



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

RECONSTRUCCIÓN DE LA EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD EN EL
GÉNERO *Sceloporus*: EVALUACIÓN DE LOS ESTADIOS A LA
OVIPOSICIÓN Y DEL GROSOR DEL CASCARÓN.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I O L O G A

P R E S E N T A:

RUBI NELSI MEZA LÁZARO

DIRECTOR DE TESIS: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ



2004



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



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.

ESTA TESIS NO SALI
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Rubi Nelsi Meza Lázaro

FECHA: 19 de enero de 2004
FIRMA: [Signature]

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Reconstrucción de la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus*: evaluación de los estadios a la oviposición y del grosor del cascarón.

realizado por Rubi Nelsi Meza Lázaro

con número de cuenta 9854966-7, quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis
Propietario

Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz

Propietario

Dra. Gabriela Parra Olea

Propietario

Dr. Adrián Nieto Montes de Oca

Suplente

Biol. Martha Lucía Calderón Espinosa

Suplente

Biol. Luis Canseco Márquez

Consejo Departamental de Biología

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

A mi mamá por su confianza y cariño

A mi papá por todo el apoyo

A mis abuelitas por toda su ternura

A Lupita y a Caro por su alegría

A Alejandro y a nuestro bebé.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Fausto Méndez ,a la Biol. Martha Calderón, a la Dr. Gabriela Parra, al Dr.
Adrián Nieto y al Biol. Luis Canseco.

Al Instituto de Biología de la UNAM (Laboratorios de Herpetología y de
Microscopía Electrónica)

A PAPIIT (IN200901)

A mis compañeros del Laboratorio de Herpetología, que han sido mis maestros
y amigos.

ÍNDICE

• RESUMEN	1
• INTRODUCCIÓN	2
1. ANTECEDENTES	
I. Hipótesis a cerca del Origen de la Viviparidad en reptiles.	4
II. Modificaciones para la Viviparidad	7
III. Modelos de evolución de la viviparidad.	10
IV. Filogenia y evolución de la viviparidad en el género <i>Sceloporus</i> .	16
2. OBJETIVOS	20
3. MÉTODO	
I. Estadio normal a la oviposición.	22
II. Retención y avance embrionario.	22
III. Reconstrucción de estados ancestrales.	24
IV. Cascarones	25
4. RESULTADOS	
I. Estadio normal en el momento de la oviposición.	26
II. Capacidad de retención y avance embrionario.	30
III. Reconstrucción de la evolución de la capacidad de retención.	32
IV. Reconstrucción de la evolución de la capacidad de avance embrionario.	34
V. Estructura y grosor del cascarón.	37
5. DISCUSIÓN	
I. Estadio normal a la oviposición.	43
II. Capacidad de retención y avance embrionario.	44
III. Reconstrucción de estados ancestrales.	49
IV. Modelos evolutivos para la viviparidad.	53
V. Estructura y grosor del cascarón.	56
• CONCLUSIONES	
• LITERATURA CITADA	

ÍNDICE DE FIGURAS

1. Estadios embrionarios a la oviposición de varias especies de escamados. Tomado de Blackburn (1995). 13
2. Embrión de *Sceloporus melanorhinus* en estadio 30, a. ojo, b. aberturas branquiales, c. muñones. 29
3. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. 33
4. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de avance del desarrollo embrionario en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *Ordenado*. 34
5. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de avance embrionario en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *No Ordenado*. 35
6. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *Irreversible*. 36
7. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *de Dollo*. 37
8. a) Corte transversal y b) acercamiento de cutícula (c) de *Sceloporus melanorhinus*. 39
9. a) Depósito de calcio del cascarón de *S. utiformis*. b) corte transversal de cascarón de *S. edwardtaylori*. 39
10. Formas de agregación del calcio en cascarones de *S. gadoviae*. 39
11. Relación del grosor del cascarón y el peso de los huevos. Los colores identifican la especie de la que provienen los datos. 42
12. Evolución de la viviparidad en un clado hipotético a través del cambio filogenético en la capacidad de avance embrionario *in utero*. 48
13. Evolución de la viviparidad en un clado hipotético a través del cambio filogenético de la amplitud de la norma de reacción del avance del desarrollo embrionario intrauterino. 49

ÍNDICE DE TABLAS

1. Ejemplares mantenidos en cautiverio utilizados en el estudio.	23
2. Estadio normal a la oviposición y estadio a la oviposición tras un período de retención. X. No existen datos. Sombreado: Grupos y especies vivíparos.	31
3. Grosor del cascarón en varias especies del género <i>Sceloporus</i> .	40

RESUMEN

Para proponer una hipótesis de reconstrucción de la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus*, se reunió información (bibliográfica y de ejemplares en cautiverio) acerca de características relacionadas con el modo de paridad: estadio normal a la oviposición, capacidad de retención y avance del desarrollo embrionario intrauterino en condiciones de estrés hídrico, y grosor del cascarón de varias especies del género. La reconstrucción (MacClade 4.0) de la evolución de la capacidad de las hembras de retener los huevos en el oviducto en condiciones de estrés hídrico sugiere que es una característica ancestral al género *Sceloporus*. Por otra parte, la capacidad de avanzar en el desarrollo embrionario intrauterino se presenta en dos de los clados que contienen especies vivíparas (*S. scalaris* y *S. spinosus*-*S. formosus*), pero no se sabe si esta condición precedió a la viviparidad en el caso del clado formado por *S. megalepidurus*, *S. grammicus* y *S. torquatus*, debido a que se desconoce la condición ancestral del clado que contiene todos los grupos vivíparas del género. Aunque la capacidad de retención y avance embrionario intrauterino se presenta en especies filogenéticamente cercanas a las formas vivíparas, también aparece en grupos muy alejados (*S. variabilis* y *S. gadoviae*), lo que sugiere que es una precondición más no una preadaptación para la viviparidad. Finalmente, se propone que en *Sceloporus* la viviparidad evolucionó en especies con hembras pequeñas, que presentan huevos pequeños con cascarones delgados posibilitarían la oviposición en estadios más avanzados bajo condiciones de estrés hídrico (ampliación de la norma de reacción) dando paso a la viviparidad facultativa y a partir de ésta se originaría la viviparidad obligada.

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente los modos reproductores se clasifican en forma dicotómica: oviparidad y viviparidad. Sin embargo, algunas definiciones de estos conceptos podrían caer en ambigüedades, pues para diferenciar ovíparos de vivíparos algunos autores proponen que es necesario conocer el patrón de nutrición embrionaria, las condiciones de la membrana que recubría el producto antes del nacimiento, o incluso la capacidad de la cría para moverse o alimentarse (Blackburn, 1992). Por ello, Wourms (1981) propuso usar términos separados para referirse al producto de la reproducción (a la paridad) y al patrón nutricional embrionario; así, los ovíparos serían simplemente aquellos que ponen huevos, cuyos embriones no están del todo desarrollados y los vivíparos aquellos que paren crías vivas, es decir, su desarrollo ha sido concluido *in utero* (Blackburn, 1992; 1993).

Así, los patrones de nutrición embrionaria quedan descritos por los conceptos de lecitotrofia y matrotrofia. Lecitotrofia se refiere a la provisión de nutrimentos al embrión por medio del vitelo del huevo ovulado; mientras que la matrotrofia es la provisión de alimentos por una vía alterna, por ejemplo, secreciones del oviducto u órganos de la placenta (Blackburn 1992, 1993).

La viviparidad y la matrotrofia ocurren en un amplio intervalo de taxa, lo que lleva a concluir que estos patrones han evolucionado convergentemente entre los vertebrados (en mamíferos therios, en algunos peces, anfibios y reptiles; Blackburn, 1992). De los cuatro órdenes de reptiles vivientes, tres son enteramente ovíparos (Crocodylia, Sphenodontia y Chelonia), pero aproximadamente una quinta parte de las especies de Squamata son vivíparas (Shine, 1985). La viviparidad se ha desarrollado independientemente 100 o más veces entre los escamados (Blackburn, 1982; Shine, 1985). El género *Sceloporus* contiene aproximadamente 70 especies, casi la mitad de ellas son vivíparas.

En éste género la viviparidad ha tenido varios orígenes independientes. Por ello y por su amplia distribución en Norteamérica ha constituido un importante objeto de estudio de la evolución de la viviparidad bajo un enfoque gradualista, a través del análisis del estadio normal a la oviposición, la capacidad de retención y avance en el desarrollo embrionario intrauterino en condiciones de estrés hídrico y el grosor del cascarón. Sin embargo, se carece de estos datos en la mayoría de las especies. Por esta razón el presente trabajo tiene por objetivo aportar información acerca de estas características en varias especies de *Sceloporus* y analizarlas en el contexto de la evolución de la viviparidad en todo el género.

1. ANTECEDENTES

I. HIPÓTESIS ACERCA DEL ORIGEN DE LA VIVIPARIDAD EN REPTILES.

Muchas teorías se han propuesto para explicar el origen de la viviparidad en los reptiles. Éstas involucran principalmente factores que actúan en contra del embrión en los nidos, pero no en el útero (Shine, 1985). Dichas teorías se evalúan en función de costos y beneficios de los dos modos reproductores. La mayoría de los autores se han enfocado en los beneficios de la viviparidad en función del incremento en el número de descendientes que sobreviven, en términos de adecuación. Los huevos retenidos en útero pueden estar protegidos de muchas fuentes de mortalidad que normalmente experimentarían en los nidos, como la desecación, la depredación y el ataque fúngico (Shine, 1985). Sin embargo, no hay que perder de vista los costos asociados, como por ejemplo, decremento de la probabilidad de supervivencia de la hembra, de su habilidad para obtener alimento, y de la fecundidad posterior (Shine, 1985). Por lo tanto la viviparidad podría incrementar la adecuación de una hembra sólo bajo algunas condiciones (Fitch, 1970; Tinkle y Gibbons, 1977; Shine y Bull, 1979).

El modo reproductor vivíparo puede ser ventajoso en lugares fríos (Tinkle y Gibbons, 1977), en grandes elevaciones asociadas a climas muy fríos o extremos (Guillette, 1980), en zonas áridas (Weekes, 1933; Packard, 1966), en ambientes

impredecibles (Tinkle y Gibbons, 1977) o en zonas con suelos muy húmedos (Sowerby, 1930); sin embargo, la distribución actual de la viviparidad no necesariamente nos habla de las condiciones que favorecieron su aparición (Shine, 1985; Blackburn, 2000).

La hipótesis del clima frío enuncia que en lugares con temperaturas bajas, la termorregulación conductual permite que la temperatura del cuerpo de la hembra sea mucho mayor que la del suelo, por lo tanto, los huevos retenidos en el útero se desarrollarían a mayor temperatura y más rápidamente que los depositados en el suelo; entonces, tal capacidad de retención y embriogénesis en el útero podría llevar eventualmente a la viviparidad (Guillette *et al.*, 1980; Shine, 1985). Por otro lado, las grandes elevaciones pudieron haber jugado un papel importante en la evolución de la placentación, ya que la baja concentración de oxígeno ambiental podría favorecer un sistema eficiente en el suministro de oxígeno al embrión (Guillette *et al.*, 1980).

Tinkle y Gibbons (1977) sugirieron que los ambientes impredecibles han favorecido selectivamente a las hembras que tienen la capacidad de prolongar la retención uterina, ya que tienen la posibilidad de "elegir" el tiempo adecuado de oviposición. Los ambientes con temperaturas extremas podrían exacerbar este problema de impredecibilidad, obligando a las hembras a incrementar la duración

del período de incubación en el útero, esto podría favorecer la transición completa a la viviparidad.

Otras hipótesis están basadas en las características de las especies. De acuerdo con Shine (1985) la viviparidad podría desarrollarse en especies que no dependen de la velocidad para alimentarse o para escapar de los depredadores, ya sea por que son de hábitos fosoriales o porque son grandes o venenosas. Por otra parte, la retención del huevo representa un mayor costo para la hembra y podría verse reducido el tiempo disponible para producir una segunda camada en la misma estación. Por lo tanto la viviparidad debería desarrollarse en especies de una sola puesta.

Dado que la viviparidad se ha desarrollado independientemente 100 o más veces entre los escamados (Blackburn, 1982; Shine, 1985), no es posible hablar de un solo factor que explique su origen y menos aun sabiendo que la viviparidad puede ser ventajosa en más de una situación. Ciertamente es que la idea más aceptada y difundida es la hipótesis del clima frío, la cual cuenta con mayor evidencia empírica. Sin embargo, la viviparidad podría desarrollarse en un lugar con clima frío sólo en las especies con la capacidad de retener huevos o que ovipositan huevos muy frágiles (Shine, 1985). La viviparidad podría entonces estar respondiendo a más de una condición (Shine, 1985).

II. MODIFICACIONES PARA LA VIVIPARIDAD

En reptiles la viviparidad está asociada a varias características morfológicas y fisiológicas, y se presume que dichas características son necesarias para el desarrollo exitoso del embrión en el oviducto (Packard, 1977; Guillette, 1993). Diversos autores han propuesto que tales características fueron adquiridas a través de una secuencia de eventos que ocurrieron durante la transición de la oviparidad a la viviparidad (Tinkle y Gibbons, 1977; Guillette, 1993; Blackburn, 1995; Mathies y Andrews, 2000).

La retención intrauterina, que se ha propuesto constituye un primer paso en la evolución de la viviparidad, se ha atribuido a la inhibición de la oviposición a través de la prolongación de la vida funcional del cuerpo lúteo, cuya degradación es impedida a través de factores maternos que inhabilitan la síntesis de hormonas luteolíticas (Guillette, 1989).

