



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA**

EVOLUCIÓN DE LA VIVIPARIDAD EN REPTILES

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA**

PRESENTA:

VIRIDIANA YOLOTZIN GONZÁLEZ ARENAS

DIRECTOR: DR. MANUEL FERIA ORTIZ

ASESOR: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA

ASESOR: DR. URI OMAR GARCIA VAZQUEZ

SINODAL: DR. GENARO MONTAÑO ARIAS

SINODAL: M. EN C. GUADALUPE BIBRIESCA ESCUTIA



CIUDAD DE MÉXICO, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

1. Introducción	3
2. Objetivos	4
3. Metodología	4
4. Definición de los modos de reproducción	4
5. Ventajas y desventajas generales de la viviparidad	5
6. Hipótesis propuestas de la evolución de la viviparidad en reptiles	7
6.1 Hipótesis del clima frío de la viviparidad	8
6.1.1 Viviparidad en altas altitudes	9
6.2 Modelo fisiológico y ecológico de la evolución de la viviparidad	11
6.2.1 Mecanismos de control endocrino	11
6.2.2 Modelo fisiológico vs hipótesis adaptacionistas	13
6.3 Hipótesis de la manipulación materna	14
7. Reversiones en la viviparidad	15
8. Ley de Dollo y la evolución unidireccional de la viviparidad en reptiles	22
9. Modificaciones anatómicas y fisiológicas	36
10. Viviparidad en reptiles pre-cenozoicos	39
10.1 Criterios para reconocer la viviparidad en reptiles fósiles	39
10.2 Viviparidad filogenética en reptiles extintos	40
10.3 Distribución histórica y geográfica	44
10.4 Características y necesidades de reptiles extintos vivíparos	44
11. Conclusiones	46
12. Referencias	47
13. Bibliografía	50

1. Introducción

En la evolución de las especies, la reproducción ha sido el evento más importante en la vida de cualquier ser vivo. El éxito evolutivo se basa en "producir un número suficiente de copias del propio genoma para existir indefinidamente" (Herrera, 2009). Esto quiere decir, que los organismos buscan reproducirse para perpetuar la especie y que los descendientes de estos también cumplan este objetivo.

Se han realizado múltiples estudios de diversas ramas de la biología que se dedican a analizar los distintos aspectos de la reproducción, de todos estos, algunos en particular abordan los cambios y componentes anatómicos y fisiológicos de la reproducción, y otros tienen como objeto los aspectos ambientales que ejercen un efecto directo sobre la reproducción.

El cambio evolutivo entre los modos de reproducción (ovíparo y vivíparo) ha sido objeto de interés (Tinkle y Gibbons, 1977; Wourms y Callard, 1992; Buckley et al., 2007; Touchon y Warkentin, 2008), sobre todo en aquellos grupos con una gran diversidad de estrategias reproductoras, como los reptiles escamosos (Andrews y Mathies, 2000). La relación entre los diversos aspectos de la historia de vida y el ambiente está condicionada no sólo por los factores ecológicos presentes sino por aquellos genéticos que evolucionaron por haber estado sometidos a condiciones ambientales probablemente diferentes en el pasado (Heulin et al., 1991).

La viviparidad en escamosos puede suponer distintas adaptaciones anatómicas y fisiológicas, pero también tiene importantes implicaciones ecológicas y de comportamiento. Se han sugerido algunas fuerzas selectivas que han influido en la evolución de esta forma de reproducción, estos factores podrían ser perjudiciales para los embriones en un nido, como temperaturas extremas, impredecibilidad ambiental, entornos demasiado secos, depredación de los huevos y vulnerabilidad de estos ante ataques microbianos (Tinkle y Gibbons, 1977; Shine, 1985).

Aunque el viviparismo existe en muchos grupos de invertebrados y en cinco de las seis clases de vertebrados (condictios, osteíctios, anfibios, reptiles y mamíferos: Blackburn y Evans, 1986), la transición evolutiva desde el oviparismo hacia el viviparismo ha ocurrido con mayor frecuencia en los reptiles del orden Squamata (lagartos y serpientes), además, muchas de estas transiciones evolutivas se han producido en tiempos geológicos recientes y a nivel

de género y especie (Blackburn, 1982, 1985, 2006; Shine, 1985), lo cual, convierte a los escamosos en un grupo idóneo para estudiar la evolución de la viviparidad.

2. Objetivos

- Exponer las hipótesis más aceptadas acerca de la evolución de la viviparidad.
- Exponer los cambios anatómicos y fisiológicos que ocurrieron durante la evolución de la viviparidad.
- Revisión breve de las discusiones actuales en torno a las reversiones en la evolución de la viviparidad a la oviparidad.
- Revisión de la información conocida de la viviparidad en reptiles extintos.

3. Metodología

Se revisó la literatura publicada sobre la evolución de la viviparidad en los reptiles. Debido a la enorme cantidad de artículos publicados sobre este tema, únicamente se revisaron artículos clásicos y actuales sobre los temas planteados en los objetivos.

4. Definición de los modos de reproducción

Blackburn (1994a) propone una clasificación sencilla para la determinación de las formas de reproducción donde solo considera los términos “oviparidad” y “viviparidad” y propone la eliminación del concepto “ovoviviparidad”.

La ovoviviparidad es un término no utilizado actualmente. Aplicaba a condiciones en donde la hembra retiene por un tiempo prolongado los huevos en su interior aún con vitelo, el cual es la fuente alimenticia del embrión. Al nacer, los neonatos son expulsados dentro de una membrana que se rompe al momento del nacimiento. En este “modo de reproducción”, existe un intercambio tanto de agua como de nutrientes entre la madre y el embrión lo cual acelera el desarrollo embrionario. Este proceso requiere de estructuras anatómicas especializadas (capas embrionarias), y a su vez, modificaciones fisiológicas como, por ejemplo, un tipo de placenta simple que funciona para el correcto intercambio entre la madre y el embrión (Hernández y Ramírez, 2014). El término ovoviviparidad también se ha utilizado para definir por lo menos cinco diferentes patrones de asociación entre la madre y el embrión, por lo cual provoca grandes confusiones (Blackburn, 1994a).

Un ovíparo es aquella especie que pone huevos, crea un saco calcáreo que es

resistente a ciertas condiciones ambientales como cambios en la temperatura o la humedad (Hernández y Ramírez, 2014). Estos huevos son depositados en nidos/sitios donde los embriones completan su desarrollo en un ambiente externo. Aun cuando debido a la existencia de fertilización interna, cierta parte del desarrollo ocurre en el interior de la madre, previo a la oviposición. En este último caso, el producto de la reproducción es un huevo y no un joven autosuficiente (Blackburn, 1994a).

El término viviparidad es utilizado para especies en donde la hembra retiene los huevos en el tracto reproductivo hasta que se completa el desarrollo del embrión y nace un neonato autosuficiente o bien, pone un huevo con un embrión completamente desarrollado que puede eclosionar en horas o en un día, probablemente dependiendo de las condiciones ambientales (Ibarguengoytia, 2008). En esta forma de reproducción, la madre debe proveer un medio adecuado para el intercambio de gases, agua y, muchas veces, nutrientes para el buen desarrollo de los embriones; de esta manera tuvo que evolucionar y desarrollarse una placenta para el correcto intercambio de estos nutrientes. Las especies que previamente eran consideradas como ovovivíparas, actualmente están consideradas como vivíparas.

5. Ventajas y desventajas generales de la viviparidad

Se ha asumido (aunque aún no ha sido definido) que, en amniotas, la viviparidad y la placentación se han desarrollado a través de estadios sucesivos de una transformación continua, unilineal, con placentas saco vitelinas originadas previamente a las placentas corioalantoideas. Sin embargo, la distribución filogenética de caracteres reproductivos en mamíferos indica que la matrotrofia uterina obligada se llevó a cabo bajo condiciones de oviparidad, y que la viviparidad y la placentación se desarrollaron subsecuentemente. En contraste, en lagartijas y serpientes, la viviparidad se desarrolló, frecuentemente, con la placentación y la matrotrofia incipiente de manera simultánea, aparentemente, con cambios evolutivos de acuerdo con un modelo de equilibrio puntuado (Blackburn, 2005).

En reptiles escamados (y, muy posiblemente, en mamíferos), las placentas formadas de corioalantoides y saco vitelino se desarrollaron simultáneamente (Blackburn, 2005). Los análisis filogenéticos indican que la viviparidad ha evolucionado independientemente al menos 114 veces en anfibios y reptiles, con la mayoría de los orígenes (por lo menos 103) ocurriendo en los escamosos. De hecho, la evolución de la viviparidad a partir de la oviparidad se ha producido con mayor frecuencia en los reptiles escuamatos que en todos los demás grupos de vertebrados combinados (apenas 38 orígenes no escuamatos). Sin embargo, las cecalias rivalizan con los escamosos en términos del porcentaje de orígenes independientes de

viviparidad: 4 de 189 especies, o 2.1% en las cecilias, y 114 de aproximadamente 7000, o 1.6% en escuamatos. En términos de números de especies vivíparas, aproximadamente el 19% de las cecilias y el 20% de los escuamatos son vivíparos (Vitt y Cadwell, 2014).

El número de especies vivíparas es mucho mayor que el número de orígenes. Cuando varias especies estrechamente relacionadas son vivíparas y su antepasado más reciente también lo es, un solo evento evolutivo explica todas las especies descendientes vivíparas en un clado dado.

Los reptiles escamosos que son vivíparos producen sus crías jóvenes como miniaturas vivas de lagartos adultos (Blackburn, 1982; 1985). Esta estrategia reproductiva ha surgido en al menos once familias diferentes: Agamidae, Anguidae, Chamaeleonidae, Cordylidae, Diplodactylidae, Iguanidae, Lacertidae, Scincidae (muchas veces), Trogonophidae, Xantusiidae y Xenosauridae, pero no existe en absoluto en Helodermatidae, Varanidae, Lanthanotus, Gekkonidae, Eublepharidae, Pygopodidae, Amphisbaenidae, Rhineuridae, Bipedidae, Gerrhosauridae, Teiidae, Gymnophthalmidae y Dibamidae. Alrededor del 14% de las iguanidas, el 17% de las chamaeleónidas, el 43% de los escíncidos y más del 70% de las anguidas son vivíparas. Todos los cordilidos son vivíparos excepto *Platysaurus*. Todos los xantusiids y xenosaurids son vivíparos (Pianka y Vitt, 2006).

La viviparidad ha surgido de diferentes maneras, aunque las presiones selectivas que favorecen su evolución fueron probablemente similares. Las hembras de muchas especies vivíparas retienen huevos que contienen todos los nutrientes necesarios para el desarrollo embrionario en forma de yema. El desarrollo tiene lugar dentro de los oviductos de una hembra. La nutrición en huevos lecitotróficos no es tan diferente de la que ocurre en los huevos depositados en el medio ambiente externo, excepto que las hembras pueden proporcionar calor, agua y algunos minerales a los embriones en desarrollo. Las hembras de lagarto vivíparo proporcionan nutrientes a los embriones a través de una variedad de tipos de placenta, distinguibles por las partes de membranas embrionarias que entran en contacto con las membranas maternas facilitando la transferencia de nutrientes (Stewart y Blackburn, 1988).

Las ventajas que proporciona la viviparidad a los padres es que tienen más control sobre el desarrollo de la descendencia que la oviparidad ya que la hembra lleva a su descendencia dentro de su cuerpo. Cuando las crías de especies vivíparas nacen, las hembras están presentes por lo cual existe la posibilidad de cuidado parental, pero hasta la fecha no se ha documentado este tipo de comportamiento. Las hembras que portan crías

vivas pueden moverse entre los microhábitats, pasando el tiempo en los microhábitats más apropiados para el desarrollo del huevo.

Otra ventaja que tiene la viviparidad en términos de depredación, es que los embriones transportados dentro de una hembra pueden escapar junto con ella, mientras que los huevos depositados en nidos son indefensos y están sujetos a una depredación fácil siempre que los encuentren. Sin embargo, los costos de llevar descendencia pueden ser considerables.

Una lagartija hembra es a menudo más grande que muchos depredadores que podrían comer un huevo. Después del nacimiento, los escíncidos jóvenes de *Egernia australiana* a veces permanecen en las madrigueras o huecos de su madre durante un período de tiempo, éstos pueden obtener protección adicional de los depredadores.

Una desventaja de este modo de reproducción se puede observar en la capacidad de las hembras para escapar de los depredadores, este rendimiento se puede reducir durante la gestación debido a la carga que representan las crías en desarrollo, además, las hembras llevan a sus crías durante un período de tiempo más largo que las especies ovíparas (Vitt y Cadwell, 2014). Algunas desventajas de la viviparidad se centran en la reducción de la movilidad femenina durante la gestación a menudo prolongada y la pérdida de la capacidad produce múltiples embragues en una temporada.

6. Hipótesis propuestas de la evolución de la viviparidad en reptiles

De todos los factores ambientales mencionados anteriormente, las bajas temperaturas es el que es considerado como principal para este paso evolutivo en base a estudios comparados y experimentales. Este es denominado modelo o hipótesis del “clima frío”, el cual considera que la viviparidad ha evolucionado como una adaptación a los climas fríos (Shine, 1983, 1985, 2002; Andrews, 2000; Hodges, 2004). Por lo tanto, se cree que la viviparidad como estrategia de reproducción la adoptaron algunas especies para poder habitar climas fríos. A la fecha se manejan varias hipótesis sobre el origen de la viviparidad; las más conocidas son la “ecológica o del clima frío” y la otra es la “hipótesis fisiológica”. El presente trabajo realizará una recopilación de las distintas hipótesis o modelos propuestos para explicar la viviparidad en reptiles.

6.1 Hipótesis del clima frío de la viviparidad

La evolución de la viviparidad en la mayoría de los lagartos parece estar vinculada a la adaptación a climas fríos, ya sea en latitudes o elevaciones altas (Shine 1983, 1985; Shine y Bull, 1979).

Esta hipótesis propone que la probabilidad de eclosión de los huevos aumentará si las hembras en lugares fríos los retienen dentro de sus cuerpos por más tiempo. En estas zonas, las hembras podrían regular la temperatura de su cuerpo conductualmente y así regular la temperatura de los embriones en desarrollo, es decir, pueden tomar el sol para mejorar el desarrollo, mientras que los huevos depositados en el suelo en nidos no pueden moverse a las zonas de luz solar para ganar calor. Además, las hembras al mantener temperaturas corporales más altas que los huevos en los nidos, sus crías incubadas internamente se producen más temprano en la temporada que las crías de los huevos. Eventualmente, los huevos son retenidos hasta que "eclosionan" mientras todavía están dentro del cuerpo de la hembra, maximizando así el éxito reproductivo. A medida que pasa el tiempo, las glándulas que producen la cáscara del huevo desaparecen y la especie queda atrapada en la viviparidad (Pianka y Vitt, 2006).

Vitt y Cadwell (2014) mencionan que, en la mayoría de los reptiles escamosos, la temperatura y específicamente un clima frío parecen ser los factores principales que promueven la evolución de la viviparidad. Sus argumentos básicos son:

- (1) Las hembras preñadas pueden obtener y mantener conductualmente la temperatura corporal por encima de la temperatura del sustrato, mientras que los huevos experimentan los caprichos de las temperaturas ambientales.
- (2) El desarrollo embrionario es más rápido a temperaturas más altas.
- (3) La supervivencia de los recién nacidos es mayor porque el desarrollo acelerado les permite ingresar al medio ambiente antes y establecerse antes del clima frío.

La evidencia que respalda la hipótesis del clima frío proviene de una variedad de fuentes. Los reptiles escamosos que se encuentran en las latitudes o elevaciones más altas son todos vivíparos y los escuamatos vivíparos evolucionados recientemente tienden a habitar ambientes fríos.

Shine (1983) sugirió que las temperaturas extremas de regiones con climas fríos pueden matar a los embriones en el nido, ya sea a través del congelamiento o por una incubación prolongada a temperaturas bajas. Alternativamente, la incubación a bajas temperaturas puede disminuir la velocidad del desarrollo embrionario y evitar que los huevos ocluyan antes del invierno. Tal disminución sería tan perjudicial como una inhibición total dada la importancia del nacimiento temprano en regiones templadas, donde el congelamiento puede matar a los neonatos (Packard *et al.*, 1977; Gillette, 1993). De acuerdo con Shine (1995) la incubación en temperaturas frías típicamente resulta en lagartijas con una condición física desventajosa en comparación con las lagartijas que nacen de huevos incubados a temperaturas óptimas.

6.1.1 Viviparidad en altas altitudes

Es posible que existan otros factores, además del clima frío, que pueden jugar un papel importante en la evolución de la viviparidad. En un análisis sobre la distribución de las especies ovíparas y vivíparas del género *Sceloporus*, (Gillette *et al.*, 1980) notaron que ambos tipos de especies exhiben patrones de distribución similares, excepto por el hecho de que las formas vivíparas tienden a encontrarse en altas altitudes. También se han encontrado especies vivíparas de otros grupos de reptiles en ambientes montañosos tales como: *Anguidae* (Gillette y Casas-Andrew, 1987), *Tropiduridae* (Ramírez-Pinilla, 1991) y *Scincidae* (Ramírez-Bautista *et al.*, 1996, 1998). Se han sugerido varias ventajas para las formas vivíparas de montaña, las cuales típicamente exhiben actividad reproductiva otoñal. El parto ocurre al comienzo de la época favorable, cuando la disponibilidad alimenticia es mayor. En principio, esto favorece el crecimiento de las crías y mejora su probabilidad de supervivencia. Asimismo, pueden alcanzar más rápido la madurez sexual y tener un ciclo de crianza extra durante su ciclo de vida (Ballinger, 1973; Gillette y Bearce, 1986). También, ya que la preñez ocurre en una época de actividad reducida, en la que el alimento es escaso, las hembras corren menos riesgo de depredación y disminuye considerablemente el efecto de la disminución alimenticia, la cual es común en las hembras preñadas.

Los beneficios de la viviparidad en climas fríos consistirían en aligerar las desventajas de la oviparidad. Las ventajas se basan en el comportamiento termorregulador de las hembras grávidas, por la cual, son capaces de mantener una temperatura adecuada o mejor que la disponible en el medio en el que se encuentra, para el desarrollo embrionario, ya que, tanto la tasa de desarrollo como la viabilidad de los neonatos está directamente influida por la temperatura (Beuchat, 1988; Shine y Harlow, 1993; Lourdais *et al.*, 2004). La termorregulación precisa de las hembras grávidas no sólo puede incrementar la tasa de

desarrollo de los embriones, sino que también aumenta la probabilidad de producir fenotipos óptimos en los neonatos (Shine, 1995). En contraste, las hembras de las especies ovíparas simplemente depositan sus huevos en un lugar con un entorno que es adecuado en el momento de realizar la puesta, sin tener ningún control posterior sobre el ambiente térmico o hídrico en que se desarrollarán (Packard y Packard, 1988; Overall, 1994).

Esta explicación o hipótesis no se aplica a todos los anfibios y reptiles. Por ejemplo, todas las cecilias vivíparas y la mayoría de las ranas vivíparas son tropicales, negando la temperatura como una explicación probable para estos taxones. Lo mismo es cierto para los escuamatos vivíparos; muchos tienen distribuciones de zonas templadas (por ejemplo, *Elgaria coerulea*) o viven en elevaciones altas (por ejemplo, *Sceloporus jarrovi*, *S. aeneus*), pero muchos son tropicales (por ejemplo, grietas continentales de Sudamérica y Centroamérica en el género *Mabuya* y todas las serpientes de la familia *Boidae*) o viven en desiertos (por ejemplo, *Xantusia vigilis*) y no tenían un antepasado que viviera en ambientes fríos (Vitt y Cadwell 2014).

