

El huevo amniota y la evolución de los vertebrados

MARICELA VILLAGRÁN SANTA CRUZ

"La historia de los reptiles es de una complejidad extremada; en pocos grupos la evolución ha sido tan diversificante y tan creadora de novedades. La riqueza y la originalidad de las formas no cesan de sorprender al biólogo que se interroga sobre el origen y sus razones de ser".
(Grasse, 1978)

Cuando se habla del huevo, por regla general se piensa en las aves. Sin embargo, esta etapa de desarrollo no fue una aportación de ellas, sino una herencia de sus antepasados reptiloides. Este gran paso en la evolución de los vertebrados ocurrió durante el Carbonífero, con el surgimiento del huevo amniota, considerada la principal innovación en la historia de estos organismos. Este suceso se ha comparado con la aparición de la mandíbula inferior, o la migración de los animales del agua a la tierra, eventos evolutivos que probablemente precedieron al gran momento. La perfección del huevo amniota abrió nuevas áreas para el desarrollo de los animales con espina dorsal, haciendo más independientes del agua a los vertebrados terrestres durante su historia de vida individual (Colbert, 1980).

La transición final de los anfibios a los reptiles tiene como evento fundamental la presencia del huevo amniota, pero de esto no hay evidencia fósil. El huevo más antiguo que se conoce es de sedimentos del Pérmico en Norte América, y es un representante muy poste-

rior al tiempo en que los reptiles llegaron a establecerse sobre la tierra (Colbert, 1981) (Fig. 1).

El desarrollo del huevo fuera del agua, presenta ciertas adaptaciones, una de las más importantes es que el embrión se encuentra sumergido en un ambiente líquido, cumpliendo con la regla absoluta, de que la embriogénesis de todo vertebrado se efectúe en un medio acuoso. La causa de que ciertos anfibios y los amniotas pudieran dejar el ambiente acuático original, fue el que conservaron este medio *intra ovum* (Grasse, 1978).

Anamniotas y amniotas

Una de las divisiones fundamentales de los vertebrados se basa en la ausencia o

presencia de un anexo embrionario, del cual deriva su nombre, el amnios. El huevo amniota es un carácter que distingue dos grupos de vertebrados tetrápodos: Anamniotas y Amniotas (Grasse, 1978; Pough, *et al.*, 1989)

El huevo amniota algunas veces se cita como cleidoico o terrestre, pero este último término no corresponde a la realidad, ya que muchas especies de anfibios y algunos peces tienen huevos anamnióticos que se desarrollan exitosamente sobre la tierra. Las diferencias en requerimientos de humedad de huevos amniotas y anamniotas no son muy grandes, ambos pueden requerir de ciertas condiciones de humedad para evitar la desecación (Pough, *et al.*, 1989).

El huevo amniota, que nosotros co-



Pandion haliaetus

Fabio Escandi

Maricela Villagrán Santa Cruz: Laboratorio de Biología de la Reproducción Animal, Facultad de Ciencias, UNAM.

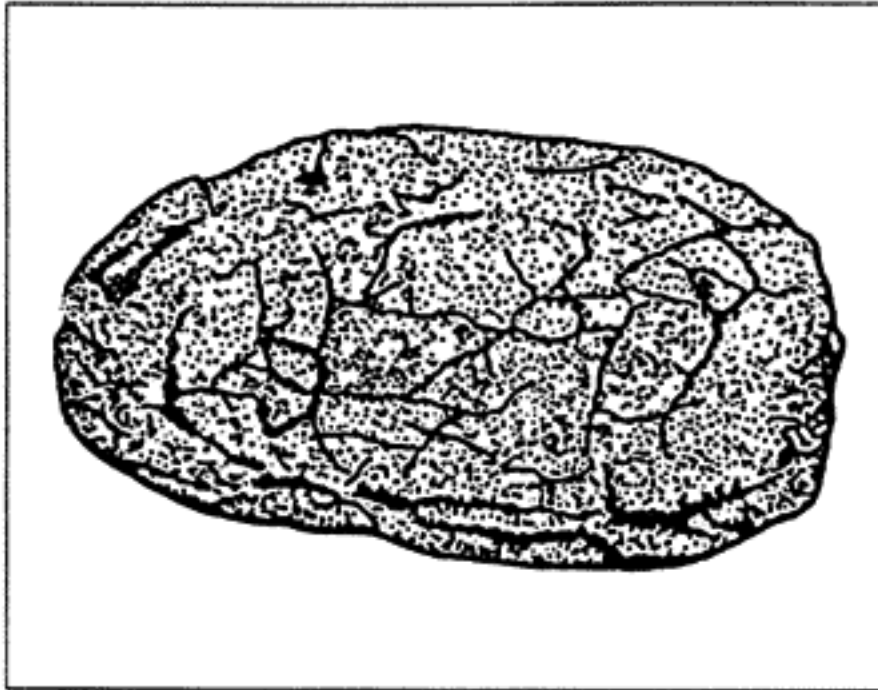


Figura 1. El huevo de reptil más antiguo que se conoce; del Pérmico inferior (tomado de Colbert, 1980).

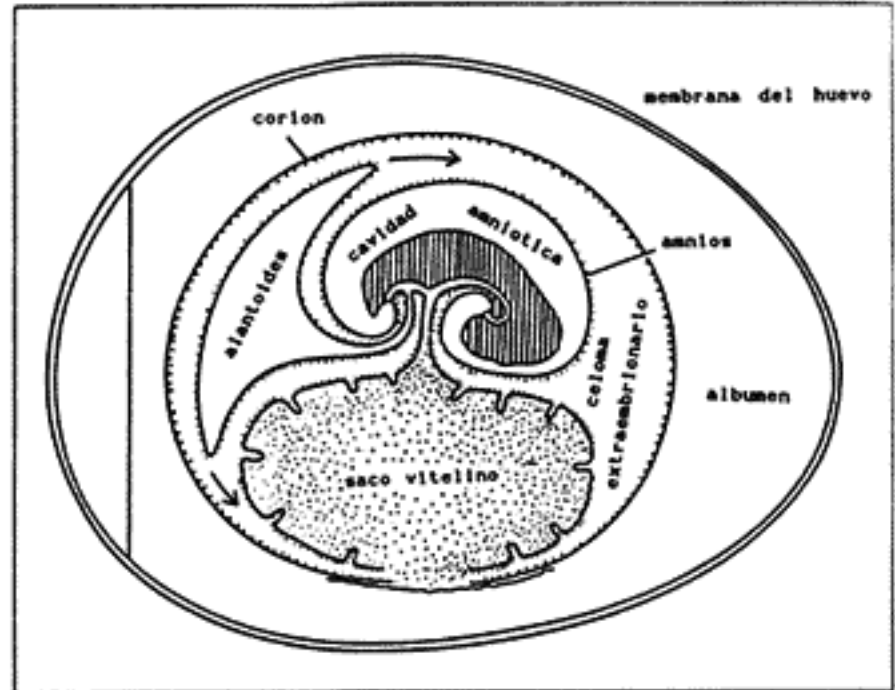


Figura 2. Diagrama que muestra el embrión amniota (de ave), con sus membranas extraembrionarias desarrollándose dentro de la cáscara (tomado de Balinsky, 1978).

