

Descripción del Desarrollo Embrionario de *Gonatodes albogularis* (Duméril & Bibron, 1836):

Tabla de Desarrollo

Fabián Mauricio Sandoval Jaimes

Trabajo de Grado para Optar al Título de Biólogo

Director

Martha Patricia Ramírez Pinilla

Ph. D. en Ciencias Biológicas con Orientación en Zoología

Universidad Industrial de Santander

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Bucaramanga

2018

Agradecimientos

A mi madre Martha Jaimes por su apoyo y paciencia durante el proceso de realización de este trabajo. A mi padre por su acompañamiento y apoyo incondicional. A mi directora Martha Patricia Ramírez Pinilla por su guía, sus enseñanzas, su orientación y dedicación. A todos mis compañeros del Laboratorio de Biología Reproductiva de Vertebrados y particularmente a Elson Meneses Pelayo por su invaluable ayuda en el campo y manejo de especímenes, y a Freddy Fonseca por su acompañamiento y guía en el laboratorio. A mis compañeros de estudio y profesores a lo largo de la carrera y a mi familia.

Tabla de Contenido

	Pág.
Introducción	11
1. Objetivos	14
1.1 General	14
1.2 Específicos	14
2. Competencias	15
3. Metodología	16
4. Resultados	18
4.1 Estadio 1.....	19
4.2 Estadio 2.....	20
4.3 Estadio 3.....	21
4.4 Estadio 4.....	23
4.5 Estadio 5.....	25
4.6 Estadio 6.....	27
4.7 Estadio 7.....	30
4.8 Estadio 8.....	33
4.9 Estadio 9.....	36
4.10 Estadio 10.....	38
4.11 Estadio 11.....	40
4.12 Estadio 12.....	42
4.13 Estadio 13.....	43

4.14 Estadio 14.....	45
4.15 Estadio 15.....	47
4.16 Estadio 16.....	49
4.17 Estadio 17.....	51
5. Discusión.....	53
6. Conclusiones	62
Referencias Bibliográficas	63

Lista de Tablas

Pág.

Tabla 1. Caracteres del desarrollo embrionario para especies de geckos y su relación con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961)	55
--	----

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 1	19
Figura 2. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 2	21
Figura 3. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 3	22
Figura 4. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 4	24
Figura 5. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 5	26
Figura 6. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 6	29
Figura 7. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 7	32
Figura 8. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 8	35
Figura 9. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 9	37
Figura 10. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 10	39
Figura 11. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 11	41
Figura 12. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 12	43
Figura 13. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 13	45
Figura 14. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 14	47
Figura 15. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 15	49
Figura 16. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 16	51
Figura 17. Embrión de <i>Gonatodes albogularis</i> en estadio 17	52
Figura 18. Estados de desarrollo y desarrollo de las principales estructuras en <i>Gonatodes albogularis</i> , <i>Paoredura pictus</i> , <i>Eublepharis macularius</i> , <i>Tarentola annularis</i> , <i>Zootoca vivípara</i> ..	58

RESUMEN

TÍTULO: DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO EMBRIONARIO DE *GONATODES ALBOGULARIS* (DUMÉRIL & BIBRON, 1836): TABLA DE DESARROLLO*

AUTOR: FABIÁN MAURICIO SANDOVAL JAIMES**

PALABRAS CLAVE: *GONATODES ALBOGULARIS*, DESARROLLO EMBRIONARIO. TABLA DE DESARROLLO, EMBRION, GECKO, ESCAMADO, SPHAERODACTYLIDAE.

DESCRIPCIÓN:

El estudio del desarrollo embrionario animal es de gran interés, y en particular dentro de los reptiles escamados, por la utilidad de esta información como base para estudios comparativos a nivel anatómico, fisiológico y evolutivo. El lagarto de cabeza amarilla *Gonatodes albogularis* es un gecko diurno, perteneciente a la familia Sphaerodactylidae de geckos enanos, con amplia distribución en el Neotrópico. Pocos estudios se han llevado a cabo sobre la biología reproductiva y el desarrollo embrionario en esta especie y no se tienen tablas de desarrollo para la especie, ni para la familia Sphaerodactylidae. Las tablas de desarrollo son la base para la realización de estudios de desarrollo embrionario en una especie o un grupo de vertebrados en particular. Realizamos la caracterización de una serie de desarrollo embrionario de esta especie mediante la descripción morfológica de características macroscópicas externas, llevando registro mediante fotografías y gráficas vectoriales, de diecisiete estados del desarrollo a partir de sesenta y cuatro embriones y fetos obtenidos de huevos de nidos comunales y la disección de hembras grávidas. El primer estadio evidente fue el único encontrado previo a la ovoposición, la cual ocurre durante el segundo estadio descrito. La eclosión ocurre tras el estadio diecisiete. El desarrollo embrionario de *G. albogularis* sigue el patrón conocido para otros escamados y vertebrados, existiendo tiempos relativos de desarrollo diferentes para algunos de los caracteres externos observados.

* Trabajo de grado.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Martha Patricia Ramírez Pinilla, Ph.D.

ABSTRACT

TITLE: DESCRIPTION OF THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *GONATODES ALBOGULARIS* (DUMÉRIL & BIBRON, 1836): DEVELOPMENT TABLE *

AUTHOR: FABIÁN MAURICIO SANDOVAL JAIMES**

KEYWORDS: *GONATODES ALBOGULARIS*, EMBRYONIC DEVELOPMENT, DEVELOPMENT TABLE, EMBRYO, GECKO, SQUAMATES, SPHAERODACTYLIDAE.

DESCRIPTION:

The study of animal embryonic development is of great interest, and particularly in squamate reptiles, because this information is basic for comparative studies at the anatomical, physiological, and evolutionary levels. The yellow-headed lizard *Gonatodes albogularis* is a diurnal gecko, belonging to the Sphaerodactylidae family of dwarf geckos, with wide distribution in the Neotropics. Few studies have been carried out on reproductive biology and embryonic development in this species and there are no development tables for the species, nor for the Sphaerodactylidae family. Development tables are essential for carrying out studies on developmental embryology in a species or a particular group of vertebrates. We characterized a series of embryonic development of this species through the morphological description of external macroscopic characteristics, keeping records with photographs and vector graphs, of seventeen stages of development from sixty four embryos and fetuses obtained from eggs from communal nests and the dissection of gravid females. The first obvious stage was found before oviposition. Oviposition occurs while the embryo is in its second stage of development. Hatching occurs after the stage seventeen. The embryonic development of *G. albogularis* follows the pattern known for other squamates and vertebrates, with differences in the relative development time of some of the observed external characters.

* Degree work.

** Science Faculty. Department of Biology. Director: Martha Patricia Ramírez Pinilla, Ph.D.

Introducción

Gonatodes albogularis (Duméril y Bibron, 1836) o gecko de cabeza amarilla es una especie diurna (Krysko y Daniels, 2005) con amplia distribución en Centroamérica, el norte de Suramérica y el estado de Florida (Uetz y Hošek, 1995). Se caracteriza por tener dicromatismo sexual, teniendo los machos una coloración amarilla en la región de la cabeza y las hembras una coloración críptica (Rivero-Blanco, 1964).

La biología reproductiva de los geckos de la familia Sphaerodactylidae ha sido poco estudiada; en particular para *G. albogularis*, Serrano-Cardozo, Ramírez-Pinilla, Ortega y Cortes (2007) encontraron que en una población de esta especie los machos y las hembras tienen reproducción continua, las hembras ponen un huevo por cada nidada y pueden ser grávidas y vitelogénicas simultáneamente, de manera que pueden poner continuamente varios huevos en el año. Adicionalmente se sabe que esta especie utiliza nidos comunales (Jablonski, 2015; Serrano-Cardozo et al., 2007) en los cuales la misma o varias hembras ponen sus huevos en el mismo sitio. No existe evidencia sobre el tipo de determinación sexual en la familia, sólo en una especie se ha logrado confirmar la presencia de cromosomas sexuales heteromorfos (Ezaz, Sarre, O'Meally, Marshall y Georges, 2010; Gamble, 2010) y en otras especies estudiadas no existe evidencia suficiente para determinar un mecanismo u otro (Mcbee, Bickham y Dixon, 1987; Dos Santos, Bertolotto, Pellegrino, Rodrigues y Yonenaga-yassuda, 2003; Schmid et al., 2014). Así mismo, son pocos los estudios sobre desarrollo embrionario en la familia, un estudio sobre el patrón de osificación en las extremidades de *G. albogularis* (Leal, Tarazona y Ramírez-Pinilla,

2010) y otro que describe la formación del ojo en sphaerodactílicos (Guerra-Fuentes, Daza y Bauer, 2014).

Las tablas de desarrollo son una herramienta que permite reconocer y documentar los cambios morfológicos por los que pasa un embrión durante su proceso de embriogénesis, siendo especialmente útiles durante estudios comparativos que pretenden dilucidar el origen y evolución de las variaciones morfológicas a lo largo de los linajes filogenéticos (Hubert, 1985; Wise, Vickaryous y Russell, 2009). En años recientes se han desarrollado trabajos sobre el tema en reptiles (Jackson, 2002; Sanger, Losos y Gibson-Brown, 2008; Wise et al., 2009; Noro, Uejima, Abe, Manabe y Tamura, 2009; Peterka et al., 2010; Khannoon, 2015; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Roscito y Rodrigues, 2012). Para escamados se destaca el trabajo realizado por Dufaure y Hubert (1961) para la lagartija *Zootoca vivipara*, el cual se ha convertido en el estándar para la clasificación de los estadios embrionarios en lagartos. En geckos recientemente también ha habido un interés en lograr establecer tablas de desarrollo, particularmente por su posición filogenética basal respecto a otros escamados (Pyron, Burbrink y Wiens, 2013), describiéndose el desarrollo de las especies *Paroedura pictus* (Noro et al., 2009), *Eublepharis macularius* (Wise et al., 2009) y más recientemente *Tarentola annularis* (Khannoon, 2015), cada una de estas especies perteneciente a una familia diferente. La familia Sphaerodactylidae aún no cuenta con este tipo de información.

Con el ánimo de complementar y continuar ampliando el conocimiento de la biología reproductiva y la embriología temprana de los Sphaerodactylidae y los geckos en general se

busca describir el proceso de desarrollo embrionario de *G. albogularis*, y analizarlo comparativamente con el de otras especies de lagartos, reptiles y vertebrados.

1. Objetivos

1.1 General

Describir morfológica y anatómicamente el proceso de desarrollo de *Gonatodes albogularis*.

1.2 Específicos

- Obtener una serie de desarrollo de *Gonatodes albogularis* desde embriones hasta neonatos.
- Describir morfológica y anatómicamente los diferentes estadios del desarrollo de *Gonatodes albogularis*.
- Identificar los cambios morfológicos y anatómicos en individuos de *Gonatodes albogularis* entre los diferentes estados del desarrollo.
- Comparar el desarrollo de *Gonatodes albogularis* con el desarrollo de otros lagartos y vertebrados.

2. Competencias

Durante la realización de este trabajo se desarrollaron las siguientes competencias.

1. Ejecutar metodologías para la colecta de huevos e individuos de *Gonatodes albogularis* en campo.
2. Aplicar técnicas que permitan la fijación de embriones, juveniles y adultos de *G. albogularis*.
3. Reconocer características morfológicas de embriones que permitan establecer su estado de desarrollo.
4. Identificar cambios y secuencias de cambios morfológicos y anatómicos durante el desarrollo embrionario.
5. Realizar comparaciones entre resultados obtenidos en el trabajo de laboratorio y la literatura sobre el tema.
6. Redactar un informe científico.

3. Metodología

La colecta fue realizada en tres puntos del departamento de Santander, en el Cañón de las Iguanas zona rural del municipio de Girón (6° 53' 42'' N, 73° 9' 41'' O), en el casco urbano del municipio de Pinchote (6° 31' 53'' N, 73° 10' 27'' O) y en zona rural del municipio de Lebrija (7° 9' 12'' N, 73° 14' 3'' O). Esta se centró en la obtención de huevos pre-oviposición y post-oviposición de *Gonatodes albogularis*. Los huevos post-oviposición se colectaron de nidos comunales en el campo, los cuales fueron encontrados en grietas, en medio de rocas agrupadas y en otros lugares estrechos. Para la colección de huevos pre-oviposición, hembras grávidas fueron capturadas manualmente mientras se posaban entre rocas, paredes y construcciones de madera. Las hembras capturadas fueron eutanizadas con una inyección letal de lidocaína y los huevos fueron extraídos mediante disección abdominal.

Los huevos fueron abiertos por rompimiento mecánico con la ayuda de aguja y pinzas de disección. Las membranas extraembrionarias y la yema fueron, en lo posible, retiradas antes de la fijación de los embriones. Los embriones se fijaron con formol buferado al 5% por aproximadamente 24 horas, posteriormente fueron conservados en etanol al 70% el cual fue reemplazado tras las primeras 24 horas. Las hembras de las cuales se extrajeron los huevos fueron fijadas en formol 10%, preservadas en etanol 70% e incluidas en la Colección Herpetológica del Museo de Historia Natural de la Universidad Industrial de Santander (UIS-R-3863 a UIS-R-3891).

Las observaciones morfológicas de los embriones para establecer la serie de estados embrionarios se llevaron a cabo con la ayuda de estereoscopio (Nikon SMZ645®) y microscopio (Nikon Eclipse 55i®), llevándose registro fotográfico usando una cámara Canon (EOS Rebel XS). La determinación de los estados de desarrollo embrionario se hizo siguiendo las tablas existentes de Dufaure y Hubert (1961), Wise et al. (2009), y usando la tabla de Sanger et al. (2008) como referencia para el reconocimiento de morfología general en embriones de lagartos.

Con base en las observaciones y fotografías se realizaron descripciones morfológicas y anatómicas de embriones de *Gonatodes albogularis*, describiendo principalmente caracteres evidentes de la morfología externa como lo son caracteres de las extremidades, ojos, arcos branquiales, tubo neural, las escamas y coloración. Se compararon estas características entre estadios sucesivos destacando sus similitudes y diferencias. Se midieron los embriones y fetos usando las fotografías y el software fotográfico Adobe Photoshop CS6 usando la herramienta regla. Particularmente se midió la longitud que tienen los embriones desde la punta más frontal de la región anterior, de la región de la cabeza, la protuberancia frontonasal o la mandíbula superior, dependiendo del estado de desarrollo, y hasta la punta más posterior del embrión (LE) o hasta la cloaca entre las extremidades posteriores cuando estas aparecen (LRC) y la longitud de la cola (LC). Además, se midió la longitud de las extremidades anteriores (LEA) y las extremidades posteriores (LEP) desde que empiezan a aparecer en los embriones.

Adicionalmente y con ayuda del software CorelDRAW X7 se realizaron gráficos vectoriales que muestran y resaltan las características usadas para la descripción y determinación de los

estadios de desarrollo en los embriones. Con esta información se estableció una tabla de desarrollo para la especie que se comparó con las ya existentes para geckos, lagartos y reptiles.

4. Resultados

Los huevos de *Gonatodes albogularis* son blancos, de cáscara dura y tienen una forma elipsoidal, el eje mayor tiene entre 7 mm y 8.7 mm, y el eje menor entre 6.1 mm y 7.3 mm. Sesenta y cuatro embriones y fetos de *G. albogularis* fueron observados en el desarrollo de este trabajo, estos fueron clasificados en 17 estadios, que incluyen desde fases tempranas de la organogénesis hasta individuos pre-eclosión.

De acuerdo con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961), la oviposición en *G. albogularis* ocurre hacia el estadio 23; en este estado es posible distinguir somitas y un surco neural ya formado, la organogénesis apenas ha comenzado. A la eclosión los fetos se encuentran en el estadio 40 en el que se han alcanzado todas las características morfológicas propias de la especie (incluyendo escamación, pigmentación y desarrollo de garras). Para encontrar el estadio de cada embrión se priorizaron caracteres del desarrollo de las extremidades, ojos, arcos branquiales, las escamas y coloración.

A continuación se describen los estados encontrados con base en las características definidas por Dufaure y Hubert (1961):

4.1 Estadio 1 (21 y 22 de Dufaure y Hubert, 1961)

Tres embriones en organogénesis, con LE entre 1.6 mm y 2.2 mm, fueron encontrados abriendo huevos obtenidos al realizar disección abdominal de hembras grávidas.

El embrión en este estadio presenta una forma alargada, en la zona anterior es apreciable la torsión que diferencia a la zona de la cabeza, en la cual no se diferencia ninguna estructura (Figura. 1 A, B). En la zona posterior del embrión, que aun esta aplanada, se encuentra la región posterior del blastoporo donde está finalizando la gastrulación (Figura. 1 A, B).