El cuerpo lúteo se deriva de las células de la teca y la granulosa de un folículo post-ovulatorio (Xavier, 1987). Esta estructura produce hormonas esteroides, principalmente progesterona (Guillette, 1989). Algunas de las posibles funciones de la progesterona en escamados son la inhibición del desarrollo folicular, de la ovulación, de la vitelogénesis (Callard *et al.*, 1972 a, b, 1992; Callard y Doolittle, 1973; Yaron y Widzer, 1978), y de la síntesis de prostaglandinas como

la arginina vasotocina que estimula el parto o la oviposición (Jones y Guillette, 1982; Cree y Guillette, 1991; Guillette et al., 1992; Ferguson y Bradshaw, 1992). Así la permanencia del embrión o del huevo en el útero dependería de la presencia un cuerpo lúteo funcional y de los niveles elevados de progesterona. En las hembras de especies vivíparas el cuerpo lúteo persiste durante toda la gestación (Fox, 1977; Saidapur, 1982). En contraste, en escamados ovíparos el cuerpo lúteo es efímero (Guillette, 1989).

Un segundo paso en la evolución de la viviparidad estaría caracterizado por la adquisición de la capacidad de avance en el desarrollo embrionario intrauterino más allá del estadio normal a la oviposición. Esta condición involucra una serie de modificaciones en la porción del oviducto que sostiene al embrión durante el desarrollo y que es responsable del intercambio gaseoso entre la madre y el embrión y de la provisión extravitelina de nutrimentos (Packard, 1977; Guillette, 1993). Algunas modificaciones en el útero asociadas a la viviparidad son la reducción en el número de glándulas del cascarón, aumento en la vascularización del oviducto y aparición de la capacidad de reabsorber embriones abortivos (Blackburn, 2003). Otros cambios para la viviparidad ocurren a nivel del embrión, por ejemplo el desarrollo de una mayor afinidad al oxígeno de la sangre fetal que a la materna (Grigg y Harlow, 1981; Birchard *et al.*, 1984; Ingermann, 1992).

Algunos autores como Guillette (1993) consideran que la duración del período de retención intrauterino de los huevos y el estadio de desarrollo embrionario a la oviposición están negativamente correlacionados con el grosor del cascarón. Esta idea está apoyada en comparaciones entre especies ovíparas y vivíparas. Muchas especies de escamados vivíparos conservan la membrana del cascarón, aunque no está calcificada y es más delgada (menos de 10 μ m) que las de las especies ovíparas (Hoffman, 1970; Guillette y Jones, 1985).

Un cascarón grueso podría limitar de manera importante el intercambio gaseoso materno fetal y esto es incompatible con el desarrollo embrionario normal en especies vivíparas, especialmente durante los últimos estadios de desarrollo, en los cuales la demanda de oxígeno se incrementa dramáticamente (Birchard *et al.*, 1984; Beuchat y Vleck, 1990; DeMarco y Guillette, 1992). Aun más, Guillette (1993) propuso que la reducción del grosor del cascarón del huevo podría además acelerar la difusión de señales químicas del embrión hacia los tejidos maternos y esto permitiría un incremento en el período de retención intrauterina.

Según Blackburn (2000) las características anatómicas y fisiológicas de las formas vivíparas no pueden ser asumidas como adaptaciones para la viviparidad, tales características podrían preceder o ser posteriores al origen de la viviparidad e incluso podrían no estar relacionadas con el patrón reproductivo. Para reconocer

una adaptación para la viviparidad puede recurrirse al siguiente criterio (Blackburn, 2000):

1. Tuvo que haberse originado durante o tras el origen de la viviparidad.
2. Debería estar funcionalmente ligada a la viviparidad.
3. Debería ser adaptativa en el contexto de la reproducción vivípara.
4. Debería haber evolucionado en múltiples linajes vivíparos.

III. MODELOS DE EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD.

El estudio de la evolución de la viviparidad se abordó inicialmente a través de comparaciones entre las formas vivíparas y las ovíparas típicas. Sin embargo, éstas formas representan extremos de una secuencia evolutiva, por lo cual la utilidad de esta aproximación para elucidar la secuencia y el tiempo en el que se dio la modificación del modo reproductor es limitada (Andrews y Mathies, 2000). Un enfoque relativamente nuevo que provee mejor evidencia acerca de este proceso evolutivo es el estudio de los taxa cercanamente relacionados que difieren en el modo reproductor (Andrews y Mathies, 2000). El objetivo en este caso es la identificación de fenoclinas que representen la secuencia histórica del proceso (Blackburn, 2000). Este tipo de estudios ubican a la evolución de la viviparidad dentro de un escenario gradualista (Andrews y Mathies, 2000).

Tradicionalmente se considera que entre los escamados la viviparidad se originó a partir de la oviparidad de modo gradual, lento y acumulativo (Blackburn, 1995). El escenario gradualista para la evolución de la viviparidad implica un incremento paulatino en la proporción del desarrollo embrionario que ocurre *in utero*. En la condición plesiomórfica los huevos son ovipositados poco después de la fertilización y el depósito del cascarón y la albúmina; posteriormente la proporción del período de desarrollo durante el cual los huevos residen en el útero se incrementa a lo largo del tiempo evolutivo y la duración del desarrollo post-oviposición decrece proporcionalmente (Blackburn, *op. cit.*). Así, evolutivamente, los huevos deberían ser puestos progresivamente en estadios de desarrollo más tardíos y la viviparidad representaría la culminación de esta tendencia. Paralela o posteriormente ocurre una reducción en el grosor del cascarón, permitiendo una asociación más cercana del embrión con los tejidos maternos. Tal cambio facilitaría el intercambio de gases y la obtención de agua (Weekes, 1935; Angelini y Ghiara, 1991 en Blackburn, 1994).

Pero, si la viviparidad no se desarrolló de acuerdo al modelo gradualista, podría haberse originado vía saltacionismo o equilibrio puntuado (Blackburn, 1995). El modelo saltacionista se refiere a un cambio evolutivo rápido que pasa por alto intermediarios fenotípicos en la transformación entre un estado de carácter ancestral y uno derivado (Blackburn, 1995, 1998). De acuerdo a la explicación saltacionista, en una especie ancestral con oviparidad típica, las hembras con

capacidad de retener los huevos en el oviducto por períodos largos podrían parir crías totalmente desarrolladas, omitiéndose así los intermedios evolutivos (Blackburn, 1995, 1998). Por lo tanto, la viviparidad se originaría directamente de la oviparidad típica por cambio saltacional (macromutación; Blackburn, 1995, 1998).

El planteamiento del modelo de Equilibrio Puntuado para la evolución de la viviparidad se refiere a un cambio poblacional transgeneracional, que ocurre relativamente rápido intercalado con períodos de estasis evolutiva (Blackburn, 1995). Según este modelo, la oviparidad típica y la viviparidad son regiones de estasis evolutiva y los ovíparos que retienen los huevos hasta estadios avanzados son intermedios entre ellas. El patrón intermedio tiende a desaparecer si la selección actúa en su contra, entonces la oviparidad y la viviparidad serían relativamente estables y las formas intermedias efímeras.

El escenario para la evolución de la viviparidad no puede ser probado directamente, pero puede ser evaluado a través de predicciones que se derivan de los modelos (Blackburn, 1995). Una predicción importante del modelo gradual de la evolución de la viviparidad es que clados que contienen formas ovíparas y vivíparas deberían contener especies que representen estados primitivos, intermedios y avanzados (Blackburn, 1992). Las clinas de variación fenotípica podrían ser invocadas para apoyar el modelo de la evolución gradualista de la viviparidad, sin embargo, las clinas que se han observado no representan a un solo

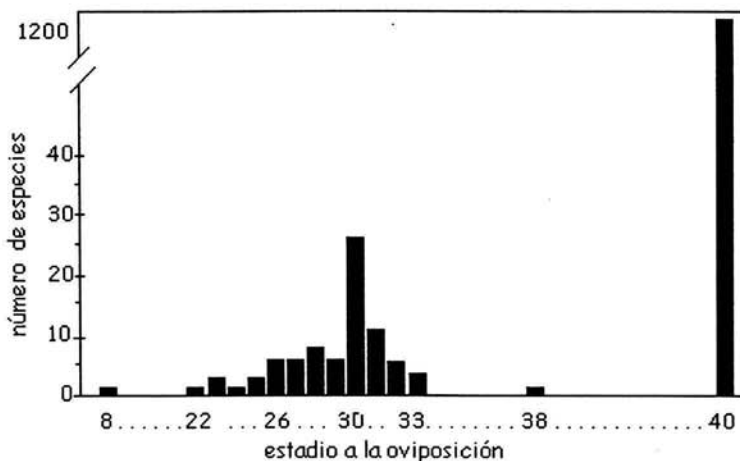


Figura 1. Estadios embrionarios a la oviposición de varias especies de escamados.

Tomado de Blackburn (1995).

linaje sino a varios (Blackburn, 1992). Por otro lado, la representación gráfica de los estadios embrionarios a la oviposición de varias especies de escamados no sustenta un proceso continuo ya que éstos se distribuyen bimodalmente (Fig 1). La mayoría de las especies ovipositan entre los estadios 25 y 33 o retienen los huevos hasta el término del desarrollo y paren una cría (estadio 40).

Si la viviparidad fue originada por saltación, el paso de la oviparidad a la viviparidad debería implicar pocos cambios. Entonces, las formas ovíparas y vivíparas cercanamente relacionadas serían fenotípicamente similares (Blackburn, 1995). Así por ejemplo, *Sceloporus bicanthalis* es una especie vivípara muy similar (morfológica, cariológica, aloenzimática y ecológicamente) a *S. aeneus*, ovípara,

tanto que hasta hace poco se consideraban subespecies de una misma especie (Guillette, 1980).

Además, de la teoría saltacionista deriva la predicción de que las especies cercanamente relacionadas a las formas vivíparas no deberían ovipositar huevos en estadios de desarrollo inusualmente avanzados (Blackburn, 1995). La existencia de intermedios descartaría del todo esta hipótesis. Sin embargo la ausencia de intermedios no provee de evidencia definitiva que permita aceptar el modelo saltacionista, pues no es posible probar que dichos intermedios nunca existieron (Qualls *et al.*, 1997). Contrario a esa predicción, existen algunas formas ovíparas que presentan grados de desarrollo en el oviducto inusualmente altos. Una última predicción sería que la viviparidad facultativa sería la precursora de la viviparidad obligada (Blackburn, 1995).

Según el modelo del equilibrio puntuado para la viviparidad, los estadios a la oviposición se distribuirían bimodalmente y el patrón intermedio en especies existentes debería ser muy raro. Y, por último, así como en la teoría saltacionista, los congéneres vivíparos y ovíparos serían fenotípicamente parecidos (Blackburn, 1995). El modelo del equilibrio puntuado para la viviparidad ha recibido críticas severas, una de ellas se desprende del contexto en el que fue planteado originalmente el concepto. El modelo de equilibrio puntuado fue propuesto inicialmente para explicar patrones en el registro fósil y no es directamente

aplicable a datos no paleontológicos (Qualls *et al.*, 1997). Pero Blackburn (1998) argumenta que es posible utilizar el término en especies existentes, ya que se refiere a patrones de evolución y cambio, más que a la sola explicación de descubrimientos paleontológicos.

Por otro lado, este modelo no constituye una alternativa al gradualismo en general, sino sólo al gradualismo filético (Qualls *et al.*, 1997). El gradualismo filético requiere de una serie continua de evidencia paleontológica, para mostrar una línea evolutiva lenta, continua y unidireccional, pero usualmente, no es posible observar esto, pues suele estar incompleto, esto podría explicarse a través de la combinación de los conceptos de estasis evolutiva y especiación alopátrica (Eldredge y Gould, 1972). Si tenemos dos poblaciones aisladas en áreas diferentes, en una podríamos tener poco cambio en un período largo de tiempo, mientras que en la otra población el cambio podría ser sustancial en el mismo período. La segunda población se expande y desplaza al ancestro o al taxón hermano, entonces el registro fósil mostraría un período de estasis seguido por una transición instantánea (Equilibrio puntuado), aun cuando ésta haya ocurrido a través de un proceso gradualista.

IV. FILOGENIA Y EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD EN EL GÉNERO *Sceloporus*.

De acuerdo con Köhler y Heimes (2002) el género *Sceloporus* es uno de los más diversos de reptiles de Norteamérica, con aproximadamente 85 especies reconocidas. Se distribuye desde el sureste de Canadá hasta Panamá, siendo más diverso en el suroeste de EUA y en México. Se encuentran entre los vertebrados más conspicuos y abundantes en la mayoría de las áreas que habitan.

Smith (1939) propuso que en el género *Sceloporus* habían ocurrido dos grandes radiaciones, por lo cual las especies estaban repartidas en dos grupos: lagartijas de escamas grandes y lagartijas de escamas pequeñas. Sin embargo, Weins y Reeder (1997) realizaron un análisis filogenético (Máxima Parsimonia), usando caracteres morfológicos, cariológicos y moleculares, para esclarecer las relaciones evolutivas entre las especies del género *Sceloporus*. Dicho análisis no sostiene la hipótesis de Smith, ya que el grupo de las lagartijas de escamas pequeñas resulta ser parafilético, pues algunas de estas especies quedaron anidadas entre las lagartijas de escamas grandes.

Igualmente se demostró que algunos grupos que habían sido reconocidos por Smith (1939) no eran monofiléticos (*spinosus*, *siniferus* y *variabilis*), por lo que fueron reestructurados. El grupo *spinosus* reconocido anteriormente fue fraccionado en los siguientes grupos: *clarkii*, que contiene a *Sceloporus clarkii* y

Sceloporus melanorhinus; *S. magister*, compuesto por los complejos *S. magister* y *S. orcutti*; *S. spinosus*, con *S. spinosus* y *S. horridus* y los tres grupos monotípicos *S. edwardtaylori*, *S. lundelli* y *S. olivaceus*. Sin embargo, Smith (2000), analiza el grupo *S. formosus* y encuentra que *S. lundelli* pertenece a éste.

