

Partenogénesis obligada en escamados

Obligate parthenogenesis in squamates

Norma Leticia Manríquez-Morán

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

✉ mnorma@uaeh.edu.mx

🆔 <https://orcid.org/0000-0002-2058-0415>

Jorge Eduardo González-Espinoza

Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

✉ jorge_gonzalez11213@uaeh.edu.mx

🆔 <https://orcid.org/0000-0002-4237-5973>

Recibido
29 de agosto
2024

Aceptado
4 de diciembre
2024

Publicado
5 de julio
2025

Lagartija partenogenética, *Aspidoscelis rodecki*.
Fotografía: Iago Leonardo.

Resumen

Palabras clave:

Endorreplicación, hibridación, meiosis, reproducción clonal, Squamata.

La partenogénesis es el tipo de reproducción clonal en la que el ovocito inicia la embriogénesis sin haber sido fecundado y dentro de los vertebrados la partenogénesis obligada es exclusiva de algunas especies del orden Squamata. Las especies que presentan este tipo de reproducción tienen un origen híbrido y están constituidas exclusivamente por hembras. Estudios recientes indican que en los grupos que presentan linajes partenogenéticos, la hibridación entre especies gonocóricas (con ambos sexos) es común, pero que es necesario cierto grado de divergencia genética para que se originen los linajes unisexuales. Además, las evidencias actuales sugieren que todos ellos utilizan a la endorreplicación premeiótica para producir gametos no reducidos, que aseguran la reproducción clonal al eliminar los efectos de la recombinación.

Abstract

Keywords:

Endoreplication, hybridization, meiosis, clonal reproduction, Squamata.

Parthenogenesis is a form of clonal reproduction in which the oocyte begins embryogenesis without being fertilized. Among vertebrates, it is exclusive to certain species in the order Squamata. Species that exhibit this kind of reproduction have a hybrid origin and consist entirely of females. Recent studies indicate that hybridization between gonochoric species is common in groups with parthenogenetic lineages, but a certain degree of genetic divergence is necessary for developing unisexual lineages. Additionally, current evidence suggests that all these species use premeiotic endoreplication to produce unreduced gametes, which ensures clonal reproduction by eliminating the effects of recombination.



Aspidoscelis neomexicanus.
Fotografía: Greg Schechter.

Linajes partenogenéticos

La partenogénesis (del griego *parthenos* = virgen y *genesis* = generación u origen) es el tipo de reproducción en el que el desarrollo y crecimiento de los embriones se lleva a cabo a partir de un solo gameto (ovocito), sin que ocurra la fecundación.

La partenogénesis es un proceso derivado de la reproducción sexual y está presente en varios grupos de eucariontes. Entre los vertebrados, se ha observado en algunos peces óseos, peces cartilagosos (tiburones), y en diversos grupos de saurópsidos (aves, cocodrilos y en varias familias de escamados). En la mayor parte de ellos, se presenta la partenogénesis facultativa, por lo que este tipo de reproducción ocurre de manera ocasional en individuos con reproducción sexual. Por otra parte, la partenogénesis obligada es exclusiva de algunas especies del orden Squamata (integrado por serpientes y lagartijas).

Dentro de los escamados, la partenogénesis fue descrita por primera vez en las lagartijas caucásicas del género *Darevskia* (antes *Lacerta*; Darevsky, 1958) y posteriormente fue documentada en varias especies del género *Aspidoscelis* (antes *Cnemidophorus*; Maslin, 1962) y en diversos taxones de otras familias.

