



ARTÍCULO ORIGINAL

Dinámica estacional de la morfología ovárica y de los cuerpos grasos del lagarto invasor *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae) en La Habana, Cuba

Seasonal ovarian and fat-bodies dynamics of the invader lizard Hemidactylus mabouia (Sauria: Gekkonidae) in Havana, Cuba

Karina Velazco Pérez¹ y Ana Clara Sanz Ochotorena²

¹ Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA, Cuba

² Facultad de Biología, Universidad de La Habana

Autor para correspondencia:
karina@ecologia.cu

RESUMEN

El desconocimiento sobre la ecología de las especies invasoras limita el desarrollo de estrategias para evitar su propagación, que es la segunda mayor causa de pérdida de la biodiversidad y de extinción. En este estudio se describen la estructura macroscópica, microscópica y la dinámica de los ovarios de *Hemidactylus mabouia*, se establece el patrón reproductivo de las hembras de una población de este geco en La Habana, y se relaciona con factores ambientales. Entre mayo y diciembre de 2007 se recolectaron 41 hembras de esta especie en La Habana. La menor hembra sexualmente activa capturada tuvo una longitud hocico-cloaca de 51,6 mm. Los ovarios se clasificaron en cinco categorías reproductivas que, unidas al comportamiento mensual del peso ovárico, permiten afirmar que las hembras siguen un patrón reproductivo cíclico. Los meses con mayor actividad reproductiva fueron mayo y junio, mientras que los de menor actividad fueron septiembre, octubre y noviembre. No se observaron huevos oviducos ni en julio ni en octubre. El desarrollo de los ovarios fue simétrico. Siempre que se observaron huevos oviducos, en el ovario correspondiente se presentaron folículos vitelogénicos. El peso corporal se redujo significativamente con el incremento de la temperatura media de los 30 días anteriores. El valor relativo del peso ovárico fue modificado de forma inversa por cambios instantáneos en la humedad relativa, mientras que el peso relativo de los huevos recibió la influencia directa de las horas-sol cuando se consideraron los 30 días previos a la colecta. La dinámica del peso de los cuerpos grasos fue inversa a la de las gónadas.

Palabras clave: geco, reproducción, ovario, foliculogénesis, histología

ABSTRACT

The ignorance on invading species' ecology limits the development of strategies to avoid its propagation, which is the second bigger cause of biodiversity loss and of extinction. In this study, the macroscopic and microscopic struc-

Recibido: 2016-03-18

Aceptado: 2016-04-15

ture and the dynamics of *Hemidactylus mabouia*'s ovaries are described, the female reproductive pattern of a population of this gecko in Havana is established, and related with environmental factors. Between May and December of 2007, 41 females *Hemidactylus mabouia* were collected at Havana. Minor female with sexual activity showed a 51.6 mm snout–vent length. Ovaries were classified into five reproduction categories, which together with monthly behavior of the weight of ovaries, allowed to state that females follow a cyclical reproductive pattern. The greatest reproductive activity took place in May and September months, while September, October and November showed the minimum activity. No oviductal eggs were observed in July or in October. Development of ovaries was symmetrical. Each time oviductal eggs were observed, vitellogenic follicles showed themselves in the correspondent ovaries. Females body weight diminished significantly with the grow of mean temperature of the previous 30 days. Relative weight of the ovaries was modified in an inverse way by instantaneous changes of relative humidity, whereas the relative weight of eggs received a direct influence of sunny hours, when the 30 days that preceded the collect were taken into account. Fat bodies weight dynamic behavior was in the opposite of the gonads one.

Keywords: gecko, reproduction, ovary, folliculogenesis, histology

INTRODUCCIÓN

La propagación de especies exóticas invasoras es la segunda causa más importante de la pérdida de la biodiversidad y las extinciones en la mayoría de las áreas en el mundo, después de la fragmentación del hábitat (Sutherland, 2000; McNeely *et al.*, 2001), ya que constituye un gran problema para los ambientes naturales y las especies nativas (Vitousek *et al.*, 1997; Mooney y Hoobs, 2000). Uno de los principales factores limitantes que impiden la mejor comprensión de la naturaleza de este problema a nivel local, así como el manejo subsiguiente de las especies invasoras, es la falta de información en cuanto a aspectos de su ecología (Rocha y Anjos, 2007).

El gecko tropical casero *Hemidactylus mabouia* (figura 1), es una especie ampliamente distribuida en el trópico, que ha invadido el Nuevo Mundo como consecuencia de introducciones accidentales. La vía más reconocida fueron los barcos negreros, que durante la colonización europea de las Américas viajaban desde las áreas de distribución originales de este lagarto, en África Central y del Este (Ávila-Pires, 1995; Federico y Cacivio, 2000; Fuenmayor *et al.*, 2005). Esta salamandrina ha probado ser una colonizadora muy exitosa, y en la actualidad se ha extendido ampliamente por África y Asia (Jesus *et al.*, 2005), el sur de América del Norte (Meshaka *et al.*, 2004) y América Central (Van Buurt, 2006) y Sudamérica (Colli, 2005; Fuenmayor *et al.*, 2005; Carranza y Arnold, 2006).

Los individuos de esta especie son observados generalmente durante la noche, y se asocian generalmente a hábitats antrópicos o periantrópicos, donde se alimentan de insectos atraídos por la luz artificial, por lo

que podrían actuar como importantes controladores biológicos de plagas y vectores (Köhler, 2003; Solórzano, 2003). Por otra parte, son hospederos de varios parásitos, representando un riesgo de salud para otros animales y hasta para los humanos (McAllister *et al.*, 2010).

Sin embargo, a pesar de todos estos argumentos, el conocimiento sobre la biología reproductiva de este



Figura 1. Hembra adulta de *Hemidactylus mabouia* en la pared de una casa de La Habana, Cuba.

Figure 1. Adult female of *Hemidactylus mabouia* in a house wall in La Habana, Cuba.

lagarto permanece escaso (Rocha y Anjos, 2007). Este es un problema común a todos los miembros de la familia Gekkonidae (Vences *et al.*, 2004a), y probablemente se deba a factores tales, como el pequeño tamaño de las nidadas y su número poco variable, así como la actividad nocturna y los microhábitats de estas especies, que muchas veces dificultan la observación de campo y la manipulación (Regalado, 2006).

Entre las investigaciones que se han realizado sobre la reproducción del género *Hemidactylus* (*e.g.* Church, 1962; Sanyal y Prasad, 1967; Varma y Guraya, 1975; Ota, 1994; Meshaka, 1995; Qiujin *et al.*, 1999; Shanbhag *et al.*, 1998; Krysko *et al.*, 2003; Anjos, 2004; Khan y Rai, 2004; Bonfligio *et al.*, 2005; Johnson *et al.*, 2005; Rai y Haider, 2005; Moodley y van Wyk, 2007; Nogueira *et al.*, 2007; 2011; 2015; Anjos y Rocha, 2008; Velazco, 2008; Eckstut *et al.*, 2009; Sanz *et al.*, 2009; Rheubert *et al.*, 2011; Al-Amri *et al.*, 2012; McKay y Phillips, 2012; Sarkar *et al.*, 2016), sólo ocho se refieren a *H. mabouia*, una en Sudáfrica (Moodley y van Wyk, 2007), cinco en Brasil (Anjos, 2004; Bonfligio *et al.*, 2005; Anjos y Rocha, 2008; Nogueira *et al.*, 2011; 2015) y dos en Cuba (Velazco, 2008; Sanz *et al.*, 2009). Únicamente Moodley y van Wyk (2007) y Velazco (2008) han empleado estudios histológicos de los ovarios como índice de actividad gonadal de esta especie, aunque sólo esta última autora la relacionó con variables climáticas.

De acuerdo con Regalado (2003; 2006), por su gran abundancia, su estatus de especie exótica, su resistencia en cautividad y el uso que hace de múltiples canales de comunicación, *H. mabouia* podría utilizarse como "organismo modelo" para investigar cómo influyen los factores ambientales y filogenéticos en la historia natural de los lagartos, y en general de los reptiles.

Por todo lo anterior, adquiere sumo interés la realización de investigaciones sobre la reproducción de estos geos, para lo cual el estudio se propuso los siguientes objetivos: (1) describir la estructura macroscópica, microscópica y la dinámica de los ovarios de *H. mabouia*; (2) establecer el patrón reproductivo de las hembras de una población de este gecko en La Habana; y (3) relacionar la dinámica de la morfología ovárica y de los cuerpos grasos con factores ambientales como la temperatura, la humedad relativa, las horas de iluminación y las precipitaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Desde mayo hasta diciembre del 2007, exceptuando agosto, se recolectaron 41 hembras de *H. mabouia* (cuatro en noviembre; cinco en mayo, octubre y diciembre; seis en septiembre; siete en junio y nueve en julio) a todo lo largo de la Avenida Paseo, en el área urbana del Vedado (82° 23' 28" W, 23° 08' 11" N), en el municipio habanero de Plaza de la Revolución. La colecta se extendió de las 19:00 a las 23:00 h, que es el horario en que comienzan a salir de sus escondites del día e inician su actividad.

Se recolectaron cinco ejemplares una vez al mes, excepto en noviembre (cuatro ejemplares), septiembre (seis ejemplares), junio (siete ejemplares) y julio (nueve ejemplares), generalmente a mediados o a finales de este período de tiempo. Los animales se atraparon de forma manual, ya fuera en los troncos de los jagüeyes (*Ficus benjamina*) y postes que bordean la avenida, en las paredes y tejados de las casas, o en la hojarasca, pero siempre en lugares asociados a las construcciones humanas. Se trabajó solamente con ejemplares adultos. Fueron considerados como tales aquellas hembras cuyas longitudes hocico-cloaca (LHC) fueran mayores que la que poseyera la colectada con la menor talla, que presentara folículos vitelogénicos y/o huevos oviducos.

La temperatura (en °C) se midió *in situ* a las 10:00 p.m. con un sicrómetro de 0 - 50°C. Este valor se consideró como la temperatura al instante de la colecta y fue medida a 1,5 m de altura del suelo, por ser este hábitat el más común de esta especie. Además, se obtuvieron los datos trihorarios de temperatura (en °C), humedad relativa (en por ciento) y lámina acumulada de la lluvia (en mm), así como la cantidad diaria de horas-sol (horas de radiaciones directas a lo largo de un día), a partir de las mediciones realizadas por el Instituto Nacional de Meteorología (23° 08' 52" N, 82° 19' 36" W) entre el 1/04/2007 y el 31/12/2007.

Los ejemplares fueron anestesiados con éter dietílico antes de que transcurrieran 24 horas de la captura. Su peso corporal (PC) se determinó con una balanza Metzler de precisión 0,001 g y la LHC con un pie de rey de precisión 0,1 mm. Luego se llevó a cabo la disección y se le extrajeron los ovarios, los huevos oviducos (siempre que existieran) y los cuerpos grasos. Cada ovario y huevo fue fijado en líquido de Bouin por un período no mayor de 18 horas (Sanz y Uribe, 1999; Sanz *et al.*, 2000). Los cuerpos grasos se fijaron directamente en alcohol al 70%. Al día siguiente, las muestras se secaron con un papel de filtro y luego se pesaron en

una balanza analítica digital Santorius de precisión 0,0001 g.

Para el procesamiento histológico, los ovarios se deshidrataron con alcoholes de concentración creciente en un microprocesador automático de tejidos, marca Histokinette VACUUM ROTARY, y se aclararon con xilol (Aguilar *et al.*, 1996). Posteriormente se realizó la inclusión en parafina con un índice de fusión cercano a 58°C. Los cortes se realizaron con el micrótopo de rotación manual a 7 µm. Las tiras de cortes se colocaron en los portaobjetos con albúmina como adhesivo, y se prepararon para ser teñidos. Los métodos de tinción empleados fueron: Hematoxilina de Harris regresiva – eosina alcohólica (HE), Ácido peryódico – Schiff (PAS) y Tinción de gliceraldehído de Adams para proteínas. En los casos en que la reacción de PAS dio positiva, se realizó la tinción con lugol siguiendo el Método de Gram para glucógeno. Algunos cortes se tiñeron para ADN con DAPI (4', 6-diamidino-2-fenilindol).

Luego de realizar los tipos anteriores de tinciones diferenciales, las preparaciones fueron fotografiadas utilizando un microscopio acoplado a una cámara digital con objetivos a 10x, 16x, 20x, 40x y 100x. En el caso de los cortes teñidos con DAPI se utilizó la iluminación epifluorescente.

Los cortes histológicos se clasificaron a partir de las categorías reproductivas de Licht y Gorman (1970), que se ampliaron convenientemente para los fines de esta investigación.

Los datos se procesaron mediante el programa Statistica 6.1 (Statsoft Inc.). A todas las variables se les comprobó la normalidad de los datos mediante la prueba Kolmogorov-Smirnov y la homogeneidad de la varianza por la prueba Levene. Se analizaron las variables corporales *longitud hocico-cloaca* (LHC), *peso corporal* (PC) y *peso relativo de los cuerpos grasos* (PRCG); y las variables gonadales *peso relativo del ovario derecho* (PROD) y *peso relativo del huevo oviducal derecho* (PRHD).

