

## **LA FECUNDACIÓ EXTERNA I INTERNA EN ELS VERTEBRATS**

**Estudiant:** Toni Espinosa Melián

**Correu electrònic:** toniespimel96@gmail.com

**Grau en Biologia**

**Tutor o tutor acadèmic:** Dr. Marc Yeste Oliveras

**Correu electrònic:** marc.yeste@udg.edu

**Data de dipòsit de la memòria a través de la plataforma de TFG:** 03/07/2024

# **ÍNDEX**

<b>RESUM</b>	<b>I</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>II</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>III</b>
<b>REFLEXIONS SOBRE ÈTICA, SOSTENIBILITAT I PRESPECTIVA DE GÈNERE</b>	<b>IV</b>
<b>INTRODUCCIÓ</b>	<b>1</b>
<b>METODOLOGIA</b>	<b>6</b>
<b>RESULTATS</b>	<b>7</b>
<b>1. LA FECUNDACIÓ EXTERNA</b>	<b>7</b>
1.1 Característiques generals	7
1.2. Factors ambientals influents	8
1.3. Adaptacions evolutives	9
1.4. Avantatges i desavantatges	10
1.5. Exemples d'espècies	12
<b>2. LA FECUNDACIÓ INTERNA</b>	<b>14</b>
2.1. Característiques generals	14
2.2. Factors ambientals influents	15
2.3. Adaptacions evolutives	17
2.4. Avantatges i desavantatges	19
2.5. Exemples d'espècies	20
<b>3. EVOLUCIÓ DE LA FECUNDACIÓ EN VERTEBRATS</b>	<b>21</b>
3.1. Origen de la fecundació en vertebrats	21
3.2. Transició a la fecundació interna	21
3.3. Comparació entre fecundació externa i interna	23
3.4. Discussió general: Existeix realment una evolució en la fecundació?	24
<b>CONCLUSIONS</b>	<b>25</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	<b>26</b>

## RESUM

La fecundació en els vertebrats té dues estratègies principals, la fecundació externa i la interna. La primera és més característica d'espècies pertanyents a les classes dels peixos i els amfibis, els gàmetes masculins i femenins dels quals s'alliberen a l'exterior i s'uneixen en el medi aquàtic. Els animals que utilitzen aquesta estratègia reproductiva han de produir grans quantitats de gàmetes i tenir comportaments sincronitzats per augmentar l'èxit de fecundació envers factors ambientals com la depredació o altres condicions del medi.

Per altra banda, la fecundació interna és més comuna en animals terrestres, però, així i tot, espècies de tots els clades de vertebrats la poden utilitzar. Aquest mètode implica la unió dels gàmetes dins del tracte reproductor femení, proporcionant més protecció a la descendència. Per fer-ho, han experimentat una sèrie d'adaptacions evolutives com els hemipenis en els rèptils o els clàspers en els peixos, que són òrgans reproductius especialitzats per la còpula.

Cadascuna de les estratègies presenta avantatges i desavantatges. La fecundació externa dona una alta diversitat genètica i no requereix una inversió energètica dels progenitors, però presenta una taxa de mortalitat dels gàmetes elevada a causa de la dispersió. En canvi, la interna confereix major protecció als gàmetes i a l'embrió gràcies a la cura parental, la qual cosa augmenta la taxa de supervivència de la descendència, per bé que adaptacions com la placenta o la lactància representen un desgast alt per a la femella.

El pas de la fecundació externa a la interna està vinculat al pas dels animals a la vida terrestre, però diferents evidències fòssils han demostrat la necessitat de protegir els gàmetes i els embrions de condicions adverses com la depredació i altres factors ambientals per tal d'augmentar l'èxit reproductiu. És per això, doncs, que l'evolució que ha patit la fecundació al llarg de la història és una convergència de característiques similars en els diferents grups de vertebrats per fer front a les mateixes condicions adverses.

**Paraules clau:** fecundació externa, fecundació interna, adaptacions evolutives, factors ambientals, desenvolupament embrionari, cura parental.

## RESUMEN

La fecundación en los vertebrados posee dos estrategias principales, que son la fecundación externa y la interna. La primera es más característica de especies pertenecientes a clases como los peces y los anfibios, cuyos gametos masculino y femenino se liberan en el exterior y se unen en el medio acuático. Los animales que utilizan esta estrategia reproductiva deben producir grandes cantidades de gametos y tener comportamientos sincronizados para aumentar el éxito de fecundación frente a factores ambientales como la depredación u otras condiciones del medio.

Por otra parte, la fecundación interna es común en animales terrestres, si bien la pueden utilizar especies de todas las clases de vertebrados. Esta estrategia implica la unión de los gametos dentro del tracto reproductor femenino, proporcionando mayor protección a la descendencia; para ello, han tenido una serie de adaptaciones evolutivas como los hemipenes en los reptiles o los cláspers en peces, que son órganos reproductivos para la cópula.

Cada una de las estrategias presenta ventajas y desventajas. La fecundación externa da una alta diversidad genética y no requiere una gran inversión energética de los progenitores, si bien presenta una tasa de mortalidad de los gametos elevada debido a la dispersión. En cambio, la interna confiere mayor protección a los gametos y al embrión gracias al cuidado parental, lo que aumenta la tasa de supervivencia de la descendencia, a pesar de que adaptaciones como la placenta o la lactancia son un desgaste alto por la hembra.

Aunque el paso de la fecundación externa a la interna está vinculado al paso de los animales a la vida terrestre y a la desecación, diferentes evidencias fósiles han demostrado la necesidad de proteger los gametos y los embriones de condiciones adversas como la depredación y otros factores ambientales para aumentar el éxito reproductivo. Por todo ello, puede afirmarse que la evolución que ha experimentado la fecundación a lo largo de la historia es una convergencia de características similares en los diferentes grupos de vertebrados para hacer frente a las mismas condiciones adversas.

**Palabras clave:** fecundación externa, fecundación interna, adaptaciones evolutivas, factores ambientales, desarrollo embrionario, cuidado parental.

## ABSTRACT

Fertilization in vertebrates has two main strategies: external and internal. The first is more characteristic of species belonging to fish and amphibians classes, whose male and female gametes are released outside the body, and meet and fuse with each other in the aquatic environment. Animals that use this reproductive strategy must produce large amounts of gametes and present synchronized behaviors to increase fertilization success, particularly when they face predation or adverse environmental conditions.

On the other hand, internal fertilization is common in land animals, notwithstanding species from all vertebrate clades can use this strategy. This method involves the fusion of gametes within the female reproductive tract, providing gametes and the offspring with greater protection. This is achieved through a series of evolutionary adaptations such as hemipenes in reptiles or claspers in fish, which are reproductive organs for copulation.

Each of the strategies has advantages and disadvantages. External fertilization is associated to a high genetic diversity and does not require a significant energetic investment from the parents, but has a high gamete mortality rate due to dispersal. In contrast, internal fertilization confers greater protection to gametes and embryo thanks to parental care, which increases the survival rate of the offspring; yet, adaptations such as the placenta and lactation represent a high wear and tear on the female.

The transition from external to internal fertilization is linked to that of animals to terrestrial life and desiccation. Fossil evidences point out to the need of protecting gametes and embryos from adverse conditions such as predation and other environmental factors with the aim to increase the reproductive success. This suggests that the evolution of fertilization has entailed a convergence of similar characteristics in different groups of vertebrates to deal with the same adverse conditions.

**Keywords:** external fertilization, internal fertilization, evolutionary adaptations, environmental factors, embryonic development, parental care.

## **REFLEXIONS SOBRE ÈTICA, SOSTENIBILITAT I PRESPECTIVA DE GÈNERE**

### **REFLEXIÓ SOBRE ÈTICA**

Per tal de fer aquest treball, s'han tingut en compte els criteris ètics que requereix un estudi bibliogràfic. Tota la informació extreta ha estat citada i, posteriorment, inclosa en la bibliografia, tot mitjançant amb l'ajuda del programa Zotero.

Pel que fa a la investigació de la reproducció animal, és important tenir en compte dilemes ètics sobre el benestar animal i la intervenció humana. Les espècies que siguin utilitzades han de ser tractades amb el màxim respecte, minimitzant el seu patiment i garantint la seva salut i benestar, és a dir, proporcionar condicions ambientals en els quals l'animal pugui mostrar el seu comportament natural (Koknaroglu & Akunal, 2013). L'ètica de la investigació ha de requerir que els impactes negatius siguin els mínims mentre que els beneficis, els màxims.

### **REFLEXIÓ SOBRE SOSTENIBILITAT**

D'altra banda, en ser una revisió bibliogràfica, durant l'elaboració del treball no s'ha generat cap residu que pugui contaminar el medi ambient com podria ser en un estudi experimental.

Tanmateix, sobre el tema del treball, afegeixo que com a humans estem posant en perill moltes espècies a causa de l'acció humana, generant destruccions d'hàbitats que provoquen faltes de recursos i depredació en els animals, cosa que no afavoreix en la supervivència de les espècies.

### **REFLEXIÓ SOBRE PERSPECTIVA DE GÈNERE**

Quant a la perspectiva de gènere en la reproducció dels vertebrats, els mascles i les femelles presenten diferents rols i responsabilitats al llarg del procés. I això, és motiu d'estudi per tal de comprendre i desenvolupar estratègies de conservació que respectin els comportaments i dinàmiques naturals.

Històricament, les investigacions s'han centrat més en els comportaments dels mascles, perquè es pensava que aquests tenien un paper dominant en l'aparellament, i pel fet que són més fàcils de visualitzar en moments de festeig o competició i presenten trets morfològics externs més útils per identificar espècies (Orbach, 2022) però, les femelles tenen papers molt importants durant el procés de fecundació i de cura parental posterior. Per tant, és clau aprofundir també en aquestes investigacions per tenir una comprensió completa de tota la dinàmica de les poblacions d'espècies.

Cal dir, però, que actualment aquest tema ha estat modificat pels investigadors, ja que els estudis es basen a trobar una coevolució entre els sexes en comptes de centrar-se en un sexe aïllat.

## INTRODUCCIÓ

La reproducció és un procés fonamental pels éssers vius que habiten a la Terra, no només per garantir la continuïtat i supervivència de les espècies, sinó també per proporcionar una evolució que s'ha mantingut al llarg dels anys. La reproducció presenta una àmplia diversitat de mecanismes reproductius, que ens ajuden a entendre la gran adaptabilitat que tenen els éssers vius i també les forces que ha exercit la naturalesa al llarg de la història sobre ells. Cada mecanisme reproductiu ha aportat una sèrie de característiques que ha beneficiat a les espècies a sobreviure en entorns constantment canviants (Sadleir, 2014).

