological model. In biology of australasian Frogs and Reptiles (G.Grigg; R. Shine & Ehmann, eds). Sydney: Royal Zool. Soc. New South Wales.
- Guillette, L. J., Jr. 1987. The evolution of viviparity in fishes, amphibians and reptiles: an endocrine approach. p. 523-562. In: Hormones and reproduction in fish, amphibians and reptiles. O. Norris and R. E. Jones (eds). Plenum Publ. Corp., New York, USA.
- Guillette, L. J., Jr., and G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard Sceloporus grammicus microlepidotus. J. Herpetol. 14:143-147.
- Guillette, L.J., Jr., and Fox, S.L. 1985. Effects of deluteinization on plasma progesterone concentration and gestation in the lizard.

Anolis carolinensis. *Comp. Biochem. Physiol. (A)*, 80:303-306.

- Guillette, L. J., Jr. and R. E. Jones. 1985. Ovarian, oviductal, and placental morphology of the reproductive bimodal lizard Sceloporus genus. *J. Morphol.* 184:85-98.
- Guillette, L. J., Jr. and P. Sullivan. 1985. Reproductive and fat body cycles of the lizard Sceloporus formosus. *J. Herpetol.* 19:474-480.
- Guillette, L. J., Jr. and A. Bearse. 1986. Reproductive and fat body cycles in the lizard, Sceloporus grammicus disparilis. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 89:31-39.
- Guillette, L. J., Jr. and G. Casas-Andreu. 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard, Basilis imbricata. *Herpetologica*. 43:29-38.
- Guillette, L. J., Jr. and S. L. Fox. 1987. Luteal morphology, atresia, and plasma progesterone concentrations during the reproductive cycle of two oviparous lizards, Crotaphytus collaris and Eumeces obsoletus. *Amer. Jour. Anatomy*. 179:324-332.
- Guillette, L. J., Jr., R.E. Jones, K.T. Fitzgerald, and H.M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus Sceloporus. *Herpetologica* 36:201-215.
- Guillette, L.J., Jr., S. Spellvogel, and F.L. Moore. 1981. Luteal development, placentation, and plasma progesterone concentration in the viviparous lizard Sceloporus jarrovi. *Gen. Comp. Endocrinol.* 43:20-29
- Guillette, L. J., Jr., L. A. Lavia, N. J. Walker, and D. K. Roberts. 1984. Luteolysis induced by prostaglandin F_{2α} in the lizard, Anolis carolinensis. *Gen. Comp. Endocrinol.*
- Guraya, S.S. 1978. Maturation of the follicular wall of nonmammalian vertebrates. In: R.E. Jones (ed). *The Vertebrate Ovary: comparative Biology and Evolution*. Plenum Press. pp. 261-230.
- Guraya, S.S. and S.K. Varma. 1976. Morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of the house lizard, Hemidactylus flaviviridis. *Acta. Morphol. Nerri.-Scand.* 14:165-192.
- Gutiérrez-M., G. y R. Sánchez-T. 1985. Repartición de los recursos alimenticios en una comunidad de lacertilios en Cahuacán, Edo. de México. Tesis profesional. ENEP-Iztacala, UNAM, México.
- Halpert, A.P., V.R. Garstka, and D.Crews. 1982. sperm transport and storage and its relation to the annual sexual cycle of the female red-sided garter snake, Thamnophis sirtalis parietalis. *J. Morphol.* 174:149-159.
- Hardisty, N.W. 1977. Primordial germ cells and the vertebrate germ line. In. R.E. Jones (ed). *The vertebrate Ovary: comparative Biology and Evolution*. Plenum Press. pp. 1-46.

