

Artículos

Reproducción sin machos: partenogénesis en lagartijas

* Federico Arias. IBIGEO-CONICET y Facultad de Ciencias Naturales, UNSa.

La partenogénesis es un proceso natural llamativo, donde poblaciones unisexuales pueden reproducirse sin que se produzca la fertilización del óvulo. El término partenogénesis fue impuesto por Owen (1849) y viene del griego: *partenos* = “virgen” y *génesis* = “origen”, lo que quiere decir reproducción virginal.

En la reproducción sexual, donde hay aporte genético de un macho y de una hembra, las células germinales (gametos) se forman por un mecanismo de división celular denominado meiosis. En este proceso una célula diploide ($2n$, par cromosómico) experimenta dos divisiones sucesivas, denominadas meiosis I y meiosis II, generando cuatro células haploides (n) con la mitad de la información genética. En el transcurso de la primera división celular (meiosis I) se produce el entrecruzamiento cromosómico que produce la recombinación cromosómica (Fig. 1). Por lo tanto, las gametas femeninas y masculinas durante la fertilización forman una nueva célula diploide que se desarrollará en un individuo.

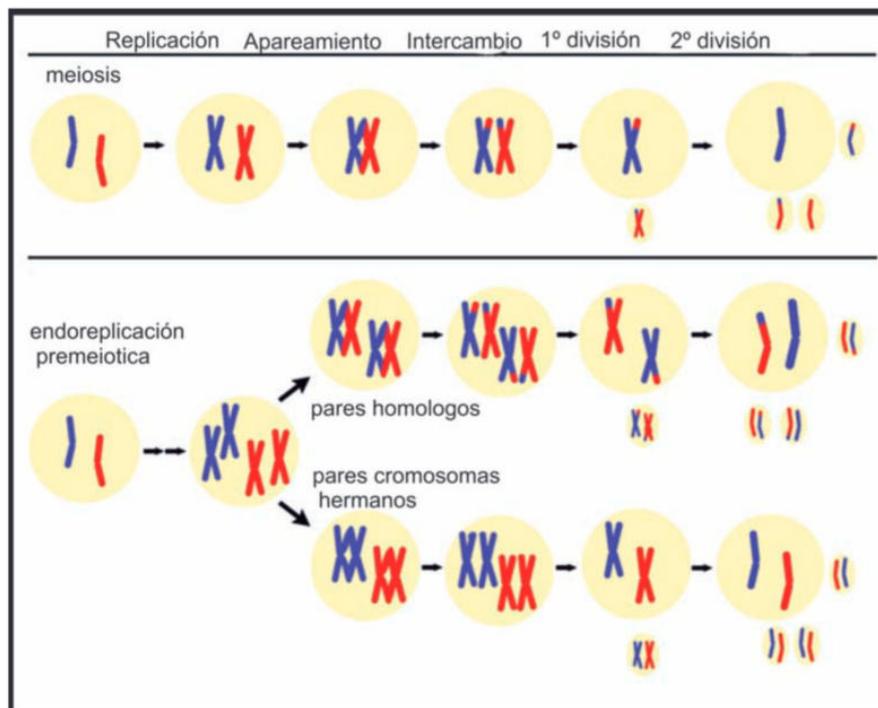


Figura 1: En la parte superior se muestra la división meiótica normal, con el producto final de células haploides. En la parte inferior se muestra la duplicación de cromosomas por premeiosis, generando células diploides.

La reproducción partenogenética, en el cual se forma descendencia a partir únicamente del material genético contenido en la célula germinativa femenina, se produce de diferentes formas en los distintos linajes del reino animal. Soumalainen et al. (1987) propone tres tipos de partenogénesis:

1) Haploide: donde los individuos se forman a partir de un óvulo haploide. Este tipo de partenogénesis ocurre en nemátodos, rotíferos, homópteros, coleópteros, himenópteros y arácnidos. Si la progenie producida es masculina se denomina “arrenotoquia”. Por el contrario, si es femenina se denomina “telitoquia”.

2) Apomítica: donde el conjunto de cromosomas no sufre reducción meiótica. Ocurre en cnidarios, platelmintos, nematodos, insectos, arácnidos, rotíferos, moluscos, anélidos, crustáceos y peces.

3) Automitótica: los cromosomas se aparean, se produce el entrecruzamiento y se forman los bivalentes o pares cromosómicos (en organismos diploides). La restauración de la diploidia se puede producir por la duplicación pre-meiótica de cromosomas (Fig. 1), o una vez finalizada la división meiótica por fusión de los núcleos. Este tipo de reproducción ocurre en insectos, arácnidos, anélidos, salamandras, anuros y reptiles.

