



00361
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO 8

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

División de Estudios de Posgrado

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DURANTE UN
CICLO ANUAL DE LA LAGARTIJA VIVÍPARA
Mabuya brachypoda (REPTILIA: SCINCIDAE)
DEL ESTADO DE TABASCO, MÉXICO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA EXPERIMENTAL)

PRESENTA

ARLETTE AMALIA HERNÁNDEZ FRANYUTTI

DIRECTORA DE TESIS, DRA. MARÍA DEL CARMEN URIBE ARANZÁBAL

MÉXICO D. F.



COORDINACIÓN

A

Marzo 2003

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN**

Se a la Dirección General de Bit.
a difundir en formato electrónico
do de mi trabajo re.

PRE: _____
A: _____
A: _____

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de mayo de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Experimental) del alumno(a) **Hernández Franyutti Arlette Amalia**, con número de cuenta 73785147, y número de expediente 3991073, con la tesis titulada: **"Biología reproductiva durante un ciclo anual de la lagartija vivípara Mabuya brachypoda (Reptilia: Scincidae) del Estado de Tabasco, México"**, bajo la dirección de la **Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal**.

| | |
|-------------|--|
| Presidente: | Dra. Marcela Esperanza Aguilar Morales |
| Vocal: | Dr. Gustavo Casas Andreu |
| Secretario: | Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal |
| Suplente: | Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz |
| Suplente: | Dra. Miriam Benabib Nisenbaum |

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 4 de septiembre de 2002


Dra. Tila María Pérez Ortiz
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas
UNAM a difundir en formato electrónico e impresu
contenido de mi trabajo recepción
NOMBRE: Arlette Amalia
Hernández Franyutti
FECHA: 11 de marzo 2003
FIRMA: [Firma]

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

3

**A STEFAN, EMILIANO, CAMILO, STEFAN JR,
HUGO Y RAQUEL**

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

C

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal por su constante apoyo, por el tiempo dedicado a la asesoría de este trabajo, pero especialmente por su amistad.

A los miembros del jurado Dra. Marcela Esperanza Aguilar Morales, Dr. Gustavo Casas Andreu, Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal, Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz y Dra. Miriam Benabib Nisenbaum por sus valiosas sugerencias y comentarios para mejorar este trabajo.

A la Dra. Marcela Esperanza Aguilar Morales por su asistencia técnica en la elaboración de la técnica de ácido periódico de Schiff (PAS).

A la Dra. María Luisa Fanjul de Moles por su valioso apoyo al permitirme usar el Digitalizador de Imagen.

Al Dr. Wilfrido Miguel Contreras Sánchez y el M. en C. Ulises Hernández Vidal por sus consejos y sugerencias en el análisis estadístico.

A mis entrañables compañeros de colecta Alejandro, Anita, Jorge, Tomás, Gloria y Pedro.

A Carmita Pérez Ruiz por su valioso apoyo.

A mis compañeros y compañeras del Laboratorio de Biología de la Reproducción.

A la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco por el apoyo brindado para la realización de mis estudios de posgrado.

Al Laboratorio de Biología de la Reproducción de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo brindado para la realización de este trabajo.

A todas y todos con los que comparto y he compartido mi largo y sinuoso camino.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|--|-----------|
| RESUMEN | 3 |
| INTRODUCCION | 4 |
| ANTECEDENTES | 8 |
| CICLOS REPRODUCTIVOS EN LACERTILIOS | 8 |
| VIVIPARIDAD EN LOS REPTILES | 12 |
| CARACTERÍSTICAS DEL OVARIO EN SAURIOS ADULTOS | 14 |
| CARACTERÍSTICAS DEL OVIDUCTO | 16 |
| REGIONES ABORTIVAS | 18 |
| EL TESTÍCULO Y EPIDÍDIMO EN LOS REPTILES ADULTOS | 19 |
| CARACTERÍSTICAS DE LA FAMILIA SCINCIDAE | 22 |
| CARACTERÍSTICAS DEL GÉNERO MABUYA | 22 |
| ESTUDIOS HISTOLÓGICOS REALIZADOS EN EL GÉNERO MABUYA .. | 25 |
| | |
| JUSTIFICACIÓN | 29 |
| OBJETIVOS | 30 |
| MÉTODOS | 31 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 31 |
| TRABAJO DE CAMPO | 32 |
| TRABAJO DE LABORATORIO | 32 |
| ANÁLISIS MICROSCÓPICO | 33 |
| RESULTADOS | 39 |
| CICLO REPRODUCTIVO DE LAS HEMBRAS | 40 |
| COMPONENTES DEL OVARIO | 46 |
| MORFOLOGÍA DE LA OVOGÉNESIS | 46 |
| PREVITELOGÉNESIS | 46 |
| VITELOGÉNESIS | 47 |
| MORFOLOGÍA DE LOS CUERPOS LÚTEOS | 50 |
| ATRESIA FOLICULAR | 53 |
| MORFOLOGÍA GENERAL DEL OVIDUCTO | 54 |
| HISTOLOGÍA DEL OVIDUCTO | 54 |
| FASE NO GESTANTE (VITELOGÉNESIS) | 55 |
| FASE GESTANTE | 57 |
| CÁMARA EMBRIONARIA | 58 |
| VAGINA | 60 |
| REGIONES ABORTIVAS | 61 |