nocemos, es característico de tortugas, escamados, cocodrilos, aves, monotremas, así como de mamíferos terios. Se le reconoce como el modo reproductivo de los reptiles diápsidos del Mesozoico, ya que los huevos fosilizados de dinosaurios son relativamente comunes en algunos depósitos.

Un huevo amniota es un gran ejemplo de ingeniería biológica (Fig. 2). El cascarón, puede ser bastante duro, correoso o calcificado, provee mecanismos de protección, aunque permite movimiento de gases y vapor de agua. La albúmina (clara del huevo) da más protección contra daños mecánicos y proporciona una reserva de agua y proteínas. El vitelo representa la energía para el desarrollo embrionario (Pough *et al.*, 1989).

Por las características antes mencionadas, el huevo amniota no es muy distinto del huevo de anfibios y peces. La diferencia significativa está en otras tres membranas, el corion, el amnios y el alantoides (Fig. 2) (Colbert, 1980; Pough, *et al.*, 1989).

En los amniotas la fertilización es interna, el huevo es depositado sobre la tierra en algún sitio adecuado o algunas veces retenido dentro del oviducto de la hembra hasta el nacimiento (Colbert, 1980).

Origen del huevo amniota

En una discusión sobre el origen del huevo amniota, Romer (1957), y Tihen (1960), entre otros, proponen la idea

de que los primeros reptiles fueron de hábitos anfibios o semi-acuáticos, como sus ancestros inmediatos los anfibios. Los restos de los reptiles primitivos (*Hylonomus*, *Ophiocodon* o *Limnoscelis*) tienen caracteres que hacen suponer que poseían costumbres parcialmente acuáticas (Porter, 1972; Grasse, 1978). Romer (1957) plantea que: "aunque el hábito de poner huevos se desarrolló al comienzo de la evolución reptiliana, los reptiles adultos en este tiempo fueron todavía esencialmente formas acuáticas, y después el huevo amniota apareció como una de las máximas potencialidades de la existencia terrestre". De acuerdo con esta propuesta, el huevo es el que invade el ambiente terrestre, bajo condiciones de sequía estacional (Romer, 1957), y el adulto es el que le sigue.

Tal teoría parece plausible por varias razones. Las condiciones ambientales fueron tales que no importa si los reptiles adultos fueron acuáticos, anfibios o terrestres, la selección natural favoreció al huevo amniota. La mayoría de los depredadores de ese tiempo fueron acuáticos, por lo que se dió una gran ventaja selectiva al depositar los huevos sobre la tierra, donde podrían estar relativamente seguros frente a los azares del clima, así como a la atención de los depredadores terrestres, que en aquella época no debieron de ser numerosos (Bellairs, 1975). La evidencia geológica indica que las condiciones climáticas alternaron estacionalmente entre severas sequías e inundaciones, por

lo tanto, la eliminación del desarrollo acuático y de los estadios de larvas libres nadadoras redujo el riesgo de que estas etapas fueran arrastradas por el agua o de que murieran por deshidratación (Porter, 1972).

La necesidad de depositar los huevos sobre la tierra es ciertamente un carácter reptiliano básico, e incluso las formas muy adaptadas a la vida acuática, como las tortugas marinas y dulca-cuículas, continúan haciéndolo. Parece ser que el único medio por el que un reptil acuático puede prescindir de la necesidad de volver a la tierra firme para reproducirse es mediante la viviparidad, como es el caso de los ictiosaurios y las serpientes marinas (Bellairs y Aldridge, 1978).

Tihen, (1960) menciona que la hipótesis de Romer (1957) está desarrollada lógicamente y es eminentemente razonable; sin embargo al hacer un análisis sobre la base del conocimiento de la ecología de los vertebrados vivos (en el amplio sentido), de geología y de paleoecología, proporciona evidencias que se contraponen en parte a la hipótesis planteada por Romer. Tihen coincide con Romer en que el huevo amniota surgió de animales acuáticos, pero no está de acuerdo en que se desarrolló en un ambiente seco sino que más bien apareció en condiciones de mucha humedad, probablemente en lugares pantanosos y condiciones climáticas tropicales. Tihen argumenta que una fuerte presión de selección favoreció a los huevos terres-

tres, aún cuando hubiera agua disponible a su alrededor. Menciona además, que sólo en el Pennsylvánico y en el Pérmico Superior los reptiles estaban asociados a los ambientes secos, estas condiciones más áridas fueron el factor principal de la diversificación y expansión de los reptiles, pero no hay evidencia directa de que tales circunstancias climáticas hayan jugado algún papel en el origen de los amniota.

Tihen (1960) también hace una consideración puramente teórica mencionando que: cualquier cambio evolutivo incluye algunas adaptaciones generales, esto es una serie de características relacionadas que son ventajosas para su poseedor en un intervalo muy amplio de situaciones ambientales (Darlington, 1957; Smith, 1959). Estas ventajas permiten la radiación extensa de miembros del nuevo grupo hacia una multitud de hábitats, incluyendo aquellos previamente ocupados por el grupo ancestral.

En el caso anteriormente planteado, la condición crítica para el establecimiento de un nuevo grupo no es la presencia de una sola o de una serie de condiciones ambientales, sino la ocurrencia fortuita de un extraordinario genotipo, en cualquier situación ambiental. La oportunidad de obtener el genotipo "adecuado" podría posiblemente ser correlacionado directamente con la variabilidad y potencial genéticos, sobre los cuales los mecanismos de probabilidad pueden operar. Esta gran variabilidad y potencial permitiría la radiación a nivel individual y de las especies. La ocurrencia de un gran número de especies y de individuos implica condiciones ambientales muy favorables a los ancestros del grupo. De acuerdo con sus argumentos, un ambiente riguroso tendería a limitar muy fuertemente el número posible de genotipos que podrían sobrevivir en éste; un ambiente favorable permite mucho más variabilidad genética para ser desarrollada y mantenida (Tihen, 1960). Finalmente, parece ser que una gran variedad y abundancia de anfibios del Paleozoico vivieron en pantanos tropicales o semi-tropicales. En tales áreas, se puede esperar encontrar el gran potencial genético, y el establecimiento de los amniotas (Tihen, 1960).