Una especie no necesita vivir actualmente en un ambiente frío para que el clima frío haya sido el factor selectivo que condujo a su viviparidad. Una vez que la viviparidad ha surgido dentro de un clado, las especies vivíparas podrían haberse dispersado en áreas más cálidas, por lo que sus distribuciones actuales podrían ser bastante diferentes de las del pasado. Por ejemplo, el género de serpientes australianas *Pseudechis* (*Elapidae*) contiene cinco especies ovíparas y una especie vivípara. Solo la especie vivípara, *P. porphyriacus*, habita en un hábitat frío. Las hipótesis alternativas ecológicas para la evolución de la viviparidad se rechazan sobre la base de datos comparativos, lo que sugiere que la hipótesis del clima frío es la única viable que explica la viviparidad en *P. porphyriacus*.

6.2 Modelo fisiológico y ecológico de la evolución de la viviparidad

Las primeras hipótesis sobre los cambios fisiológicos que permitieron la evolución de la viviparidad se han concentrado en las restricciones impuestas por la retención de huevos (Packard *et al.*, 1977; Guillette, 1982), los requisitos de calcio embrionario (Packard *et al.*, 1977), los sistemas de determinación del sexo (Bull, 1979) o la determinación del sexo (Blackburn, 1982). Estas restricciones fisiológicas pueden ser importantes, pero Shine y Guillette (1988) se centran en los mecanismos de control generales. Los autores citados al inicio usan restricciones fisiológicas para explicar por qué la viviparidad no ha evolucionado en grupos específicos de reptiles, pero no han discutido los mecanismos fisiológicos responsables de la evolución de este modo de paridad. La escasez de datos sobre los mecanismos de control involucrados en el mantenimiento de la gestación de reptiles significa que solo hay evidencia circunstancial disponible para varios aspectos del modelo planteado.

Guillette (1985) propuso la hipótesis básica de que el mantenimiento de altos niveles de progesterona circulante puede prolongar la retención uterina de los huevos (ER) en escamosos ovíparos y que la estimulación de la secreción de progesterona (especialmente de las glándulas suprarrenales) por factores ambientales pueden resultar en una ER prolongada en algunas especies y en algunos hábitats como respuesta fenotípica directa (en lugar de adaptativa) (Shine y Guillette, 1988). Por lo tanto, las hembras que presentan ER prolongada pueden aparecer en altas frecuencias en algunas situaciones, pero no en otras. Esta hipótesis combinada con un mecanismo evolutivo (asimilación genética) produce una nueva hipótesis de la evolución de la viviparidad, combinando causas próximas y últimas. Shine y Guillette (1988) proponen que esta situación puede facilitar la evolución de la viviparidad en algunos linajes y en algunas áreas, en términos de rapidez del cambio, así como en la frecuencia de aparición de este modo de reproducción.

6.2.1 Mecanismos de control endocrino

Se sabe que es poco probable que la viviparidad surja en un solo paso a partir de la oviparidad, es necesario que ocurra a través de pasos intermedios en donde los huevos se tienen que retener durante largos periodos de tiempo y el grosor de la cáscara se reduce para permitir el intercambio de gases entre los tejidos de la madre y la cría.

Este modelo trata de explicar los mecanismos de control endocrino de la gestación y la oviposición en reptiles escamosos. La duración de la gestación está parcialmente controlada por la actividad esteroideogénica del cuerpo lúteo (Shine y Guillette, 1988; Xavier, 1987). La

terminación de la gestación en reptiles está relacionada con la degradación del cuerpo lúteo (luteólisis) y una consecuente disminución de progesterona (Guillette *et al.*, 1984; Jones y Guillette, 1982). El mantenimiento de niveles elevados de progesterona en plasma puede prolongar la inactividad uterina y bloquear directamente las contracciones uterinas en algunas especies de reptiles (Callard y Hirsch, 1976; Lemus *et al.*, 1970). La progesterona no solo es secretada por el cuerpo lúteo, sino también por las glándulas suprarrenales, como ocurre en las lagartijas *Trachydosaurus rugosus* (Bourne, 1981) y *Lacerta vivipara* (Dauphin y Xavier, 1985).

El estímulo para la secreción de progesterona por las glándulas suprarrenales no se ha definido completamente, pero se sabe que las glándulas suprarrenales de los mamíferos secretan progesterona en cantidades significativas en respuesta al estrés (Shine y Guillette, 1988). Se han descrito ciclos estacionales de la actividad suprarrenal en numerosos reptiles y el nivel de secreción suprarrenal de esteroides cambia con el tiempo como parte de este ciclo (Gabe, 1970; Callard y Callard, 1978). Esta información puede sugerir la siguiente hipótesis:

En entornos (épocas del año, condiciones estresantes, etc.) que estimulan que incrementen la actividad suprarrenal en un reptil hembra, la síntesis resultante de progesterona, así como de corticosterona, puede retrasar la luteólisis al inhibir la síntesis de prostaglandinas. Además, la progesterona elevada inhibiría las contracciones uterinas asociadas con el nacimiento al bloquear estas contracciones directamente y/o al inhibir la liberación de AVT desde la neurohipófisis. Por lo tanto, una respuesta a alguna señal ambiental podría provocar la retención facultativa de huevos. La retención prolongada sólo es posible si la deposición de la cáscara de huevo también se retrasa para permitir el intercambio de gases y líquidos a través de la placenta (Shine y Guillette, 1988).

Sin embargo, no se tienen datos completos y claros sobre los mecanismos de control de este proceso. La relevancia de esta idea para la evolución de la viviparidad es que (1) sugiere un mecanismo de control para la duración de la retención uterina de huevos y (2) este mecanismo de control, aunque está bajo control genético final, puede ser directamente sensible a las influencias ambientales en la hembra.

6.2.2 *Modelo fisiológico vs hipótesis adaptacionistas*

Algunas hipótesis adaptacionistas sobre la evolución de la viviparidad como las propuestas por Tinkle y Gibbons (1977), Shine y Bull (1979), y Guillette (1982), se basan en el supuesto de una variabilidad genética de los tiempos de retención que ofrecen la oportunidad de selección para favorecer este carácter. Esta variabilidad resulta de varias hembras que presentan diferentes grados de ER (retención del huevo).

La hipótesis propuesta por Tinkle y Gibbons (1977), mantiene que la viviparidad debe evolucionar en los casos donde las hembras que se encuentran listas para poner sus huevos no pueden predecir si el sitio de anidación permanecerá favorable durante todo el periodo de incubación, incluyendo los primeros días de vida de los recién nacidos. Shine (2002) sometió a prueba esta hipótesis y sus resultados no apoyaban lo propuesto. Las temperaturas de anidación en altas elevaciones, donde son abundantes las especies vivíparas, no fueron menos predecibles que las de bajas elevaciones. Además, el retraso en la puesta de huevos tendió a disminuir la “predictibilidad” de las condiciones térmicas del nido (la predicción fue que las hembras que retrasaran más el tiempo de puesta predecirían mejor las condiciones térmicas futuras del nido).

En contraste, la característica principal del modelo fisiológico presentado por Shine y Guillette es sugerir que la variabilidad intrapoblacional respecto a la duración de la ER puede ser el resultado de variaciones genéticamente basadas en el alcance de la respuesta fenotípica materna a varios factores en el entorno materno inmediato. De esta manera, la “duración” de la ER puede no ser un carácter fijo para una hembra específica, más bien ser un intervalo de posibles respuestas a diferentes niveles de actividad de secreción de progesterona suprarrenal y/o lútea. Sin embargo, si este no es el caso, el modelo de estos autores sugiere un mecanismo de control endocrino para ER y ese modelo es un componente esencial para la comprensión integral de la evolución de la viviparidad.

Si los autores de este modelo tienen razón al proponer que el control endocrino de ER es estrictamente un carácter genéticamente determinado y sin variaciones debido a respuestas fenotípicas, la selección natural podría funcionar sobre este mecanismo al fijarlo. No obstante, si la plasticidad fenotípica es importante, podría afectar de manera considerable las formas en las que puede evolucionar la retención uterina prolongada de los huevos. Los diferentes linajes filogenéticos de los reptiles pueden diferir en la endocrinología reproductiva, de manera que algunos taxones son particularmente propensos a producir cantidades de

progesterona suprarrenal que permita mantener la gestación en respuesta a diferentes factores ambientales o tienen una inhibición particularmente fuerte de la oviposición por los altos niveles de progesterona circulante presente. En estos taxones es más probable que se exhiba la ER prolongada en respuesta a distintos estímulos ambientales, así como también, algunos hábitats pueden ser más propensos a estimular la actividad suprarrenal que conduce a altas concentraciones de progesterona en plasma quizá debido a una mayor estacionalidad o mayor estrés para las hembras (Shine y Guillette, 1988).

Este tipo de variación entre los taxones y entre los hábitats puede hacer que la retención prolongada de los huevos sea más común en algunos hábitats o en algunos taxones que en otros. La viviparidad puede ser más propensa a evolucionar bajo tales condiciones. Sin embargo, una especie que presenta ER prolongada no evoluciona de manera directa a la viviparidad, este cambio del modo de reproducción debe requerir cambios morfológicos y fisiológicos tanto del embrión como de la hembra grávida. También, la prolongación inducida por el medio ambiente de la retención de los huevos puede ser una exaptación que ha facilitado la evolución de la viviparidad en reptiles.

Shine y Guillette (1988) hacen hincapié en la importancia de la progesterona en el control de la ER, este componente evolutivo debe aplicarse a cualquier sistema de control que resulte en una alta variación en la duración de la ER como respuesta a las señales ambientales inmediatas. Este modelo tiene la ventaja que tiene un apoyo empírico razonable y es comprobable, además la participación de las glándulas suprarrenales en la producción de progesterona significa que una influencia ambiental directa en la ER parece probable.

6.3 Hipótesis de la manipulación materna

Las condiciones particulares que favorecen la evolución del viviparismo no se comprenden totalmente (Hodges 2004; Blackburn 2005; Sites *et al.* 2011). Por ejemplo, la hipótesis de clima frío no explica la presencia de especies vivíparas en climas cálidos. Especies como el lacértido vivíparo *Eremias przwalskii* seleccionan temperaturas más bajas durante la preñez (Li *et al.*, 2009). Además, la tasa de desarrollo embrionario y el fenotipo de las crías en reptiles no sólo puede verse afectada por la temperatura media del ambiente, sino también por el rango térmico (Andrews, 2000; Ji *et al.*, 2003; Shine, 2004; Webb, *et al.*, 2006).

Este último descubrimiento dio origen a la “hipótesis de manipulación materna” (Shine, 2004) para explicar el viviparismo en reptiles. Webb *et al.* (2006) establecen que las hembras mantienen temperaturas corporales diferentes a las del ambiente en el cual se encuentran, lo

cual les permite a los embriones tener una mayor estabilidad térmica. En términos generales, la hipótesis de “manipulación materna” o de “optimización térmica” de las etapas iniciales de la embriogénesis propone que la retención ha evolucionado para controlar el ambiente térmico de desarrollo. Las hembras manipularían los regímenes térmicos que experimentan los embriones en desarrollo, mejorando así la eficacia biológica de su descendencia.

El trabajo que dio lugar a esta hipótesis, Shine (1995) estudio dos especies australianas de escíncidos ovíparos, *Bassiana duperreyi* y *Nannoscincus maccoyi*, cuyos huevos fueron incubados en condiciones experimentales que simulaban las condiciones térmicas de nidos y de oviductos maternos. Este autor observó que, en ambas especies, la incubación en condiciones similares a los oviductos modifico múltiples componentes fenotípicos ligados al fitness en los embriones. Caracteres fenotípicos morfológicos y conductuales como el tamaño corporal, la longitud relativa de la cola, la velocidad de carrera, las conductas termorreguladoras y defensivas experimentaron modificaciones significativas que hacían a los descendientes más competitivos ecológicamente que aquellos incubados simulando condiciones de nido. De este modo, aumenta la viabilidad de los descendientes e incrementa su fitness.

Los estudios que respaldan esta hipótesis son todavía muy pocos (Ji *et al.* 2007). Además, hay evidencia apoyando la idea de que las condiciones térmicas a nivel intrauterino pueden influenciar el crecimiento embrionario en reptiles vivíparos (Wapstra 2000). La hipótesis de manipulación materna abarca un contexto más amplio que la hipótesis de clima frío, ya que incluye aspectos como la elección de las áreas de nidificación (Shine y Harlow 1993).

La hipótesis del clima frío no excluye a la hipótesis de la manipulación materna y puede aplicarse a cualquier circunstancia que permita a las hembras mantener una temperatura distinta de la temperatura que presentan áreas en donde se encuentra (Shine 2004; Webb *et al.* 2006).

7. Reversiones en la viviparidad

Siempre se ha considerado que la viviparidad de los escamosos ha evolucionado a partir de la oviparidad, sin embargo, algunos científicos se han preguntado si es posible que haya habido reversiones a lo largo de la historia evolutiva de estos organismos. Un análisis del 2014 en *Ecology Letters* ha propuesto que la viviparidad en realidad es ancestral para los

escamosos y que las “reversiones” de viviparidad-oviparidad han predominado en su historia reproductiva (Pyron y Burbrink, 2014). Si estas afirmaciones son ciertas se tendrían que reinterpretar los resultados de numerosos estudios además de plantear nuevamente los supuestos y conclusiones que han sido difundidos y aceptado ampliamente.

Los primeros trabajos que intentaron cuantificar los orígenes de la viviparidad de los reptiles se basaron en filogenias y clasificaciones filogenéticas, siempre bajo el supuesto de que la viviparidad evoluciona sin reversiones de la oviparidad. Así, conforme los estudios surgían junto con nuevas técnicas, algunos de los orígenes propuestos inicialmente se modificaron y se descubrieron nuevos orígenes a través de la comprensión de las relaciones filogenéticas. Fue entonces cuando se determinó que había 115 orígenes de la viviparidad en reptiles escamosos, pero este total subestima los orígenes de la viviparidad en grupos de escamosos tan especiosos como Lygosominae y Colubroidea. Esta cifra tampoco incluye los orígenes evolutivos definidos en reptiles extintos del Mesozoico y Paleozoico tardío (Blackburn, 2014; Blackburn y Sidor, 2014). Después de muchos estudios y a pesar de más de 150 orígenes reconocidos de la viviparidad de los vertebrados (Blackburn, 2014; Blackburn y Sidor, 2014), poca evidencia respalda la idea de que las reversiones a la oviparidad han jugado un papel importante en la historia evolutiva de los vertebrados.

En el estudio que realizaron Pyron y Burbrink (2014) muestran los resultados de un procedimiento basado en modelos BiSSE (Estado Binario de Especiación y Extinción) y un análisis MP (Máxima parsimonia), cada uno de los cuales fue diseñado para permitir transformaciones bidireccionales entre oviparidad y viviparidad. Se compararon con un tercer análisis, que suponía que la transformación de la oviparidad a la viviparidad es irreversible. Según los resultados, dos procedimientos adicionales (análisis Mk2 independientes del estado) arrojaron resultados similares al análisis BiSSE. Los resultados de los procedimientos se presentaron como diagramas de árbol grandes en apéndices en línea y se resumieron en una sección de Información de apoyo (SI) en línea (Blackburn, 2015).

Los resultados del análisis BiSSE mostraron que la viviparidad es ancestral para los reptiles escamosos, esta se originó hace más de 174 millones de años, contrario a los estudios comunes que afirman que la oviparidad es ancestral de los escamosos, otro resultado obtenido es que las reversiones de viviparidad a oviparidad han ocurrido con mucha más frecuencia que los orígenes de la viviparidad, además, los climas cálidos han impulsado la evolución de las reversiones a oviparidad en numerosos clados vivíparos.

Los resultados cuantitativos que se obtuvieron para los tres métodos analíticos difieren

entre sí. El análisis BiSSE produjo 34 orígenes de viviparidad y 59 reversiones de viviparidad. El análisis de máxima parsimonia produjo 73 orígenes inequívocos de viviparidad y 12 reversiones, la mayoría de estas reversiones consideradas como propias fueron en grupos que mostraron baja resolución filogenética a nivel de especie (por ejemplo, Liolaemus y Lygosominae). El modelo sin reversiones reveló 121 orígenes de viviparidad, a pesar de su sofisticada metodología y el uso de información filogenética actualizada este análisis arrojó orígenes de la viviparidad que son ampliamente consistentes con los definidos antes de este estudio (Blackburn, 2015).

Estos resultados obtenidos entran en conflicto con algunas de las teorías antes mencionadas donde consideran a los escamosos como ovíparos ancestrales y los estudios que encuentran los orígenes de la viviparidad hasta los tiempos cretácico y cenozoico e incluso algunos que ocurrieron más recientemente en el Plioceno y el Pleistoceno. También entro en conflicto con la teoría del clima frio donde propone que el cambio en los modos reproductivos se presenta con mayor proporción en los lugares fríos que en los cálidos.

Además de los orígenes de la viviparidad también identificaron inferencias sobre modos reproductivos ancestrales de taxones clave (Tabla 1). En estos resultados se muestra que el ancestro común más reciente (MRCA) de los escamosos fue vivíparo bajo el modelo BiSSE, pero ovíparo en el análisis de máxima parsimonia, esto dependía de la especie estudiada. Entre los modelos BiSSE y máxima parsimonia, se infirió que la viviparidad era ancestral en taxones importantes como Scincidae, Lygosominae, Anguimorpha, Boidae y Crotalinae. En el modelo de irreversibilidad, cada uno de los taxones anteriores se reconstruyó ancestralmente como ovíparo como en análisis anteriores.

Tabla 1. Modos reproductivos ancestrales de taxones escamosos según se infiere de los análisis en el artículo de *Ecology Letters* (Pyron y Burbrink, 2014).

MRCA of taxon	BiSSE model	MP analysis	Irreversibility analysis
Squamata	V	0	0
Non-dibamid squamates	V	0	0
Scincoidea	V	V ^c	0
Cordylidae	?	?	0
Scincidae	V	V	0
Lacertoidea	0 ^a	0	0
Anguimorpha	V	V ^c	0
Iguania	0 ^a	0	0
Liolaemidae	?	0	0
<i>Liolaemus</i>	V	0	0
Serpentes	0 ^a	0	0
Alethinophidia	V ^b	0	0
Booidea	V	V ^c	0
Boidae	V	?	0
Colubroidea	V	0	0
Viperidae	V	0	0

Information is taken from the appendices, and where possible, the text. 0, oviparity; V, viviparity; "?," ambiguous (undefined); MRCA, most recent common ancestor.
^aListed as oviparous in the Supporting Information for this model, but represented as ambiguous in the corresponding data tree (Appendix S1). Serpentes is represented as viviparous in the text figure (Fig. 1).
^bSee text footnote 5.
^cListed as viviparous in the Supporting Information, but represented as ambiguous in Appendix S5.

En cuanto a los números de orígenes evolutivos y reversiones definidas, estos no son suficientes para dar una respuesta concreta al modo reproductivo de escamosos, son necesarias muchas otras transformaciones entre la oviparidad y la viviparidad para dar cuenta de la distribución filogenética de los modos reproductivos. En el análisis BiSSE, los clados simplemente se califican como un origen de viviparidad, debido a una ambigüedad de estado de carácter en su MRCA. Sin embargo, dada la relación de cada clado vivíparo con un grupo ovíparo, se requiere al menos una transformación más para explicar la distribución de los patrones reproductivos, es decir, se debe incluir un segundo origen de viviparidad como lo propone Hodges (2004), dos reversiones o un segundo origen de viviparidad más una reversión a la oviparidad.