| | |
|---|------------|
| CICLO REPRODUCTIVO EN MACHOS..... | 116 |
| CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL TESTÍCULO | 120 |
| CARACTERÍSTICAS DEL EPIDÍDIMO | 121 |
| CICLO ESPERMATOGÉNICO | 121 |
| | |
| DISCUSIÓN | 151 |
| CICLO REPRODUCTIVO EN LAS HEMBRAS..... | 151 |
| MORFOLOGÍA DEL OVIDUCTO..... | 164 |
| CICLO REPRODUCTIVO EN LOS MACHOS | 171 |
| | |
| CONCLUSIONES..... | 178 |
| BIBLIOGRAFIA | 179 |

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESUMEN

Se realizó un estudio sobre los cambios estructurales que se presentan en el aparato reproductivo de machos y hembras, durante un ciclo anual de la lagartija vivípara *Mabuya brachypoda* en el estado de Tabasco, México. Durante el período de septiembre de 1988 a mayo de 2001 se colectaron 62 ejemplares. Cada ejemplar fue anestesiado con vapores de cloroformo y disecados para obtener los órganos reproductores. Se tomaron los datos de largo y ancho de los testículos y diámetro de los sacos embrionarios establecidos en el oviducto. Los órganos reproductores se fijaron con solución de bouin, se procesaron con las técnicas histológicas convencionales y se tiñeron con H-E, tricrómica de Masson y PAS. Se obtuvieron los datos merísticos de diámetro de los folículos ováricos más grandes, diámetro de los ovocitos, grosor de la zona pelúcida, granulosa y teca y diámetro mayor y menor de los cuerpos lúteos. La actividad reproductiva en machos y hembras es estacional y sincrónica. Las hembras presentan una fase previtelogénica de julio a junio del siguiente año y una fase vitelogénica de abril a agosto. Alcanzan la madurez sexual a una talla pequeña (≥ 46 mm), tienen un largo período de gestación (9 -11 meses), el tamaño de la camada es de 2 - 8 huevos o embriones ($\bar{x} = 5.48$). El ovario presenta dos nichos germinales dorsales. La ovogénesis se dividió en VI estadios, que incluyen folículos previtelogénicos con granulosa polimórfica y vitelogénicos con granulosa cúbica a plana. La vitelogénesis es un proceso corto durante el cual se acumulan pequeños gránulos de vitelo ($\bar{x} = 3.4 \mu\text{m}$ de diámetro), presentando ovocitos microlecitos (1.39 mm de diámetro). Después de la ovulación los folículos ováricos forman los cuerpos lúteos, encontrándose de 2 a 5 por ovario que muestran tres estadios de desarrollo durante el período de gestación; luteogénesis, madurez lútea y regresión lútea. La atresia folicular ocurre durante todo el ciclo reproductivo. El oviducto de *M. brachypoda* presenta cuatro regiones, infundíbulo, tubo, útero y vagina. Los cambios mostrados en el oviducto son más evidentes en la región del útero. Durante el período de gestación el útero muestra reducción en el número y actividad de las glándulas alveolares y aumento en la vascularización. Los machos presentan un ciclo reproductivo prenupcial, con un período de actividad reproductiva de febrero a agosto, la máxima actividad testicular ocurre en mayo y junio, seguido de un período de inactividad sexual de agosto a diciembre. El ciclo espermatogénico se dividió en siete estadios, durante este ciclo se observaron escasas células de Leydig en el tejido intersticial. El epidídimo muestra cambios en el diámetro de los conductos y altura de las células del epitelio relacionados con los cambios testiculares durante el ciclo espermatogénico.

INTRODUCCION

La reproducción es el proceso biológico que permite la continuidad de las especies en la Tierra. El estudio de las características de la reproducción ha aportado elementos indispensables que forman parte integral de diversos tipos de investigaciones zoológicas tales como: historias de vida, ecología, filogenia, evolución, morfofisiología y comportamiento entre otros. El estudio de la biología de la reproducción es uno de los campos de la Biología Animal que en la actualidad tienen gran importancia, ya que los conocimientos generados contribuyen a una mejor comprensión y un conocimiento más amplio de la biodiversidad, un mejor manejo y conservación de la fauna silvestre y un mejor aprovechamiento de las especies de importancia económica (Wild, 1989).