Para hallar el coeficiente de condición (CC) se aplicó la fórmula (Andrews *et al.*, 1983):

$$CC = (\text{peso del cuerpo})^{0,33} \frac{100}{\text{longitud hocico - cloaca}}$$

Las variables cuyos datos se distribuyeron normalmente (prueba Kolmogorov-Smirnov) y cumplieron con la homogeneidad de varianzas (prueba Levene), se analizaron con un ANOVA de clasificación simple y la prueba Student-Newman-Keuls (SNK), en busca de

diferencias entre los meses. Cuando no se cumplieron las asunciones, se practicó un Kruskal-Wallis y una Comparación Múltiple de Rangos de Medias. Por último, considerando el reducido tamaño de la muestra, se efectuó una correlación no paramétrica (prueba de Spearman) entre las variables (corporales y reproductivas) medidas y las variables climáticas obtenidas. Este análisis se practicó a tres escalas diferentes de tiempo con el propósito de establecer el nivel de significación con que las variables morfológicas y gonadales de *H. mabouia* responden a estos estímulos con distintos tiempos antecedentes: (1) al instante de la colecta (valores tomados el mismo día a las 10:00 p.m.), (2) desde 24 horas naturales antes de la colecta (período comprendido entre las 10:00 p.m. del día anterior hasta esa misma hora en el día de las capturas) y (3) desde 30 días naturales antes de la colecta (período comprendido entre las 10:00 p.m. del día de las capturas y esa misma hora 30 días antes). En el primero de los tres casos los valores de las variables (exceptuando por supuesto las horas-sol y la lámina de lluvia) correspondieron exactamente con el instante de la captura, tomado como las 10:00 p.m. En los otros dos casos se consideraron los valores medios de temperatura, humedad relativa y horas-sol en dichos períodos, así como los valores acumulados de la lámina de lluvia.

RESULTADOS

Tamaño corporal y madurez sexual

La longitud hocico-cloaca de las hembras adultas (n = 41) de *H. mabouia* varió desde 51,60 a 66,00 mm (59,13 ± 0,60 mm), mientras que el peso corporal se mantuvo en el rango de 2,01 a 6,80 g (4,06 ± 0,14 g). La hembra de menor tamaño (51,6 mm) fue capturada en julio, y coincidió con la de menor peso (2,01 g). Presentaba un pequeño folículo vitelogénico, aunque aún en las primeras fases. El peso del ovario correspondiente fue de 0,0015 g.

La longitud hocico-cloaca de las hembras no cumplió con la homogeneidad de las varianzas, al contrario del peso corporal, que sí se ajustó a esta distribución. La longitud hocico-cloaca no varió significativamente entre los meses (Kruskal-Wallis, $H = 5,17$, gl = 6, $p > 0,05$), en contraste con el peso corporal (ANOVA unifactorial, $F = 3,08$, gl = 6, $p < 0,05$). El mayor valor medio de LHC se alcanzó en junio (61,12 mm) y los menores en septiembre (57,83 mm) y octubre (57,90 mm) (fig. 2). Con relación al PC, la prueba de Student-

Newman-Keuls mostró diferencias entre julio y diciembre. A dichos meses correspondieron la menor (3,43 g) y la mayor (5,12 g) hembras, respectivamente (fig. 3). Además, en diciembre se encontró el valor máximo de PC en las hembras (6,80 g). La media de junio (4,49 g) también se mantuvo ligeramente elevada con respecto al resto de los meses.

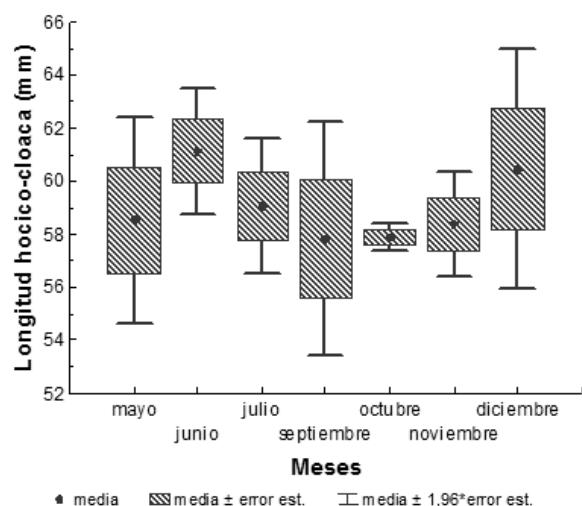


Figura 2. Dinámica de la longitud hocico-cloaca de las hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana.

Figure 2. Dynamic of snout-sewer length in adult females of *H. mabouia* collected in La Habana.

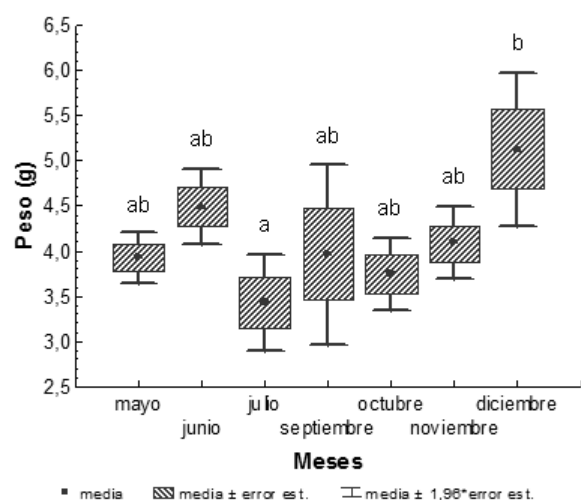


Figura 3. Dinámica del peso corporal de las hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (letras diferentes indican valores de media diferentes, $p < 0,05$)

Figure 3. Dynamic of body weight of adult females of *H. mabouia* collected in La Habana (different letters indicate mean differences by $p < 0,05$).

Los valores del coeficiente de condición sí cumplieron las premisas de normalidad y homocedasticidad. La hembra menos robusta fue capturada en julio, y presentó un valor de CC de 2,9; mientras que la de mayor robustez alcanzó 3,16 ($2,67 \pm 0,02$) en diciembre (figura 4). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA de clasificación simple, $F = 3,26$, $gl = 6$, $p = 0,01$) para esta variable entre los meses. Las diferencias se obtuvieron para los meses de julio y diciembre (SNK), a los que corresponden la media más baja y la más alta (figura 4), y los valores mínimo y máximo, respectivamente. Se establecieron además diferencias significativas (Student, $t = -2,44$, $p < 0,05$) entre los meses de temperaturas más elevadas (mayo-julio) y los de temperaturas más frescas (septiembre-diciembre), estos últimos con un valor de media mayor.

Dinámica Ovárica y de los cuerpos grasos

No se pudieron distinguir cuerpos grasos en el abdomen de las hembras hasta el mes de octubre, cuando cesa su actividad reproductiva. En ese mes sólo en el 40% de las hembras se observó la presencia de cuerpos grasos. En noviembre este número aumentó a un 50%, y ya en diciembre, cuando se alcanzaron los mayores valores de media (14,36 mg de peso absoluto y

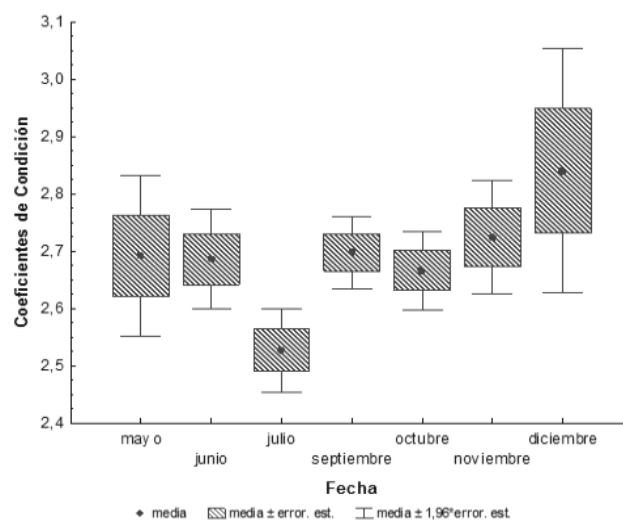


Figura 4. Dinámica de los coeficientes de condición de las hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (letras diferentes indican valores de media diferentes, $p < 0,05$)

Figure 3. Dynamic of condition coefficient of adult females of *H. mabouia* collected in La Habana (different letters indicate mean differences by $p < 0,05$).

0,29% de peso relativo), el 100% de las hembras capturadas tenían estas estructuras. Por lo tanto, los valores extremos fueron de 0,00 a 28,50 mg ($2,72 \pm 1,02$ mg) para su peso absoluto, y de 0,00 a 0,58% ($0,06 \pm 0,02\%$) para su peso relativo (expresado en por ciento del peso total del cuerpo). El análisis mostró que esta última variable no siguió una distribución normal ni cumplió con la homogeneidad de las varianzas, y que existían diferencias altamente significativas entre los meses (Kruskal-Wallis, $H = 26,99$, $gl = 6$, $p = 0,0001$). La prueba de Comparación Múltiple de Rangos de Medias destacó las diferencias entre diciembre y el resto de los meses (fig. 5).

Los valores máximo (145,60 mg) y mínimo (1,00 mg) del peso absoluto de los ovarios estuvieron muy alejados uno del otro (144,60 mg). En la Tabla I se muestran los estadísticos descriptivos de esta variable, a partir de los cuales se calcularon los valores del peso relativo del ovario derecho (peso ovárico por cada 100 mg de peso corporal), cuyos estadígrafos aparecen igualmente reflejados. El peso relativo de los ovarios también se caracterizó también por una gran diferencia (3,37 mg/100 mg de peso corporal) entre sus valores máximo (3,40 mg/100 mg de peso corporal) y mínimo (0,03 mg/100 mg de peso corporal). No cum-

plió ni la normalidad ni la homogeneidad de las varianzas, por lo que se le practicó un Kruskal-Wallis que resaltó diferencias significativas entre los meses ($H = 15,92$, $gl = 6$, $p < 0,05$). Las principales diferencias (Comparación Múltiple de Rangos de Media) se presentaron entre mayo y octubre, meses en los que

Tabla I. Estadística descriptiva morfológica de las variables ováricas de hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana. N = número de individuos, X = media general, SE = error estándar de la media. Pesos absolutos en mg y relativos en mg/100 mg de PC.

Table I. Descriptive statistics of morphological variables of ovary in adult females of *H. mabouia* collected in La Habana. N = number of individuals, X = general mean, SE = standard error. Absolute weights in mg and relatives in mg/100 mg of body weight.

Variable	N	X	SE	Valor Mín.	Valor Máx.
POD	36	24,16	6,29	1,00	145,6
PROD	36	0,57	015	0,03	3,4
PHD	9	212,58	22,36	148,90	347,4
PRHD	9	4,45	0,54	3,31	8,69
PHI	8	212,30	27,31	75,80	325,7
PRHI	8	4,38	0,63	1,93	8,14

POD = peso del ovario derecho, PROD = peso relativo del ovario derecho, PHD = peso del huevo oviducal derecho, PRHD = peso relativo del huevo oviducal derecho, PHI = peso del huevo oviducal izquierdo, PRHI = peso relativo del huevo oviducal izquierdo

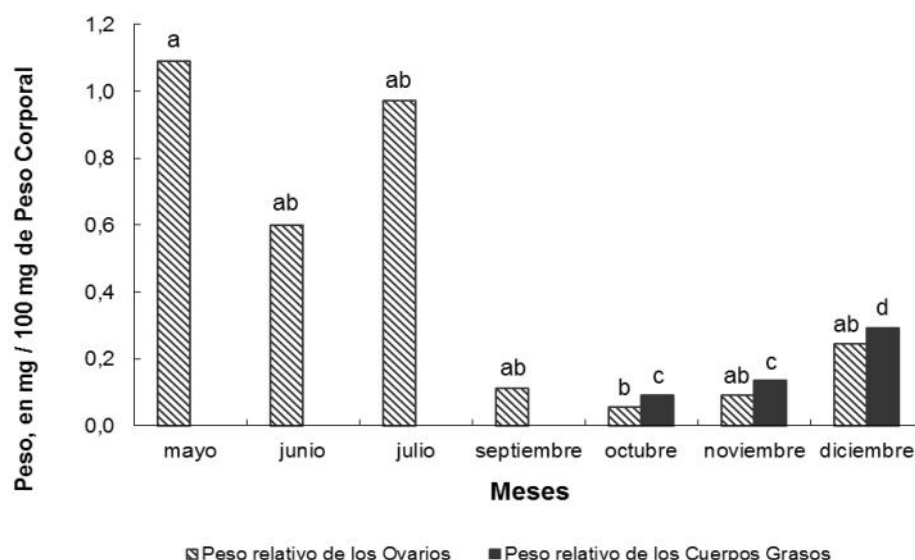


Figura 5. Dinámica de los pesos relativos de los cuerpos grasos y de los ovarios de las hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (las letras a y b para los ovarios, y c y d para los cuerpos grasos, indican valores de media diferentes, para $p < 0,0001$ y $p < 0,05$, respectivamente).

Figura 5. Dinámica de los pesos relativos de los cuerpos grasos y de los ovarios de las hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (las letras a y b para los ovarios, y c y d para los cuerpos grasos, indican valores de media diferentes, para $p < 0,0001$ y $p < 0,05$, respectivamente).

tanto el peso ovárico relativo como el absoluto alcanzaron sus máximos promedios (relativo: 1,09 mg/100 mg de peso corporal; absoluto: 44,40 mg) y también los mínimos (relativo: 0,06 mg/100 mg de peso corporal; absoluto: 2,10 mg), respectivamente. En la figura 5 se pueden distinguir tres grupos por sus valores medios: los meses de mayo y julio alcanzaron los mayores valores, mientras que los mínimos se ubicaron desde septiembre hasta diciembre; por otra parte, junio tuvo un promedio intermedio. Esta variación coincide con el comportamiento de la clasificación en categorías reproductivas (fig. 6).