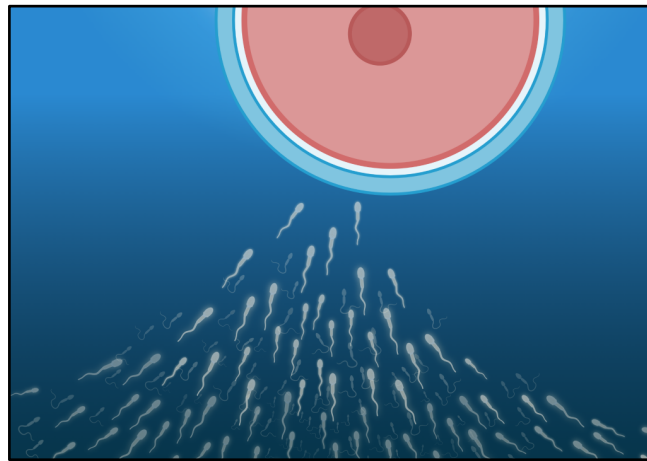
Cada organisme, sigui simple o complex, té una estratègia reproductiva adaptada, per tal de garantir que les pròximes generacions tinguin unes determinades característiques que els permetin adaptar-se millor en aquell ambient concret i poder sobreviure a situacions inesperades. Les espècies han anat evolucionant al llarg dels anys especialitzant-se en mecanismes reproductius concrets per assegurar la transmissió de gens idonis per la millor adaptació possible de les generacions futures (Sadleir, 2014).

La reproducció és un procés precís que aporta una variabilitat genètica en les poblacions d'espècies, generant alta adaptabilitat a canvis d'entorns constants, resistir a malalties i altres amenaces que es puguin trobar. Aquest procés està format per una sèrie d'esdeveniments, com són la producció d'òcits femenins i espermatozoides masculins, la fecundació i formació del zigot, i el desenvolupament de l'embrió (Kornbluth & Fissore, 2015). Tots aquests processos són altament regulats per vies de senyalització molecular, amb molècules com quinases o fosfatases, que són molt importants modulant respostes cel·lulars per regular esdeveniments com la meiosi o la capacitació dels espermatozoides per fecundar l'òcit. (Kornbluth & Fissore, 2015).

Com s'ha esmentat anteriorment, es poden observar una gran varietat d'adaptacions dels vertebrats que els permeten habitar i prosperar en tots els ambients terrestres i aquàtics (Sadleir, 2014), i aquest fet està lligat a les estratègies reproductives. Cada espècie al llarg del temps s'ha adaptat al seu entorn, també amb diferències en la mida de la descendència produïda i en les estratègies de cura que duen a terme els progenitors (Sadleir, 2014).

Els patrons reproductius dels vertebrats varien des d'organismes que posen grans quantitats d'ous i amb escassa cura parental, a espècies que generen un nombre més reduït de descendents però amb una elevada cura dels progenitors. Una anàlisi comparativa entre els diferents clades mostra una clara tendència a reduir el nombre de descendents a mesura que es van colonitzant ambients terrestres, per tal d'assegurar més supervivents, ja que els ambients i entorns solen ser més complexos i variables. (Sadleir, 2014).

Un dels esdeveniments que forma part de la reproducció és la fecundació, definida com la unió dels gàmetes masculins i femenins i la posterior formació del zigot. Aquest procés, però, no només és un simple acte de fusió, sinó que comprèn un conjunt de successos també altament regulats i que s'han de produir estrictament en un ordre específic. Inicialment, és important que es produeixi el reconeixement d'individus dins la mateixa espècie i seguidament la fusió de les membranes dels gàmetes on participen un seguit de molècules i enzims que faciliten la combinació del material genètic dels dos progenitors, per garantir la variabilitat genètica i la viabilitat de la cria (Wassarman, 1987).



**Figura 1.** Milers d'espermatozoides intenten fecundar el gàmet femení, l'òvul. Font pròpia, elaborada amb el programa BioRender: <https://app.biorender.com/>

El resultat de la unió dels gàmetes és el zigot. Aquest conté tota la informació genètica per formar un nou individu completament funcional. Com s'ha indicat prèviament, aquest fet precedeix la formació dels gàmetes masculins i femenins, que s'han fusionat sigui externament o dins del tracte reproductor femení (Georgadaki, et al. 2016; O'Rand, 1986). Els gàmetes masculins, però, no tenen sempre la mateixa capacitat per fecundar un oòcit. Les espècies de vertebrats que formen clades com els peixos o els amfibis generen espermatozoides que ja poden fecundar un oòcit immediatament després de ser alliberats, però en clades com les aus o els mamífers, els espermatozoides generats necessiten passar per un procés de capacitació previ, sigui a l'epidídim o a l'interior del tracte reproductiu femení, abans de poder fecundar un gàmet femení. Aquesta diferència ens explica la diversitat de mecanismes reproductius que trobem i han evolucionat al llarg dels anys (Yanagimachi, 1981). Així doncs, els gàmetes masculins de clades com els mamífers han de residir un temps determinat en el tracte femení per adquirir la capacitat de fecundar l'oòcit (Ikawa et al., 2010).

En ambients aquàtics, la fecundació predominant és l'externa, comuna per a moltes espècies de peixos i amfibis, on els gàmetes dels progenitors s'acaben combinant fora dels cossos parentals.

El resultat d'aquesta estratègia és una quantitat elevada de descendents, sense que hi hagi una cura parental, la qual cosa implica una elevada taxa de mortalitat de cries (Das et al., 2022). En canvi, la fecundació interna implica la unió dels gàmetes dins d'un dels progenitors. Aquest procés sol implicar la còpula entre progenitors com a característica, juntament amb una menor producció de descendents i un augment de la cura parental, la qual cosa genera una major protecció de les cries contra amenaces externes (Clutton-Brock, 2019).

La fecundació està estretament relacionada amb el tipus de reproducció de l'organisme. La viviparitat és definida com el desenvolupament de l'embrió dins del cos de la mare, caracteritzant-se per un entorn més protegit i estable, i una transferència directa de nutrients de la progenitora a l'embrió (Blackburn, 2014; Amoroso, 1968; Wourms et al., 1988). L'oviparitat, en canvi, té per característiques el desenvolupament de l'embrió fora del cos després de la fecundació, dipositant els ous en zones específiques per proporcionar a les cries les possibilitats màximes de supervivència.

Tot i haver-hi diferències entre estratègies reproductives (Taula 1), tant el viviparisme com l'oviparisme han coexistit i persistit al llarg de la història. L'elecció entre una opció o l'altra dependrà sempre de quines condicions ambientals presenta aquella espècie determinada i quins recursos i depredadors pot tenir. Algunes espècies, fins i tot, ha tingut la capacitat de desenvolupar les dues estratègies i això ens mostra també l'enorme adaptabilitat que tenen les espècies de vertebrats enfront dels desafiaments constants que es poden trobar al llarg de la vida (Amoroso, 1968).

Tipus de reproducció	Característiques	Exemples d'espècies
<b>Oviparisme</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Els animals ovípars ponen ous.</li> <li>2. Els ous es desenvolupen i fan eclosió fora del cos de la mare.</li> <li>3. La supervivència de les cries depèn en gran manera de l'ambient extern.</li> <li>4. Els ous poden ser posats en terra o aigua, dependent de l'espècie.</li> </ol>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Gallina (Gallus gallus)</li> <li>• Tortuga marina (Chelonioidea)</li> <li>• Serp (Serpentes spp.)</li> </ul>
<b>Ovoviviparisme</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Els animals ovovípars retenen els ous dins del seu cos fins que estan llestos per fer eclosió.</li> <li>2. Els embrions es desenvolupen dins d'ous que no tenen una connexió placentària amb la mare.</li> <li>3. Les cries fan eclosió dins de la mare i</li> </ol>	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Escurçó (Vipera spp.)</li> <li>• Salamandra (Salamandra salamandra)</li> <li>• Peix ratlla (Myliobatis)</li> </ul>

	neixen vives. 4. Proporciona una major protecció a les cries en comparació amb l'oviparisme.	californica)
<b>Viviparisme</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. Els animals vivípars donen a llum a cries vives.</li> <li>2. Les cries es desenvolupen dins de l'úter i estan connectades a la mare a través d'una placenta.</li> <li>3. La mare proporciona aliment directament a les cries a través de la placenta i lactància.</li> <li>4. Les cries neixen més desenvolupades i amb majors probabilitats de supervivència.</li> </ol>	<ul style="list-style-type: none"> <li>● Balena (Balaenoptera musculus)</li> <li>● Humà (Homo sapiens)</li> <li>● Elefant (Elephas maximus)</li> </ul>

**Taula 1.** Comparativa entre els diferents tipus de reproducció i les seves característiques.

La viviparitat és estranya en peixos, però sí possible en algunes espècies, com per exemple els taurons. Aquesta espècie ha sofert un seguit d'adaptacions com la transmissió dels nutrients materns directament a l'embrió, o la retenció dels ous fecundats dins del cos de la femella per tal de donar protecció a la descendència (Amoroso, 1968). En amfibis, la viviparitat ha anat evolucionant de manera independent en alguns llinatges, també desenvolupant estratègies per retenir els ous dins del cos del progenitor. Aquests, juntament amb el clade dels rèptils, podrien suposar una evidència clara de pas intermedi cap a la viviparitat, ja que llinatges d'aquests clades retenen els ous fertilitzats dins el progenitor per proporcionar-li així una major protecció. Els mamífers, com a últim clade d'exemple, representen una clara mostra d'evolució d'estratègies com la placentació i la lactància per subministrar constantment nutrients al descendent i una major protecció (Amoroso, 1968).

Alguns estudis (Exbrayat, 2019) exploren les diferents adaptacions anatòmiques i fisiològiques que els éssers vius vertebrats han anat adquirint al llarg del temps. Per exemple, els organismes aquàtics han desenvolupat òrgans especialitzats en alliberar de manera eficaç els gàmetes a l'aigua; en canvi, els vertebrats terrestres desenvolupen estructures que ajuden a realitzar la còpula i així, la transmissió dels espermatozoides es produeix amb èxit. Animals com els cocodrils o altres rèptils han adquirit estratègies per fer front a pluges variables o ambients secs, adaptant el moment de la posta d'ous en ambients més favorables i han desenvolupat ous amb una closca més robusta per poder suportar els ambients extrems imprevistos. D'altres també poden fins i tot enterrar els seus ous en nius per evitar la dessecació (Shine & Brown, 2008).

A més, factors ambientals com la llum, també influeixen en l'activitat reproductiva i juguen un paper en l'adaptació evolutiva. Mecanismes fisiològics com els canvis hormonals provocats per la llum fan coincidir els cicles reproductius amb els temps més favorables per la supervivència dels descendents (Nishiwaki-Ohkawa et al., 2016). Les fluctuacions de temperatura o la disponibilitat de recursos també fan ajustar els moments reproductius de les espècies per assegurar la supervivència de la descendència en entorns variables i imprevisibles (Canale & Henry, 2010).

## METODOLOGIA

La metodologia aplicada per a aquesta revisió bibliogràfica aborda una llarga exploració sobre la fecundació en vertebrats, utilitzant una combinació de recursos bibliogràfics i material científic reconegut. A continuació es detallen els procediments utilitzats per recopilar i analitzar informació rellevant sobre la fecundació interna i externa dels diferents clades.

Les principals bases de dades que s'han utilitzat per consultar i seleccionar informació sobre el tema de la fecundació en vertebrats han estat *Scopus*, *Omnia*, *PubMed* i *Web of Science*. Aquestes plataformes ofereixen un ampli accés a l'àmbit científic i permeten una recerca d'articles revisats, i a més són citats per molts científics. Aquestes bases de dades només inclouen articles publicats en revistes amb un sistema de revisió per parells. Per fer la cerca, s'han establert una sèrie de termes específics de cerca relacionats amb el tema. Aquestes termes són: *vertebrate reproduction*, *fertilization importance*, *evolution of reproduction in vertebrates*, *internal fertilization*, *external fertilization*. A més, s'han combinat paraules claus amb operadors com *and*, *or*, *not*, per tal d'establir encara una recerca més exhaustiva i detallada.