Por otro lado el género *Sator*, antes considerado grupo hermano del género *Sceloporus*, quedó fuertemente anidado dentro de éste. *Sator* es colocado en la sinonimia de *Sceloporus* y las especies que lo componían constituyen entonces el grupo *angustus* (Wiens y Reeder, 1997). Estos resultados se ven apoyados por un trabajo posterior realizado con secuencias de genes mitocondriales y nucleares, cromosomas, isoenzimas y caracteres morfológicos. Sin embargo, la posición de los clados basales del género difiere en algunos aspectos (Flores-Villela et al., 2000).

Con base en la hipótesis de filogenia de Wiens y Reeder (1997) la viviparidad ocurre en 5 grupos del género *Sceloporus* (Méndez de la Cruz et. al., 1998). Este modo reproductor está aparentemente fijo en los grupos *S. formosus*, *S. grammicus*, *S. torquatus* y *S. megalepidurus*, mientras que el grupo *S. scalaris* contiene especies vivíparas y ovíparas (Méndez de la Cruz et. al., 1998). Aparentemente la viviparidad se originó cuatro veces en el género: una en el ancestro del grupo *S. formosus*, otra en el ancestro de *S. grammicus*, *S. megalepidurus* y *S. torquatus* y dos veces en el grupo de *S. scalaris* (Méndez-de la Cruz et al., 1998). El grupo *S. scalaris* es el único que tiene especies ovíparas y vivíparas, lo cual sugiere que la

viviparidad es de origen reciente en este grupo (Benabib *et al.*, 1997). Las especies vivíparas del grupo *S. scalaris* son *S. bicanthalis* y *S. goldmani* (Mink y Sites, 1996) y las ovíparas son *S. subniger* (Poglayen y Smith, 1958), *S. aeneus*, *S. channeyi* (Mink y Sites, 1996) y *S. scalaris*.

En vista de que el aumento sucesivo del estadio a la oviposición se considera parte de la transición a la viviparidad, el estudio de los estadios embrionarios a la oviposición y la evaluación de la capacidad de retención intrauterina de los huevos y de sus consecuencias sobre el desarrollo embrionario intrauterino (avance embrionario, detención del desarrollo o muerte embrionaria intrauterina entre otros) provee de datos que nos permiten reconstruir el escenario en el que apareció la viviparidad (Andrews y Mathies, 2000). En el género *Sceloporus* se han realizado estudios de retención embrionaria en especies de los grupos *S. scalaris*, *S. undulatus*, *S. grammicus* (Andrews y Mathies, 2000), y *S. spinosus* (Calderón, comunicación personal). Sin embargo, aún se desconoce el comportamiento de la mayoría de las especies ovíparas del género respecto a esta característica.

En el contexto de la evolución gradual de la viviparidad esperaríamos que algunas especies del género *Sceloporus* ovipositaran normalmente en estadios embrionarios más avanzados que en otras y que tal característica estuviera relacionada con su filogenia. Así, las especies ovíparas cercanas filogenéticamente

a las vivíparas presentarían estadios de desarrollo *in utero* más avanzados que las más alejadas.

Además de la tendencia filogenética en el estadio a la oviposición podríamos observar diferencias entre especies en el grosor del cascarón. El grosor del cascarón de las especies más relacionadas filogenéticamente a las especies vivíparas sería más delgado que en las que son más alejadas. Si este fuera el caso, el grosor del cascarón se consideraría una condición para la viviparidad. Si no fuera así, el grosor del cascarón podría no estar relacionado a la evolución de la viviparidad y estar determinado simplemente por el tamaño del huevo.

El presente trabajo tiene como objetivo reunir información bibliográfica y datos obtenidos de hembras en cautiverio acerca del estadio normal a la oviposición y de la capacidad de retención y sus consecuencias en diversas especies del género *Sceloporus*, así como el análisis de la estructura y grosor del cascarón y la evaluación de dichos datos bajo el enfoque filogenético de la evolución de la viviparidad en el género.

2. OBJETIVOS

I. OBJETIVO GENERAL

- Reconstruir la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus* a través de la evaluación de los estadios embrionarios al tiempo normal de la oviposición y tras un período de retención y del grosor del cascarón.

II. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar los estadios embrionarios normales a la oviposición de por lo menos una especie de cada grupo ovíparo del género *Sceloporus*.
- Reconocer la capacidad de retención y avance embrionario intrauterino más allá de los estadios normales a la oviposición en diversas especies del género *Sceloporus*.
- Inferir si existe una tendencia filogenética en la capacidad de mantener la embriogénesis hasta estadios avanzados en el género *Sceloporus*.
- Reconocer el o los clados en los que se presenta la capacidad de mantener la embriogénesis hasta estadios avanzados.
- Proponer hipótesis de reconstrucción de la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus* tomando en cuenta la capacidad de retención y avance embrionario en el oviducto en las especies ovíparas del género.

- Describir la estructura de los cascarones de los huevos de diversas especies del género *Sceloporus*.
- Establecer la relación entre el grosor del cascarón y el tamaño del huevo
- Evaluar la relación del grosor del cascarón con la evolución de la viviparidad.

3. MÉTODO

I. ESTADIO NORMAL A LA OVIPOSICIÓN.

Con el fin de determinar el estadio normal a la oviposición, se colectaron hembras grávidas de varias especies del género *Sceloporus*, entre los meses de abril y julio de 2002, procurando que estuvieran representados todos los clados del género (Tabla 1). Las hembras colectadas fueron mantenidas en cautiverio hasta la oviposición. Se les proporcionó un sustrato húmedo, agua *ad libitum* y comida cada tercer día. Los terrarios fueron inspeccionados diariamente (2 - 3 veces al día) para detectar lo más pronto posible las oviposiciones. Los huevos fueron pesados con 0.1 mg de precisión y medidos con un vernier digital con 0.01 mm de precisión (diámetro menor y mayor). Después de esto fueron abiertos separando el cascarón en dos polos (embrionario y aboembrionario). Los embriones fueron separados del vitelo y se determinó el estadio embrionario utilizando la tabla de desarrollo propuesta por Dufaure y Hubert (1961).

II. RETENCIÓN Y AVANCE EMBRIONARIO

Con el fin de evaluar la respuesta al estrés hídrico de las hembras grávidas de *S. variabilis* y *S. cozumelae* del grupo *S. variabilis*, *S. utiformis*, *S. gadoviae* y *S. orcutti*, se colocaron algunos ejemplares de estas especies en terrarios cuyos

sustratos estaban secos (estrés hídrico). Se les proveyó de agua para beber a través de aspersores.

Además se realizó una búsqueda de datos bibliográficos acerca del estadio embrionario al tiempo normal de la oviposición, capacidad de retención y avance embrionario en el útero, grosor y estructura del cascarón de otras especies del género.

Tabla 1. Ejemplares mantenidos en cautiverio utilizados en el estudio.

Especie	Grupo	Localidad	Número de hembras
<i>S. cozumelae</i>	<i>S. variabilis</i>	Celestún, Yucatán	9
<i>S. variabilis</i>	<i>S. variabilis</i>	Copalita, Oaxaca	5
		Zongolica, Veracruz	1
<i>S. utiformis</i>	<i>S. utiformis</i>	Chamela, Jalisco	12
<i>S. jalapae</i>	<i>S. jalapae</i>	Zapotitlán, Puebla	3
<i>S. gadoviae</i>	<i>S. gadoviae</i>	Zapotitlán, Puebla	2
		Huautla, Morelos	1
<i>S. orcutti</i>	<i>S. magister</i>	Loreto, BCS	1
<i>S. melanorhinus</i>	<i>S. clarkii</i>	Chamela, Jalisco	7
		Plan de Lima, Guerrero	2
<i>S. edwardtaylori</i>	<i>S. edwardtaylori</i>	Mixtequilla, Oaxaca	1

III. RECONSTRUCCIÓN DE ESTADOS ANCESTRALES

Para evaluar el modelo de la evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus*, se realizó el mapeo y reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención y avance embrionarios y del modo de paridad a través de métodos de parsimonia (MacClade 4.0, Maddison y Maddison, 2000) utilizando la hipótesis de filogenia generada por Wiens y Reeder (1997). El género *Urosaurus* es el clado hermano del género *Sceloporus*, por lo que fue incluido en el análisis (Flores *et al.*, 2000)).

El programa MacClade 4.0 se basa en el principio de parsimonia para la reconstrucción de estados ancestrales. Además de los supuestos que asume este método, permite emplear distintos tipos de cambio entre estados de carácter, que son especificaciones del peso que se dará a los cambios entre estados de carácter y son denominados *Tipos de Transformación* (Maddison y Maddison, 2000). MacClade permite el uso de cinco tipos de transformación: *Ordenado*, *No ordenado*, *Irreversible*, *de Dollo* y *Estratigráfico*. El tipo de transformación *Estratigráfico* es usado en estudios paleontológicos para estimar la edad de los ancestros basándose en la noción de parsimonia estratigráfica, por lo cual no es adecuado para el presente estudio. El tipo de transformación *No ordenado* cuenta como un solo paso el cambio de cualquier estado de carácter a otro, mientras que el tipo de cambio *Ordenado* cuenta el número de pasos computando el número de estados intermedios entre dos estados de carácter (Maddison y Maddison, 2000). Si los caracteres son

considerados como irreversibles, el número de pasos se cuenta como el número de estados intermedios entre dos estados de carácter, con la restricción de que se permiten múltiples ganancias pero no múltiples pérdidas (Maddison y Maddison, 2000). Por último, el tipo de transformación de *Dollo* cuenta el número de pasos como el número de estados intermedios entre dos estados de carácter, sin embargo, el incremento en el estado de carácter puede ocurrir sólo una vez (Maddison y Maddison, 2000).

IV. CASCARONES

El polo embrionario del cascarón se procesó (deshidratación y descalcificación) para su observación al Microscopio Electrónico de Barrido. Se realizaron fotografías del corte transversal y de la capa inorgánica de los cascarones de los huevos de todas las especies incluidas en este estudio. Las descripciones y medidas fueron realizadas sobre las fotografías. El grosor del cascarón se obtuvo de los polos embrionarios del cascarón de un huevo de tres ejemplares de cada especie. Los datos fueron analizados usando Statistica 6.0. Para comparar el grosor del cascarón de las distintas especies del género se usó una prueba no paramétrica de Kruskal- Wallis. Para establecer la relación entre el grosor del cascarón y el peso del huevo se usó una prueba de regresión múltiple.

4. RESULTADOS

I. ESTADIO NORMAL EN EL MOMENTO DE LA OVIPOSICIÓN

El estadio normal a la oviposición de *S. variabilis*, *S. melanorhinus*, *S. utiformis*, *S. cozumelae*, *S. gadoviae*, *S. jalapae*, y *Urosaurus ornatus* oscila entre los estadios 29 y 31. Algunos embriones presentaron características que correspondían a más de un estadio *sensu* Dufaure y Hubert (1961).

- *Sceloporus melanorhinus*: Las puestas en cautiverio ocurrieron entre el 14 de julio y el 28 de agosto. El tamaño de puesta fue de 7-10. En la mayoría de los embriones obtenidos de estas puestas las hendiduras coriónicas estaban ocluidas y el ojo empezaba a pigmentarse, además todos presentaron una epífisis visible por transparencia y las cinco hendiduras branquiales abiertas; estas características los colocan en estadio 30 (Fig. 2); sin embargo, algunos de los embriones no presentaban todas las características correspondientes a este estadio, en algunos el canal endolinfático aún no se distinguía de la vesícula auditiva, o el grado de diferenciación de los muñones era pobre; debido a estas características algunos embriones fueron considerados en estadio 29-30. Los embriones de una nidada, cuya segunda hendidura estaba cerrada y los muñones estaban aplanados en su parte distal, fueron considerados en estadio 31.

- *Sceloporus utiformis*: Las puestas en cautiverio ocurrieron del 19 de julio al 24 de agosto. El tamaño de nidada registrado fue de 4-6. Dos de las puestas incluían dos huevos infértiles. Los embriones estaban en los estadios 29 a30, ya que a pesar del que la hendidura coriónica estaba ya ocluida, el ojo aun no estaba pigmentado, el canal endolinfático no estaba totalmente diferenciado y en algunos la quinta hendidura branquial estaba cerrada.

- *Sceloporus jalapae*: Las hembras de esta especie ovipositaron el 7 y 8 de julio, entre cinco y seis huevos por nidada. El estadio normal a la oviposición fue 30, sin embargo, por lo menos un individuo de cada nidada presentó características de estadios más avanzados: 31 (diferenciación de los miembros) y 31 (esbozo de hemipenes).

- *Sceloporus gadoviae*: Las hembras de esta especie provenientes de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, ovipositaron entre el 28 de junio y el 2 de julio; el tamaño de la puesta fue de 4-5. Los embriones estaban en estadio 30, excepto algunos cuyos ojos no estaban pigmentados y los canales endolinfáticos no estaba diferenciados (estadio 29-30).

- *Sceloporus variabilis*. Las hembras provenientes de Copalita, Oaxaca, ovipositaron del 2 de julio al 10 de agosto. El tamaño de la camada fue de 3 - 4, los embriones se encontraban en estadio 29 y 29-30, pues la hendidura

coriónica aun no estaba cerrada y el ojo no tenía pigmento, en algunos la hendidura branquial estaba abierta y el canal endolinfático no estaba diferenciado.