El análisis de los resultados obtenidos de BiSSE revela un mínimo de 22 transformaciones indefinidas pero inevitables en lagartos y al menos siete en serpientes (Tabla 2). Los resultados del análisis de Máxima Parsimonia requieren al menos 15 transformaciones adicionales en lagartos y 12 en serpientes (Tabla 2). Estos números asumen la validez de las relaciones filogenéticas representadas, por lo tanto, podrían ser utilizados para modificar los árboles filogenéticos especialmente de aquellos grupos que tienen una resolución pobre a nivel de especie.

Tabla 2. Transformaciones en modos reproductivos bajo cada uno de los tres modelos analíticos en el documento de <i>Ecology Letters</i> (Pyron y Burbrink, 2014).			
Transformations	BiSSE model	MP analysis	Irreversibility analysis
Origins of viviparity			
Lizards	21 ^{ab}	47	76 ^c
Snakes	13 ^{bd}	26	45
Total	34 ^{abd}	73	121 ^c
Reversions to oviparity			
Lizards	36 ^c	10	0
Snakes	23	2	0
Total	59 ^c	12	0
Total defined transformations	93	85	121 ^c
Undefined transformations			
Lizards ^f	23	15	0
Snakes ^f	8	12	0
Total undefined	31	27	0
Total transformations ^g	124	112	121
<p>Defined transformations (origins and reversions) are taken from the paper's Supporting Information. Other than those manifested at subspecific levels, transformations of undefined polarity are assessed herein from the diagrammatic trees (see text). "Lizards" represent a paraphyletic group consisting of squamates exclusive of Serpentes.</p> <p>^aNot counting an origin of viviparity at the root node (text footnote d).</p> <p>^bThese "origins" all represent "re-reversals" from oviparity (O → V → O → V transformations)</p> <p>^cNot including two potential origins in <i>Sceloporus</i> (text footnote g).</p> <p>^dNot including an origin leading to the MRCA of Alethinophidia (text footnote e).</p> <p>^eNot counting the reversal in dibamids (footnote d) and separate reversals in Gerrhosauridae and Platysaurinae (text footnote f).</p> <p>^fAs determined from the corresponding diagrams (Appendix S1, S4, and S5), and excluding ≥10–12 subspecific transformations (text footnotes 9–11).</p> <p>^gExcluding ≥10–12 subspecific transformations, as well as four additional transformations in the BiSSE analysis (Table footnotes a, d, & e above) and two origins in the irreversibility analysis (Table 2 footnote c above).</p>			

Otro tipo de transformación indefinida está representado por especies que contienen poblaciones tanto ovíparas como vivíparas. Las especies de reproducción bimodal se omitieron de los análisis realizados por Pyron y Burbrink (2014) por qué no se manejan fácilmente mediante el procedimiento BiSSE. Sin embargo, de diez especies en las cuales la bimodalidad reproductiva ha sido bien establecida, cada una posiblemente representa una transformación potencial en el modo reproductivo. Si bien inferir que la polaridad de las transformaciones asociadas puede ser prematura (excepto bajo el supuesto de irreversibilidad), siete de las diez especies bimodales están bien integradas en grupos ovíparos y, por lo tanto, probablemente contienen orígenes de viviparidad en lugar de reversiones. Otros orígenes probables de viviparidad (o transformaciones alternativas) están representados por especies vivíparas que no se incluyeron en los análisis de *Ecology Letters*.

Los análisis BiSSE y MP han arrojado entre sí diversas interpretaciones mutuamente incompatibles con respecto a los modos reproductivos ancestrales inferidos de algunos taxones claves estudiados (Tabla 1), así como a los números de orígenes evolutivos y reversiones definibles (Tabla 2).

Los análisis mediante BiSSE trabajan con una metodología en desarrollo y por esta razón producen resultados inconsistentes y las pruebas y discusiones sobre su confiabilidad continúan (Goldberg e Igc, 2008; O'Meara, 2012; King y Lee 2015; Wright y Hillis, 2015). En análisis realizados después del estudio publicado en *Ecology Letters* se ha demostrado que los resultados de BiSSE deben ser reconsiderados (Rabosky y Goldberg, 2015).

Este estudio arrojó distintos escenarios que deben ser tomados en cuenta para futuros estudios de modos de reproducción en escamosos. El primero es que la viviparidad es ancestral para los escamosos, este modo de reproducción ha vuelto a la oviparidad en numerosas ocasiones ($\geq 59-61$); ha vuelto a evolucionar a la viviparidad muchas veces ($\geq 34-35$) y ha fluctuado entre viviparidad y oviparidad hasta cuatro y cinco veces en la historia de muchos linajes. Un segundo es que un patrón ancestral de oviparidad se ha convertido en viviparidad en muchas (≥ 73) ocasiones, y ha vuelto a evolucionar a oviparidad en relativamente pocos (12) clados. El tercer escenario es que los escamosos ancestrales eran ovíparas y que la viviparidad se ha originado muchas (≥ 121) veces, pero no ha vuelto a la oviparidad (Blackburn, 2015).

De estos tres escenarios el más probable ya que está apoyado por pruebas empíricas es que la oviparidad es ancestral para los escamosos, se puede dar el ejemplo de las cascadas de huevo, estas muestran solo pocas variaciones en la estructura y el modo de formación,

pero difieren de las cáscaras de huevo de otros reptiles. Las características derivadas compartidas de las cáscaras de huevo de escamoso son indicativas de su homología e inconsistentes con el postulado de que las cáscaras de huevo se han originado independientemente muchas veces. Del mismo modo, las glándulas oviductales que sintetizan y secretan las fibras de la cáscara de huevo muestran una fuerte evidencia de un único origen evolutivo. A lo largo de los escamosos ovíparos, las glándulas son muy similares en estructura, función y modo de control endocrinológico (Fox, 1977; Blackburn, 1998; Siegel *et al.*, 2011; Stewart y Blackburn, 2014).

Otro punto a favor de la oviparidad ancestral, es que los escamosos ovíparos suelen poner huevos que se encuentran dentro de un rango muy restringido de etapas de desarrollo, por el contrario, otros ponen huevos en etapas muy tempranas de desarrollo. Algunos reptiles ponen huevos cuando las crías ya presentan sus extremidades desarrolladas. Otros ponen huevos cuando las crías aún no están completamente desarrolladas. En poblaciones reducidas donde se presenta la bimodalidad reproductiva, las hembras ovíparas retienen los huevos hasta las últimas etapas del desarrollo de las crías. Este último modo reproductivo ha provocado que se piense que estos reptiles reflejan etapas de transición en la evolución a la viviparidad. Una característica derivada compartida de los escamosos es la oviposición de los huevos en desarrollo en la etapa en la cual se desarrollan las extremidades, esta se explica parsimoniosamente como una característica ancestral de la oviparidad de estos organismos.

El afirmar que la viviparidad ha tenido constantes reversiones a lo largo del tiempo evolutivo de los escamosos puede basarse en ideas erróneas sobre las diferencias entre los dos patrones. Pyron y Burbrink (2014) afirman: "Los escamosos con placenta simple... esencialmente retienen huevos sin cáscara en el útero (Thompson y Speake, 2006), y la reversión a la oviparidad aparentemente solo implica la reintroducción de la deposición de la cascara del huevo durante el desarrollo embrionario" esto para permitir el intercambio de gases y líquidos a través de la placenta simple, de lo contrario, sin esta modificación, la hembra tendría complicaciones para transportar a las crías dentro de su cuerpo ya que implicaría cargar más peso si se agrega el grosor de la cascara y sus posibilidades de supervivencia se reducirían.

Se debe tomar en cuenta que la viviparidad también implica una amplia gama de especializaciones necesarias para el mantenimiento de los embriones y de la hembra durante la gestación. Las diferencias entre las especies ovíparas y vivíparas se extienden mucho más allá de la presencia versus la ausencia de una cáscara de huevo, e incluyen especializaciones anatómicas, fisiológicas, de desarrollo, endocrinológicas, bioquímicas, conductuales y

ecológicas. Basados en todas estas características necesarias para la viviparidad es difícil aceptar totalmente la teoría que afirma que hubo reversiones en este modo reproductivo, es necesario realizar estudios más especializados para dar una conclusión clara respecto a las reversiones durante la historia evolutiva de los escamosos vivíparos.

Una alternativa de la hipótesis de las reversiones es postular la reaparición de las características ovíparas que se perdieron durante mucho tiempo a través de la supresión y la eventual re-expresión de genes en formas derivadas (Pyron y Burbrink, 2015). Según este supuesto, el análisis BiSSE mostraría que los genes surgieron en ancestros hipotéticos lepidosaurios no identificados (suprimidos hace 174 millones de años) y fueron retenidos en la historia de numerosos clados vivíparos. Por lo tanto, durante los cambios en el modo de reproducción entre viviparidad y oviparidad, los genes se re-expresaban cuando se presentara la oviparidad y se suprimieran cuando cambiara a la viviparidad. Esta alternativa provoca nuevas dudas respecto a los ancestros, por ejemplo, el grado de probabilidad de que dichos genes se conserven durante periodos de tiempo tan prolongados. Además, la idea de que se produjeron flip-flop entre los patrones reproductivos a través de la supresión sucesiva y la re-expresión de genes homólogos es incompatible con la diversidad de mecanismos por los cuales se logra la viviparidad (Blackburn, 2015).

Es importante señalar que las características biológicas asociadas con la oviparidad y la viviparidad ofrecen información invaluable para la reconstrucción de la historia evolutiva de los patrones de modos de reproducción. En este caso, por ejemplo, una característica beneficiosa de la hipótesis de supresión de genes es que es comprobable mediante análisis genéticos de especies existentes (Pyron y Burbrink, 2015), particularmente aquellas que supuestamente han sido el resultado de transformaciones sucesivas entre la oviparidad y la viviparidad. Pyron y Burbrink (2015) mencionaron que “es poco probable que los análisis filogenéticos por sí solos sean suficientes para comprender la evolución del modo de paridad en los escamosos, particularmente con respecto a la probabilidad, el mecanismo y la frecuencia de las transiciones hacia y desde la oviparidad”. Las transformaciones evolutivas mejor aceptadas son aquellas que se reconstruyen a través del análisis de las características fenotípicas y genéticas, por lo tanto, a pesar de la generación de modelos teóricos de hipótesis evolutivas, los datos empíricos son los que justifican su incorporación a las reconstrucciones evolutivas.

8. Ley de Dollo y la evolución unidireccional de la viviparidad

La ley de Dollo establece que “un organismo nunca regresa exactamente a un estado anterior, incluso si se encuentra en condiciones de existencia idénticas a aquellas en las que ha vivido anteriormente” (Dollo, 1893), sin embargo, esta ley ha caído en desacredito muy recientemente con los nuevos métodos filogenéticos estadísticos que se aplican a los estudios de los organismos. La amplia disponibilidad de datos de secuencia para la construcción de filogenias precisas y el desarrollo de un marco cuantitativo para la inferencia de la evolución del carácter abrió nuevas vías para probar la ley de Dollo (Goldberg & Igic, 2008).

En los reptiles, existe un amplio problema respecto a cómo ha sido la evolución de la viviparidad, el cual, se ha concentrado en dos aspectos principales: en los factores de selección que causan la transición de oviparidad a viviparidad y en la direccionalidad evolutiva que sigue esta transición. Hay una aceptación bastante generalizada respecto a que esta transición es casi unidireccional y está respaldada por numerosos estudios empíricos (Dulvy y Reynolds, 1997; Shine, 2004), además se sugiere que esta unidireccionalidad se debe a que la viviparidad requiere de distintas modificaciones en el organismo que dificultarían la probabilidad de repetir de manera inversa todos estos cambios con bases genéticas para volver al complejo estado inicial, es decir, a la oviparidad (Lee y Shine, 1998). Esto es consistente con las transiciones evolutivas descritas por la ley de Dollo (Dollo, 1893, 1922). Se han descubierto algunas excepciones a esta regla, aunque sigue siendo un fenómeno muy raro en la evolución (Collin y Miglietta, 2008; Lynch y Wagner, 2010). Si bien hay más de un centenar de transiciones independientes de la oviparidad a la viviparidad en reptiles (Blackburn, 2006; Sites et al., 2011), hasta la fecha se conoce solo un ejemplo sólido para la re-evolución de la cáscara de huevo (Lynch y Wagner, 2010), el lacértido *Zootoca vivipara*. Las especies individuales con bimodalidad reproductiva (es decir, linajes ovíparos y vivíparos dentro de una sola especie) son especialmente informativas porque las transiciones del modo de paridad son más recientes y permiten estudiar mejor los mecanismos evolutivos. La bimodalidad reproductiva se ha documentado para tres especies de lagartos: los escíncidos australianos *Lerista bougainvilli* (Qualls et al., 1995) y *Saiphos equallis* (Smith y Shine, 1997), y el lacértido euroasiático *Zootoca vivipara* (Braña y Bea, 1987; Heulin, 1988).

El lagarto común (*Zootoca vivipara*, anteriormente *Lacerta vivipara*) es la especie de reptil terrestre existente más extendida geográficamente. Su distribución cubre casi toda Europa, el norte y el centro de Asia y hasta Japón (Fig. 1). Dentro de esta distribución, los lagartos comunes se han adaptado a diversos entornos extremos. Una de estas adaptaciones es la

evolución de la viviparidad, única dentro de los lagartos europeos, además, es una de las transiciones más recientes de la oviparidad a la viviparidad conocida en vertebrados (Pyron y Burbrink, 2014; Surget-Groba et al., 2006), los lagartos comunes son un modelo actual muy completo para el estudio de la viviparidad (Freire et al., 2003; Le Galliard et al., 2003; Murphy y Thompson, 2011). Cabe destacar que los lagartos comunes presentan bimodalidad reproductiva: de los seis linajes de lagartos comunes actualmente reconocidos, dos son ovíparos y cuatro son vivíparos (Surget-Groba et al., 2006). Un linaje ovíparo está restringido al norte de España y al suroeste de Francia (grupo ovíparo occidental), alopátrico a todos los demás linajes comunes de lagartos. Un segundo linaje ovíparo ocurre en la parte sur de los Alpes (grupo ovíparo oriental). Cuatro linajes vivíparos cubren el resto de la distribución euroasiática (Mayer et al., 2000; Surget-Groba et al., 2006).

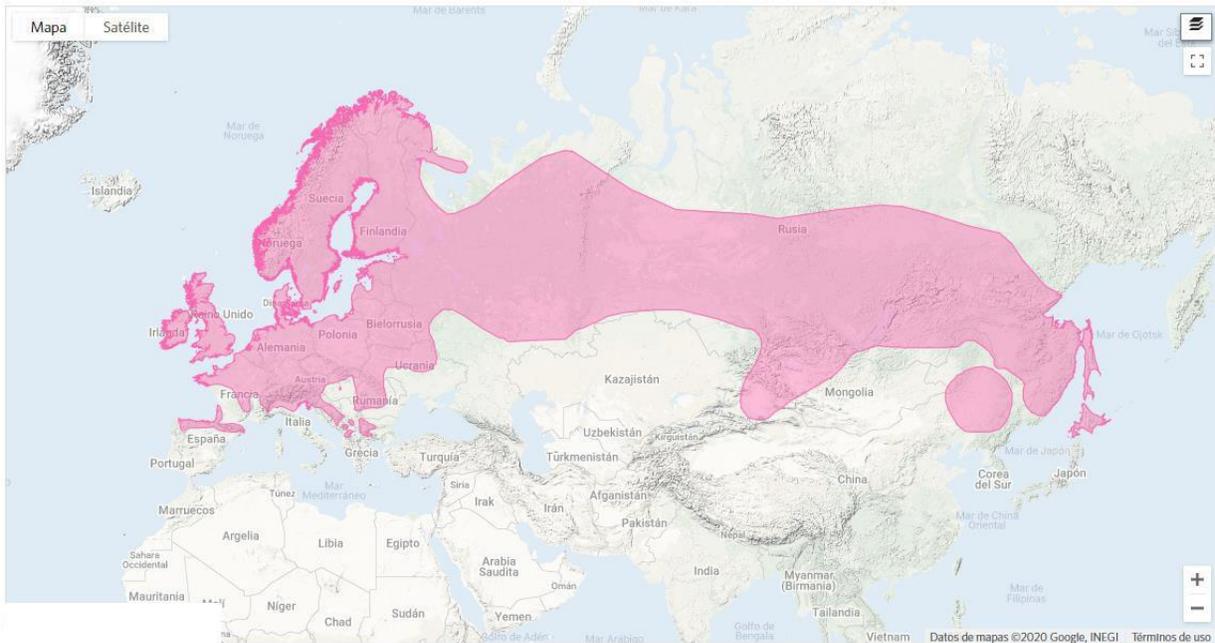


Figura 1. Mapa de distribución de *Zootoca vivipara* (Naturalista, 2020).

Las relaciones filogenéticas dentro de *Zootoca* no se han resuelto completamente. La historia evolutiva de los dos modos de paridad de estos lacértidos ha sido controvertida dependiendo de qué datos se utilicen para interpretar las relaciones filogenéticas. Algunos estudios que se han realizado respecto a la reproducción de estos reptiles han demostrado que los huevos del grupo ovíparo oriental tienen cáscaras más gruesas y contienen embriones menos desarrollados en el momento de la oviposición en comparación con los huevos del grupo

ovíparo occidental (Heulin et al., 2002). También se ha observado que los embriones de hembras vivíparas tienen nutrición lecitotrófica (de la yema) y permanecen envueltos en una membrana delgada de cáscara de huevo durante todo el período de gestación (Panigel, 1956; Heulin, 1990).

En un estudio filogenético realizado por Surget-Groba et al. (2001) se usó un solo gen mitocondrial (un fragmento de secuencia de ADNmt, 429 pb del gen del citocromo b) y debido a la baja variación de la secuencia se llegó a la conclusión que ambos linajes ovíparos eran hermanos de todos los demás linajes vivíparos, lo que concuerda con un único origen de viviparidad (Fig. 2A). Estudios posteriores a este sobre el cariotipo de lagartos comunes han dado como resultado un escenario evolutivo más complejo, en el cual se demuestran dos orígenes de viviparidad basados en la evolución del cromosoma sexual (Z1Z2W o ZW) (Odierna et al., 2004; Surget-Groba et al., 2006; Fig. 2B).

Surget-Groba et al., en el 2006 realizaron un estudio mucho más complejo en el cual, presentaron un análisis filogenético basado en un fragmento de ADNmt mucho más grande (1660 pares de bases alineadas: 23 pb de Glu-tRNA, 1143 pb de citocromo b, 4 pb en el extremo 3' del gen del citocromo b y 490 pb de 16S rRNA) y un muestreo más completo, el cual incluye poblaciones nuevas de Asia y Europa central, en donde reside la mayor parte de la diversidad genética. Obtuvieron como resultado dos escenarios, el primero de un único origen de viviparidad seguido de una reversión a la oviparidad que dio lugar al clado ovíparo occidental, el segundo escenario es que la viviparidad evolucionó en tres ocasiones distintas, sin embargo, el más parsimonioso es el que involucra solo dos pasos evolutivos (una transición de la oviparidad a la viviparidad y una inversión de la viviparidad a la oviparidad) (Fig. 2C), sin embargo, esta filogenia era incompatible con un solo origen del sistema de cromosomas sexuales Z1Z2W. Recientemente se descubrió una población que habita en la región de los Cárpatos en Rumania y se encontró que está más estrechamente relacionada con el linaje ovíparo oriental filogenéticamente basal basado en ADNmt (Velekei et al., 2014; Fig. 2D).