Per poder aprofundir i extreure'n més suc, en alguna cerca s'han aplicat filtres temporals per poder incloure informació d'articles publicats més recentment (darrers 15 anys) i, en canvi, en altres cerques he preferit tenir en compte articles més antics per tal de comparar quina ha estat la visió al llarg de la història. Així mateix, s'ha donat preferència als articles escrits en llengua anglesa, per tal de tenir un ventall més ampli d'articles a analitzar i recopilar. Quan s'ha considerat necessari, s'ha recorregut també als articles de revisió i als capítols de llibre, atès el seu abast i la manera com s'aproximen a un objecte d'estudi tan ampli com aquest.

Un cop seleccionada la informació rellevant, el següent pas va ser analitzar-la i extreure'n les idees, discrepàncies i aspectes desconeguts. Posteriorment, es van comparar i contrastar els diversos estudis relacionats amb la fecundació externa i interna i, finalment, es van establir connexions i trobar un lligam evolutiu en aquest aspecte de la biologia reproductiva dels vertebrats per intentar buscar quines són les llacunes en el coneixement existent.

## RESULTATS

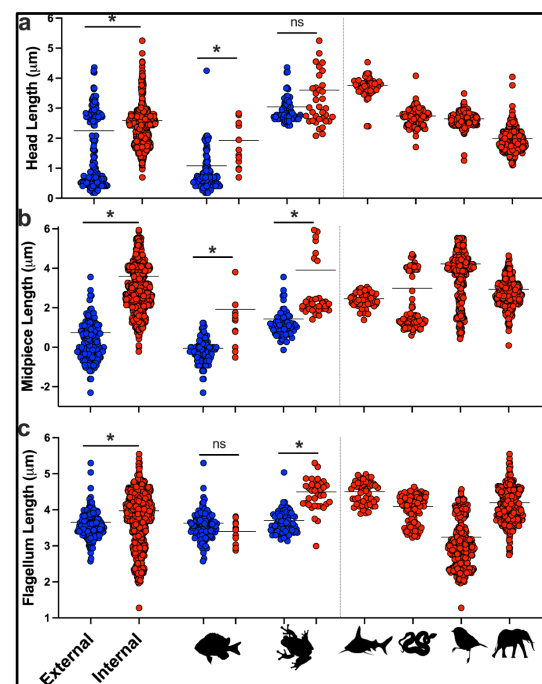
### 1. LA FECUNDACIÓ EXTERNA

#### 1.1 Característiques generals

La fecundació externa és l'estratègia reproductiva que predomina en els vertebrats aquàtics, com els clades de peixos i amfibis. Aquesta estratègia reproductiva implica l'alliberament dels gàmetes masculins i femenins i la posterior fusió d'aquests, fora del cos dels progenitors.

El medi aquàtic és la principal particularitat que té aquest mètode reproductiu, ja que no només facilita que els gàmetes siguin mòbils, sinó que també els hi proporciona supervivència. Aquest medi requereix adaptacions dels gàmetes masculins per tal de millorar la motilitat i longevitat i, així, poder sobreviure a l'aigua de manera eficient fins que es pugui unir amb un òvul (Kahrl et al., 2022). Generalment, la longitud de l'espermatozoide és més curta que en la fecundació interna i aquest detall es deu al menor requisit de propulsió en el medi aquós de l'aigua, que és menys viscos, i a la menor competició. Un estudi de Koch & Lambert de l'any 1990 va indicar que en aigües més fredes els espermatozoides necessiten altres mecanismes especialitzats per tal de mantenir la motilitat, i en aigües molt salines necessiten protegir-se contra la deshidratació.

**Figura 2.** Comparativa de les mides dels espermatozoides dels diferents grups de vertebrats (Kahrl et al., 2022)



Una característica important de la fecundació externa és la producció d'un gran nombre de gàmetes a causa de les conseqüències que té l'ambient aquàtic amb factors com per exemple, la depredació o els corrents, que poden fer disminuir la probabilitat d'èxit d'unió dels gàmetes. Les espècies que utilitzen aquest mecanisme reproductiu alliberen, doncs, nombrosos ous i espermatozoides per tal d'augmentar les possibilitats de fecundació tot i les elevades taxes de mortalitat que tenen els gàmetes (Kahrl et al., 2022).

Un altre aspecte a tenir en compte és l'alliberament sincronitzat d'aquests gàmetes, que també és important pels éssers vius que utilitzen aquest mecanisme. Utilitzen comportaments de pondre els ous sincronitzats, que solen estar influïts amb factors ambientals com per exemple els canvis

de temperatura o les fases lunars, per tal d'augmentar al màxim les possibilitats d'èxit de la fecundació alliberant simultàniament els espermatozoides i els òvuls (Gross & Shine, 1991). A més, moltes espècies fan servir rituals de còpula per atreure una parella i sincronitzar l'alliberament dels gàmetes.

El reconeixement i unió dels dos gàmetes és complicat en l'aigua, ja que com s'ha comentat anteriorment, els corrents d'aigua compliquen el procés, diluint-los o dispersant-los. L'òvul presenta un seguit de molècules en la seva superfície que ajuden en el reconeixement i permeten iniciar un seguit de senyals que ajuden l'espermatozoide a enllaçar-se (Koch & Lambert, 1990).

Un cop els ous són fecundats, també solen estar exposats a possibles amenaces de depredadors o factors ambientals. Per tal de mitigar aquests perills, les espècies s'han adaptat en diferents aspectes, també en la producció de gàmetes i la cura parental. Normalment, els vertebrats que utilitzen aquesta estratègia reproductiva duen a terme una escassa cura parental després de produir-se la fecundació; tanmateix, algunes espècies tenen comportaments que milloren la supervivència dels descendents, com per exemple la protecció dels ous fins a l'eclosió (Gross & Shine, 1991).

## **1.2. Factors ambientals influents**

Els factors ambientals tenen una gran importància per la fecundació externa d'espècies aquàtiques. Aquestes condicions influeixen en la producció i sincronització de l'alliberament dels gàmetes masculins i femenins i també afecten la supervivència dels descendents formats a partir de la unió d'aquests.

Un exemple clar és la temperatura, una de les variables ambientals que influeix en el moment de l'alliberament dels gàmetes de moltes espècies. Controla la fisiologia de l'esperma a molts nivells, com la permeabilitat de la membrana o l'activitat enzimàtica. Cada espècie té un rang òptim de temperatura necessari per garantir una elevada taxa de fecundació i supervivència de l'embrió (Cosson, 2019; Sadleir, 2014). El tímal europeu (*Thymallus thymallus*), per exemple, és molt sensible als canvis de temperatura, que afecten la maduració dels gàmetes i són crítics en el moment de la posta (Lahnsteiner & Kletzl, 2012).

L'altre factor que condiciona més aquest sistema reproductiu és la depredació. Els depredadors poden aprofitar-se alimentant-se de gàmetes i, a més, la seva mera presència condiciona als progenitors a centrar-se més a gastar energia en protegir-se que no pas en la reproducció, la qual cosa disminueix la taxa de producció de descendència (Sadleir, 2014).

Les propietats químiques de l'aigua, com són el pH, la salinitat i presència o absència de contaminants, també influeixen en la viabilitat dels gàmetes. Aquests factors poden afectar la fertilitat dels espermatozoides i òvuls. Un dels exemples, és l'activitat del dragatge, que deixa sediments en suspensió que poden afectar la qualitat o quantitat dels ous, i fins i tot inhibir la reproducció (Kjelland et al., 2015).

L'aigua, a més, presenta un flux i una turbulència que també afecten en la interacció de l'espermatozoide i l'òvul, dificultant-ne la unió. Aigües tranquil·les poden millorar la taxa de fecundació, ja que els gàmetes es mantenen a prop; en canvi, si es mouen en zones amb forts corrents, la probabilitat de fecundació serà menor (Das et al., 2022).

Per altra banda, un dels altres factors que també té importància és el nivell de llum. Les espècies utilitzen la llum del sol o de la lluna per sincronitzar les seves postes. El moment de la posta correspon al moment òptim per alliberar els gàmetes i elevar la taxa de supervivència dels òvuls fecundats. Desovar a la nit o en zones més aïllades també és una estratègia de les espècies per tal de minimitzar l'exposició dels gàmetes i evitar el risc de la depredació (Sadleir, 2014; Das et al., 2022).

Quant a la presència de nutrients, aquesta és també determinant en el moment de la posta. Un ambient ric en nutrients suposa altes quantitats de plàncton al medi, la qual cosa implica més quantitat de peixos. D'aquesta manera, les espècies desenvolupen les diferents estratègies per poder disposar de la millor descendència possible en aquelles condicions. Els sediments en suspensió, però, poden reduir l'oxigen dissolt, cosa que pot reduir les fonts d'aliments planctònics (Kjelland et al., 2015).

El tímal europeu (*Thymallus thymallus*) regula els seus cicles de reproducció amb els canvis estacionals. Un canvi estacional implica canvis de temperatura i de durada del dia i la nit, i algunes espècies s'esperen a desovar en l'època de l'any òptima per obtenir descendència (Lahnsteiner & Kletzl, 2012)

### **1.3. Adaptacions evolutives**

La fecundació externa és una estratègia adoptada per nombrosos peixos i amfibis, amb una sèrie d'adaptacions diverses d'aspectes com poden ser la morfologia o la fisiologia. Aquest seguit d'adaptacions s'han dut a terme per tal de millorar l'eficiència reproductiva en entorns aquàtics, ja que factors ambientals externs poden influir en la taxa de supervivència de la descendència.

Pel que fa a les adaptacions morfològiques, moltes espècies han desenvolupat estructures reproductives amb l'objectiu de lliurar l'espermatozoide cap a l'òvul, modificant parts del cos

perquè la direcció del gàmeta sigui la millor possible, ja que en entorns com aigües obertes els corrents poden dispersar els gàmetes molt ràpidament (Sadleir, 2014). Un dels òrgans modificats és el gonòpor, un tipus d'obertura externa per alliberar eficientment els gàmetes a l'aigua (Das et al., 2022). També poden desenvolupar estructures corporals que permeten adherir els ous al cos o dins la boca per conferir-los més protecció (Blackburn, 1999).

L'èxit reproductiu de les espècies aquàtiques també depèn d'adaptacions fisiològiques, que són aquells canvis que experimenta el cos per ajustar-se a noves situacions ambientals. Per exemple, en alguns peixos i amfibis, la proporció dels diferents sexes dels descendents ve determinada per la temperatura, de tal manera que es busca una proporció equilibrada d'acord amb les possibilitats de recursos i probabilitats de sobreviure (Ruiz-Garcia et al., 2021)

Quant a la motilitat dels espermatozoides, els canvis en les característiques del gàmeta masculí com la quantitat o la mida del cap o el cos en funció de l'entorn a causa de propietats com la viscositat influeixen en l'èxit reproductiu (Browne et al., 2015). La motilitat de l'esperma de salmó, per exemple, depèn de la disminució del potassi en aigua dolça, i en ciprínids depèn de la disminució de l'osmolaritat del medi aquàtic (Das et al., 2022).