Una teoría que se contrapone a la planteada por Romer (1957) y Tihen

(1960), se basa en los descubrimientos del Pennsylvánico temprano, en los depósitos de Joggins y de Sydney, Nueva Escocia. Estos hallazgos apoyan la idea de que los primeros reptiles fueron animales principalmente terrestres. Gran parte de la evidencia se encuentra en estos sitios, ya que durante el Carbonífero eran el lecho de un antiguo lago, que se llenó rápidamente con sedimentos; estos depósitos enterraron en forma vertical los musgos gigantes (semejantes a árboles), comunes en los pantanos de este tiempo. Cuando el centro de estos "árboles" se descompuso, se formaron profundos hoyos que actuaron como trampas para animales que caminaban sobre la superficie, quedando preservados al interior. Entre los animales fosilizados se encuentran algunos reptiles muy primitivos como *Hylonomus*, con esqueletos altamente osificados y miembros muy bien desarrollados, reflejando la adaptación a la vida terrestre. A causa de estos hallazgos Carroll (1969) sugirió que los primeros reptiles aparecieron en un ambiente terrestre, y menciona que las características acuáticas muy primitivas, como las de *Limnoscelis*, fueron el resultado de radiación adaptativa e invasión de nichos acuáticos o anfibios (Porter, 1972).

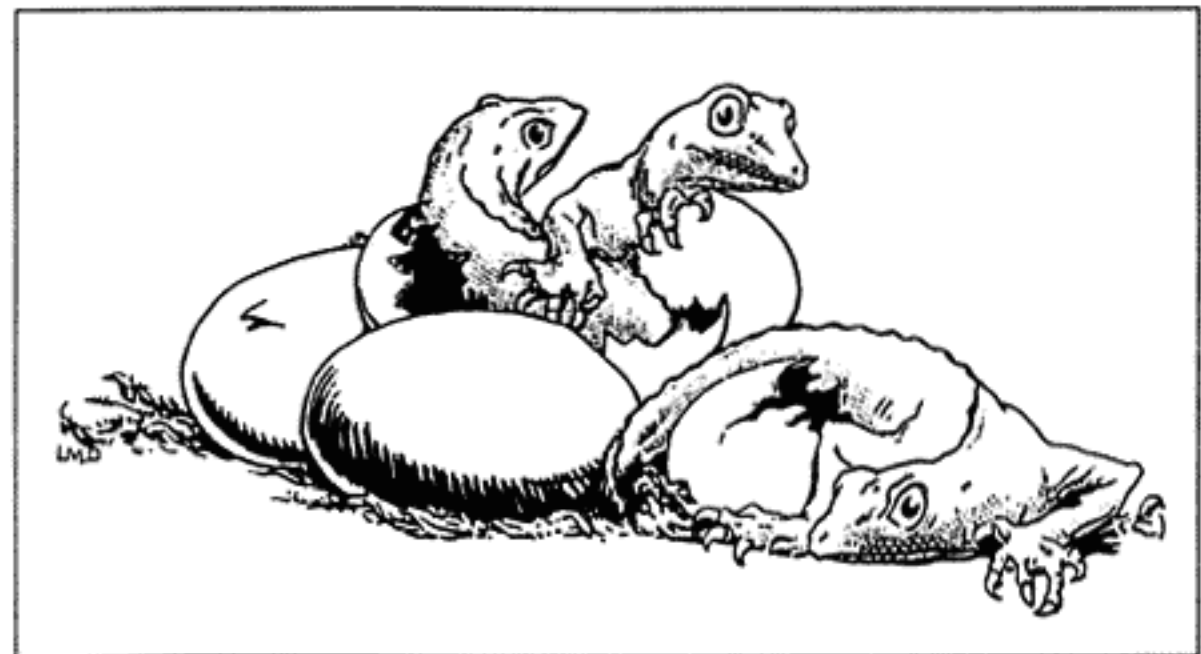
Las membranas fetales

Las diferencias en el modo de desarrollo de los vertebrados marca la división en Anamniotas y Amniotas. No se conoce el curso intermedio de desarrollo, pero es obvio que la complicada estruc-

tura de las membranas fetales no surge repentinamente, sino que es el resultado de una secuencia de modificaciones graduales. Es difícil encontrar publicaciones que traten sobre origen y el curso probable de los cambios morfológicos de las membranas fetales. No hay datos paleontológicos, y es posible que ellos nunca sean encontrados, el paso de esta transición probablemente nunca sea revelada, porque los huevos depositados sobre la tierra estuvieron sujetos a grandes riesgos en la fosilización, y las partes blandas son menos susceptibles a fosilizarse (Swinton, 1973). El desarrollo de las membranas fetales en los Amniota contemporáneos no puede ser considerado como un modelo del proceso a través del cual las membranas evolucionaron en el pasado remoto. Los estadios tempranos de desarrollo también son plásticos e indudablemente fueron modificados durante la evolución (Szarski, 1962).

El problema es mayor porque la presencia de las membranas fetales es uno de los numerosos caracteres comunes de los reptiles, aves y mamíferos. En general se acepta su organización como una notable prueba de origen común. Pero quizá una discusión del curso de los eventos principales de la aparición de las membranas fetales puede conducir a la posibilidad de considerar una evolución paralela de estas estructuras (Szarski, 1968).

Las principales funciones de las membranas fetales durante el desarrollo de los vertebrados recientes son: 1) rodear al embrión con un líquido; 2) proporcionar una superficie respiratoria



Primeros huevos terrestres (Colbert, 1980).

para el embrión; 3) restaurar a la circulación el agua perdida con las desechos (Szarski, 1968).

La formación de las membranas fetales es una de las posibles soluciones al problema de la falta de espacio para el desarrollo del embrión. No obstante, el recurso más usual, especialmente en los animales en los que el desarrollo ocurre en el agua, es la aparición de un espacio extenso entre el vitelo y la membrana del huevo, donde se localiza el embrión (Szarski, 1968).