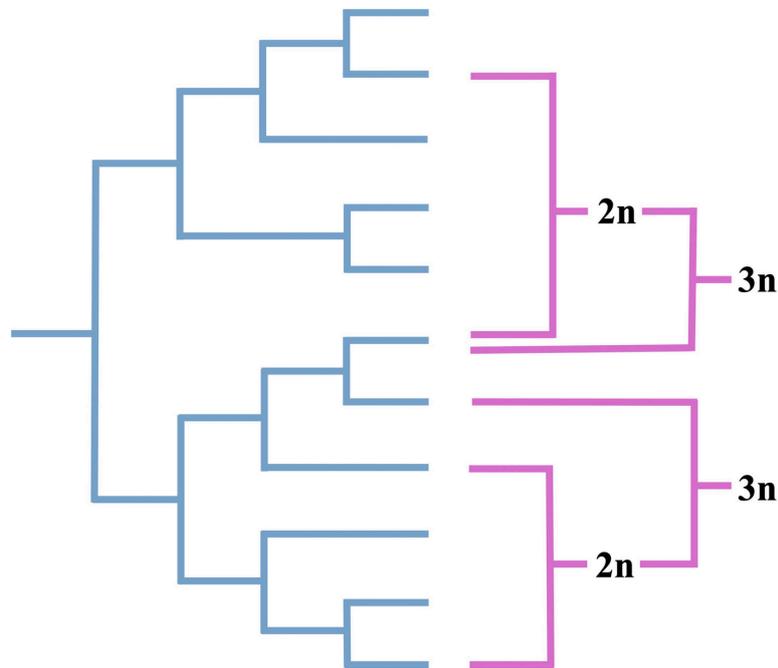
En la actualidad, se conocen cerca de 50 grupos de escamados partenogenéticos, que pertenecen a las familias Agamidae, Chamaelonidae,

Gekkonidae, Gymnophthalmidae, Lacertidae, Liolaemidae, Scincidae, Teiidae, Typhlopidae y Xantusiidae (Barley y Cole, 2025; Darevsky *et al.*, 1985; Galoyan *et al.*, 2024; Vitt y Cadwell, 2014) y en prácticamente todas ellas, la partenogénesis es de tipo obligada. La familia Teiidae es la que cuenta con un mayor número de especies partenogenéticas, distribuidas en 5 géneros: *Ameivula*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx* y *Teius*.

Los primeros estudios que se realizaron mostraron que los linajes partenogenéticos de lagartijas comparten varias características (Dawley, 1989). La mayor parte de ellos tienen un origen híbrido, presentan una meiosis alterada, tienen poblaciones conformadas exclusivamente por hembras y a menudo, exhiben poliploidia (más de dos juegos de cromosomas en las células). Tradicionalmente se ha considerado que la hibridación, es decir, la combinación de los genomas de dos especies diferentes provoca una alteración en la gametogénesis, produciendo ovocitos no reducidos (diploides o poliploides) y, por lo tanto, la reproducción clonal en las hembras (Dawley, 1989).

Origen híbrido

A excepción de las especies partenogenéticas del género *Lepidophyma*, los linajes unisexuales de escamados se han originado por hibridación, a través del entrecruzamiento entre individuos de especies gonocóricas diferentes. La hibridación inicial, da origen a linajes diploides (con la combinación de cromosomas/genomas de las dos especies parentales), y los linajes triploides se originan como resultado del entrecruzamiento de una hembra híbrida diploide con un macho de alguna de las especies parentales o con machos de una tercera especie (Barley *et al.*, 2022; Fujita *et al.*, 2020).



Origen de especies partenogenéticas (rosa) diploides (2n) y triploides (3n), a partir de especies gonocóricas (azul). Imagen elaborada por los autores.

A lo largo del tiempo, se han propuesto tres hipótesis para explicar el origen de los grupos partenogenéticos a través de hibridación: 1) “La hipótesis del balance” sugiere que los linajes unisexuales surgen por la hibridación de dos especies gonocóricas lo suficientemente divergentes como para alterar la meiosis en los híbridos, pero no tanto como para comprometer su viabilidad y/o fertilidad. 2) “La hipótesis de la restricción filogenética” señala que los linajes unisexuales surgen únicamente de la hibridación

entre especies o clados gonocóricos específicos, inherentemente predispuestos para generar híbridos partenogenéticos viables. 3) “La hipótesis de la formación rara” es un refinamiento de la otras hipótesis y sugiere que deben existir precondiciones genéticas complejas para que ocurra la reproducción clonal en los híbridos. Estas hipótesis no son mutuamente excluyentes y la ocurrencia de una u otra, ha sido evaluada en diferentes grupos partenogenéticos (Barley *et al.*, 2022; Freitas *et al.*, 2022; Stöck *et al.*, 2010).