En la región ventral, bajo la zona de la región anterior, el embrión está abierto y tiene forma cóncava. En la zona media son notables las somitas (Figura. 1 A, B).

En el dorso del embrión se destaca el surco neural, el cual se encuentra abierto desde la región de la cabeza hasta la región más posterior (Figura. 1 A, B).

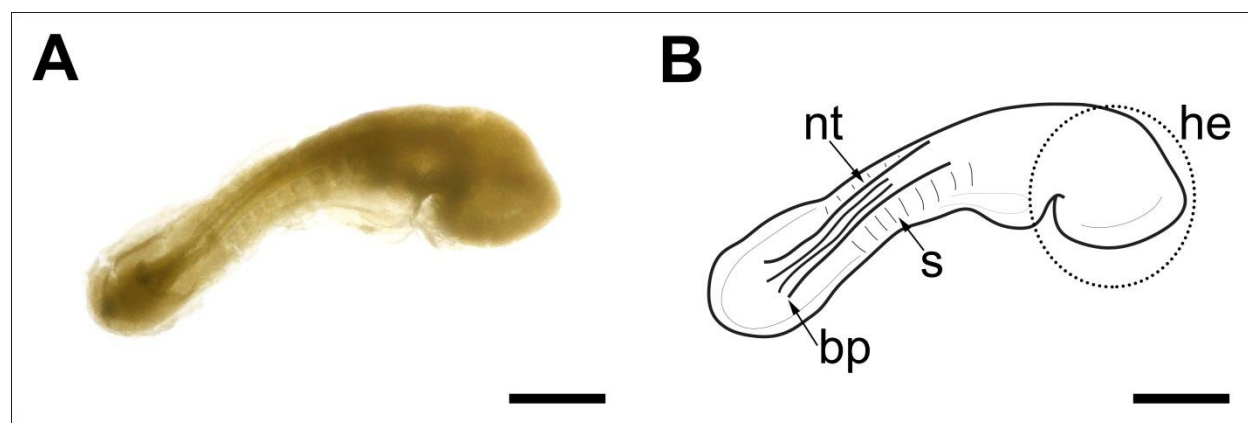


Figura 1. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 1. (A) Fotografía, barra de escala 310 μm . (B) Gráfica vectorial, barra de escala 310 μm . bp, labio posterior del blastoporo del proceso de gastrulación; nt: Surco neural; he: cabeza; s: somitas.

4.2 Estadio 2 (23 - 25 de Dufaure y Hubert, 1961)

Dos embriones en estado de organogénesis, cuya LE es de 2.1 mm, fueron obtenidos al abrir huevos recién puestos por hembras que fueron capturadas cuando aún estaban grávidas y mantenidas en un terrario hasta la oviposición.

El embrión se curva en toda su longitud, desde la región cefálica hasta la región posterior (Figura. 2 A, B). La región de la cabeza está demarcada por una torsión pronunciada del embrión. Es apreciable una acumulación de tejido en la zona donde presuntivamente se desarrollará el ojo en la parte anterior de la región cefálica (Figura. 2 C, D).

En la zona dorsal de la cabeza es posible ver la región anterior del surco neural, el cual está abierto y recorre el dorso desde la región más anterior (frontonasal) hasta la zona más posterior (caudal) (Figura. 2 A, B), la cual ya no se encuentra aplanada como en el estadio anterior.

Es notable un primer esbozo del corazón como un tubo externo en la región ventral, bajo la cabeza (Figura. 2 A, B). El número de somitas visibles aumenta considerablemente (Figura. 2 A, B).

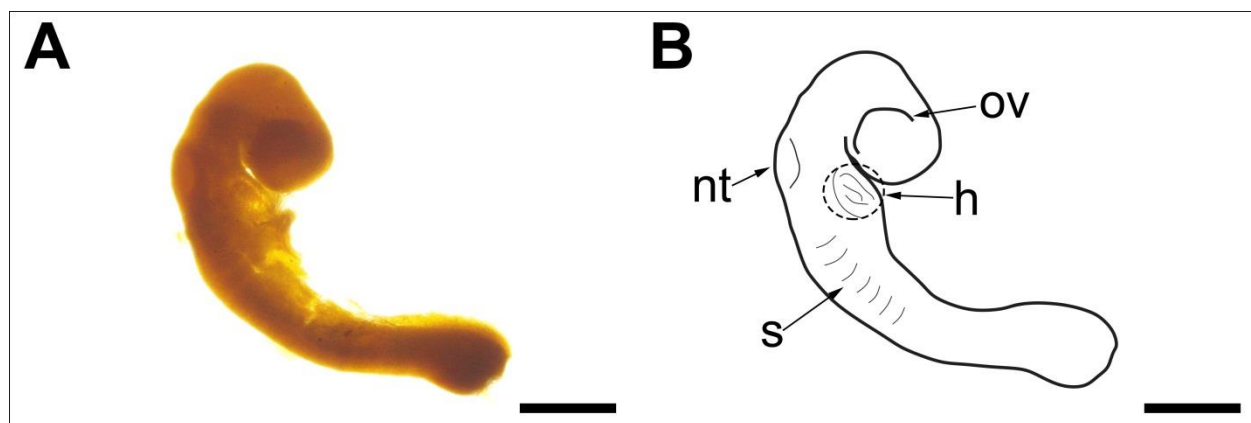


Figura 2. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 2. (A) Fotografía, barra de escala 310 μm . (B) Gráfica vectorial, barra de escala 310 μm . nt: surco neural; h: corazón; s: somitas; ov: vesícula óptica.

4.3 Estadio 3 (26 de Dufaure y Hubert, 1961)

Un embrión en estado de organogénesis con LE de 4 mm fue obtenido al abrir mecánicamente un huevo encontrado en el campo.

En la región frontal de la cabeza el tejido que formará el ojo empieza a organizarse, tomando una apariencia similar a una herradura, esbozando este órgano. La fisura coroidea que corresponde a la región abierta de esta herradura corresponde a la región donde la copa óptica aún no se ha cerrado (Figura. 3 C, D).

En el dorso, el surco neural está abierto, recorriendo la región dorsomedial del embrión de manera similar al estadio anterior. El surco neural se extiende hasta el extremo de la región anterior del embrión en donde es más amplio (Figura. 3 A, B).

Un nuevo arqueamiento del embrión es notable en la región dorsal y opuesta a donde se encuentra el corazón, que está en formación en la región ventral del embrión (Figura. 3 A, B), esta es la flexión cervical (Figura. 3 A, B).

Justo en la región donde la cabeza se une al resto del cuerpo es posible observar los arcos branquiales en formación, así como una estructura redonda dorsolateral a los arcos, que corresponde a la vesícula ótica (Figura. 3 A, B).

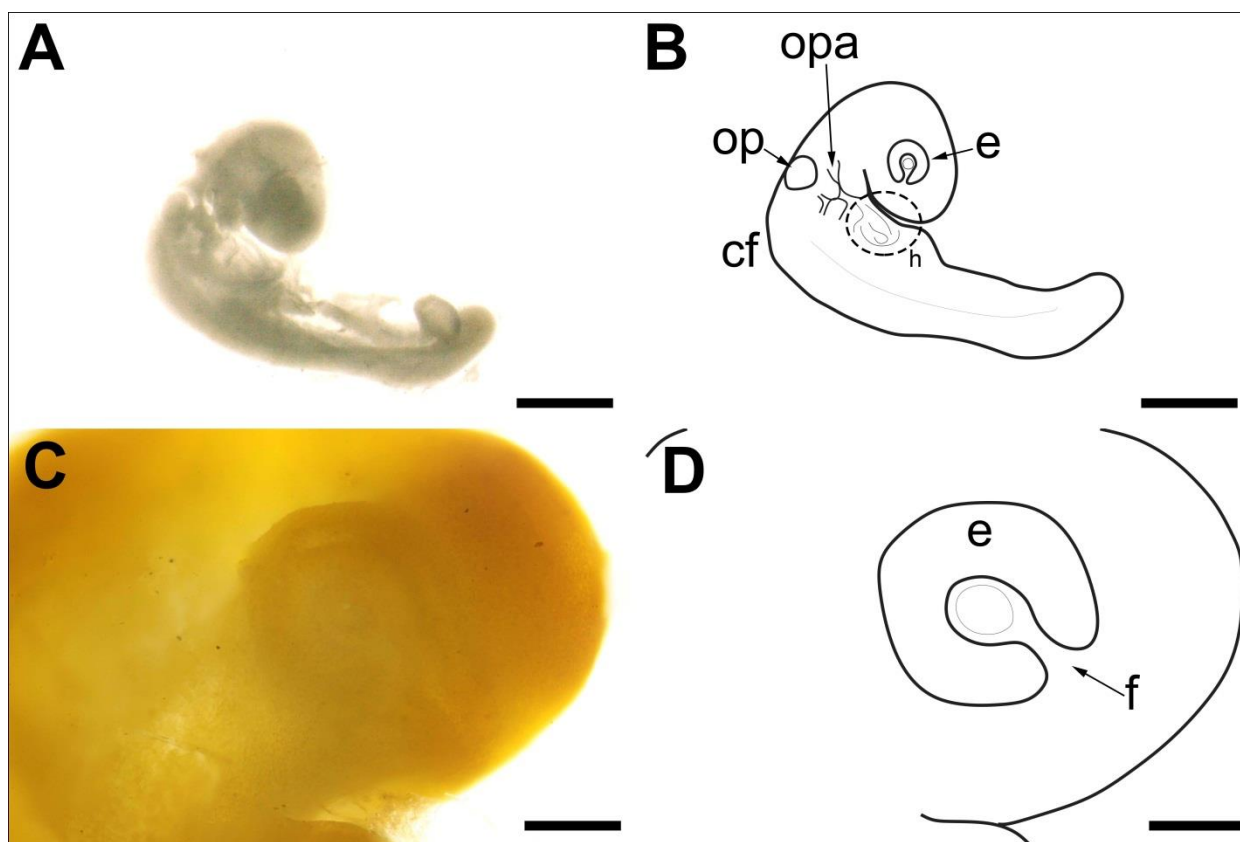


Figura 3. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 3. (A) Fotografía, barra de escala 680 μm . (B) Gráfica vectorial, barra de escala 680 μm . (C) Fotografía del ojo, barra de escala 150 μm . (D) Gráfica vectorial del ojo, barra de escala 150 μm . h: Corazón; cf: Flexión cervical; op: Vesícula ótica; opa: Esbozo arcos branquiales; e: ojo.

4.4 Estadio 4 (27 de Dufaure y Hubert, 1961)

Un embrión en organogénesis con LE de 4.7 mm.

En el ojo la estructura en forma de herradura permanece, el tejido que la forma se ha ensanchado considerablemente. La fisura corioidea aún está abierta, sin embargo, esta es más pequeña que en el estado anterior (Figura. 4 E, F).

El surco neural está abierto en toda su longitud y en su zona más anterior, en la cabeza, se genera un ensanchamiento de los bordes. El surco neural alcanza el frente del rostro. El corazón no presenta muchos cambios con respecto al estado anterior (Figura. 4 C, D).

Bajo la cabeza, en la región ventral, se han formado y definido tres arcos branquiales, divididos cada uno por surcos. El tamaño de los arcos branquiales es variable, siendo el primero más grande y el tercero el más pequeño (Figura. 4 G, H). Dorsolateralmente a los arcos branquiales se han formado completamente las vesículas óticas, las cuales son estructuras redondeadas definidas por tejido engrosado (Figura. 4 G, H).

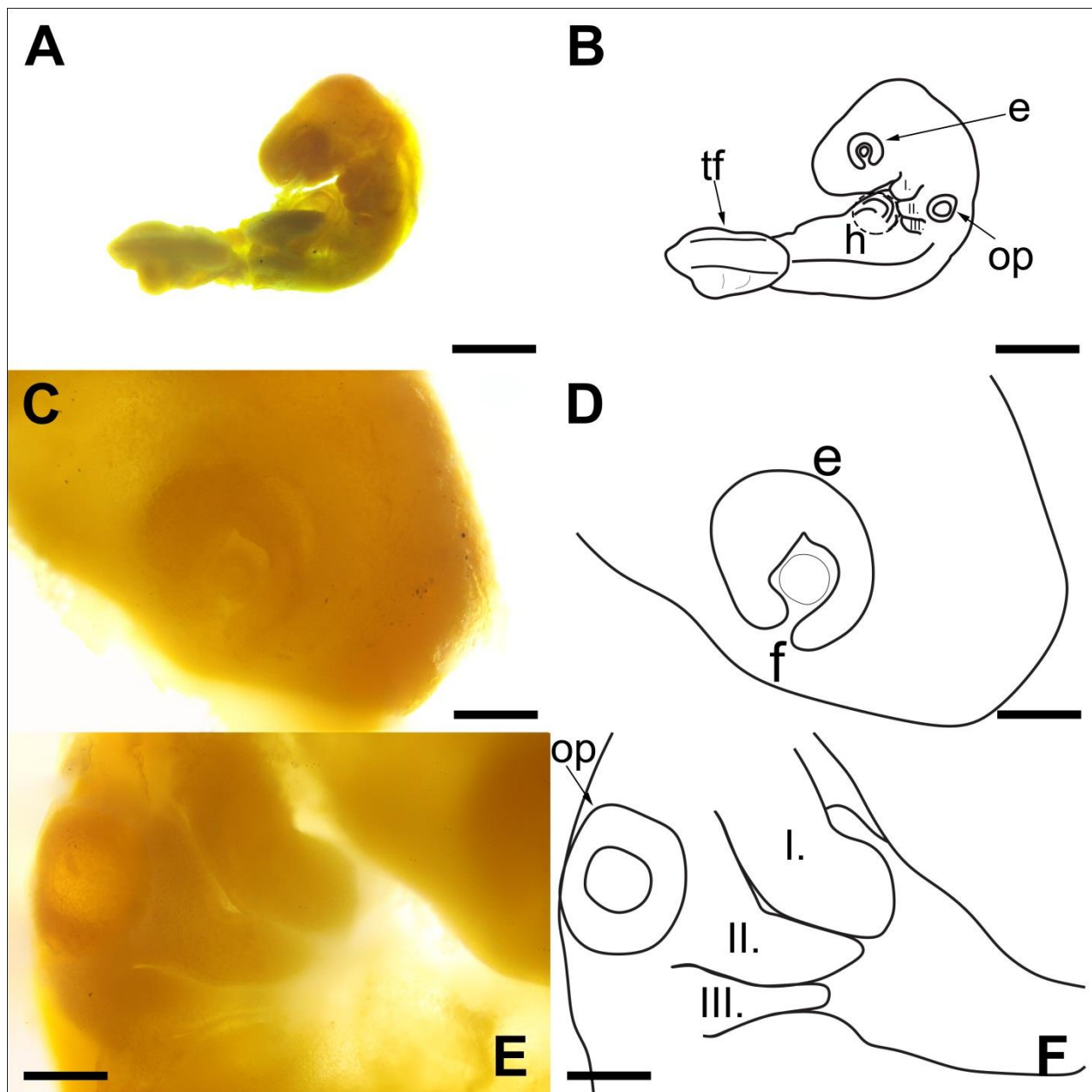


Figura 4. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 4. (A) Fotografía, barra de escala 880 μm . (B) Gráfica vectorial, barra de escala 880 μm . (C) Fotografía del ojo, barra de escala 150 μm . (D) Gráfica vectorial del ojo, barra de escala 150 μm . (E) Fotografía de los arcos branquiales, barra de escala 150 μm . (F) Gráfica vectorial de los arcos branquiales, barra de escala 150 μm . h: Corazón; op: Vesícula ótica; e: Ojo; tf: flexión caudal; f: Fisura coroidea; I: Primer arco branquial; II: Segundo arco branquial; III: Tercer arco branquial.

4.5 Estadio 5 (28 de Dufaure y Hubert, 1961)

Un embrión en estado de organogénesis, cuya LE es de 5.6 mm.

En la parte frontal de la cabeza, la prominencia frontonasal, se definen los surcos nasolabiales como dobleces del tejido, estos presuntivamente darán origen a las narinas (Figura. 5 C, D).

La fisura corioidea se cierra completamente, con lo que el ojo se ha formado y empieza a pigmentarse, particularmente en la parte posterior. La región de la pupila tiene una ligera forma de estrella (Figura. 5 C, D).