Por otro lado, a pesar de la dificultad de explicar cómo el embrión pudo haber sido criado mientras el huevo amniota fue desarrollándose hasta el estadio presente, Szarski (1968) sugirió una serie de pasos por los cuales tal estructura reptiliana pudo haberse originado. Este autor observó que una variedad de membranas embrionarias han aparecido entre los vertebrados inferiores como accesorios nutritivos o dispositivos respiratorios; de la misma manera Turner (1939, 1940) demostró que unas membranas fetales, similares al corion y al amnios, surgen durante el desarrollo de algunos peces vivíparos. Pero Szarski (1968) menciona que estas modificaciones seguramente no son homólogas a las membranas fetales de amniotas, y de igual modo muy probablemente no análogas.

Algunos accesorios semejantes a los

de los peces cyprinidos, hacen posible la difusión de sustancias de los tejidos maternos a los tejidos embrionarios. Otros presentan una gran superficie para el intercambio respiratorio entre el animal en desarrollo y su ambiente. Entre los anfibios antiguos, las membranas respiratorias auxiliares pudieron haberse desarrollado un gran número de veces. Algunos animales antiguos, semejantes a las formas actuales, pudieron haber sido capaces de producir embriones cuya capacidad respiratoria les permitió sobrevivir en sitios húmedos retirados de cuerpos de agua. Pero las membranas de los anfibios son expansiones del cuerpo (usualmente de las branquias o cola), y no proporcionan reservorios para desechos. El embrión puede excretar su material de desecho directamente al ambiente, por lo cual éste nunca puede ser aislado por una membrana o cáscara (Szarski, 1968).

El saco vitelino

Szarski (1968), menciona que los anfibios que dieron origen a los reptiles, probablemente ponían un número relativamente pequeño de huevos grandes, en los cuales los embriones desarrollaron un mejor intercambio gaseoso, dependiendo no de una expansión de alguna parte del cuerpo, sino solamente de la gran superficie del saco vitelino.

Filogenéticamente es muy probable que el saco vitelino, sea la más antigua de las estructuras accesorias que se desarrollan simultáneamente con las otras membranas extraembrionarias. El saco vitelino es de crucial importancia, porque los materiales nutritivos (desde la masa del vitelo) pueden entrar al cuerpo sólo pasando a través de los vasos de su superficie (Stahl, 1985).

El desarrollo de los huevos depositados sobre la tierra fue probablemente similar al de los anfibios recientes, en los cuales no hay estadio de renacuajo (Goin, 1960). Los huevos fueron depositados en un espacio húmedo y rodeados por una gran cantidad de gelatina secretada por el oviducto. La presión de selección actuó en el desarrollo de la depositación de los huevos fuera del agua, resultando una reducida mortalidad de embriones en el nuevo ambiente. Esto permitió la formación de un número menor de huevos, aunque de mayor tamaño; la gran cantidad de vitelo permitió un prolongado periodo de desarrollo y eliminó la necesidad de una larva acuática libre, como en algunos anfibios actuales que tienen desarrollo directo. La consecuencia del agrandamiento del saco vitelino fue que la red capilar que lo cubría incrementara su área, proveyendo al embrión con una gran superficie respiratoria. Esto fue un importante desarrollo que condujo hacia la pérdida de las branquias (Szarski, 1968).

El alantoides

La mayor parte del agua perdida durante el desarrollo embrionario resulta de la necesidad de eliminar los desechos nitrogenados producto de la actividad metabólica. Las larvas acuáticas de anfibios excretan amoniaco, que es altamente tóxico y soluble. Los embriones, desarrollándose en huevos puestos sobre la tierra, no pueden gastar grandes cantidades de agua para remover el amoniaco del cuerpo. Esto sugirió que los embriones de los anfibios ancestros de los reptiles excretaban urea, la cual es mucho menos tóxica que el amoniaco, tal como los anfibios terrestres adultos de hoy en día. Las soluciones de urea tienen una alta presión osmótica, y al retenerse dentro del huevo, pudieron haber ayudado al embrión a absorber agua del ambiente. En torno a esto se dio el