En todas las hembras estudiadas se observó que en ambos ovarios, la vitelogénesis ocurría de forma simultánea, lo cual evidencia la simetría de este proceso. El número de folículos del ovario izquierdo fue casi siempre el mismo que el del derecho, con una media de siete folículos por ovario. Los ovarios se pudieron caracterizar teniendo en cuenta los diferentes tipos de folículos que se observaron. De acuerdo con la clasificación utilizada, todas las hembras en octubre (peso ovárico mínimo, Tabla I), una hembra en septiembre (PROD: 0,11 mg/100 mg de peso corporal; POD: 4,96 mg) y dos en noviembre (PROD: 0,09 mg/100 mg de peso corporal; POD: 3,92 mg) se encontraban en la categoría I (presencia de folículos previtelogénicos solamente), correspondiente a hembras adultas no reproductivas. Los folículos se observaron pequeños, menores de 1,5 mm y traslúcidos.

Desde mayo aparecieron hembras en estadio III (presencia de folículos vitelogénicos grandes, entre 3-5 mm o mayores, amarillos por el vitelo), que en este caso fueron cuatro de un total de cinco ejemplares (80%). Esta característica predominó a lo largo del estudio, con excepción de octubre y noviembre, período en el que no se encontraron folículos vitelogénicos. Aunque el mayor porcentaje se observó en mayo, fue en julio que se capturó el mayor número de hembras en estadio III. En junio fue el 57% (cuatro de siete ejemplares), mientras que tanto en septiembre como en diciembre solamente una hembra se ubicó en esta categoría (para el 20% en ambos casos). En esta etapa fue que se alcanzaron los promedios más altos de peso de los ovarios derechos.

En julio, noviembre y diciembre se encontraron hembras correspondientes al estadio II (presencia de folículos en las primeras etapas de la vitelogénesis). Los folículos vitelogénicos tempranos se identificaron por su tamaño entre 1,5 mm y 3 mm y su color blanco opaco, además de que en las preparaciones se observó un solo tipo de células foliculares con forma cúbica en la capa granulosa y pocas plaquetas vitelinas, aún en formación, en el citoplasma. En julio se registraron 3 hembras en esta categoría (la tercera parte del total), mientras que en noviembre y diciembre se capturaron una (25%) y dos (40%), respectivamente, con

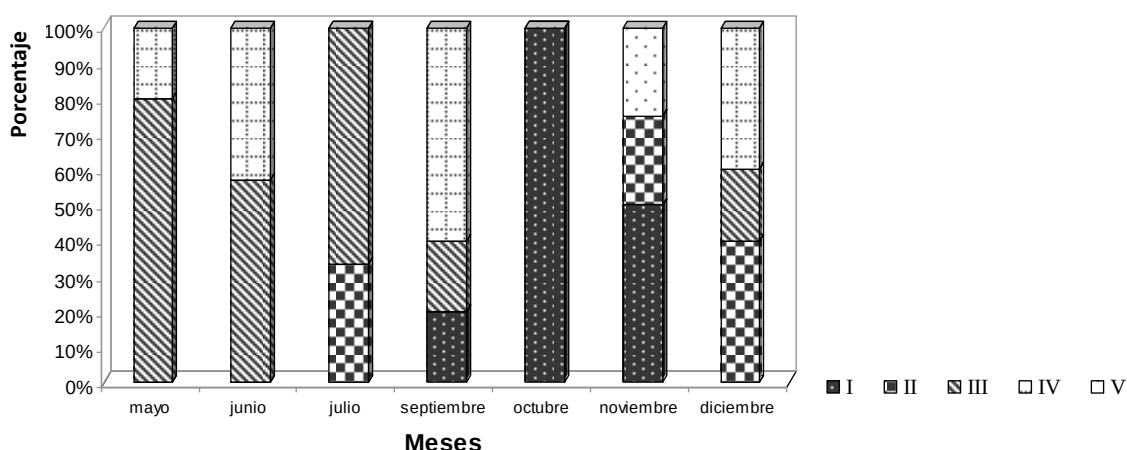


Figura 6. Dinámica del porcentaje de hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana, clasificadas por categorías reproductivas (I, II, III, IV y V son las categorías reproductivas).

Figura 6. Dinámica del porcentaje de hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana, clasificadas por categorías reproductivas (I, II, III, IV y V son las categorías reproductivas).

ovarios de este tipo. El peso ovárico comenzó a aumentar nuevamente, aunque de forma ligera (PROD: 0,25 mg/100 mg de peso corporal; POD: 13,14 mg).

La vitelogénesis ocurre simultáneamente en ambos ovarios, aunque puede darse el caso de que un ovario vitelogénico presentara folículos mayores de 3 mm, mientras que el ovario alterno tuviera folículos vitelogénicos algo menores de ese diámetro. Los ovarios ovulatorios o grávidos se distinguieron por la presencia de un folículo vitelogénico mayor de 3 mm en ambos ovarios.

El primer huevo oviducal se encontró en el primer mes de colecta (mayo), para un 20%. Esta hembra correspondió al estadio IV (presencia de dos huevos oviducal, uno en cada oviducto). Dentro de esta clasificación también se ubicaron tres hembras en junio (43%), tres en septiembre (60%) y dos en diciembre (40%). Ni en julio ni en octubre se capturaron hembras con huevos oviducal. En noviembre, sin embargo, se colectó una hembra en categoría V (presencia de un solo huevo oviducal). Dicho huevo estaba en el tercio inferior del oviducto derecho, a punto de ser puesto, y sus dimensiones fueron de 7,3 x 6 mm, mientras que su peso fue de 170,7 mg. Todos los huevos en el tercio inferior del oviducto presentaron una cubierta blanca y dura (a la que comúnmente se le denomina cáscara). Mientras, los del tercio superior del oviducto generalmente tenían una cubierta blanda y traslúcida, aunque algunos mostraron la típi-

ca cáscara blanda, pero éstos estaban más desplazados hacia la porción media del oviducto.

Si se observan las figuras 5 y 6, se puede apreciar que los cuerpos grasos se comportan de forma inversa a la dinámica de la morfología ovárica.

En la Tabla I se resumieron también los estadísticos del peso de los huevos oviducal izquierdo y derecho. Estas variables se relativizaron llevándolas a X mg por cada 100 mg de peso corporal. Los valores siguieron una distribución normal y cumplieron con la homogeneidad de varianzas. No hubo diferencias significativas entre los pesos relativos de los huevos del oviducto derecho y los del izquierdo (Student, $t = 1,30$, $p > 0,05$). El ANOVA unifactorial confirmó la existencia de diferencias significativas para los huevos oviducal de ambos lados entre los meses de colecta (huevo oviducal derecho: $F = 21,68$, $gl = 6$, $p < 0,01$; huevo oviducal izquierdo: $F = 5,54$, $gl = 6$, $p < 0,05$). Los valores de mayo en ambos casos se diferenciaron del resto de los meses en que se presentaron huevos oviducal (SNK).

En la figura 7 se observa la dinámica de esta variación. En mayo se registraron los valores más altos de media (PRHD: 8,69 mg/100 mg de peso corporal; PRHI: 8,14 mg/100 mg de peso corporal). El resto de los promedios mensuales se mantuvo por debajo de las medias generales (PRHD: 4,45 mg/100 mg de peso corporal; PRHI: 4,38 mg/100 mg de peso corporal).

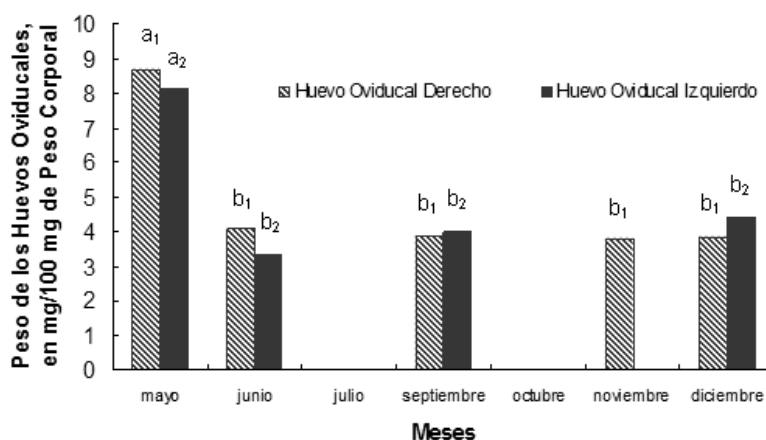


Figura 7. Dinámica del peso de los huevos oviducal derecho e izquierdo de hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (las letras a_1 y b_1 para los huevos oviducal derechos y a_2 y b_2 para los huevos oviducal izquierdos, indican valores de media diferentes, para $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente). El resto de los meses no aparece por estar todas las hembras en las categorías I, II y III

Figura 7. Dinámica del peso de los huevos oviducal derecho e izquierdo de hembras adultas de *H. mabouia* colectadas en La Habana (las letras a_1 y b_1 para los huevos oviducal derechos y a_2 y b_2 para los huevos oviducal izquierdos, indican valores de media diferentes, para $p < 0,01$ y $p < 0,05$, respectivamente). El resto de los meses no aparece por estar todas las hembras en las categorías I, II y III

Dinámica de la morfología microscópica de las gónadas de hembras de *H. mabouia*

Los ovarios de *H. mabouia* se observaron en posición dorsal, simétricos y unidos a la pared del cuerpo por un mesovario. En la corteza ovárica se encontraron los folículos en diversos grados de desarrollo y cubiertos por un epitelio simple plano. La médula interna estaba compuesta por escasas fibras de tejido conectivo, muchas fibras colágenas y reticulares y vasos sanguíneos. Los lechos germinales (fig. 8A-B), de uno a dos por cada ovario, ocupaban una posición dorsal y contenían ovogonias y algunos ovocitos jóvenes. Las primeras tenían un núcleo grande, redondo, con un nucléolo central muy nítido. La heterocromatina estaba dispersa y el citoplasma se veía tenue en las preparaciones. Se detectaron en todos los meses.

En la pared de todos los folículos se observaron una teca de tejido conectivo (fig. 8D), la capa granulosa de células foliculares y, entre ambas, la lámina basal. Por fuera de la membrana plasmática de los ovocitos se halló la membrana vitelina (fig. 8D, 9A y 9D). Los ovocitos primordiales en el lecho germinal estaban rodeados de una sola capa de células prefoliculares cúbicas (fig. 8B). Durante esta fase la heterocromatina en el núcleo casi no se pudo ver y el nucléolo permanecía muy pequeño.

En los folículos previtelogénicos, el ovocito primario presentó un aumento de tamaño considerable, al igual que la vesícula germinativa o núcleo (fig. 9G). No ha ocurrido aún la deposición de vitelo (se observan diferencias en cuanto a la cantidad y presencia de vitelo, en las fotomicrografías de las figuras 8C y 9D-F). Los folículos más grandes se caracterizaron por la proliferación de su capa granulosa y de la teca para dar lugar a un folículo de varias capas celulares. La capa granulosa estuvo compuesta por tres tipos celulares: grandes o piriformes, intermedias y pequeñas (fig. 8F-G, 9A y 9F). Las células piriformes presentaron un núcleo esférico, grande, heterocromatina dispersa y un nucléolo, y se ubicaron más cerca de la lámina basal. Las células intermedias mostraron una talla media entre los dos tipos celulares, y su núcleo se tiñó un poco más, al igual que el nucléolo. Las células pequeñas fueron más esféricas y su núcleo presentó una envoltura nuclear muy evidente y un nucléolo en posición central. Se encontraron cerca de la membrana vitelina o zona pelúcida, aunque también se observaron algunas cerca de la lámina basal. La tinción con DAPI (técnica de inmunofluorescencia) confirmó que

la mayor compactación de la cromatina ocurría en las células pequeñas. A la salida del lecho germinal, los folículos previtelogénicos presentaron una teca gruesa. Se observaron fibroblastos muy aplanados (fig. 8E-F y 9A).

Durante la vitelogénesis, algunos folículos se observaron aumentados de tamaño y el citoplasma del ovocito con algún grado de modificación, ya fuera debido a la vacuolización por deposición de lípidos o, en los más avanzados, por la formación de las plaquetas vitelinas (fig. 9D y 9E). En estas últimas se detectó un gradiente según el cual las más pequeñas se ubicaron cercanas a la periferia, donde se mantuvo una zona sin plaquetas hasta cerca del final de la vitelogénesis, mientras que las de mayor diámetro se dispusieron centralmente. La técnica de PAS condujo a resultados positivos en el interior del citoplasma de los ovocitos vitelogénicos (fig. 9C y 9D), pero resultó negativa para Gram (Iugol), o sea, que el carbohidrato que señaló PAS no es el glucógeno (fig. 9C). El vitelo también mostró presencia de proteínas con la tinción de Adams (fig. 9B). A medida que aumentó el diámetro del folículo, disminuyó el número de capas de células foliculares hasta quedar con una sola, de células sumamente aplanadas, hasta el momento de la ovulación (fig. 9F).

La membrana vitelina o zona pelúcida se observó muy engrosada, y en ella se pudieron distinguir dos zonas. La más externa fue más homogénea, y dio una reacción muy intensa con PAS (fig. 8D y 9D). La más interna se mostró más tenue y muy estriada, y su grosor aumentó conforme progresaba la vitelogénesis. Esto se observó también en folículos previtelogénicos que ya habían adquirido cierto tamaño y estaban a punto de comenzar la deposición de vitelo.