Entre los vertebrados silvestres, los reptiles presentan una gran variedad de estrategias reproductivas, las cuales se expresan en diferencias en los ciclos reproductivos, sincronía y asincronía en la gametogénesis, formación de estructuras almacenadoras de espermatozoides y los modos de reproducción oviparidad y viviparidad. Estas diferencias implican adaptaciones estructurales específicas tanto en la formación de los gametos como en los conductos reproductivos, particularmente en las hembras. Por estas razones se ha considerado a los reptiles como modelos biológicos en el estudio de la reproducción (Fitch, 1982; Licht, 1984; Méndez -de la Cruz *et al.*, 1988; Guraya, 1989).

En nuestro país se encuentra una elevada proporción de la flora y la fauna del mundo. En solamente el 1.3% de la tierra emergida del mar, se concentra entre el 10 y el 15% de las especies terrestres, ocupando el primer lugar en cuanto al número de especies de reptiles (aproximadamente 717), el cuarto lugar en anfibios (295), el segundo lugar en mamíferos (500) y el undécimo en aves (1150), razón por la cual se le sitúa como uno de los doce países megabiodiversos. Esto se debe principalmente a su ubicación entre las franjas tropicales y templadas, así como a su intrincado relieve, al régimen de lluvias y el sistema de vientos

procedentes del Pacífico y el Golfo de México y a su compleja historia geográfica (SEMARNAP, 1997).

La investigación de la fauna silvestre en México, se ha dirigido fundamentalmente a las indispensables e importantes tareas de la elaboración de listas e inventarios de especies, de estudios taxonómicos y biogeográficos. Estudios realizados sobre la biología de la reproducción en algunas especies de lagartijas ovíparas y vivíparas comprenden principalmente las familias Phrynosomatidae, Teiidae, Scincidae e Iguanidae. Sin embargo, falta aún por conocer los aspectos reproductivos de muchas especies. Por ello resultan imprescindibles los estudios sobre la biología de la reproducción de estas especies, ya que a través de estos conocimientos se podrá lograr no sólo un mayor beneficio para el hombre, por medio de la explotación adecuada de las especies económicamente importantes, sino también la conservación de las diferentes especies que pueblan nuestro territorio.

La familia Scincidae comprende un gran número de especies, algunas de las cuales se encuentran distribuidas en México, tal como *Mabuya brachypoda*. El género *Mabuya* se encuentra distribuido en las regiones tropicales y subtropicales del mundo. En México su distribución comprende el extremo Sur, Sureste y Suroeste del país (Webb, 1958; Goin y Goin, 1971; Vitt y Blackburn, 1983; Flores-Villela y Muñoz, 1993). Los trabajos realizados sobre este género se refieren a diversas especies, en los que se analizan principalmente aspectos como taxonomía, distribución geográfica, ecología y biología de la reproducción. Los estudios referentes a *Mabuya brachypoda* son escasos (Barbault, 1976; Farag, 1983; Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Blackburn *et al.*, 1984; Patterson, 1990, 1991; Das, 1991; Vitt, 1991; Flemming, 1994; Nussbaum y Raxworthy, 1995; Vitt *et al.*, 1997; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001).

El género *Mabuya* presenta una amplia diversidad de patrones reproductivos, encontrándose formas ovíparas y vivíparas lecitotróficas en las especies de Asia y

África y las de América son vivíparas con nutrición placentotrófica. La mayoría de los trabajos realizados sobre la biología de la reproducción del género *Mabuya* de América han sido realizados en Brasil, Colombia y Dominica, en las especies *M. heathi*, *M. frenata*, *M. bistrata* y *M. mabouya* (Somma y Brooks, 1976; Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Blackburn *et al.*, 1984; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001).

Los estudios realizados en Sud América describen las características reproductivas en *M. heathi*, *M. frenata*, *M. bistrata* y *M. mabouya*, mencionando que estas especies presentan huevos pequeños con un diámetro de 1 a 1.8 mm de diámetro, siendo éstos los óvulos más pequeños reportados en los reptiles. El periodo de gestación es de 9 a 12 meses, tienen de 2 a 9 crías, la placenta es corioalantoidea altamente especializada, que muestra un grado de placentotrofia semejante al de los euterios. Las hembras alcanzan la madurez sexual a una talla de 41 - 67 mm o aproximadamente a los tres meses de edad. El crecimiento de las hembras jóvenes ocurre durante el primer año de vida, alcanzando la talla adulta ya gestantes, cuando se presenta el crecimiento rápido de los embriones. La reproducción es estacional y sincrónica entre los sexos en *M. heathi*, *M. frenata* y *M. bistrata*. En *M. mabouya* las hembras muestran asincronía en la reproducción y la actividad reproductiva en los machos es continua. Presentan dimorfismo sexual, siendo las hembras más grandes que los machos. Los machos alcanzan la madurez sexual a una talla de 41-58 mm, entre los tres y los seis meses de edad. La recrudescencia testicular ocurre de agosto a febrero, notándose un descenso de abril a julio en las especies de Brasil (Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Blackburn *et al.*, 1984; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001). Webb (1958) y Álvarez del Toro (1982) describen algunas características reproductivas de *M. brachypoda* tales como; viviparidad, tamaño de los ovocitos de 2 mm de diámetro, tamaño de la camada de 4-7 y el nacimiento ocurre de junio a agosto.