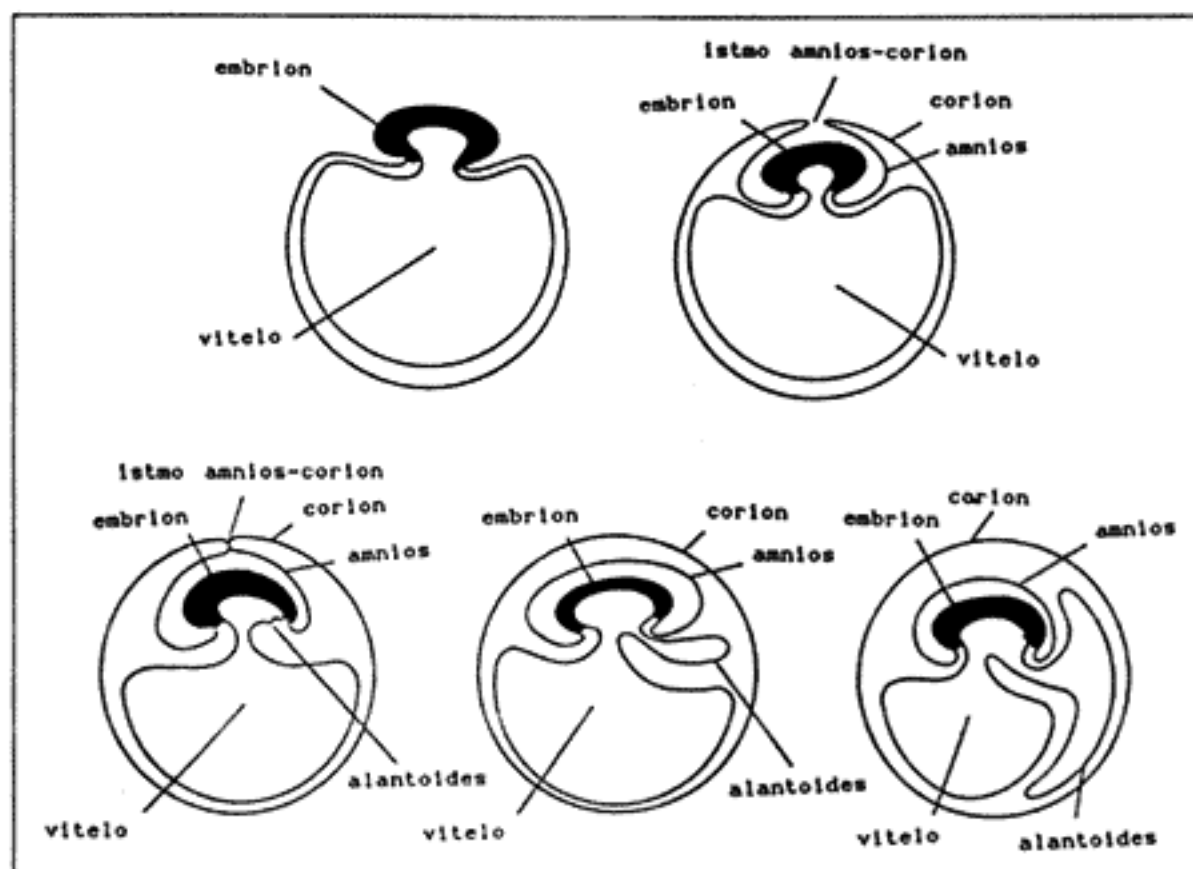


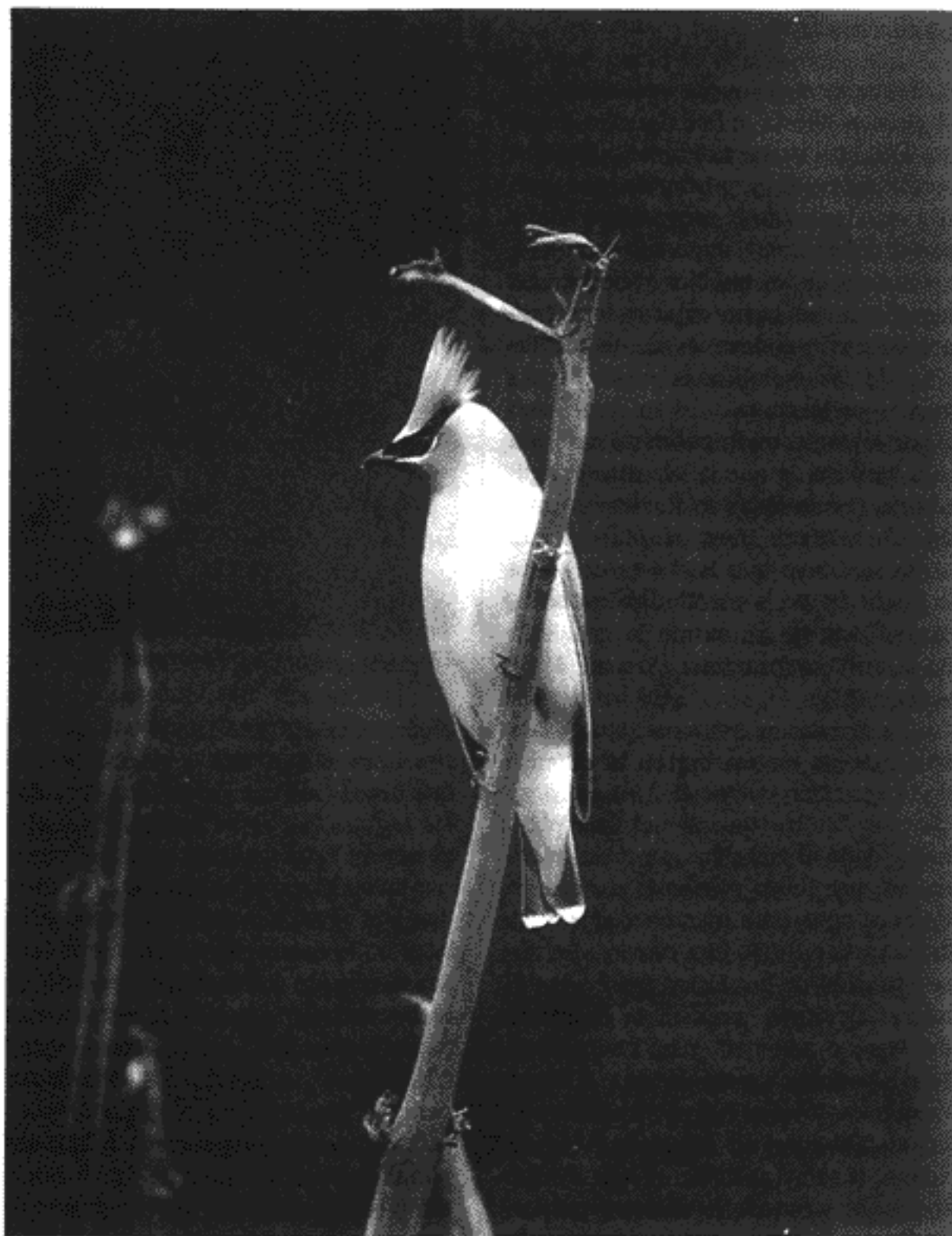
Figura 3. Formación de las membranas extraembrionarias durante el desarrollo del huevo amniota (tomado de Goin, et al., 1978).

desarrollo de un gran saco contenedor: el alantoides. Se ha sugerido que la primera de las membranas extraembrionarias que se desarrolló fue el alantoides, el cual surge como una evaginación de la parte posterior del intestino embrionario (Fig. 3), cuya función es la de un órgano respiratorio para el embrión. La sangre corriente pierde dióxido de carbono y recibe oxígeno por difusión a través del corion adyacente y por los poros de la cáscara. En adición, su cavidad central retiene los desechos nitrogenados producidos por el metabolismo celular embrionario; la sangre reingresa al embrión por los vasos alantoideos, restaura al cuerpo de agua, que ha sido reabsorbida de los desechos excretados y también agrega la que entra al huevo del aire ambiental (Szarski, 1968; Goin *et al.*, 1978).

El amnios y del corion

Cuando el alantoides creció, este se pudo extender entre las capas de tejidos extraembrionarios, forzando entonces dos pliegues alrededor del embrión (Fig. 3). Cuando estos pliegues se juntaron y fusionaron, formaron las otras dos membranas extraembrionarias, el amnios que rodea al embrión, y la membrana coriónica que rodea al embrión, al amnios, al alantoides y al saco vitelino. La evolución de un pliegue amniótico incrementó la resistencia de los embriones a la sequedad, ya que permitió que se formara un reservorio de líquido amortiguador, el líquido amniótico, parecido a un estanque con agua (con el que es comparado frecuentemente) el cual protege al embrión en desarrollo contra choques o golpes, y al descansar en este líquido evita que se adhiera a las membranas de la cáscara (Goin *et al.*, 1978).