Se identificó atresia folicular en un ovocito previtelogénico, con una proliferación anormal de sus células foliculares (fig. 9H). En otros ejemplares se vio también atresia vitelogénica, en la cual las plaquetas vitelinas estaban degradadas, la membrana primaria ausente, las células foliculares aparecían hipertrofiadas, segregadas e incluso habían proliferado hacia el vitelo del ovocito, al parecer degradándolo. Todas estas hembras se capturaron en el mes de julio.

Relación entre la dinámica de las variables morfológicas y ováricas y las condiciones climáticas

El PC de las hembras estudiadas y la temperatura a las diferentes escalas de tiempo analizadas, mostró valores estables y no significativos ($N = 8$; $p = 0,30$ y $p = 0,32$) con

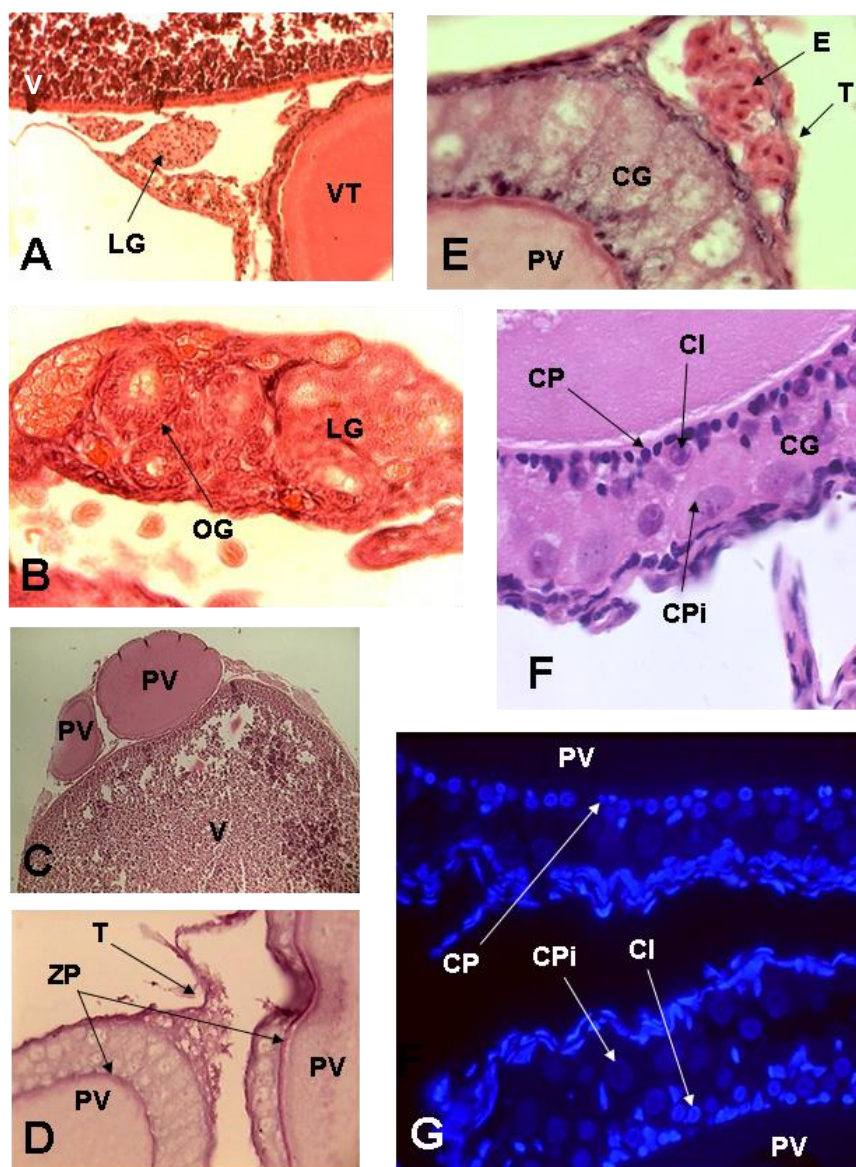


Figura 8. Fotomicrografías de cortes transversales de ovarios de *H. mabouia*: **A.-** Ovario de una hembra capturada en mayo: lecho germinal (LG) con ovogonias, y cerca de éste, dos folículos vitelogénicos, uno de ellos completamente vitelogénico (V) y el otro en las primeras etapas de este proceso (VT). HE, 100x. **B.-** Otro lecho germinal (LG), a mayor aumento, de una muestra de octubre: se observan las ovogonias (OG) con diferentes tamaños y grados de desarrollo, algunas rodeadas por una capa única de células foliculares cúbicas. HE, 400x. **C.-** Ovario de una hembra capturada en junio: se observan dos folículos previtelogénicos (PV) que acompañan a un ovocito vitelogénico (V). HE, 40x. **D.-** Muestra de la misma hembra: resultado positivo de la tinción de PAS que evidencia la presencia de carbohidratos en el citoplasma, la constitución glicoproteica de la zona pelúcida (ZP) y la presencia de fibras colágenas en la teca (T) de dos folículos previtelogénicos (PV). PAS, 400x. **E.-** El mismo folículo previtelogénico (PV): se observa la presencia de fibras y vasos sanguíneos en la teca (T) con abundantes eritrocitos nucleados (E), así como el gran grosor de su capa granulosa (CG). HE, 1000x. **F.-** Folículo previtelogénico (PV) de un ejemplar capturado en julio: se distinguen los tres tipos de células presentes en la capa granulosa (CG): piriformes (CPI), intermedias (CI) y pequeñas (CP). HE, 1000x. **G.-** Dos folículos previtelogénicos (PV) de otra hembra capturada en el mismo mes: en las periferias se observa, como resultado de la iluminación epifluorescente, la mayor compactación de la cromatina en las células foliculares pequeñas (CP), en comparación con las células intermedias (CI) y piriformes (CPI). DAPI, 160x.

Figure 9. Photomicrography of transversal slides of ovaries of *H. mabouia*

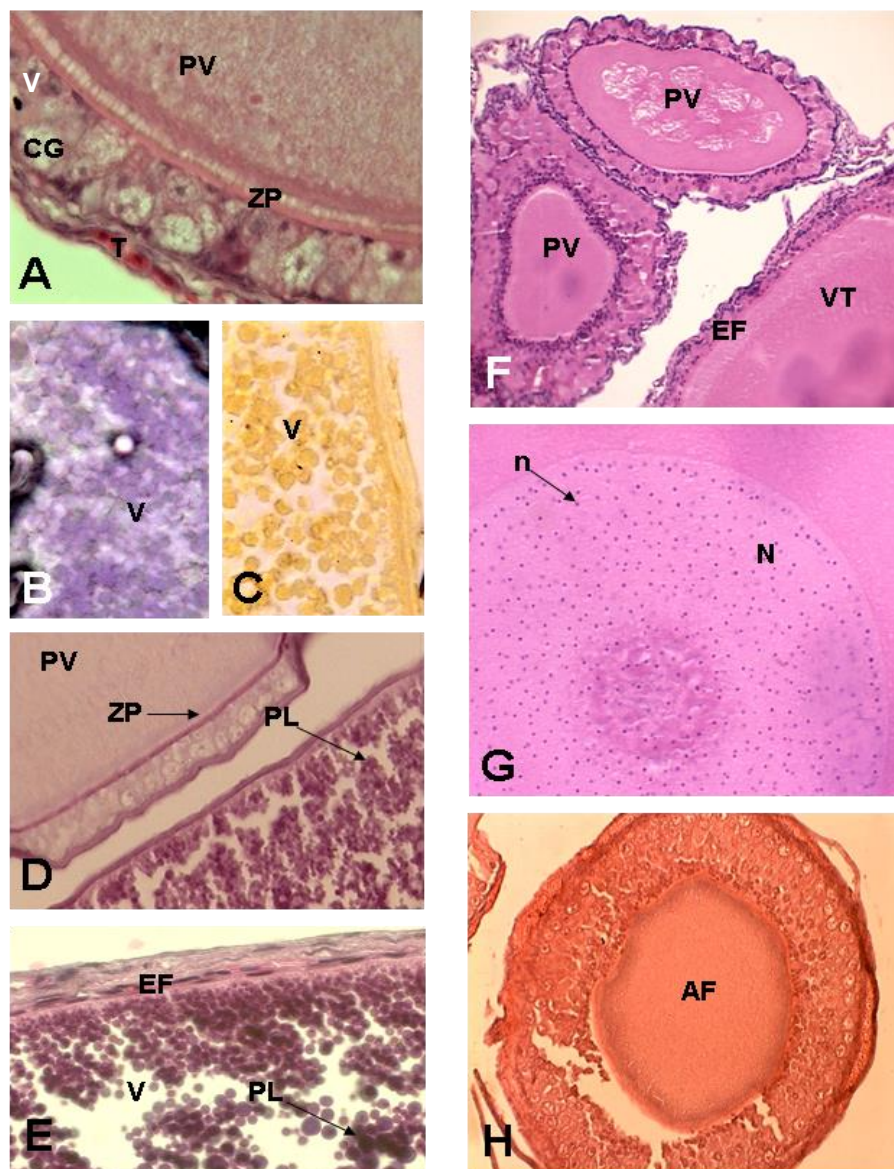


Figura 9. Fotomicrografías de cortes transversales de ovarios de *H. mabouia*: A.- Folículo previtelogénico (PV) del ovario de una hembra capturada en junio: en la periferia se distinguen los tres tipos celulares de la capa granulosa (CG) y parte de la teca (T) con vasos sanguíneos; se aprecia la interacción que se establece en la zona pelúcida (ZP) entre el citoplasma del ovocito y las células foliculares. HE, 1000x. B.- Zona del citoplasma de un folículo vitelogénico (V) de la misma hembra, cuyo vitelo reacciona positivo a la presencia de proteínas. Adams, 1000x. C.- Otro folículo vitelogénico (V) de la misma muestra: no se aprecia coloración que evidencie la presencia de glucógeno en el vitelo del ovocito. Gram (Iugol), 1000x. D.- Otros dos folículos del mismo ovario: uno previtelogénico (PV) y otro totalmente vitelogénico (V) con epitelio folicular totalmente plano y plaquetas vitelinas (PL) en el citoplasma; resalta la presencia de carbohidratos en el vitelo y la constitución glicoproteica de la zona pelúcida (ZP). PAS, 400x. E.- Plaquetas vitelinas (PL) del citoplasma de un folículo completamente vitelogénico (V) de una hembra de julio: epitelio folicular plano (EF). HE, 1000x. F.- Ovario en el estadio II de una hembra capturada en julio: se ven dos folículos previtelogénicos (PV) con los tres tipos de células foliculares y un folículo al inicio de la vitelogénesis (VT), con un epitelio folicular (EF) con un solo tipo celular pero aún cúbicas. HE, 200x. G.- Núcleo (N) de un folículo previtelogénico del mismo ovario, en cuya periferia se aprecian numerosos nucléolos (n). HE, 1000x. H.- Ovocito previtelogénico en atresia folicular (AF) de una muestra de octubre. HE, 1000x.

Figure 9. Photomicrography of transversal slides of ovaries of *H. mabouia*.

las dos menores escalas de tiempo, y una reducción notable del valor de p cuando el intervalo de tiempo considerado aumentó a 30 días previos a la colecta ($N = 8$; $p = 0,01$). Esto evidenció que la temperatura del período de 30 días es la que influye sobre la variable corporal analizada en las hembras, incluso de forma muy significativa. Esta correlación fue de signo negativo ($R = -0,81$).

En cuanto a las horas de radiación directa, su influencia sobre el peso relativo de los huevos oviducos (PRHD) se manifestó de forma significativa, al alcanzar un valor $p = 0,02$ bajo el efecto de los 30 días que precedieron a la captura. El coeficiente de correlación de Spearman ($N = 6$; $R = +0,89$) determinó que el tipo de correlación fuera positiva.

A diferencia de los casos anteriores, el valor de humedad relativa que tuvo significación sobre el peso relativo de los ovarios (PROD) fue el que se registró al instante de la colecta (a las 10:00 p.m. del propio día). Con el aumento del tiempo previo al muestreo, el valor de p tendió a incrementarse, aunque de forma muy ligera (de $p < 0,05$ a $p = 0,09$, y luego hasta $p = 0,16$), lo que demuestra que la relación entre el peso relativo de los ovarios y la humedad relativa es estrecha.

Por último, no se encontraron diferencias significativas de ninguna variable biológica con respecto a la pluviosidad.

En la figura 10 se resume el comportamiento de las variables climáticas medidas en el periodo de estudio. Sólo se han representado los valores medios mensuales en el caso de la temperatura, la humedad relativa y las horas-sol; y los acumulados mensuales de la lluvia. En el periodo de estudio, la temperatura tuvo un valor medio de 26°C , la humedad relativa promedio fue 78%, la radiación media fue de 8,3 horas-sol/día y se acumularon 915,9 mm de lluvia en los 103 días en que ocurrió este fenómeno meteorológico.