En la zona de la cabeza el surco neural empieza a cerrarse y crecer, formando la protuberancia mesencéfálica, sin embargo, posterior a este ensanchamiento el surco neural se abre aún más que en el resto del dorso, donde permanece formando un canal estrecho (Figura. 5 A, B). Anteriormente a la protuberancia mesencéfálica, el rostro está dividido por un surco. El corazón aumenta de tamaño y el tejido en forma de tubo que lo conforma está definido (Figura. 5 E, F).

Son observables 5 arcos branquiales, el segundo arco es más grande que los demás, y los arcos cuatro y cinco son apenas perceptibles. Las vesículas óticas, dorsales a los arcos branquiales, muestran pocos cambios respecto al estadio anterior (Figura. 5 E, F).

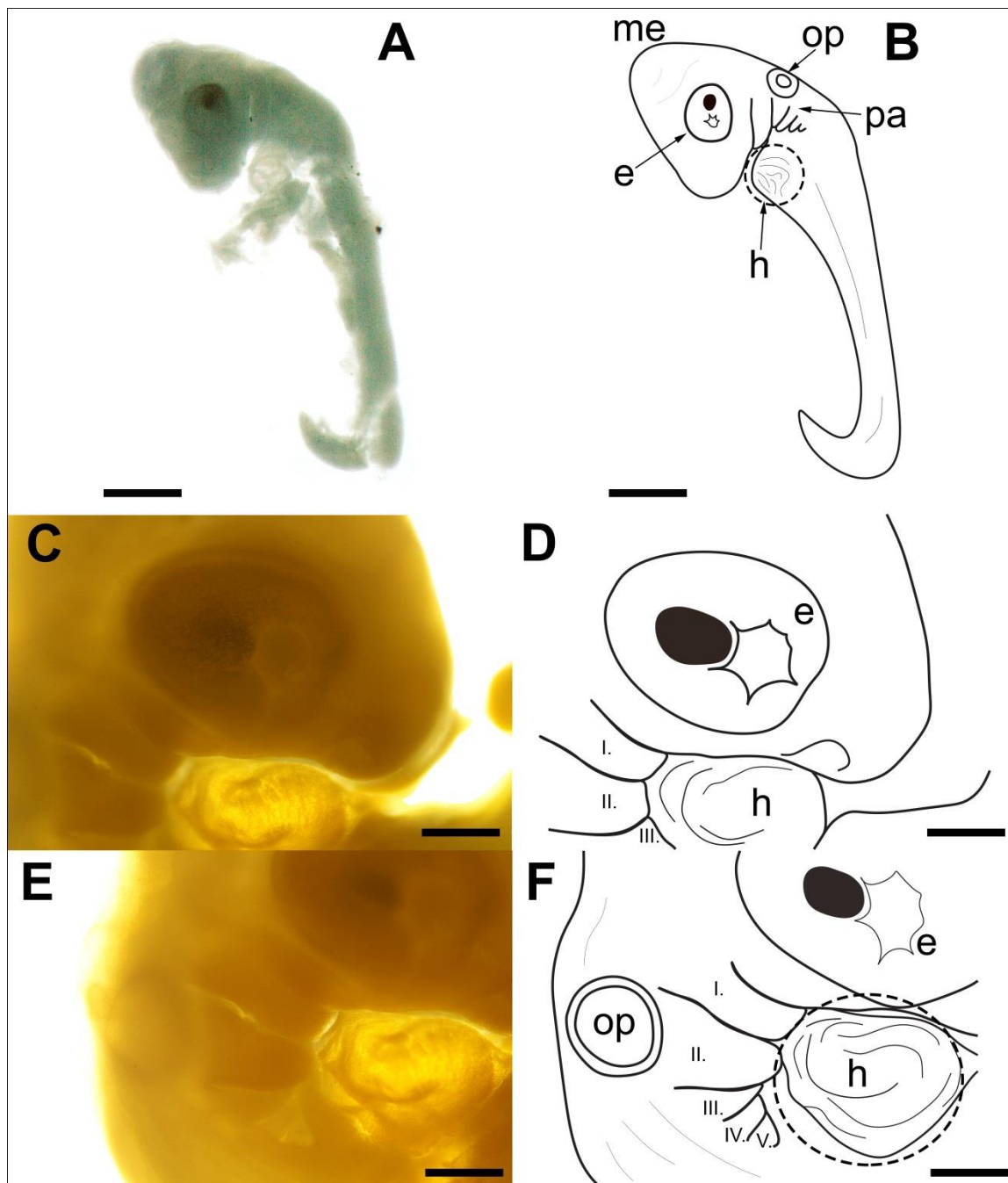


Figura 5. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 5. (A) Fotografía, Barra de escala 700 μm . (B) Gráfica vectorial, Barra de escala 700 μm . (C) Fotografía del ojo, Barra de escala 310 μm . (D) Gráfica vectorial del ojo, Barra de escala 310 μm . (E) Fotografía de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm . (F) Gráfica vectorial de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm . h: Corazón; op: Vesícula ótica; e: Ojo; me: mesencéfalo; pa: Arcos branquiales; I: Primer arco branquial; II: Segundo arco branquial; III: Tercer arco branquial; IV: Cuarto arco branquial; V: Quinto Arco branquial.

4.6 Estadio 6 (29 de Dufaure y Hubert, 1961)

Dos embriones en organogénesis cuyas LRC son 5.5 mm y 5.6 mm. Es posible diferenciar la cola de los embriones, aparición los esbozos de las extremidades. Las LC son 2.5 mm y 2.2 mm, mientras que las LEA de estos embriones son 0.7 mm y 0.6 mm, y las LEP son 0.4 mm y 0.2 mm.

Los surcos nasolabiales son más pronunciados en la región frontonasal. La superficie pigmentada del ojo aumenta, la zona posterior a la pupila tiene la mayor concentración de pigmentos. La pupila aún mantiene forma de estrella, aunque esta apariencia no es tan clara como en la etapa anterior (Figura. 6 C, D).

El surco neural mantiene características similares a las que posee en el estadio anterior, en la zona de la cabeza este se hace más ancho, mientras que a lo largo del tronco se estrecha. La protuberancia del mesencéfalo también crece respecto al estadio anterior (Figura. 6 A, B). Anteriormente al mesencéfalo, el surco que dividía el rostro se empieza a cerrar y sólo está dividida la protuberancia frontonasal. El corazón no sufre cambios significativos respecto a la etapa anterior (Figura. 6 E, F).

Los arcos branquiales no sufren cambios respecto al estadio anterior. Las vesículas óticas están recubiertas por más tejido que en estadios anteriores, con lo cual son en apariencia, menos notables (Figura. 6 E, F).

Cuatro pequeños bulbos, que darán origen a las extremidades, son notables en este estadio; estos están ligeramente aplanados en la región distal del bulbo y se ubican en pares opuestos lateralmente, un par bajo la zona donde está el corazón y el otro en la zona donde se distinguirá la cola del resto del cuerpo, los bulbos anteriores son algo más grandes que los posteriores (Figura. 6 G, H).

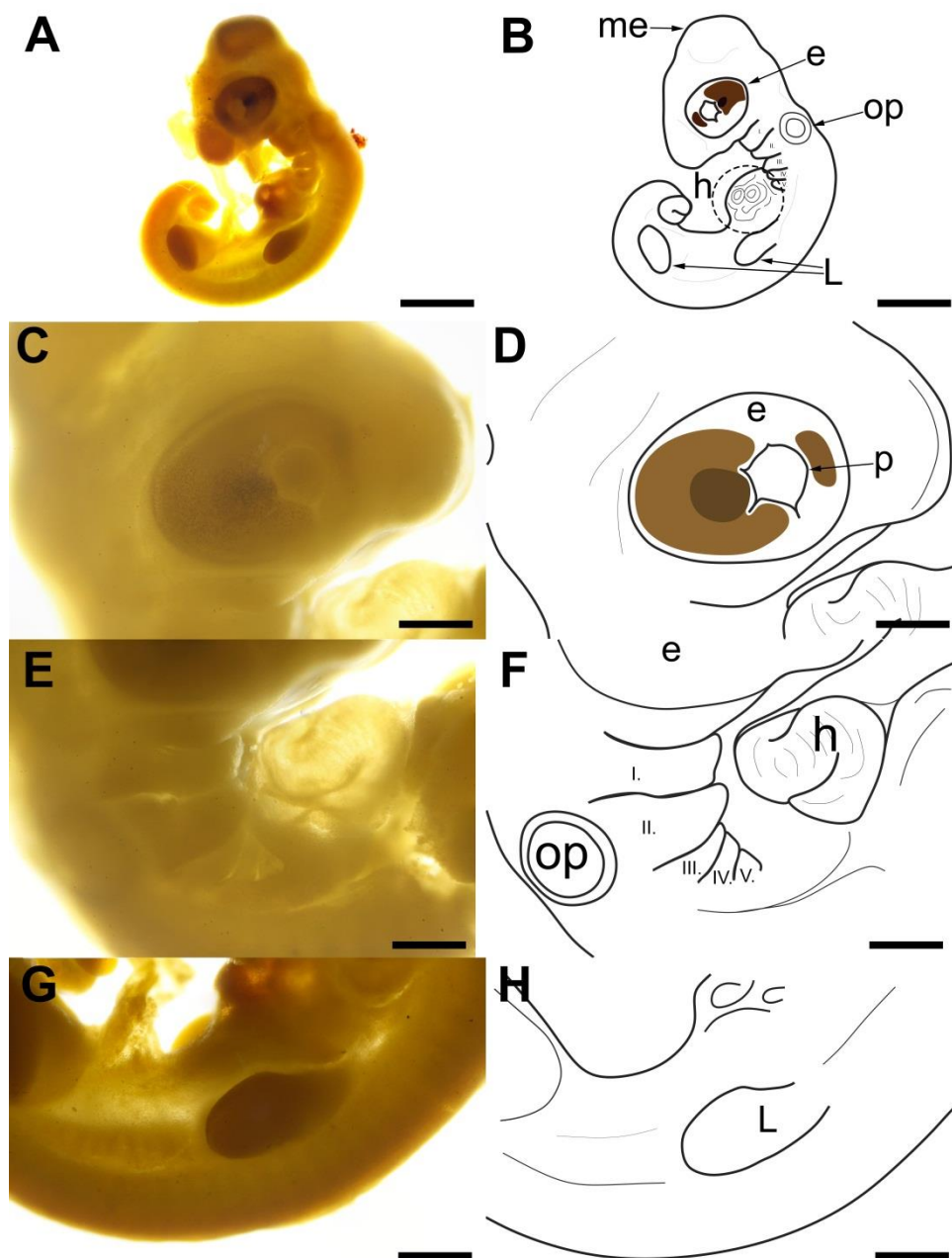


Figura 6. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 6. (A) Fotografía, Barra de escala 980 μm . (B) Gráfica vectorial, barra de escala 980 μm . (C) Fotografía del ojo, barra de escala 310 μm . (D) Gráfica vectorial del ojo, barra de escala 310 μm . (E) Fotografía de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm . (F) Gráfica vectorial de los arcos branquiales, Barra de escala 310 μm . (G) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 μm . (H) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 μm . h: Corazón; op: Vesícula ótica; e: Ojo; me: mesencéfalo; pa: Arcos branquiales; I: Primer arco branquial; II: Segundo arco branquial; III: Tercer arco branquial; IV: Cuarto arco branquial; V: Quinto Arco branquial; L: Extremidades; p: pupila.

4.7 Estadio 7 (30 de Dufaure y Hubert, 1961)

Ocho embriones en estado de organogénesis, cuyas LRC se encuentran entre 4 mm y 6.1 mm, la LC es entre 2 mm y 2.5 mm, de LEA tienen entre 0.5 mm y 0.79 mm y de LEP entre 0.35 mm y 0.69 mm. Todos los embriones fueron obtenidos de huevos encontrados en campo.

Los surcos nasolabiales empiezan a cambiar de posición hacia la zona ventral de la región frontonasal (Figura. 7 A, B).

El ojo no sufre muchos cambios respecto al estadio anterior, la pigmentación es más oscura y los bordes de la pupila siendo cada vez más redondos son los más definidos (Figura. 7 A, B).

El surco neural empieza a cerrarse desde la zona posterior, manteniéndose abierto en la región anterior (Figura. 7 C, D). La protuberancia mesencéfálica continúa creciendo y adquiere forma de riñón, la región frontonasal del rostro no sufre muchos cambios respecto al estado anterior. El corazón tampoco sufre mayores cambios respecto a estadios anteriores (Figura. 7 G, H).

Los arcos branquiales cuatro y cinco se fusionan, mientras que los arcos uno y dos empiezan a hacerlo desde la zona ventral. Las vesículas óticas se ubican en una posición más dorsal que en estadios anteriores (Figura. 7 E, F).

Las extremidades adquieren una apariencia cilíndrica, la cual se aplanan y adquiere un borde distintivo en su zona más distal. Las extremidades anteriores son ligeramente más largas que las extremidades posteriores (Figura. 7 G, H).

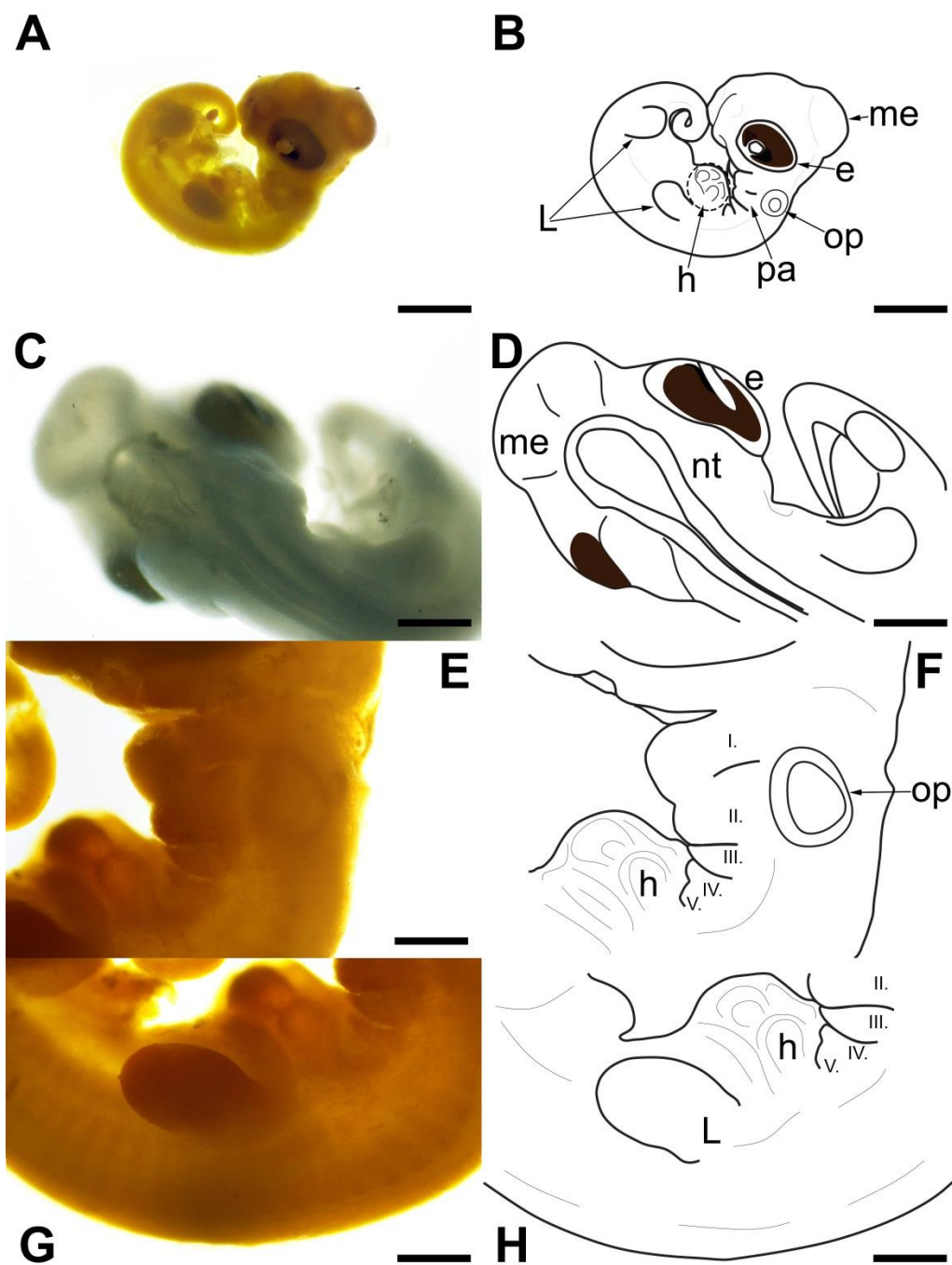


Figura 7. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 7. (A) Fotografía, barra de escala 1.1 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.1 mm. (C) Fotografía del surco neural, Barra de escala 340 µm. (D) Gráfica vectorial del surco neural, barra de escala 340 µm. (E) Fotografía de los arcos branquiales, Barra de escala 310 µm. (F) Gráfica vectorial de los arcos branquiales, barra de escala 310 µm. (G) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. (H) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. h: Corazón; op: Vesícula ótica; e: Ojo; me: mesencéfalo; pa: Arcos branquiales; I: Primer arco branquial; II: Segundo arco branquial; III: Tercer arco branquial; IV: Cuarto arco branquial; V: Quinto Arco branquial; L: Extremidades; nt: Surco neural.