Si este razonamiento es correcto, entonces la presencia del alantoides debe ser considerada como el estadio primitivo, y la del amnios y del corion son sólo consecuencia de la existencia y dimensiones del alantoides. El agua acumulada en esta estructura es reabsorbida con la ayuda de los vasos sanguíneos, los cuales se extienden en la membrana alantocoriónica. Esta capa superficial de vasos sanguíneos actúa simultáneamente como un área respiratoria. Las branquias fueron completamente superfluas y por lo tanto el embrión pudo ser encerrado en el do-



Bombycilla cedrorum

ble pliegue de alantoamnios y alantocorion (Szarski, 1968).

El desarrollo de las membranas en los embriones de los reptiles modernos no ocurre de esta manera, pero pudo haber sido la primera vía de desarrollo en ellos (Goin *et al.*, 1978).

El origen del amnios, del corion y del alantoides seguramente fue simultáneo. Sin embargo, únicamente se ha podido especular sobre ello (Torrey, 1983).

En general, se puede decir que, durante el desarrollo embrionario de todos los vertebrados se producen ciertos tejidos o estructuras que, temporal o permanentemente, no intervienen en la formación del propio embrión, pues aparecen en posición externa, pero es-

tán destinados, de una u otra forma, a su cuidado y mantenimiento. Estos tejidos se conocen colectivamente como membranas extraembrionarias (Torrey, 1983).

En resumen, Szarsky (1968) sugiere la siguiente secuencia de eventos de la aparición de las membranas extraembrionarias en los amniota: 1) puesta de huevos cerca del agua; 2) aumento de tamaño de los huevos; 3) acumulación de urea en el embrión y en la orina embrionaria; 4) retención de esta orina en la porción terminal del intestino y crecimiento de la cámara de retención hacia un alantoides; 5) desaparición de las branquias y 6) cubierta del embrión con pliegues de tejido formando membranas fetales.

La cáscara

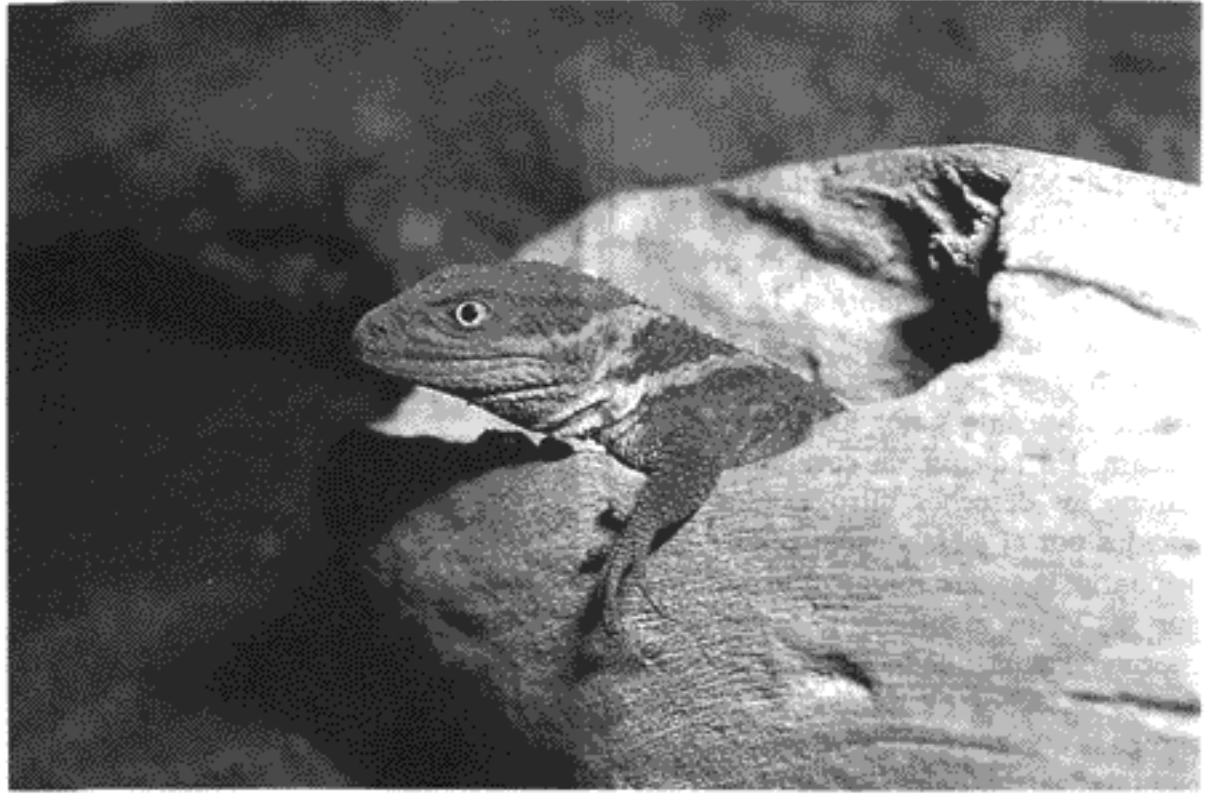
Como ya se mencionó, es probable que el primer huevo anfibio puesto fuera del agua, fuese escondido bajo la vegetación húmeda y protegido por una sustancia gelatinosa proveniente de la pared del oviducto materno, como son los huevos de los anfibios recientes. La membrana limitante externa, apareció probablemente después de la formación de las membranas fetales. Esta membrana limita la difusión de oxígeno y por lo tanto pudo cubrir al embrión sólo después de que la superficie respiratoria (alantoides) se hubiera formado. Otra razón para aceptar que el alantoides tuvo que haber precedido a la aparición de la membrana limitante, es que esta no permitiría la expulsión de la orina embrionaria (Szarski, 1968, Stahl, 1985).

La membrana limitante pudo haber resultado de un cambio en la química de la secreción oviductal. Una sustancia más fibrosa que la gelatina pudo haber dado al embrión una cubierta correa que fuese resistente y necesitó de poca agua para mantener su propia estructura, esto es, una cáscara. La mineralización de la cáscara fue evidentemente el último paso en la evolución del "huevo amniota" y ha ocurrido en forma variable en los reptiles. Dependiendo de lo avanzado y especializado del metabolismo del calcio en el animal adulto, la mineralización reduce el contenido de agua de la cáscara, proporcionando así una protección más eficiente contra la pérdida de humedad del embrión en desarrollo (Satahl, 1985).

