

Arqueología y filogenia para conocer la evolución del huevo amniótico y la viviparidad – Revisión

Gabriel Dorado¹, Fernando Luque², Francisco José Esteban³, Plácido Pascual⁴, Inmaculada Jiménez⁵, Francisco Javier S. Sánchez-Cañete⁶, Patricia Raya⁷, Teresa E. Rosales⁸, Víctor F. Vásquez⁹, Pilar Hernández¹⁰

¹ Autor para correspondencia, Dep. Bioquímica y Biología Molecular, Campus Rabanales C6-1-E17, Campus de Excelencia Internacional Agroalimentario (ceiA3), Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba (Spain), CE: <bb1dopeg@uco.es>; ² Laboratorio de Producción y Sanidad Animal de Córdoba, Ctra. Madrid-Cádiz km 395, 14071 Córdoba; ³ Servicio de Informática, Edificio Ramón y Cajal, Campus Rabanales, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba; ⁴ Laboratorio Agroalimentario de Córdoba, Consejería de Agricultura y Pesca, Junta de Andalucía, 14004 Córdoba; ⁵ IES Puertas del Campo, Avda. San Juan de Dios 1, 51001 Ceuta; ⁶ EE.PP. Sagrada Familia de Baena, Avda. Padre Villoslada 22, 14850 Baena (Córdoba); ⁷ Dep. Radiología y Medicina Física, Unidad de Física Médica, Facultad de Medicina, Avda. Menéndez Pidal s/n, Universidad de Córdoba, 14071 Córdoba; ⁸ Laboratorio de Arqueobiología, Avda. Juan Pablo II s/n, Universidad Nacional de Trujillo, 13011 Trujillo (Perú); ⁹ Centro de Investigaciones Arqueobiológicas y Paleoecológicas Andinas Arqueobios, C/. Martínez de Compañón 430-Bajo 100, Urbanización San Andrés, 13008 Trujillo (Perú); ¹⁰ Instituto de Agricultura Sostenible (IAS), Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), Alameda del Obispo s/n, 14080 Córdoba.

Resumen

¿Qué fue primero, el huevo o la gallina? No se trata de un juego de palabras, una broma o una pregunta irrelevante. Dos hipótesis han intentado responderlo. La primera, y aceptada desde hace años, propone que el proceso evolutivo pasó de la oviparidad, a través de una fase de Retención Embrionaria (RE), a la viviparidad. En otras palabras, primero surgió el huevo más simple, que eclosionó en el pollo más complejo. Es lo que se conoce como modelo terrestre. De hecho, los peces suelen poner huevos, aunque algunos tiburones son vivíparos. Incluso algunos mamíferos vivos (extantes) son ovíparos (monotremas como los ornitorrincos y los equidnas). Pero nuevas pruebas han puesto en entredicho esta visión tradicional, proponiendo que fue al revés. Así, primero fue la gallina, que acabó poniendo el huevo. Este es el modelo de la Retención Embrionaria Extendida (REE). En el primer paso evolutivo de este escenario, los antiguos reptiles, aves y mamíferos eran vivíparos. Posteriormente, algunos de ellos desarrollaron la oviparidad. De hecho, varios descubrimientos arqueológicos y filogenéticos han demostrado que primero, durante el periodo RE, desarrollaron finas capas de tejidos (membranas extraembrionarias) para un mejor desarrollo del embrión, dando lugar a los

amniotas. Se sabe que los reptiles vivos (como cocodrilos y tortugas) y las aves muestran típicamente oviparidad sin REE. Pero curiosamente, la mayoría de los lagartos, serpientes y mamíferos presentan oviparidad con REE o viviparidad. Mientras continúa el debate, tanto la arqueología como la biología molecular contribuirán a aclarar este interesante tema.

Palabras clave: Dendrograma, embriogénesis, ontogenia, madre, feto, interacciones, antagónico, *Ikechosaurus*.