4.8 Estadio 8 (31 de Dufaure y Hubert, 1961)

En este estadio fueron observados cinco embriones en estado de organogénesis, cuyas LRC varían entre 6.2 mm y 6.78 mm, las LC son entre 2.9 mm y 4.4 mm. Las LEA varían entre 0.9 mm y 1.3 mm, mientras que las LEP varían entre 0.9 mm y 1.3 mm.

Los surcos nasolabiales se mueven hacia y se ocultan en la zona ventral de la cabeza, en la ya formada mandíbula superior, en la cual también es posible observar dos pequeños picos de tejido (Figura. 8 A, B).

La pigmentación en los ojos es más oscura, especialmente en sus bordes y en el borde de las pupilas. Las pupilas son redondas, y no presentan la forma estrellada de estadios anteriores (Figura. 8 A, B).

El tubo neural está cerrado en toda la región del tronco, en la cabeza permanece completamente abierto justo posteriormente al bulbo mesencéfálico (Figura. 8 C, D), aunque más estrecho que en estados anteriores. El surco en la protuberancia frontonasal comienza a cerrarse y unirse (Fig. 8 A, B). El corazón empieza a ocultarse en la cavidad torácica del embrión (Figura. 8 A, B).

Los arcos branquiales comienzan a fusionarse, siendo notables en esta etapa dos arcos, con el primero de ellos se inicia un proceso de alargamiento bajo la cabeza, empezando a formar la

mandíbula inferior. Las vesículas óticas se ubican aún más dorsalmente en el embrión, y están aún más ocultas bajo capas de tejido (Figura. 8 E, F).

Las cuatro extremidades se alargan respecto al estadio anterior y tanto las anteriores como las posteriores tienen aproximadamente el mismo tamaño. En la sección distal de las extremidades se forma la paleta digital como un aplanamiento severo con forma de semicírculo. Las extremidades anteriores se arquean ligeramente (Figura. 8 G, H).

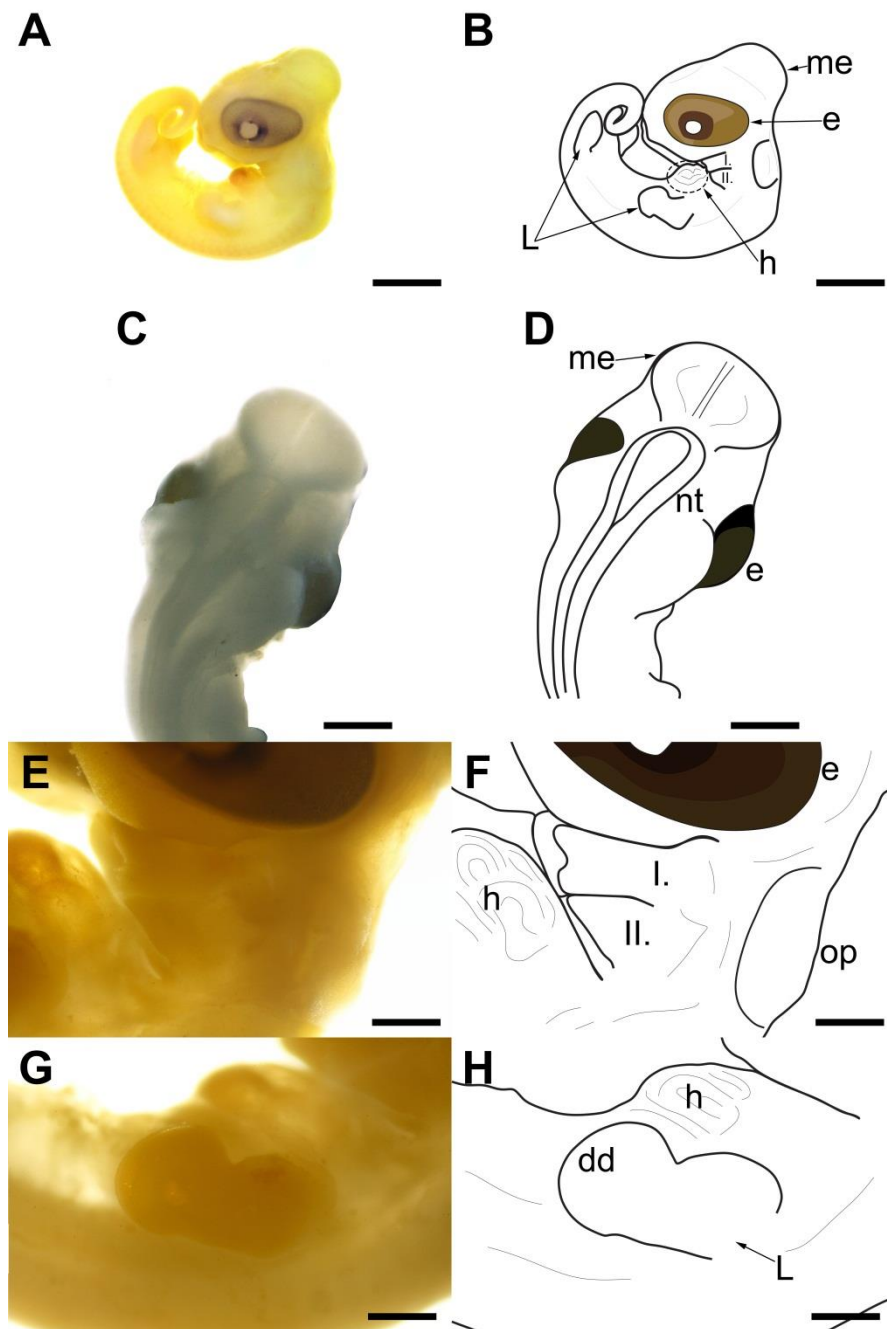


Figura 8. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 8. (A) Fotografía, barra de escala 1.2 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.2 mm. (C) Fotografía del surco neural, barra de escala 720 μ m. (D) Gráfica vectorial del surco neural, barra de escala 720 μ m. nt. (E) Fotografía de los arcos branquiales, barra de escala 310 μ m. (F) Gráfica vectorial de los arcos branquiales, barra de escala 310 μ m. (G) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. (H) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. h: Corazón; op: Vesícula ótica; e: Ojo; me: mesencéfalo; nt: surco neural; I: Primer arco branquial; II: Segundo arco branquial; L: Extremidades; dd: Paleta digital.

4.9 Estadio 9 (32 y 33 de Dufaure y Hubert, 1961)

Un embrión en organogénesis cuya LRC es de 8.8 mm, LC es 5.3 mm, LEA es de 1.3 mm y LEP también de 1.3 mm.

La mandíbula superior no sufre muchos cambios respecto al estadio anterior. Mientras tanto los ojos aumentan y oscurecen su pigmentación, particularmente en su zona posterior (Figura. 9 A, B).

Posterior al mesencéfalo, el tubo neural se ha cerrado completamente (Figura. 9 C, D), mientras que anteriormente un nuevo bulbo empieza a ser notable, este presuntivamente es el telencéfalo (Figura. 9 A, B). El surco en la protuberancia frontonasal permanece, aunque se hace menos profundo respecto al estadio anterior. El corazón está mayormente oculto en la cavidad torácica, aunque aún es ligeramente visible a través de las capas que lo recubren (Figura. 9 A, B).

Los arcos branquiales han terminado de fusionarse, y los primeros siguen aumentando de tamaño, teniendo aproximadamente la mitad de la longitud que la mandíbula superior. Ventralmente aún no se fusionan completamente. Las vesículas óticas no son visibles (Figura. 9 A, B).

Las extremidades siguen creciendo, en las anteriores el arqueamiento que aparece en el estadio anterior se hace más pronunciado, este formará el codo. En el extremo distal, la muñeca se marca, separando el disco digital del resto de la extremidad (Figura. 9 E, F).

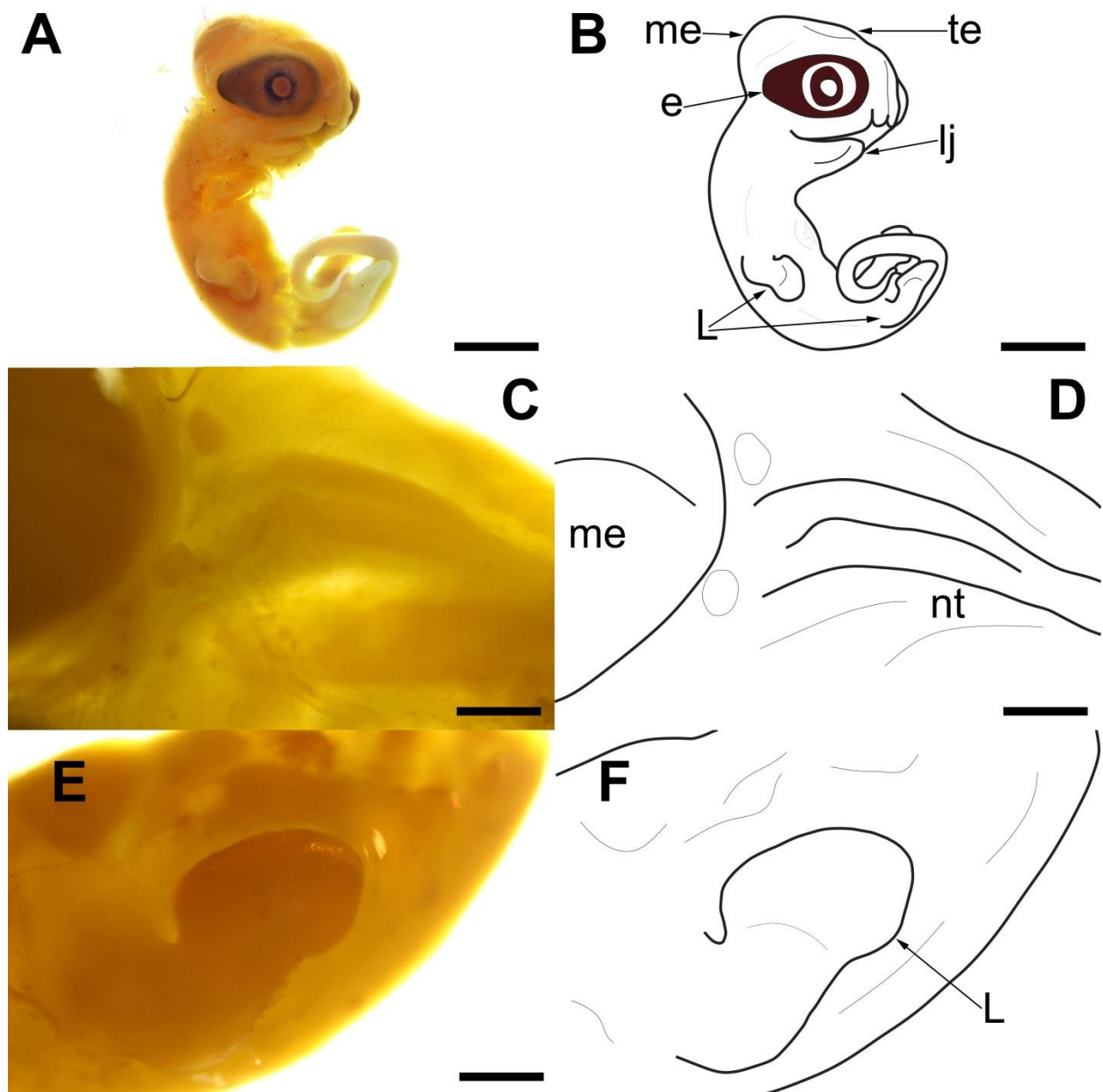


Figura 9. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 9. (A) Fotografía, barra de escala 1.6 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.6 mm. (C) Fotografía del tubo neural, Barra de escala 310 µm. (D) Gráfica vectorial del tubo neural, barra de escala 310 µm. (E) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. (F) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. e: Ojo; me: mesencéfalo; te: Telencéfalo; nt: Tubo neural; lj: Mandíbula inferior; L: Extremidades.

4.10 Estadio 10 (34 de Dufaure y Hubert, 1961)

Tres embriones en estado de organogénesis, que tienen entre 6.5 mm y 8.6 mm de LRC, de LC tienen entre 4.6 mm y 6.6 mm, de LEA tienen entre 1.6 mm y 2.2 mm y de LEP entre 1.8 mm y 2.2 mm y de LEP también entre 1.6 mm y 2.2 mm.

Los picos de tejido observables en la mandíbula superior se hacen más pequeños en comparación al estadio anterior, y a su vez la mandíbula superior se extiende ligeramente en la región frontonasal, donde se empiezan a marcar ligeras depresiones en el tejido, que se abrirán en las narinas (Figura. 10 A, B).

Los ojos están casi completamente pigmentados de un color café a negro oscuro, aunque es notable un anillo sin pigmentar que rodea la pupila, la cual a su vez no presenta pigmentos. Tejido empieza a recubrir el ojo, desde los bordes hacia la pupila, particularmente recubre la parte posterior del ojo (Figura. 10 A, B).

El mesencéfalo no presenta mayores cambios respecto al estadio anterior, mientras tanto el telencéfalo aumenta ligeramente su tamaño. La protuberancia frontonasal está finalmente unida completamente al cerrarse el surco que se formaba allí y visible aún en el estadio anterior. El corazón está oculto en la cavidad torácica, por lo cual no es visible (Figura. 10 A, B).

Los arcos branquiales se han fusionado ventralmente de manera completa, se ha originado la mandíbula inferior, la cual es ligeramente más corta que la mandíbula superior. Hay una ligera

depresión en el tejido posterior a la boca y que corresponden al esbozo de los canales auditivos (Figura. 10 A, B).

En el disco digital los cinco dígitos están marcados y el tejido interdigital empieza a recortarse ligeramente, marcándose con forma de medialuna las zonas donde este tejido empezará a desaparecer (Figura. 10 C, D).