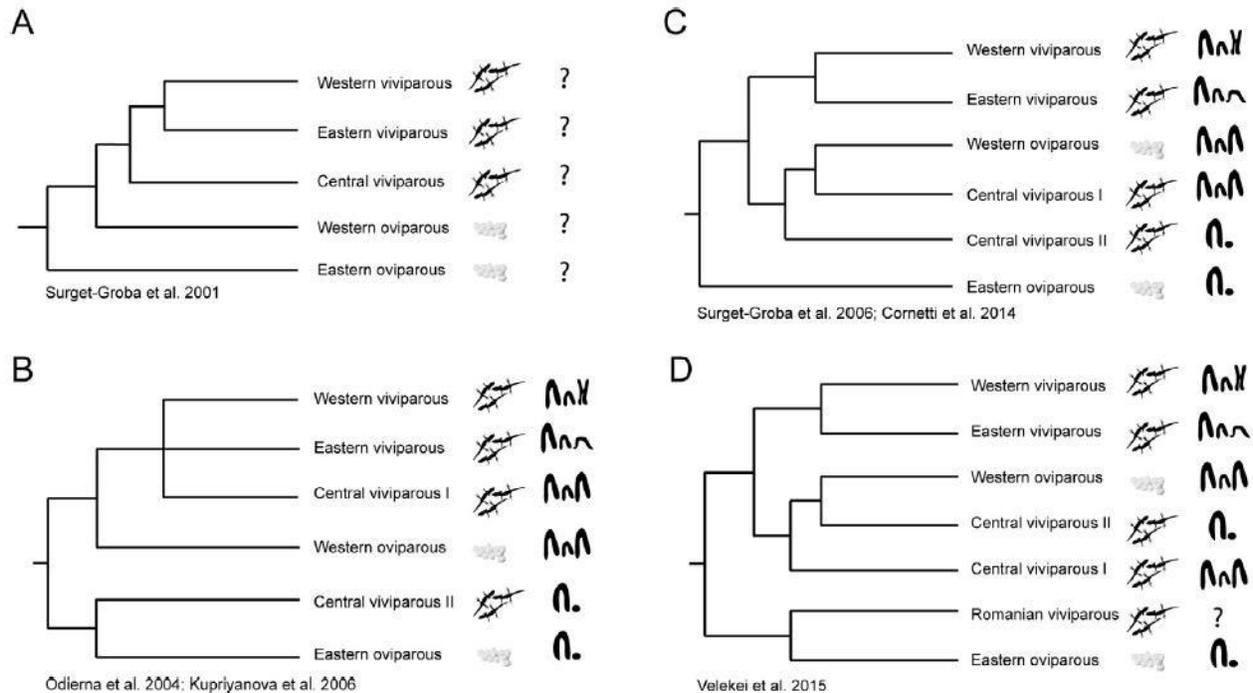


Figura 2. Hipótesis alternativas para las relaciones filogenéticas de lagartos comunes y la evolución del modo de paridad. El modo de paridad y la configuración de los cromosomas sexuales (ZW o Z1Z2W; Odierna et al., 2004) se ilustran junto a cada linaje respectivo. El árbol filogenético (A) implica un único origen de viviparidad y fue respaldado por un gen de ADNmt. El segundo árbol (B) se basa en estudios cariológicos y sugiere dos orígenes independientes de viviparidad. La hipótesis (C) sugiere una reversión a la oviparidad como el escenario más parsimonioso, basado en ADNmt y algunos genes nucleares. La última filogenia (D) incluye un linaje vivíparo recientemente descubierto en los Cárpatos, que se encontró que estaba estrechamente relacionado con el linaje ovíparo oriental. La evolución del modo de paridad en este escenario implica dos orígenes independientes de viviparidad y una inversión de la oviparidad (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018).

Sin embargo, las filogenias reconstruidas solo a partir de ADN mitocondrial tienen información limitada y frecuentemente se malinterpretan las relaciones filogenéticas "verdaderas" (Ballard y Whitlock, 2004; Near y Keck, 2013; Wallis et al., 2017), por esta razón, es esencial incorporar en los estudios filogenéticos la secuenciación de ADN nuclear de alta resolución para resolver topologías difíciles (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018).

En un estudio del 2018 realizado por Recknagel, A. y colaboradores, utilizaron filogenómica del genoma completo con datos de secuenciación de ADN asociada a sitios de restricción de doble digestión (ddRADSeq), además de una técnica de secuenciación de

próxima generación (NGS) para identificar polimorfismos de ADN en todos los linajes de lagartos comunes (Peterson et al. , 2012; Recknagel et al., 2015, 2013), reconstruyeron una filogenia nuclear de hasta 1,33 millones de nucleótidos, y una filogenia de ADN mitocondrial basada en el citocromo b, utilizando métodos coalescentes, de máxima verosimilitud y de máxima parsimonia. Se realizaron también pruebas topológicas y reconstrucción de estado ancestral basadas en modelos para evaluar la probabilidad de escenarios alternativos para la evolución del modo de paridad (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018). Al obtener distintos modelos que involucran varios orígenes de la viviparidad y/o una reversión a la oviparidad se tienen resultados significativos. Una reversión de la viviparidad a la oviparidad es considerado un escenario poco probable, ya que rompería con la ley de irreversibilidad de Dollo, sin embargo, al estudiar la evolución del modo de paridad del lagarto común se puede representar un ejemplo a la excepción de esta ley (Surget-Groba et al., 2006). Estudios anteriores de la evolución de la viviparidad son difíciles de estudiar desde una perspectiva genética molecular por que comúnmente esta evolución se ha producido en escalas evolutivas de tiempo profundas, sin embargo, el lagarto común ha tenido estos cambios del modo de paridad muy recientemente lo cual permite un estudio más verídico y crítico de los eventos evolutivos más antiguos.

Los resultados que obtuvieron Recknagel, A. y colaboradores en cuanto a los clados en *Z. vivipara* y la reconstrucción de historia evolutiva muestran que en la reconstrucción filogenómica se obtienen seis linajes monofiléticos evolutivos divergentes con alta confianza (todos los soportes de MP y ML de 100 y PP de 1.0; Fig. 3). El linaje ovíparo oriental es hermano de todos los demás linajes, seguido por el vivíparo central II. Los cuatro linajes restantes se dividieron en dos grupos; uno con los linajes ovíparos y vivíparos centrales occidentales I y el otro con los linajes vivíparos orientales y occidentales. Los análisis bayesianos, de máxima verosimilitud y parsimonia confirmaron la misma configuración topológica para los seis linajes principales de lagartijas con soportes nodales altos (bootstraps = 100, todas las probabilidades posteriores = 1.0) (Fig. 3). Se encontró un apoyo significativo para las topologías asociadas con un único origen de viviparidad y una reversión a la oviparidad en el linaje ovíparo occidental siendo este el escenario más parsimonioso para la evolución de la viviparidad en este clado. La reconstrucción del árbol de especies también apoyó un único origen de viviparidad y una reversión a la oviparidad como el escenario evolutivo más parsimonioso (Fig. 3).

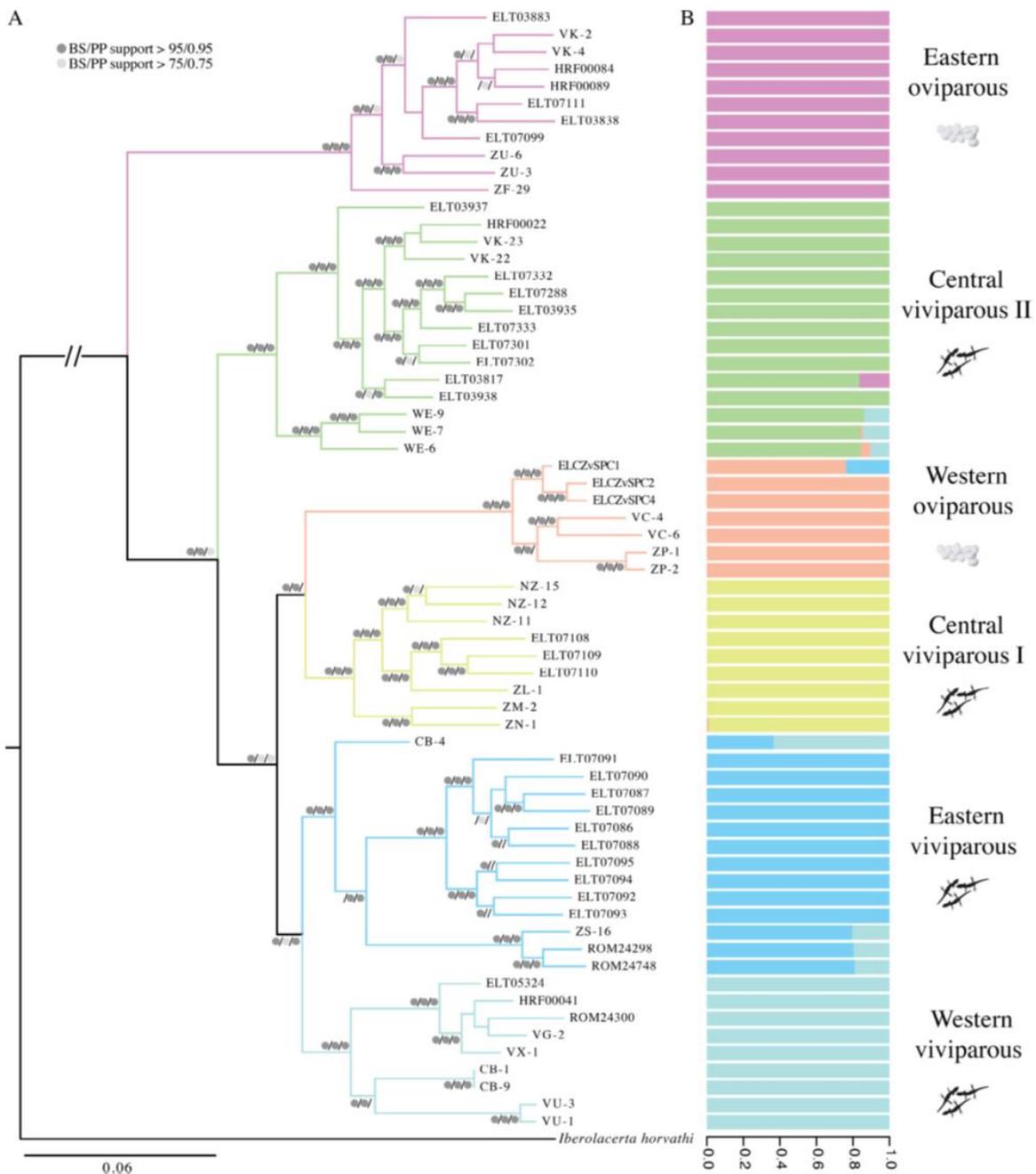


Figura 3. Reconstrucción bayesiana (B), máxima verosimilitud (ML) y máxima parsimonia (MP) de relaciones evolutivas de lagarto comunes basadas en datos ddRADSeq. (A) El árbol Bayesiano se usó con una alineación completa usando 1,334,760 sitios (84,017 SNP) y los árboles ML y MP se construyeron con 194,358 SNP. Las probabilidades posteriores B (BS), el soporte de arranque ML y MP se indican mediante puntos gris oscuro y gris claro en ese orden. (B) Un análisis ADMIXTURE incluyó los 194,358 SNP y una k de 6 grupos genéticos. Los individuos se alinean verticalmente y se ilustran los valores de membresía respectivos para cada grupo genético. El modo de paridad y el linaje se indican a la derecha. Se usó *Iberolacerta horvathi* como un grupo externo (la longitud verdadera de la rama no se muestra por razones gráficas) (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018).

Al usar restricciones monofiléticas y pruebas de topología estadística, los escenarios alternativos de evolución del modo de paridad eran poco probables. Los escenarios alternativos incluyeron: un único origen de viviparidad, múltiples orígenes independientes de viviparidad, una reversión a la oviparidad pero evolución independiente del cromosoma sexual, y múltiples orígenes de viviparidad y una reversión a la oviparidad (Tabla 3), todos los cuales eran menos probables que un solo origen de la viviparidad, una reversión a la oviparidad y un solo cambio en la configuración de los cromosomas sexuales, es decir, una topología consistente con la figura 3. Un modelo sin reversión a la oviparidad, consistente con la ley de irreversibilidad de Dollo, fue significativamente menos probable ($\Delta AICc = 11.18$, $P < 0.001$; Tabla 4). Para un escenario de múltiples orígenes independientes de viviparidad y sin reversión a la oviparidad, la relación de transición de viviparidad a oviparidad tenía que ser 4300 veces menor que la tasa de oviparidad a viviparidad para dar como resultado un 90% de probabilidad de antepasados ovíparos (Tabla 4).

Tabla 3. Estadísticas de restricciones topológicas alternativas.

Se compararon cinco restricciones topológicas alternativas con el árbol de máxima probabilidad de mejor rendimiento. Las restricciones topológicas se establecieron para representar diferentes hipótesis evolutivas de la evolución del modo de paridad (suponiendo el camino de evolución más parsimonioso). Los modelos de restricción se clasifican por observaciones, comenzando con el modelo sin restricción. Los modelos de restricción son los siguientes: (i) 'sin restricción' es consistente con una inversión de la oviparidad y se refiere a la topología en la Fig. 3, (ii) 'CVII basal vivíparo' es la misma topología que (i) pero especificando que el linaje ovíparo oriental es un grupo externo y el linaje central vivíparo II es hermano de todos los linajes restantes; es consistente con una inversión de la oviparidad y la Fig. 3, (iii) 'viviparidad múltiple' restringe al vivíparo central II como hermana del ovíparo oriental y hermana del ovíparo occidental a todos los demás linajes vivíparos, consistente con dos orígenes independientes de viviparidad y la Fig. 1B, (iv) 'oviparity basal' restringe todos los linajes vivíparos a una hermana en grupo de los linajes ovíparos y es consistente con un solo origen de viviparity y Fig. 1A, (v) 'viviparous CVII no basal' limita el linaje ovíparo oriental a ser hermana de todos los demás linajes, pero no obliga a CVII a ser hermana de todos los demás linajes vivíparos; es consistente con una reversión a la oviparidad pero no con la evolución de los cromosomas sexuales y corresponde a la Fig. 1C, y (vi) 'RO vivíparo con EO' obliga al linaje de los Cárpatos a ser hermano del linaje ovíparo oriental, consistente con múltiples orígenes independientes de viviparidad y potencialmente una reversión a la oviparidad y corresponde a la Fig. 1D (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018).

Constraint	Rank	obs	AU	NP	BP	PP	KH	SH	wtd-KH	wtd-SH
No constraint	1	0	0.518	0.493	0.502	0.500	0.496	0.918	0.496	0.918
Viviparous CVII basal	2	0	0.535	0.501	0.494	0.500	0.504	0.891	0.504	0.891
Multiple viviparity	3	404.6	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.021	0.000	0.000
Oviparity basal	4	452.7	0.005	0.004	0.004	0.000	0.004	0.004	0.004	0.011
Viviparous CVII not basal	5	1206.9	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Viviparous RO with EO	6	2478	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Abbreviations are: obs = observations, AU = Approximately unbiased test, NP = non-scaled bootstrap probability, BP = bootstrap probability, PP = Bayesian posterior probability, KH = Kishino-Hasegawa test, SH = Shimodaira-Hasegawa test, wtd = weighted, CVII = central viviparous II, CVI = central viviparous I, RO = Carpathian viviparous clade, EO = eastern oviparous.

Tabla 4. Modelos de reconstrucción de rasgos ancestrales.

Para todos los modelos, el estado raíz se fijó en oviparidad. Las tasas de transición (q_{01} = oviparidad a viviparidad; q_{10} = viviparidad a oviparidad) se manipularon para probar la probabilidad de modelos que no incluyen la reversión de la viviparidad. El segundo modelo sin inversión es consistente con la ley de irreversibilidad de Dollo. En el tercer modelo, se utilizaron las tasas de transición publicadas a través del árbol de escamosos. En los dos últimos modelos, las tasas de transición se alteraron hasta que los estados ancestrales de los nodos internos en los que ocurrieron las transiciones tenían una probabilidad de (i) 50% de oviparidad y viviparidad y (ii) 90% de oviparidad (Recknagel, A. Kamenos, & R. Elmer, 2018).

Model	q_{01}	q_{10}	q_{01}/q_{10}	$-\ln L$	AIC	AICc	$\Delta AICc$
Null model	1.892	0.7090	3	-8.02	20.05	20.24	0
No reversal	1	0	NA	-13.61	31.23	31.42	11.18
Across squamates	0.05	0.006	8	-14.40	32.90	33.10	12.86
Equal prob.	1.892	0.0039	480	-11.55	27.10	27.29	7.05
No reversal more likely	1.892	0.0004	4300	-12.14	28.28	28.47	8.23

Este estudio nos muestra que el escenario más parsimonioso para la evolución del modo de paridad en lagartos comunes incluye un único origen de viviparidad y una reversión a la oviparidad en un linaje (grupo ovíparo occidental). La filogenia que se obtuvo en este estudio se encuentra a nivel del genoma y está basada en hasta 1,334,760 nucleótidos y fue altamente respaldada por los análisis Bayesiano, ML y MP (valores de soporte > 0,95), lo cual nos asegura resultados más reales en cuanto a los orígenes de la viviparidad en los lagartos comunes.

A pesar de ser un estudio que utiliza técnicas más específicas, la evolución de la oviparidad y viviparidad en los lagartos comunes no ha sido resuelta por completo pues se utilizan diferentes muestras geográficas y genéticas, las cuales no han logrado dar a conocer un solo escenario evolutivo. Hasta la fecha, el ADN mitocondrial, el ADN nuclear y los marcadores cariotípicos no han acordado una sola topología (Fig.2; Odierna et al., 2004;

Surget-Groba et al., 2006, 2001; Velekei et al., 2014). La filogenia obtenida por Recknagel, A. y colaboradores en su estudio del 2018 es consistente con los marcadores genéticos nucleares y la configuración cromosómica (Fig. 2; Fig. 3). Mientras que los linajes de los ovíparos orientales y los vivíparos centrales II tienen 36 cromosomas y una configuración de cromosomas sexuales ZW, todos los demás linajes exhiben 35 cromosomas y una configuración de cromosomas sexuales Z1Z2W (Kupriyanova et al., 2008; Odierna et al., 2004; Fig. 2) La filogenia molecular presentada aquí es consistente con una sola transición en la configuración del cromosoma sexual, que cambia del sistema ancestral ZW al sistema derivado Z1Z2W (Kupriyanova et al., 2006; Odierna et al., 2004). Se especula que, en lagartijas comunes, el corto período de tiempo entre el origen de la viviparidad y la re-evolución de la oviparidad podría haber facilitado la reversión, ya que no se requerían muchos cambios genómicos. Finalmente, Recknagel, A. y colaboradores concluyen que los resultados que obtuvieron apoyan un origen único de viviparidad en lagartos comunes y una posterior reversión a la oviparidad en un linaje derivado como el escenario más probable de evolución del modo reproductivo (Fig. 3, Tabla 3). A partir de los datos cariológicos y reproductivos (Arrayago et al., 1996; Heulin et al., 2002; Lindtke et al., 2010; Odierna et al., 2004, 1998), estos hallazgos son un fuerte respaldo de que una reversión a la oviparidad ha ocurrido en lo que ahora es el linaje alopático occidental ovíparo (Fig. 3). Por lo cual, se sugiere que la ley de irreversibilidad de Dollo no está exenta de excepciones, además los lagartos comunes representan un candidato ideal para investigar la base genómica de las reversiones complejas evolutivas.