Abstract

Which came first, the chicken or the egg? That is not a pun, joking or irrelevant question. Two hypotheses have tried to answer it. The first, and accepted for years, proposes that the evolutionary process went from oviparity, through an Embryonic Retention (ER) phase, to viviparity. In other words, the simpler egg came first, which hatched into the more complex chicken. That is known as the terrestrial model. Indeed, fishes typically lay eggs, albeit some sharks are viviparous. Even some living (extant) mammals are oviparous, (monotremes like platypus and echidnas). But new evidence has challenged such traditional view, proposing that it was the other way round. Thus, first came the chicken, which eventually laid the egg. That is the Extended Embryo-Retention (EER) model. In the first evolutionary step of this scenario, ancient reptiles, birds and mammals gave birth to offspring. Subsequently, some of them developed oviparity. Indeed, several archaeological and phylogenetic discoveries have shown that first, during the ER period, thin layers of tissues (extraembryonic membranes) evolved for a better development of the embryo, given rise to the amniotes. It is known that living reptiles (like crocodiles and turtles) and birds typically show non-EER oviparity. But curiously, most lizards, snakes and mammals exhibit oviparity with EER or viviparity. While the debate continues, both archaeology and molecular biology will contribute to clarify this interesting topic.

Key words: Dendrogram, embryogenesis, ontogeny, mother, fetus, interactions, antagonistic, *Ikechosaurus*.

Introducción

Tradicionalmente, la arqueología y la biología molecular han pertenecido a áreas científicas completamente separadas. Afortunadamente, ese escenario cambió con el desarrollo de sistemas de amplificación *in vitro* y plataformas de secuenciación de ácidos nucleicos masivamente paralelas. Otras áreas que contribuyeron a ese avance fueron la metabolómica, la proteómica y la investigación con isótopos estables. Todo esto ha abierto la puerta a nuevos estudios apasionantes, que han permitido descifrar enigmas hasta ahora irresolubles. Esto se aplica no sólo a las especies extantes (actualmente vivas) sino incluso a las extintas. Así, el matrimonio entre arqueología y biología molecular se ha producido y está arrojando resultados sorprendentes, como hemos mostrado anteriormente (Dorado et al, 2007-2022).

En este escenario, existe una cuestión evolutiva de larga duración en la ciencia, que se ha resumido gráficamente en la siguiente pregunta: *¿qué fue primero, la gallina o el huevo?* No es una pregunta irrelevante, sino significativa. Cabe aclarar que este enigma se relaciona con los amniotas tempranos. Son un grupo de vertebrados que experimentan un desarrollo embrionario o fetal dentro del amnios, que es una membrana protectora (ya sea dentro de un huevo o no). En otras palabras, ¿los primeros reptiles, aves y mamíferos pusieron huevos, o dieron a luz a sus crías primero, evolucionando la capacidad de producir huevos más adelante? También es importante señalar que la palabra huevo en este contexto no significa la célula sexual femenina (óvulo; complementario del espermatozoide masculino), sino una estructura elaborada con membranas fetales complejas (también conocida como huevo amniótico). De hecho, un desarrollo tan notable contribuyó significativamente al éxito evolutivo de reptiles, aves y mamíferos. Los peces y los anfibios no son amniotas. Los tiburones suelen poner huevos, pero algunos son vivíparos. Los tiburones ballena son todavía más curiosos, ya que utilizan ambas estrategias: primero generan huevos, que se desarrollan dentro del cuerpo de la madre, y luego dan a luz a las crías.

Hay dos hipótesis que intentan responder a la pregunta sobre la gallina y el huevo. Así, el modelo terrestre convencional implica oviparidad (poner huevos con cáscara dura o blanda) sin retención embrionaria extendida (REE), que luego evolucionó hacia REE con oviparidad y, finalmente, viviparidad (dando a luz a crías vivas). Esto podría haber sido debido a la adaptación a los ambientes terrestres secos y cálidos, así como para evitar las interacciones antagónicas entre el feto y la madre durante la REE (Romer, 1957). Pero otra hipótesis, apoyada por recientes descubrimientos arqueológicos, ha cuestionado tal supuesto anterior, con la propuesta del modelo de REE con viviparidad (Hubrecht, 1910; Mossman, 1987; Lombardi, 1994; Laurin

y Reisz, 1997; Laurin, 2005; Jiang et al, 2023). En tal modelo, inicialmente todos los animales amnióticos tendían a la viviparidad. Por tanto, fue la gallina antes que el huevo (Jiang et al, 2023).