Recientemente, la secuenciación masiva de DNA y los métodos que se han generado para el análisis de este tipo de datos, han permitido hacer nuevas propuestas sobre el papel de la hibridación en el origen de la partenogénesis.

Los estudios realizados con los géneros *Aspidoscelis* y *Darevskia*, son relevantes (Barley *et al.*, 2022; Freitas *et al.*, 2022), dado que son los grupos de escamados que cuentan con el mayor número de especies unisexuales. *Aspidoscelis*, tiene más de 30 especies gonocóricas y alrededor de 15 linajes partenogenéticos y de acuerdo con el estudio realizado por Barley *et al.* (2022), la hibridación entre las especies con reproducción sexual es común y los niveles de divergencia entre ellas determinan el resultado del entrecruzamiento. En el estudio se evaluaron los patrones de cladogénesis (separación de linajes) y reticulación (hibridación) dentro del género utilizando datos de representación resumida del genoma de todas las especies descritas, y los resultados mostraron que un alto porcentaje (60-70%) de las especies gonocóricas, han estado involucradas en eventos de hibridación introgresiva (en la que ocurre la transferencia de material genético de una especie al genoma de otra, debido al entrecruzamiento repetido de un híbrido con alguna de las especies parentales).

Además, el análisis mostró que dentro del género *Aspidoscelis* existen 11 linajes partenogenéticos (6 diploides: *A. cozumelus*, *A. laredoensis*, *A. neomexicanus*, *A. preopatae*, *A. tessellatus* y *Aspidoscelis* sp. G, y 5 triploides: *A. exanguis*, *A. neotesselatus*, *A. opatae*, *A. sonora* y *A. velox*), que tienen como especies parentales a 10 taxones gonocóricos (*A. angusticeps*, *A. arizonae*, *A. burti*, *A. deppii*, *A. gularis*, *A. guttatus*, *A. marmoratus*, *A. motaguae*, *A. scalaris* y *A. sexlineatus*).

También se logró establecer que los linajes unisexuales se originan cuando la hibridación ocurre entre especies ampliamente divergentes. El tiempo de divergencia entre las especies gonocóricas es determinante en el resultado de la hibridación, ya que los linajes partenogenéticos solo se forman, si la hibridación ocurre entre especies con tiempos de divergencia mayores a 10 millones de años (15-25 Mda). Los autores concluyen que la “hipótesis del balance” y la “hipótesis de la formación rara” explican de mejor manera el origen de la reproducción clonal en *Aspidoscelis*.

El género *Darevskia* está conformado por más de 30 especies gonocóricas y siete linajes partenogenéticos (*D. armeniaca*, *D. bendimahiensis*, *D. dahli*, *D. rostombekovi*, *D. sapphirina*, *D. unisexualis* y *D. uzzeli*). Diversos estudios han mostrado que los linajes unisexuales se han originado por el entrecruzamiento entre solo cuatro de las especies gonocóricas. De ellas, dos han actuado como especies maternas (*D. raddei* y *D. mixta*) y dos, como especies paternas (*D. portschinskii* y *D. valentini*), es decir, el entrecruzamiento entre las mismas especies ha dado origen a más de un linaje partenogenético. Los análisis filogenéticos realizados dentro del género ubican a las especies gonocóricas en tres clados principales (Rudis, Caucásica y Saxícola) y muestran que las especies maternas son parte del clado Caucásica, mientras que las paternas, pertenecen al grupo Rudis.



***Aspidoscelis maslini*.**

Ilustración: Alejandra M. García®.

En el estudio realizado por Freitas *et al.* (2022), se utilizó la resecuenciación dirigida de marcadores del transcriptoma, para obtener las relaciones, los tiempos de divergencia y evaluar la existencia de flujo génico entre las especies gonocóricas.