La aparición de reversiones en *Z. vivipara* es una prueba más de que los modos reproductivos son evolutivamente frágiles en muchos linajes de escamosos. Esta inestabilidad reproductiva no solo se observa en una variación del modo de paridad (ovíparos y vivíparos) sino también en una variación reproductiva significativa entre formas ovíparas estrechamente relacionadas (Heulin et al., 2002). Por ejemplo, cada una de las tres especies reproductivas bimodales de lagarto (*L. bougainvilli*, *S. equallis* y *Z. vivipara*) exhiben dos tipos distintos de oviparidad, una con retención intrauterina relativamente corta del huevo (oviposición de huevos que contienen embriones menos desarrollados) y el otro con retención intrauterina de óvulos relativamente larga (oviposición de óvulos que contienen embriones más desarrollados) (Qualls, 1996; Heulin et al., 2002; Smith et al., 2001).

En cuanto a *Z. vivipara*, Surget-Groba, et al. en su estudio del 2006 encontraron que el clado ovíparo (A) presenta retención de huevo más corta y cascaras de huevo más gruesas

y este se encuentra basalmente, mientras que el clado ovíparo ovíparo (B) que presenta retención de huevo más larga y cáscaras de huevo más delgadas junto con los clados vivíparos (C, D, E, F) están anidados más profundamente dentro del árbol (Figs. 4, 5). Esto sugiere que la condición de paridad ancestral de *Z. vivipara* era un modo reproductivo ovíparo con una retención intrauterina relativamente corta del huevo y con una cáscara de huevo relativamente gruesa. Estos autores también consideran que los estudios que se realicen a futuro sobre la evolución de la paridad en los escamoso también deberían considerar la variación en el grosor de la cáscara y en el tiempo de retención del huevo dentro de los linajes ovíparos.

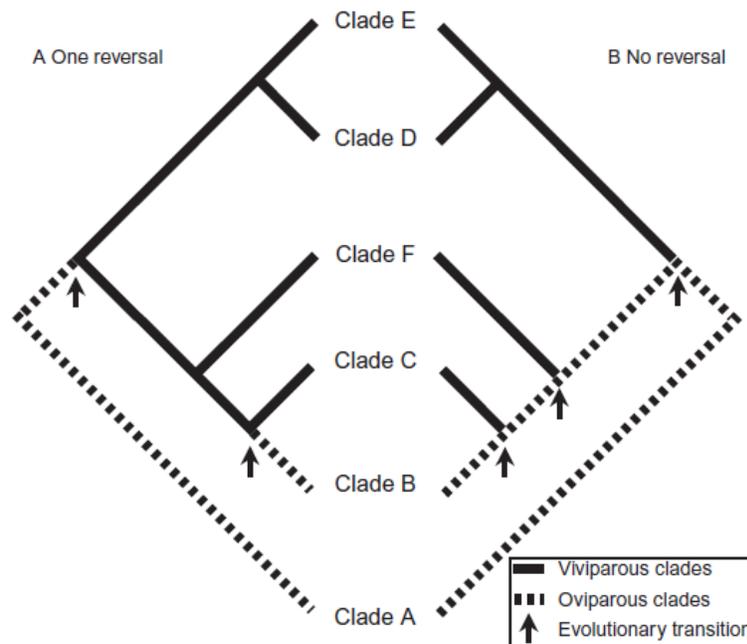


Figura 4. Modelos alternativos que explican la evolución de los modos de paridad en *Zootoca vivipara* considerando dos hipótesis: A, los modos de paridad son libres de revertir; B, la transición de la oviparidad a la viviparidad es irreversible (Surget-Groba, 2006).

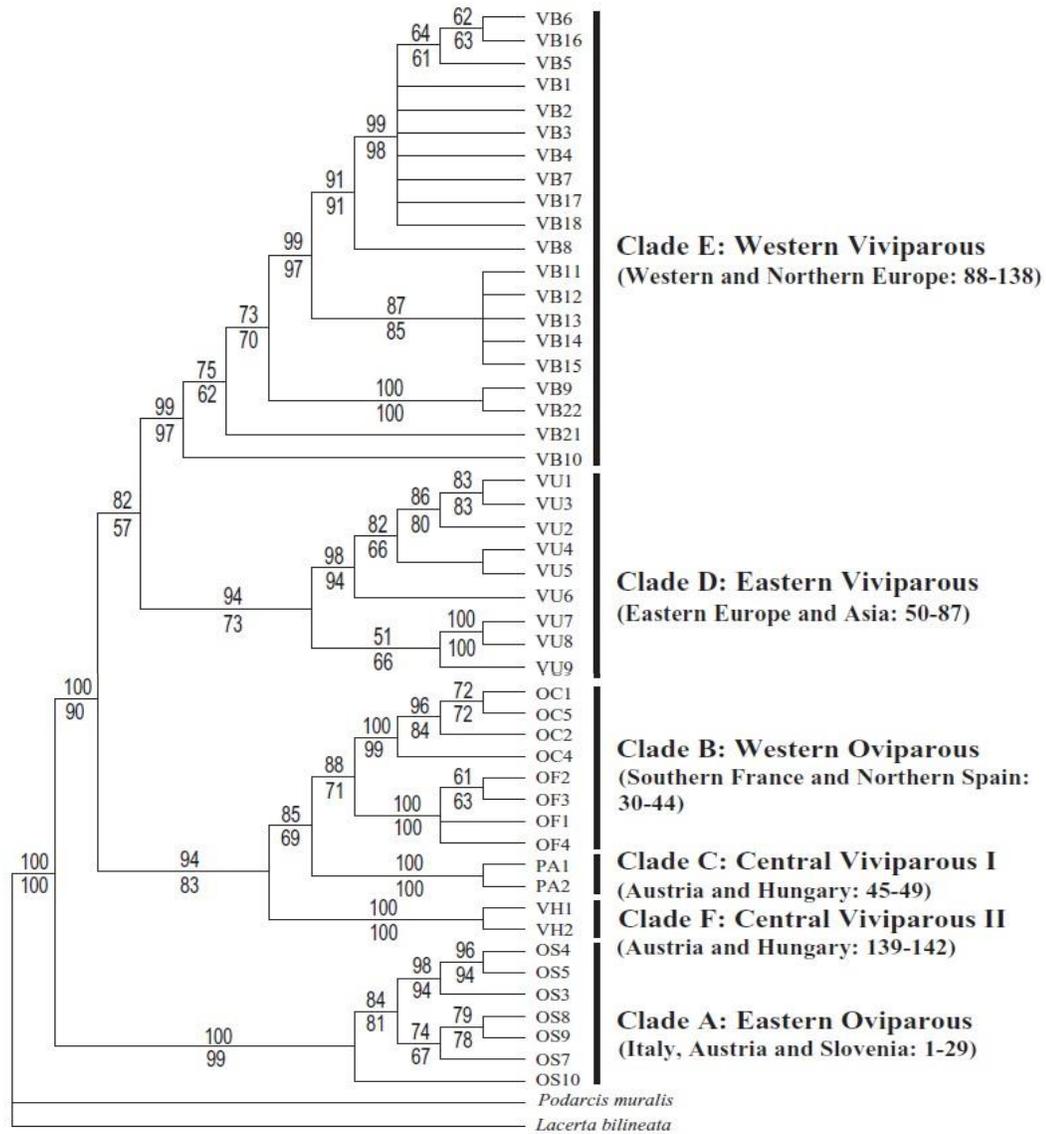


Figura 5. Árbol de consenso estricto de máxima parsimonia para 48 haplotipos de ADNmt de *Zootoca vivipara* enraizados con *Podarcis muralis* y *Lacerta bilineata*. Los nombres de los taxones de puntas corresponden a los nombres de los haplotipos disponibles en GenBank. Los números son valores de arranque con (ramas superiores) o sin (ramas inferiores) ponderación sucesiva de caracteres según su valor de índice de consistencia reescalado. Los números entre paréntesis indican las poblaciones que pertenecen a cada clado (Surget-Groba, 2006).

Otro ejemplo en los reptiles escamosos que considera el escenario de una re-evolución de la viviparidad a la oviparidad son las boas de arena. Aunque la mayoría de los estudios sobre la evolución de la viviparidad se centran en las lagartijas, las serpientes han desarrollado la viviparidad de forma independiente más de 30 veces, incluidas al menos 14 veces en los colúbridos (Greene, 1997) y 13 veces en las víboras (Lynch, 2009). Las reversiones a la oviparidad incluso pueden haber ocurrido en víboras que tienen muchas especies estrechamente relacionadas pero que difieren en el modo de paridad (Greene, 1997). Aunque generalmente se piensa que las 41 especies de boas del Viejo y del Nuevo Mundo (Boidae) son exclusivamente vivíparas (Greene, 1997), hay al menos dos especies de boas de arena del Viejo Mundo (*Eryx*) descritas recientemente, la boa de arena árabe (*E. jayakari*) y la boa de arena del Sahara (*E. muelleri*), que son ovíparas (Fig. 6) (Staub y Emberton, 2002). La ubicación de estas especies ovíparas dentro de un clado exclusivamente vivíparo puede significar que pueden haberse producido reversiones a la oviparidad.

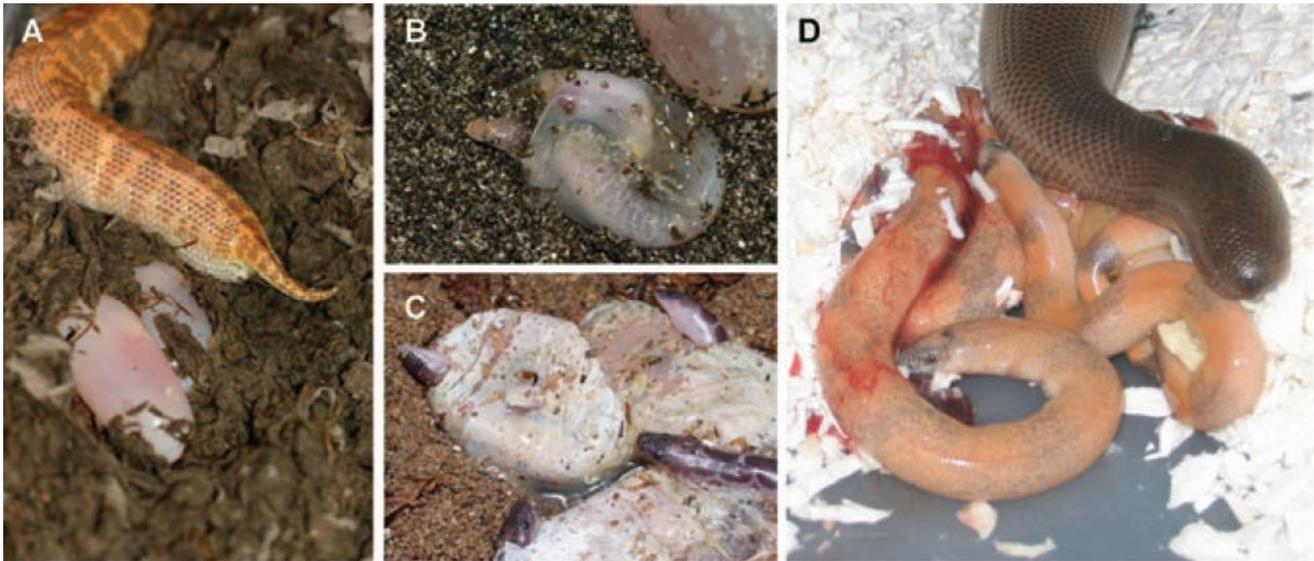


Figura 6. Ejemplos de especies de *Eryx* ovíparas y vivíparas. (A) *Eryx jayakari* poniendo huevos. (B y C) *Eryx jayakari* y *Eryx muelleri* eclosionando. Tenga en cuenta que las crías *Eryx jayakari* carecen de dientes de huevo y atraviesan la cáscara del huevo con sus cabezas y que la cáscara es muy delgada. (D) *Eryx johni* dando a luz. Fotos cortesía de Robert Stout (*Eryx jayakari* y *Eryx muelleri*) y Jason Hess (*Eryx johni*) (Lynch & Wagner, 2010).

Lynch y Wagner (2010) realizaron un análisis filogenético de serpientes boides basado en una secuencia de genes nucleares y genes mitocondriales para 41 especies de boas de arena, incluidos todos los géneros de ericinos boídos del Nuevo y Viejo Mundo, además de otros grupos que se cree que están estrechamente relacionados con boídos como el *Ungaliophiidae* y el monotípico Bolyerid *Casarea*. Usando esta filogenia y con métodos de máxima probabilidad (Markov-Mkv y BiSSE), pusieron a prueba la irreversibilidad de la viviparidad y reconstruyeron estados de carácter ancestrales considerando los errores descubiertos por Goldberg e Igc (2008), finalmente presentan una fuerte evidencia estadística de que *E. jayakari* re-evolucionó la oviparidad a partir de la viviparidad.

La reconstrucción de los modos de paridad ancestral bajo un modelo irreversible, que solo permite transiciones de oviparidad a viviparidad, requirió cinco pasos, mientras que un modelo no ordenado y reversible requirió solo dos pasos (Fig. 7). Por tanto, la interpretación más parsimoniosa es que la viviparidad es reversible y la oviparidad ha vuelto a evolucionar en *Eryx jayakari*.



Figura 7. Reconstrucciones de caracteres basadas en la parsimonia. (A) Reconstrucción del estado de carácter bajo un modelo reversible que permite tanto las transiciones de oviparidad a viviparidad como de viviparidad a oviparidad. Los linajes vivíparos están en negro y los linajes ovíparos en blanco. Este modelo requiere tres pasos. (B) Reconstrucción del estado de carácter bajo un modelo irreversible que

no permite transiciones de la viviparidad a la oviparidad. Este modelo requiere cinco pasos (Lynch & Wagner, 2010).

Además del apoyo de la reconstrucción del rasgo parsimonioso de la filogenia, las boas de arena carecen del diente de huevo, la cual, es una estructura anatómica importante para la eclosión de los huevos que está presente en las especies de serpientes ovíparas relacionadas. La pérdida de este carácter asociado con la oviparidad sugiere que la vía de desarrollo para la formación de óvulos y dientes de huevo aún no se ha reasignado o puede haberse perdido. Las crías de *E. jayakari* y *E. muelleri* carecen de un diente de huevo y deben empujar el cascaron para salir del huevo, y como otras especies ovíparas, permanecen en el huevo durante varias horas después de romperlo para absorber la yema restante. Además, ambas especies de boas de arena vivíparas tienen cáscaras de huevo extremadamente delgadas (Staub y Emberton, 2002; Staub y Treacher, 2007), lo que puede indicar diferencias en la estructura de la cáscara del huevo re-evolucionado en comparación con el huevo ancestral. Los resultados obtenidos por Lynch y Wagner (2010) sugieren que la re-evolución de caracteres complejos, como lo es la reversión de la viviparidad a la oviparidad, es posible y puede ser más común de lo que generalmente se reconoce.

9. Modificaciones anatómicas y fisiológicas

Otra línea de investigación en torno al origen y evolución de la viviparidad se ha enfocado en las modificaciones anatómicas y fisiológicas ocurridas durante la transición de la oviparidad a la viviparidad (Callard *et al.*, 1992; Guillette, 1989; Wake, 1992). La información acumulada ha permitido proponer un modelo de desarrollo el cual, sin embargo, aún necesita investigarse aún más. En resumen, las principales modificaciones anatómicas y fisiológicas se presentarían de la siguiente forma. Primero ocurriría una disminución en el número de glándulas uterinas. Debido a que estas glándulas desempeñan un papel en la formación de la cáscara del huevo, la consecuencia sería que disminuiría el grosor de esta. La cáscara más fina permitiría la evolución de una placenta. La placentación sería posible debido a que el adelgazamiento de la cáscara disminuiría la distancia de difusión entre los suministros sanguíneos de la madre y del feto, lo que a su vez facilitaría el intercambio de gases y nutrientes entre la madre y su descendiente (Guillette, 1982). El adelgazamiento de la cáscara también permitiría que el útero se volviera más sensitivo a la emisión de señales químicas secretadas por el embrión en desarrollo. Esto facilitaría la evolución del reconocimiento materno de la preñez, el cual consiste en evitar la destrucción de los cuerpos lúteos por medio

de factores embrionarios (Flint *et al.*, 1990). De acuerdo con Guillette (1993), este proceso sería rápido debido a que el útero comúnmente ya presenta los receptores apropiados para responder a señales endocrinas procedente de los embriones.

El adelgazamiento de la cáscara entonces permitiría la evolución de una serie de eventos que en conjunto favorecerían la permanencia de los cuerpos lúteos. En lagartijas ovíparas al menos, se ha detectado una correlación positiva fuerte entre la presencia de los cuerpos lúteos y el tiempo en que los huevos son retenidos en el oviducto (Guillette, 1987). Los cuerpos lúteos permitirían que el período de retención uterina de los huevos se extendiera hasta que finalizara el desarrollo embrionario. Estos cuerpos secretan la hormona progesterona, la cual estimula la inactividad del útero y parece inhibir la acción de vasotocinas y prostaglandinas, hormonas que provocan la destrucción de los cuerpos lúteos y estimulan las contracciones musculares del útero, provocando de este modo la expulsión de los huevos o embriones (Guillette, 1993). Si el aumento en el período de retención uterina de los huevos de alguna manera aumentara la adecuación de los organismos involucrados, la selección natural podría aumentar la frecuencia de esta condición y eventualmente conducirla a la viviparidad (Shine y Guillette, 1988).

La evolución de la viviparidad no requiere una reducción en la cantidad de la yema en el huevo. En cambio, si requiere del desarrollo de una placenta. El desarrollo de una placenta inicialmente sencilla (diseñada para intercambio gaseoso y de agua) puede facilitar la disminución posterior de la yema del huevo, así como el desarrollo de una placenta más especializada (Wake, 1992).

La provisión de nutrientes orgánicos no es un requisito mínimo de viviparidad. En las formas vivíparas lecitotróficas, la yema proporciona nutrientes orgánicos, y solo se proporcionan pequeñas cantidades de estos nutrientes después de la ovulación (Blackburn, 2000; VanDyke y Beaupre, 2012; Stewart y Blackburn, 2014). Sin embargo, existen requisitos esenciales para las hembras vivíparas, uno de ellos es el intercambio de gases, el cual implica el suministro de oxígeno para la respiración aeróbica del embrión y la eliminación del dióxido de carbono como producto de desecho. El intercambio de gases materno-fetales plantea un problema particular en los reptiles vivíparos debido a la naturaleza hipóxica del oviducto uterino. De hecho, se cree que la capacidad de intercambio de gases materno-fetales limita la evolución de la viviparidad (Andrews, 2002; Parker y Andrews, 2006).

El intercambio de gases se realiza entre los capilares del oviducto uterino y la

corioalantoidea fetal, una disposición que constituye la placenta corioalantoidea (Blackburn, 1993b; Blackburn y Stewart, 2011; Stewart y Blackburn, 2014). Varias especializaciones facilitan el intercambio de gases materno-fetales (Blackburn, 2000). Estos incluyen el aumento de la vascularización de la corioalantoidea y del oviducto de la hembra grávida (Murphy *et al.*, 2010; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2012); pérdida o reducción evolutiva de la cáscara de huevo y las glándulas que la secretan (Blackburn, 1998; Heulin *et al.*, 2002; Anderson *et al.*, 2011); una reducción en la distancia de difusión interhemal a través de la atenuación de los epitelios maternos y fetales (Blackburn, 1993b; Adams *et al.*, 2005; Blackburn *et al.*, 2010; Ramírez-Pinilla, 2014); y el desarrollo de una mayor afinidad por el oxígeno de la sangre fetal sobre la sangre materna (Berner e Ingermann, 1988; Ingermann, 1992; Ragsdale e Ingermann, 1993; Ragsdale *et al.*, 1993).