El atractivo de la ciencia es que cualquier hipótesis puede convertirse en una teoría aceptada, pero ese estatus sólo se mantiene hasta que surge una nueva hipótesis diferente, con mayor apoyo científico. Ese puede ser el caso en dilema del huevo y la gallina. En este escenario, los análisis arqueológicos y filogenéticos han permitido llegar a una conclusión sorprendente, mostrando una vez más el poder del método científico. Las dos hipótesis se resumen a continuación (Fig. 1).

Modelo terrestre: primero vino el huevo y luego la gallina

Cuando se propuso el enigma gallina/huevo, se supuso que la respuesta obvia era que primero vino el huevo y luego la gallina (Romer, 1957). De hecho, muchas especies filogenéticamente anteriores a los amniotas ponen huevos y no son vivíparas. Este modelo se vio reforzado aún más con el sorprendente hecho de que algunos mamíferos vivos conocidos como los monotremas (autóctonos de Australia y Nueva Guinea) no son vivíparos, sino que ponen huevos. Los monotremas que viven actualmente son el ornitorrinco (*Ornithorhynchus anatinus*) y cuatro especies de equidnas: el occidental de pico largo (*Zaglossus bruijii*), el de pico largo de Sir David (*Z. attenboroughi*), el oriental de pico largo (*Z. bartoni*) con cuatro subespecies y el de pico corto (*Tachyglossus aculeatus*).

Por otro lado, los marsupiales (nativos de Australasia y América) son vivíparos, pero no tienen placenta. Por lo tanto, dan a luz a crías mucho menos desarrolladas que los mamíferos placentarios. Esto podría interpretarse como un paso evolutivo con respecto a los mamíferos ovíparos, pero aún no tan evolucionados como los placentarios. Resulta curioso, sorprendente, e incluso impactante, el descubrimiento de que la placenta evolucionó a partir de una infección retroviral (Mi et al, 2000).

Modelo de REE: primero vino la gallina y luego el huevo

El modelo terrestre anterior ha sido ampliamente aceptado hasta recientemente, cuando estudios arqueológicos y filogenéticos han revelado resultados sorprendentes. El registro fósil había demostrado previamente que los coristoderos eran morfológicamente diversos, incluidos reptiles parecidos a lagartos o cocodrilos, así como morfologías de cuello largo. Vivieron desde el periodo Jurásico Medio-Triásico, hasta el Mioceno [hace 168 a 20, e incluso 11,6 millones de años (Ma)]. Fueron considerados vivíparos.