Los autores encontraron que los eventos de introgresión son comunes dentro del género, tanto en taxones antiguos como entre especies que han divergido recientemente, pero no encontraron evidencia de flujo génico entre las especies parentales de los híbridos partenogenéticos. Por ello sugieren que el origen de las especies unisexuales en el género *Darevskia* es un resultado poco probable de la hibridación entre especies gonocóricas, pero común, cuando coinciden algunos pares de especies.

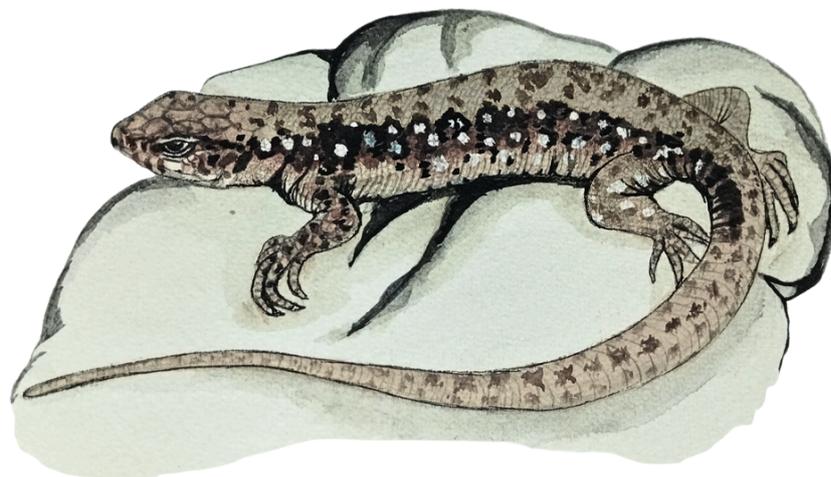
Los linajes partenogenéticos de *Darevskia* se han originado por el entrecruzamiento de especies gonocóricas de ciertos clados, por ello, los autores consideran que la “hipótesis de la restricción filogenética” es la que mejor explica el origen de la reproducción clonal en el género. De acuerdo con dicha hipótesis, se necesitan factores genéticos específicos que son dependientes del linaje para que la hibridación interespecífica produzca organismos partenogenéticos.

Como se mencionó previamente, las diferentes hipótesis no son mutuamente excluyentes y se sigue evaluando su viabilidad en los distintos linajes partenogenéticos. Sin embargo, los estudios realizados a la fecha muestran que dentro de los grupos en los que ha surgido la partenogénesis, la hibridación entre especies gonocóricas es común, pero que es necesario cierto nivel de divergencia o la hibridación específica de ciertos taxones para que este proceso de como resultado la producción de linajes unisexuales.

Meiosis alterada

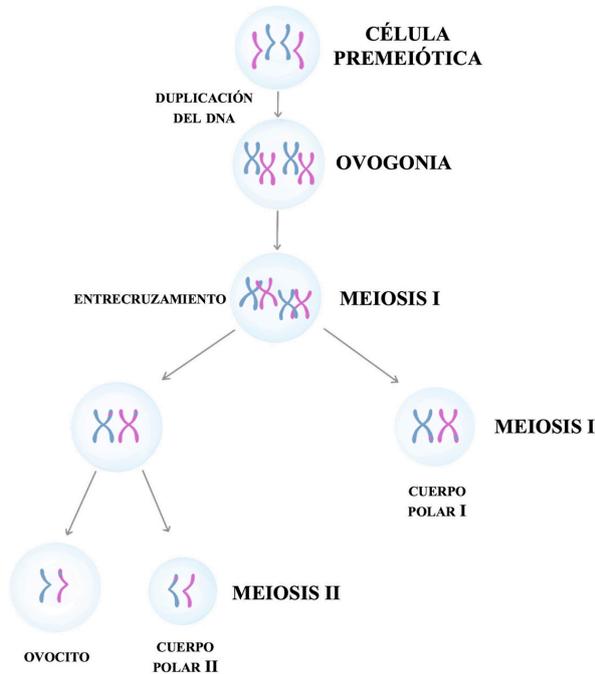
Los organismos con reproducción sexual transmiten sus características de una generación a otra a través del material genético (DNA) contenido en los gametos (óvulos y espermatozoides). Estas células se caracterizan por poseer un número haploide de cromosomas, por ello, es necesaria su unión para generar a un nuevo individuo con el número diploide de cromosomas y restituir el número característico de la especie.