Coordinar l'alliberament dels gàmetes masculins i femenins no és un procés simple, i es duu a terme mitjançant senyals bioquímiques. Els ous de moltes espècies alliberen diferents substàncies químiques al medi aquàtic que són atractius pel gàmeta masculí i que a través de gradients de concentració es poden guiar fins a arribar a l'òvul per fecundar-lo (Quill & Garbers, 2002). Des d'un punt de vista bioquímic, també s'han desenvolupat recobriments protectors sobre els ous, que els protegeixen de qualsevol dany físic.

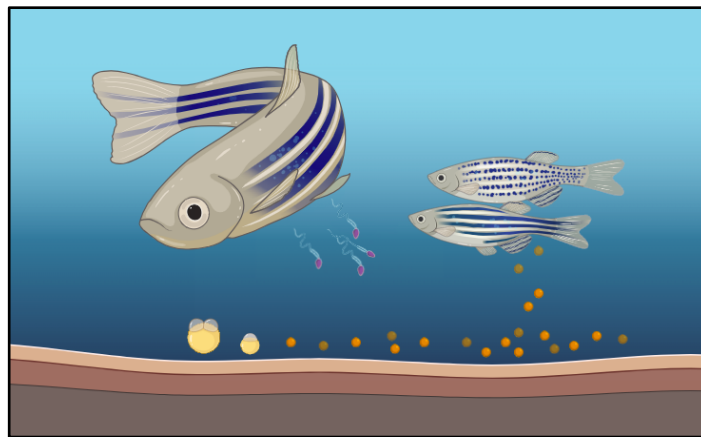
Per minimitzar els possibles riscos que poden patir els gàmetes, les espècies duen a terme adaptacions en el seu comportament, com s'observa en el moment de desovar o a l'hora de formar agregats. Mitjançant esdeveniments de posta sincronitzats gràcies a indicis de l'entorn i a la seva reunió, els organismes redueixen les amenaces de la depredació i incrementen la fecundació i la supervivència. Respecte al comportament, molts mascles de peixos desenvolupen una defensa territorial en els nius on les femelles dipositen els ous, mitjançant espines o cossos més robustos (Sadleir, 2014)

#### **1.4. Avantatges i desavantatges**

L'elecció d'aquesta estratègia reproductiva comporta una sèrie d'implicacions i conseqüències, que es poden analitzar a través dels seus avantatges i desavantatges. L'avantatge més important és l'alta diversitat genètica que es produeix. En alliberar un gran nombre de gàmetes al medi per

part de molts individus, es fecunden òvuls amb materials genètics diferents i això és de vital importància perquè l'espècie es pugui adaptar a tots els canvis que es produeixen en l'ambient així com a la depredació (Das et al., 2022).

La fecundació externa, a més, requereix una inversió energètica baixa per gàmeta, és a dir, els vertebrats que utilitzen aquesta estratègia produeixen i alliberen milions de gàmetes, augmentant la taxa èxit reproductiu sense necessitat d'una despesa energètica alta en esdeveniments com els rituals d'aparellament, la gestació o la cura parental. És un procés d'aparellament molt més simplificat, que no requereix contacte físic. Simplement, s'alliberen simultàniament els gàmetes masculins i femenins a l'aigua i això és un avantatge en entorns amb poblacions denses on l'aparellament físic seria complicat (Das et al., 2022).



**Figura 3.** Representació dels progenitors de peix zebra alliberant simultàniament els gàmetes a l'exterior. Font pròpia, elaborada amb el programa BioRender: <https://app.biorender.com/>

L'ús de senyals ambientals com els cicles de llum i la temperatura també genera benefici per les espècies. Utilitzen aquests punts per sincronitzar-se i alliberar els gàmetes en condicions òptimes i així la fecundació es pot produir amb un percentatge d'èxit superior (Das et al., 2022)

Aquesta estratègia reproductiva, però, també presenta certs inconvenients. El fet de produir grans quantitats de gàmetes condueix a una alta taxa de mortalitat d'aquests. En efecte, els gàmetes estan exposats a un entorn obert, amb depredació, dures condicions ambientals i toxines, que provoquen que un alt nombre dels mateixos no assoleixi el repte de fecundar un òvul. El medi aquàtic, però, requereix que les espècies d'aquesta estratègia tinguin aquesta elevada producció per garantir descendència (Das et al., 2022).

Parlant del medi, moltes són les condicions amb les quals depèn la fecundació externa. Les fluctuacions presents en la temperatura de l'aigua, la salinitat, el pH o la contaminació, afecten negativament la viabilitat dels espermatozoides i òvuls i conduint a un fracàs en la unió i

fecundació. Les espècies que fecunden externament són molt vulnerables als canvis ambientals (Das et al., 2022).

Per altra banda, els corrents d'aigua també suposen un gran desavantatge per la reproducció d'aquests éssers vius, atès que poden dispersar els gàmetes a distàncies irrecuperables per la unió. Aquest fet implica, doncs, molta precisió a l'hora de desovar, de manera que cal trobar un moment òptim per evitar qualsevol imprevist que generi l'entorn.

A diferència d'altres mètodes, aquestes espècies es caracteritzen per rebre poca o cap atenció parental en les primeres etapes de desenvolupament. Aquesta manca de protecció implica riscos per als embrions com la depredació per part d'altres espècies i també perills ambientals, abocant a la descendència a una mortalitat més probable (Das et al., 2022).

### 1.5. Exemples d'espècies

Com a exemples d'espècies amb fecundació externa, se'n descriuran cinc (tres de la classe dels peixos i dos de la classe dels amfibis). En primer lloc, el salmó (*Salmo salar*). Els salmònids tenen temps de desenvolupament més lents i es reproduïxen més tard que altres espècies (Mobley et al., 2021). A través d'experiments d'etiquetatge i marcatge, s'ha vist que una de les seves característiques principals és que torna al seu lloc de naixement tot i haver migrat llargues distàncies. Aquestes migracions de tornada són importants, ja que el seu retorn a aigües dolces implica la posta dels ous a la llera dels rius per tal de ser fecundats externament pels gàmetes masculins. Així doncs, el salmó quan és jove anirà als oceans on creixerà i madurarà, però en un futur tornarà al seu lloc d'origen com adults i tenir descendència (Scheer, 1939).

Un altre exemple és el peix daurat (*Carassius auratus*), que presenta una sèrie de característiques particulars com, entre d'altres, la sensibilitat ambiental. La durada variable de la llum del dia i la temperatura influeixen en l'activitat gonadal i en quins comportaments té aquest animal en la posta, assegurant-ne així unes condicions òptimes per a la supervivència i el desenvolupament de la descendència. Segons l'article de (Sarkar & Upadhyay, 2011), els individus d'aquesta espècie també tenen mètodes de dispersió d'ous per garantir una correcta reproducció.

El peix zebra (*Danio rerio*) és un model idoni per investigar la fecundació. Els individus d'aquesta espècie presenten un desenvolupament embrionari ràpid i transparent que facilita l'observació del mecanisme per part dels investigadors. Un dels seus avantatges és seva elevada fecunditat. Produeix quantitats enormes d'ous i això és beneficiós per dur a terme els experiments. Els peixos zebra solen aparèixer a la primera hora del dia, aprofitant la llum com a entorn favorable pel desenvolupament dels ous, detall que mostra un cop més que els factors ambientals tenen certa influència en la fecundació externa (Hoo et al., 2016).

Quant als amfibis, la granota comuna (*Pelophylax perezi*) és un exemple d'espècie pertanyent a aquesta classe i que presenta fecundació externa. L'amplexe és la principal característica d'aquesta espècie, és a dir, l'abraçada que es produeix entre mascle i femella. La durada i posició d'aquest amplex són importants per una fecundació eficient (Méndez-Tepepa, 2023). Les granotes alliberen els ous i els recobreixen d'una gelatina que confereix protecció davant infeccions i danys físics. A l'article de (Chuang et al., 2013), es descriu com els mascles fan servir vocalitzacions per defensar el territori i atreure femelles perquè facin la posta. Aquests tipus de rituals d'aparellament varien entre les diferents espècies de granotes.

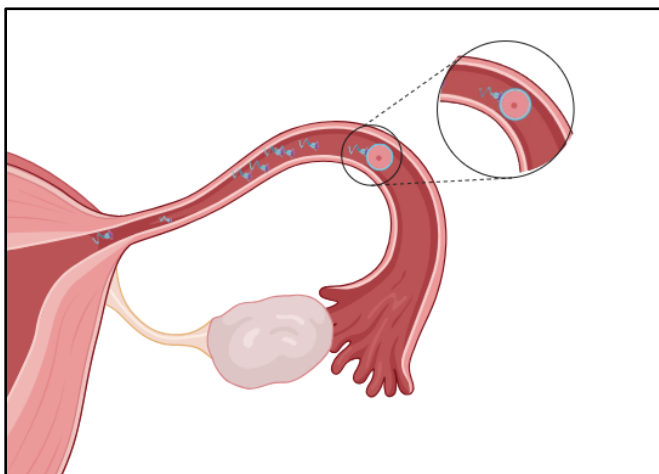
Finalment, el gripau comú (*Bufo Bufo*) fa, de manera similar al salmó, migracions per tornar als llocs de reproducció ancestrals, atès que aquests tenen un seguit de condicions que afavoriran la supervivència dels ous. Com la majoria d'espècies, tenen una temporada alta de reproducció on influeixen les condicions canviantes com la temperatura o la terra i presenten estratègies de protecció dels ous, ja que protegeixen molt les primeres etapes de la vida dels descendents (Semlitsch, 2008).

## 2. LA FECUNDACIÓ INTERNA

### 2.1. Característiques generals

La fecundació interna és una estratègia que, a diferència de l'externa, genera un ambient més adequat per a la fecundació i el posterior desenvolupament embrionari, ja que els gàmetes estan protegits de tot el que pugui ocórrer a l'exterior. És per això, que la característica principal d'aquesta estratègia reproductiva és la protecció dels gàmetes. Els espermatozoides estan presents dins dels tractes dels dos sexes, i l'emmagatzematge d'aquests en el tracte reproductor femení permet que els espermatozoides puguin mantenir-se i ser utilitzats quan els òvuls estiguin disponibles. Aquesta capacitat d'emmagatzematge es troba àmpliament en tots els grups d'espècies de vertebrats i està excepcionalment ben desenvolupada en rèptils i peixos (Holt & Lloyd, 2010). Mentre que els mamífers emmagatzemen els gàmetes masculins a la vagina, l'úter o l'oviducte (especialment, en aquest darrer), altres grups com els ocells i els rèptils tenen uns túbuls cecs on mantenen els espermatozoides durant períodes variables abans de la fecundació (Holt & Lloyd, 2010).

Un cop són al tracte femení, els gàmetes masculins requereixen ser mòbils per poder arribar a l'òvul. En amfibis per exemple, presenten una proteïna de cisteïna que millora la motilitat espermàtica (Yokoe et al., 2016). A més, els espermatozoides pateixen la reacció de l'acrosoma a l'interior del tracte reproductor femení, la qual cosa els permet penetrar les capes més externes de l'òvul amb més facilitat.



**Figura 4.** Representació del moment d'unió entre l'espermatozoide i l'òvul dins del tracte reproductiu femení. Font pròpia, elaborada amb el programa BioRender: <https://app.biorender.com/>.