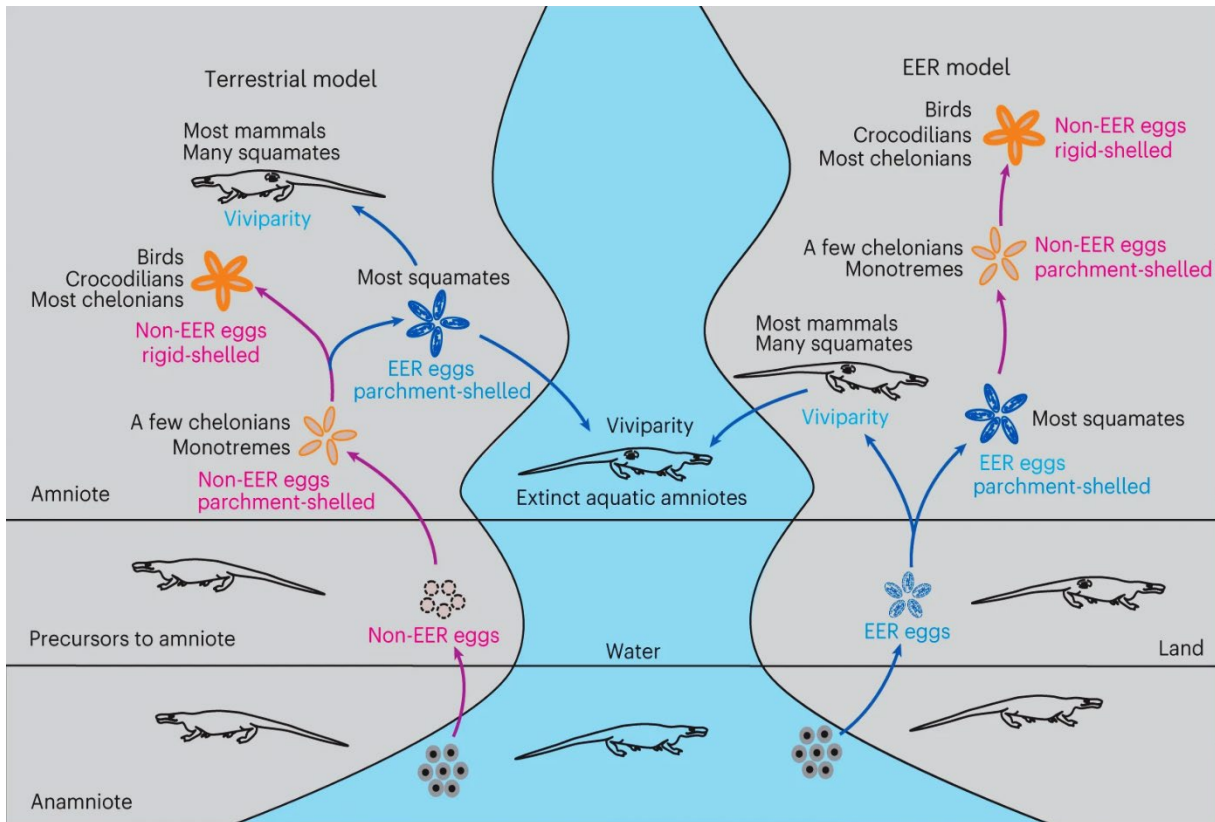


Figura 1. Dos hipótesis sobre la evolución del huevo amniótico. El modelo terrestre (izquierda) propone una oviparidad original sin REE (púrpura) y una mayor evolución hacia la oviparidad con REE y viviparidad (azul) que evoluciona varias veces. Por el contrario, el modelo de la REE (derecha) describe la evolución de la REE primitiva desde la oviparidad hasta la viviparidad (azul), con la oviparidad sin REE (púrpura) evolucionando varias veces. © Springer Nature (Jiang et al, 2023).

Sin embargo, recientemente se ha encontrado en China un espécimen de coristodero ovíparo (*Ikechosaurus* sp.) del período Cretácico Inferior (125 a 120 Ma), que sorprendentemente contiene un embrión articulado dentro de un huevo con cáscara de pergamino.

Este notable descubrimiento, junto con otras pruebas, ha sido analizado recientemente. Esto ha generado un dendrograma (árbol filogenético) de oviparidad, REE y viviparidad para amniotas existentes y extintos. Sorprendentemente, muestra que la reproducción original de los arcosauromorfos basales era con REE (incluida la viviparidad). En otras palabras, este modelo propone que las membranas extraembrionarias surgieron para controlar la interacción materno-fetal durante una REE prolongada. Así, los primeros reptiles, aves y mamíferos habrían dado a luz a sus crías y luego, algunos de ellos,

desarrollaron la capacidad de poner huevos. Curiosamente, los cocodrilos, las tortugas y las aves que viven actualmente normalmente exhiben oviparidad sin REE (ponen huevos en una etapa temprana de desarrollo), pero la mayoría de los lagartos, serpientes y mamíferos exhiben oviparidad con REE o viviparidad (Jiang et al, 2023) (Fig. 2). Incluso peces como algunos tiburones son vivíparos, aunque no son amniotas, como se ha indicado antes.

Estos hallazgos revelan signos de capacidad de retención embrionaria y viviparidad en los antepasados de todas las principales ramas evolutivas de los clados Amniota (lagartos y parientes) y Archosauria (cocodrilos, dinosaurios y aves). De esta forma, la madre retiene a las crías durante un período de tiempo variable, hasta que las condiciones sean las mejores para su supervivencia. Por lo tanto, en lugar de que el huevo de cáscara dura sea un éxito evolutivo original, esta investigación señala que en realidad fue la REE la que desencadenó el cambio.