- *Sceloporus orcutti*: La única hembra de esta especie ovipositó cinco huevos infértiles el 14 de septiembre, aunque estaba bajo estrés hídrico, al parecer esta condición no estimuló la retención en oviducto de los huevos.
- *Sceloporus edwardtaylori*: Ovipositó siete huevos, el 27 de diciembre. Estaba bajo estrés hídrico. No fue posible determinar el estadio a la oviposición debido a que los huevos fueron hallados deshidratados.
- *Sceloporus cozumelae*. Las puestas ocurrieron del 31 de agosto al 13 de septiembre y se componían de 2-3 huevos. Los embriones estaban en estadio 30 excepto porque el ojo aun no empezaba a pigmentarse.
- *Urosaurus*: Las hembras de *Urosaurus*, ovipositaron del 11 al 21 de julio. El tamaño de la nidada fue de 6-7. Los embriones estaban en estadio 30 ó 29-30, pues en algunos el ojo a pesar de estar pigmentado, aun tenía abierta la hendidura coriónica.

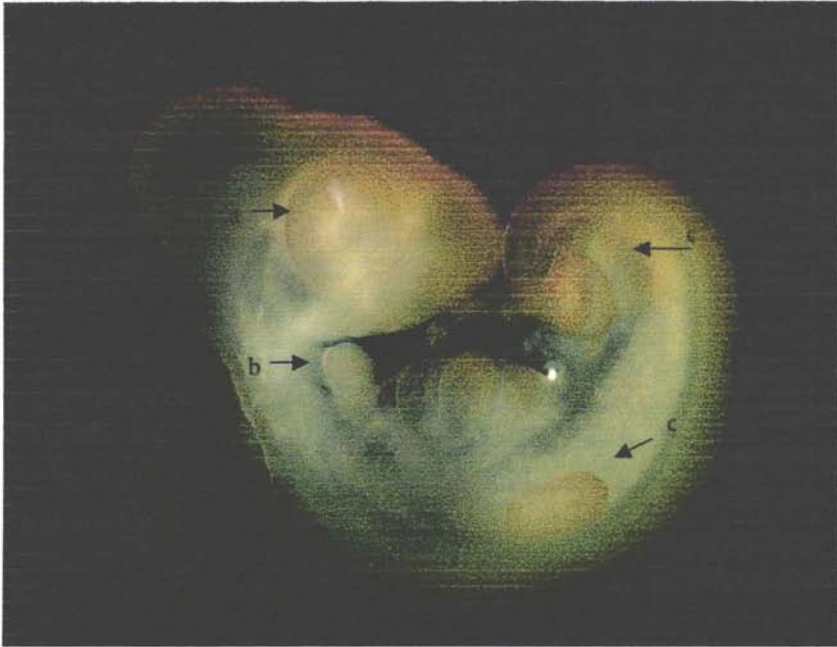


Figura 2. Embrión de *Sceloporus melanorhinus* en estadio 30, a. ojo, b. aberturas branquiales, c. muñones.

II. CAPACIDAD DE RETENCIÓN Y AVANCE EMBRIONARIO

Las hembras de *S. variabilis* son capaces de retener los huevos en el útero y mantener la embriogénesis hasta el estadio 33. Cabe mencionar que no todos los embriones de la misma nidada se encontraban en tal estadio al momento de la oviposición, tres de ellos se encontraban en estadio 31. En el caso de *S. cozumela* los huevos fueron ovipositados en estadio 30 aun en condiciones de estrés hídrico. No fue posible determinar si existió un período de retención debido a que la amplia asincronía de las hembras no permitió establecer el tiempo normal a la oviposición. Pero en caso de que el período de retención haya existido, la capacidad de retención sería muy limitada.

Las hembras de *S. utiformis* ovipositan en condiciones de estrés hídrico en estadio 30 y son capaces de retener la mitad de la nidada durante un período de 15 días aproximadamente; sin embargo, los embriones retenidos no avanzaron en el desarrollo embrionario y murieron antes de ser ovipositados, esto se detectó a través de la disección inmediata de los huevos tras la oviposición, los cuales se hallaban opacos y compactos. *S. gadoviae* puede mantener la embriogénesis hasta el estadio 34. Los datos acerca de la capacidad de retención y avance embrionario intrauterino que presentan las hembras de diversas especies del género *Sceloporus* se resumen en la tabla 2.

Tabla 2. Estadio normal a la oviposición y estadio a la oviposición tras un período de retención. X. No existen datos.

Sombreado: Grupos y especies vivíparos.

Grupo	Especie	Estadio normal	Estadio tras retención	Fuente
<i>S. variabilis</i>	<i>S. variabilis</i>	29-30	33	
	<i>S. cozumelae</i>	30	30	
<i>S. angustus</i>	X	X	X	
<i>S. siniferus</i>	X	X	X	
<i>S. utiformis</i>	<i>S. utiformis</i>	29-30	30	
<i>S. maculosus</i>	X	X	X	
<i>S. gadoviae</i>	<i>S. gadoviae</i>	29-30	34	
<i>S. jalapae</i>	<i>S. jalapae</i>			
<i>S. pyrocephalus</i>	X	X	X	
<i>S. graciosus</i>	<i>S. graciosus</i>	30		Shine, 1983
	<i>S. graciosus</i>	30	No retienen	
<i>S. scalaris</i>	<i>S. scalaris</i>	31-33.5	39.5	Mathies y Andrews, 1996
		35.5-37.5		Mathies y Andrews, 1996
	<i>S. aeneus</i>	28-31	36	Guillette y Góngora, 1986 en Blackburn, 1995
	<i>S. bicantalis</i>	40		
<i>S. megalepidurus</i>		40		
<i>S. grammicus</i>		40		
<i>S. torquatus</i>		40		

Grupo	Especie	Estadio normal	Estadio tras retención	Fuente
<i>S. undulatus</i>	<i>S. undulatus</i>	28-32		Sexton y Marion, 1974
	<i>S. woodi</i>	24-29		DeMarco, 1992; Andrews y Rose, 1994
	<i>S. virgatus</i>	30	35	DeMarco, 1992
	<i>S. occidentalis</i>	28-30	No retienen	
<i>S. olivaceus</i>	X	X	X	
<i>S. spinosus</i>	<i>S. spinosus</i>	30-30.5	31.5-35	Calderón, comunicación personal
	<i>S. horridus</i>	29-30.5	32.5-35	Calderón, comunicación personal
<i>S. formosus</i>		40		
<i>S. edwardtaylori</i>	X	X	X	
<i>S. magister</i>	<i>S. orcutti</i>	≥30		Stebbins, 1954
<i>S. clarkii</i>	<i>S. clarkii</i>	>30		Kauffeld, 1943
	<i>S. clarkii</i>		Retiene, no avanza	Andrews y Mathies, 2000
	<i>S. melanorrhinus</i>	29-30-31	Retiene, no avanza	Calderón, comunicación personal

III. RECONSTRUCCIÓN DE LA EVOLUCIÓN DE LA CAPACIDAD DE RETENCIÓN.

La reconstrucción de la evolución de la capacidad de retención con MacClade 4.0, utilizando el modo de cambio *Ordenado* o *No ordenado* resultó en una hipótesis en la que la capacidad de retención intrauterina más allá del tiempo normal a la oviposición aparece como ancestral en el género *Sceloporus* (Fig. 3).

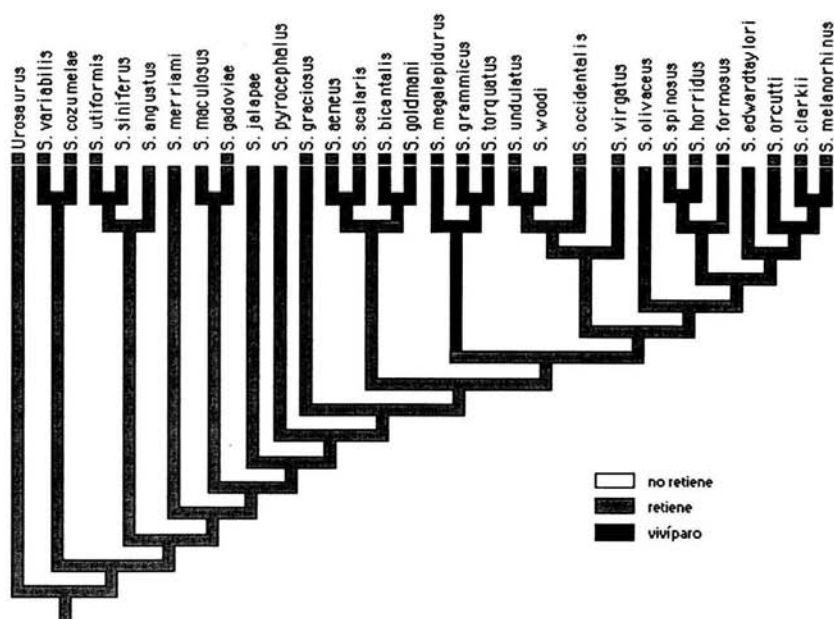


Figura 3. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*.

IV. RECONSTRUCCIÓN DE LA EVOLUCIÓN DE LA CAPACIDAD DE AVANCE

EMBRIONARIO.

Utilizando el tipo de cambio *Ordenado* la capacidad de avance embrionario está presente en el ancestro del clado que contiene a las especies vivíparas, sin embargo, también está presente en los grupos ovíparos *S. gadoviae* y *S. variabilis* (Fig. 4).

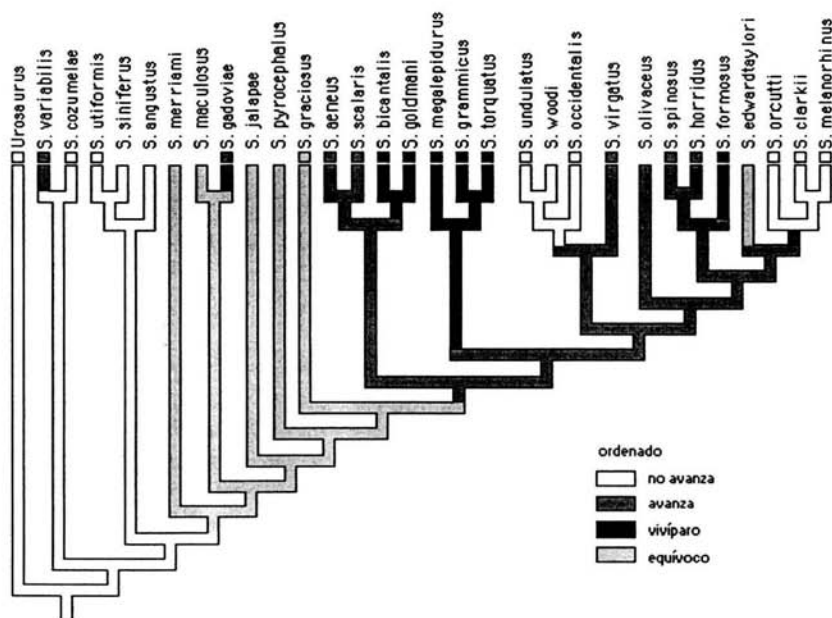


Figura 4. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de avance del desarrollo embrionario en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *Ordenado*.

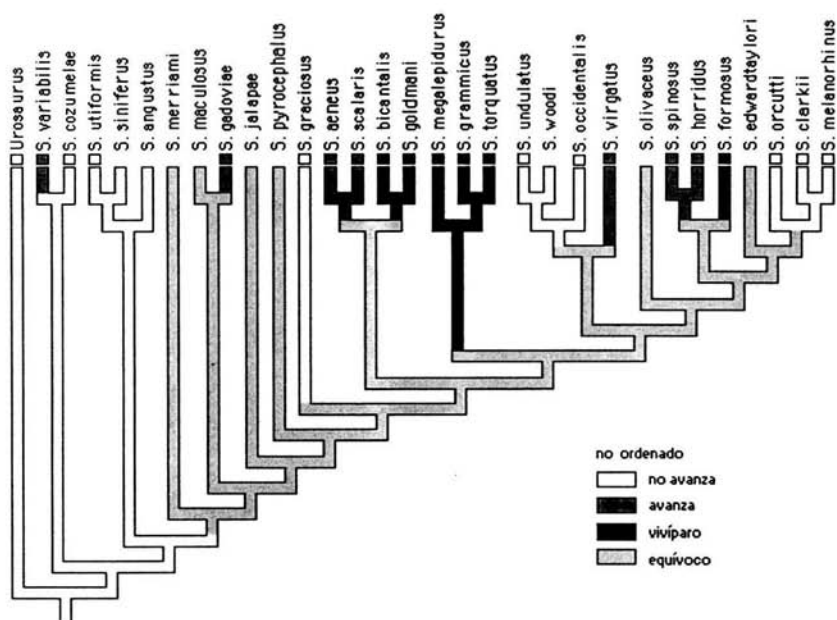


Figura 5. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de avance embrionario en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *No Ordenado*.

Sin embargo, si utilizamos el tipo de transformación *No ordenado* obtenemos una hipótesis de reconstrucción en la cual la capacidad de avanzar en el desarrollo embrionario en el útero más allá del estadio normal a la oviposición no siempre se halla asociada a la viviparidad (Fig. 5).