Tanto en la duplicación cromosómica como en la fusión nuclear (ambos procesos automíticos, descritos en el caso 3, el número cromosómico es reducido normalmente por meiosis pero el apareamiento de los cromosomas homólogos permite mantener la heterocigosis.

PARTENOGENÉNESIS EN LAGARTIJAS

La partenogénesis es un tipo de clonación, donde cada hembra produce hijas hembras sin intercambio de material genético con los machos. Por lo tanto, en la progenie todos los individuos son hembras con el mismo contenido genético de la madre. Una de las primeras especies de lagartijas partenogenéticas estudiadas fue *Lacerta saxicola* (Darevsky, 1962). Posteriormente se incrementaron notablemente los estudios sobre poblaciones unisexuales (Lower and Wright, 1966; Maslin, 1971; entre otros) y actualmente, se conocen 40 especies partenogenéticas, comprendidas en ocho familias de lagartijas y dos de serpientes (Tabla 1). Se ha propuesto que la mayoría de estas, parecen haber sido originadas por el resultado de la hibridación (reproducción) de dos especies sexuales que no representan, necesariamente, grupos hermanos o estrechamente relacionados. La mayoría de las especies híbridas (descendientes) son diploides, pero en algunas, el ovocito producido por el híbrido diploide no sufre reducción en el número de cromosomas y cuando es fecundado por un espermatozoide, produce un embrión triploide (Fig. 2).



Figura 2: Cariotipo triploide de *Lepidosoma percarinatum*, $3n= 66$ (Pellegrino et al., 2003).

Figura 3: Proceso evolutivo de la partenogénesis. Adaptado de Crews, 1998.

El origen de una especie triploide ha sido estudiado en lagartijas del género *Aspidoscelis*, característica de la herpetofauna del Centro y Norte de América. La especie triploide *Aspidoscelis uniparens*, abundante en los desiertos de New México, desciende por hibridación inicial de dos especies con reproducción sexual: *A. inornata* x *A. burti*, lo que genera una población partenogenética diploide que se cruza, nuevamente, con una hembra de *C. inornata* (Fig. 3). Como consecuencia, dos tercios del genoma triploide de la especie partenogenética descendiente es derivado de *A. inornata*, ancestro maternal (Wright, 1993).

Se han reconocido varias especies partenogenéticas que no tienen origen híbrido, sino que son generadas espontáneamente. En este caso, el origen de este mecanismo de reproducción se habría producido de manera espontánea a partir de una población ancestral bisexual. Ejemplos de estos los encontramos en algunas especies de geckos, gimnoftálmidos o en el dragón de Komodo (*Varanus komodoensis*, Watts et al., 2006) (Fig. 4).

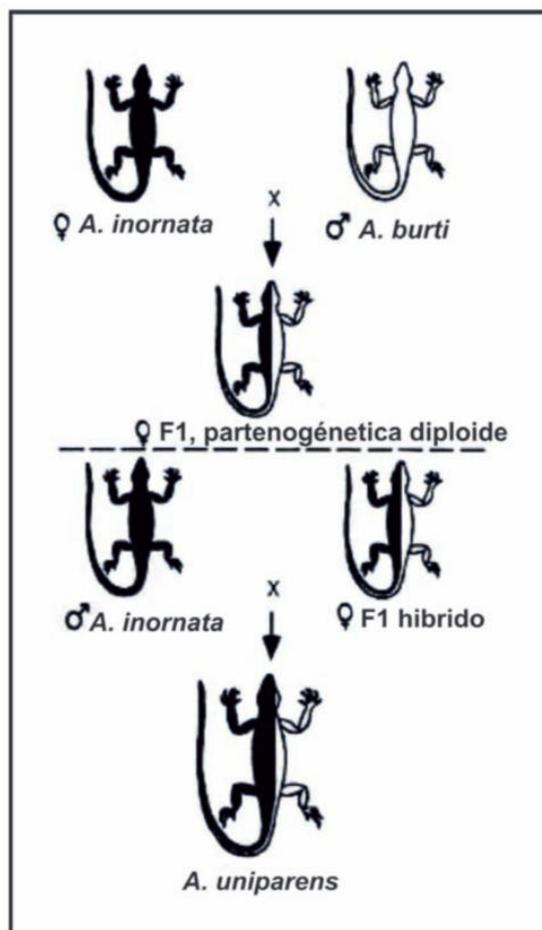


Figura 4: Especies partenogenéticas sin origen híbrido: A) *Lepidodactylus lugubris* (gecko). B) *Varanus komodoensis* (dragón de Komodo). C) *Gymnophthalmus underwoodi* (gimnoftálmido).