Antes de los amniotas, los primeros tetrápodos que desarrollaron extremidades a partir de aletas de peces normalmente tenían hábitos anfibios. Vivían en el agua o cerca de ella para alimentarse y reproducirse, como los anfibios modernos incluyendo ranas, sapos y salamandras. Sin embargo, esto cambió con la llegada de los amniotas, hace 320 millones de años. Salieron del agua porque desarrollaron una piel impermeable y otras formas de controlar la pérdida de agua. Entre ellos, el huevo amniótico fue de suma importancia, convirtiéndose en un gran éxito. Era una especie de “estanque privado”, en el que se protegía al reptil en desarrollo de la desecación en climas secos y cálidos. Eso permitió al amniota alejarse de la orilla del agua, conquistar y dominar los ecosistemas terrestres.

Curiosamente, los fósiles también han mostrado una preferencia por las crías, a través de la viviparidad. De hecho, muchas especies eran portadoras de vida, incluidos los reptiles marinos mesozoicos, como los ictiosaurios y los plesiosaurios. La notable prueba fósil del *Ikechosaurus* descrita anteriormente subraya la interacción recurrente entre oviparidad y viviparidad, que se encuentra en varios grupos; no sólo en lagartos. Curiosamente, la práctica de la REE está muy extendida entre los vertebrados actuales. Esto es particularmente relevante entre los lagartos y las serpientes. Las crías se liberan tanto dentro como sin huevos. La práctica de la REE parece tener ventajas ecológicas, permitiendo a las madres liberar a sus crías cuando las temperaturas son lo suficientemente cálidas y los suministros de alimentos son abundantes.