El tipo de división celular que da lugar a los gametos es la meiosis y este proceso también es relevante porque promueve la recombinación genética, gracias al entrecruzamiento entre cromosomas homólogos (provenientes de cada uno de los padres) y a su segregación aleatoria en las células hijas. Sin embargo, en los organismos partenogenéticos la meiosis presenta algunas alteraciones y los efectos de la recombinación genética son eliminados.



Darevskia armeniaca.

Ilustración: Alejandra M. García®.



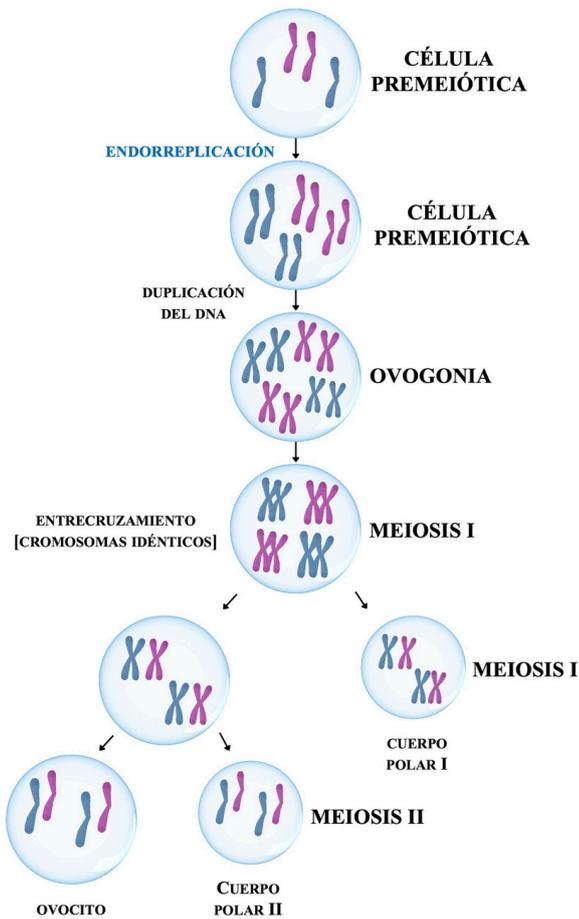
Etapas principales de la meiosis (ovogénesis) típica. Ilustración: Tlalli Q. González.

Los estudios realizados en diferentes grupos (*Aspidoscelis*, *Darevskia*, *Lepidodactylus*, *Hemiphyllocladactylus* y *Heteronotia*), han revelado diversos detalles del proceso de la meiosis en los linajes partenogenéticos de escamados. El trabajo realizado por Cuellar (1971), mostró que en la lagartija triploide *Aspidoscelis uniparens* se lleva a cabo una meiosis, con una endorreplicación previa. Es decir, antes de que se presente la meiosis, ocurre un proceso de mitosis sin cariocinesis (división del núcleo) y sin citocinesis (división de la célula), que duplica el número de cromosomas, los cuales forman pares idénticos.

Las ovogonias (células que darán origen a los ovocitos) que han sufrido endorreplicación en-

tran a la meiosis y aunque en la primera división se lleva a cabo el entrecruzamiento de los cromosomas idénticos y hay intercambio de material genético entre ellos, no se genera variación. Posteriormente, se lleva a cabo la segunda división meiótica, produciendo un ovocito con el número de cromosomas típico de la especie ($3n$). Estudios más recientes (Lutes *et al.*, 2010; Newton *et al.*, 2016), mostraron que la endorreplicación también se presenta en las especies unisexuales *A. tessellatus* y *A. neomexicanus*, previo al inicio de la meiosis. Adicionalmente, el estudio realizado en *A. neomexicanus*, mostró que no todas las ovogonias presentan endorreplicación, los autores encontraron que existe un porcentaje alto de células que entran a la meiosis sin haber duplicado el número de cromosomas.