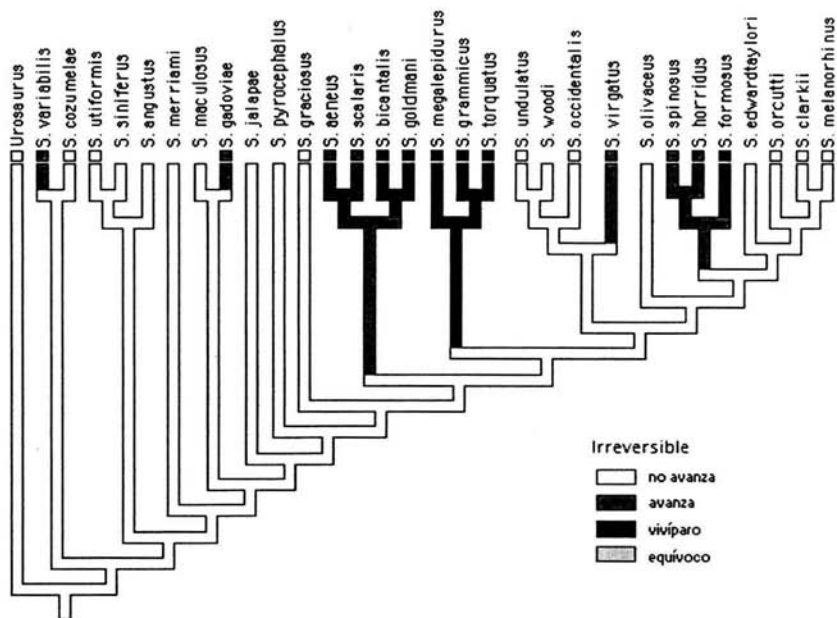


Figura 6. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *Irreversible*.

También fueron utilizados en la reconstrucción de la evolución de la capacidad de avance embrionario en el útero los tipos de transformación *Irreversible* y de *Dollo*. El primero arroja una hipótesis en la cual la capacidad de avance embrionario intrauterino y la viviparidad aparecen múltiples veces de manera independiente en cada clado que presente alguno de estos estados de carácter (Fig. 6), mientras que usando el tipo de transformación que se basa en la *Ley de Dollo* hallamos la propuesta de evolución única de la viviparidad en el

género y la pérdida de dicho modo de paridad en las especies ovíparas del grupo *S. scalaris*, *S. undulatus*, *S. spinosus*, y en el clado que contiene a *S. edwardtaylori*, *magister* y *clarkii* (Fig. 7).

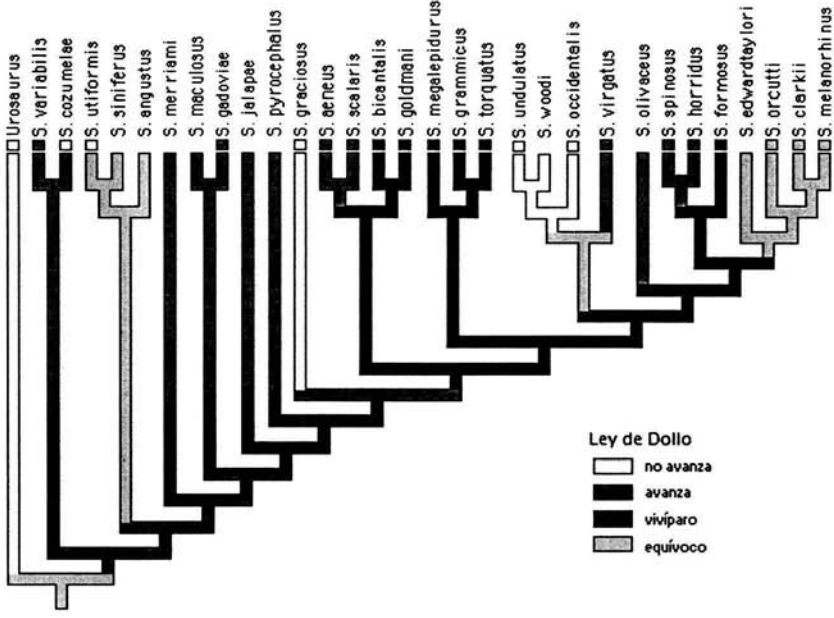


Figura 7. Reconstrucción de estados ancestrales de la capacidad de retención embrionaria en el útero y modo de paridad en el género *Sceloporus*. Tipo de transformación *de Dollo*.

V. ESTRUCTURA Y GROSOR DEL CASCARON

La estructura del cascarón de los huevos de *S. variabilis*, *S. melanorhinus*, *S. orcutti*, *S. utiformis*, *S. cozumelae*, *S. gadoviae*, *S. jalapae* y *Urosaurus ornatus* es similar a la de otros escamados. Los cascarones de los huevos de estas especies presentan tres capas de fibras; la exterior, que es la que está en contacto con los depósitos de calcio, está formada por fibras delgadas en un tejido compacto. La media y la interna se componen de fibras gruesas, estas capas son transversales entre sí y para con la exterior (Fig. 8a). En los cortes transversales de los cascarones de los huevos de *S. edwardtaylori* se distinguen tres zonas por la orientación de las fibras; a diferencia de los cascarones de otras especies, todas las zonas presentan fibras delgadas (Fig. 9b). La capa inorgánica del cascarón se presenta en formas diversas, sin embargo, la forma de deposición del calcio no es característica de cada especie, sino que puede variar ampliamente entre ellas, y de hecho puede presentarse más de una forma de deposición en un solo cascarón (Fig. 9a y Fig. 10). El calcio puede presentarse en forma de cristales amorfos (Fig. 8a), esferas (Fig. 10b), o formando una matriz compacta o porosa (Fig. 9a). Es importante mencionar que la única especie de las estudiadas en el presente trabajo cuyos cascarones tienen cutícula orgánica sobre los cristales de calcio es *S. melanorhinus* (Fig. 8).

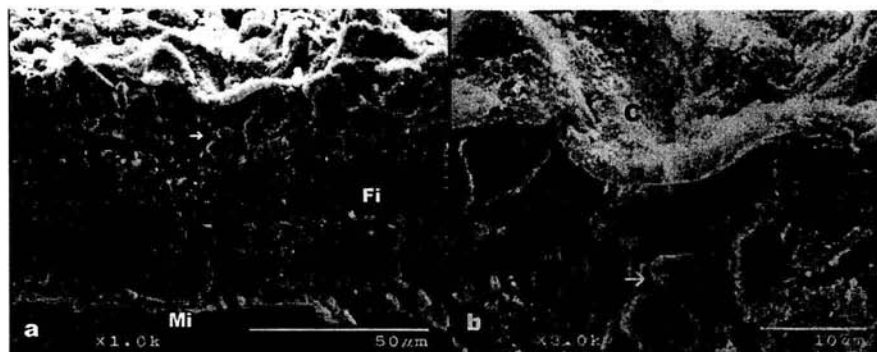


Figura 8. a) Corte transversal y b) acercamiento de cutícula (c) de *Sceloporus melanorhinus*.



Figura 9. a) Depósito de calcio del cascarón de *S. utiformis*. b) corte transversal de cascarón de *S. edwardtaylori*.

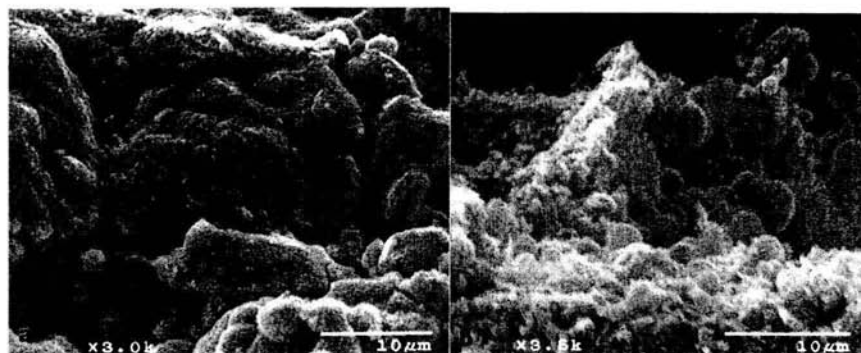


Figura 10. Formas de agregación del calcio en cascarones de *S. gadoviae*.

El grosor del cascarón difiere de manera significativa entre las especies (Kruskal- Wallis, $H_{14,36} = 30.61$, $P < 0.01$). El grosor varió de 18.94 μm a 78.25 (Tabla 3). Se observó una relación positiva entre el peso del huevo y el grosor del cascarón ($R^2 = 0.31$, $p = 0.0002$, $F_{1,34} = 16.89$) (Fig. 11).

Tabla 3. Grosor del cascarón en varias especies del género *Sceloporus*.

Especie	Grosor en μm	Fuente
<i>S. gadoviae</i>	20.29	Este estudio
	36.91	
<i>S. edwardtaylori</i>	66.36	Este estudio
	59.7	
	52.46	
<i>S. jalapae</i>	29.72	Este estudio
	38.61	
<i>S. variabilis</i>	34.98	Este estudio
	42.12	
	43.15	
<i>Urosaurus bicarinatus</i>	41.75	Este estudio
	45.37	
	44.19	
<i>S. utiformis</i>	36.06	Este estudio
	48.07	
	30.32	
<i>S. melanorhinus</i>	54.56	Este estudio
	55.07	
	54.89	
<i>S. orcutti</i>	36.63	Este estudio
	41.58	
	46.125	
<i>S. cozumelae</i>	45.46	Este estudio
	43.56	
	29.75	
<i>S. undulatus</i>	86.29	Mathies y Andrews, 2000
<i>S. consobrinus</i>	35.61	Mathies y Andrews, 2000
<i>S. virgatus</i>	31.92	Mathies y Andrews, 2000
<i>S. scalaris</i>	26.6	Mathies y Andrews, 2000

<i>S. clarkii</i>	57.96	Mathies y Andrews, 2000
<i>Urosaurus ornatus</i>	18.94	Mathies y Andrews, 2000
<i>S. spinosus</i>	53.31	Calderón, comunicación personal
	76.84	
	78.25	
	61.84	
<i>S. horridus</i>	67.58	Calderón, comunicación personal
	56.59	
	83.23	
	67.98	
	82.72	
	77.27	
	73.28	

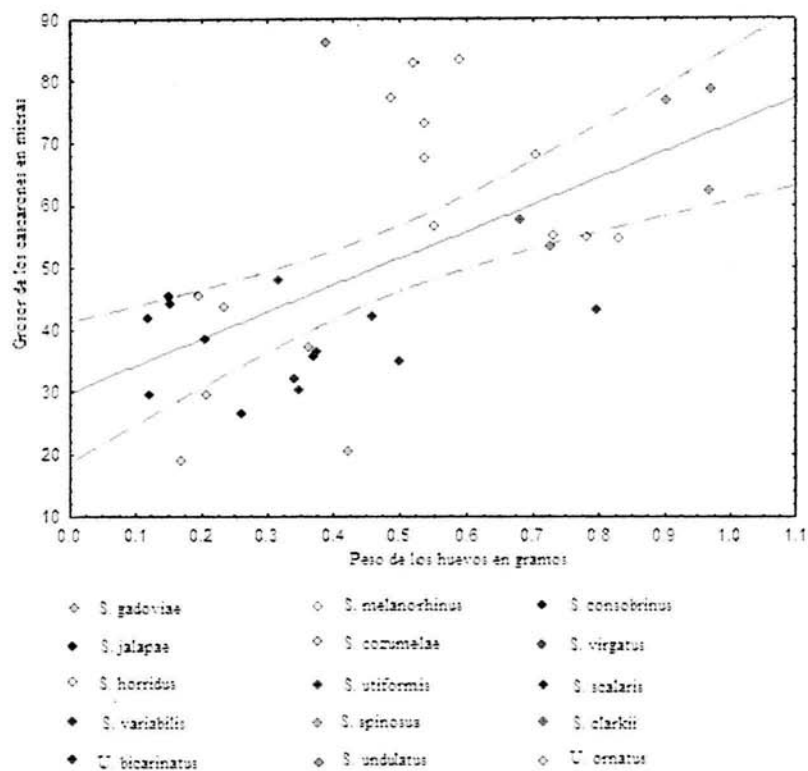


Figura 11. Relación del grosor del cascarón y el peso de los huevos. Los colores identifican la especie de la que provienen los datos.

5. DISCUSIÓN

I. ESTADIO NORMAL EN EL MOMENTO DE LA OVIPOSICIÓN

Los estadios normales en el momento de la oviposición (estadios 29 a 31) que presentaron las hembras de las especies incluidas en este estudio (*S. variabilis*, *S. melanorhinus*, *S. utiformis*, *S. cozumelae*, *S. gadoviae*, *S. jalape*, y *Urosaurus bicarinatus*) entran dentro del intervalo en el que ovipositan la mayoría de los Squamata: estadios 26 y 30 (Mathies y Andrews, 2000). El hecho de que las oviposiciones ocurran más frecuentemente dentro de un determinado intervalo indica que tuvo que haber ocurrido *in utero* una cantidad mínima del desarrollo (Mathies y Andrews, 1999).

Se ha propuesto que el tiempo requerido para la deposición del albumen y del cascarón es el factor que define la proporción mínima de desarrollo que debe ocurrir en el oviducto (Mathies y Andrews, 1999). Por ejemplo, las hembras de *Sceloporus woodi* secretan las fibras del cascarón en las primeras 24 horas tras la ovulación. La mayor parte del calcio se deposita en los siguientes 3-9 días, pero su deposición continúa hasta que los embriones están en estadio 27 (12 - 14 días), muy cerca del tiempo a la oviposición (Palmer *et al.*, 1993). Este factor podría estar definiendo los estadios normales a la oviposición observados en las hembras de *S. variabilis*, *S. melanorhinus*, *S. utiformis*, *S. cozumelae*, *S. gadoviae*, *S. jalape*, y *Urosaurus ornatus*. Sin embargo, no conocemos el tiempo que requiera la formación del

cascarón en estas especies, ni el tiempo necesario para alcanzar el estadio 30. Por otro lado, el tiempo mínimo a la oviposición podría estar fijado filogenéticamente, limitando así el estadio en el que ovipositan (Mathies y Andrews, 2000).