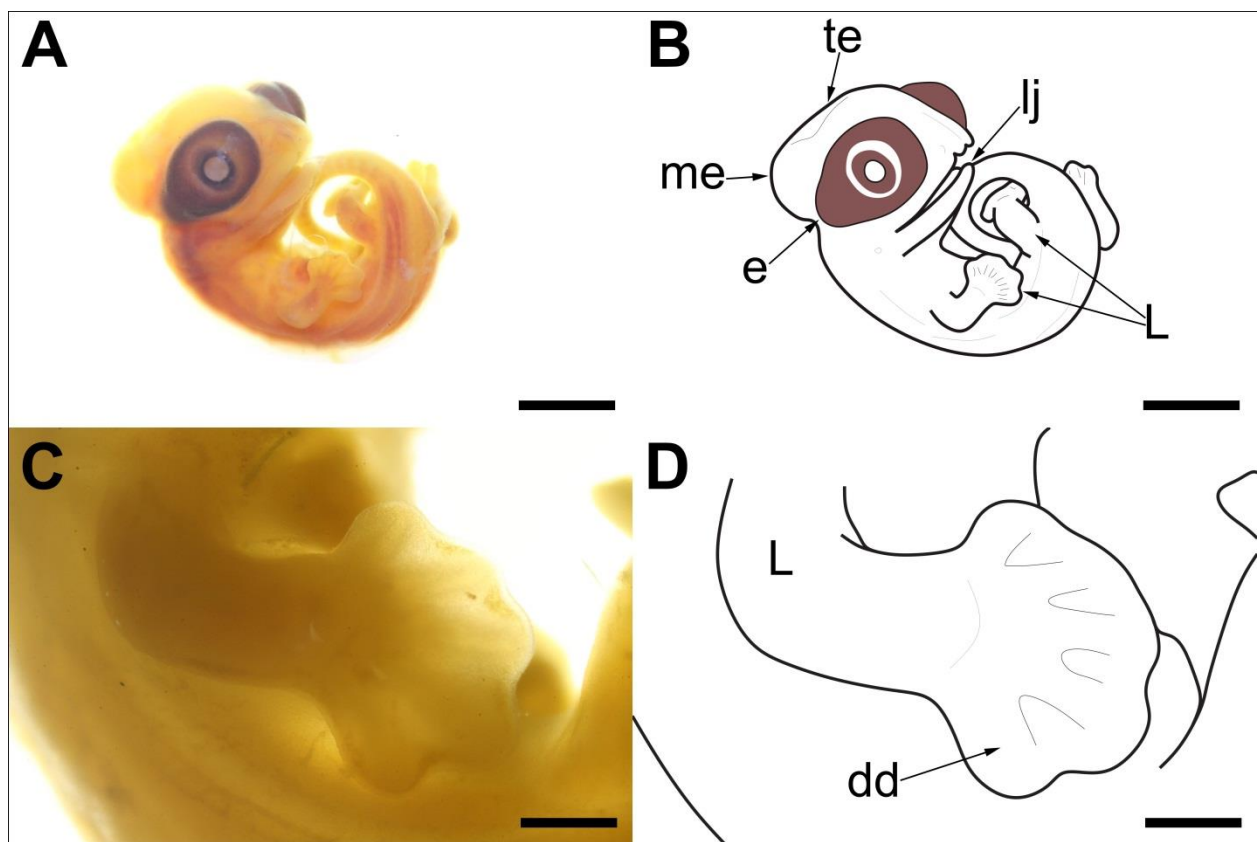


Figura 10. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 10. (A) Fotografía, barra de escala 1.5 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 105 mm. (C) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. (D) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. e: Ojo; me: mesencéfalo; te: Telencéfalo; lj: Mandíbula inferior; L: Extremidades; dd: Paleta digital.

4.11 Estadio 11 (34 de Dufaure y Hubert, 1961)

Dos embriones en organogénesis con LRC de 7.5 mm y 8.3 mm, LC de 4.9 mm y 5.3 mm, cuyas LEA son de 1.8 mm y 2.1 mm y LEP 1.5 y 2.1 respectivamente.

La mandíbula superior se alarga aún más que en el estado anterior, mientras que los picos de tejido, que en estadios anteriores eran visibles, no son notables. Las narinas no sufren muchos cambios (Figura. 11 A, B).

El tejido que recubre los bordes del ojo aumenta ligeramente su área, mientras que en otros aspectos, este órgano permanece similar a como se presenta en el estadio anterior (Figura. 11 A, B).

Los bulbos del telencéfalo aumentan su tamaño respecto al estadio anterior, y tienen aproximadamente el mismo tamaño que los bulbos del mesencéfalo (Figura. 11 A, B).

La mandíbula inferior crece hasta finalmente tener una longitud similar a la de la mandíbula superior. También es visible la lengua en la boca del embrión. El esbozo del canal auditivo, ubicado posteriormente a la mandíbula inferior, no sufre cambios respecto al estado anterior (Figura. 11 A, B).

Los valles interdigitales, en los cuales el tejido interdigital empieza a desaparecer, se hacen mucho más notables y profundos. El extremo de los dígitos, durante este estado, adquiere forma triangular (Figura. 11 C, D).

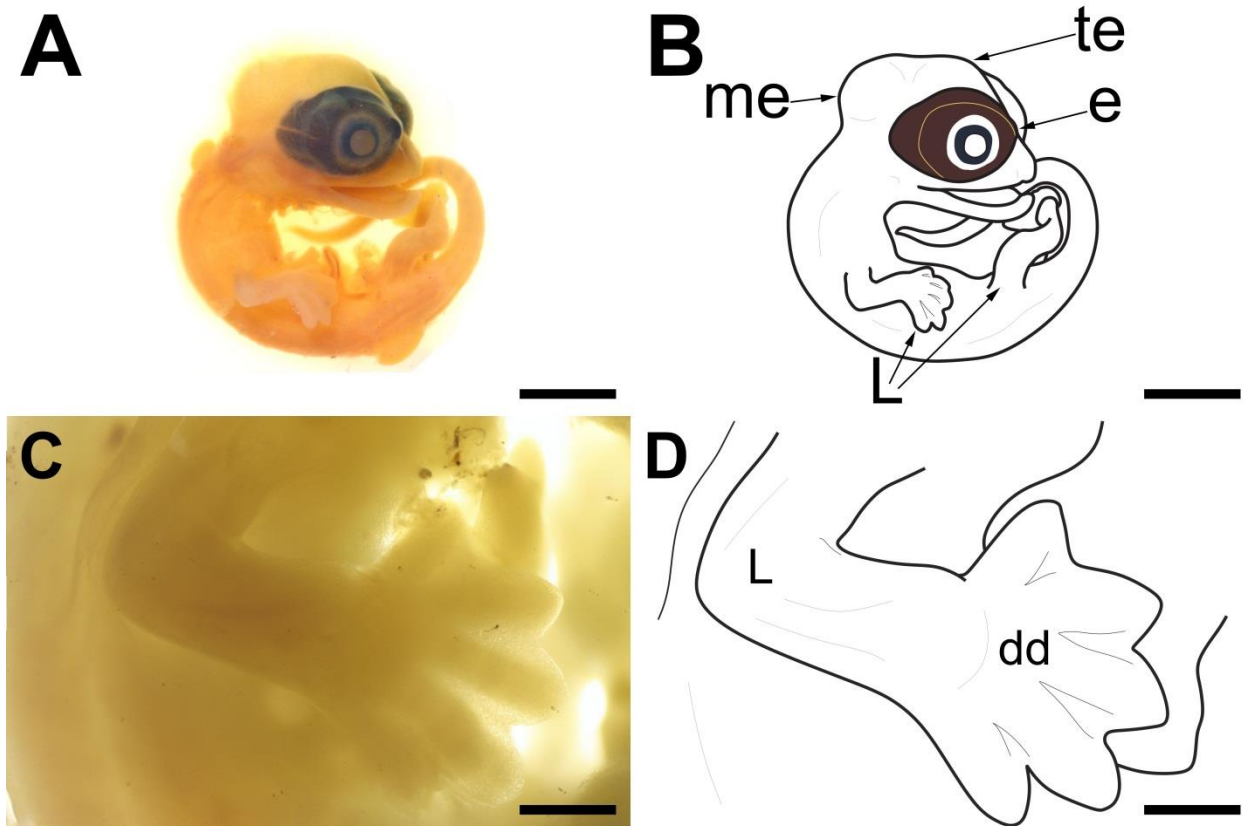


Figura 11. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 11. (A) Fotografía, barra de escala 1.5 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.5 mm. (C) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. (D) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. e: Ojo; me: mesencéfalo; te: Telencéfalo; L: Extremidades; dd: Paleta digital.

4.12 Estadío 12 (35 de Dufaure y Hubert, 1961)

Dos embriones en organogénesis fueron obtenidos de huevos en el campo. La LRC de estos fueron 9.7 mm y 8 mm, la LC 5.4 mm y 4.5 mm, mientras que la LEA de los embriones fueron de 2.8 mm y 2.75 mm y la LEP 2.4 mm y 2.5 mm.

Las narinas siguen siendo observadas como hendiduras en la parte anterior de la mandíbula superior, la cual no sufre muchos cambios respecto al estado embrionario anterior (Figura. 12 A, B).

Los ojos siguen sin sufrir mayores cambios respecto a los estadios previos, permaneciendo similares en términos de coloración, forma y área cubierta por tejido. Este último, sin embargo, es más grueso que en el estado anterior (Figura. 12 A, B).

El mesencéfalo y el telencéfalo tienen un tamaño similar. La mandíbula inferior se alarga, y sobresale a la mandíbula superior. Los esbozos de los canales auditivos no sufren mayores cambios tampoco, siendo depresiones en el tejido posteriores a la mandíbula inferior (Figura. 12 A, B).

El tejido interdigital continúa desapareciendo, y en esta etapa está llegando hasta el punto medio de la longitud de los dígitos. No ocurren otros cambios importantes en las extremidades (Figura. 12 C, D).

En este estado, en los individuos macho, se hacen visibles los hemipenes, ventralmente y entre las dos extremidades posteriores.

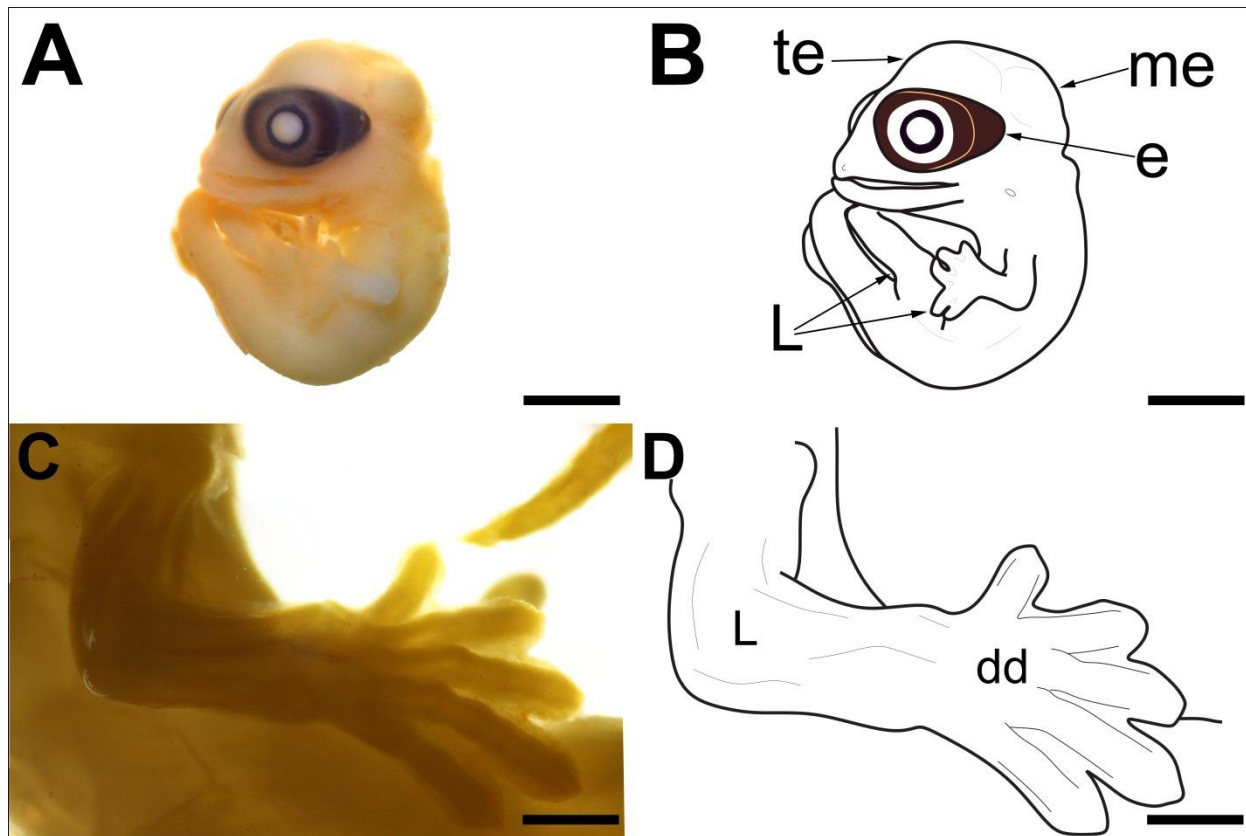


Figura 12. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 12. (A) Fotografía, barra de escala 1.6 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.6 mm. (C) Fotografía de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. (D) Gráfica vectorial de la extremidad anterior, barra de escala 310 µm. e: Ojo; me: mesencéfalo; te: Telencéfalo; L: Extremidades; dd: Paleta digital.

4.13 Estadio 13 (36 de Dufaure y Hubert, 1961)

Cuatro embriones en organogénesis, con LRC entre 9.8 mm y 11.3 mm, LC entre 6.6 mm y 8.9 mm, LEA entre 2.8 mm y 3.1 mm y LEP entre 2.9 mm y 4.2 mm.

El rostro se extiende anteriormente, lo que le da una apariencia más esbelta a la cabeza que en estadios anteriores, el aspecto de las narinas no cambia mucho en comparación al estadio anterior (Figura. 13 A, B).

En los ojos, el tejido que los recubre se extiende, estando más cerca y rodeando la pupila, donde el tejido es más grueso que en el resto del área que cubre del ojo. El ojo mismo no cambia mucho respecto al estado anterior (Figura. 13 A, B).

Los bulbos cerebrales empiezan a embeberse en la cavidad craneal, lo que les da la apariencia de ser más pequeños que en estados anteriores. La mandíbula inferior tiene longitud similar a la mandíbula superior. Las depresiones que darán origen a los canales auditivos se hacen más profundas y notorias en su ubicación, posterior a la boca (Figura. 13 A, B).

El tejido interdigital desaparece completamente en las extremidades, por lo cual cada dígito esta libre. Las puntas distales de los dígitos aún mantienen la forma triangular (Figura. 13 C, D).

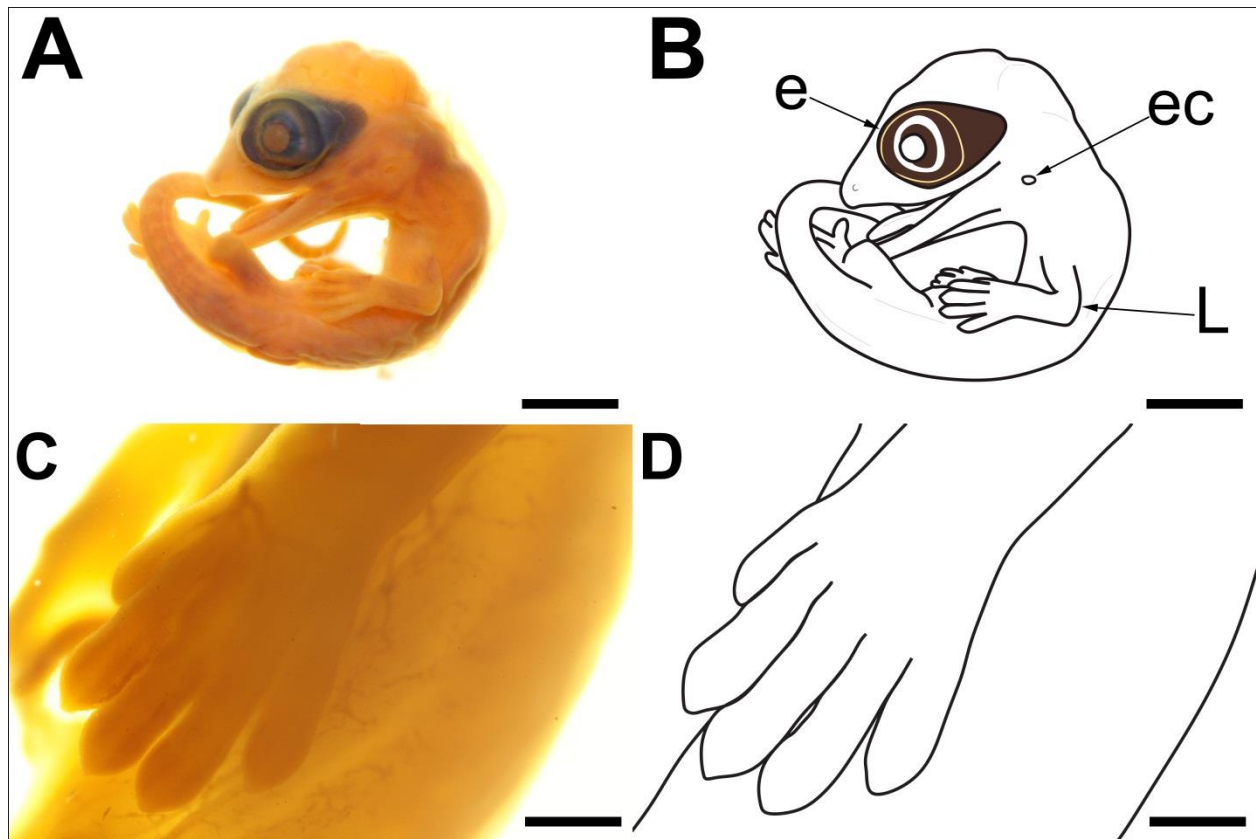


Figura 13. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 13. (A) Fotografía, barra de escala 1.6 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 1.6 mm. (C) Fotografía del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. (D) Gráfica vectorial del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 310 μ m. e: Ojo; ec: Canal auditivo; L: Extremidades.