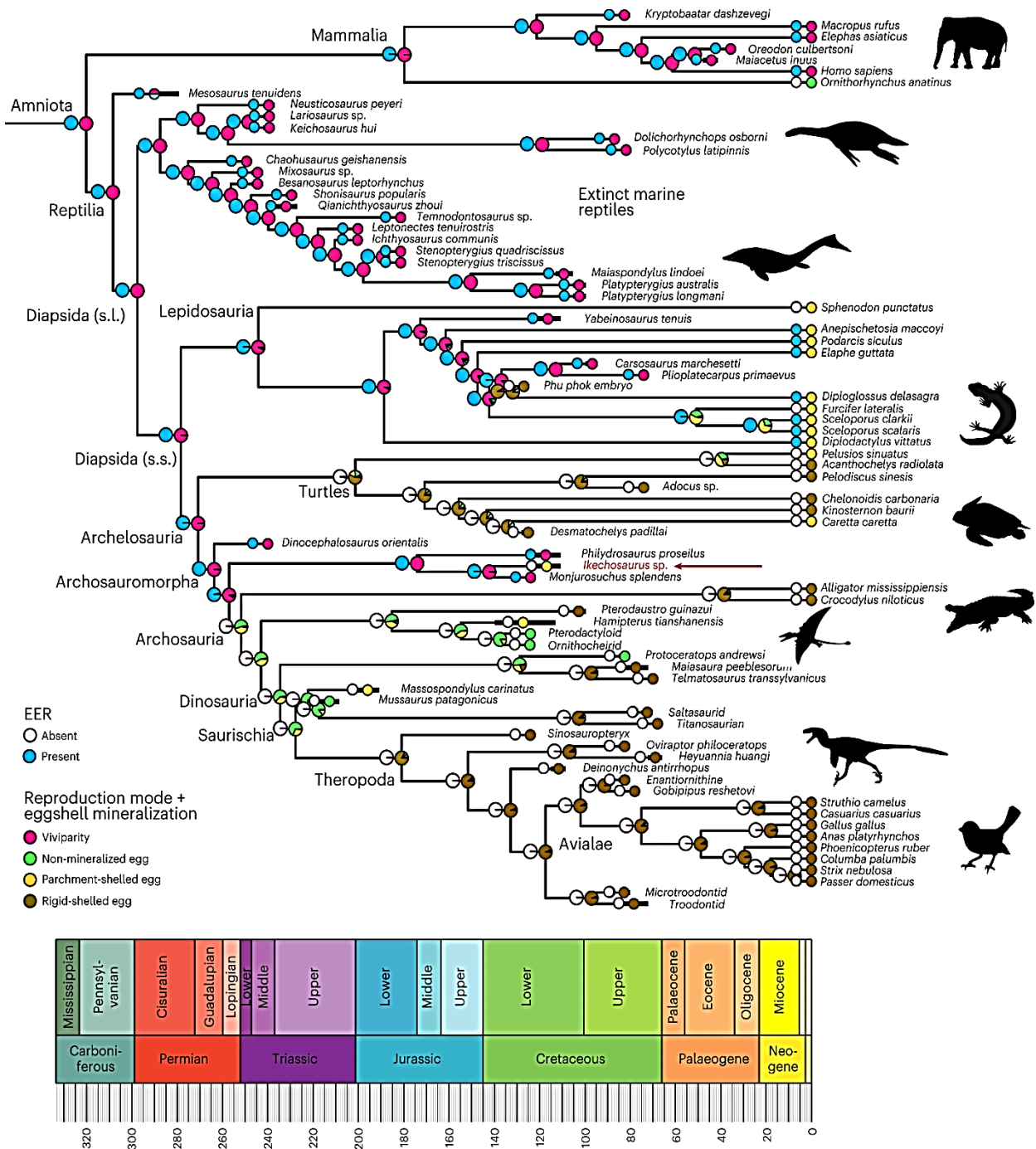


Figura 2. Filogenia de la oviparidad, REE y viviparidad en amniotas. El dendrograma incluye 80 especies (51 extintas y 29 existentes), en relación con modos de reproducción, mineralización de la cáscara de huevo, sin REE, con REE y viviparidad. © Springer Nature (Jiang et al, 2023).

Conclusiones finales y perspectivas de futuro

La reciente propuesta en este tema de que primero surgió la viviparidad y luego vino la oviparidad en los amniotas es ciertamente provocativa. Esto es particularmente significativo, teniendo en cuenta el supuesto opuesto anterior, que se ha aceptado durante décadas. Los nuevos descubrimientos refuerzan la idea de flexibilidad reproductiva en el reino animal, incluso al principio, y subrayan cómo las estrategias de supervivencia de la naturaleza pueden ser mucho más diversas y adaptativas de lo que se suponía anteriormente. De hecho, el complejo viaje de la vida en la Tierra sigue revelando sorpresas. Por otro lado, aunque la ontogenia no recapitula la filogenia en todos los casos, a veces se parece a ella. La embriogénesis, ontogenia, filogenia y biología molecular permitirán analizar mejor este interesante tema evolutivo. Esto fortalecerá las relaciones recientes entre la arqueología y dichas disciplinas. Sin duda, el futuro es prometedor en este interesante tema científico.

Agradecimientos. Financiado por Ministerio de Economía y Competitividad (proyecto MINECO BIO2015-64737-R) e Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (MINECO e INIA RF2012-00002-C02-02); Consejería de Agricultura y Pesca (041/C/2007, 75/C/2009 y 56/C/2010), Consejería de Economía, Innovación y Ciencia (P11-AGR-7322 y P12-AGR-0482) y Grupo PAI (AGR-248) de Junta de Andalucía; y Universidad de Córdoba (Ayuda a Grupos), Spain.

Referencias bibliográficas

- Dorado G, Gálvez S, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2021a): Analyzing modern biomolecules: the revolution of nucleic-acid sequencing – Review. *Biomolecules* (section Molecular Genetics) 11: 1111 (18 pp).
- Dorado G, Jiménez I, Rey I, Sánchez-Cañete FJS, Luque F, Morales A, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2013): Genomics and proteomics in bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 7: 47-63.
- Dorado G, Luque F, Esteban FJ, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2021b): Molecular biology to infer phenotypes of forensic and ancient remains in bioarchaeology – Review. *Archaeobios* 15: 49-64.
- Dorado G, Luque F, Esteban FJ, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2022): Involvement

of nucleic-acid methylation on biology and evolution: from first hominids to modern humans – Review. *Archaeobios* 17: 104-116.