DISCUSIÓN

La longitud hocico-cloaca media con la cual las hembras colectadas de *H. mabouia* alcanzaron la madurez sexual (51,6 mm; $n = 41$), fue inferior a la estimada por Howard *et al.* (2001) (55,0 mm; $n = 5$) y cercana a la encontrada por Bonfiglio *et al.* (2005) (52,6 mm; $n = 32$), en áreas urbanas de Anguilla y Brasil, respectivamente. Sin embargo, el nuestro fue un valor muy superior a los obtenidos, en ambientes periantrópicos y/o más conservados, por Meshaka *et al.* (1994a; 1994b) (46,0 mm) en Florida; Rocha y Anjos (2007) y Anjos y Rocha (2008) en Brasil (47,9 mm; $n = 85-88$); e Iturriaga y Marrero (2013) (40,3 mm; $n = 25$) en el Jardín Zoológico de La Habana. De modo similar, la LHC media encontrada en la presente contribución fue mayor que en todos los estudios anteriores. La talla máxima de las hembras (66,0 mm) coincidió con el valor máximo que se describe en la literatura (Powell *et al.*, 1998).

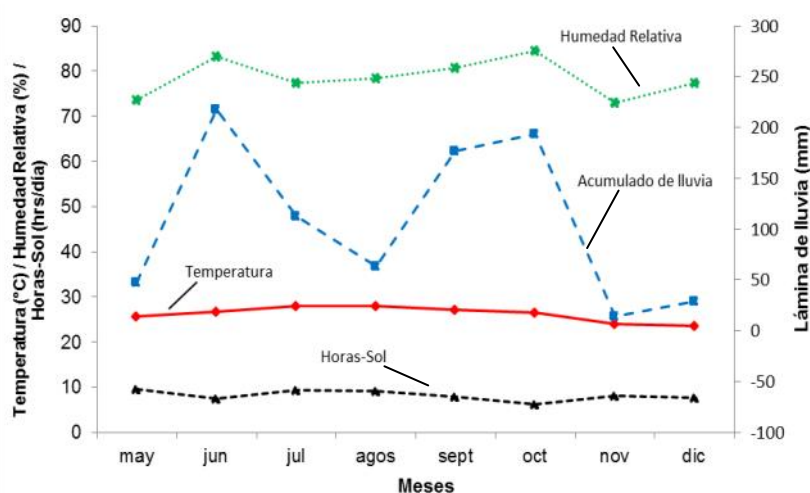


Figura 10. Dinámica de los valores medios mensuales de la temperatura, la humedad relativa y las horas-sol, y de los acumulados mensuales de la lluvia, para el periodo entre el 01/05/2007 a 31/12/2007 en La Habana. Datos del Instituto de Meteorología.

Figure 10. Dynamic of mean values of temperature, relative humidity and sunny hours, and of month accumulated rain, for the period between 01/05/2007 to 31/12/2007 in La Habana. Data from Institute of Meteorology.

Estas diferencias podrían estar influidas por el pequeño tamaño de muestra que utilizaron Howard *et al.* (2001), o por el grado de antropización del sitio en que fueron colectados los ejemplares.

En todos los gecónidos, el tamaño de la puesta es fijo y, por tanto, un mayor esfuerzo reproductivo dependerá de un incremento en la talla de los huevos o en la frecuencia con que son depositados. En esta especie, Anjos y Rocha (2008) encontraron que las hembras más grandes, y posiblemente más viejas, producían huevos mayores. En ambientes más perturbados las condiciones podrían ser muy agresivas para los recién nacidos, por lo cual podrían estar actuando presiones selectivas a favor del aumento en el tamaño de las hembras como garantía de éxito reproductivo.

Sanyal y Prasad (1967) encontraron que los huevos de *H. flaviviridis*, de la India, eclosionan 36-39 días después de depositados. Los neonatos de ambos sexos crecen rápidamente y casi alcanzan la talla y el peso de los adultos en cinco meses. Uno o dos meses más tarde se vuelven sexualmente maduros y se reproducen cuando tienen unos 11 meses de nacidos. Si el comportamiento de *H. mabouia* es similar al de su congénico, explicaría el gran número de hembras en la primera categoría (ovarios con folículos vitelogénicos solamente) con tallas muy cercanas a la LHC de madurez sexual. Posiblemente hayan sido ejemplares en estados de transición prerreproductivos, nacidos al final de la estación reproductiva anterior, y que alcanzaron la madurez al comienzo de esta (marzo a abril). Sería recomendable llevar a cabo futuros estudios en los que se determinaran las tasas de crecimiento y maduración de *H. mabouia* bajo las condiciones de nuestra zona geográfica.

La presencia de hembras con LHC mayores que el valor medio en cada mes, excepto en octubre, sugiere que la hembra de *H. mabouia* puede vivir más de una temporada, y que su crecimiento continúa después de la madurez sexual. Esto coincide con lo descrito por Johnson *et al.* (2005) para *H. turcicus*. El crecimiento ininterrumpido en las hembras puede constituir una estrategia reproductiva (Sugg *et al.*, 1995).

La LHC apenas varió en los meses de estudio, aunque el peso corporal fluctuó considerablemente alrededor de su valor medio, en dependencia del estado reproductivo en que se encontraban las hembras. Esto lo corrobora el hecho de que se hallaran diferencias significativas en la dinámica de los coeficientes de

condición, que es una medida de la robustez del animal. Las hembras más robustas resultaron ser, precisamente, las que estaban grávidas y llevaban la carga extra del peso de los folículos y/o de los huevos oviduciales. Al igual que en este estudio, Church (1962) encontró muy poca variación en la longitud hocico-cloaca durante el ciclo reproductivo de los geos javanés *H. frenatus*, *Cosymbotus platyurus* y *Peropus mutilatus*, aunque sus pesos corporales se mantuvieron constantes, sin cambios estacionales. Este autor sugirió que la causa podría ser que en los trópicos, al permanecer casi constantes las variables climáticas, la abundancia de comida siempre es adecuada.

En los meses de menor actividad reproductiva, el ligero incremento del coeficiente de condición en este sexo puede deberse al tamaño de los cuerpos grasos, que en esa época comienzan a desarrollarse. El ciclo de estas estructuras se comportó de manera inversa con el ciclo reproductivo, como ocurre muy a menudo en lagartos tropicales (*e.g.* Chapman y Chapman, 1964; Licht y Gorman, 1970; Ruibal *et al.*, 1972; Gorman y Licht, 1975a; 1975b; Cheng y Lin, 1977; Silva y Estrada, 1984; Novo y Estrada, 1986; Valderrama y Rodríguez, 1988; Lee *et al.*, 1989; Ramírez-Bautista y Vitt, 1997; Sanz y Uribe, 1999; Sanz *et al.*, 2000).

La relación inversa entre la estación reproductiva y la deposición de lípidos está bien establecida para los reptiles en general (Derickson, 1976; Fox, 1977). Fitch (1982) generaliza esta relación al afirmar que los cuerpos grasos se alargan cuando las gónadas están pequeñas e inactivas. En el presente estudio se pudo observar cómo durante los meses de mayor actividad reproductiva los cuerpos grasos fueron imperceptibles, y luego empezaron a hacerse evidentes a partir de octubre, lo cual coincidió con el inicio del período de menor actividad reproductiva. Luego continuaron aumentando hasta diciembre, mes en el que se interrumpieron las capturas.

Se ha aceptado la idea de que en las hembras estas estructuras funcionan como una reserva de nutrientes que más tarde formarán parte del vitelo de los ovocitos (Fitch, 1982). Esto no ha sido totalmente demostrado, pero Hahn y Tinkle (1965) encontraron que en *Uta stansburiana* existe una correlación entre el peso de los cuerpos grasos y la cantidad de vitelo de los huevos al ser depositados. Smith (1967) demostró en tres especies de *Ameiva* que los esteroides juegan un papel regulador en la movilización de los lípidos desde los cuerpos grasos hacia el hígado, en forma de ácidos

grasos libres (Hahn y Tinkle, 1965), en donde se sintetizan precursores del vitelo como la vitelogenina. McCann (1953) establece que en las áreas con cambios estacionales los cuerpos grasos de los geconidos se desarrollan cuando el alimento es abundante y luego decrecen durante la siguiente estación de escasez. Church (1962) no observó cuerpos grasos en los geocos caseros de Java *Cosymbotus platyurus*, *Hemidactylus frenatus* y *Peropus mutilatus*, pues con suficiente abundancia de comida diaria probablemente los cuerpos grasos de estas tres especies quedaron superfluos y por eso no se desarrollaron. Sin embargo, en el geoco *Gehyra variegata* la pérdida de la cola en las hembras, y por lo tanto de los cuerpos grasos presentes en ella, puede impedir la producción de huevos (Henle, 1990).

La morfología de los ovarios de *H. mabouia* sigue el patrón de todos los reptiles (Fox, 1977; Palmer *et al.*, 1997). En todo momento los resultados histológicos obtenidos con los ovarios de esta especie cumplieron con lo descrito por Sanz y Uribe (1999) y por Sanz *et al.* (2000) para *Anolis sagrei* y *A. porcatus*, respectivamente, a saber, la estructura del lecho germinal, la descripción de la foliculogénesis, la capa de células polimórficas que forman el epitelio folicular, lo referente a la membrana vitelina o zona pelúcida (que también en *H. mabouia* reacciona positiva con PAS), las transformaciones nucleares del ovocito durante la ovogénesis, la formación de los folículos vitelogénicos y la descripción de la atresia folicular. Lo anterior coincide también con los resultados de muchos otros autores (*e.g.* Fox, 1977; Espey, 1978; Guraya, 1978; 1989; Tokarz, 1978; Dodd, 1986; Ho, 1987; Uribe *et al.*, 1996; Shanbhag *et al.*, 1998; Sanz y Uribe, 1999; Sanz *et al.*, 2000; Lozano *et al.*, 2014), aunque a diferencia de lo que se describe en estos últimos trabajos, en la presente investigación no se pudieron diferenciar dos tipos de teca, sino sólo una muy vascularizada, lo cual coincide con los resultados de Moodley y van Wyk (2007).

Como resultado de la técnica de epifluorescencia, la reacción con DAPI señaló sitios de mayor compactación de la cromatina en las células pequeñas de la capa granulosa, seguidas por las células intermedias y las piramidales (en ese orden). Se ha demostrado que estas células, en su interacción citoplasmática con el ovocito, permiten la entrada a este último de precursores del vitelo, que llegan al ovario a través de los vasos sanguíneos de la teca. Es de suponer que la

menor compactación de la cromatina en las células piramidales, propicia que en éstas se sintetizen también algunos componentes del vitelo, y que no sirvan únicamente como una vía de ingreso al citoplasma. Al-Amri *et al.* (2012) observaron un incremento de ribosomas libres en la capa granulosa de los folículos previtelogénicos de *H. flaviviridis* como resultado de un aumento en la concentración plasmática de esteroides, y plantean que esto refleja una gran actividad de síntesis proteica.

Excepto en una hembra de noviembre que se capturó en categoría V (un solo huevo oviducal en el tercio inferior del oviducto de 7,3 x 6,0 mm), el resto de las hembras ovígeras se ubicó en la categoría IV (dos huevos, uno por cada oviducto). La hembra en categoría V posiblemente había puesto muy recientemente el huevo que le faltaba. En octubre todas las hembras estuvieron en la categoría I, o sea, solamente se encontraron folículos previtelogénicos en sus ovarios. La media del número de folículos previtelogénicos para *H. mabouia* fue de siete por cada ovario, mientras que la de folículos vitelogénicos fue de dos por cada ovario. En cambio, en la India, *H. flaviviridis* (Varma y Guraya, 1975) ovula generalmente dos folículos vitelogénicos por puesta (uno por cada ovario). En esta especie, los ovarios permanecen como pequeños cuerpos blancuzcos desde junio hasta febrero, cada uno con tres o cuatro pequeños folículos previtelogénicos de tamaño variable, los cuales al aproximarse marzo comienzan a crecer por la acumulación de vitelo. Existen evidencias indirectas en nuestro estudio, que sugieren que estos geocos realizan más de una puesta durante la estación reproductiva, como la presencia de al menos un folículo vitelogénico en todas las hembras en las que se encontraron huevos oviducos. Estos datos coinciden con los hallados por Meshaka *et al.* (1994a; 1994b) y por Anjos y Rocha (2008). Por el contrario, Bonfiglio *et al.* (2005) aseguran que nunca coincidieron folículos vitelogénicos con huevos oviducos en las hembras de *H. mabouia* del sur de Brasil.

La limitación de pequeños tamaños de puesta ha sido interpretada como una adaptación a hábitos trepadores y de vida en grietas (Fitch, 1982), pues en tales condiciones grandes tamaños de puesta podrían constituir una importante desventaja para las hembras grávidas. La alta frecuencia de puesta podría ser, entonces, una estrategia para compensar dichos pequeños tamaños de puesta.

Se conoce la frecuencia de ovoposición bajo condiciones controladas de laboratorio, que para esta especie es de 25 a 30 días (Krysko *et al.*, 2003) y que de forma natural depende de la temperatura del aire y de la ingestión de alimento por parte de la hembra. Bock (1996) publica una frecuencia de puesta de 16 días para los *H. mabouia* de Colombia. En la Florida, la reproducción y puesta de *H. mabouia* tiene lugar durante todo el año y se ha reportado que realiza más de siete puestas anuales (Meshaka *et al.*, 1994a; 1994b).