Una segunda necesidad importante de embriones vivíparos es el calcio. La pérdida de la cáscara de huevo requiere que el calcio sea reemplazado por el útero de la hembra grávida y sea absorbido por estas mismas membranas fetales, es decir, por medios placentarios (Linville *et al.*, 2010; Fregoso *et al.*, 2012; Stewart y Ecay, 2010; Stinnett *et al.*, 2012; Stewart, 2014). Como es el caso con el oxígeno, las necesidades embrionarias de calcio se acentúan tarde en el desarrollo cuando el esqueleto se osifica (Fregoso *et al.*, 2010; Stewart, 2014).

Una tercera necesidad embrionaria importante es el agua. En los escamosos vivíparos, el agua se extrae del oviducto materno a través de las membranas fetales. La cantidad de absorción de agua puede ser sustancial, aunque en cada modo de reproducción varía considerablemente entre especies (Blackburn, 1994b; Stewart y Thompson, 2000; Thompson *et al.*, 2000).

Existen algunas especies que exhiben condiciones intermedias entre la oviparidad y la viviparidad (Greer y Parker, 1979; Shine, 1985). El estudio de estas especies ha permitido una investigación más profunda de los cambios anatómicos y fisiológicos que acompañaron la transición de la oviparidad a la viviparidad, además de las condiciones ecológicas que favorecen la retención del huevo en el útero por mayor tiempo. Blackburn (1995) señala que la escasez de especies intermedias apoya la hipótesis de que la viviparidad se originó por saltacionismo (cambio de oviparidad a viviparidad sin fases intermedias), o por equilibrios puntuados (cambio de la oviparidad a la viviparidad a través de formas intermedias evolutivamente inestables). Por otro lado, existen algunos casos en los cuales una misma especie presenta ambos modos reproductivos (Braña, 1986), o dos especies hermanas tienen modos reproductivos diferentes (Guillette, 1982). El estudio de estos casos también ha

permitido proponer hipótesis interesantes acerca de las fases tempranas de la evolución de la viviparidad. En lacértidos, por ejemplo, las especies que exhiben un nivel de retención más amplio también presentan distribuciones más amplias, tanto latitudinal como altitudinalmente (Braña, *et al.* 1991). Es posible que las formas o poblaciones que retuvieran por más tiempo los huevos en el útero tuvieran mayor capacidad para colonizar áreas frías. Sin embargo, no se han detectado diferencias geográficas intraespecíficas en cuanto a tiempo de retención de los huevos (Braña *et al.*, 1991).

10. Viviparidad en reptiles pre-cenozoicos

Como se ha expuesto a lo largo del trabajo, la viviparidad implica distintas especializaciones que debieron ser adquiridas por los organismos a lo largo de su evolución, desde moleculares hasta morfológicas. Al menos 115 orígenes de viviparidad se han producido en los reptiles escamosos (lagartos y serpientes) (Blackburn, 2014), no obstante, otros reptiles existentes son completamente ovíparas al igual que los dinosaurios (aviarios) y varios otros grupos de reptiles extintos. El registro fósil revela evidencia sobre la distribución de los modos reproductivos en los principales grupos extintos y permite hacer inferencias sobre la biología de aquellas especies que exhibieron viviparidad. Una amplia comprensión de la viviparidad en el contexto de la historia geológica permite la reconstrucción de características que han influido en su evolución (Shine 1985; Carter, 2008; Organ *et al.*, 2009; Lynch y Wagner, 2010; Schulte y Moreno-Roark, 2010).

10.1 Criterios para reconocer la viviparidad en reptiles fósiles

Para reconocer los modos de reproducción de reptiles actuales se ha establecido un conjunto estándar de criterios para el reconocimiento de la oviparidad y la viviparidad en las especies de reptiles existentes (Blackburn, 1993a). La mayoría (pero no todos) de estos criterios pueden modificarse para su aplicación a especímenes fósiles. Podría decirse que la viviparidad estaría indicada en amniotas fósiles por las siguiente razones:

1. Especímenes de hembras adultas preservadas durante el parto o la expulsión de fetos en estado de desarrollo avanzado.
2. Especímenes de hembras grávidas con embriones avanzados que no están rodeados de cáscaras de huevo mineralizadas.
3. Hembras grávidas con embriones menos desarrollados que no muestran rastros de cáscaras de huevo.

La oviparidad estaría indicada por las siguientes características:

1. Huevos en desarrollo fosilizados con embriones identificables.
2. Nidos fosilizados con crías identificables y restos de cáscara de huevo.
3. Especímenes y nidos que muestran una fuerte evidencia de comportamiento de cuidado de los huevos.
4. Hembras adultas grávidas que contienen huevos con cascara y embriones poco desarrollados (Blackburn y Sidor, 2014).

10.2 Viviparidad filogenética en reptiles extintos

Los estudios realizados por Blackburn y Sidor (2014), muestran que la viviparidad se extendió entre los reptiles extintos en términos de filogenia, edad geológica y distribución geográfica (tabla 5). La viviparidad se produjo en especies de nueve grupos nominales, algunos de los cuales son parafiléticos (por ejemplo, aigialosaurus y nothosaurus). Estos grupos nominales forman seis clados vivíparos separados (Fig. 8). Estos seis clados están ampliamente distribuidos entre los reptiles extintos del mesozoico y el paleozoico, y se supone que representan un mínimo de seis orígenes evolutivos separados: mesosauros, sauropterigios, ictiopterigios, coristoderanos, mosasáuridos y el lagarto cretácico *Yabeinosaurus* (Fig. 8).

Tabla 5. Especies de reptiles extintos para los que se ha inferido la viviparidad en base a la evidencia directa (Blackburn y Sidor, 2014).

Reptile Subclade	Species	Age	Literature Reference
Mesosauridae	<i>Mesosaurus tenuidens</i>	Early Permian	Piñeiro et al. (2012a)
Sauropterygia	<i>Neusticosaurus peyeri</i>	Middle Triassic	Sander (1989)
Sauropterygia	<i>Lariosaurus</i> sp.	Middle Triassic	Renesto et al. (2003)
Sauropterygia	<i>Keichosaurus hui</i>	Middle Triassic	Cheng et al. (2004)
Sauropterygia	<i>Dolichorhynchops osborni</i>	Late Cretaceous	Rothschild & Martin (1993)
Sauropterygia	<i>Polycotylus latipinnus</i>	Late Cretaceous	O'Keefe and Chiappe (2011)
Ichthyopterygia	<i>Chaohusaurus geishanensis</i>	Early Triassic	Motani et al. (2014)
Ichthyopterygia	<i>Mixosaurus</i> sp.	Middle Triassic	Brinkman (1996)
Ichthyopterygia	<i>Qianichthosaurus zhoui</i>	Late Triassic	Xiaofeng et al. (2008)
Ichthyopterygia	<i>Shonisaurus popularis</i>	Late Triassic	Camp (1980) [as cited by Lomax & Massare 2012]
Ichthyopterygia	<i>Ichthyosaurus communis</i>	Early Jurassic	Deeming et al. (1993)
Ichthyopterygia	<i>Besanosaurus leptorhynchus</i>	Early Jurassic	Dal Sasso & Pinna (1996)
Ichthyopterygia	<i>Leptonectes</i> cf. <i>L. tenuirostris</i>	Early Jurassic	Lomax & Massare (2012)
Ichthyopterygia	<i>Stenopterygius quadriscissus</i>	Early Jurassic	McGowan (1979); Maxwell (2012)
Ichthyopterygia	<i>Stenopterygius triscissus</i>	Early Jurassic	Maxwell (2012)
Ichthyopterygia	<i>Stenopterygius</i> spp.	Early Jurassic	Deeming et al. (1993)
Ichthyopterygia	<i>Temnodontosaurus</i>	Early Jurassic	Böttcher (1990) [as reported by Motani 2005]
Ichthyopterygia	<i>Platypterygius australis</i>	Early Cretaceous	Kear & Zammit (2014)
Ichthyopterygia	<i>Platypterygius longmani</i>	Early Cretaceous	Kear et al. (2003)
Ichthyopterygia	<i>Maiaespondylus lindoei</i>	Early Cretaceous	Maxwell & Caldwell (2003, 2006)
Choristodera	<i>Hyphalosaurus baitaigouensis</i>	Early Cretaceous	Ji et al. (2006)
Choristodera	<i>Monjurosuchus splendens</i>	Early Cretaceous	Wang et al. (2005)
Choristodera	<i>Philydrosaurus proseilus</i>	Early Cretaceous	Lü et al. (2014)
Mosasauroidae	<i>Carsosaurus marchesetti</i>	Late Cretaceous	Caldwell & Lee (2001)
Mosasauroidae	<i>Plioplatecarpus primaevus</i>	Late Cretaceous	Bell et al. (1996)
Squamata	<i>Yabeinosaurus tenuis</i>	Early Cretaceous	Wang & Evans (2011)

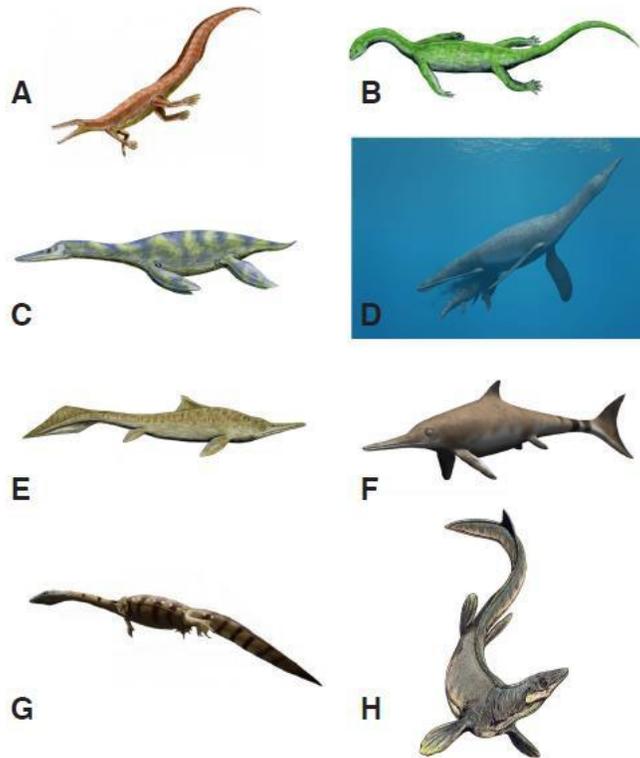


Figura 8. Reconstrucciones artísticas de reptiles acuáticos vivíparos. Las figuras no están a escala, y la coloración es conjetural. (A) Mesosaurus. (B) El *pachypleurosaur Keichosaurus*. (C) El plesiosaurio *Dolichorhynchops*. (D) El plesiosaurio *Polycotylus* dando a luz. (E) El ictiosaurio *Mixosaurus cornalianus*. (F) *Ichthyosaurus communis*. (G) El choristodere *Hyphalosaurus*. (H) El mosasauro *Plioplatecarpus*. Fuentes de figuras. Todas las figuras utilizadas con permiso bajo los términos de la Licencia de Documentación Libre de GNU y bajo CC BY 2.5 o 3.0 a través de Wikimedia Commons. Figs. 1A- 1F by Nobu Tamura (<http://spinops.blogspot.com>) – Own work. Fig. 1A. “Mesosaurus BW”– http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mesosaurus_BW.jpg. Fig. 1B. “Keichousaurus BW”– http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3AKeichousaurus_BW.jpg. Fig. 1C. “Dolichorhynchops BW”– http://commons.wikimedia.org/wiki/File%3ADolichorhynchops_BW.jpg. Fig. 1D. “Polycotylus NT” – http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Polycotylus_NT.jpg. Fig. 1E. “Mixosaurus BW” – http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mixosaurus_BW.jpg. Fig. 1F. “Ichthyosaurus BW”– http://en.wikipedia.org/wiki/Ichthyosaurus#mediaviewer/File:Ichthyosaurus_BW.jpg. Fig. 1G. “Hyphalosaurus mmartyniuk wiki” by Matt Martyniuk - Own work. http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Hyphalosaurus_mmartyniuk_wiki.png. Fig. 1H. “PlioplatecarpusDB” by DiBgd at the English language Wikipedia – <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:PlioplatecarpusDB.jpg> (Imagen tomada de Blackburn y Sidor, 2014).

Hay una inferencia de un único origen de viviparidad en los sauropterigios, pero es altamente conservadora. Una alternativa plausible es que existe más de un origen de modos reproductivos (Sander, 2012). Sin embargo, se pueden clasificar dos puntos a favor de la interpretación considerada como más conservadora: la ausencia de evidencia convincente de oviparidad en cualquier sauropterigia, y la presencia de especializaciones estructurales para hábitos acuáticos que aparentemente harían difícil o imposible que las hembras adultas salieran hacia tierra para poner huevos. En contraste con la situación de los sauropterigios, la derivación de ictiopterigios vivíparos de un único origen es fuertemente apoyada. La evidencia convincente de viviparidad está disponible en formas que van desde el Triásico temprano hasta el Cretácico medio. Las interpretaciones anteriores no asumen que los miembros basales de cada uno de los grupos identificados eran vivíparos. Inferir que la viviparidad era universal en los mosasauroides, mesosaurios o coristoderanos va más allá de la evidencia que se encuentra disponible.

La afirmación de que los orígenes de la viviparidad son independientes está basada en el postulado de que ninguno de los 6 clados vivíparos que fueron indicados anteriormente se derivaron de un ancestro vivíparo en común. La distribución filogenética y temporal generalizada de estos grupos (Fig. 9) apoya este postulado, ya que la mayoría están vinculados a formas con representantes ovíparos. Por ejemplo, los mosasauroides y *Yabeinosaurus* están vinculados a grupos de escuamatos que ancestralmente eran ovíparos. Independientemente de si los coristoderanos son archosauromorfos basales o neo-dápsidos del tallo que divergieron en el Pérmico o el Triásico Temprano (Matsumoto y Evans, 2010), sus hábitos vivíparos (que no se conocían antes del Cretácico) presumiblemente evolucionaron independientemente de otros clados reptilianos principales. Los sauropterigios, que se han colocado como archosauromorfos basales o lepidosauromorfos basales (Rieppel, 1999) eran ancestralmente ovíparos. En cuanto a los ictiopterigios, aunque sus orígenes filogenéticos siguen siendo poco claros, hay poca evidencia que los vincule a otro grupo que se sepa que haya sido vivíparo.

La hipótesis de que la viviparidad evoluciona a partir de la oviparidad permite apoyar la afirmación de los orígenes separados de la viviparidad. Como se ha visto anteriormente, hay estudios que apoyan este postulado en reptiles escamosos (Blackburn, 1985, 1999; Shine, 1985; Lee y Doughty, 1997; Stewart y Blackburn, 2014) y otros vertebrados (Blackburn, 2014). Además, se han sugerido algunos casos putativos de reversiones de viviparidad a oviparidad en los condriictios (Dulvy y Reynolds, 1997) y serpientes (Lynch y Wagner, 2010;

Fenwick *et al.*, 2012). De hecho, suponer eventos de reversiones para reptiles extintos no tiene demasiada relevancia en los estudios ya que la escases de evidencias fósiles para afirmar reversiones, por ejemplo, la escases de huevos fósiles, se explica por el hecho de que la cascara de huevo mineralizada fue una innovación posterior (Stewart, 1998; Sander, 2012). Además, dada la frecuencia y la aparente facilidad con que evoluciona la viviparidad en los reptiles, su evolución temprana en formas paleozoicas como los mesosaurios es completamente comprensible.

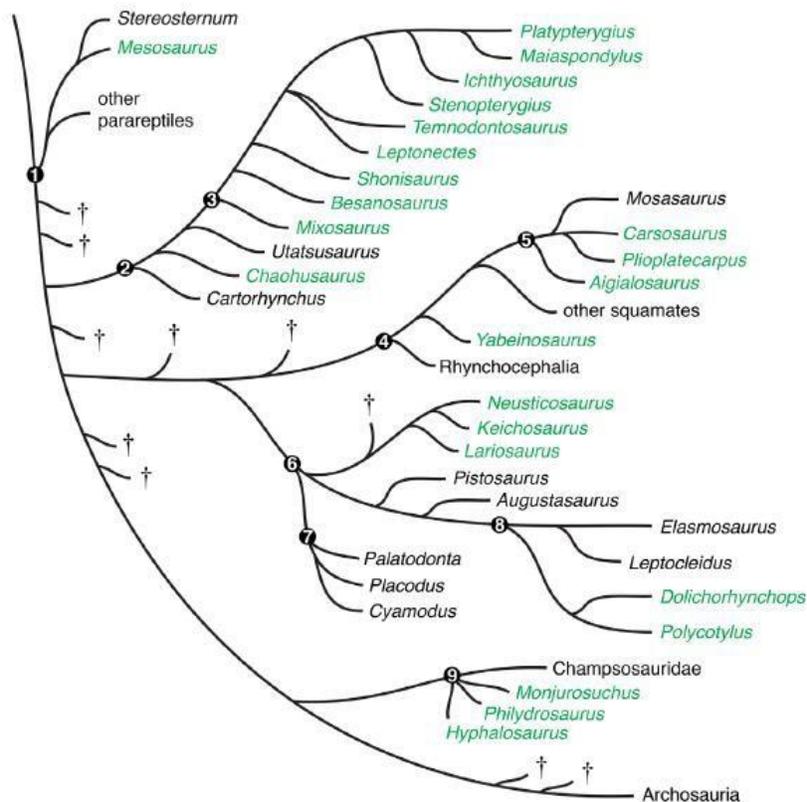


Figura 9. Cladograma de taxones representativos de reptiles del Pérmico al Cretácico. Los taxa indicados en verde son aquellos para los cuales la viviparidad ha sido inferida por evidencia directa. Para los taxones en negro, se desconoce el modo reproductivo. Los nodos 1–9 corresponden a los siguientes clados: (1) Reptilia; (2) Ichthyosauriformes; (3) Ichthyopterygia; (4) Lepidosauria; (5) Mosasauroida; (6) Sauropterygia; (7) Placodontiformes; (8) Plesiosauria; (9) Choristodera. Las dagas denotan clados de reptiles principales adicionales cuyas posiciones apoyan la inferencia de que la viviparidad evolucionó varias veces. Las relaciones cladísticas se basan en las siguientes fuentes: Benson y Druck-enmiller (2014); Leblanc *et al.*, (2012); Matsumoto *et al.*, (2007); Modesto *et al.*, (2014b); Motani (2005); Motani *et al.*, (2015); Neenan *et al.*, (2013); Rieppel (2000) (Imagen tomada de Blackburn y Sidor, 2014)

10.3 Distribución histórica y geográfica

Los fósiles más antiguos muestran que los mesosaurios son vivíparos y datan del Pérmico temprano en Sudamérica (278 millones de años) (Piñeiro *et al.*, 2012). El siguiente origen más antiguo de la viviparidad en reptiles está representado por un ictiópterigio del Triásico Medio de China (248 millones de años) (Motani *et al.*, 2014), este es un origen que se considera homólogo con la viviparidad en los ictiosaurios derivados del Cretácico en América del Norte. La viviparidad en los sauropterigios es más reciente, data de hace aproximadamente 230 millones de años (Renesto *et al.*, 2003; Cheng *et al.*, 2004).

Los siguientes dos orígenes de la viviparidad están representados por dos grupos del Cretácico Temprano del este de Asia de alrededor de 121 millones de años: coristoderanos de agua dulce y el lagarto *Yabeinosaurus* (Wang y Evans, 2011). Los mosasauroides representan el más reciente de los seis orígenes de la viviparidad, basado en un espécimen de América del Norte que data de hace 95 millones de años (Caldwell y Lee, 2001). Aunque la viviparidad estaba presente en los mosasauroides hace 72 millones de años (Wang y Evans, 2011) el grupo se extinguió al final del Cretácico.