4.14 Estadio 14 (37 de Dufaure y Hubert, 1961)

En este estadio fueron observados diez fetos en estado de crecimiento, cuyas LRC varían entre 10.2 mm y 15.2 mm, la LC es entre 8.8 mm y 13.5 mm. La LEA tienen entre 4 mm y 5.8 mm, mientras que la LEP varía entre 4.4 mm y 5.5 mm.

El rostro se estira aún más anteriormente y la cabeza es aún más esbelta que en el estadio anterior. Los esbozos de las narinas en la punta del rostro se hacen más profundos (Figura. 14 A, B).

Los ojos se hacen más oscuros que en estadios anteriores, incluso el anillo claro que era visible alrededor de la pupila empieza a pigmentarse, aunque aún es translucido; el tejido que recubre el ojo se hace aún más grueso, particularmente alrededor de la pupila (Figura. 14 A, B).

Tanto los bulbos del mesencéfalo como los del telencéfalo se terminan de ocultar en la cavidad craneal y son apenas perceptibles en la zona dorsal de la cabeza. La mandíbula inferior se desarrolla junto a la mandíbula superior y tienen similar tamaño, como en el estadio anterior. La depresión del tejido que dará origen al canal auditivo se hace aún más profunda, aunque aún no se abre (Figura. 14 A, B).

En las extremidades el cambio más notable es la aparición de las garras en la punta distal de los dígitos. No se observan otros cambios importantes en éstas (Figura. 14 C, D).

En este estadio es posible observar puntos de pigmentación cutánea en diferentes zonas del cuerpo del feto, particularmente en la protuberancia frontonasal, los bulbos cerebrales y en los dígitos. Así mismo es posible ver pigmentación a lo largo del dorso de los fetos. Estos puntos son pequeños, oscuros y no tienen un patrón definido (Figura. 14 A, B).

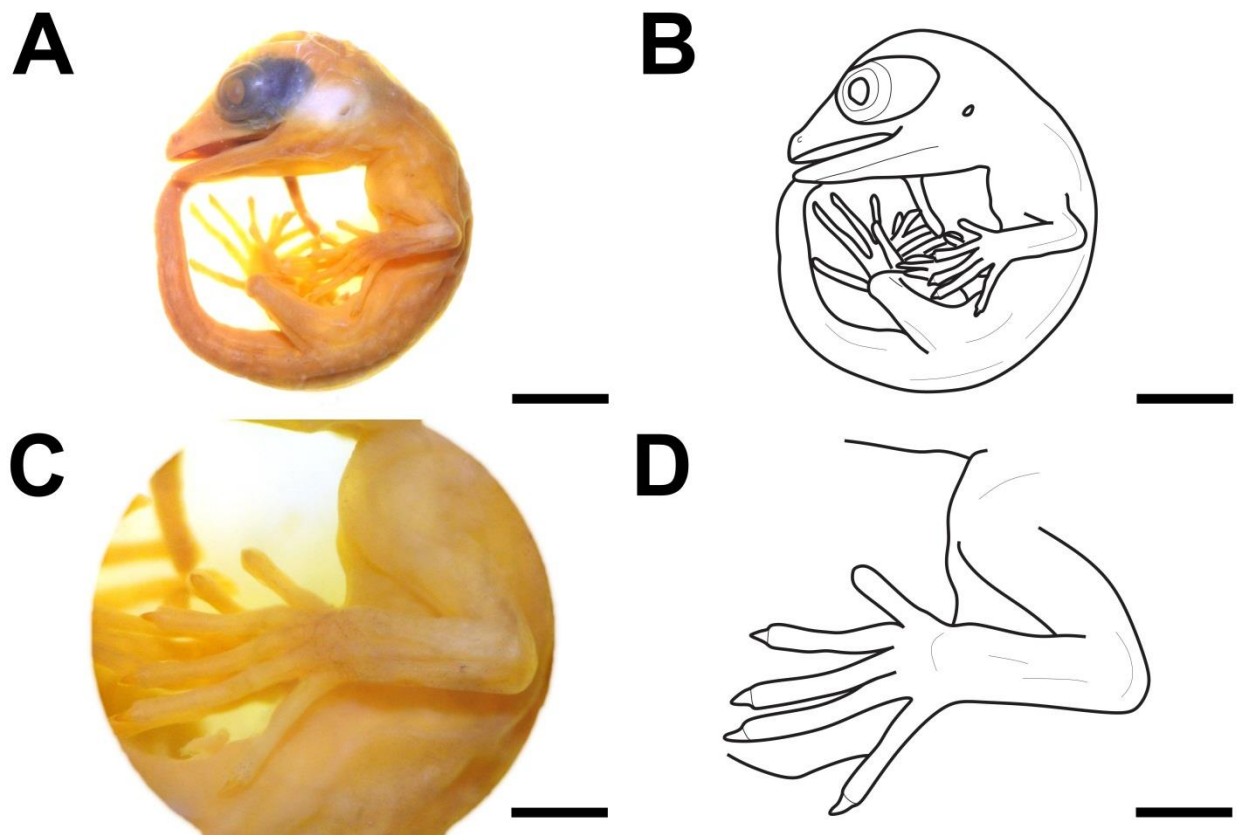


Figura 14. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 14. (A) Fotografía, barra de escala 2.6 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 2.6 mm. (C) Fotografía del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 880 μ m. (D) Gráfica vectorial del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 880 μ m.

4.15 Estadio 15 (38 de Dufaure y Hubert, 1961)

Seis fetos en crecimiento, con LRC entre 11.1 mm y 14.9 mm, LC entre 10.5 mm y 14.4 mm, LEA entre 4.5 mm y 6.8 mm y LEP entre 6.2 mm y 6.6 mm.

En el rostro las narinas están formadas, y cerradas por una capa de tejido. La apariencia de la cabeza no sufre cambios respecto al estado anterior. En cuanto a los ojos, estos permanecen oscuros, y el tejido que los recubre se hace lo suficientemente grueso como para cubrir la parte

posterior del ojo y darle una apariencia redonda. Posteriormente a la boca, el canal auditivo está abierto, presenta una forma elipsoidal (Figura. 15 A, B).

Las extremidades tampoco sufren mayores cambios con respecto al estado anterior, las garras son translúcidas (Figura. 15 C, D).

Dos características son particularmente notables en este estadio. Los pigmentos cutáneos se extienden por todo el dorso del embrión, incluyendo la cabeza, la cola y las extremidades. La pigmentación consiste mayormente de puntos oscuros, concentrados en algunas partes del cuerpo, pero sin seguir ningún patrón discernible aún. Por toda la epidermis del embrión es posible observar cómo se empiezan a formar las escamas, éstas recubren principalmente el dorso de las extremidades y la cabeza (Figura. 15 A, B).

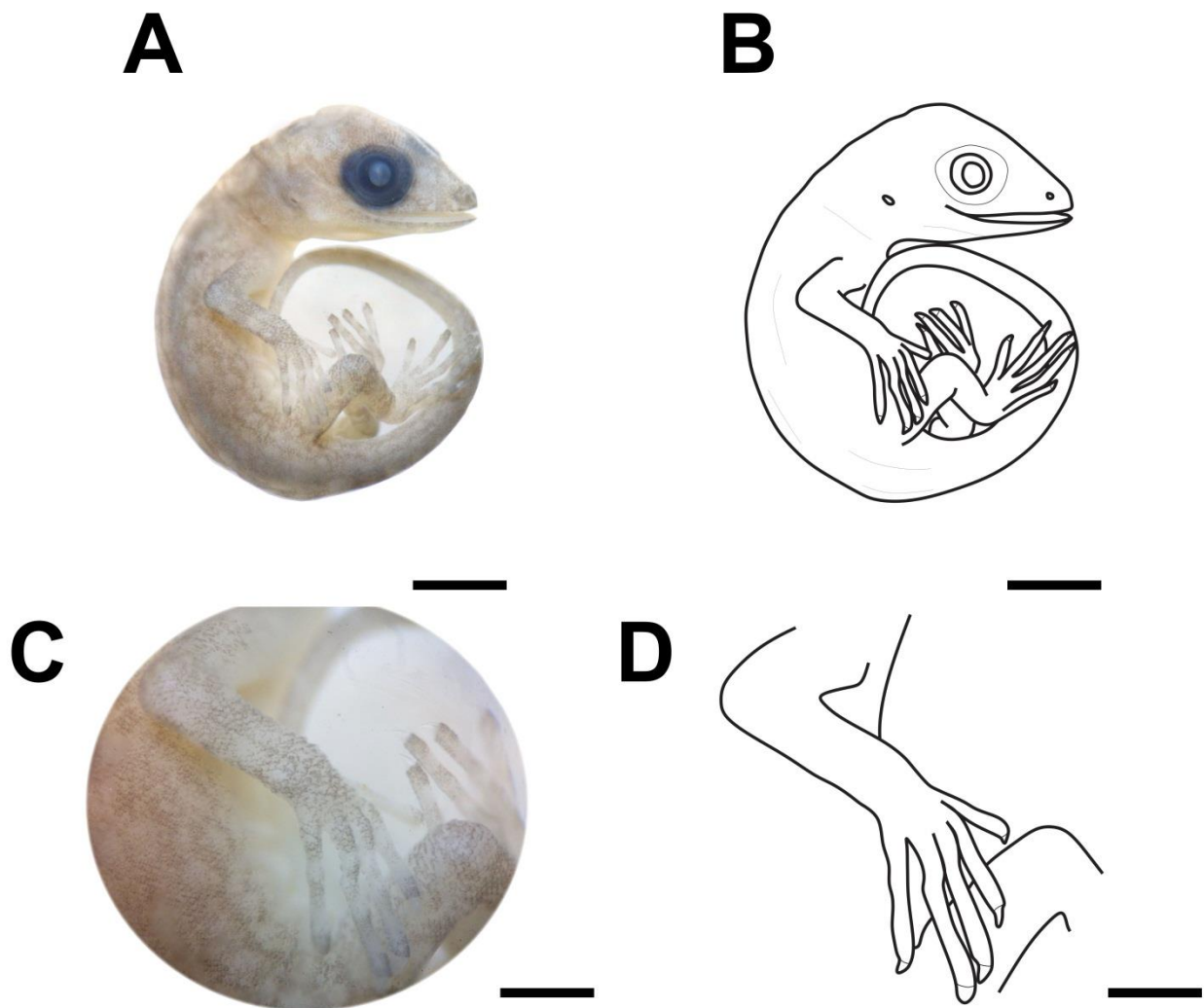


Figura 15. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 15. (A) Fotografía, barra de escala 2.4 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 2.4 mm. (C) Fotografía del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 1.2 mm. (D) Gráfica vectorial del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 1.2 mm.

4.16 Estadio 16 (39 de Dufaure y Hubert, 1961)

Cinco fetos en crecimiento, con LRC entre 13.5 mm y 15.05 mm, LC entre 15.9 mm y 17.7 mm, LEA entre 5.9 mm y 7 mm y LEP entre 6.4 mm 8.4 mm. Fueron obtenidos de huevos encontrados en campo.

En este estadio no hay cambios anatómicos respecto al estadio anterior (Figura. 16 A, B, C D). Las escamas terminan su desarrollo, adquieren su apariencia de pequeños granos y se extienden por todo el cuerpo, incluyendo alrededor de los ojos y las extremidades. Son destacables y diferentes las escamas de los dígitos, las cuales tienen forma de trapezoidal, y las escamas labiales, las cuales son planas, tienen forma rectangular y son más grandes que las demás escamas. Los puntos de pigmentación oscura desaparecen, en su lugar las escamas se pigmentan siguiendo el patrón de coloración que tendrán los individuos juveniles (Figura. 16 A, B).

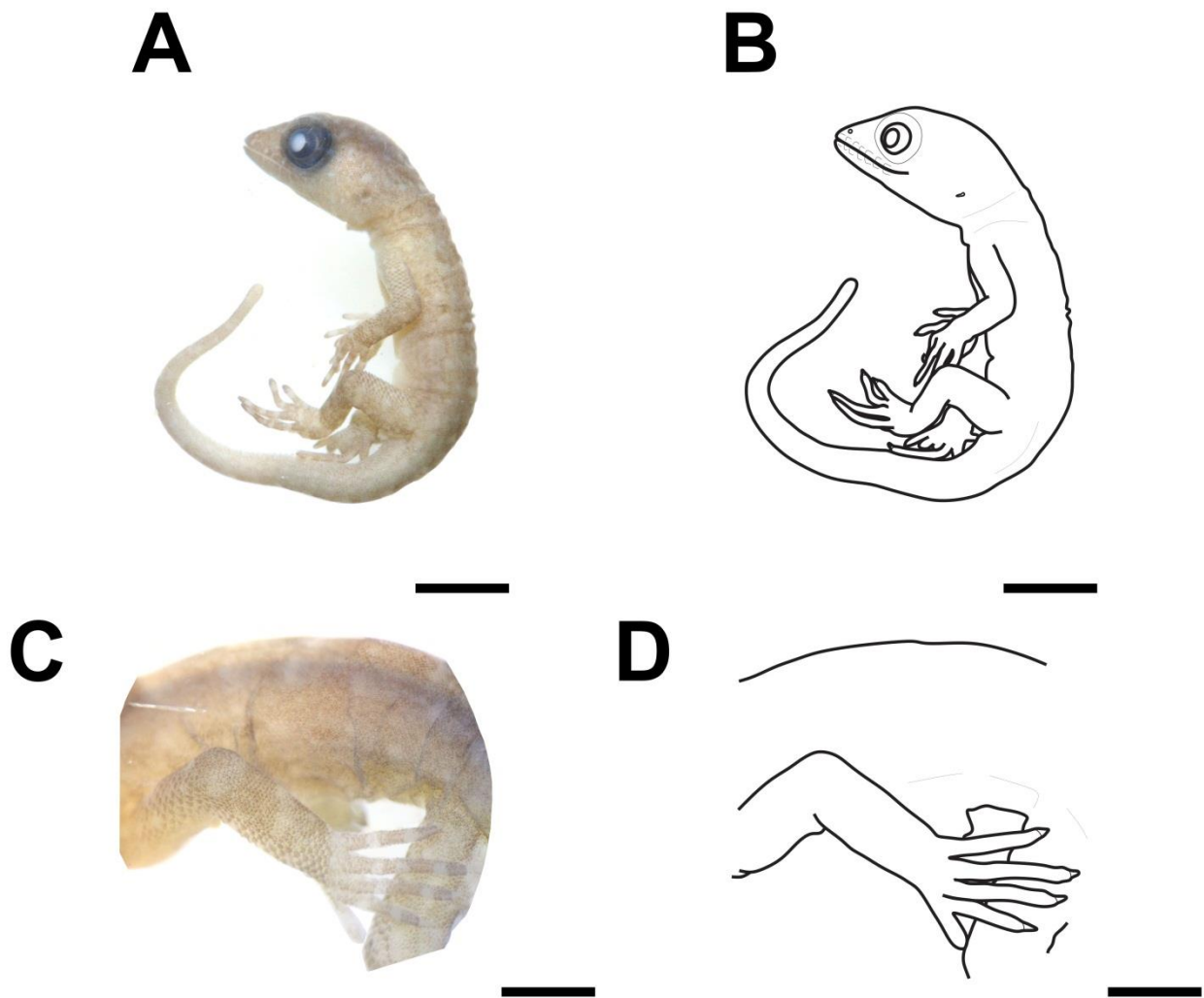


Figura 16. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 16. (A) Fotografía, barra de escala 3.5 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 3.5 mm. (C) Fotografía del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 1.5 mm. (D) Gráfica vectorial del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala 1.5 mm.

4.17 Estadio 17 (40 de Dufaure y Hubert, 1961)

Ocho fetos pre-eclosión, con LRC entre 11.9 mm y 16.9 mm, LC entre 12.9 mm y 19.7 mm, LEA entre 4.6 mm y 7.1 mm y LEP entre 6.2 mm y 8.7 mm.

El feto tiene la morfología típica de los individuos juveniles de la especie. Con las escamas completamente desarrolladas, el feto adquiere la coloración que tendrá al eclosionar y durante su etapa juvenil. Todo el vientre del individuo es de color blanco, mientras que el dorso del cuerpo, incluyendo el dorso de extremidades, cabeza y cola adquiere diversos tonos como gris oscuro, gris claro y marrón claro, así como manchas blancas a lo largo de la cabeza, extremidades, dorso y cola. En el ojo, la pupila adquiere un tono negro (Figura. 17 A, B, C, D). Finalmente en la mandíbula superior, bajo el labio, se forma el diente del huevo, el cual presenta una forma de “m” invertida y un pequeño tamaño.