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Pérez-Jiménez M, Raya P, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2015): Second-generation nucleic-acid sequencing and bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 9: 216-230.

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Pérez-Jiménez M, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Martín J, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2016): Sequencing ancient RNA in bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 10: 103-111.

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF (2017): Clustered Regularly-Interspaced Short-Palindromic Repeats (CRISPR) in bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 11: 179-188.

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2018): Evolution from first hominids to modern humans: philosophy, bioarchaeology and biology - Review. *Archaeobios* 12: 69-82

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2019): Bioarchaeology to bring back scents from extinct plants - Review. *Archaeobios* 13: 66-75.

Dorado G, Luque F, Pascual P, Jiménez I, Sánchez-Cañete FJS, Raya P, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2020): Implications of non-coding RNA on biology and evolution: from first hominids to modern humans - Review. *Archaeobios* 14: 107-118.

Dorado G, Rey I, Rosales TE, Sánchez-Cañete FJS, Luque F, Jiménez I, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Vásquez VF (2009): Ancient DNA to decipher the domestication of dog - Review. *Archaeobios* 3: 127-132.

Dorado G, Rey I, Rosales TE, Sánchez-Cañete FJS, Luque F, Jiménez I, Morales A, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Hernández P, Vásquez VF (2010): Biological mass extinctions on planet Earth - Review. *Archaeobios* 4: 53-64.

- Dorado G, Rosales TE, Luque F, Sánchez-Cañete FJS, Rey I, Jiménez I, Morales A, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Vásquez VF, Hernández P (2011): Ancient nucleic acids from maize - Review. *Archaeobios* 5: 21-28.
- Dorado G, Rosales TE, Luque F, Sánchez-Cañete FJS, Rey I, Jiménez I, Morales A, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Vásquez VF, Hernández P (2012): Isotopes in bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 6: 79-91.
- Dorado G, Sánchez-Cañete FJS, Pascual P, Jiménez I, Luque F, Pérez-Jiménez M, Raya P, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Rosales TE, Vásquez VF, Hernández P (2014): Starch genomics and bioarchaeology - Review. *Archaeobios* 8: 41-50.
- Dorado G, Vásquez V, Rey I, Luque F, Jiménez I, Morales A, Gálvez M, Sáiz J, Sánchez A, Hernández P (2008): Sequencing ancient and modern genomes - Review. *Archaeobios* 2: 75-80.
- Dorado G, Vásquez V, Rey I, Vega JL (2007): Archaeology meets Molecular Biology - Review. *Archaeobios* 1: 1-2.
- Hubrecht AA W (1910): Memoirs: the foetal membranes of the vertebrates. *Journal of Cell Science* 2: 177-188.
- Jiang B, He Y, Elsler A, Wang S, Keating JN, Song J, Kearns SL, Benton MJ (2023): Extended embryo retention and viviparity in the first amniotes. *Nature Ecology & Evolution* 7: 1131-1140.
- Laurin M, Reisz RR (1997): A new perspective on tetrapod phylogeny. In: Sumida S, Martin KLM (eds): *Amniote Origins*. Academic Press (Cambridge, MA, USA): 9-59.
- Laurin, M (2005): Embryo retention, character optimization, and the origin of the extra-embryonic membranes of the amniotic egg. *Journal of Natural History* 39: 3151-3161.
- Lombardi J (1994): Embryo retention and the origin of the amniote condition. *Journal of Morphology* 220: 368.
- Mi S, Lee X, Li X, Veldman GM, Finnerty H, Racie L, LaVallie E, Tang XY, Edouard P, Howes S, Keith JC Jr, McCoy JM (2000): Syncytin is a captive retroviral envelope protein involved in human placental morphogenesis. *Nature* 403: 785-789.

Mossman HW (1987): *Vertebrate Fetal Membranes*. Rutgers University Press (New Brunswick, NJ, USA).

Romer AS (1957): Origin of the amniote egg. *The Scientific Monthly* 85: 57-63.