También existen factores que limitan el estadio máximo a la oviposición. Se ha propuesto que el más importante de ellos es la hipoxia, esto es, la incapacidad para suplir la demanda de oxígeno de los embriones en la segunda mitad del desarrollo (Mathies y Andrews, 2000), dado que esta se incrementa exponencialmente en dicha fase; otro limitante es la provisión restringida de agua de la madre al embrión (Packard y Packard, 1998; Shadrix, 1994). Tanto la provisión de oxígeno como la de agua están en función de la estructura y grosor de la capa de fibras, del grado de mineralización del cascarón (Packard y DeMarco, 1991; Feder *et al.*, 1982), de la vascularización del oviducto (Mason y Guillette, 1987) y de las membranas extraembrionarias (Andrews, 1997). Estos factores limitan la capacidad de retención y avance embrionario *in utero*, y determinan la detención del desarrollo embrionario (Mathies y Andrews, 1999).

II. CAPACIDAD DE RETENCIÓN Y AVANCE EMBRIONARIO

Los factores que limitan el desarrollo embrionario en el oviducto limitan el potencial para la evolución de la viviparidad (Andrews y Mathies, 2000). Por lo tanto, es más probable que la viviparidad evolucionara en algunos taxa que en

otros, dependiendo de las consecuencias que haya tenido la retención embrionaria más allá del tiempo normal a la oviposición sobre los embriones o sobre la hembra (Mathies y Andrews, 1999; Andrews y Mathies, 2000). Una de las consecuencias de la retención embrionaria es el avance embrionario intrauterino más allá del estadio normal a la oviposición.

Las hembras de *S. gadoviae*, *S. variabilis* (incluidas en este estudio), *S. horridus* y *S. spinosus* (Calderón, comunicación personal) son capaces de avanzar en el desarrollo embrionario más allá del estadio normal, pero no pueden superar el estadio 35. Los factores que impiden el avance embrionario intrauterino han obstaculizado la evolución de la viviparidad en dichos grupos. A diferencia de estas especies, las formas ovíparas del grupo *Sceloporus scalaris*, que contiene especies ovíparas y vivíparas, no presentan limitantes obvias para la retención intrauterina ni para el desarrollo embrionario de los huevos (Mathies y Andrews, 2000). Las hembras de dos especies de este grupo pueden extender la retención y el avance hasta los estadios 38 y 40 sin comprometer la tasa de desarrollo embrionario o el éxito de la eclosión (Andrews y Mathies, 2000). Por otro lado, una especie del grupo *Sceloporus undulatus* (*S. virgatus*), es capaz de alcanzar el estadio 37, mas cuando llega a él, el desarrollo se detiene. Así, aunque la viviparidad sería posible en este grupo, sería menos probable, debido a la incapacidad de llevar a término el desarrollo embrionario (Andrews y Mathies, 2000).

Para otras especies la retención embrionaria más allá del tiempo normal a la oviposición puede resultar en un alto costo en la supervivencia de los embriones, que podría ser consecuencia del suministro insuficiente de agua o de un intercambio gaseoso limitado (Mathies y Andrews, 1999). Por ejemplo, las hembras de *S. utiformis* presentaron la capacidad de retener la mitad de la nidada durante aproximadamente 15 días, sin embargo, los huevos ovipositados tras ese período de retención contienen embriones muertos. Así también las hembras de *S. cozumela* que se sometieron a condiciones de estrés hídrico en este estudio, ovipositaron algunos huevos con embriones muertos.

Otra consecuencia de la retención embrionaria en el útero propuesta para escamados es la diapausa o detención del desarrollo. Un ejemplo de este fenómeno es *Urosaurus ornatus* que es capaz de retener los huevos facultativamente por lo menos 29 días, durante los cuales prácticamente se detiene el desarrollo embrionario y no se observa incremento en la masa seca del embrión; el desarrollo se reanuda tras la oviposición y al parecer el período de retención afecta la tasa de desarrollo o en éxito de eclosión (Mathies y Andrews, 1999). El género *Urosaurus* está formado por 10 especies, todas ellas ovíparas (Mathies y Andrews, 1999); en él la diapausa podría determinar el estadio a la oviposición y actuar como una limitante para la evolución de la viviparidad. Este factor podría también estar restringiendo la aparición de la viviparidad en aves, cocodrilos y tortugas. Algunas especies del género *Sceloporus* podrían también presentar breves periodos de

diapausa, por ejemplo en *S. cozumelae*, *S. orcutti* y *S. utiformis* sin embargo es difícil determinar su presencia, pues es necesario conocer el tiempo normal a la oviposición. La existencia de diapausa y muerte de embriones en el oviducto nos llevan a concluir que el incremento en la duración de la retención de los huevos puede desarrollarse independientemente de la capacidad de soportar la embriogénesis e incluso, más que constituir estados intermedios entre la oviparidad típica y la viviparidad son limitantes para su evolución. Sin embargo, algunas especies del género *Chamaleo* presentan diapausa y aun así contiene especies vivíparas (Shine, 1985; Blackburn, 1986).

Puesto que el estadio normal a la oviposición en el género *Sceloporus* presenta muy poca variación (estadios 28-33), y dado que, lo que varía es la respuesta a condiciones de estrés hídrico es decir, la amplitud de la norma de reacción del avance del desarrollo embrionario intrauterino (Fig. 12), se puede concluir que la viviparidad no fue alcanzada a través de la oviposición normal a estadios más tardíos en el tiempo evolutivo (Fig. 12). Sino a través de la ampliación de la norma de reacción (Fig. 13).

Este esquema de evolución de la viviparidad nos sugiere que en el género *Sceloporus* la viviparidad facultativa fue la precursora de la viviparidad obligada, y el paso entre ellas implica que la viviparidad obligada tiene ventajas selectivas sobre la viviparidad facultativa. La viviparidad obligada podría ser ventajosa en el

caso de que se perdiera o redujera significativamente el grosor del cascarón, lo cual haría imposible la incubación fuera del útero. *S. scalaris* (ovípara) podría ilustrar esta hipótesis, ya que las hembras de esta especie son capaces de alcanzar el estadio 40 *in utero* bajo condiciones de estrés hídrico. Este parece ser el único registro de viviparidad facultativa en lagartijas. Por otra parte, los géneros *Lacerta* (Heulin *et al.*, 2002) *Saiphos* (Smith y Shine, 1997) y *Lerista* presentan especies ovíparas y vivíparas, en ellos, las especies ovíparas ovipositan normalmente en estadios avanzados. En estos géneros, a diferencia de *Sceloporus*, la viviparidad, aparentemente, evolucionó a través del aumento gradual en el estadio normal a la oviposición (Fig. 12).

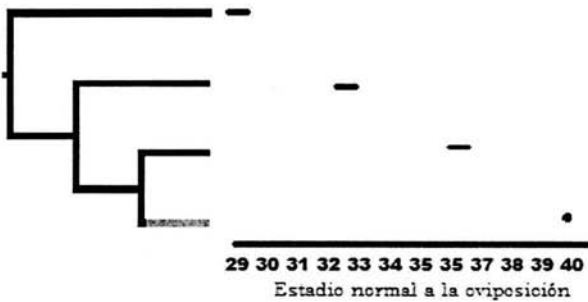


Figura 12. Evolución de la viviparidad en un clado hipotético a través del cambio filogenético en la capacidad de avance embrionario *in utero*.

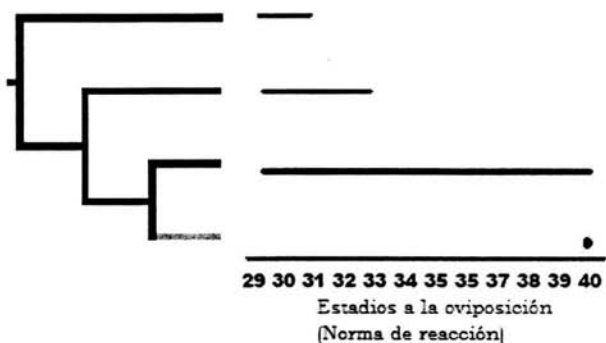


Figura 13. Evolución de la viviparidad en un clado hipotético a través del cambio filogenético de la amplitud de la norma de reacción del avance del desarrollo embrionario intrauterino.

III. EVOLUCIÓN DE LA CAPACIDAD DE RETENCIÓN Y AVANCE EMBRIONARIO EN *Sceloporus*.

Las hipótesis generadas por las reconstrucciones de la evolución de la viviparidad y la capacidad de retención y avance embrionario intrauterino utilizando los distintos tipos de transformación fueron evaluadas en función de las implicaciones de los supuestos en que se basan y en los argumentos de algunos autores a cerca de la irreversibilidad de la viviparidad.

La capacidad de retención *in utero* más allá del tiempo normal a la oviposición resulta ancestral en el género *Sceloporus* independientemente del uso de estos dos tipos de transformación. Las especies que presentan una capacidad

limitada para retener o con la total incapacidad para hacerlo pudieron haber perdido esta característica porque representaba una desventaja más que una adaptación. Por ejemplo, *S. cozumela* presenta muchos problemas para retener aun durante períodos muy cortos, los embriones mueren en el útero; incluso pueden llegar a morir las hembras. Estas lagartijas presentan reproducción continua y la prolongación de la incubación en el útero podría limitar el número de nidadas que puede tener una hembra por año, disminuyendo la adecuación de la hembra.

Si utilizamos el tipo de cambio *No ordenado* en la reconstrucción de estados ancestrales del carácter modo de paridad en el género *Sceloporus*, el paso de la oviparidad a la viviparidad es igualmente probable que el de la viviparidad a la oviparidad (reversión) y que la viviparidad evolucione en un clado no necesariamente implica el paso por estados intermedios. Por el contrario, si utilizamos el tipo de transformación *Ordenado* el paso de la oviparidad a la viviparidad y viceversa necesitaría el paso por estadios intermedios tales como la capacidad de retener y mantener la embriogénesis en el útero.

En el caso de que utilicemos el tipo de transformación ordenada, la capacidad de mantener la embriogénesis hasta estadios avanzados está presente en el ancestro al clado que contiene a todas las especies vivíparas del género *Sceloporus*. Si no asumimos que la capacidad de avance embrionario más allá del estadio normal a la oviposición es un paso intermedio necesario entre la

oviparidad y la viviparidad, entonces la capacidad de avance embrionario parece preceder a la evolución de la viviparidad en los grupos *S. scalaris* y *S. formosus*, más no a su aparición en el clado que contiene a *S. grammicus*, *S. torquatus* y *S. megalepidurus*.

La viviparidad ha sido considerada ampliamente como irreversible, dado que se piensa que es una adaptación que confiere ventajas en muchas condiciones ecológicas tales como los climas fríos, los ambientes impredecibles, muy áridos o con suelos muy húmedos (Mendez de la Cruz, comunicación personal). Además algunos autores (Blackburn, 1982; 1985; Shine, 1985; Lee y Shine, 1998) consideran que la evidencia filogenética no soporta de manera clara la reversibilidad de la viviparidad. Por ello, el tipo de transformación *Irreversible* podría ser utilizado en la reconstrucción de la evolución de la viviparidad. Sin embargo, la capacidad de avanzar en el desarrollo embrionario parece perderse con relativa facilidad, por lo cual no hay razones para usar el tipo de transformación irreversible en este caso. Por otro lado tendríamos que aceptar la irreversibilidad de la viviparidad aun cuando ésta constituye un punto de controversia, pues difícilmente una estrategia (oviparidad o viviparidad) es universalmente superior, por lo que no hay razón para esperar que la selección actúe sólo en una dirección (Lee y Shine, 1998).

Por último, el tipo de transformación de *Dollo* está basado en la Ley de Dollo, la cual enuncia que un órgano complejo una vez perdido no puede ser vuelto a

ganar en la misma forma, pues sus bases genéticas y de desarrollo, que son igualmente complejos también decaen (Dollo 1893; 1920). El tipo de transformación de *Dollo* exige que sea especificado en la codificación lo que se considera complejo, en otras palabras lo que el programa deberá leer como un aumento o decremento en el estado de carácter. La evolución de la viviparidad desde la oviparidad se ha propuesto como la pérdida de estructuras y enzimas involucradas en la producción del cascarón, por lo cual se considera sencilla, mientras que la transición inversa se considera difícil (Lee y Shine, 1998). Este punto de vista respalda la irreversibilidad de la viviparidad, y si este es el criterio utilizado en la codificación entonces obtenemos una hipótesis de reconstrucción idéntica a la obtenida con tipo de transformación *Irreversible*; sin embargo, la viviparidad podría no sólo implicar pérdidas, sino también el desarrollo de sistemas de reconocimiento e intercambio madre - embrión más eficientes (Lee y Shine, 1998). Si la viviparidad implica complejidad y la codificamos de este modo, entonces la viviparidad podría haber tenido un origen único en el género y múltiples reversiones a la oviparidad (Fig. 7).

Los modos de transformación *Ordenado*, *Irreversible* y de *Dollo* están basados en supuestos que preconditionan la reconstrucción de la evolución de la capacidad de avance embrionario intrauterino y de la viviparidad, cada supuesto cuenta con argumentos a favor y en contra. Por ello en el presente estudio se considera más

adecuada la propuesta originada de la reconstrucción hecha a partir del modo de cambio *No ordenado*.