- Harrison, L. and H.C. Weekes. 1925. On the occurrence of placentation in the scincid lizard, Ligotoma entrecasteauxi. Proc. Linn. Soc. N.S.W. 50:470-486.
- Heimlich, E. M. and M. G. Heimlich. 1950. Uterine changes and placentation in the yucca night lizard. Jour. Ent. Zool. 42:5-12.
- Highfill, D.R., and R.A. Mead. 1975. Sources and levels of progesterone during pregnancy in the garter snake Thamnophis elegans. Gen. Comp. endocrinol. 27:389-400.
- Hoffman, L. H. 1970. Placentation in the garter snake, Thamnophis sirtalis. J. Morphol. 131:57-88.
- Hogarth, P. J. 1976 Viviparity. Edward Arnold Ltd., London.
- Hooper, A. F. and N. H. Hart. 1980. Foundations of Animal Development. Oxford Univ. Press.
- Hrabowski, H. 1926. Das Dotterorgan der Eidechsen. Z. Wiss. Zool. 128:305-382.
- Hubert, 1964. Essais de fissuration de l'oeuf de Lézard vivipare (Lacerta vivipara Jacquin). Compt. Rend. Scn. Soc. Biol., 158: 523-525.
- Hubert, J. 1985. Embryology of the squamata. In: C. Gans and F. Billett (eds): Biology of the Reptilia. Vol. 15, New York: John Wiley and Sons, pp. 1-34.
- Ibrahim, M. M. 1977. Studies on viviparity in Chalcides ocellatus Forsk. Ph. D. Diss.; Univ. College of North Wales, Bangor.
- Jones, R.E. 1978. Ovarian cycles in nonmammalian vertebrates. In: R.E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: comparative Biology and Evolution. Plenum Press. pp. 731-762.
- Jones, R. E. 1981. Mechanisms controlling seasonal ovarian quiescence. In: M. Schwartz and Hunsicker-Dunn (eds): Dynamics of Ovarian function. Reven Press.
- Jones, R. E., and L. J. Guillette Jr. 1982. Hormonal control of oviposition and parturition in lizards. Herpetologica 38:80-93.
- Jones, R. E., L. J. Guillette, Jr., M. Norman, and J. J. Roth. 1982. Corpus luteum-uterine relationships in the control of uterine contraction in the lizard Anolis carolinensis. Gen Comp. Endocrinol. 48:104-112.
- Jones, R. E., L. J. Guillette, Jr., C. H. Summers, R. R. Tokars, and D. Crews. 1983. The relationships among ovarian condition, steroid hormones, and estrous behavior in Anolis carolinensis. J. Exp. Zool. 227:145-154.
- Kasturirangan, L.R. 1952. The allanto-placenta of the sea snake Hydrophis cyanocinctus Daudin. Z. Zool. Soc. Ind. 3:277-279.

- Lance, V., and I.P. Callard. 1978. Hormonal control of ovarian Steroidogenesis in nonmammalian vertebrates. In: R.E. Jones (ed): The Vertebrate Ovary: Comparative Biology and Evolution. Plenum Press pp. 361-407.
- Larsen, K. R. 1975. Evolution of the Sceloporine lizards (Iguanidae) Great Basin Nat. 35(1):1-20.
- Loughran, L.J., J.H. Larsen, Jr., and P.C. Schroder 1981. Ultrastructure of developing ovarian follicles and ovulation in the lizard Anolis carolinensis (Reptilia). Zoomorphol. 98:191-208.
- Lemus, D. A. 1967. Contribución al estudio de la biología de reptiles chilenos. II. Tabla de desarrollo de la lagartija vivípara Liolaemus cravenhorsti (Reptilia-Squamata-Iguanidae). Biologica 40:39-61.
- Lemus, D. A. y R. C. Duvauchoelle. 1966. Desarrollo intrauterino de Liolaemus lenius lenius. Biologica 39:80-98.
- Lemus, D. A. y O. Badines 1967. Placentación en la lagartija vivípara Liolaemus cravenhorsti. Biologica 41:55-68.
- Licht, P. 1979. Reproductive endocrinology of reptiles and amphibians: gonadotropins. Ann. Rev. Physiol. 41:337-351.
- Luckett, W. P. 1977. Ontogeny of amniote fetal membranes and their application to phylogeny. In: M. K. Hecht, P.G. Goody, and B.H. Hecht (eds): Major Patterns in Vertebrate Evolution. New York: Plenum. Press, pp:549-516.
- Maderson, P.F.A., 1962. Culture methods as an aid to experiment on Reptile embryos. Nature, 195: 401-402.
- Marton, K. R., and C. J. Sexton. 1971. Reproductive cycle of the lizard Sceloporus malachiticus in Costa Rica. Copela 1971:517-526.
- Martin, R. F. 1978. Clutch weight/total body weight ratios of lizards (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae): Preservation induced variation. J. Herpetology. 12:248-251.
- Martínez-I., R. 1985. Estudio comparativo de dos poblaciones de la lagartija Sceloporus grammicus microlepidotus, en el Ajusco y Pedregal de San Ángel, Distrito Federal. Tesis profesional. ENP-Istacala, UNAM, México.
- Mayhew, W.V. 1963. Reproduction in the granite spiny lizard, Sceloporus orcutti. copela 1963(1):144-152.
- Méndez-de la Cruz, F. R. 1989. Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de Sceloporus grammicus (Reptilia: Iguanidae) de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral. Fac. de Ciencias, UNAM, México.