Por otro lado, se registró un caso de partenogénesis facultativa (donde la hembra tiene la capacidad de alterar entre reproducción sexual y partenogénesis según presiones externas) en reptiles. En la gran serpiente pitón (*Python molorus bivittatus*, Groot et al., 2003) se observó que la misma tiene la capacidad de reproducirse partenogenéticamente y sexualmente. Por lo que este sistema representa una instancia de no-híbrido inducido de partenogénesis facultativa.

En Argentina solo se registró un caso de reproducción por partenogénesis de la lagartija *Teius suquiensis*, que se encuentra en la provincia de Córdoba y alrededores (San Luis, Santa Fe y Santiago del Estero). Esta especie unisexual se habría originado por el cruzamiento de dos especies con reproducción sexual, *Teius teyou* x *Teius oculatus* (Ávila y Martori, 1991).

Recientemente, se encontró en la provincia de Mendoza una población de lagartijas pertenecientes al género *Liolaemus* (Iguania), donde todos sus integrantes son hembras, tripoides y presentan la partenogénesis como mecanismo reproductivo (Abdala et al. datos sin publicar). Lo llamativo de este increíble hallazgo es que esta especie sería la única dentro del gran grupo Iguania (con más de 1000 especies) que presenta este tipo de reproducción.

COMPORTAMIENTO PSEUDOSEXUAL, SU INFLUENCIA SOBRE LAS HORMONAS

El mismo comportamiento sexual que llevan a cabo los machos de las especies sexuales de *Aspidoscelis* se observó en especies partenogenéticas (Fig. 5). Este comportamiento se denomina "pseudocopulación o pseudosexual", ya que, una hembra se comporta como un macho en la cópula, e intenta aparearse con otra hembra.