Según lo anterior, la presencia de estados intermedios en algunos nodos internos depende del supuesto que se utilice en la reconstrucción. De acuerdo a simulaciones realizadas a través del MacClade 4.0, algunas de estas ambigüedades podrían resolverse a través del conocimiento de la respuesta a condiciones de estrés hídrico de las hembras grávidas de especies de otros grupos tales como *Sceloporus jalapae* o *S. pyrocephalus* que permitirían reconocer el estado de carácter ancestral al clado que contiene a todos los *Sceloporus* vivíparos, mientras que *S. olivaceus* sería útil en la reconstrucción del ancestro del clado que contiene a los grupos *S. spinosus*, *S. formosus*, *S. edwardtaylori*, *S. magister* y *S. clarkii*. Aunque para contar con una hipótesis de reconstrucción robusta requeriríamos conocer la respuesta al estrés hídrico de las hembras de *S. melanorhinus* y *S. edwardtaylori*.

IV. MODELOS EVOLUTIVOS PARA LA VIVIPARIDAD

El modo en que cambian los estados de carácter en el tiempo evolutivo, ha sido descrito a través de conceptos planteados o utilizados en otro contexto, por lo que podrían resultar inadecuados. En este estudio se utilizaron los términos propuestos por Blackburn (1995) para la reconstrucción de la evolución de la viviparidad. Qualls *et al.* (1997) consideran adecuados los términos Gradualismo y

Saltacionismo como modelos para la reconstrucción de la evolución de este modo de paridad. Sin embargo, debido a que el término *Equilibrio Puntuado* fue planteado en el contexto paleontológico, consideran que no debería usarse en el contexto de la evolución de una característica, aunque coinciden con Blackburn en que la evolución de la viviparidad pudo darse relativamente rápido en el tiempo, a través del incremento en la tasa de cambio evolutivo de las características que favorecen la aparición de la viviparidad.

Los modelos propuestos para la reconstrucción de la evolución de la viviparidad (*Gradualismo*, *Equilibrio puntuado* y *Saltacionismo*) pueden ser evaluados a través de las predicciones que de ellos se derivan. Los primeros dos modelos implican la presencia de estados intermedios entre la oviparidad típica y la viviparidad. En la reconstrucción de la capacidad de avance (Fig. 5) con el tipo de transformación *No ordenada* el estado ancestral en el grupo *S. scalaris* y el clado formado por los grupos *S. spinosus* y *S. formosus* aparece como equívoco, ya que el programa no puede escoger como la solución más parsimoniosa entre capacidad de avance y viviparidad. Sin embargo, se ha propuesto que el cambio de la viviparidad a la oviparidad (reversión) es menos probable que el de la oviparidad a la viviparidad (Fraipont *et al.*, 1996; Shine 1998, 1999), por lo cual podemos plantear que el ancestro de dichos clados es ovíparo con capacidad de avanzar en el desarrollo embrionario intrauterino. Así el paso hacia la viviparidad facultativa pudo ocurrir de manera *Gradual* o por "*Equilibrio Puntuado*", mas el paso hacia la

viviparidad obligada pudo haberse dado de modo *saltacional*, dado que podría ocurrir con la sola supresión de la deposición del cascarón, o con la reducción significativa del cascarón imposibilitando el desarrollo embrionario fuera del útero. Además una reducción gradual en el grosor del cascarón podría implicar que los huevos fueran más vulnerables durante la fracción de incubación fuera del oviducto.

Blackburn (1995) considera que la existencia de la viviparidad facultativa previa a la viviparidad obligada es una predicción del modelo saltacionista. Sin embargo, en el caso del género *Sceloporus*, un cambio saltacional en una característica (grosor del cascarón), no descarta la posibilidad de que parte del cambio de la oviparidad típica a la viviparidad implique un cambio gradual en otras características (capacidad de avance embrionario).

En el clado que contiene a los grupos *S. grammicus*, *S. torquatus* y *S. megalepidurus*, no podemos hablar de *gradualismo* o *Equilibrio Puntuado* del origen de la viviparidad dado que la única hipótesis que lo relaciona con estados intermedios es la que asume de antemano que es necesario que éstos estén presentes (tipo de transformación *Ordenada*).

V. ESTRUCTURA Y GROSOR DEL CASCARÓN

El cascarón separa al embrión en desarrollo del medio ambiente y modula el movimiento de agua y gases dentro y fuera del huevo y constituye una fuente de calcio durante la embriogénesis (Packard y Packard, 1984, 1988, 1989). Los huevos de reptiles están rodeados por un cascarón formado por una capa externa inorgánica, una membrana orgánica interna y una superficie adyacente al albumen.

La membrana orgánica interna presenta dos o tres zonas constituidas por múltiples capas de fibras paralelas o arregladas al azar, formando un tejido compacto o laxo (Packard, 1989). La superficie adyacente al albumen puede ser denominada límite interno, examinada con un microscopio electrónico de transmisión se observa como una estructura formada por varias capas (Packard, 1989). La función del límite interno no ha sido muy estudiada, sin embargo se sabe que en huevos de aves constituye una barrera a la difusión del oxígeno durante los primeros días de incubación (Tranter *et al.*, 1983)

La estructura del cascarón de las especies analizadas en este estudio corresponde a la estructura descrita en otros escamados cuyos cascarones son flexibles. La única diferencia estructural observada es la presencia de una cutícula que recubre el calcio, descrita anteriormente para *Sceloporus undulatus*, S.

consobrinus, *S. clarkii* y *S. scalaris* (Mathies y Andrews, 2000), e identificada en este estudio en los cascarones de *S. melanorhinus*. Los cascarones de los huevos de *S. variabilis*, *S. cozumelae*, *S. utiformis*, *S. jalapae* y *S. gadoviae* carecen de dicha estructura. Los cascarones de las especies del grupo *S. spinosus* tampoco tienen cutícula (Calderón, comunicación personal).

La función de las distintas estructuras de los cascarones en escamados es desconocida. Sin embargo, tanto la membrana orgánica como la capa calcárea presentan cierto grado de impermeabilidad a los gases, evitando la desecación de los huevos (Packard y DeMarco, 1991; Feder *et al.*, 1982) y limitando el intercambio gaseoso e hídrico cuando éstos se encuentran en el oviducto. Así, los huevos con un cascarón grueso podrían experimentar dificultades en el intercambio gaseoso. Un cascarón delgado permite un mejor intercambio gaseoso e hídrico (Packard y DeMarco, 1991; Feder *et al.*, 1982) y éste parece ser un determinante de la capacidad de retención y avance embrionario *in utero* (Mathies y Andrews, 1999).

Se ha propuesto que existe una relación negativa entre el grosor del cascarón y la capacidad para retener y avanzar en el desarrollo embrionario. Sin embargo, *S. consobrinus* y *S. virgatus* producen cascarones muy similares; a pesar de ello, *S. virgatus* puede mantener la embriogénesis mucho más allá que *S. consobrinus* (Mathies y Andrews, 2000). *Sceloporus scalaris* y *Urosaurus ornatus* presentan también cascarones de grosores similares y sin embargo, *S. scalaris* es capaz de

llevar el desarrollo embrionario prácticamente a término en el útero, mientras que los embriones de *Urosaurus ornatus* entran en diapausa (Mathies y Andrews, 2000). Estos resultados podrían apoyar la idea de que el adelgazamiento del cascarón es posterior a la aparición de la viviparidad en el género *Sceloporus*. Lo mismo sucede en un estudio realizado en *Saiphos equalis*, en el cual se registra que las hembras de algunas localidades ovipositan los huevos a unos cuantos días de la eclosión y presentan cascarones relativamente gruesos (Smith y Shine, 1997). No obstante, en *Sceloporus scalaris* y *Lerista Bouganbillii* el grosor del cascarón sí está negativamente relacionado con el grado de desarrollo embrionario en el útero.

Por lo tanto, la capacidad de avance embrionario en el útero podría en algunos casos estar dado por el adelgazamiento del cascarón, pero no necesariamente todos los huevos con cascarones delgados presentan capacidad de avance, dado que ésta podría estar determinada también por otros factores como el grado de irrigación del oviducto (Mason y Guillette, 1987), de las membranas extraembrionarias (Andrews, 1997) y por la afinidad de la sangre del embrión al oxígeno (Grigg y Harlow, 1981; Birchard *et al.*, 1984; Ingermann, 1992). Así también, no se puede generalizar en el caso de los huevos con cascarones gruesos; éstos podrían tener también cierta capacidad de avance debido a los factores ya mencionados, aunque tal vez sea limitada o tenga efectos deletéreos sobre el embrión (DeMarco, 1992; Calderón, comunicación personal).

La viviparidad parece evolucionar más fácilmente en grupos que tienen mayor capacidad de avance embrionario (Andrews y Mathies, 2000). Si consideramos que un cascarón delgado favorece un mayor avance en el desarrollo embrionario y puesto que encontramos, al igual que Mathies y Andrews (2000), que el grosor del cascarón está en función del peso del huevo y que las especies pequeñas producen huevos pequeños, podemos sugerir que es más probable que la viviparidad surgiera en especies pequeñas.

Esta condición se cumple en el caso del grupo *S. scalaris*, ya que todas las especies que lo componen son pequeñas en comparación con otras especies del género (Longitud hocico cloaca LHC = 50mm; Fitch, 1978). Esta hipótesis también está apoyada por el clado compuesto por los grupos *S. megalepidurus*, *S. grammicus* y *S. torquatus*; pues aunque las especies de este último grupo son grandes (LHC = 90-100mm), las especies que componen a los grupos, *S. megalepidurus* y *S. grammicus* son pequeñas (LHC = 50mm). Las especies ovíparas más cercanas al grupo vivíparo *S. formosus* son las del grupo *S. spinosus*, que incluye lagartijas de talla grande; sin embargo, las especies basales en el grupo *S. formosus sensu* Smith (2001) son de talla pequeña (LHC promedio = 60mm; Fitch, 1978).

Para determinar si existe una relación entre el tamaño de las hembras y la adquisición de la viviparidad haría falta un estudio enfocado en la evolución de la LHC de las hembras en el género, que permitiera reconocer los estados de carácter

ancestrales de los distintos grupos del género. Además sería necesario establecer si existe realmente una relación entre el grosor del cascarón y el tamaño de las hembras. Sería importante también el conocimiento del efecto del grosor del cascarón sobre el intercambio gaseoso e hídrico madre - embrión.

La evolución de la viviparidad en el género *Sceloporus* ha sido estudiada desde el enfoque gradualista, por medio del análisis de la respuesta al estrés hídrico de las hembras ovíparas grávidas y del grosor del cascarón. Pero el cambio en el modo de paridad tiene otras implicaciones morfológicas y fisiológicas menos exploradas, como el grado de irrigación del oviducto y de las membranas extraembrionarias, el papel del cuerpo lúteo y la comunicación materno - fetal. La exploración de tales características seguramente arrojaría datos que permitieran un mejor entendimiento de la evolución de la viviparidad en el género.

CONCLUSIONES

- La capacidad de las hembras de retener los huevos en el oviducto en condiciones de estrés hídrico es una característica ancestral al género *Sceloporus*.
- La capacidad de avanzar en el desarrollo embrionario intrauterino durante períodos de retención se presenta en el ancestro del grupo *S. scalaris* que contiene especies ovíparas y vivíparas y en el ancestro del clado que contiene a los grupos *S. spinosus* (ovíparo) y *S. formosus* (vivíparo), pero no se conoce el estado de carácter ancestral del clado que contiene a todas las formas vivíparas del género y por lo tanto tampoco se sabe si esta condición precedió a la viviparidad en el caso del clado formado por *S. megalepidurus*, *S. grammicus* y *S. torquatus*.
- La capacidad de avance embrionario intrauterino se presenta en especies filogenéticamente cercanas a las formas vivíparas, pero también en grupos muy alejados (*S. variabilis* y *S. gadoviae*). Por lo tanto, aunque la capacidad de retención y avance embrionario intrauterino son precondiciones para la viviparidad no son adaptaciones para la viviparidad, ya que su presencia en clados no tan cercanamente relacionadas a las formas vivíparas sugiere que estas características podrían estar en función de otras que no se han

relacionado con este modo de paridad y que no están funcionalmente asociadas a él; por ejemplo el tamaño de la hembra.

- En el género *Sceloporus* la viviparidad parece haber evolucionado en especies cuyas hembras son pequeñas, y que por lo tanto presentan huevos pequeños con cascarones delgados, lo cual, aunado a otros factores, podría estar posibilitando la oviposición a estadios más avanzados bajo condiciones de estrés hídrico (ampliación de la norma de reacción) y dando paso de modo a la viviparidad facultativa. Un segundo adelgazamiento del cascarón podría imposibilitar el desarrollo de los embriones fuera del útero, favorecer el intercambio gaseoso y la comunicación entre la madre y el embrión y dar paso a la viviparidad obligada.

LITERATURA CITADA

- Andrews, R.M. 1997. Evolution of viviparity: variation between two sceloporine lizards in the ability to extent egg retention. *Journal of Zoology* 243: 579 -595.
- Andrews, R.M. y T., Mathies. 2000. Natural history of reptilian development: Constraints on the evolution of viviparity. *Bioscience* 50(3): 227 -238.
- Angelini F.y G. Ghiara. 1991. Viviparity in squamates. *In* Giara, G. (Ed.), Symposium on the evolution of Terrestrial Vertebrates. Selected Symposia and Monographs U.Z.I. 4 Mucchi, Modena: 305-334.
- Benabib, M., K.M., Kjer, J.W., Sites et al 1997,Jr. 1997. Mitochondrial DNA sequence-based phylogeny and the evolution of viviparity in the *Sceloporus scalaris* group (Reptilia, Squamata). *Evolution* 51: 1262- 1276.
- Beuchat, C.A. y D. Vleck. 1990. Metabolic consequences of viviparity in a lizard, *Sceloporus jarrovi*. *Physiological Zoology* 63: 555 - 570.
- Birchard, G.F., C.P., Black, G.W., Schuett, V. Black. 1984. Fetal - maternal blood respiratory properties of an ovoviviparous snake the cottonmouth, *Agkistrodon piscivorous*. *Journal of Experimental Biology* 108: 247 - 255.
- Blackburn, D.G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Anfibia Reptilia* 3: 185 - 205.
- Blackburn, D.G. 1986. Why are there no viviparous birds? *American Naturalist* 128: 165 - 190.
- Blackburn, D.G. 1992. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy, and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *American Zoologist* 32: 313 -321.
- Blackburn, D.G. 1993. Standardized criteria for the recognition of reproductive modes in squamate reptiles. *Herpetologica* 49: 118 - 132.
- Blackburn, D.G. 1994. Discrepant usage of the term "ovoviviparity" in the herpetological literature. *Herpetological Journal* 4: 65 - 72.