- Méndez-de la Cruz, F. R. and M. Villagrán-S. 1983. Contribución al conocimiento de la ecología y ciclo reproductor de la lagartija vivípara Sceloporus mucronatus mucronatus. Tesis Profesional. ENEP. Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Méndez-de la Cruz, F. R., L. J. Gullette Jr., M. Villagrán-S. and G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycle of the viviparous lizard Sceloporus mucronatus. *J. Herpetol.* 22:1-12.
- Miller, M. R. 1948. The seasonal histological changes occurring in the ovary, corpus luteum and testis of the viviparous lizard, Xantusia vicille. *Univ. California Publ. Zool.* 47:197-224.
- Miller, M. R. 1951. Some aspects of the life story yucca night lizard, Xantusia vicille. *Copeia* 1951:114-120.
- Mossman, H.W. 1937. Comparative morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures. *Carnegie Inst. Contrib. Embryol.* 26:129-246.
- Mulala, D. 1946. A comparative study of the urinogenital systems of an oviparous and two ovoviviparous species of the lizard genus Sceloporus. *Bull. Univ. Utah* 37:1-24.
- Observatorio Meteorológico Nacional. 1975 - 1980. Fichas sobre el registro de temperatura y precipitación pluvial de la Estación Meteorológica de Monte Alegre, Ajusco D. F.
- Opitz, E. 1951. Increased vascularization of the tissue due to acclimatization to high altitude and its significance for oxygen transport. *Exp. Med. surg.* 9:389-403.
- Ortega, A. and R. Barboult. 1984. Reproductive cycles in the mesquite lizard Sceloporus grammicus. *J. Herpetol.* 18:168-175.
- Paavola, L. G. 1979. Cellular mechanisms involved in the luteolysis. In: C. P. Channing, J. Marsh, and W. A. Sadler (eds): *Ovarian Follicular and Corpus Luteum Function*. Plenum Press. pp. 527-534.
- Packard, G. C., C. R. Tracy, and J. J. Roth. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 52:71-105.
- Pantel, M. 1956. Contribution a l'etude de l'ovoviviparité chez les reptiles: Gestation et parturition chez le lézard vivipare Zootoca vivipara. *Ann. Sci. Nat., Zool. Biol. Anim.* 18:569-668
- Parameswaran, K.N. 1962. The foetal membranes and placentation of Ehydria dugsumieri (Smith). *Proc. Indian Acad. Sci. B.* 56:302-327.
- Parker, R.R. 1963. *Jour. Fish. Res. board. Ca.* 20:1441-1455.
- Peter, K., 1904. Normentafel sur Entwicklungsgeschichte der Zaunwidchse (Lacerta agilis). *Keibel's Normentafeln* 4, Jena.