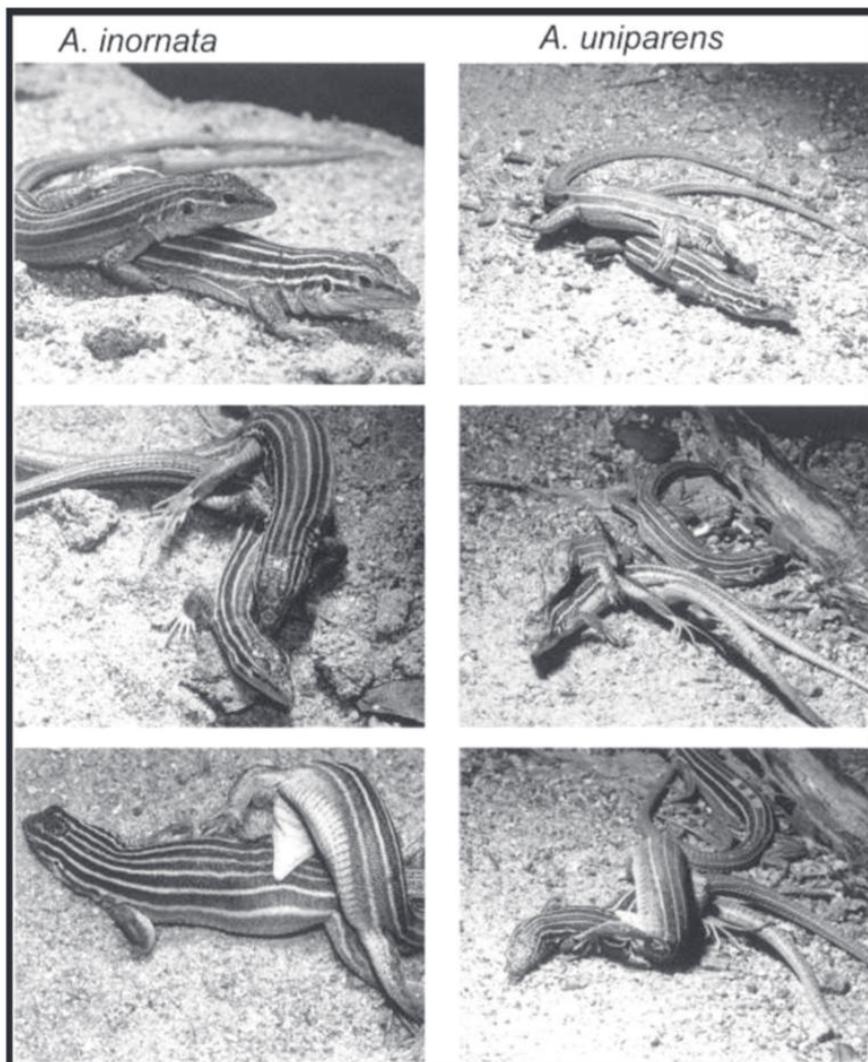


Figura 5: Comportamiento sexual de *Aspidoscelis inornata*. A la izquierda el mismo comportamiento, llamado "pseudosexual" en especie unisexual, *Aspidoscelis uniparens*. Tomada de Crews et al., 1986.

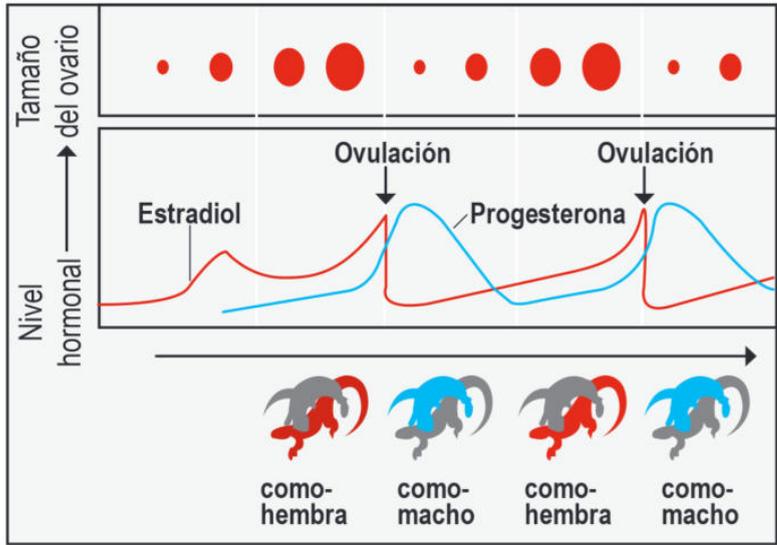


Figura 6: Relación entre los niveles de hormonas, el ciclo ovárico y el comportamiento pseudosexual en *Aspidoscelis*. Tomado de Crews, 1989.

Se ha demostrado que este comportamiento está directamente relacionado con el ciclo ovárico y con los niveles hormonales. Se registró que el comportamiento “como hembra” se produce en el estadio preovulatorio del ciclo folicular, cuando los niveles de estradiol son altos, mientras que el comportamiento “como macho” es más frecuente en el estadio postovulatorio del ciclo, cuando los niveles de progesterona son altos (Moore et al., 1985a). La transmisión del comportamiento pseudosexual “como macho a como hembra” ocurre en la ovulación, paralelamente cuando hay una transición de dominancia de estradiol a dominancia de progesterona (Fig. 6).

Esto sugiere que los niveles de hormona influyen directamente en los cambios de comportamiento como se demostró por la administración exógena de progesterona, que provoca comportamiento pseudosexual, mientras que el estradiol provoca el comportamiento como hembra (Grassman and Crews, 1986). Así, la progesterona dispara el comportamiento pseudosexual “como macho” en la partenogénesis.

CONSIDERACIONES FINALES

Dado que la partenogénesis en Squamata produce sólo hembras y favorece que la tasa de reproducción, en términos de potencial de crecimiento poblacional, sea muy grande comparada con aquellos que se reproducen sexualmente, se podría interpretar como una ventaja de la reproducción unisexual. Sin embargo la realidad indica que son muy pocas las especies con este tipo de reproducción.

La reproducción sexual genera la variabilidad entre los organismos de una población, es decir el material crudo sobre el cual actúa la selección natural. Como los organismos no pueden predecir cuál será el ambiente para su descendencia, la producción de progenie ligeramente diferente, resultado de la recombinación genética durante la reproducción sexual, otorga la oportunidad de adaptarse a los cambios del ambiente. Por el contrario, aquellos organismos que se originan a partir de un único individuo, son idénticos genéticamente a su progenitor, por lo tanto no cuentan con las variables genéticas que les permita adaptarse a un cambio brusco del ambiente.

En fin, la partenogénesis es un medio reproductivo que está instalado en varios grupos de Squamata (Tabla 1) y lleva a pensar que esta estrategia reproductiva, por el momento, asegura la continuidad de una especie sin que tener que contar con el aporte genético de los machos.