La mayoría de los orígenes de la viviparidad que han sido identificados anteriormente son de los organismos de los cuales descienden los escamosos existentes. La viviparidad en lagartos y serpientes evolucionó comúnmente a niveles de subgénero y, a veces, a niveles subespecíficos (Shine, 1985; Blackburn, 1999; Stewart y Blackburn, 2014). La mayoría de los orígenes de la viviparidad de los escamosos para los cuales se dispone de datos cuantitativos se encuentran dispersos en todo el Cenozoico (Schulte y Moreno-Roark, 2010), y algunos ocurrieron más recientemente, en el Plioceno y el Pleistoceno (Surget-Groba *et al.*, 2001; Calderón-Espinoza *et al.*, 2006). Al menos algunos orígenes de este patrón pueden datarse del Cretácico Tardío (Caldwell y Lee, 2001; Schulte y Moreno-Roark, 2010).

10.4 Características y necesidades de reptiles extintos vivíparos

Así como los reptiles vivíparos actuales presentan características específicas para cubrir sus necesidades fisiológicas básicas, aquellos reptiles vivíparos extintos debieron contar con las mismas para su supervivencia. La necesidad de intercambio de gases materno-fetales habría requerido una pérdida evolutiva de la cáscara del huevo (o su reducción a un vestigio). De hecho, la ausencia de una cáscara de huevo está muy extendida en los reptiles vivíparos extintos, y se usa habitualmente como criterio para reconocer la viviparidad. La pérdida de cáscara de huevo a su vez implica la formación de placenta. La disposición placentaria

necesaria por la pérdida de la cáscara de huevo no solo permitiría el intercambio de gases, sino que también permitiría satisfacer otras necesidades básicas de los embriones. En ausencia de una cáscara de huevo mineralizada, el calcio para el desarrollo embrionario podría haberse suministrado en parte a través de las membranas placentarias, al igual que la posición cercana de los tejidos fetales y maternos habría proporcionado un medio listo para la transferencia de agua a los embriones como en todos los reptiles vivíparos existentes actualmente (Blackburn y Sidor, 2014).

La provisión de nutrientes se llevaría a cabo a través de la viviparidad lecitotrófica, es decir, la yema que aún está presente (aunque en menor proporción) proporciona lípidos, proteínas y carbohidratos para el desarrollo del feto. No existen estudios los cuales descarten la posibilidad de una nutrición placentotrófica. La provisión materna de grandes cantidades de nutrientes a los embriones vivíparos (matrotrofia) ha evolucionado al menos 33 veces entre los vertebrados. Siete de estos orígenes se han producido entre amniotas (6 en escamosos) (Blackburn, 2014). No hay evidencia directa de placentotrofia disponible para ningún reptil extinto. Sin embargo, que una yema ovulada produzca un feto tan grande como el del plesiosaurio *Polycotylus* no tendría precedentes en la historia de los vertebrados. Por lo tanto, según el tamaño neonatal, la placentotrofia sigue siendo muy plausible para los plesiosaurios y posiblemente también para los ictiosaurios.

Finalmente, estos estudios sobre escamosos actuales y extintos nos ofrecen una idea de cómo pudo ser el origen y la evolución de la viviparidad a lo largo del tiempo. Popularmente la viviparidad evoluciono a causa de presiones selectivas en los organismos, los cuales incrementaron el tiempo de retención de huevos para asegurar mejor descendencia. A partir de los estudios de reptiles extintos es posible asociar la evolución de la viviparidad con hábitos acuáticos, ya que la mayoría de los clados que presentaban este modo de reproducción vivían en estos hábitats. La transformación de la oviparidad a la viviparidad no podría ocurrir en un linaje totalmente acuático, ya que las etapas evolutivamente intermedias de retención de óvulos ovíparos no serían posibles. Sin embargo, una forma semiacuática pudo regresar a la tierra para desovar y los progresivos incrementos en la retención de huevos podrían ser adaptativos.

La viviparidad caracterizó a varios grupos de reptiles pre-cenozoicos, lo que refleja al menos seis orígenes evolutivos separados. En cinco de los clados extintos identificados, la viviparidad era un componente esencial de la ecología y la historia de vida de los animales, al permitir la reproducción en el agua y la evolución de hábitos totalmente acuáticos. La viviparidad probablemente estaba más extendida entre los grupos extintos de lo que

actualmente reconocemos (Blackburn y Sidor, 2014).

11. Conclusiones

El hecho de que la viviparidad ocurra en varios grupos taxonómicos no relacionados, sugiere que la transición de la oviparidad a la viviparidad es frecuente en los reptiles escamosos. Las especies con “bimodalidad reproductiva intraespecífica” son especialmente informativas porque las transiciones del modo de paridad son más recientes y permiten estudiar mejor los mecanismos evolutivos. La retención de los huevos probablemente es un estado intermedio entre la ovíparidad y viviparidad. Sin embargo, en algún punto en la evolución de la viviparidad ocurre una disminución de glándulas calcáreas o enzimas necesarias para la producción de la cáscara, lo que pudiera ayudar a originar un modo de reproducción exitoso para la supervivencia de las crías.

Actualmente han predominado dos hipótesis para explicar la evolución de la viviparidad en reptiles escamosos, la primera propone que la viviparidad ha evolucionado en respuesta a los climas fríos, en donde las hembras preñadas, mediante la termorregulación, pueden mantener temperaturas mayores que la que los embriones podrían experimentar en el nido. La segunda hipótesis, sugiere que la ventaja de la viviparidad se basa en la posibilidad de mantener altos niveles de progesterona circulante lo cual puede prolongar la retención de los huevos, esta estimulación puede relacionarse a factores ambientales, esto en algunas especies y en algunos hábitats como respuesta fenotípica directa en lugar de adaptativa. Esta hipótesis combinada con un mecanismo evolutivo (asimilación genética) produce una nueva hipótesis de la evolución de la viviparidad, combinando causas próximas y últimas. Shine y Guillette (1988) proponen que esta situación puede facilitar la evolución de la viviparidad en algunos linajes y en algunas áreas, en términos de rapidez del cambio, así como en la frecuencia de aparición de este modo de reproducción.

12. Referencias

- Andrews, R. M. & Mathies, T. (2000). Natural history of reptilian development: constraints on the evolution of viviparity. *BioScience*, 50: 229-238.
- Blackburn, D. G. (1993a). Standardized criteria for the recognition of reproductive modes in squamate reptiles. *Herpetologica* 49:118-132.
- Blackburn, D. G. (1994a). Discrepant usage of the term ovoviviparity in the herpetological literature. *Herpetological Journal*, 4: 65-72.
- Blackburn, D. G. (1995). Saltationist and punctuated equilibrium models for the evolution of viviparity and placentation. *J. Theor. Biol.* 174: 199—216.
- Blackburn, D. G. (2000). Viviparity: past research, future directions, and appropriate models. *Comp Biochem Physiol A: Molec Integr Physiol* 127: 391-409.
- Blackburn, D. G. (2005). Amniote perspective on the evolutionary origins of viviparity and placentation. En: Grief H.J., Uribe, M.C. (eds). *Viviparous fishes*, 301–322. New life publications, homestead, FL. Estados Unidos.
- Blackburn, D. G. (2014). Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. *J Morphol* in press. Doi: 10.1002/jmor.20272
- Blackburn, D. G. (2015). Evolution of viviparity in squamate reptiles: Reversibility reconsidered. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 9999:1–14.
- Blackburn, D. G. & Evans, H. E. (1986). Why are there no viviparous birds? *The American Naturalist*, 128: 165-190.
- Blackburn, D. G. & Sidor, C. A. (2014). Evolution of viviparous reproduction in Paleozoic and Mesozoic reptiles. *Int. J. Dev. Biol.* 58: 935-948
- Bourne, A. R. (1981). In proceedings of the melbourne herpetological symposium. (C. B. Banks & A. A. Martin, editores), Victoria: Zoological Board of Victoria.
- Braña, F. (1986). Ciclo reproductor y oviparismo de *Lacerta vivipara* en la Cordillera Cantábrica. *Revista Española de Herpetología*. 1: 273—291.
- Braña, F., A. Bea. & M. J. Arrayago. (1991). Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica* 47(2): 218—226.
- Caldwell, M. W. & Lee, M. S. Y. (2001). Live birth in Cretaceous marine lizards (mosasauroids). *Proc Roy Soc Lond B* 268:2397-2401.
- Dauphin-Villemant, C. & Xavier, F. (1985). In vitro biosyntheses by the adrenal gland of the female *Lacerta vivipara* Jacquin: The metabolism of exogenous precursors. *Gen. Comp. Endocrinol.* 58: 1 - 9.
- Dollo, L. (1893). Les lois de l'évolution. *Bulletin de la Société Belge de Géologie de Paléontologie. Hydrologie*, 7:164–166.
- Dulvy, N. K. & Reynolds, J. D. (1997). Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proc Roy Soc Lond B: Biol Sci* 264: 1309-1315.
- Flint, A. P. F., J. P. Hearn & A. E. Michael. (1990). The maternal recognition of pregnancy in mammals. *J. Zool. Lond.* 221: 327—341.
- Guillette, L. J., Jr, R. E. Jones, K. T. Fitzgerald & H. M. Smith. (1980). Evolution of

- viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica* 36(3):201–215.
- Goldberg, E. E. & Igić, B., (2008). On phylogenetic tests of irreversible evolution. *Evolution*, 62 (11), 2727–2741. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00505.x>.
- Greene, H. W. (1997). *Snakes: the evolution of mystery in nature*. Univ. Of California Press, Los Angeles.
- Guillette, L. J., Jr. (1982). The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica*, 38(1): 94-103.
- Guillette, L. J., Jr. (1985). The evolution of egg retention in lizards: A physiological model. In “Biology of Australasian frogs and reptiles” (G. Grigg, R. Shine & Ehmann, editores). Sydney: Royal Zool. Soc. pp. 379 – 386.
- Guillette, L. J. Jr. (1993). The evolution of viviparity in lizards. Ecological, anatomical, and physiological correlates lead to wew hypothesis. *BioScience* 43(11): 742-751.
- Guillette, L. J. Jr. & G. Casas-Andrew. (1987). The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica* 43(1): 29–38.
- Hernandez-Salinas. U. & Ramirez-Bautista. A. (enero 2014). La viviparidad en los reptiles. *Saberes y ciencias*. No. 3 año 2. La jornada de oriente – biología.
- Herrera, C.M. 2009. Inhóspita dulzura. *Quercus*, 279: 6-7.
- Heulin, B., Osenegg, K. & Lebouvier, M. (1991). Timing of embryonic development and birth dates in oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: testing the predictions of an evolutionary hypothesis. *Acta Oecologica*, 12: 517-528.
- Heulin, B., Ghielmi, S., Vogrin, N., Surget-Groba, Y. & Guillaume, C. P. (2002). Variation in eggshell characteristics and in intra-uterine egg retention between two oviparous clades of the lizard *Lacerta vivipara*: Insight into the oviparity-viviparity continuum in squamates. *Journal of Morphology*. 252, 255–262. <http://dx.doi.org/10.1002/jmor.1103>.
- Hodges W. L. (2004). Evolution of viviparity in horned lizards (phrynosoma): testing the cold-climate hypothesis. *J Evol. Biol.* 17:1230–1237.
- Ibargüengoytia, N. R. (2008). *Estrategias reproductivas en reptiles*. *Herpetología de Chile*, 392-425. Vidal, M.A. & Labra, A. (eds.). Santiago de Chile: Science Verlag Press.
- Ji, X., Lin, C. X., Lin, L. H., Qiu, Q. B. & Du, Y. (2007). Evolution of viviparity in warm climate lizards: an experimental test of the maternal manipulation hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(3):1037-1045.
- Lee, M.S.Y. & Shine, R. (1998). Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution* 52, 1441–1450.
- Li, H., Qu, Y. F., Hu, R. B. & Ji, X. (2009). Evolution of viviparity in cold-climate lizards: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 23(5):777-790.
- Lynch, V. J. (2009). Live-birth in vipers (Viperidae) is a key innovation and adaptation to global cooling during the Cenozoic. *Evolution In press*.
- Lynch, V. J., & Wagner, G. P. (2010). Did egg-laying boas break Dollo's law? Phylogenetic evidence for reversal to oviparity in sand boas (*Eryx*: Boidae). *Evolution*, 64, 207-216. doi:doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00790.x
- Matsumoto, R. & Evans, S. E. (2010). Choristoderes and the

- freshwater assemblages of Laurasia. *J Iberian Geol* 36: 253-274.
- Motani, R., Jiang, D. Y., Tintori, A., Rieppel, O. & Chen, G. B. (2014). Terrestrial origin of viviparity in Mesozoic marine reptiles indicated by early Triassic embryonic fossils. *PLoS one* 9(2), e88640.
- Naturalista (2020). *Lagartija de Tubera (Zootoca vivipara)*. *Mapa de distribución*. <https://www.naturalista.mx/taxa/35453-Zootoca-vivipara>
- Pianka, Eric. R. & Vitt, Laurie. J. (2006). *Lizards: windows to the evolution of diversity*. L. A., California: University of California Press.
- Piñeiro, G., Ferigolo, J., Meneghel, N. & Laurin, M. (2012). The oldest known amniotic embryos suggest viviparity in mesosaurs. *Hist. Biol.* 2012: 1-11.
- Pyron, R. A. & Burbrink F. T. (2014). Early origin of viviparity and multiple reversions to oviparity in squamate reptiles. *Ecol Lett* 17:13–21.
- Pyron, R. A. & Burbrink F. T. (2015). Contrasting models of parity-mode evolution in squamate reptiles. In *J Exp Zool*.
- Ramírez-Bautista A, L. J. Guillette Jr, G. Gutierrez-Mayen & Z. Uribe-Peña. (1996). Reproductive biology of the lizard *Eumeces copei* (Lacertilia: Scincidae) from the Eje Neovolcánico, México. *The Southwestern Naturalist* 41(2): 103-110.
- Ramírez-Pinilla, M. P. (1991). Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Lialoemus huacahuasicus*. *J. of herpetology* 25(2):205—208.
- Recknagel, H., A. Kamenos, N., & R. Elmer, K. (2018). Common lizards break Dollo's law of irreversibility: Genome-wide phylogenomics support a single origin of viviparity and re-evolution of oviparity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 127, 579-588. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.05.029>
- Rieppel, O. (1999). Phylogeny and paleobiogeography of Triassic Sauropterygia: problems solved and unresolved. *Palaeogeogr PalaeoclimatolPalaeoecol* 153: 1-15.
- Sander, P. M. (2012). Reproduction in early amniotes. *Science* 337(6096): 806-808.
- Schulte, J. A., Moreno-Roark, F. (2010). Live birth in iguanid lizards predates the Pliocene-Pleistocene. *Biol Lett* 6: 216-218.
- Shine, R. (1983). Reptilian viviparity in cold climates: testing the assumptions of an evolutionary hypothesis. *Oecologia*, 57:397-405.
- Shine, R. (1995). A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American naturalist*, 145:809-823.
- Shine, R. (2002). Reconstructing an adaptationist scenario: what selective forces favor the evolution of viviparity in montane reptiles?. *The American naturalist*, 160: 582-593.
- Shine, R. & Bull, J. J. (1979). The evolution of live-bearing in lizards and snakes. *The American Naturalist*, 113: 905-923.
- Shine, R. & Guillette, I. J. Jr. (1988). The evolution of viviparity in reptiles: a physiological model and its ecological consequences. *J. Theor. Biol.* 132: 43-50
- Shine, R. & Harlow, P. (1993). Maternal thermoregulation influences offspring viability in a viviparous lizard. *Oecologia*, 96: 122-127.
- Stewart, J. R., & Blackburn, D. G. (1988). Reptilian placentation: structural diversity and terminology. *Copeia* 1988: 838 – 851
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Guillaume, C. P., Thorpe, R.S., Kupriyanova, L., Vogrin, N., Maslak, R., Mazzotti, S., Venczel, M.,

- Ghira, I., Odierna, G., Leontyeva, O., Monney, J.C. & Smith, N. (2001). Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Mol. Phylogenet. Evol.* 18, 449–459. <http://dx.doi.org/10.1006/mpev.2000.089>.
- Surget-Groba, Y., Heulin, B., Claude-Pierre, G., Puky, M., Semenov, D., Orlova, V., Kupriyanova, L., Ghira, I. & Smajda, B. (2006). Multiple origins of viviparity, or reversal from viviparity to oviparity? The European common lizard (*Zootoca vivipara*, Lacertidae) and the evolution of parity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87, 1-11. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00552.x>
- Thompson, M. B. & Speake, B. K. (2006). A review of the evolution of viviparity in lizards: structure, function, and physiology of the placenta. *J Comp Physiol*, 176b:179–189.
- Tinkle, D. W. & Gibbons, J. W. (1977). *The distribution and evolution of viviparity in reptiles*. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 154: 1–55.
- Velekei, B., Lakatos, F., Bíró, P., Ács, É. & Puky, M. (2014). The genetic structure of *Zootoca vivipara* (Lichtenstein, 1823) did not support the existence of a north - south corridor of the VB haplogroup in eastern Hungary. *North-Western Journal of Zoology*, 10(1), 187-189.
- Vitt, L. J., & Caldwell, J. P. (2014). Reproduction and Life Histories. *Herpetology*, 117–155. doi:10.1016/b978-0-12-386919-7.00004-6
- Wake, M. H. (1992). Evolutionary scenarios, homology and convergence of structural specializations for vertebrate viviparity. *Am. Zool.* 32: 256—263.
- Wang, Y. & Evans, S. E. (2011). A gravid lizard from the Cretaceous of China and the early history of squamate viviparity. *Naturwissenschaften* 98: 735-743.
- Wapstra, E. (2000). Maternal basking opportunity affects juvenile phenotype in a viviparous lizard. *Functional Ecology*, 14: 345-352.
- Webb, J.K., Shine, R. & Christian, K. A. (2006). The adaptive significance of reptilian viviparity in the tropics: testing the maternal manipulation hypothesis. *Evolution*, 60(1): 115-122.