Importancia del huevo amniota en la evolución de los vertebrados

La reproducción fuera del agua, a través de la fertilización interna y del huevo cleidoico, es sólo una faceta de un complejo de adaptaciones de los reptiles para vivir sobre la tierra. En la transición hacia cualquier nuevo ambiente hay un número de requerimientos que tuvieron primero que ser satisfechos y, hasta que éstos se dieron, el cambio de un ambiente a otro (en este caso del acuático al terrestre) no pudo ser terminado (Webb, *et al.*, 1978).

La gran importancia que presenta el sistema amniótico en la evolución



Xenosaurus grandis sanmartinensis

orgánica, se advierte fácilmente por varios hechos. Los más importantes son que desde la aparición de este sistema, los reptiles, así como los grupos subsiguientes, ya no estarán sujetos, como sus precursores, a un azaroso desarrollo en el agua. Por el contrario, no sólo se han liberado de la dependencia acuática y de las metamorfosis en el medio externo, sino que el huevo tiene a su disposición todos los elementos nutritivos y las condiciones adecuadas para su desarrollo hasta llegar a tener la forma de sus progenitores, lo que les permite desplazarse por la tierra firme tan pronto nacen; ello sin contar con la ventaja que significa el estar aislado y protegido del medio exterior con sus posibles y desagradables contingencias ambientales (Cendrero, 1972; Grasse, 1978).

La adaptación de los vertebrados a los medios terrestres se afirma y se diversifica con los reptiles. Las potencialidades de la clase son tan grandes que sus representantes han colonizado todos los medios: océanos, aguas dulces, tierra y aire. El éxito del sistema amniótico parece corroborarlo, ya que los grupos subsiguientes, —aves y mamíferos— también poseen este sistema (Cendrero, 1972; Grasse, 1978).

El huevo amniota adecúa al animal a una existencia sobre la tierra seca, por lo que el esqueleto llegó a adaptarse para soportar al cuerpo sin la ayuda de ningún medio externo. El movimiento de los cuatro miembros es una

característica de los anfibios y posiblemente de los peces ripidistios de los cuales surgieron. Los requerimientos esqueléticos promovieron cambios musculares, hubo avances en la estructura de las vértebras y miembros, y de los músculos que se unen a ellos. Hubo cambios en el aporte de sangre a estos músculos y, coordinado con esto, cambios en el corazón, pulmón y en los vasos sanguíneos de estos órganos. El pulmón de los reptiles, con su incremento en la capacidad del intercambio gaseoso, el corazón y el sistema de arcos aórticos con mejor provisión para separar la sangre oxigenada de la cabeza, tiene sus precursores en los peces y anfibios. La vida en la tierra también trajo modificaciones en los órganos de los sentidos, particularmente el oído. La alimentación requirió de una habilidad para hacer frente al alimento seco teniendo que humedecerlo con saliva. Los movimientos de la cabeza para examinar a su alrededor y capturar su alimento, correspondiendo con los movimientos del cuerpo, llegan a ser importantes y se unen para el desarrollo de un cuello móvil. Correlacionado con esto, hubo notables avances en el cerebro, con el comienzo de un neopalium, la región que recibe el estímulo de los ojos, del oído y de los miembros. Pero lo más importante es la conservación del agua; esto se realiza primero por la conversión de desechos nitrogenados principalmente a ácido úrico, reduciendo la necesidad de agua para remover

amoniaco o urea del cuerpo, y, secundariamente, por la impermeabilización de la piel (Swinton, 1973; Webb, *et al.*, 1978).

Las dos fuerzas que impulsaron la radiación de los amniotas estuvieron directamente relacionadas con la explotación de una nueva fuente de energía (los insectos). Una fue la evolución de un mecanismo mandibular más efectivo, específicamente adaptado para comer insectos, por lo que este mecanismo mandibular fue acompañado de cambios en la estructura corporal que permitieron una locomoción más efectiva sobre la tierra (Pough, *et al.*, 1989).

Hasta aquí se ha descrito el proceso en términos exclusivamente del huevo y del embrión, sin tomar en consideración a los padres. El patrón reproductivo primitivo consiste en el simple depósito de los huevos cargados de vitelo, en el agua. Un elevado índice de mortalidad resulta inevitable. Se compensa con la producción de una gran cantidad de huevos. El vitelo constituye la reserva nutritiva. El ambiente acuático suministra el oxígeno y también sirve como el medio en el cual pueden difundirse los desperdicios metabólicos. Cuando los huevos se depositaron en terreno seco, debieron disponer de estructuras suplementarias que llenaran las necesidades metabólicas del embrión, saco vitelino, alantoides, amnios y corion, mencionadas anteriormente, por lo que surgieron los organismos

ovíparos. Son ovíparos la mayoría de los peces, los anfibios y los reptiles, así como todas las aves y los monotremas.

Simultáneamente, algunos animales adoptaron alguna forma de cuidado paterno, lo cual permitió que se produjera una menor cantidad de huevos. Las diversas formas y grados del cuidado paterno culminaron con la retención de los huevos por uno de los padres, dicha retención se produjo en algún sitio del aparato reproductor femenino, o bien, en alguna bolsa de incubación especialmente preparada, ya sea en el macho o en la hembra. El vástago pasó a ser un "nacido vivo" y los animales de este tipo se convirtieron en vivíparos. Actualmente podemos encontrar "nacidos vivos" en todas las clases de vertebrados, con la única excepción de los ciclóstomos y las aves. Los mamíferos presentan especialmente este tipo de estrategia reproductiva y todos ellos, con excepción de los monotremas, nacen vivos (Torrey, 1983, Villagrán-Santa Cruz, 1989).

Los condictios representan ejemplos notables de viviparidad en los anamniotas. En algunos tiburones el saco vitelino aparece bien vascularizado y en contacto íntimo con la superficie interna del útero. Ello permite la transferencia de metabolitos. En otros tiburones, los embriones se nutren con el exceso de huevos inmaduros. El útero de algunas rayas produce una "leche" que el embrión absorbe a través de su

saco vitelino, o bien, de sus branquias. Ciertos peces teleosteos también son vivíparos. No poseen verdaderos oviductos, de manera que sus embriones se desarrollan en el interior de los propios ovarios, o en los "gonoductos", que constituyen extensiones de las paredes ováricas. Los embriones pueden nutrirse con los fluidos alimenticios que secreta el cuerpo lúteo o bien utilizando la circulación ovárica a través de la paredes de sus branquias o de los tentáculos anales. Entre los anfibios, existen ejemplos de larvas que se ubican en bolsas de la piel de la parte trasera de la hembra. Dichas larvas utilizan sus colas bien vascularizadas para realizar un intercambio metabólico con la circulación materna (Torrey, 1983).