Como en la mayoría de los vertebrados, durante un ciclo ovárico de *H. mabouia* cerca de la mitad de los ovocitos maduros son ovulados más o menos simultáneamente desde cada ovario, produciendo una puesta de dos o más huevos. Es decir, que en esta especie ambos ovarios funcionan de forma sincronizada y simétrica. Este comportamiento está determinado por la concentración de gonadotrofinas en el plasma y su patrón de secreción (Gerendai, 1984), los receptores sensoriales de los propios ovarios en sí, las fibras aferentes del Sistema Nervioso Central Periférico y la inervación autónoma de los ovarios, los que actúan sobre la liberación de factores de crecimiento a los folículos individuales, y/o influyen directamente sobre las células foliculares (Spicer, 1986; Luck y Payne, 1991).

El peso mayor de los huevos oviducuales de la derecha encontrados en este trabajo (3,47 mg, equivalentes a 8,69 mg/100 mg de peso corporal) fue superior al peso que registra Köhler (2003) como promedio para el peso de los huevos ya una vez puestos a lo largo de todo el género *Hemidactylus* (8 x 12 mm). Sin embargo, nuestras mediciones se realizaron después de haberlos preservado en líquidos fijadores y por ende pudieron haberse introducido errores en ellas. A pesar de este hecho, para las hembras adultas de *Gekko hokouensis* (longitud hocico-cloaca > 43 mm), Okada *et al.* (2002) encontraron huevos superiores a 10 mm.

Bonfiglio *et al.* (2005) afirman que los huevos oviducuales de las hembras se presentan de septiembre a marzo, mientras que durante los meses más fríos del año, cuando las condiciones ambientales son adversas para el desarrollo de los recién nacidos, no se presentan huevos en los oviductos. Además estos resultados entran en contradicción con los obtenidos aquí, pues en los meses más fríos continuaron apareciendo hembras ovígeras, aunque esta diferencia era de esperarse, ya que en nuestro país la temperatura es más constante, así como la disponibilidad de alimento, en

comparación con Brasil, país con un clima más bien templado, en el que los animales tienden a tener ciclos fijos, mientras que en los trópicos los ciclos están alterados respecto a las zonas templadas (Church, 1962; Vitt, 1990).

Las diferencias significativas encontradas entre las variables de los huevos oviducuales de *H. mabouia* a lo largo de los meses están en concordancia con el tercio del oviducto en el que estaban ubicados, pues los del tercio superior fueron muy semejantes a los folículos vitelogénicos de mayor tamaño, pero al ir descendiendo por el oviducto fueron ganando en peso, ya que el huevo crece en proporción, se va recubriendo con las diferentes membranas y se inicia el desarrollo embrionario.

En octubre todas las hembras de *H. mabouia* estudiadas estaban en categoría I, y aunque en menor cantidad, en septiembre y noviembre también se encontraron hembras con ovarios en esta categoría. En julio todas presentaban folículos vitelogénicos en diferentes fases de desarrollo, pero con predominio de folículos mayores de 3 mm (categoría III). En mayo y junio todas las hembras estaban totalmente reproductivas, ya fuera con folículos totalmente vitelogénicos o con huevos en los oviductos. En noviembre se reinicia la vitelogénesis, pero no es hasta diciembre que los ovocitos han completado este proceso. Por todo esto es que se considera que las hembras de esta especie presentan un ciclo estacional. Las características de este ciclo coinciden con las de los reptiles tropicales en general, con estaciones reproductivas regularmente recurrentes y el apareamiento enmarcado generalmente en primavera y verano (Marshall, 1956).

Esto coincide con lo propuesto por Bonfiglio *et al.* (2005) y por Moodley y Biseswar (1997) en países templados. Los resultados no concuerdan con lo hallado por Anjos (2004), Meshaka *et al.* (1994a; 1994b) ni Anjos y Rocha (2008), quienes consideran que esta especie se reproduce constantemente.

En varias preparaciones se encontraron folículos atrésicos, tanto previtelogénicos como vitelogénicos, a diferencia de lo hallado por Moodley y van Wyk (2007), que sólo observaron este fenómeno en folículos previtelogénicos. Saidapur (1978) apunta que la atresia folicular puede presentarse en folículos en cualquier estado de desarrollo, aunque se observa con mayor frecuencia en folículos con capa granulosa polimórfica o en folículos maduros cuya ovulación ha fallado. Las causas de este fenómeno, que

varía ampliamente entre los grupos de lagartos, aún no han sido bien esclarecidas. En frecuentes ocasiones su aparición se ha asociado con una dieta insuficiente de las hembras en cautiverio, mientras que Smith (1967) demostró en *Ameiva* que en todas las hembras a las que se les extrajeron los cuerpos grasos se les indujo atresia folicular.

Los folículos atrésicos observados pertenecieron a hembras capturadas en julio, lo que por una parte contradice la primera hipótesis, ya que como resultado de las condiciones climáticas favorables que se dan en ese período, en ese mes se desarrollan las poblaciones de artrópodos, que constituyen las principales presas de los gecos, con lo que aumenta la disponibilidad de alimento. Por otra parte, en los abdómenes de las hembras no se desarrollaron cuerpos grasos, lo cual podría estar relacionado con lo encontrado por Smith (1967), ya que éste es además uno de los meses con mayor actividad vitelogénica. Gouder y Nadkarni (1976) encontraron evidencias de intensa actividad endocrina en la capa granulosa de los folículos atrésicos tempranos de *C. versicolor*, *H. flaviviridis* y *C. calcaratus*, así como la posterior contribución por parte algunas de las células de su teca a las células glandulares intersticiales, de naturaleza esteroidogénica. Otra posible explicación sería la influencia que ejerce la asociación con el hombre en la salud de estos gecos, los cuales podrían estar sujetos a factores contaminantes en las zonas urbanas. Apoya este hecho la cantidad de parásitos que encontramos tanto en el interior de su sistema digestivo, como de sus pulmones y celoma, en correspondencia con lo encontrado por McAllister *et al.* (2010).

La relación entre los ciclos reproductivos de los lagartos y el clima sugiere que su reproducción está afectada por variables ambientales, como son la temperatura ambiente (Marion, 1982), las precipitaciones (Santos *et al.*, 2015) y el fotoperíodo (Licht, 1967a; 1967b; 1969a; 1969b; 1971; 1973).

En la población de *H. mabouia* analizada, el resultado de las correlaciones practicadas demostró que en el caso de las hembras hubo un nivel muy marcado de significación para la reducción del peso corporal con el incremento de la temperatura, bajo la influencia de los 30 días anteriores a la colecta. Aún cuando en general la pérdida de peso puede estar motivada por la alimentación, el desarrollo de las gónadas y otros factores, el hecho detectado en este estudio se vincula principalmente al comportamiento de los cuerpos grasos.

En efecto, la formación perceptible de estos almacenes de lípidos en el abdomen de las hembras no se produce hasta el mes de octubre, después de concluida la actividad reproductiva, tras lo cual el por ciento de ejemplares con dichas formaciones sube de 40% a 50% en noviembre, y a 100% en diciembre. Por el contrario, al comienzo de la investigación, desde mayo hasta septiembre, la ausencia de cuerpos grasos perceptibles fue manifiesta.

Lo anterior demuestra que una de las principales funciones de estas estructuras es la de proveer la energía que las hembras requieren al abocarse a la etapa de reproducción, y que al final de la misma, que coincide con el momento en que el invierno termina y la temperatura comienza a aumentar, esa reserva queda totalmente agotada, de modo que su participación en el peso corporal del animal desaparece y este último sufre la disminución detectada con la correlación, que precisamente es de signo negativo. En cuanto a la escala de tiempo significativa, se considera que la influencia de la misma se deba a la estabilidad de los valores medios de la temperatura en los trópicos y a que su variación resulte perceptible sólo a largo plazo.

McKay y Phillips (2012) hallaron en el caso de *H. frenatus* que las altas temperaturas mínimas mensuales estaban estrechamente asociadas con el aumento del número de hembras grávidas, tanto en Java como en Australia. Estos autores consideran que, debido a que la incubación de los huevos de esta especie se enlentece a bajas temperaturas (con lo que aumenta su exposición a patógenos y depredadores), las hembras podrían elegir el momento más cálido del año (percibido como un aumento de la temperatura mínima) para poner los huevos.

Church (1962) y Vitt (1990) consideran que aunque en muchas ocasiones la temperatura es el estímulo más importante, es probable que también influyan la luz y la lluvia, y su efecto en la abundancia de alimento, sobre todo en ambientes tropicales, donde la temperatura es más constante.

Esto apoya los resultados hallados en las hembras de la población estudiada, en las que el peso relativo de los huevos oviducos reacciona a la influencia de las horas de iluminación durante 30 días, y el peso relativo de los ovarios a la influencia de la humedad relativa instantánea (al momento de la captura). Teniendo en cuenta el alto costo que significa para las hembras la reproducción, es lógico que ellas orienten sus ciclos

en función de variables climáticas como las identificadas, ya que en los trópicos la variación estacional de la temperatura no ocurre de una forma tan estable y estrictamente delimitada como en las zonas templadas.

La cantidad de "horas-sol", que fue la variable empleada en la investigación y que mide la cantidad de horas en que se recibe la radiación directa del astro, está determinada ante todo por la variación que experimente el tiempo de iluminación o fotoperíodo, una variable astronómica, y en segundo lugar por el grado de nubosidad, que matiza la llegada de las ondas lumínicas y calóricas a la superficie terrestre y constituye un factor netamente climático.

La primera componente, el fotoperíodo, es probablemente el indicador más confiable de la tendencia estacional, es decir, a largo plazo. Esto permite explicar la influencia de las horas-sol en el peso relativo de los huevos por el hecho de que el incremento gradual de las primeras, que se gesta a lo largo de los 30 días antecedentes y que es en última instancia el de la luz solar, anticipa una duración cada vez mayor de esta última. Dicho incremento trae aparejados, entre otros muchos factores, más duración del calor, incluso en las horas nocturnas; menos oportunidades para los depredadores de atacar las nidadas; así como más disponibilidad de alimento, ya que muchos artrópodos también ajustan su reproducción a estos ciclos. De aquí el signo positivo del coeficiente de correlación *R* en este caso y el incremento en peso de los huevos, que ocurre a medida que los mismos descienden por el oviducto y se acercan más al momento de la puesta y el nacimiento de juveniles, que por lo expuesto anteriormente tendrán mayores posibilidades de supervivencia.

De acuerdo con lo anterior, no es sorprendente que en las zonas templadas muchos vertebrados respondan a las horas de iluminación ajustando sus actividades reproductoras (Heatwole y Taylor, 1993).

Bartholomew (1959) llamó la atención hacia la relación que el tiempo de iluminación pudiera tener con la conducta térmica de los reptiles. Éstos presentan actividad normal sólo en rangos relativamente estrechos de temperatura (Licht, 1984). Las condiciones térmicas tienden a restringir los períodos diarios y estacionales de actividad (Mayhew, 1964).

Las variaciones de las horas de iluminación implican variaciones en la temperatura ambiental que se reflejan en la temperatura corporal de los reptiles, y éstos

tienen determinadas y sofisticadas conductas termorreguladoras que dependen del período de insolación (Licht, 1973); por lo tanto, los cambios estacionales en las horas de iluminación probablemente modifican la temperatura corporal.

En la citada revisión que sobre este tema hizo Licht en 1973, así como en su reanálisis doce años después (Licht, 1984), y en la mención que otros autores siguen haciendo de este asunto (Underwood, 1992; Heatwole y Taylor, 1993), se evidencia que el control de la temperatura fue insuficiente en los estudios experimentales a causa de los efectos incontrolados de la iluminación.

El estudio de Varma y Guraya (1975) reveló que *H. flaviviridis*, especie de zonas templadas con un típico ciclo asociado, ovula desde mediados de marzo hasta mediados de mayo, con un pico en abril, mes en el cual ocurre un apreciable incremento de la temperatura y la duración del día.

En la mayoría de las áreas tropicales, la humedad y/o la lluvia pueden servir también como señales ambientales importantes para la recrudescencia de las gónadas y la reproducción en los reptiles (Licht, 1984; Lofts, 1987; Whittier y Crews, 1987). La presente investigación mostró que en el caso de *H. mabouia* y en las condiciones en que se desarrolló el estudio, la humedad jugó el papel primordial, ya que su incremento influyó de manera inmediata en la predisposición de las hembras a producir huevos oviducos, o sea, a reproducirse, y trajo aparejada por consiguiente la disminución en el peso relativo de los ovarios.

En efecto, la variación de la humedad y de la clasificación de las hembras por categorías reproductivas a lo largo de los meses demuestra que a valores más altos de la humedad relativa les corresponden mayores proporciones de hembras con huevos oviducos, y a la inversa, que una reducción de la humedad va siempre acompañada de una disminución en la cantidad de huevos, así como que la reacción del segundo factor a la variación del primero es prácticamente inmediata. Esto permite asegurar que en *H. mabouia* la variable gonadal peso relativo del ovario y la variable climática humedad relativa se vinculan de manera prácticamente unívoca.

Por otro lado, Licht y Gorman (1970) establecen que la lluvia pudiera ser la variable ambiental más probable para explicar los ciclos ováricos de los anolinos del Caribe. Los geckos de Madagascar *Lygodactylus mirabilis* (Pasteur, 1965) y *Phelsuma barbouri* (Loveridge,

1942), se reproducen tanto durante la lluvia como en la estación seca (Vences *et al.*, 2004b), mientras que la reproducción de la mayoría de los reptiles malayos está claramente vinculada a la estación lluviosa, que también coincide con temperaturas más altas (Glaw y Vences, 1996).