Familia/ Género	Número de especies	Modo de reproducción	Especies representativas
Agamidae			
<i>Leiolepis</i>	1	P	<i>triploidea</i>
Chamaeleonidae			
<i>Brookesia</i>	1	P	<i>affinis</i>
Gekkonidae			
<i>Hemidactylus</i>	3+		<i>garnotii</i>
<i>Hemiphyllodactylus</i>	1	P	<i>typus</i>
<i>Heteronotia</i>	4+	P	<i>binoei</i>
<i>Lepidodactylus</i>	1+	P	<i>lugubris</i>
<i>Nactus</i>	1	P	<i>pelagicus</i>
Gymnophthalmidae			
<i>Gymnophthalmus</i>	2	P	<i>underwoodi</i>
<i>Leposoma</i>	2	P	<i>percarinatum</i>
Teiidae			
<i>Aspidoscelis</i>	13+	P	<i>uniparens</i>
<i>Cnemidophorus</i>	3+	P	<i>cryptus</i>
<i>Kentropyx</i>	1	P	<i>borckianus</i>
<i>Teius</i>	1	P	<i>suquiensis</i>
Lacertidae			
<i>Lacerta</i>	5	P	<i>unisexualis</i>
Xantusiidae			
Scincidae			
<i>Menetia</i>	3+	P	<i>greyii</i>
<i>Lepidophyma</i>	2	P	<i>reticulatum</i>
Typhlopidae			
<i>Ramphotyphlops</i>	1	P	<i>braminus</i>
Pythonidae			
<i>Python</i>	1	P	<i>molurus bivittatus</i>

Tabla 1: Géneros de Squamata (lagartijas+ serpientes) unisexuales. P= partenogénesis. Modificado de Vitt and Caldwell, 2009.

Literatura citada:

- Avila, L. and Martori, R. 1991. A unisexual species of *Teius* Merrem 1820 (Sauria: Teiidae) from central Argentina. *Tropical Zoology*, 4: 193-201.
- Crews D, Grassman M, Lindzey J. 1986. Behavioral facilitation of reproduction in sexual and unisexual whiptail lizards. *Proc Natl Acad Sci U S A* 83:9547-9550.
- Crews D. 1989. Unisexual organisms as model systems for research in the behavioral neurosciences. In: Dawley RM, Bogart JP, eds. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. New York: New York State Museum. p 132-143.
- Crews D. 1998. Evolutionary antecedents to love. *Psychoneuroendocrinology* 23:751-764.
- Grassman, L. and D. Crews. 1986. Hormonal control of courtship and copulatory behavior in male *Cnemidophorus inornatus*, a direct sexual ancestor of a unisexual, parthenogenetic lizard. *General and Comparative Endocrinology*, 64: 411-418.
- Groot, T. V. M., Bruins. E. and J. A. J. Breeuwer. 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity*, 90: 130-135.
- Lower, C. H. and Wright, J. W. 1966. Evolution of parthenogenetic species of *Cnemidophorus* (whiptail lizards) in Western North America. *J. Arizona Acad. Sci.* 4: 81-87.
- Maslin, T. P. 1971. Parthenogenesis in reptiles. *Amer. Zoologist*, 11: 361-380.
- Moore, C. M. and D. Crews. 1985. Sex steroid hormones in natural populations of a sexual whiptail lizard *Cnemidophorus inornatus*, a direct evolutionary ancestor of a unisexual parthenogen. *General and Comparative Endocrinology*, 63: 424-430.
- Pellegrino, K. C. M.; Rodrigues, M. T.; Yonenaga-Yassuda, Y. The triploid karyotype of *Leposoma percarinatum* (Squamata, Gymnophthalmidae).- *J. Herpetology* 37 (1): 197-199, 2003.
- Vitt, L. J., and J. P. Caldwell . 2009. *Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Third Edition. Burlington, Massachusetts, U.S.A.: Academic Press.
- Watts, P.C., K.R. Buley, S. Sanderson, W. Boardman, C. Ciofi and R. Gibson. 2006. Parthenogenesis in Komodo dragons. *Nature* 444: 1021-1022.
- Wright, J. W. 1993. Evolution of the lizards of the genus *Cnemidophorus*. Pp. 27–81. En J. W. Wright and L. J. Vitt (Eds.), *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*. The Oklahoma Museum of Natural History, Norman, Oklahoma, U.S.A.