Como se ha mencionado, los amniotas presentan variaciones. La viviparidad constituye la regla en todos los mamíferos, siendo la excepción los monotremas. Contrariamente, nunca ocurre entre las aves. A pesar de que en los reptiles la práctica común es el depósito de huevos, ciertas serpientes y lagartijas son vivíparos. Algunos de ellos utilizan el saco vitelino-corion en una asociación con la cubierta del útero, otros utilizan el alantoides-corion y otros más recurren a ambos tipos de relación (Villagrán-Santa Cruz, 1989).

Es difícil descubrir retrospectivamente la sucesión de pasos que condujeron a la evolución de la verdadera viviparidad. Aún cuando resulta obvio que ésta se derivó de la oviparidad, a través de la retención de los huevos y embriones en la hembra, las estructuras y los métodos para la nutrición de los embriones son tan variados que resulta difícil dar conclusiones absolutas acerca de su secuencia. Esto resulta especialmente cierto entre los anamniotas, cuya amplia variedad de estructuras sugiere que su presentación se produjo al azar y no en una sucesión ordenada. Tal parece que los anamniotas alcanzan su carácter vivíparo, utilizando muchos métodos alternativos (limitados por las estructuras de que disponen) con diferentes grados de éxito. La carencia de un alantoides impide la formación de estructuras del tipo de las que están presentes en los reptiles y mamíferos. Por otro lado, puede decirse que los amniotas alcanzan la viviparidad utilizando el saco vitelino y el alantoides (en asociación con el corion). Por lo



Pandion haliaetus. I. Salsipuedes



Fabrizio Esposito

que de aquí se desprende uno de los aportes más importantes del huevo amniota; esto es, la presencia de las membranas extraembrionarias, las cuales han contribuido de una u otra forma, en asociación con la pared uterina, a la formación de la estructura placentaria. Esta relación placentaria puede ser de tipo coriovitelino o corioalantoideo y es primordial para el intercambio de oxígeno, agua o de los nutrientes necesarios para el desarrollo embrionario. Aunado a esta estrecha relación materno-fetal, han surgido varias adaptaciones, tales como la desaparición de la cáscara, mayor irrigación sanguínea a nivel uterino y modificaciones ováricas, como mantenimiento del cuerpo lúteo, estructura que cumple una función de carácter endócrino para el mantenimiento de la preñez. Todos estos cam-

bios anatómicos y fisiológicos han conducido finalmente a la adopción de una estrategia reproductiva que permite la sobrevivencia de los embriones hasta el estadio final del desarrollo embrionario intrauterino.

Literatura citada

Bellairs, A., 1975. *Los reptiles*, Tomo 11. Ediciones Destino, Barcelona. España, pp. 570-571. pp. 850.
 Bellairs, A. y J. Attridge, 1978, *Los Reptiles*, H. Blume Ediciones. Rosario, Madrid. pp. 61. pp. 261.
 Carroll, R. L., 1969, *Origen of Reptiles*, In: C. Gans, A. d' Bellairs, and T. S. Parsons (eds), 1969, *Biology of the Reptilia*, Volume I, New York, Academic Press. Pp. 1-44.
 Cendrero, C. L., 1972, *Zoología Hispanoamericana*, Vertebrados, Edit. Porrúa, S. A. México, D. F. pp. 1160.

Colbert, E. H., 1980, *Evolution of the Vertebrates, A History of the backboneed animals through time*, Third Edition. Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons, New York. pp. 510.
 Darlington, P.J.Jr., 1957, *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*, New York, John Wiley, 675 pp.
 Geelhoed, S. E. y J. L. Conklin, 1966, An electrophoretic study of proteins in chick embryonic fluids, *J. Exp. Zool.* 163:257-262.
 Goin, C.J., 1960. Amphibians, pioneers of terrestrial breeding habit, *Smiths Rept*, 1959:427-445.
 Goin, C.J., O.B. Goin, G. R. Zug., 1978, *Introduction to Herpetology*, Third Edition. W. H. Freeman and Company, San Francisco. pp. 378
 Grasse, P.P., 1978., *Zoología. 3 Vertebrados reproducción, biología, evolución y sistemática. Agnatos, Peces, Anfibios y Reptiles*. Torray Masson, S. A. Barcelona. pp. 534.
 Pough, H. F., J. B. Heiser and W. N. McFarland, 1989, *Vertebrate Life*, Macmillan Publishing Company. New York. Third Edition, pp. 409
 Porter, K. R., 1972, *Herpetology*, W. B. Saunders Company. Philadelphia, Pa. pp. 524.
 Romer, A. S., 1957, Origin of the amniote egg. *Sci. Monthly* 85:57-63.
 Romer, A. S., 1962, *The Vertebrate Body*, 3rd ed. W. B. Saunders Co. Philadelphia, London, viii pp. 627.
 Smith, H. M. 1959, Darlington's principles of zoogeography, *Turtax News*, 37: 122-124.
 Stahl, B. J., 1985, *Vertebrate History. Problems in Evolution*, Dover Publications, Inc., New York. pc. 504.
 Swinton, W. E. 1973. Fossil Amphibians and Reptiles. Trustees of the British Museum (Natural History). England. pp.133.
 Szarski, H., 1962, Status of Haeckel's "biogenetic law", *Scientia* 56:124-129.
 Szarski, H., 1968, The origin of vertebrate foetal membranes. *Evolution* 22:211-214.
 Tihen, J. A., 1960, Comments on the origin of the amniote egg. *Evolution* XIV (4):228-231.
 Torrey, T. W., 1983, *Morfogénesis de los Vertebrados*, Tercera Edición, Edit, Limusa, México, pp. 576.
 Turner, C. L., 1939, The pseudoamnion, pseudochorion, pseudoplacenta and the other foetal structures in viviparous cyprinodont fishes, *Science* 90:2324.
 Turner, C. L., 1940, Pseudoamnion, pseudochorion and follicular pseudoplacenta in poeciliid fishes, *J. Morphol.* 67:59-89.
 Villagrán-Santa Cruz, M., 1989, *Desarrollo embrionario placentación y su relación con el cuerpo lúteo y la atresia folicular en Sceloporus grammicus y Sceloporus mucronatus, (Sauria: Iguanidae)*, Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 158.
 Webb, J. E., J.A., Wallwork, y J.H. Elgood., 1978, *Guide to living Reptiles*, The Macmillan Press LTD. London. pp. 172.