En el período cubierto por el presente estudio, el aumento de la humedad relativa y la formación de precipitaciones estuvieron relacionadas íntimamente. No obstante, el comportamiento de las lluvias es conocidamente esporádico en el tiempo y desigual en el espacio, por lo que difícilmente pueda ser interpretado por los miembros de *H. mabouia* como una señal convincente para desencadenar un proceso reproductivo. Esto lo corrobora el hecho de que en la investigación no se encontraran correlaciones significativas de ninguna variable biológica con respecto a la pluviosidad. La humedad, por el contrario, representa una variable climática siempre presente y constituye por lo tanto el predictor ideal para las hembras de *H. mabouia* en las condiciones de Cuba.

Vences *et al.* (2004b) plantean que los ciclos reproductivos en Gekkonidae están menos marcados por la estacionalidad que los de muchos otros grupos de lagartos. Este hecho puede estar relacionado con su limitado tamaño de puesta (1-2 huevos) (Shine, 1992) y con la alta tolerancia a la desecación de las cáscaras calcáreas de sus huevos, en comparación con las cáscaras no calcificadas de otros miembros de Squamata.

Por último, los mecanismos reproductivos de este grupo animal pueden estar influenciados, además de por factores climáticos, por la filogenia, el sexo y la distribución geográfica (latitud y altitud) (Licht, 1984), ya que todas las especies han evolucionado hasta su presente estado a lo largo de milenios de selección natural, la cual ha incluido, además de otros factores, el ritmo de su reproducción. Así, cada una está finalmente ajustada en su reproducción al ritmo de varios eventos en los ambientes físico y biótico en los que vive. Las especies de amplio rango de distribución como *H. mabouia*, tienen variaciones geográficas en sus ciclos reproductivos, presentando ajustes a una variedad de condiciones climáticas y bióticas, tanto en la adaptación específica a las condiciones locales como en la capacidad de alterar sus respuestas de forma apropiada para ajustarse a los cambios ambientales espaciales y temporales (Fitch, 1982). Una prueba viviente de esto la constituye *H. flaviviridis*, especie con diferentes ciclos reproductivos según la ubicación

geográfica a la que se estudie (Sanyal y Prasad, 1967), desde un patrón constante hasta una estacionalidad marcada, incluso para diferentes meses y períodos del año. También se ha visto en *H. frenatus*, cuyo ritmo reproductivo está influenciado por diferentes variables climáticas en Australia y Java (McKay y Phillips, 2012). En este sentido, *H. mabouia* manifiesta un comportamiento similar.

En conclusión, nuestros resultados confirman que los ovarios de *H. mabouia* sufren cambios morfológicos que se relacionan con las diferentes etapas de su dinámica reproductiva. Las hembras de esta especie manifiestan una estacionalidad en su patrón reproductivo, con una etapa de mayor actividad entre mayo y julio, y una ausencia de hembras vitelogénicas y/o grávidas en octubre. El comportamiento de su peso corporal, del peso relativo de los huevos oviducos y del peso relativo del ovario, está influenciado por factores climáticos como la temperatura, la iluminación y la humedad relativa, que influyen a diferentes escalas temporales.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a Nilda Almaguer el procesamiento histológico de las muestras, a Michel Domínguez la entrega de información bibliográfica y a los editores y los revisores anónimos, sus valiosas observaciones.

LITERATURA CITADA

- Aguilar, M.M.; B. Coutiño y R. Salinas (1996): Manual general de técnicas histológicas y citoquímicas. Las Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Al-Amri, I.S.; I.Y. Mahmoud; C.P. Waring; A.Y. Alkindi; T. Khan y C. Bakheit (2012): Seasonal changes in plasma steroid levels in relation to ovarian steroidogenic ultrastructural features and progesterone receptors in the house gecko, *Hemidactylus flaviviridis*, in Oman. General and Comparative Endocrinology 177: 46–54.
- Andrews, R.; A.S. Rand y S. Guerrero (1983): Reproductive effort in anoline lizards. *Ecology* 55:1317-1327.
- Anjos, L.A. (2004): Ecología de um lagarto exótico (*Hemidactylus mabouia*, Gekkonidae) vivendo na natureza (campo ruderal) em Valinhos, São Paulo. *Biota Neotropics*, vol. 4, no. 2.
- Anjos, L.A. y C.F.D. Rocha (2008): Reproductive ecology of the invader species gekkonid lizard *Hemidactylus mabouia* in an area of southeastern Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre 98:205-209.
- Ávila-Pires, T.C.S. (1995): Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zool. Verh. Leiden* 229:1-706.
- Bartholomew, G.A. (1959): Photoperiodism in reptiles. En: Withrow R.B. (Ed.): Photoperiodism and related phenomena in animals.

- American Association for the Advancement of Science. Washington, D. C.
- Bock, B.C. (1996): Interclutch interval and egg aggregations in the tropical house gecko, *Hemidactylus mabouia*. *Herpetological Review* 27:181-183.
- Bonfiglio, F. et al. (2005): Biología Reproductiva de *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jones, 1818) (Sauria: Gekkonidae) em área urbana de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia*, Porto Alegre 18:13-20.
- Carranza, S. y E.N. Arnold (2006): Systematic, biogeography, and evolution of *Hemidactylus* geckos (Reptilia: Gekkonidae) elucidated using mitochondrial DNA sequences. En: *Molecular Phylogenetic and Evolution* 38.
- Chapman, B.M. y R.F. Chapman (1964): Observation on the biology of the lizard *Agama agama* in Ghana. *Proceedings of the Zoological Society of London* 143:121-132.
- Cheng, H.Y. y J.I. Lin (1977): Comparative reproductive biology of the lizards *Japalura swinhonis*, *Takydromus septentrionalis*, and *Hemidactylus frenatus* in Taiwan. I. Male reproductive cycle. *Bulletin of Institutional Zoology, Academia Sinica* 16:107-120.
- Church, G. (1962) The Reproductive Cycles of the Javanese House Geckos, *Cosymbotus platyurus*, *Hemidactylus frenatus*, and *Peropus mutilatus*. *Copeia* 1962, no. 2 (Jul. 20, 1962):262-269.
- Colli, G.R. (2005): As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. pp. 247-264. En: Scariot A.; J.C. Souza-Silva y J.M. Felfili (Eds.): *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente.
- Derickson, W.K. (1976): Lipid storage and utilization in reptiles. *American Zoology* 16:711-723.
- Dodd, J.M. (1986): The ovary. En: *Vertebrate Endocrinology: Fundamentals and Biomedical Implications*. Pang P.K. y M.P. Schreibman (Eds.). Academia Press, Orlando, pp. 351-397.
- Eckstut, M.E.; E.R. Lemons y D.M. Sever (2009): Annual dynamics of sperm production and storage in the Mediterranean Gecko, *Hemidactylus turcicus*, in the southeastern United States. *Amphibia-Reptilia* 30:45-56.
- Espey, L. (1978): Ovulation. En: *The vertebrate ovary – comparative biology and evolution*. Jones R.E. (Ed.). Plenum Press, New York, pp. 503-532.
- Federico, L. y P.M. Cacivio (2000): Geographic distribution, *Hemidactylus mabouia*. *Herpetological Review*: vol. 31, no. 1, p. 53.
- Fitch, H.S. (1982): Reproductive cycles in tropical reptiles. *Occasional Papers of the Kansas Museum of Natural History. University of Kansas*: 96:1-53.
- Fox, H. (1977): Urogenital systems of reptiles. En: Gans C. y T.S. Parsons (Eds.): *Biology on the reptilian morphology*. Academia Press, vol. 6, pp. 1-157.
- Fuenmayor, G.R.; G.N. Ugueto; A. Bauer; T. Barros y J. Manzanilla (2005): Expansion and Natural History of a successful colonizing gecko in Venezuela (Reptilia: Gekkonidae: *Hemidactylus mabouia*) and the discovery of *H. frenatus* in Venezuela. *Herpetological Review*: vol. 36, no. 2, pp. 121-125.
- Gerendai, I. (1984): Lateralization of neuroendocrine control. En: "Cerebral Dominance: The Biological Foundations" (Geschwind N. y A.M. Goldeurda Eds.), pp. 167-178, Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Glaw, F. y M. Vences (1996): Bemerkungen zur Fortpflanzung des Waldskinks *Amphiglossus melanopleura* (Sauria: Scincidae) aus Madagaskar, mit einer U. bersicht über die Fortpflanzungsperioden madagassischer Reptilien. *Salamandra* 32:211-216.
- Gorman, G.C. y P. Licht (1975a): Differences between the reproductive cycles of sympatric *Anolis* lizards on Trinidad. *Copeia* 1975(2):332-336.
- Gorman, G.C. y P. Licht (1975b): Altitudinal effects of the seasonal reproductive cycles of male *Anolis* lizards from Puerto Rico and Virgin Islands. *Copeia* 1975:496-504.
- Gouder, B. Y. M. y V. B. Nadkarni (1976): . Indian Journal of Experimental Biology 14: 647-651.
- Guraya, S.S. (1978): Maturation of the follicular wall in non-mammalian vertebrates. En: Jones (Ed.): *The vertebrate ovary – comparative biology and evolution*. Plenum, New York, pp. 261-329.
- Guraya, S.S. (1989): Ovarian follicles in Reptiles and Birds. Springer – Verlag, Berlin – Heidelberg, London, Paris, Tokio, 270 pp.
- Hahn, W.E. y D.W. Tinkle (1965): Fat body cycling and experimental evidence for its adaptive significance to ovarian follicle development in the lizard *Uta stansburiana*. *Journal of Experimental Zoology* 158:79-86.
- Heatwole, H. y J. Taylor (1993): Reproductive ecology. En: *Reptile Ecology*, University of Queensland Press, Brobang. pp. 147-166.
- Henle, K. (1990): Population ecology and life history of the arboreal gecko *Gehyra variegata* in arid Australia. *Herpetological Monographs* 4:30– 60.
- Ho, S.M. (1987): Endocrinology o vitellogenesis. En: *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles*. Norris D.O. y R.E. Jones (Eds.). Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 1-29.
- Howard, K.G.; J.S. Parmerlee y R. Powell (2001): Natural history of the edificarian geckos *Hemidactylus mabouia*, *Thecadactylus rapicauda*, and *Sphaerodactylus sputator* on Anguilla. *Caribbean Journal of Science*, Mayagüez: 37:285-288.
- Iturralde, M. y R. Marrero (2013): Feeding ecology of the Tropical House Gecko *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae) during the dry season in Havana, Cuba. *Herpetology Notes* 6:11-17.
- Jesus, J.; A. Brehma y D.J. Harris (2005): Phylogenetic relationships of *Hemidactylus* geckos from the Gulf of Guinea islands: patterns of natural colonizations and anthropogenic introductions estimated from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34:480-485.
- Johnson, J.B.; L.D. McBrayer y D. Saenz (2005) Allometry, sexual size dimorphism, and niche partitioning in the mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*). *The Southwestern Naturalist* 50 (4) /December 2005:435-439.