- Pough, F.H. 1977. Ontogenetic changes in molecular and functional properties of blood of garter snakes *Thamnophis sirtalis*. *J. Exp. Zool.* 201:47-56.
- Ruby, D. 1977. Winter activity in Yarrow's spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Herpetologica* 33:322-333.
- Saint-Girons, H. 1962. Présence de réceptacles séminaux chez les Caimans. *beaufortia* 9:165-172.
- Saint-Girons, H. 1985. Comparative Data on Lepidosaurian Reproduction and some Time Tables. In: C Gans (ed). *biology of the reptilia*. vol. 15. John Wiley & Sons, Inc. New York p.c. 35-58.
- Samuel, M. 1944. Studies on the corpus luteum in *Enhydryna schistosa* (Daudin) and *Hydrophis cyanocinctus* (Daudin) of the Madras Coast. *Proc. Indian Acad. Sci.* 20:143-174.
- Sánchez, L. V. 1969. Los Recursos Naturales de México. Estado actual de las investigaciones de Fauna Silvestre y zoología cinegética. IMERNR. México.
- Schafer, G. C. and C. E. Roeding. 1973. Evidence for vaginal sperm storage in the mole skink, *Eumeces egregius*. *Copeia* 1973:346-347.
- Sergeev, A. M. 1940. Researches on the viviparity of reptiles. *Mosc. Soc. Nat.*, 1-55.
- Shimada, M.K. 1972. Estudio de algunos perfiles de suelos derivados de cenizas volcánicas del ajusco, D.F. Tesis Fac. de Ciencias, UNAM. México.
- Shine, R. 1980. "Cost" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46:92-100.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes: the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39:1-8.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In Gans Carl and F. Billet (Eds). *Biology of Reptilia*, vol. 15. New York: John Wiley and sons, pp. 605-694.
- Shine, R. 1987. The evolution of viviparity: ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudechis*, *Elapidae*). *Copeia* 1987:551-563.
- Shine, R. and J.F. Berry 1978. Climates correlates of living bearing in squamate reptiles. *Oecologia* 33:261-268.
- Shine, R. and J. J. Bull. 1979. The evolution of live bearing lizards and snakes. *Am. Nat.* 113:905-923.
- Smith H. M. and R. B. Smith. 1976. Synopsis of the herpetofauna of México. Vol. IV. Source Analysis and Index for Mexican Amphibians. John Johnson, North Bennington. V. T.

- Stewart, J.R. 1985. Placentation in the lizard Gerrhonotus coeruleus with a comparison to the extraembryonic membranes of the oviparous Gerrhonotus multicarinatus (Sauria: Anguillidae). *J. Morphol.* 185:101-114.
- Stewart, J.R. (en prensa) Development, structural diversity and evolution of the reptilian placenta (Chordata, Reptilia, Squamata). In: R.R. Cowden and F.W. Harrison (eds). *Developmental biology of deuterostomes and lower vertebrates*. Alan R. Liss, Publ., New York.
- Stewart, J.R. and R.E. Castillo. 1984. Nutritional provision of the yolk of two species of viviparous reptiles. *Physiol. Zool.* 57:377-383.
- Stewart, J.R. and D.G. Blackburn. 1988. Reptilian placentation: structural diversity and terminology. *Copeia* 1988:838-851.
- Strahl, H. et Martin. 1888 Die Entwicklung des Parietaltauges bei Aneides fragilis und Lacerta vivipara. *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.* 146: 163.
- Studiati, C. 1851. Intorno alle connessioni dell'uovo coll'ovidutto nel Seps tridactylus. *mem. Reale Accad. Sci. Torino* II 15:101-113.
- ten Cate-Hoedemaker, N.J. 1933. Beiträge zur Kenntnis der Placentation bei Haien und Reptilien. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 18:229-345.
- Tenny, S.M., and L.C. Ou. 1970. Physiological evidence for increased tissue capilarity in rats acclimatized to high altitude. *Respir. Physiol.* 8:137-150.
- Terán, R.y G. Gómez 1981. Contribución para el estudio de los vertebrados terrestres mexicanos. Tesis Profesional, Fac. de Ciencia. UNAM.
- Tinkle, D. W. and N. F.Hadley. 1973. Reproductive effort and winter activity in the viviparous montane lizard, Sceloporus jarrovi. *Copeia* 1973:273-277.
- Tinkle, D. W. and J. W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of the viviparity in reptiles. *Mus. Zool. Mich., Misc. Pub.* 154:1-55.
- Tokars, R.R. 1978. Oogonial proliferation, oogenesis and folliculogenesis in nonmammalian vertebrates. In: R.E. Jones (ed): *The Vertebrate Ovary: comparative Biology and Evolution*. Plenum Press. pp. 145-180.
- Uribe, M. C. A., S. R. Velasco, J. Guillette, Jr. and E. F. Estrada. 1988. Oviduct histology of the lizard, Ctenosaura pectinata. *Copeia* 1988(4):1035-1042.
- van Tienhoven, A 1968 *Reproductive physiology of the vertebrates* W.B Saunders, Philadelphia.