L'altra característica important d'aquesta estratègia reproductiva és el desenvolupament embrionari a l'interior del progenitor. Aquest fet li proporciona estabilitat i protecció a l'embrió davant factors externs adversos. Els mamífers placentaris són una subclasse de mamífers euteris

que es caracteritzen per la presència de la placenta (Sadleir, 2014), un òrgan que permet l'intercanvi de nutrients entre la mare i l'embrió, a banda de protegir-lo d'infeccions. La presència de la placenta fa que es parli de matròfia, per diferenciar-la de la lecitotròfia on l'embrió es nodreix del rovell (Blackburn, 2015). A més, zones com l'úter també s'han adaptat per ser ambients rics i adequats pel desenvolupament fetal. En rèptils, l'entorn tèrmic dins del cos pot influir en el sexe de la descendència (Thépot, 2021; Lang & Andrews, 1994).

En ser un mètode on predomina un entorn més controlat i menys descendència, la cura parental dels progenitors és normalment més significativa, proporcionant protecció i aliment a les seves cries. En molts mamífers, les mares creen nius o espais on els nounats poden desenvolupar-se sense l'amenaça de depredadors ni factors ambientals (Clutton-Brock, 2019). El subministrament d'aliment també és molt important per les cries i, a través de la lactància, s'aconsegueix nodrir i enfortir el vincle amb la mare.

Cal dir també que cada grup d'espècies té unes característiques més determinades i concretes, ja que s'adapten a entorns diferents, de manera que les adaptacions que necessiten per sobreviure no són les mateixes.

## **2.2. Factors ambientals influents**

Els factors ambientals també influeixen en les espècies amb fecundació interna, afectant tant la fecundació com el posterior desenvolupament de l'embrió. La temperatura és un dels factors que té més impacte, ja que pot regular cicles de reproducció i proporcionar períodes més adequats per la fecundació. En rèptils, com s'ha esmentat abans, la temperatura influeix en la determinació del sexe de la descendència, ja que si els ous són incubats en temperatures elevades es produiran més cries femelles (Lang & Andrews, 1994; Thépot, 2021). En la majoria de grups, a més, com òptima és la temperatura, més motilitat tenen els espermatozoides, de manera que l'èxit de fecundació és més elevat.

Un altre factor que és molt important en l'ambient és la disponibilitat de recursos, ja que influeix tant en la salut dels progenitors com en la de la descendència, sigui amb aliments o amb estructures per refugiar-se de les condicions adverses. En vertebrats, una bona nutrició transmetrà energia a l'individu per produir gàmetes viables i per ajudar a l'embrió al correcte desenvolupament, i trobar un lloc d'anidació idoni proporcionarà protecció davant la depredació (Sadleir, 2014).

Si les espècies disposen d'una zona segura per establir descendència, els pares no hauran de gastar energia en defensa constant i la podran aprofitar en la cura parental per augmentar la

supervivència de les cries. Si aquestes zones segures s'eliminen per culpa de fenòmens com la desforestació, els animals hauran de buscar una altra zona de confort, i aquí potser hi haurà competència, ja que els recursos aniran disminuint (Diskin & Morris, 2008). La qualitat de l'hàbitat, doncs, és clau per aquests vertebrats, atès que influeix en la qualitat dels gàmetes i les probabilitats d'èxit de reproducció.

Aprofundint en la presència de depredació, els animals adopten estratègies d'aparellament diferents i busquen llocs més discrets per tal de no ser detectats pels depredadors (Lima & Dill, 1990). Alguns mascles, inclús poden renunciar a aquests comportaments de festeig per evitar la mort i això pot afectar a la selecció sexual (Magnhagen, 1991). En aus, per exemple, els mascles intenten fer menys viatges portant aliment a les cries però amb més quantitat, ja que els depredadors els segueixen fins als nius (Martin et al., 2000).



**Figura 5.** Representació d'un ocell alimentant a les seves cries mentre un depredador en treu profit. Font pròpia, elaborada amb el programa BioRender:

<https://app.biorender.com/>.

Endemés, les femelles també intervenen en la protecció, per exemple, buscant llocs d'anidació inaccessibles per la resta, o rèptils com les tortugues marines, que aniden en platges on creuen que hi haurà menys volum de depredació per augmentar la supervivència de les seves cries (São Miguel, 2022). Aquest factor podria ser un dels grans motius pels quals les espècies amb fecundació interna generen un nombre més petit de cries, alhora que els proporcionen més protecció.

Com s'ha indicat al principi de l'apartat, la climatologia afecta aspectes com el cicle reproductiu, però també pot influir a altres aspectes, com els recursos i l'hàbitat. Les espècies solen lligar el seu període reproductiu amb estacions de l'any que presenten recursos òptims. Si a escala global l'ambient canviés, les aus, per exemple, podrien avançar períodes com la primavera i patir un desajust entre la fecundació i la disponibilitat de recursos en el medi (Both et al., 2006). Altres

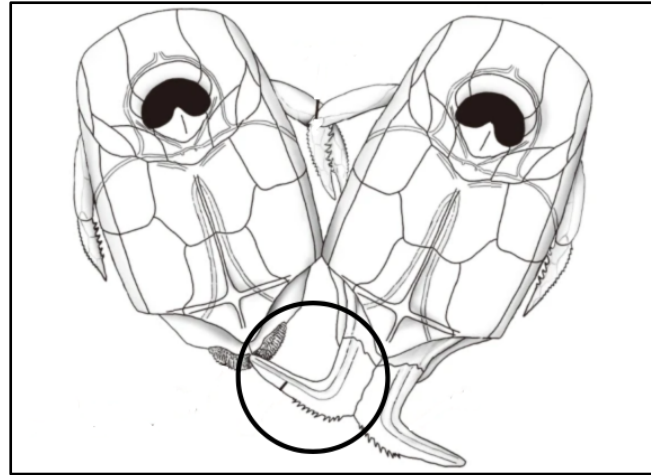
espècies avancen el seu període de migració a zones on creuen que hi haurà més recursos. També poden regular el seu cicle reproductiu en funció dels cicles de llum, la qual cosa afecta la producció hormonal i el comportament de l'animal. Un exemple clar és la producció de melatonina, regulada per la duració del dia i la nit, i que modula la producció d'hormones gonadotropines importants per la maduració de gàmetes i l'ovulació (Goldman, 2001). A més, molts mamífers inicien l'activitat reproductiva en els dies més llargs de l'any, perquè les cries tinguin més recursos per alimentar-se (Bronson, 2009). En un estudi de (Wingfield et al., 2003) a més, explica que els dies més llargs, els mascles de moltes espècies d'ocells exhibeixen cants per atreure femelles per, posteriorment, aparellar-se.

Fenòmens adversos com la precipitació, o més greus com sequeres o onades de calor, generen trencaments d'habitats i l'obligació de la migració de l'espècie per buscar millors condicions mitjançant, potser, una competència que l'únic que fa és disminuir la biodiversitat (Jentsch & Beierkuhnlein, 2008). El mateix passa amb l'activitat humana, per culpa de la urbanització i l'agricultura, que són causes de pèrdues d'habitat que impliquen rivalitat entre espècies (Foley et al., 2005) o fins i tot, sorolls antropogènics que interfereixen en la comunicació de les poblacions d'animals. Aquests fenòmens dificulten que les espècies es puguin reproduir amb èxit, ja que alteren les condicions òptimes per obtenir descendència.

### **2.3. Adaptacions evolutives**

Els diferents grups de vertebrats que utilitzen la fecundació interna han anat adquirint un seguit d'adaptacions evolutives al llarg de la història per tal de poder-se adaptar als diferents escenaris que es puguin trobar en el medi tant terrestre com aquàtic. Adaptacions com el desenvolupament d'estructures reproductives o aspectes del desenvolupament embrionari, que varien entre els diferents grups, han permès a les espècies adaptar-se per optimitzar l'èxit de la reproducció en els seus respectius entorns.

Les adaptacions més significatives són les adquisicions d'estructures reproductives que faciliten la transferència de l'esperma. En els peixos, hi ha algunes espècies que han desenvolupat una aleta modificada anomenada clàspers, per facilitar l'alliberament a l'aigua i algunes espècies de rèptils, en canvi, han desenvolupat un òrgan anomenat hemipenis, amb la missió d'augmentar l'èxit a l'hora de transferir l'esperma a la femella (Leal & Cohn, 2015). Per la seva banda, les femelles tenen estructures complexes com els oviductes i l'úter, zones on es duu a terme la fecundació i s'implanta l'embrió, respectivament (Enders & Carter, 2004).



**Figura 6.** Dibuix d'un placoderm, del clade dels peixos, on podem veure el clàsser per transferir l'esperma a la femella. (Long et al., 2014)

Pel que fa a l'emmagatzematge de l'esperma, alguns animals presenten una adaptació que permet a les femelles decidir quin és el moment òptim per fecundar els seus ous/òvuls en funció dels recursos ambientals. Moltes espècies de rèptils i aus tenen unes estructures per emmagatzemar l'esperma durant mesos o anys, donant protecció i estabilitat als gàmetes masculins (Sever & Hamlett, 2002). A més, poden inclús aparellar-se amb més d'un mascle i posteriorment utilitzar l'esperma tot augmentant la diversitat genètica i la selecció sexual (Olsson et al., 1997), ja que els gàmetes dels diferents mascles competeixen per arribar a fecundar l'òvul de la femella (Pizzari & Parker, 2009).

Quant a la gestació interna, aquesta adaptació ofereix avantatges com un entorn protegit per l'embrió, aportant nutrients. A banda d'això, la progenitora es pot protegir i moure ella mateixa juntament amb la futura descendència davant d'entorns imprevisos i perillosos. En mamífers, la presència de la placenta facilita molt l'aportació de nutrients a l'embrió, la qual cosa l'ajuda a tenir un creixement adequat (Enders & Carter, 2004). D'altra banda, la lactància, a més de nodrir la cria un cop nascuda, també enforteix el vincle entre aquesta i la mare (Hinde, 2009). Segons un estudi previ (Blackburn, 1993), algunes espècies del clade dels rèptils, com les sargantanes, també contenen una mena de placenta rudimentària que li aporta avantatges similars al grup.

Relacionat amb la cura parental, també hi ha aspectes que han anat adquirint els vertebrats, com per exemple les aus, on els pares porten aliments a les cries (Martin et al., 2000), o espècies d'altres grups on els progenitors protegeixen o ensenyen a la descendència tècniques de supervivència si estan en zones on la depredació és predominant (Clutton-Brock, 2019; Maestriperi, 2001) o busquen zones per dipositar els ous per tal que les futures cries puguin tenir accés a l'aliment fàcilment (Shine, 2008).

## 2.4. Avantatges i desavantatges

La fecundació interna en els vertebrats té tant avantatges com desavantatges, respecte a les espècies que utilitzen l'estratègia de la fecundació externa. D'entrada, la protecció dels gàmetes és un dels avantatges més significatius que tenen, proporcionant un entorn protegit contra la depredació i les condicions ambientals adverses (Holt & Lloyd, 2010). En tenir els gàmetes més controlats, els animals que utilitzen aquesta estratègia tenen més èxit reproductiu, ja que en la fecundació externa molts gàmetes es perden o són destruïts per qualsevol factor que intervé en el medi (Hirohashi & Yanagimachi, 2018). Relacionat amb aquesta qüestió, els diferents grups han desenvolupat estructures anàlogues amb una funció de reservori espermàtic que ofereix una certa flexibilitat reproductiva, ja que poden utilitzar el contingut emmagatzemat en el moment més adequat. Els rèptils i les aus (Sever & Hamlett, 2002) tenen la capacitat d'allotjar els espermatozoides durant mesos; fins i tot, en alguns casos arriben a l'any. En les salamandres, el temps durant el qual els espermatozoides es poden allotjar al reservori és de dos anys, que correspon a la durada més llarga que s'ha descrit fins ara (Hirohashi & Yanagimachi, 2018).