- Khan, U.W. y U. Rai (2004): Interrelationship among testicular cells in wall lizard *Hemidactylus flaviviridis* (Rüppell): an ultrastructural seasonal and experimental study. *Indian Journal of Experimental Biology* Apr. 42(4):378-88.
- Köhler, G. (2003): Reptiles de Centroamérica. Herpeton Offenbach. Alemania.
- Krysko, K.L.; C.M. Sheehy III y A.N. Hooper (2003): Interspecific communal oviposition and reproduction of four species of lizards (Sauria: Gekkonidae) in the lower Florida Keys. *Amphibia-Reptilia* 24:390-396.
- Lee, J.C. et al. (1989): The reproductive cycle of *Anolis sagrei* in southern Florida. *Copeia* 1989(4):930-937.
- Licht, P. (1967a): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. I. Interaction of light and temperature in the initiation of testicular recrudescence. *Journal of Experimental Zoology* 165:505-516.
- Licht, P. (1967b): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. II. Seasonal variations in the effects of photoperiod and temperature on testicular recrudescence. *Journal of Experimental Zoology* 166:243-253.
- Licht, P. (1969a): Illumination thresholds and spectral sensitivity of photosexual responses in the male lizard (*Anolis carolinensis*). *Comp. Biochem. Physiol.* 30:223-246.
- Licht, P. (1969b): Environmental control of annual testicular cycles in the lizard *Anolis carolinensis*. III. Thermal thresholds for photoperiodism. *Journal of Experimental Zoology* 172:311-322.
- Licht, P. (1971): Regulation of the annual testis cycle in the lizard *Anolis carolinensis*. *Ecology* 52:240-252.
- Licht, P. (1973): Influence of temperature and photoperiod on the annual ovarian cycle in the lizard *Anolis carolinensis*. *Copeia* 1973:465-472.
- Licht, P. (1984): Reptiles. En: Lamming G.E. (Ed.), *Marshall's Physiology of Reproduction: Reproductive Cycles of Vertebrates*. 4th. ed., vol. 1, Churchill Livingstone, Edinburg. pp. 206-282.
- Licht, P. y G.C. Gorman (1970): Reproductive and fat cycles in Caribbean *Anolis* lizards. *University of California Publications* 95:1-52.
- Lofts, B. (1987): Testicular function. En: Norris D.O. y R.E. Jones (Eds.), *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*, Plenum Press, New York, pp. 283-301.
- Loveridge, A. (1942): Scientific results of a fourth expedition to forested areas in east and central Africa. IV. Reptiles. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 91:237-373.
- Lozano, A.; A. Ramirez-Bautista y M.C. Uribe (2014): Oogenesis and Ovarian Histology in Two Populations of the Viviparous Lizard *Sceloporus grammicus* (Squamata: Phrynosomatidae) From the Central Mexican Plateau. *Journal of Morphology* 275:949-960.
- Luck, M.R. y J.H. Payne (1991): The neuroendocrine status of the mammalian ovary. *Bibliograph. Reprod.* 57(6):81-88.
- Marion, K.R. (1982): Reproductive cues for gonadal development in temperate reptiles: temperature and photoperiod effects on the testicular cycle of the lizard *Sceloporus undulatus*. *Herpetologica* 38:26-39.
- Marshall, F.H.A. (1956): *Physiology of Reproduction*. Vol. 1, 3rd. ed. Longmans, Green, London, 1945.
- Mayhew, W.W. (1964): Photoperiodic responses in three species of lizard's genus *Uma*. *Herpetologica* 20:95-103.
- McAllister, C.; T. Charles; R. Bursey y P.S. Freed (2010): Helminth Parasites (Cestoidea: Nematoda) of Select Herpetofauna From Paraguay. *Journal of Parasitology* 96(1):222-224.
- McCann, C. (1953): Distribution of the Gekkonidae in the Pacific Area. *Proc. 7th. Pac. Sci. Congr.* Vol. IV.
- McKay, J.L. y B. L. Phillips (2012): Climatic determinants of the reproductive timing the asian house gecko, *Hemidactylus frenatus* Duméril and Bibron (Gekkonidae). *The Raffles Bulletin of Zoology* 60(2): 583-588.
- McNeely, J.A.; H.A. Mooney; L.E. Neville; P. Schei y J.K. Waage (Eds.) (2001): *A Global Strategy on Invasive Alien Species*. IUCN Gland, Switzerland, and Cambridge, UK., in collaboration with the Global Invasive Species Programme. 50 pp.
- Meshaka, W.E. Jr. (1995): Reproductive cycle and colonization ability of the Mediterranean gecko (*Hemidactylus turcicus*) in South-central Florida. *Florida Scientist*, vol. 58, no.1, pp. 10-15.
- Meshaka, W.E. Jr.; B.P. Butterfield y J.B. Hauge (1994b): *Hemidactylus mabouia* as an established member of the Florida herpetofauna. *Herpetological Review* 25:80-81.
- Meshaka, W.E., Jr.; B.P. Butterfield y J.B. Hauge (2004) The exotic amphibians and reptiles of Florida. Krieger Publishing, Melbourne, Florida, USA.
- Meshaka, W.E.; B.P. Butterfield y J.B. Hauge (1994a): Reproductive notes on the introduced gecko *Hemidactylus mabouia* in southern Florida. *Herpetological Natural History* 2(1):09-110.
- Moodley, G.K. y J.H. van Wyk (2007): Folliculogenesis and ovarian histology of the oviparous gecko, *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae). *African Journal of Herpetology* 56: 115-135.
- Moodley, G.K. y R. Biseswar (1997): Reproduction in male *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae). page 201. En: Van Wyk (Ed.), *Proceedings of the Fitzsimons Commemorative Symposium, South African lizards: 50 years of progress and Third H.A.A. Symposium on African Herpetology held at the Transvaal Museum, Pretoria, South Africa. 11-15 October 1993*. H.A.A., Cape Town, IX + 227 pp.
- Mooney, H.A. y R.J. Hoobs (2000): *Invasive species in a changing world*, Island Press, Washington.
- Nogueira, K.O.P.C.; S. S. Rodrigues; V. Albano; C. Andrade y B. Kolisnyk (2015): Sperm storage in *Hemidactylus mabouia*: Morphological and ultrastructural aspects of a reproductive strategy. *Animal Reproduction Science* 159: 212-216.
- Nogueira, K.O.P.C.; S.S. Rodrigues y C.A. Neves (2007): Structural changes in the oviduct of the *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnes, 1818) (Reptilia, Squamata, Sauria, Gekkonidae) during the reproductive cycle. *Anais do XXI Congr. da Sociedade Brasileira de Microscopia e Micro-análise. Armação dos Búzios*: 155.

- Nogueira, K.O.P.C.; V. Albano; S. S. Rodrigues y C. Andrade (2011): Phagocytosis of spermatozoa by epithelial cells in the vagina of the lizard *Hemidactylus mabouia* (Reptilia, Squamata). *Micron* 42: 377–380.
- Novo, J. y A. Estrada (1986): Ciclo reproductivo de *Anolis bartshi* (Sauria: Iguanidae). *Poeyana* 318:1-5.
- Okada, S.; M. Izawa y H. Ota (2002): Growth and Reproduction of *Gekko hokouensis* (Reptilia: Squamata) on Okinawajima Island of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Herpetology*, vol. 36, no. 3, pp. 473–479.
- Ota, H. (1994): Female reproductive cycles in the northernmost populations of the two gekkonid lizards, *Hemidactylus frenatus* and *Lepidodactylus lugubris*. *Ecological Research*. vol. 9, no. 2 / agosto 1994, pp. 121-130.
- Palmer, B. et al. (1997): Reproductive Anatomy and Physiology (An ecological and evolutionary perspective). En: *Reptiles*: 54-87.
- Pasteur, G. (1965): Recherches sur l'évolution des lygodactyles, lézards afro-malgaches actuels. *Travaux de l'Institut scientifique Chérifien, Ser. Zool. Rabat* 29:1–132.
- Powell, R.; R.I. Crombie y H.E.A. Boos (1998): *Hemidactylus mabouia*. *Catalogue of American Amphibians and Reptiles* 674:1–11.
- Qiujin, Z. et al. (1999): Male Reproductive Cycle of Bowring's gecko (*Hemidactylus bowringii*). *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*: vol. 5, no. 6.
- Rai, H. y Sh. Haider (2005): Testis and epididymis of the indian wall lizard (*Hemidactylus flaviviridis*): Effects of flutamide on FSH and testosterone influenced spermatogenesis, Leydig Cell, and Epididymis. *Journal of Morphology*: vol. 209, issue 2, pp. 133-142.
- Ramírez-Bautista, A. y L.J. Vitt (1997): Reproduction in the lizard *Anolis nebulosus* (Polychrotidae) from the Pacific Coast of Mexico. *Herpetologica* 53(4):423-431.
- Regalado, R. (2003): Roles of Visual, Acoustic, and Chemical Signals in Social Interactions of the Tropical House Gecko (*Hemidactylus mabouia*). *Caribbean Journal of Science*: vol. 39, no. 3, pp. 307-320.
- Regalado, R. (2006): Reproduction and Growth of Seven Species of Dwarf Geckos, *Sphaerodactylus* (Gekkonidae), in Captivity. *Herpetological Review* 37(1):13-20.
- Rheubert, J.L.; D.S. Siegel; K.J. Venable; D.M. Sever y K.M. Gribbins (2011): Ultrastructural description of spermiogenesis within the Mediterranean Gecko, *Hemidactylus turcicus* (Squamata: Gekkonidae). *Micron* 42: 680–690.
- Rocha, C.F.D. y L.A. Anjos (2007) Feeding ecology of a nocturnal invasive alien lizard species, *Hemidactylus mabouia* Moreau de Jonnes, 1818 (Gekkonidae), living in an outcrop rocky area in southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67(3):485-491.
- Ruibal, R.; R. Philibosian y J.L. Adkins (1972): Reproductive cycle and growth in the lizard *Anolis acutus*. *Copeia* 1972(3):509-518.
- Saidapur, S.K. (1978): Follicular Atresia in the Ovaries of Nonmammalian Vertebrates. *International Review of Cytology* 54: 225-244.
- Santos, H.S.; J.M.S. Santos; M.H.T. Matos; N.B. Silva; E.M.X. Freire y L.B. Ribeiro (2015): Ovarian follicular cycle of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) in a semiarid region of Brazil. *Zoologia* 32 (1): 86–92.
- Sanyal, M.K. y M.R.N. Prasad (1967): Reproductive Cycle of the Indian House Lizard, *Hemidactylus flaviviridis* Rüppell. *Copeia*, vol. 1967, no. 3 (Sep. 1, 1967): 627-633.
- Sanz, A. y M.C. Uribe (1999): Ciclo gonadal y de los cuerpos grasos de *Anolis sagrei* (Sauria: Iguanidae) en Ciudad de La Habana. *Biología* 13(1):22-30.
- Sanz, A.; M. del C. Uribe; R.M. Coro y F. Torres (2000): Ciclo reproductivo de *Anolis porcatus* (Sauria: Polychrotidae) en Ciudad de La Habana. *Biología* 14(2):28-36.
- Sanz-Ochotorena, A.; L. Segura-Valdéz; K. Velazco-Pérez; R. Lara-Martínez; Y. Rodríguez-Gómez y L.F. Jiménez-García (2009): Espermatogénesis en microscopía electrónica de transmisión del lagarto *Hemidactylus mabouia* (Gekkonidae). *Acta Microscopica* 18 (Supp. C): 2.
- Sarkar, H.; S. Arya; U. Rai y S.S. Majumdar (2016): A Study of Differential Expression of Testicular Genes in Various Reproductive Phases of *Hemidactylus flaviviridis* (Wall Lizard) to Derive Their Association with Onset of Spermatogenesis and Its Relevance to Mammals. *PLoS ONE* 11 (3): e0151150. doi:10.1371/journal.pone.0151150.
- Shanbhag, B.A.; L. Subraya y S.K. Saidapur (1998): Pattern of recruitment, growth of developing follicles, and germinal bed activity in the tropical gecko, *Hemidactylus brooki*. *Journal of Herpetology* 32(4):566-572.
- Shine, R. (1992): Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: is reproductive investment constrained or optimized? *Evolution* 46:828–833.
- Silva, A. y A. Estrada (1984): Ciclos reproductivos de dos lagartos del género *Anolis* (*A. homolechis* y *A. allogus*) en la Estación Sierra del Rosario, Cuba. *Ciencias Biológicas* 12:81-89.
- Smith, R.E. (1967): Experimental evidence for a gonadal-fat body relationship in two teiid lizards (*Ameiva festiva*, *Ameiva quadrilineata*). *Harvard University Press*: 325-331.
- Solórzano, A. (2003): Creencias populares sobre los reptiles en Costa Rica. *Inbio. Costa Rica*.
- Spicer, L.J. (1986): Catechoalminergic regulation of ovarian function in mammals: Current concepts. *Life Science* 39:1701-1712.
- Sugg, D.W.; L.A. Fitzgerald y H.L. Snell (1995): Growth rate, time of reproduction, and size dimorphism in the south-western earless lizard (*Cophosaurus texanus scitulus*). *Southwestern Naturalist* 40:193-202.
- Sutherst, R.W. (2000): Climate change and invasive species: a conceptual framework. pp. 211-240. En: Mooney H.A. y R.J. Hoobs (Eds.), *Invasive species in a changing world*, Island Press, Washington.
- Tokarz, R.R. (1978): Oogonial proliferation oogenesis and folliculogenesis in non-mammalian vertebrates. En: Jones R.E. (Ed.): *The vertebrate ovary – comparative biology and evolution*. Plenum, New York, pp. 145-179.

- Underwood, H. (1992): Endogenous rhythms. En: *Biology of Reptilia*. Vol. 18: Physiology E. Hormones, Brain and Behaviour. Ganz C. (Ed.), Univ. Chicago Press, Chicago, London, pp. 229-298.
- Uribe, M.C.; G. Portales y L.J. Guillette, Jr. (1996): Ovarian folliculogenesis in the oviparus mexican lizard *Ctenosauria pectinata*. *Journal of Morphology* 230:99-112.
- Valderrama, M. y L. Rodríguez (1988): Algunas características reproductivas de *Anolis lucius* (Sauria: Iguanidae). *Poeyana* 358:1-16.
- Van Buurt, G. (2006): Conservations of amphibians and reptiles in Aruba, Curaçao and Bonaire. *Applied Herpetology* 3:307-321.
- Varma, S.K. y S.S. Guraya (1975): Gross morphology of ovarian changes during the reproductive cycle of Indian lizards (*Calotes versicolor* and *Hemidactylus flaviviridis*). *Acta Morph Neerl Scand*, 1975. Nov. 13(3):201-212.
- Velazco, K. (2008): Dinámica de la morfología gonadal y de los cuerpos grasos de *Hemidactylus mabouia* (Sauria: Gekkonidae) en relación con las variables climáticas en una población de la ciudad de La Habana. [Inédito]. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología, Universidad de La Habana. 62 pp.
- Vences, M. *et al.* (2004a): Weak expression of reproductive seasonality in a dwarf gecko (*Lygodactylus verticillatus*) from arid south-western Madagascar. *Journal of Arid Environments* 56 (2004):329-338.
- Vences, M. *et al.* (2004b): Natural colonization or introduction? Phylogeographic relationships and morphological differentiation of house geckos (*Hemidactylus*) from Madagascar. *Biol. J. Linn. Soc.* 83:115-130.
- Vitousek, P.M.; C.M. D'Antonio; L.I. Llope; M. Rejmanek y R. Westbrooks (1997): Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*: vol. 21, no.1, pp. 1-16.
- Vitt, L.J. (1990): The influence of foraging mode and phylogeny on seasonality of tropical lizard reproduction. *Papleis Avulsos de Zoologia* 37:107-123.
- Whittier, J.M. y D. Crews (1987): Seasonal reproduction: Patterns and control. En: Norris D.O. y R.E. Jones (Eds.), *Hormones in Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles*. Plenum Press, New York. pp. 385-404.

• • •

Editor para correspondencia: Dr. Dennis Denis Ávila