- Blackburn, D.G. 1995. Saltational and punctuated equilibrium models for the evolution of viviparity and placentation. *Journal of Theoretical Biology* 174: 199-216.
- Blackburn, D.G. 1998. Reconstructing the evolution of viviparity and placentation. *Journal of Theoretical Biology* 192: 183 - 190.
- Blackburn, D.G. 2000. Classification of the reproductive pattern of amniotes. *Herpetological Monographs*, 14: 371 - 377.
- Blackburn, D.G. 2000. Reptilian viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comparative Biochemistry and Physiology* 127: 391 - 409.
- Blackburn, D.G. 2003. Do pregnant lizards reabsorb or abort unviable eggs? Morphological evidence from an Australian skink *Pseudomoiapagenstecher*. *Journal of Morphology* 256: 219 - 234.
- Callard, I.P., S.W.C., Chan, M.A., Potts, 1972a. The control of the reptilian gonad. *American Zoologist* 12: 273 - 287.
- Callard, I. P., J., Doolittle, W.L., Banks Jr., S.W.C., Chan. 1972b. Recent studies in the control of reptilian ovarian cycle. *General and comparative endocrinology*. Suppl. 3: 65 -75.
- Callard, I.P. y J.P., Doolittle, 1973. The influence of intrahypotalamic implants of progesterone on ovarian growth and function in the ovoviviparous iguanid lizard, *Sceloporus cyanogenys*. *Comparative biochemical Physiology* 44: 625 - 649.
- Callard, I.P., L. A., Fileti, L.E., Pérez, L.E., L.A., Sorbera 1992, G., Giannoukos, L.L., Klosterman, P., Tsang y J.A. McCracken, 1992. Role of the *corpus luteum* and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *American Zoologist* 32: 264 - 275.
- Cree, A.y L.J., Guillette, Jr. 1991. Effect of β - adrenergic stimulation on uterine contractions in response to arginina vasotocin and prostaglandine F₂ α in the gecko *Hoplodactylus maculatus*. *Biology of Reproduction* 44: 499 - 510.

- Cunningham, C.W., K. E. Omland y T. H. Oakley. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 361 - 366.
- DeMarco, V. y Jr. L.J., Guillette. 1992. Physiological cost of pregnancy in a viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*). *Journal of Experimental Zoology* 262: 383 - 390.
- Dollo L. 1893. Les lois de l' evolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paleontologie, Hydrologie* 7: 164-166.
- Dufaure, J.P. y J. Hubert. 1961. Table de developement du lezard vivipare: *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives d Anatomie microscopique et de Morphologie Experimentale* 50: 309 - 328.
- Eldredge, N. y S.J., Gould. 1972. Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism . *In* Schopf, T.J.M. (Ed.), *Models of Paleobiology*, Freeman, Cooper y Co., San Francisco pp. 82 - 115.
- Ewert, M.A. 1985. Embriology of turtles. *In* Gans, C. Billett F., Madderson P.F.A., eds. *Biology of Reptilia*, Vol. 14, Development A. New York Jonh Willey and Sons.
- Feder M.E., S.L., Satel y A.G. Gibbs. 1982. Resistance of the shell membrane and mineral layer to diffusion of oxygen and watering flexible shelled eggs of the snapping turtle (*Chelidra serpentina*) *Respiratory Physiology* 49: 279 - 291.
- Ferguson, B. y S.D., Bradshaw. 1992. In vitro uterine contractions in the viviparous lizards *Tiliqua rugosa*: effects of gestation and steroid pretreatment in vivo. *General an Comparative Endocrinology* 86: 203 - 210.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles in lizards and snakes. *University of Kansas Museum of Natural History , Miscellaneous Publications* 52: 1 - 247 pp.
- Flores Villela O., K.M., Kjer, M., Benabib, y J.W. Sites, Jr. 2000. Multiple data sets, congruence, and hypothesis testing for the phylogeny of basal groups of the lizard genus *Sceloporus* (Squamata, Phrynosomatidae). *Systematic Biology* 49(4): 713 - 739.
- Fox, H. 1977. The urogenital system of reptiles. *In* Gans, C. (Ed.), *Biology of the reptilia*. New York: Academic Press, 6: 1 - 57 pp.

- Fraipont M. de, J. Cobert y R. Barbault. 1996. the evolution of oviparity with egg guarding and viviparity in lizards and snakes: a phylogenetical analysis. *Evolution* 50(1): 391 - 400.
- Grigg, G.C. y P., Harlow. 1981. A fetal - maternal shift of blood oxygen affinity in an Australian viviparous lizard, *Sphenomorphus quoyii* (Reptilia, Scincidae). *Journal of Comparative Physiology* 142: 495 - 499.
- Guillette, L.J., Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38: 94 - 103.
- Guillette, L.J., Jr. 1985. Ovarian, oviductal and placental morphology of reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. *Journal of Morphology* 184: 85 - 98.
- Guillette, L.J., Jr. 1989. The evolution of vertebrate viviparity: morphological modifications and endocrine control. In D.B. Wake y G. Roth (Eds.). *Complex Organismal Functions: Integration and Evolution in Vertebrates*. New York: Willey and Sons, pp. 219 - 233.
- Guillette, L.J., Jr. 1993. The evolution of viviparity in lizards. *Bioscience* 43: 742 - 751.
- Guillette, L.J. , Jr., R.E. Jones, K.T. Fitzgerald y H. M. Smith. 1980. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36: 201 - 215.
- Guillette, L.J., Jr. y R.E., Jones. 1985. Ovarian, oviductal and placental morphology of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. *Journal of Morphology*. 184: 85 - 98.
- Guillette, L.J. Jr., V.G., D.H. Dubois, A. Cree. 1991. Prostaglandin oviductal function, and parturient behavior in nonmammalian vertebrates. *American Journal of Physiology* 26: R854 -R861.
- Guillette, L.J., Jr., V., DeMarco, B. y R., Masson. 1992. Effects of arachidonic acid, prostaglandin F2 α , prostaglandin E2 and arginine vasotocin on induction of birth in vivo and in vitro in viviparous lizard (*Sceloporus jarrovi*). *General and Comparative Endocrinology* 85: 477 - 485.
- Heulin, B., S., Ghielmi, N., Vogrin, Y. Surget-Groba. 2002. Variation in eggshell characteristics and in intrauterine egg retention between two oviparous clades

- of the lizard *Lacerta vivipara*: insight into the oviparity-viviparity continuum squamates. *Journal of Morphology* 252: 255 – 262.
- Hoffman, L.H. 1970. Placentation in the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Journal of Morphology* 131: 57 – 88.
- Ingermann, R.L. 1992. Maternal- fetal oxygen transfer in lower vertebrates. *American Zoologist* 32: 322 – 330.
- Jones, R. E. y L.J., Guillette, Jr., 1982 Hormonal control of oviposition and parturition in lizards. *Herpetologica* 38: 80 – 93.
- Köhler, G. y P. Hermes. 2002. Stachelleguane Lebensweise, Pflege, Zucht. *Herpeton*. 1-174.
- Lee, M.S. y R., Shine and Dollo's law. 1998. Reptilian viviparity. *Evolution* 52: 1441 – 1450.
- Maddison D.R. y W.P. Maddison. 2000. *McClade 4*. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Massachusetts, EUA. 481 Pp.
- Mason, G.R. y L.J., Guillette, Jr. 1987. Changes in oviductal vascularity during the reproductive cycle of three oviparous lizards (*Eumeces obsoletus*, *Sceloporus undulatus* y *Crotaphytus collaris*) *Journal of Reproduction and Fertility* 80: 361 – 372.
- Mathies T. y R.M. Andrews. 1999. Determinants of embryonic stage at oviposition in the lizard *Urosaurus ornatus*. *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 645 – 655.
- Mathies, T. y R.M., Andrews, 2000. Does reduction of the eggshell occur concurrently with or subsequent to the evolution of viviparity in phrynosomatid lizards? *biological Journal of the Linnean Society* 71: 719 – 736.
- Méndez de la Cruz, F.R., Villagran-Santa Cruz, M. y R.M., Andrews. 1998. Evolution of viviparity in lizards genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 54: 521 – 532.
- Moffat, I.A. 1985. Embryonic development and aspects of reproductive biology in the tuatara, *Sphenodon punctatus*. In Gans, C. Billett F., Madderson P.F.A., eds. *Biology of Reptilia*, Vol. 14, Development A. New York John Wiley and Sons.

- Mink, D.G. y J.W. Sites. 1996. Species limits, phylogenetics relationships, and origins of viviparity in the *scalaris* complex of the lizard genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae: Sauria). *Herpetologica* 52: 551 - 571.
- Palmer, B.D., V. G., DeMarco, y L.J., Guillette, Jr. 1993. Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard *Sceloporus woodi*. *Journal of Morphology*.217: 205 - 217.
- Packard, G. C. 1966. The influence of ambient temperature and aridity on modes of reproduction and exception of amniote vertebrates. *American Naturalist* 100: 667 - 682.
- Packard G. D. , C.R. Tracy, y J.J., Roth. 1977. The physiological ecology of reptile eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biological Review*. 52: 71 - 105.
- Packard, M.J. y G.C. Packard. 1984. Comparative aspects of calcium metabolism in embryonic reptiles and birds. In *Respiration and Metabolism of embryonic vertebrates*. Dordrecht (The Netherlands): Dr W Junk Publishers.
- Packard, M.J. y G.C. Packard. 1989. Control of metabolism and growth in embryonic turtles: a test of the urea hypothesis. *Journal of experimental biology* 147: 203 - 216.
- Packard M.J. y V.G., DeMarco. 1991. Eggshell structure and formation in eggs of oviparous reptiles. In: Deeming D.C. Ferguson M.W.J., eds. *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 40: 877 - 884.
- Poglayen, I. y H.M., Smith. 1958. Noteworthy reptiles from Mexico. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society* 14: 11 - 15.
- Qualls, C. P., R.M., Andrews y T., Mathies. 1997. The evolution of viviparity and placentation revised. *Journal of theoretical biology* 185: 129 - 135.

- Saidapur, S.K. 1982. Structure and function of postovulatory follicles (*corpora lutea*) in the ovaries of nonmammalian vertebrates. *International Review of Cytology* 75: 243 - 285.
- Shadrix, C.A., D.R. Crotzer, S.L. McKinney, y J.R. Steward. 1994. Embryonic growth and calcium mobilization in oviposited eggs of the scinid lizard, *Eumeces fasciatus*. *Copeia* 1994: 493 - 498.
- Shine, R. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In C. Gans and F. Billet (Eds.), *Biology of Reptilia*, Volumen 15. New York: Willey and Sons, 605 - 694.
- Shine R. y J.J. Bull. 1979. The evolution of live - bearing in lizards and snakes. *American Naturalist* 113: 905 - 923.
- Sites, J.W., Jr., J.W., Archi, C.J. Cole, O. Flores - Villela. 1992. A review of phylogenetic hypothesis for lizards of the genus *Sceloporus* (Phrynosomatidae): Implications for ecological and evolutionary studies. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 213: 1-110.
- Smith, H.M. 1939. The Mexican and Central American lizards of genus *Sceloporus*. *Field Museum of Natural History, Zoology Serie* 26: 1 - 397.
- Smith, E.N. 2001. Species boundaries and evolutionary patterns of speciation among the malachite lizards (*formosus* group) of the genus *Sceloporus* (Squamata: Phrynosomatidae). P.H. Thesis. The University of Texas at Arlington. Pp. 135.
- Smith, S.A. y R. Shine. 1997. Intraspecific variation in reproductive mode within the scinid lizard *Saiphos equalis*. *Australian Journal of Zoology* 45: 435 - 445.
- Sowerby A. de C. 1930. The reptiles and amphibians of the Manchurian region. In *The Naturalists in Manchuria*. Tientsin Press, Tientsin. 1 - 41.
- Tinkle D.W. y J.W. Gibbons. 1977. The distribution and evolution of viviparity in reptiles. *University of Michigan Museum of Zoology, Miscellaneous Publications* 154: 1 - 55 pp.
- Weekes H. 1933. On the distribution, habitat an reproductive habits in certain European and Australian snakes and lizards, with particular regard to their

- adoption of viviparity. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 58: 270 - 274.
- Weins, J.J. y T.W., Reeder. 1997. Phylogeny of the lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. Herpetological Monographs 11: 1-101.
- Wourms, J.P. 1981. Viviparity: the maternal - fetal relationship in fishes. American Zoologist 21: 473 - 515.
- Xavier, F. 1987. Functional morphology and regulation of the *corpus luteum*. In Norris, D.O., Jones R.E. (Eds.), Hormones and reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles. Plenum Press, New York, pp. 241 - 282.
- Yaron, Z. y L., Widzer. 1978. The control of vitelogenesis by ovarian hormones in the lizard *Xantusia vigilis*. Comparative Biochemical Physiology 60: 279 - 284.