13. Bibliografía

- Adams, S. M., Biazik, J. M., Thompson, M. B. & Murphy, C. R. (2005). Cyto-epitheliochorial placenta of the viviparous lizard *Pseudemoia entrecasteauxii*: a new placental morphotype. *J. Morphol.* 264: 264-276
- Anderson, K. E., Blackburn, D. G. & Dunlap, K. D. (2011). Scanning EM of the placental interface in the mountain spiny lizard, *Sceloporus jarrovi*. *J. Morphol.* 272: 465-484.
- Andrews, R. M. (2002). Low oxygen: a constraint on the evolution of viviparity in reptiles. *Physiol Biochem Zool.* 75: 145-154.
- Andrews, R.M. (2000). Evolution of viviparity in

- squamate reptiles (*Sceloporus* spp.): a variant of the cold-climate model. *Journal of Zoology*, London., 250: 243-253.
- Arrayago, M.J., Bea, A. & Heulin, B. (1996). Hybridization experiment between oviparous and viviparous strains of *Lacerta vivipara*: A new insight into the evolution of viviparity in reptiles. *Herpetologica*, 52, 333–342. <http://dx.doi.org/10.2307/3892653>.
- Ballard, J. W. O. & Whitlock, M. C. (2004). The incomplete natural history of mitochondria. *Mol. Ecol.* 13, 729–744. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.02063.x>.
- Ballinger, R. (1973). Comparative demography of two viviparous lizards (*Sceloporus jarrovi* and *Sceloporus poinsetti*). *Ecology*. 54:269–283.
- Berner, N. J. & Ingermann, R. L. (1988). Molecular basis of the difference in oxygen affinity between maternal and foetal red blood cells in the viviparous garter snake *Thamnophis elegans*. *J. Exp Biol* 140: 437-453.
- Beuchat, C. A. (1988). Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *Journal of Thermal Biology*, 13: 135-142.
- Blackburn, D. G. (1982). Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia-reptilia*, 3: 185–205.
- Blackburn, D. G. (1985). Evolutionary origins of viviparity in the reptilia. II. Serpentes, amphisbaenia, and ichthyosauria. *Amphibia-reptilia*, 5: 259–291.
- Blackburn, D. G. (1993b). Chorioallantoic placentation in squamate reptiles: structure, function, development, and evolution. *J. Exp Zool* 266: 414-430.
- Blackburn, D. G. (1994b). Standardized criteria for the recognition of developmental nutritional patterns in squamate reptiles. *Copeia* 1994: 925-935.
- Blackburn, D. G. (1998). Structure, function, and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. *J. Exp Zool* 282:560–617.
- Blackburn, D. G. (1999). Are viviparity and egg-guarding evolutionarily labile in squamates? *Herpetologica* 55: 556-573.
- Blackburn, D. G. (2006). Squamate reptiles as model organism for the evolution of viviparity. *Herpetological Monographs*, 20: 131-146.
- Blackburn, D. G., Gavelis, G. S., Anderson, K. E., Johnson, A. R. & Dunlap, K. D. (2010). Placental specializations in the mountain spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. *J. Morphol* 271: 1153-1175.
- Blackburn, D. G. & Stewart, J. R. (2011). *Viviparity and placentation in snakes. In Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes* (Eds., D Sever, R Aldridge). CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 119-181.
- Braña, F. & Bea, A. (1987). Bimodalité de reproduction chez *Lacerta vivipara*. *Bulletin de la Société Herpétologique de France*, 44, 1–5.
- Buckley, D., Alcobendas, M., García-Paris, M. & Wake, M. H. (2007). Heterochrony, cannibalism and the evolution of viviparity in *Salamandra salamandra*. *Evolution and Development*, 9:105-115.

- Bull, J. J. (1979). Sex determination in reptiles. *Q. Rev. Biol.* 55: 3 - 21.
- Calderón-Espinosa, M. L., Andrews, R. M. & Méndez-De La Cruz, F. R. (2006). Evolution of egg retention in the *Sceloporus spinosus* group: exploring the role of physiological, environmental, and phylogenetic factors. *Herpetol Monogr.* 20: 147-158.
- Callard, I. P. & Hirsch, M. (1976). The influence of estradiol-17B and progesterone on the contractility of the oviduct on the turtle, *Chrysemys picta*, in vitro. *J. Endocrinol.* 68: 147 - 152.
- Callard, I. P. & Callard, G. V. (1978). The adrenal gland of reptilia. In General, comparative and clinical endocrinology of the adrenal cortex. Part 2, Physiology. (I. Chester-jones & I. W. Henderson, editores), *Academic Press*, New York, pp. 370–418.
- Callard, I. P., L. A. Fileti, L. E. Perez, L. A. Sorbera, G. Giannoukos, L. L. Klosterman, P. Tsang & J. A. McCracken. (1992). Role of the corpus luteum and progesterone in the evolution of vertebrate viviparity. *Am. Zool.* 32: 264–275.
- Carter, A. M. (2008). What fossils can tell us about the evolution of viviparity and placentation. *Placenta* 29: 930-931.
- Cheng, Y. N., Wu, X. C. & Ji, Q. (2004). Triassic marine reptiles gave birth to live young. *Nature* 432 (7015): 383-386.
- Collin, R., & M. P. Miglietta (2008). Reversing opinions on Dollo's Law. *Trends Ecol. Evol.* 23, 602–609.
- Dollo, L. (1922). Les céphalopodes d'éroulées et l'irréversibilité de l'évolution. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 215–227.
- Fenwick, A. M., Greene, H. W. & Parkinson, C. L. (2012). The serpent and the egg: Unidirectional evolution of reproductive mode in vipers? *J. Zool Syst Evol Res* 50:59-66.
- Fox, H. (1977). The urogenital system of reptiles. In: Gans C, Parsons TS, editors. *Biology of the reptilia*, vol. 6. London, pp. 1–157.
- Fregoso, S. P., Stewart, J. R. & Ecaj, T. W. (2010). Embryonic mobilization of calcium in a viviparous reptile: evidence for a novel pattern of placental calcium secretion. *Comp Physiol Biochem A: Mol Integr Physiol* 156: 147-150.
- Fregoso, S. P., Stewart, J. R. & Ecaj, T. W. (2012). Expression of calcium transport proteins in the extraembryonic membranes of a viviparous snake, *Virginia striatula*. *J. Exp Zool B: Mol Dev Evol* 318(4), 250-256.
- Freire, N. P., Tennant, M. R. & Miyamoto, M. M. (2003). Microarray analyses of reptiles and amphibians: application in ecology and evolution. *Zool. Stud.* 42, 391–404.
- Gabe, M. (1970). The adrenal. Biology of the reptilia, (C. Gans & T. S. Parsons, editores), *Academic Press*, London, 3:263 – 318
- Gould, S.J. (1970). Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.* 3, 189–212.
- Greer, A. E. & F. Parker. (1979). On the identity of the New Guinea scincid lizard *Ligosoma fragile* Macleay 1877, with

- notes on its natural history. *J. herpetol.* 13:221–225.
- Guillette, L. J. Jr. (1987). The evolution of viviparity in fishes, amphibians and reptiles: and endocrine perspective. In *Hormones and Reproduction. Fishes, Amphibians and Reptiles*, eds. Norris, D. O. y Jones R. E., pp. 523-562. Plenum, New York.
- Guillette, L. J. Jr. (1989). The evolution of vertebrate viviparity: morphological modifications and endocrine control. In *Complex organismal Functions: integrations and evolution in vertebrates*, eds., Wake D. B. y Roth G, pp. 219-233. John Wiley & Sons, New York.
- Guillette, L. J., Jr., Lavia, L. A., Walker, N. & Roberts, D. (1984). Luteolysis induced by prostaglandin F2A in the lizard *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 56:271-277.
- Guillette, L. J. Jr. & Bearce, D. A. (1986). The reproductive and fat body cycles of the lizard, *Sceloporus grammicus disparilis*. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 89(1-2):31–39.
- Heulin, B. (1988). Données nouvelles sur les populations ovipares de *Lacerta vivipara*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris. Série III Sciences de la Vie*, 306, 63–68.
- Heulin, B. (1990). Etude comparative de la membrane coquillière chez les souches ovipares et vivipares de *Lacerta vivipara*. *Canadian Journal of Zoology* 68: 1015-1019.
- Ingermann, R. L. (1992). Maternal-fetal oxygen transfer in lower vertebrates. *Amer. Zool.* 32: 322-330.
- Ji, X., Chen, F., Du, W. G. & Chen, H. L. (2003). Incubation temperature affects hatchling growth but not sexual phenotype in the Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* (Trionychidae). *Journal of Zoology*, 261(04): 409-416.
- Jones, R. E. & Guillette, I. J. Jr. (1982). Hormonal control of oviposition and parturition in lizards. *Herpetologica* 38: 80- 93.
- King, B. & Lee M. S. (2015). Ancestral state reconstruction, rate heterogeneity, and the evolution of reptile viviparity. *Syst Biology*. Doi:10.1093/sysbio/syv005
- Kupriyanova, L.A., Mayer, W. & Böhme, W. (2006). Karyotype diversity of the Eurasian lizard *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787) from *Central Europe and the evolution of viviparity, Herpetologia Bonnensis II*. In: *Proceedings of the 13th Congress of the Societas Europaea Herpetologica*. Bonn.
- Kupriyanova, L., Kuksin, A. & Odierna, G. (2008). Karyotype, chromosome structure, reproductive modalities of three Southern Eurasian populations of the common lacertid lizard, *Zootoca vivipara* (Jacquin, 1787). *Acta Herpetol.* 3, 99–106.
- Le Galliard, J.F., Le Bris, M. & Clobert, J. (2003). Timing of locomotor impairment and shift in thermal preferences during gravidity in a viviparous lizard. *Funct. Ecol.* 17, 877–885. <http://dx.doi.org/10.1046/j.0269-8463.2003.00800.x>.

- Lee, M. S. Y. & Doughty, P. (1997). The relationship between evolutionary theory. And phylogenetic analysis. *Biol. Rev.* 72:471-495.
- Lemus, D., Zurich, L., Paz de La Vega-Lemus, Y. & Wacyk, J. (1970). Estudio de los movimientos espontaneos y efectos de la oxitocina en utero aislado de *L. gravenholti* y *L. temuis*. *Arch. Biol. Med. Exp.* 7: 11 - 13.
- Lindtke, D., Mayer, W. & Böhme, W. (2010). Identification of a contact zone between oviparous and viviparous common lizards (*Zootoca vivipara*) in central Europe: Reproductive strategies and natural hybridization. *Salamandra*, 46, 73–82.
- Linville, B. J., Stewart, J. R., Ecay, T. W., Herbert, J. F., Parker, S. L. & Thompson, M. B. (2010). Placental calcium provision in a lizard with prolonged oviductal egg retention. *J. Comp. Physiol.* 180: 221-227.
- Lourdais, O. R., Shine, R., Bonnet, X., Guillon, M. & Naulleau, G. (2004). Climate affects embryonic development in a viviparous snake, *Vipera aspis*. *Oikos*, 104: 551-560.
- Mayer, W., Böhme, W., Tiedemann, F. & Bischoff, W. (2000). On oviparous populations of *Zootoca vivipara* (Jacquin,1787) in south-eastern Central Europe and their phylogenetic relationship to neighbouring viviparous and South-west European oviparous populations. *Herpetozoa*, 13, 59–69
- Murphy, B. F., Parker, S. L., Murphy, C. R. & Thompson, M. B. (2010). Angiogenesis of the uterus and chorioallantois in the eastern water skink *Eulamprus quoyii*. *J. Exp. Biol.* 213: 3340-3347.
- Murphy, B. F. & Thompson, M. B. (2011). A review of the evolution of viviparity in squamate reptiles: The past, present and future role of molecular biology and genomics. *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* 181, 575–594.
<http://dx.doi.org/10.1007/s00360-011-0584-0>.
- Near, T.J. & Keck, B.P. (2013). Free from mitochondrial DNA: Nuclear genes and the inference of species trees among closely related darter lineages (Teleostei: Percidae: Etheostominae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 66, 868–876.
<http://dx.doi.org/10.1016/J.YMPEV.2012.11.009>.
- Odierna, G., Aprea, G., Capriglione, T., Arribas, O. J., Kupriyanova, L. A. & Olmo, E. (1998). Progressive differentiation of the W sex-chromosome between oviparous and viviparous populations of *Zootoca vivipara* (Reptilia, Lacertidae). *Ital. J. Zool.* 65, 295–302.
<http://dx.doi.org/10.1080/11250008809386761>.
- Odierna, G., Aprea, G., Capriglione, T. & Puky, M. (2004). Chromosomal evidence for the double origin of viviparity in the European common lizard, *Lacerta* (*Zootoca*) *vivipara*. *Herpetol. J.* 14, 157–160.
- O'meara B. C. (2012). Evolutionary inferences from phylogenies: a review of methods. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 43: 267–285.
- Organ, C.L., Janes, D. E., Meade, A. & Pagel, M. (2009). Genotypic sex determination

- enabled adaptive radiations of extinct marine reptiles. *Nature* 461: 389-392.
- Overall, K. L. (1994). Lizard egg environments. In *Lizard ecology: historical and experimental perspectives*, Vitt, L.J. & Pianka, E. R. (editores). 51–72 *Princeton, N. J.: Princeton University Press*
- Packard, G. C., Tracy, C. R. & Roth, J. J. (1977). The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the Class Reptilia. *Biol Rev*, 52:71–105.
- Packard, G.C. & Packard, M.J. (1988). The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. En: Gans, C. & Huey, R. B. (eds.). *Biology of the reptilia*. Vol. 16. Liss. New York, pp. 523-606.
- Panigel M. (1956). Contribution à l'étude de l'ovoviviparité chez les reptiles: gestation et parturition chez le lézard vivipare *Zootoca vivipara*. *Annales de Sciences Naturelles et de Zoologie*, 18, 569–668.
- Parker, S. L. & Andrews, R. M. (2006). Evolution of viviparity in sceloporine lizards: in utero PO₂ as a developmental constraint during egg retention. *Physiol Biochem Zool* 79: 581-592.
- Peterson, B. K., Weber, J. N., Kay, E. H., Fisher, H. S. & Hoekstra, H. E. (2012). Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. *PLoS One* 7, 1–11. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0037135>.
- Pincheira-Donoso, D. (2012). *Selección y evolución adaptativa. Fundamentos teóricos y empíricos desde la perspectiva de los lagartos*. Ediciones Universidad Católica de Chile: Santiago, Chile
- Qualls, C. P., Shine, R., Donnellan, S. & Hutchinson, M. (1995). The evolution of viviparity within the Australian scincid lizard *Lerista bougainvillii*. *Journal of Zoology* 237, 13–26.
- Qualls, C. P. (1996). Influence of the evolution of viviparity on eggshell morphology in the lizard *Lerista bougainvillii*. *Journal of Morphology* 228, 119–125.
- Rabosky, D. L. & Goldberg E. E. (2015). Model inadequacy and mistaken inferences of trait-dependent speciation. *Syst Biol* 64:340–365.
- Ragsdale, F. R. e Ingermann, R. L. (1993). Biochemical bases for difference in oxygen affinity of maternal and fetal red blood cells of rattlesnake. *Am J Physiol* 264: R481-R486.
- Ragsdale, F. R., Imel, K. M., Nilsson, E. E. & Ingermann, R. L. (1993). Pregnancy-associated factors affecting organic phosphate levels and oxygen affinity of garter snake red cells. *Gen Comp Endocrinol* 91: 181-188.
- Ramírez-Bautista A., J. Barba-Torres & L. J. Vitt. (1998). Reproductive cycle and brood Size of *Eumeces lynxe* from Pinal de Amoles, Querétaro, México. *J. of herpetol.* 32(1): 18-24.
- Ramírez-Pinilla, M. P. (2014). Biología reproductiva y placentotrofia en lagartijas del género *Mabuya*. *Rev Acad Columb Cienc* 38(Supl.): 106-117.

- Ramírez-Pinilla, M. P., Parker, S. L., Murphy, C. R. & Thompson, M. B. (2012). Uterine and chorioallantoic angiogenesis and changes in the uterine epithelium during gestation in the viviparous lizard, *Niveoscincus conventryi* (sic) (Squamata: Scincidae). *J Morphol* 273: 8-23.
- Recknagel, H., Elmer, K.R. & Meyer, A. (2013). A hybrid genetic linkage map of two ecologically and morphologically divergent Midas Cichlid fishes (*Amphilophus* spp.) Obtained de Massively parallel DNA sequencing (ddRADSeq). *Genes Genom. Genet.* 3, 65–74.
<http://dx.doi.org/10.1534/g3.112.003897>.
- Recknagel, H., Jacobs, A., Herzyk, P. & Elmer, K.R. (2015). Double-digest RAD sequencing using Ion Proton semiconductor platform (ddRADseq-ion) with nonmodel organisms. *Mol. Ecol. Resour.* 15, 1316–1329.
<http://dx.doi.org/10.1111/1755-0998.12406>.
- Renesto, S., Lombardo, C., Tintori, A. & Danini, G. (2003). Nothosaurid embryos from the Middle Triassic of northern Italy: an insight into the viviparity of nothosaurs?. *J. Vertebr Paleontol* 23: 957–960.
- Shine, R. (1985). The evolution of viviparity in reptiles: an ecological analysis. In Gans, C., Billett, F. (eds.). John Wiley and sons. (eds.) *Biology of the reptilia*, 15: 605-694.
- Shine, R. (2004). Does viviparity evolve in cold climate reptiles because pregnant females maintain stable (not high) body temperatures? *Evolution* 58: 1809-18
- Siegel, D. S., Miralles, A., Chabarria, R. E. & Aldridge, R. D. (2011). Female reproductive anatomy: cloaca, oviduct, and sperm storage. In: Sever D, Aldridge R, editors. *Reproductive biology and phylogeny of snakes*. Boca Raton, FL: CRC. 346–409.
- Sites, J. R., J. W., Reeder, T. W. & Wiens, J. J. (2011). Phylogenetic insights on evolutionary novelties in lizards and snakes: sex, birth, bodies, niches, and venom. *Annual review of ecology evolution and systematics* 42: 227–244.
- Smith, S. A. & Shine, R. (1997). Intraspecific variation in reproductive mode within the scincid lizard *Saiphos equalis*. *Australian Journal of Zoology*, 45, 435–445.
- Smith, S. A., Austin, C. C. & Shine, R. (2001). A phylogenetic analysis of variation in reproductive mode within an Australian lizard (*Saiphos equalis*, Scincidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 74, 131–139.
- Staub, R. & Emberton, J. (2002). *Eryx jayakari* (Arabian sand boa) reproduction. *Herpetol. Rev.* 33, 214.
- Staub, R. & Treacher, W. (2007). Arabian and Saharan Sand Boas. *Reptiles* 15, 60–66.
- Stewart, J. R. (2013). Fetal nutrition inlecithotrophic squamate reptiles: toward a comprehensive model for evolution of viviparity and placentation. *J. Morphol* 274: 824-843.
- Stewart, J. R. & Thompson, M. B. (2000). Evolution of placentation among

- squamate reptiles: recent research and future directions. *Comp Biochem Physiol A: Molec Integr Physiol* 127: 411-431.
- Stewart, J. R. & Eday, T. W. (2010). Patterns of maternal provision and embryonic mobilization of calcium in oviparous and viviparous squamate reptiles. *Herpetol Conserv Biol* 5: 341–359.
- Stewart, J. R. & Blackburn, D. G. (2014). Viviparity and placentation in lizards. In: Rheubert JL, Siegel D. S., Trauth S. E., editors. Reproductive biology and phylogeny of lizards and tuatara. *Boca Raton, FL: CRC*. 448–563
- Stinnett, H. K., Stewart, J. R., Eday, T. W., Pyles, R. A., Herbert, J. F. & Thompson, M. B. (2012). Placental development and expression of calcium transporting proteins in the extraembryonic membranes of a placentotrophic lizard. *J Morphol* 273: 347-359.
- Thompson, M. B., Stewart, J. R. & Speake, B. K. (2000). Comparison of nutrient transport across the placenta of lizards with different placental complexities. *Comp Biochem Physiol A: Mol Integr Physiol* 127: 469-479.
- Touchon, J. C. & Warkentin, K. M. (2008). Reproductive mode plasticity: aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 7495-7499.
- VanDyke, J. U. & Beaupre, S. J. (2012). Stable isotope tracer reveals those viviparous snakes transport amino acids to offspring during gestation. *J. Exp Biol* 215: 760-765.
- Wallis, G. P., Cameron-Christie, S. R., Kennedy, H. L., Palmer, G., Sanders, T. R. & Winter, D.J. (2017). Interspecific hybridization causes long-term phylogenetic discordance between nuclear and mitochondrial genomes in freshwater fishes. *Mol. Ecol.* 26, 3116–3127.
<http://dx.doi.org/10.1111/mec.14096>.
- Wourms, J. P. & Callard, I. P. (1992). A retrospect to the symposium on evolution of viviparity in vertebrates. *American Zoologist*, 32: 251-255.
- Xavier, F. (1987). Functional morphology and regulation of the corpus luteum. En: Norris, D. O., Jones, R. E. editors. *Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles*. New York, 241–282