La familia Gekkonidae, es otro grupo de escamados que presenta diversos linajes partenogenéticos, tanto diploides como triploides. El estudio de la meiosis en *Hemiphyllocladactylus typus*, *Heteronotia binoei* y los clones A y B de *Lepidodactylus lugubris* mostró que en todas estas especies, los gametos no reducidos ($2n$, $3n$) se producen gracias a la endorreplicación premeiótica (Dedukh *et al.*, 2022). En los geocos partenogenéticos, la meiosis comienza con células que presentan diferentes niveles de ploidía. Durante el paquiteno, más del 95% de los gametos presenta un número de cromosomas igual al de las células somáticas ($2n$, $3n$), mientras que el resto de las células tiene un número de cromosomas duplicado ($4n$, $6n$).



Meiosis alterada con endorreplicación premeiótica típica de las especies partenogénéticas.

Ilustración: Miriam G. Zúñiga.

Las células que no pasaron por un proceso de endorreplicación presentan cromosomas que tiene problemas para el entrecruzamiento (se observan algunos bivalentes, pero también están presentes estructuras univalentes y trivalentes) y concluyen su desarrollo en la fase de paquiteno. Por otra parte, las células tetraploides (en especies diploides) y hexaploides (en especies triploides) forman bivalentes y pueden proseguir con la meiosis. En la fase de diploteno, los ovocitos de todas las especies presentan genomas duplicados y los cromosomas forman estructuras bivalentes.

Esto muestra, que a pesar del origen independiente de la partenogénesis en los distintos linajes de geckos, todos ellos comparten el mismo mecanismo para la producción de gametos (Dedukh *et al.*, 2022).



Lepidodactylus lugubris.

Ilustración: Tlalli Q. González.

En el género *Darevskia* se han hecho varias propuestas sobre el mecanismo que permite la generación de gametos no reducidos. Pero el estudio reciente de las células reproductivas en *D. armeniaca*, *D. dahli* y *D. unisexualis* durante la fase de diploteno, mostró que la endorreplicación premeiótica es el mecanismo que promueve la producción de gametos en las hembras partenogénéticas. En esta fase, los ovocitos de todas las especies presentan genomas duplicados, sugiriendo que la endorreplicación es necesaria para que los gametos concluyan su desarrollo (Dedukh *et al.*, 2024). Además, se observó que como ocurre en los linajes unisexuales de *Aspidoscelis* y Gekkonidae, en las especies de *Darevskia* solo una fracción pequeña de células presentan endorreplicación, la mayor parte de ellas (más del 90%) tienen una ploidía normal ($2n$), presentan entrecruzamiento anormal y no concluyen la meiosis.

Los estudios realizados hasta ahora muestran que independientemente de su origen, todos los escamados con partenogénesis obligada utilizan el mismo mecanismo para la producción de ovocitos no reducidos ($2n$, $3n$ e incluso $4n$, en clones producidos en laboratorio). Se sugiere que el punto de control de paquiteno (que previene la aneuploidía) está presente y es conservado en todas las especies unisexuales (Dedukh *et al.*, 2022; Dedukh *et al.*, 2024). Además, la endorreplicación y el apareamiento de los cromosomas idénticos en la primera división de la meiosis, omiten la variación genética entre los individuos que constituyen a los linajes unisexuales, asegurando así, la reproducción clonal en poblaciones constituidas únicamente por hembras. Lo anterior, también ha permitido

proponer una hipótesis alternativa a la disrupción por la hibridación para la producción de los gametos. Dedukh *et al.* (2022) y Dedukh *et al.* (2024), sugieren que los ovocitos no reducidos en los híbridos se producen gracias a la cooptación de un mecanismo preexistente de duplicación del genoma inducido por niveles elevados de células apoptóticas, específicamente el grupo de ovocitos de ploidía normal que son descartados por el punto de control del paquiteno.

Agradecimientos

A las tres ilustradoras, Alejandra M. García, Tlalli Q. González y Miriam G. Zúñiga por la elaboración de las figuras para este manuscrito. A los revisores anónimos.



Aspidoscelis cozumelus

Ilustración: Miriam G. Zúñiga.