Pel que fa a la cura parental, l'avantatge més evident és l'augment de la supervivència dels descendents gràcies a la protecció que proporciona la mare, protegint les cries i mantenint-les a temperatures estables (Clutton-Brock, 2019). Gràcies a aquest mètode, la provisió de nutrients dels mamífers placentaris als embrions també està assegurada per la presència de la placenta i la lactància, aportant també anticossos per protegir els nounats de possibles infeccions (Hinde, 2009). La cura parental, doncs, també ajuda a augmentar l'eficiència reproductiva, tot i invertir més energia i temps en ella, ja que redueix la mortalitat juvenil (Clutton-Brock, 2019).

Per contra, també hi ha aspectes crítics que són desavantatjosos per les espècies que utilitzen aquest mecanisme. En efecte, la cura parental implica més inversió energètica per part de la mare en la gestació i lactància, la qual cosa pot afectar a la salut i nutrició de la progenitora. Per exemple, en mamífers la lactància pot arribar a representar més de la meitat de la despesa energètica diària de la mare, cosa que també pot afectar el seu propi creixement (Hinde, 2009). Com que la inversió de temps i energia és elevada, les femelles tenen cicles reproductius més llargs, i això fa que el nombre d'esdeveniments reproductius d'aquestes espècies sigui menor i, per tant, també ho siguin el nombre de descendents, també (Clutton-Brock, 2019).

Seguint amb el risc maternal, els esdeveniments que ocorren durant la cura que duu a terme la mare poden debilitar el seu sistema immunitari, fent-lo més susceptible a infeccions (Speakman, 2007). Així mateix, les progenitores tenen mobilitat reduïda en contenir l'embrió, la qual cosa implica més propensió a ser atrapades per depredadors o menys capacitat per arribar a captar algun recurs avantatjós.

Un altre aspecte és la possibilitat de transmissió de malalties en vertebrats que utilitzen aquesta estratègia reproductiva. La còpula pot augmentar la probabilitat de patir malalties de transmissió sexual o produir danys en els òrgans reproductius i la cura parental, ja que un contacte estret pot facilitar la transmissió de patògens (D'Alessandro et al., 2020). En conseqüència, aquesta circumstància pot arribar a comportar reduccions de la fecundació i de l'èxit reproductiu.

## 2.5. Exemples d'espècies

La fecundació interna és utilitzada per un ampli ventall d'espècies de vertebrats; hi ha exemples de cadascuna dels cinc clades.

En els mamífers, un dels exemples més clars és l'ésser humà (*Homo sapiens*). Els humans utilitzen aquest sistema de reproducció a través de la còpula, on el mascle introdueix l'esperma al tracte reproductiu femení mitjançant el penis. Un cop produïda la fecundació i format del zigot, l'embrió es desenvolupa dins l'úter on es nodreix a través de la placenta i rep protecció contra factors ambientals externs (Jones & López, 2014).

En el cas de les aus, l'espècie dels galls i gallines (*Gallus gallus*) té característiques significatives com és la còpula cloacal del mascle i la femella, permetent la transferència de l'esperma. Els ous són posats i llavors incubats per la mare de manera externa en el niu, per mantenir la temperatura òptima de desenvolupament de la futura cria (Assersohn et al., 2021).

Pel que fa als rèptils, un exemple és la serp de cascavell (*Crotalus spp*), que presenta característiques molt representatives d'aquesta estratègia reproductiva. L'òrgan copulador dels mascles s'anomena hemipenis i s'introdueix dins la cloaca de les femelles per transferir l'esperma. Aquesta pot ser emmagatzemada per les femelles en uns oviductes propis del grup i un cop és utilitzada per fecundar un òvul, els ous es desenvolupen dins del cos de la progenitora, però les cries neixen vives (Fitzgerald et al., 2013).

En els amfibis, el tritó (*Cynops pyrrhogaster*) presenta trets característics interessants i únics en el seu grup, atès que els mascles dipositen l'esperma en espermatòfors i les femelles la recullen amb la seva cloaca. Quan les condicions externes són òptimes per les femelles, deixen de retenir els ous fecundats que són alliberats a l'exterior (Takayama-Watanabe et al., 2014).

Finalment, i pel que fa als peixos el guppy (*Poecilia reticulata*) és un peix petit, vivípar i d'aigua dolça que presenta un òrgan copulador anomenat gonopodi, que és la modificació d'una aleta i s'utilitza per transferir l'esperma al tracte femení i així evitar l'eliminació de gàmetes per culpa de factors externs. Els ous formats presenten un desenvolupament intern fins que les cries neixen i estan preparades per nedar i alimentar-se (Reznick et al., 2001).

### **3. EVOLUCIÓ DE LA FECUNDACIÓ EN ELS VERTEBRATS**

L'objectiu d'aquest apartat és analitzar quina evolució han tingut les estratègies reproductives dels vertebrats al llarg de la història, donant importància a la transició evolutiva de la fecundació externa a la interna, mitjançant l'estudi d'influència de les pressions evolutives, com ara les condicions climàtiques i la depredació, i com s'han anat adaptant els diferents grups d'espècies als canvis per assolir l'èxit reproductiu.

#### **3.1. Origen de la fecundació en vertebrats**

Sobre l'origen de la fecundació en vertebrats, les primeres espècies on apareix aquest tipus d'estratègia reproductiva són els agnats, que són peixos que no tenen mandíbules. Dins d'aquest grup, tenim exemples com són les llamprees i les mixines que es reproduïxen externament, alliberant els gàmetes a l'aigua per la posterior fecundació (Francis, 2022). Aquests organismes desenvolupen estratègies que les beneficien en l'ambient aquàtic, amb grans dispersions tant dels gàmetes masculins com femenins per tal que es trobin i es produeixi la fecundació.

Per assegurar la supervivència de l'espècie, aquests vertebrats aquàtics van adquirir l'estratègia de produir una gran quantitat d'ous; d'aquesta manera, responien a les elevades taxes de mortalitat a causa de les pressions selectives del seu medi ambient. La temperatura de l'aigua i les constants fluctuacions d'altres propietats d'aquest fluid, juntament amb la presència de depredació, van propulsar a l'espècie a desenvolupar l'estratègia de l'elevada producció.

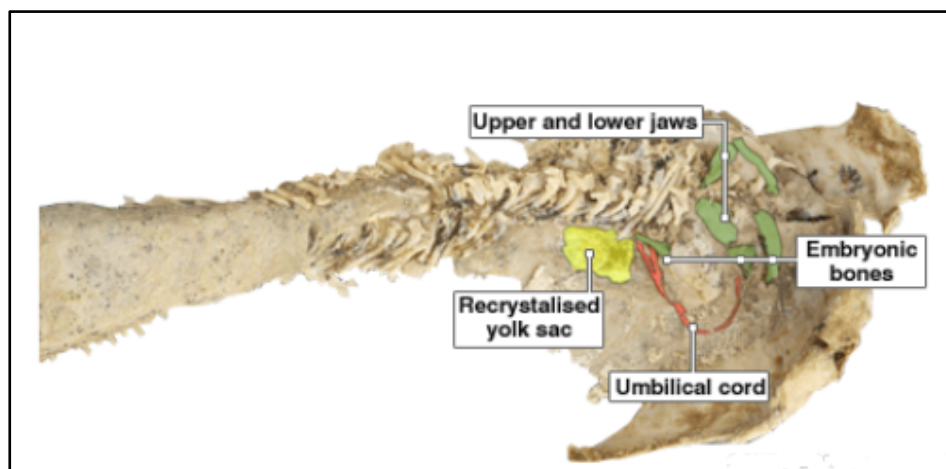
#### **3.2. Transició a la fecundació interna**

Durant el Devonià, fa uns 360 milions d'anys, es va produir la transició dels vertebrats de l'aigua a la terra, fet que va tenir un gran impacte en les estratègies de reproducció dels animals. Les espècies de peixos amb aletes lobulades van iniciar aquesta transició, convertint-se posteriorment en tetràpodes. Aquesta evolució va requerir diverses adaptacions com per exemple la modificació de les extremitats o la presència de pulmons per respirar (Ashley-Ross et al., 2013).

Aquest pas a la vida terrestre, doncs, va influir en l'estratègia reproductiva utilitzada per les diferents espècies, ja que en el nou ambient, la manca d'un medi aquós per facilitar el moviment dels gàmetes i la unió, la dessecació i les fluctuacions de temperatura dificultaven l'èxit reproductiu (Vági et al., 2022). És per això que els vertebrats van desenvolupar la fecundació interna, on els òvuls són fecundats a l'interior de la femella i conseqüentment, se'ls confereix una protecció contra la depredació i una taxa de supervivència més elevada.

Per tal de poder adquirir aquest nou mètode, els animals van haver de patir una sèrie d'adaptacions morfològiques per, mitjançant la còpula, aconseguir transferir eficientment l'esperma al tracte reproductor femení. En els mamífers va aparèixer el penis, els rèptils van desenvolupar un hemipenis i els peixos cartilaginosa, els clàspers, tots ells amb el mateix fi d'aconseguir el traspàs espermàtic eficient.

Cal dir, però, que la transició a l'àmbit terrestre no va ser l'únic fet que va causar el pas a la fecundació interna. Altres factors ecològics han influït a l'hora de fer el canvi, però tot es defineix a un objectiu clar de conferir més protecció als gàmetes en ambients amb alt risc de mortalitat. La presència d'evidències fòssils de placoderms fan pensar que els peixos ja adoptaven aquest sistema reproductiu per augmentar l'èxit de supervivència dels gàmetes, ja que en els registres fòssils es poden identificar embrions intrauterins (Long et al., 2008). A més, altres estudis també han mostrat indicis de fecundació interna mitjançant les evidències fòssils, amb clàspers pelvians de mascles que suggereixen que utilitzaven aquesta estratègia (Ahlberg, 2009).



**Figura 7.** Evidència fòssil d'un embrió intrauterí en placoderms. Imatge extreta de:

<http://news.bbc.co.uk/2/hi/science/nature/7424281.stm>

Així mateix, l'existència d'amfibis com la salamandra mostra que aquesta adaptació no només està limitada als vertebrats terrestres, sinó que també pot ser avantatjosa pels organismes aquàtics. Aquestes espècies tenen els espermatòfors en mascles que posteriorment recullen les cloaques femelles i es produeix la fecundació (Takayama-Watanabe, 2014).

Pel que fa als embrions, protegir-los en els entorns terrestres també era una necessitat i és per això que molts mamífers i rèptils han evolucionat a una fecundació interna i, a vegades, a la viviparitat, per tal de combatre factors adversos com la dessecació i depredació (Blackburn, 2015).

### 3.3. Comparació entre fecundació externa i interna

La fecundació, com s'ha esmentat anteriorment, es pot classificar en dos tipus principals, que són la fecundació externa i la interna. Aquestes dues estratègies presenten característiques, adaptacions i avantatges únics, modificats gràcies a totes les pressions selectives que hi ha hagut al llarg del temps.