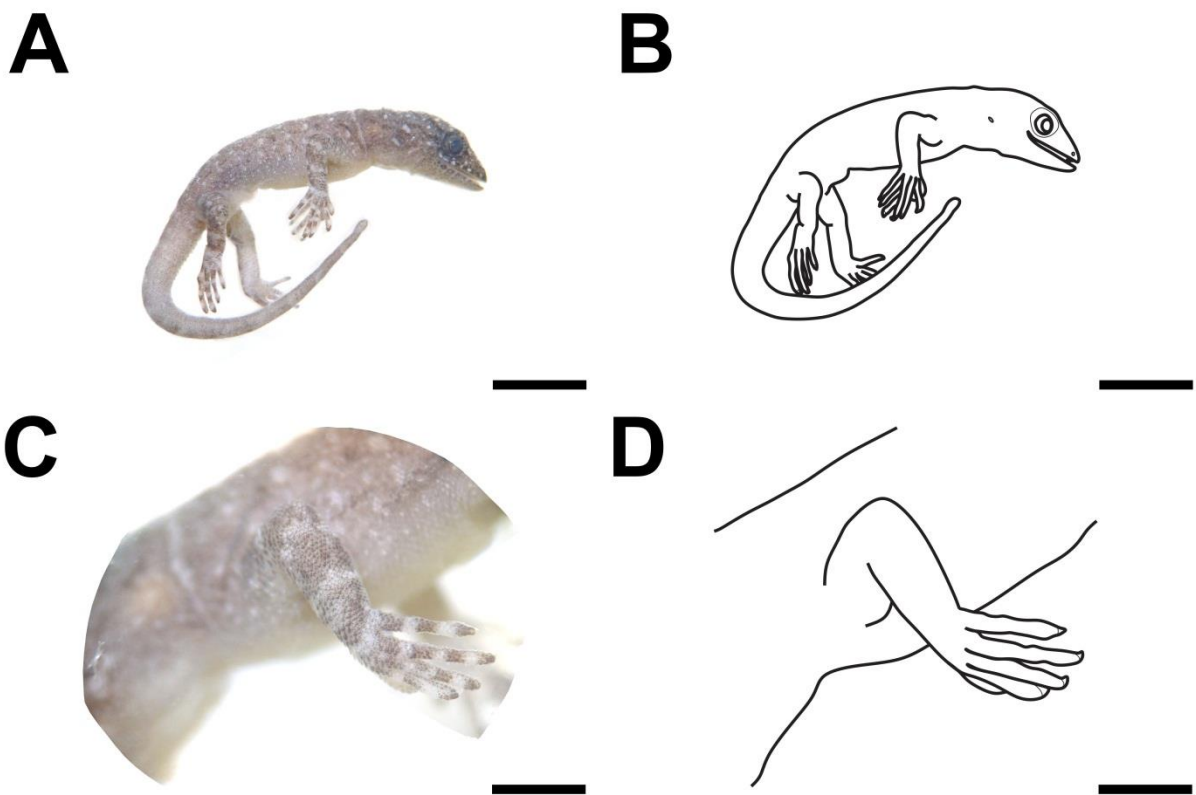


Figura 17. Embrión de *Gonatodes albogularis* en estadio 17. (A) Fotografía, barra de escala 5 mm. (B) Gráfica vectorial, barra de escala 5 mm. (C) Fotografía del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala Barra 1.7 mm. (D) Gráfica vectorial del autopodio de la extremidad anterior, barra de escala Barra 1.7 mm.

5. Discusión

Los huevos de *Gonatodes albogularis* se caracterizan por su forma redondeada levemente elipsoidal, tamaño pequeño y su cáscara blanca y dura, esta última característica que comparte con los huevos de otros geckos (Noro et al., 2009; Khannoon, 2015) y de arcosauromorfos (Packard, Packard y Boardman, 1982), y que difiere con la mayor parte de los escamados que presentan una cáscara blanda (Sanger et al., 2008). La cáscara dura es una característica de valor para la observación in ovo de los embriones sin interrumpir su desarrollo (Noro et al., 2009; Khannoon, 2015); sin embargo, en un huevo pequeño como el de las especies de sphaerodactylidos esta posibilidad es muy difícil. El tamaño de los huevos de la población estudiada es similar al reportado para una población en cautiverio (González y Rodríguez, 2013), sugiriendo que es una característica común en la especie, así como el tamaño de postura (1 huevo por postura), típico del género y dentro de la familia (Vanzolini, 1980; Oda, 2004; Mesquita y Colli, 2010). El tamaño de postura fijo es una característica además común para la mayoría de los geckos (Vitt, 1986; Selcer, 1990; Kratochvíl y Frynta, 2006; Mesquita y Colli, 2010).

La presencia de nidos comunales para esta especie y otras especies de geckos (Vitt, 1986; Oda, 2004; Soares, Mendoça y Oliveira, 2014) y lagartos (Burger y Zappalorti, 1991; Shine, 1999; Radder y Shine, 2007; Doody, Freedberg y Keogh., 2009) es común y permite, dado su tamaño de postura, que una vez se localiza un nido comunal, se encuentren huevos con diferentes estados de avance en el desarrollo, tanto de una misma hembra (posturas repetidas en el nido) como de diferentes hembras. Por lo tanto, es posible tener series de desarrollo en campo sin

necesidad de obtención y mantenimiento en el laboratorio, el cual suele ser dispendioso y no muy exitoso.

Werner (1971) realizó un primer acercamiento a la asignación de etapas del desarrollo embrionario en geckos, incluyendo *Sphaerodactylus argus* al que asigna 12 estados de desarrollo, sin embargo al no ser su objetivo, estos estados no están definidos, fueron asignados con base en similitudes morfológicas generales con los estados definidos para *Zootoca vivípara* (Dufaure y Hubert, 1961). De otro lado, para tres especies de geckos se han descrito tablas de desarrollo posterior a la oviposición; en ellas el número de estados descritos varía: en *T. annularis* 11 (Khannoon, 2015), en *P. picta* 27 (Noro et al., 2009) y en *E. macularius* 15 estadios del desarrollo (Wise et al., 2009). Para *G. albogularis* describimos 16 estados post-oviposición. En otros escamados esta variación en el número de estados post-oviposición también es observable, para algunos lagartos como *Calotes versicolor* y *Anolis sagrei* se tienen tablas de 16 y 19 estadios respectivamente (Muthukkaruppan, Kanakambika, Manickavel y Veeraraghavan, 1970; Sanger et al., 2008), en los gymnophthalmidos *Nothobachia ablephara* y *Calyptommatus sinebrachiatus* se describieron 9 y 12 estados respectivamente (Roscito y Rodrigues, 2012), mientras que en la serpiente *Psammophis. sibilans* la tabla de desarrollo describe un total de 10 estadios (Khannoon y Zahradnicek, 2017) y en *Iguana iguana* son descritos 17 estadios (Lima et al., 2018). Esta variedad refleja una de las grandes dificultades de la comparación de tablas de desarrollo, pues los diferentes números de estados dificultan la realización de comparaciones entre estados equivalentes (Hubert, 1985). Los estados de desarrollo son, en últimas, clasificaciones artificiales basadas en cambios morfológicos en los embriones, que varían de acuerdo con los criterios usados por los investigadores; estos cambios, además, no siempre

mantienen una secuencia común, pues los caracteres pueden no desarrollarse de manera simultánea o en orden similar entre diferentes especies (Theiler, 1989) (Tabla 1; Fig. 18).

Tabla 1.

Caracteres del desarrollo embrionario para especies de geckos y su relación con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961). Se incluye el estadio dado por cada tabla y su correspondencia con la tabla estandarizada, entre paréntesis (St). Gonatodes albogularis, este trabajo; Paoredura pictus, D, Días tras oviposición (Noro et al., 2009); Eublepharis macularius (Wise et al., 2009); Tarentola annularis (Khannoon, 2015); Zootoca vivípara, St, estadio (Dufaure y Hubert, 1961).

Caracteres	<i>Gonatodes albogularis</i>	<i>Paoredura pictus</i>	<i>Eublepharis macularius</i>	<i>Tarentola annularis</i>	<i>Zootoca vivípara</i>
Tubo neural					
Mesencefalo	Ga5 (St28)	D3** (St29)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	St23
Telencefalo	Ga9 (St32)	*	Em35 (St35)	*	St23
Cerrado	Ga9 (St32)	*	*	*	St34
Arcos branquiales					
Arcos aparecen	Ga4 (St27)	D0 (St23)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	St27
Arcos formados	Ga5 (St28)	D3 (St29)	Em30 (St30)	Ta30 (St31)	St30
Arcos fusionados	Ga9 (St32)	*	Em31 (St31)	Ta32 (St33)	St34
Corazón					
Visible	Ga2 (St23)	D0** (St23)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	St28
No visible	Ga10 (St34)	D20** (St33)	Em34 (St34)	Ta33** (St34)	St35**
Ojo					
Vesicula optica	Ga3 (St26)	D1 (St26)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	St23
Fisura corioidea cerrada	Ga5 (St28)	*	Em29 (St29)	Ta30 (St31)	St30
Pigmentacion (aparece)	Ga5 (St28)	D4 (St30)	Em30 (St30)	Ta31 (St32)	St30
Pigmentacion (oscura)	Ga10 (St34)	D8 (D30)	Em31 (St31)	Ta32 (St33)	St31

Nota: *: Sin datos disponibles

** : Datos adquiridos por las imágenes

Continuación Tabla 1.

Caracteres del desarrollo embrionario para especies de geckos y su relación con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961). Se incluye el estadio dado por cada tabla y su correspondencia con la tabla estandarizada, entre paréntesis (St). *Gonatodes albogularis*, este trabajo; *Paoredura pictus*, D, Días tras oviposición (Noro et al., 2009); *Eublepharis macularius* (Wise et al., 2009); *Tarentola annularis* (Khannoon, 2015); *Zootoca vivípara*, St, estadio (Dufaure y Hubert, 1961).

Caracteres	<i>Gonatodes albogularis</i>	<i>Paoredura pictus</i>	<i>Eublepharis macularius</i>	<i>Tarentola annularis</i>	<i>Zootoca vivípara</i>
Oído					
Vesícula oíca	Ga3 (St26)	D0 (St23)	Em28** (St27)	Ta29 (St27)	St25
Canal auditivo abierto	Ga15 (St38)	*	Em37** (St36)	Ta36** (St36)	*
Extremidades					
Protuberancia anterior	Ga6 (St29)	D2 (St27)	Em28 (St27)	Ta29 (St27)	St27
Protuberancia posterior	Ga6 (St29)	D3 (St29)	Em29 (St29)	Ta29 (St27)	St27
Paleta digital	Ga31 (St31)	D14 (St31)	Em31 (St31)	Ta31 (St32)	St31
Condensación de dígitos	Ga10 (St34)	D14 (St31)	Em34 (St34)	Ta32 (St33)	St33
Tejido interdigital presente	Ga11 (St34)	D22 (St33)	Em33 (St33)	Ta33 (St34)	St35
Tejido interdigital ausente	Ga13 (St36)	D28 (St36)	Em36 (St35)	Ta35 (St35)	St37
Esbozo de garras	Ga13 (St36)	D26** (St35)	Em37 (St36)	*	St36
Garras desarrolladas	Ga14 (St37)	D28 (St36)	Em37 (St36)	Ta35 (St35)	St38**
Cloaca					
Hemipenes visibles (machos)	Ga12 (St35)	D55 (St40)	*	*	St31
Pigmentación corporal					
Primeros esbozos	Ga14 (St37)	D30 (St37)	*	Ta36 (St36)	St35
Patrón de pigmentación	Ga16 (St39)	D40 (St39)	Em40 (St39)	Ta38 (St39)	St39
Pigmentación final	Ga17 (St40)	D60** (St40)	Em42 (St40)	Ta39 (St40)	St40

Nota: *: Sin datos disponibles

** : Datos adquiridos por las imágenes

Continuación Tabla 1.

Caracteres del desarrollo embrionario para especies de geckos y su relación con la tabla estandarizada de Dufaure y Hubert (1961). Se incluye el estadio dado por cada tabla y su correspondencia con la tabla estandarizada, entre paréntesis (St). *Gonatodes albogularis*, este trabajo; *Paoredura pictus*, D, Días tras oviposición (Noro et al., 2009); *Eublepharis macularius* (Wise et al., 2009); *Tarentola annularis* (Khannoon, 2015); *Zootoca vivípara*, St, estadio (Dufaure y Hubert, 1961).

Caracteres	<i>Gonatodes albogularis</i>	<i>Paoredura pictus</i>	<i>Eublepharis macularius</i>	<i>Tarentola annularis</i>	<i>Zootoca vivípara</i>
Escamas					
Esbosos	Ga15 (St38)	D18 (St32)	Em35 (St35)	Ta35 (St35)	St36
Completa	Ga16 (St39)	D50 (St40)	Em40 (St39)	Ta37 (St37)	St37
Rostro					
Narinas formadas	Ga15 (St38)	*	Em41 (St39)	*	*

Nota: *: Sin datos disponibles

**: Datos adquiridos por las imágenes

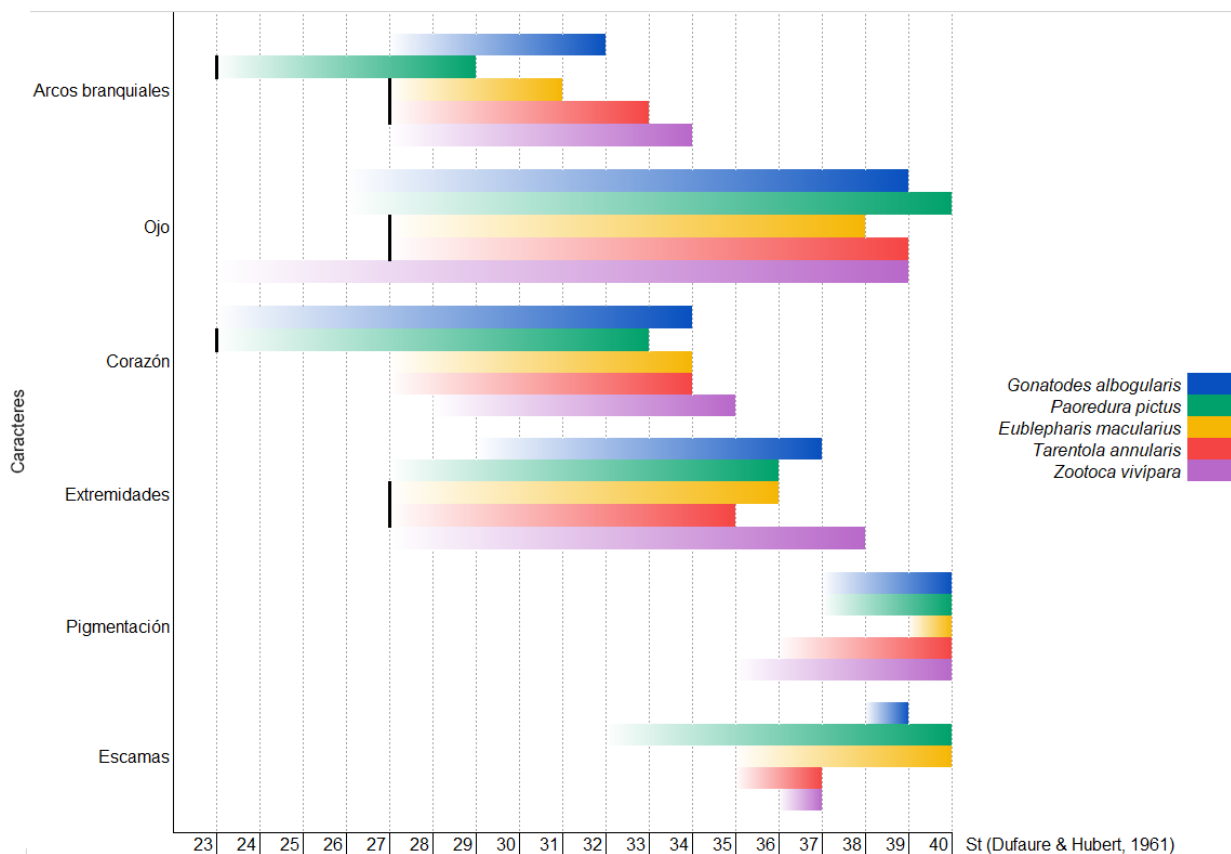


Figura 18. Estados de desarrollo y desarrollo de las principales estructuras en *Gonatodes albogularis*, *Paoredura pictus*, *Eublepharis macularius*, *Tarentola annularis*, *Zootoca vivípara*. Barras negras indican que no hay información de estadios anteriores. En *Eublepharis macularius* y *Tarentola annularis* no se observaron caracteres antes de oviposición en el St 27. En *Paoredura pictus* no se observaron caracteres antes de oviposición en el St 23. En el ojo se indica hasta que se termina de formar el ojo del neonato. El corazón indica hasta que este se oculta en la cavidad torácica y ya no es visible. En las extremidades se indica hasta que se termina de formar los dígitos como los tendrá el neonato.