- Veith, W. J. 1974. Reproductive Biology of the Chamaeleo pumilis with special reference to the role of the corpus luteum and progesterone. Zool. Africana 9:161-183.
- Varma, S. K. 1970. Morphology of ovarian changes in the garden lizard Gelotes versicolor. J. Morphol. 131:195-209.
- Weekes, H.C. 1927 a. A Note on reproductive phenomena in some lizards. Proc. Linn. Soc. N.S.W. 52:25-32.
- Weekes, H.C. 1927 b. Placentation and other phenomena in the scincid lizard, Ligonote (Shinulla) guoyi. Proc. Linn. Soc. N.S.W. 52:499-554.
- Weekes, H.C. 1929. On placentation in reptiles. No.1. Proc. Linn. Soc. N.S. 54:34-60.
- Weekes, H.C. 1933. On the distribution, habitat and reproductive habits of certain European and Australian snakes and lizards with particular regard to their adaptation of viviparity. Proc. Soc. N.S.W. 58:270-274.
- Weekes, H. C. 1934. The corpus luteum in certain oviparous and viviparous reptiles. Proc. Soc. N. S. W. 69:380-391.
- Weekes; H.C. 1935. A review of placentation among reptiles, with particular regard to the function and evolution of the placenta. Proc. Zool. Soc. Lond. 2:625-645.
- Weir, B.J., and I.W. Rowlands. 1977. Ovulation and Atresia. In: P.L. Zuckerman, and B.J. Weir (eds): The Ovary, 2nd ed. Vol. 1 General Aspects. Academic Press.
- Weldon, W.F.R., 1883. Note on the early development of Lacerta muralis. Quart. J. micr. Sc., 23: 134-144.
- Wilkinson, R.F., Jr. 1962. Reproductive cycle of the ring-neck snake, Diadophis punctatus. M.A. thesis, Univ. Missouri, Columbia.
- Wilkinson, R. F., Jr. 1965. Seasonal and hormonal changes in the outduets of Diadophis punctatus. Ph. D. Thesis. Univ. Missouri, Columbia, USA.
- Yaron, Z. 1971. Observations on the granulosa cells o Acanthobrama terrae-sanctae and Tilapia nilotica (Teleostei). Gen. Comp. Endocrinol 17:242-252.
- Yaron, Z. 1972a. Effects of ovariectomy and steroid replacement on the genital tract of the viviparous lizard, Xantusia vicillie. J. Morphol. 136:313-326.
- Yaron, Z. 1974. Placental function in Xantusia vicillie. Isr. J. Zool.23:65.

Yaron, Z. 1977. Embryo-maternal interrelations in the lizard Xantusia
vigille. In J. H. Calavy and C. H. Tyndale-Biscoe (eds):
Reproduction and Evolution. Canberra City: Australian Acad. Sci.,
pp 271-277.

Yaron, Z. 1985. Reptilian placentation and gestation: structure,
function and endocrine control. In: C. Gans and F. Billet (eds):
Biology of the Reptilia, Vol. 15. New York: John Wiley and Sons,
pp. 527-603.

Yeh, C. F. and Hodson. R.G. 1975. *sothwest. Nat.* 20:315-322.

Zug, G.R., M.M. Barber, and J.C. Dudley. 1982. Gonadal histology and
reproduction in Carlia bicarinata (Scincidae, Sauria, Reptilia)
of the Port Moresby area, Papua New Guinea. *Herpetol.* 38:418-425.