A grans trets, en la fecundació externa els gàmetes es troben a l'aigua, que en facilita el moviment; alhora, però, aquest moviment pot comportar una dispersió que dona lloc a una baixa probabilitat de trobada entre l'espermatozoide i l'òvul, raó per la qual les espècies produeixen grans quantitats de gàmetes (Das et al., 2022). Per altra banda, en la fecundació interna els gàmetes estan més protegits dels factors externs i a més la reproducció es pot produir en un medi terrestre, cosa que un vertebrat amb fecundació externa no podria fer.

Cal dir, però, que les dues estratègies han desenvolupat una sèrie d'adaptacions que els han ajudat a ser més productives en els seus respectius entorns. L'externa, per exemple, presenta sincronitzacions de reproducció envers factors com la temperatura, per augmentar la taxa de trobada entre gàmetes, mentre que la interna ha desenvolupat òrgans reproductius desenvolupats (Leal & Cohn, 2015). Així, les femelles poden emmagatzemar espermatozoides en el seu tracte reproductor (Holt & Lloyd, 2010) i, a més, en moltes espècies l'embrió que es forma es desenvolupa dins del cos de la progenitora, fet que li confereix estabilitat.

Una altra qüestió és quins avantatges confereix cada un. La fecundació externa proporciona més diversitat genètica, ja que es barregen gàmetes de molts individus diferents i també requereix menys inversió energètica maternal en la gestació perquè els embrions es desenvolupen al medi extern (Das et al., 2022). La segona estratègia, en canvi, aporta una major protecció dels gàmetes i embrionària i un increment de la cura parental que clarament confereix més protecció i més probabilitat de supervivència de la descendència.

Aspecte	Fecundació externa	Fecundació interna
Medi	Aquàtic	Terrestre o aquàtic
Nombre de gàmetes	Alt	Baix-moderat
Estratègia de reproducció	Alliberació de gàmetes al medi	Transferència directa dels gàmetes
Desenvolupament embrionari	Al medi ambient	A l'interior del cos de la femella
Cura parental	Normalment baixa o nul·la	Normalment alt

<b>Taxa d'èxit reproductiu</b>	Depèn de molts factors ambientals	Alta
--------------------------------	-----------------------------------	------

**Taula 2.** Comparativa de diferents aspectes entre la fecundació externa i interna.

### 3.4. Discussió general: Existeix realment una evolució en la fecundació?

L'evolució de la fecundació és un procés complex que inclou tant canvis lineals com convergents, és a dir, canvis que es desenvolupen de manera independent com a resposta a pressions selectives similars.

En primer lloc, els efectes de l'evolució lineal, que implica canvis de manera més gradual i en una mateixa direcció, són evidents. La transició de l'aigua a la terra va ser una pressió ambiental que va generar un canvi en les estratègies reproductives dels vertebrats per tal d'adaptar-se a nous entorns i factors adversos com la dessecació. Tanmateix, el fet que diverses espècies hagin desenvolupat òrgans reproductius especialitzats per transferir directament l'esperma suggereix que s'han produït una progressió cap a una estratègia reproductiva més eficient.

Evidències fòssils i estudis genètics, però, han mostrat que la fecundació interna no va ser producte del pas a la vida terrestre, sinó que altres factors també van influir en aquesta evolució (Long et al., 2008). La necessitat de protegir els gàmetes i els embrions d'agents externs com la depredació o altres condicions adverses va fer que diferents grups de vertebrats desenvolupessin de manera independent característiques similars com a resposta. És per això, doncs, que en l'evolució de la reproducció hi ha una convergència evolutiva, ja que diferents grups d'espècies han anat formant mecanismes similars de còpula i protecció envers factors ambientals similars.

D'altra banda, cal fer notar que actualment coexisteixen les dues estratègies reproductives, cadascuna d'elles amb els seus avantatges i desavantatges. Per això, no es pot dir que hi hagi hagut una evolució lineal, perquè només hi hauria fecundació interna. Així doncs, a cada nínxol ocupat pels vertebrats hi haurà unes característiques determinades que indicaran als animals quin sistema aporta les adaptacions més eficients per adaptar-se. Potser en aquell determinat indret necessitaran menor inversió genètica materna, o potser els gàmetes requeriran més protecció, però qualsevol de les dues opcions de reproducció seran òptimes per millorar la supervivència i l'èxit reproductiu.

Així doncs, l'evolució de la fecundació en els vertebrats involucra tant una evolució lineal com una convergència evolutiva, atès que en resposta als factors ambientals externs els diferents grups han anat adaptant-se de manera independent per tal d'assegurar una descendència segura.

## CONCLUSIONS

Several important conclusions can be drawn about external and internal fertilization in vertebrates:

- External fertilization predominates in aquatic vertebrates such as fish and amphibians, whereas internal fertilization is present in vertebrates of all groups.
- Morphological adaptations have evolved to improve reproductive success. Examples are the development of a male organ for copulation and the use of the placenta in some animals with internal fertilization.
- Environmental factors such as water temperature and pH influence fertilization and embryo development, and animals adapt to this environment to be more efficient in reproduction.
- External fertilization provides more genetic diversity and requires less maternal energy investment, but the gamete mortality rate is high. Conversely, internal fertilization gives more protection for both gametes and embryos, notwithstanding more energy is invested in parental care with the development of placenta and lactation.
- The evolution of fertilization in vertebrates exhibits both linear evolution and evolutionary convergence, where different groups have developed similar reproductive characteristics in response to similar environmental pressures. Yet, the two strategies can coexist, and it is important to respect these natural dynamics of species and not alter them.

## BIBLIOGRAFIA

- Ahlberg, P., Trinajstić, K., Johanson, Z., & Long, J. (2009). Pelvic claspers confirm chondrichthyan-like internal fertilization in arthrodires. *Nature*, 460(7257), 888-889. <https://doi.org/10.1038/nature08176>
- Amoroso, E. C. (1968). The Evolution of Viviparity. *Proceedings of the Royal Society of Medicine*, 61(11P2), 1188-1200. <https://doi.org/10.1177/003591576806111P202>
- Ashley-Ross, M. A., Hsieh, S. T., Gibb, A. C., & Blob, R. W. (2013). Vertebrate Land Invasions-Past, Present, and Future: An Introduction to the Symposium. *Integrative and Comparative Biology*, 53(2), 192-196. <https://doi.org/10.1093/icb/ict048>
- Assersohn, K., Brekke, P., & Hemmings, N. (2021). Physiological factors influencing female fertility in birds. *Royal Society Open Science*, 8(7), 202274. <https://doi.org/10.1098/rsos.202274>
- Blackburn, D. G. (1993). Chorioallantoic placentation in squamate reptiles: Structure, function, development, and evolution. *Journal of Experimental Zoology*, 266(5), 414-430. <https://doi.org/10.1002/jez.1402660508>
- Blackburn, D. G. (1999). Are Viviparity and Egg-Guarding Evolutionarily Labile in Squamates? *Herpetologica*, 55(4), 556-573. <http://www.jstor.org/stable/3893322>
- Blackburn, D. G. (2015). Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: A quantitative and qualitative analysis. *Journal of Morphology*, 276(8), 961-990. <https://doi.org/10.1002/jmor.20272>
- Blackburn, D. G., & Sidor, C. A. (2014). Evolution of viviparous reproduction in Paleozoic and Mesozoic reptiles. *The International Journal of Developmental Biology*, 58(10-12), 935-948. <https://doi.org/10.1387/ijdb.150087db>
- Both, C., Bouwhuis, S., Lessells, C. M., & Visser, M. E. (2006). Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature*, 441(7089), 81-83. <https://doi.org/10.1038/nature04539>
- Bronson, F. H. (2009). Climate change and seasonal reproduction in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1534), 3331-3340. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0140>
- Browne, R. K., Kaurova, S. A., Uteshev, V. K., Shishova, N. V., McGinnity, D., Figiel, C. R., Mansour, N., Agnew, D., Wu, M., Gakhova, E. N., Dzyuba, B., & Cosson, J. (2015). Sperm motility of externally fertilizing fish and amphibians. *Theriogenology*, 83(1), 1-13.e8. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2014.09.018>
- Canale, C., & Henry, P. (2010). Adaptive phenotypic plasticity and resilience of vertebrates to increasing climatic unpredictability. *Climate Research*, 43(1), 135-147. <https://doi.org/10.3354/cr00897>

- Chuang, M.-F., Bee, M. A., & Kam, Y.-C. (2013). Short Amplexus Duration in a Territorial Anuran: A Possible Adaptation in Response to Male-Male Competition. *PLoS ONE*, *8*(12), e83116. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083116>
- Clutton-Brock, T. H. (2019). *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctvs32ssj>
- Cosson, J. (2019). Fish Sperm Physiology: Structure, Factors Regulating Motility, and Motility Evaluation. En Y. Bozkurt (Ed.), *Biological Research in Aquatic Science*. IntechOpen.
- D'Alessandro, S., Menegola, E., Parapini, S., Taramelli, D., & Basilico, N. (2020). Safety of Artemisinin Derivatives in the First Trimester of Pregnancy: A Controversial Story. *Molecules*, *25*(15), 3505. <https://doi.org/10.3390/molecules25153505>
- Das, M., Mishra, N. K., & Yadav, S. K. (2022). External Fertilization. En J. Vonk & T. K. Shackelford (Eds.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (pp. 2566-2572). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7\\_330](https://doi.org/10.1007/978-3-319-55065-7_330)
- Diskin, M., & Morris, D. (2008). Embryonic and Early Foetal Losses in Cattle and Other Ruminants. *Reproduction in Domestic Animals*, *43*(s2), 260-267. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2008.01171.x>
- Enders, A. C., & Carter, A. M. (2004). What Can Comparative Studies of Placental Structure Tell Us?—A Review. *Placenta*, *25*, S3-S9. <https://doi.org/10.1016/j.placenta.2004.01.011>
- Fitzgerald, K. T., Shipley, B. K., Newquist, K. L., Vera, R., & Flood, A. A. (2013). Additional Observations and Notes on the Natural History of the Prairie Rattlesnake (*Crotalus viridis*) in Colorado. *Topics in Companion Animal Medicine*, *28*(4), 167-176. <https://doi.org/10.1053/j.tcam.2013.09.008>
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, *309*(5734), 570-574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Francis, J. (2022). *Morphology, Metabolism and Reproduction of Agnatha*. Recuperat de <https://www.rroij.com/open-access/morphology-metabolism-and-reproduction-of-agnatha.pdf>
- Georgadaki, K., Khoury, N., Spandidos, D. A., & Zoumpourlis, V. (2016). The molecular basis of fertilization (Review). *International Journal of Molecular Medicine*, *38*(4), 979-986. <https://doi.org/10.3892/ijmm.2016.2723>
- Goldman, B. D. (2001). Mammalian Photoperiodic System: Formal Properties and Neuroendocrine Mechanisms of Photoperiodic Time Measurement. *Journal of Biological Rhythms*, *16*(4), 283-301. <https://doi.org/10.1177/074873001129001980>