El número de estados de desarrollo después de la oviposición también puede variar con el estado de desarrollo alcanzado a la oviposición. Este estado es común para muchas especies ovíparas de escamados y es equivalente al estado 30 de Dufaure y Hubert (1961) y corresponde al inicio del desarrollo de los miembros (Muthukkaruppan et al., 1970; Sanger et al., 2008; Roscito y Rodrigues, 2012; Lima et al., 2018). Sin embargo, se ha visto que el estado a la

oviposición tiende a ser más temprano y variable en geckos dada la naturaleza de la cáscara de sus huevos (Noro et al. 2009; Wise et al. 2009; Khannoon 2015). Así por ejemplo, la oviposición en *T. annularis* (Phyllodactylidae) y *E. macularius* (Eublepharidae) ocurre en estados más avanzados que en *G. albogularis*, los bulbos de las extremidades y los arcos branquiales ya están formados, mientras que la fisura corioidea, en los ojos, empieza a cerrarse (características propias de un estado 27 de Dufaure y Hubert, 1961). En *P. picta* (Gekkonidae) la oviposición es más temprana, similar a *G. albogularis*, en un estado en el que el corazón es visible, el ojo es aún poco desarrollado y no hay yemas de miembros (estado 23 de Dufaure y Hubert, 1961), sin embargo y a diferencia de *G. albogularis*, en embriones de *P. picta* son visibles de 1 a 3 arcos branquiales (Noro et al., 2009).

A partir de este momento la heterocronía en el desarrollo de los caracteres morfológicos es sutil, pero evidente (Tabla 1), con procesos que suceden más temprano en *G. albogularis* que en otras especies de geckos, como la formación de los 5 arcos branquiales y la primera aparición de pigmentación en los ojos, mientras que otras características se dan más tarde, como la formación de las garras y la aparición de los esbozos de las escamas. En general, tanto el estadio particular donde surgen los caracteres, como la duración de las secuencias de desarrollo de las principales estructuras no son homogéneas y varían para cada especie (Tabla 1; Fig. 18). Estas variaciones en el momento y duración del desarrollo también son notables con otras especies de lagartos (Muthukkaruppan et al., 1970; Sanger et al., 2008).

Otras diferencias notables entre *G. albogularis* y otras especies de escamados incluye el número de arcos branquiales que se forman, con 5 en *G. albogularis* y en los geckos *P. pictus* y

E. macularius (Noro et al., 2009; Wise et al., 2009), mientras que en especies como *Anolis sagrei*, *Nothobachia ablephara*, *Calyptommatus sinebrachiatum* y el gecko *T. annularis* (Khannoon, 2015) solo se desarrollan 4 arcos (Sanger et al., 2008; Roscito y Rodrigues, 2012) y tan solo 2 en la serpiente *Psammophis sibilans* (Khannoon y Zahradnicek, 2017). En *Gallus gallus* y *Mus musculus* se desarrollan un máximo de 4 arcos (Hamburger y Hamilton, 1951; Theiler, 1989). Posteriormente, los arcos branquiales de todas estas especies se fusionarán a distintos ritmos, con los primeros arcos dando origen al proceso mandibular (Hamburger y Hamilton, 1951; Dufaure y Hubert, 1961; Muthukkaruppan et al., 1970; Theiler, 1989; Sanger et al., 2008; Noro et al., 2009; Wise et al., 2009; Roscito y Rodrigues, 2012; Khannoon, 2015; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Lima et al., 2018).

El desarrollo de los ojos es concordante con lo reportado para la especie y la familia *Sphaerodactylidae* (Guerra-Fuentes et al., 2014). Aunque el proceso de desarrollo de los ojos es en general común entre las especies de lagartos, el patrón de desarrollo de la pigmentación de los ojos varía entre las diferentes especies (Dufaure y Hubert, 1961; Muthukkaruppan et al., 1970; Sanger et al., 2008; Noro et al., 2009; Wise et al., 2009; Roscito y Rodrigues, 2012; Khannoon, 2015; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Lima et al., 2018), asimismo, este patrón de pigmentación también es diferente cuando se compara con *G. gallus* y *M. musculus* en los que la pigmentación aparece simultáneamente en todo el ojo y se hace progresivamente más oscura durante el desarrollo (Hamburger y Hamilton, 1951; Theiler, 1989).

Igualmente, la secuencia de desarrollo de las extremidades es concordante con lo reportado anteriormente para la especie (Leal et al., 2010), siguiendo el patrón común con otros escamados

(Dufaure y Hubert, 1961; Muthukkaruppan et al., 1970; Sanger et al., 2008; Noro et al., 2009; Wise et al., 2009; Khannoon y Zahradnicek, 2017; Lima et al., 2018) y con *M. musculus* (Theiler, 1989), siendo las mayores diferencias encontradas con respecto a aquellos lagartos que sufren reducciones en sus miembros, como la regresión de las garras en *T. anularis* (Khannoon, 2015) y de las extremidades en los Gymnophthalmidos estudiados (Roscito y Rodrigues, 2012), en los que el proceso de regresión inicia tras desarrollarse levemente estas estructuras. Asimismo, la secuencia de desarrollo de las extremidades en *G. albogularis* es similar a la que se describe en *G. gallus*, sin embargo en esta última especie el quinto dígito de las extremidades posteriores desaparece tras no desarrollarse completamente y en las anteriores sólo se desarrollan 3 dígitos (Hamburger y Hamilton, 1951), contrastando con los cinco dígitos completos que se forman en *G. albogularis*.

De igual manera, el estado de desarrollo de la escamación en relación con la pigmentación varía entre especies. En *G. albogularis* la pigmentación empieza a ser notable antes que se formen los esbozos de las escamas, este mismo orden ocurre en otras especies de escamados como *A. sagrei*, *I. iguana* y *Z. vivípara* (Dufaure y Hubert, 1961; Sanger et al., 2008; Lima et al., 2018). Por el contrario, en especies de gymnophthalmidos como *N. ablephara*, *C. senebrachius* y la serpiente *P. sibilans* los esbozos de las escamas aparecen antes que la pigmentación (Roscito y Rodrigues, 2012; Khannoon y Zahradnicek, 2017), como sucede en otras especies de geckos (Tabla1; Fig. 18).

6. Conclusiones

Se logra la descripción de 17 estados del desarrollo embrionario del gecko *Gonatodes albogularis*, gracias a las características morfológicas y anatómicas observadas en embriones desde inicios de la organogénesis hasta neonatos y los cambios que estas características presentan entre cada estadio.

El desarrollo de los embriones de *G. albogularis* es similar y comparable al desarrollo de otros geckos, escamados y vertebrados, particularmente en el desarrollo de las extremidades, y con las diferencias más notables en la heterocronía del desarrollo de algunas de las características de la morfología externa y en los patrones del desarrollo de la pigmentación ocular.

Referencias Bibliográficas

- Burger, J. y Zappalorti, R.T. (1991). Nesting Behavior of Pine Snakes (*Pituophis m. melanoleucus*) in the New Jersey Pine Barrens. *Journal of Herpetology*, 25(2), 152–160.
- Doody, J.S., Freedberg, S. y Keogh, J.S. (2009). Communal egg-laying in reptiles and amphibians: evolutionary patterns and hypotheses. *The quarterly review of Biology*, 84(3), 229–252.
- Dufaure, J.P. y Hubert, J. (1961). Table de development du Lezard Vivipare, *Lacerta (Zootoca) vivipara* Jacquin. *Archives D Anatomie Microscopique Et De Morphologie Experimentale*, 50(3), 309–328.
- Duméril, A.M.C. y Bibron, G. (1836). Erpétologie générale. *Histoire Naturelle Complete des Reptiles*, 3, 528.
- Ezaz, T., Sarre, S.D., O’Meally, D., Marshall, J.A. y Georges, A. (2010). Sex chromosome evolution in lizards: Independent origins and rapid transitions. *Cytogenetic and Genome Research*, 127(2–4), 249–260.
- Gamble, T. (2010). A review of sex determining mechanisms in geckos (Gekkota: Squamata). *Sexual Development*, 4(1–2), 88–103.
- González, A. y Rodríguez, L. (2013). Reproduccion en cautiverio de *Gonatodes albogularis fuscus* (Hallowell, 1855) (Squamata: Sphaerodactylidae) en Cuba. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 5(1), 145–149.

- Guerra-Fuentes, R.A., Daza, J.D. y Bauer, A.M. (2014). The embryology of the retinal pigmented epithelium in dwarf geckos (Gekkota: Sphaerodactylinae): a unique developmental pattern. *BMC developmental biology*, 14(1), 29.
- Hamburger, V. y Hamilton, H. (1951). A series of normal stages in the development of the chick embryo. *Journal of Morphology*, 88(1), 49–92.
- Hubert, J. (1985). Embryology of the squamata. En C. Gans y F. Billett, (Ed.) *Biology of the Reptilia*. New York, U.S.A.: John Wiley and Sons, 1–34.
- Jablonski, D. (2015). *Gonatodes albogularis*. Communal egg laying. *Mesoamerican Herpetology*, 2(2), 195–196.
- Jackson, K. (2002). Post-ovipositional development of the monocled cobra, *Naja kaouthia* (Serpentes: Elapidae). *Zoology*, 105(3), 203–214.
- Khannoon, E.R. (2015). Developmental stages of the climbing gecko *Tarentola annularis* with special reference to the claws, pad lamellae, and subdigital setae. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(5), 450–464.
- Khannoon, E.R. y Zahradnicek, O. (2017). Postovipositional development of the sand snake *Psammophis sibilans* (Serpentes: Lamprophiidae) in comparison with other snake species. *Acta Zoologica*, 98(2), 144–153.
- Kratochvíl, L. y Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(4), 527–532.
- Krysko, K.L. y Daniels, K.J. (2005). A key to the Geckos (Sauria: Gekkonidae) of Florida. *Caribbean Journal of Science*, 41(1), 28–36.

- Leal, F., Tarazona, O. y Ramírez-Pinilla, M.P. (2010). Limb development in the gekkonid lizard *Gonatodes albogularis*: A reconsideration of homology in the lizard carpus and tarsus. *Journal of Morphology*, 271(11), 1328–1341.
- Lima, F.C., Py-Daniel, P.R., Sartori, M.R., Abe, A.S., Dos Santos, O.P., Freitas, L.M., Pereira, K.F. y Sebben, A. (2018). Developmental staging table of the green iguana. *Acta Zoologica*. 1–13.
- McBee, K., Bickham, J.W. y Dixon, J.R. (1987). Male Heterogamety and Chromosomal Variation in Caribbean Geckos. *Journal of Herpetology*, 21(1), 68–71.
- Mesquita, D.O. y Colli, G.R. (2010). Life History Patterns in Tropical South American Lizards. En O. H. Gallegos, F. R. Méndez de la Cruz, y J. F. M. Sanchez, (Ed.) *Reproducción en reptiles: morfología, ecología y evolución*. Ciudad de México, México: Universidad Autónoma del Estado de México, 45–71.
- Muthukkaruppan, V.R., Kanakambika, P., Manickavel, V. y Veeraraghavan, K. (1970). Analysis of the development of the lizard, *Calotes versicolor*. I. A series of normal stages in the embryonic development. *Journal of Morphology*, 130(4), 479–489.
- Noro, M., Uejima, A, Abe, G., Manabe, M., y Tamura, T. (2009). Normal developmental stages of the Madagascar ground gecko *Paroedura pictus* with special reference to limb morphogenesis. *Developmental Dynamics*, 238(1), 100–109.
- Oda, W.Y. (2004). Communal egg laying by *Gonatodes humeralis* (Sauria, Gekkonidae) in Manaus primary and secondary forest areas. *Acta Amazonica*, 34(2), 331–332.

- Soares De Oliveira, B.H., Mendonça De Queiroz, R.N. y Oliveira Mesquita, D.O. (2015). Communal nests and hatchling size of *Coleodactylus meridionalis* (Squamata: Sphaerodactylidae) in a Caatinga area, northeastern Brazil. *Herpetology Notes*, 8(April 2015), 125–128.
- Packard, M.J., Packard, G.C. y Boardman, T.J. (1982). Structure of eggshells and water relations of reptilian eggs. *Herpetologica*, 136–155.
- Peterka, M., Sire, J.Y., Hovorakova, M., Prochazka, J., Fougereol, L., Peterkova, R. y Viriot, L. (2010). Prenatal development of *Crocodylus niloticus niloticus* (Laurenti, 1768). *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 314(5), 353–368.
- Pyron, R.A., Burbrink, F.T. y Wiens, J.J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 93.
- Radder, R.S. y Shine, R. (2007). Why do female lizards lay their eggs in communal nests? *Journal of Animal Ecology*, 76(5), 881–887.
- Rivero-Blanco, C. (1964). Una nueva especie del género *Gonatodes Fitzinger* (Sauria: Sphaerodactylidae) de Venezuela, con una clave para las especies del país. *Acta Biológica Venezuelica*, 4, 169–184.
- Roscito, J.G. y Rodrigues, M.T. (2012). Embryonic development of the fossorial gymnophthalmid lizards *Nothobachia ablephara* and *Calyptommatus sinebrachiatus*. *Zoology*, 115(5), 302–318.
- Sanger, T.J., Losos, J.B. y Gibson-Brown, J.J. (2008). A developmental staging series for the lizard genus *Anolis*: a new system for the integration of evolution, Development, and ecology. *Journal of Morphology*, 269(2), 129–137.

- Dos Santos, R.M.L., Bertolotto, C.E.V., Pellegrino, K.C.M., Rodrigues, M.T. y Yonenaga-Yassudaa, Y. (2003). Chromosomal studies on sphaerodactyl lizards of genera *Gonatodes* and *Coleodactylus* (Squamata, Gekkonidae) using differential staining and fragile sites analyses. *Cytogenetic and Genome Research*, 103(1–2), 128–134.
- Schmid, M., Steinlein, C., Feichtinger, W., Haaf, T., Mijares-Urrutia, A., Schargel, W.E., Hedges, S.B. (2014). Cytogenetic studies on *Gonatodes* (Reptilia, Squamata, Sphaerodactylidae). *Cytogenetic and Genome Research*, 144(1), 47–61.
- Selcer, K.W. (1990). Egg-size relationships in a lizard with fixed clutch size: variation in a population of the Mediterranean gecko. *Herpetologica*, 46(1), 15–21.
- Serrano-Cardozo, V.H., Ramírez-Pinilla, M.P., Ortega, J.E. y Cortes, L.A. (2007). Annual Reproductive Activity of *Gonatodes albogularis* (Squamata: Gekkonidae) Living in an Anthropocarea in Santander, Colombia. *South American Journal of Herpetology*, 2(1), 31–38.
- Shine, R. (1999). Egg-laying reptiles in cold climates: Determinants and consequences of nest temperatures in montane lizards. *Journal of Evolutionary Biology*, 12(5), 918–926.
- Theiler, K. (1989). *The House Mouse: Atlas of Embryonic Development*. New York, U.S.A.: Springer-Verlag New York Inc.
- Uetz, P. y Hošek, J. (Ed.). (1995). *The Reptile Database*. Recuperado de: <http://www.reptile-database.org> [Accessed August 17, 2015].
- Vanzolini, P.E. (1980). *Coleodactylus septentrionalis*, sp. n., with notes on the distribution of the genus (Sauria, Gekkonidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 34(1), 1–9.
- Vitt, L.J. (1986). Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986(3), 773–786.

Werner, Y.L. (1971). The ontogenetic development of the vertebrae in some gekkonid lizards.

Journal of Morphology, 133,41–92.

Wise, P.A.D., Vickaryous, M.K. y Russell, A.P. (2009). An embryonic staging table for in ovo development of *Eublepharis macularius*, the leopard gecko. *The Anatomical Record*, 292(8), 1198–1212.