Referencias

- Barley, A. J., Nieto-Montes de Oca, A., Manríquez-Morán, N. L., y Thomson, R. C. (2022). The evolutionary network of whiptail lizards reveals predictable outcomes of hybridization. *Science*, 377(6607), 773–777. <https://doi.org/10.1126/science.abn1593>
- Barley, A. J., Cole, C. J. (2025). Speciation by hybridization: the mind-boggling nature, educational, and research value of the largest group of unisexual vertebrates. *BioScience*, bioRxiv, <https://doi.org/10.1093/biosci/biaf010>
- Darevsky, I. S. (1958). Natural parthenogenesis in certain subspecies of rock lizard, *Lacerta saxicola*. *Doklady Akademii Nauk SSSR* 122, 730-732.
- Darevsky, I. S., Kupriyanova, L. A., y Uzzel, T. (1985). Parthenogenesis in reptiles. En C. Gans & F. Billet (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 14 (pp. 412-526). Wiley.
- Dedukh, D., Altmanová, M., Klíma, J., y Kratochvíl, L. (2022). Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos. *Development*, 149(7), dev200345. <https://doi.org/10.1242/dev.200345>
- Dedukh, D., Altmanová, M., Petrosyan, R., Arakelyan, M., Galoyan, E., y Kratochvíl, L. (2024). Premeiotic endoreplication is the mechanism of obligate parthenogenesis in rock lizards of the genus *Darevskia*. *Biology Letters*, 20(9), 20240182. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2024.0182>
- Freitas, S., Westram, A. M., Schwander, T., Arakelyan, M., Ilgaz, Ç., Kumlutas, Y., Harris, D. J., Carretero, M. A., y Butlin, R. K. (2022). Parthenogenesis in *Darevskia* lizards: A rare outcome of common hybridization, not a common outcome of rare hybridization. *Evolution*, 76(5), 899–914. <https://doi.org/10.1111/evo.14462>
- Fujita, M. K., Singhal, S., Brunes, T. O., y Maldonado, J. A. (2020). Evolutionary dynamics and consequences of parthenogenesis in vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 191–214. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-011720-114900>
- Galoyan, E. A., Kropachev, I. I., Petrosyan, V. G., Dedukh, D. V., Osipov, F. A., y Arakelyan, M. S. (2024). Studies on the unisexual reptiles by and since I. S. Darevsky. *Zoologičeskij žurnal*, 103(12), 4-24.
- Lutes, A. A., Neaves, W. B., Baumann, D. P., Wiegraebe, W., y Baumann, P. (2010). Sister chromosome pairing maintains heterozygosity in parthenogenetic lizards. *Nature*, 464, 283-286. <https://doi.org/10.1038/nature08818>
- Maslin T. P. (1962). All-female species of the lizard genus *Cnemidophorus*, Teiidae. *Science*, 135(3499), 212–213. <https://doi.org/10.1126/science.135.3499.212>

Newton, A. A., Schnittker, R. R., Yu, Z., Munday, S. S., Baumann, D. P., Neaves, W. B., y Baumann, P. (2016). Widespread failure to complete meiosis does not impair fecundity in parthenogenetic whiptail lizards. *Development*, 143(23), 4486-4494. <https://doi.org/10.1242/dev.141283>

Stöck, M., Lampert, K. P., Möller, D., Schlupp, I., y Scharl, M. (2010). Monophyletic origin of multiple clonal lineages in an asexual fish (*Poecilia formosa*). *Molecular Ecology*, 19, 5204-5215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04869.x>

Vrijenhoek, R. C., Dawley, R. M., Cole, C. J., y Bogart, J. P. (1989). A list of the known unisexual vertebrates. En R. M. Dawley, y J. P. Bogart (Eds), *Evolution and ecology of unisexual vertebrates* (pp. 19-23). New York State Museum Bulletin 466.

Vitt, L. J., y Caldwell, J. P. (2014). *Herpetology: An introductory biology of amphibians and reptiles*. 4a ed. Academic Press.



Editora responsable:

María del Consuelo Cuevas Cardona