- Gross, M. R., & Shine, R. (1981). Parental Care and Mode of Fertilization in Ectothermic Vertebrates. *Evolution*, 35(4), 775. <https://doi.org/10.2307/2408247>
- Hinde, K. (2009). Richer milk for sons but more milk for daughters: Sex-biased investment during lactation varies with maternal life history in rhesus macaques. *American Journal of Human Biology*, 21(4), 512-519. <https://doi.org/10.1002/ajhb.20917>
- Hirohashi, N., & Yanagimachi, R. (2018). Sperm acrosome reaction: Its site and role in fertilization†. *Biology of Reproduction*, 99(1), 127-133. <https://doi.org/10.1093/biolre/iox045>
- Holt, W. V., & Lloyd, R. E. (2010). Sperm storage in the vertebrate female reproductive tract: How does it work so well? *Theriogenology*, 73(6), 713-722. <https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2009.07.002>
- Hoo, J. Y., Kumari, Y., Shaikh, M. F., Hue, S. M., & Goh, B. H. (2016). Zebrafish: A Versatile Animal Model for Fertility Research. *BioMed Research International*, 2016, 1-20. <https://doi.org/10.1155/2016/9732780>
- Ikawa, M., Inoue, N., Benham, A. M., & Okabe, M. (2010). Fertilization: A sperm's journey to and interaction with the oocyte. *The Journal of Clinical Investigation*, 120(4), 984-994. <https://doi.org/10.1172/JCI41585>
- Jentsch, A., & Beierkuhnlein, C. (2008). Research frontiers in climate change: Effects of extreme meteorological events on ecosystems. *Comptes Rendus. Géoscience*, 340(9-10), 621-628. <https://doi.org/10.1016/j.crte.2008.07.002>
- Jm, E. (2019). The Plasticity of Organisms: Some Examples of the Adaptations of Small Vertebrates to Various Environments All Around the World. *International Journal of Zoology and Animal Biology*, 2(4), 1-10. <https://doi.org/10.23880/IZAB-16000166>
- Jones, R. E., & Lopez, K. H. (2014). *Human reproductive biology* (4. ed). Elsevier.
- Kahrl, A. F., Snook, R. R., & Fitzpatrick, J. L. (2022). Fertilization mode differentially impacts the evolution of vertebrate sperm components. *Nature Communications*, 13(1), 6809. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34609-7>
- Kjelland, M. E., Woodley, C. M., Swannack, T. M., & Smith, D. L. (2015). A review of the potential effects of suspended sediment on fishes: Potential dredging-related physiological, behavioral, and transgenerational implications. *Environment Systems and Decisions*, 35(3), 334-350. <https://doi.org/10.1007/s10669-015-9557-2>
- Koch, R. A., & Lambert, C. C. (1990). Ultrastructure of sperm, spermiogenesis, and sperm-egg interactions in selected invertebrates and lower vertebrates which use external fertilization. *Journal of Electron Microscopy Technique*, 16(2), 115-154. <https://doi.org/10.1002/jemt.1060160204>
- Koknaroglu, H., & Akunal, T. (2013). Animal welfare: An animal science approach. *Meat Science*, 95(4), 821-827. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2013.04.030>

Kornbluth, S., & Fissore, R. (2015). Vertebrate Reproduction. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(10), a006064. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a006064>

Lahnsteiner, F., & Kletzl, M. (2012). The effect of water temperature on gamete maturation and gamete quality in the European grayling (*Thymalus thymallus*) based on experimental data and on data from wild populations. *Fish Physiology and Biochemistry*, 38(2), 455-467. <https://doi.org/10.1007/s10695-011-9526-8>

Lang, J. W., & Andrews, H. V. (1994). Temperature-dependent sex determination in crocodylians. *Journal of Experimental Zoology*, 270(1), 28-44. <https://doi.org/10.1002/jez.1402700105>

Leal, F., & Cohn, M. J. (2015). Development of Hemipenes in the Ball Python Snake *Python regius*. *Sexual Development*, 9(1), 6-20. <https://doi.org/10.1159/000363758>

Lima, S. L., & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>

Long, J., Mark-Kurik, E., Johanson, Z. et al. Copulation in antiarch placoderms and the origin of gnathostome internal fertilization. *Nature* 517, 196–199 (2015). <https://doi.org/10.1038/nature13825>

Long, J. A., Trinajstić, K., Young, G. C., & Senden, T. (2008). Live birth in the Devonian period. *Nature*, 453(7195), 650-652. <https://doi.org/10.1038/nature06966>

Maestripietri, D. (2001). Is There Mother–Infant Bonding in Primates? *Developmental Review*, 21(1), 93-120. <https://doi.org/10.1006/drev.2000.0522>

Magnhagen, C. (1991). Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(6), 183-186. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(91\)90210-0](https://doi.org/10.1016/0169-5347(91)90210-0)

Martin, T. E., Martin, P. R., Olson, C. R., Heidinger, B. J., & Fontaine, J. J. (2000). Parental Care and Clutch Sizes in North and South American Birds. *Science*, 287(5457), 1482-1485. <https://doi.org/10.1126/science.287.5457.1482>

Méndez-Tepepa, M., Morales-Cruz, C., García-Nieto, E., & Anaya-Hernández, A. (2023). A review of the reproductive system in anuran amphibians. *Zoological Letters*, 9(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s40851-023-00201-0>

Mobley, K. B., Aykanat, T., Czorlich, Y., House, A., Kurko, J., Miettinen, A., Moustakas-Verho, J., Salgado, A., Sinclair-Waters, M., Verta, J.-P., & Primmer, C. R. (2021). Maturation in Atlantic salmon (*Salmo salar*, Salmonidae): A synthesis of ecological, genetic, and molecular processes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 31(3), 523-571. <https://doi.org/10.1007/s11160-021-09656-w>

Nishiwaki-Ohkawa, T., & Yoshimura, T. (2016). Molecular basis for regulating seasonal reproduction in vertebrates. *Journal of Endocrinology*, 229(3), R117-R127. <https://doi.org/10.1530/JOE-16-0066>

- Olsson, M., Shine, R., Madsen, T., Gullberg, A., & Tegelström, H. (1997). Sperm choice by females. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(11), 445-446. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)85751-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)85751-5)
- O'Rand, M. G. (1986). Steps in the Fertilization Process: Understanding and Control. En J. L. Hedrick (Ed.), *The Molecular and Cellular Biology of Fertilization* (pp. 383-393). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2255-9\\_20](https://doi.org/10.1007/978-1-4613-2255-9_20)
- Orbach, D. N. (2022). Gender Bias in the Study of Genital Evolution: Females Continue to Receive Less Attention than Males. *Integrative And Comparative Biology*, 62(3), 533-541. <https://doi.org/10.1093/icb/icac012>
- Pizzari, T., & Parker, G. A. (2009). Sperm competition and sperm phenotype. En *Sperm Biology* (pp. 207-245). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372568-4.00006-9>
- Quill, T. A., & Garbers, D. L. (2002). Sperm Motility Activation and Chemoattraction. En *Fertilization* (pp. 29-55). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012311629-1/50004-8>
- Reznick, D., Buckwalter, G., Groff, J., & Elder, D. (2001). The evolution of senescence in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*): A comparative approach. *Experimental Gerontology*, 36(4-6), 791-812. [https://doi.org/10.1016/S0531-5565\(00\)00241-2](https://doi.org/10.1016/S0531-5565(00)00241-2)
- Ruiz-García, A., Roco, Á. S., & Ballejos, M. (2021). Sex Differentiation in Amphibians: Effect of Temperature and Its Influence on Sex Reversal. *Sexual Development*, 15(1-3), 157-167. <https://doi.org/10.1159/000515220>
- Sadleir, R. (2014). *The Reproduction of Vertebrates*. Elsevier Science.
- São Miguel, R. A. M., Anastácio, R., & Pereira, M. J. (2022). Sea Turtle Nesting: What Is Known and What Are the Challenges under a Changing Climate Scenario. *Open Journal of Ecology*, 12(01), 1-35. <https://doi.org/10.4236/oje.2022.121001>
- Sarkar, A. i Upadhyay, B. (2011). Influence of photoperiod and temperature on reproduction and gonadal maturation in goldfish: *Carassius auratus*. *International Journal of Applied Biology and Pharmaceutical Technology*, 2 (4), 352-358.
- Scheer, B. T. (1939). Homing Instinct in Salmon. *The Quarterly Review of Biology*, 14(4), 408-430. <https://doi.org/10.1086/394593>
- Semlitsch, R. D. (2008). Differentiating Migration and Dispersal Processes for Pond-Breeding Amphibians. *The Journal of Wildlife Management*, 72(1), 260-267. <https://doi.org/10.2193/2007-082>
- Sever, D. M., & Hamlett, W. C. (2002). Female sperm storage in reptiles. *Journal of Experimental Zoology*, 292(2), 187-199. <https://doi.org/10.1002/jez.1154>

Shine, R., & Brown, G. P. (2008). Adapting to the unpredictable: Reproductive biology of vertebrates in the Australian wet-dry tropics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 363-373. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2144>

Speakman, J. R. (2008). The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1490), 375-398. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2145>

Takayama-Watanabe, E., Takahashi, T., Yokoe, M., & Watanabe, A. (2014). Acrosome Reaction-Mediated Motility Initiation That Is Critical for the Internal Fertilization of Urodele Amphibians. En H. Sawada, N. Inoue, & M. Iwano (Eds.), *Sexual Reproduction in Animals and Plants* (pp. 97-103). Springer Japan. [https://doi.org/10.1007/978-4-431-54589-7\\_8](https://doi.org/10.1007/978-4-431-54589-7_8)

Thépot, D. (2021). Sex Chromosomes and Master Sex-Determining Genes in Turtles and Other Reptiles. *Genes*, 12(11), 1822. <https://doi.org/10.3390/genes12111822>

Vági, B., Marsh, D., Katona, G., Végvári, Z., Freckleton, R. P., Liker, A., & Székely, T. (2022). The evolution of parental care in salamanders. *Scientific Reports*, 12(1), 16655. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20903-3>

Wassarman, P. M. (1987). The Biology and Chemistry of Fertilization. *Science*, 235(4788), 553-560. <https://doi.org/10.1126/science.3027891>

Wingfield, J. C., Hahn, T. P., Maney, D. L., Schoech, S. J., Wada, M., & Morton, M. L. (2003). Effects of temperature on photoperiodically induced reproductive development, circulating plasma luteinizing hormone and thyroid hormones, body mass, fat deposition and molt in mountain white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys oriantha*. *General and Comparative Endocrinology*, 131(2), 143-158. [https://doi.org/10.1016/S0016-6480\(02\)00648-2](https://doi.org/10.1016/S0016-6480(02)00648-2)

Wourms, J. P., Grove, B. D., & Lombardi, J. (1988). 1 The Maternal-Embryonic Relationship in Viviparous Fishes. En W. S. Hoar & D. J. Randall (Eds.), *Fish Physiology* (Vol. 11, pp. 1-134). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60213-7](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60213-7)

Yanagimachi, R. (1981). Mechanisms of Fertilization in Mammals. En L. Mastroianni & J. D. Biggers (Eds.), *Fertilization and Embryonic Development In Vitro* (pp. 81-182). Springer US. [https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4016-4\\_6](https://doi.org/10.1007/978-1-4684-4016-4_6)

Yokoe, M., Takayama-Watanabe, E., Saito, Y., Kutsuzawa, M., Fujita, K., Ochi, H., Nakauchi, Y., & Watanabe, A. (2016). A Novel Cysteine Knot Protein for Enhancing Sperm Motility That Might Facilitate the Evolution of Internal Fertilization in Amphibians. *PLOS ONE*, 11(8), e0160445. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160445>