Si bien es cierto que los trabajos sobre la biología de la reproducción en los lacertilios vivíparas se han incrementado en las últimas décadas, éstos han sido

realizados en especies de ambientes templados y, siendo menor la proporción de estos trabajos en las especies tropicales. De aquí que es de gran importancia realizar estudios sobre las especies tropicales y sobre todo en nuestro país. Así también es importante el desarrollo de investigaciones sobre las variaciones morfológicas e histológicas de las gónadas, conductos reproductivos y órganos accesorios durante el ciclo reproductivo en hembras y machos de las especies vivíparas, ya que esto generará conocimientos básicos esenciales que permitan integrar e interpretar los eventos reproductivos en los vertebrados. Esta información es de gran utilidad en la formulación de programas dirigidos a conservar, proteger la biodiversidad a nivel del mundo y en especial de nuestro país.

Por tales razones el objetivo de este trabajo es el de analizar los cambios estructurales que se presentan en los órganos reproductivos, gónadas y conductos de machos y hembras de *M. brachypoda* durante el ciclo reproductivo, con el fin de contribuir al conocimiento de la biología de la reproducción de esta especie.

ANTECEDENTES

CICLOS REPRODUCTIVOS EN LACERTILIOS

Los ciclos reproductivos implican cambios regulares e integrados en la anatomía, fisiología y comportamiento de una especie. En los machos el ciclo reproductivo involucra cambios morfológicos en el tamaño y peso de las gónadas, órganos intromitentes y glándulas sexuales anexas, así como en el estadio de desarrollo del epitelio germinal. En las hembras estos cambios morfológicos son principalmente en los ovarios y oviductos. Estas variaciones están reguladas por factores endógenos (regulación endócrina) y exógenos (factores ambientales principalmente) (Fitch, 1982; Licht, 1984).

Estos cambios, reflejados en la duración y sincronía de la actividad reproductiva, están relacionados con el hábitat (clima, latitud, altitud), modo de reproducción (oviparidad y viviparidad) y la historia geográfica del taxón (Fitch, 1970; Licht, 1984; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1988, 1999). Por lo tanto la regulación de la actividad reproductiva es un aspecto importante de la estrategia reproductiva de una especie (Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993).

En las últimas décadas se ha desarrollado un número importante de trabajos en los cuales se muestra con base en el análisis de la variación estacional de la actividad gonádica, reconocida a través del estudio de la fenología reproductora, que las lagartijas ovíparas presentan en general tres tipos de patrones reproductivos (Sherbrooke, 1975; Licht, 1984):

- a) Continuos, sin variación en la actividad reproductora en ambos sexos en todos los meses del año. Los machos presentan espermatogénesis y espermatozoides en los tubos seminíferos y conductos, sin variación estacional en el proceso espermatogénico y en el tamaño de los testículos. Las hembras presentan huevos en los oviductos y folículos vitelogénicos grandes a lo largo del año. Este tipo de patrón reproductor ha sido

reportado en especies de lagartijas ovíparas que habitan en ambientes tropicales con condiciones climáticas uniformes a lo largo del año (bosques lluviosos o de niebla), por ejemplo; *Cryptodactylus malayanus*, *C. pubisulcus*, *Draco melenopagon* y *D. quinquefasciatus* (Inger y Greenberg, 1966).

- b) Continuos con variación estacional en la actividad reproductora. En los machos está indicada por cambios estacionales en el tamaño de los testículos y/o la actividad espermatogénica. En las hembras por variaciones estacionales en el porcentaje de hembras fecundas u ovígeras y/o con folículos vitelogénicos grandes. Este tipo de patrón ha sido observado en especies tales como; *Neusticurus ecleopus* (Sherbrooke, 1975); *Anolis oculatus* y *Ameiva fuscata* (Somma y Brooks, 1976), *Sceloporus variabilis variabilis* (García-Collazo *et al.*, 1993).
- c) No continuos, estacionales, con un período de inactividad reproductora que alterna con un período de actividad reproductora. En las especies ovíparas de regiones templadas, la gametogénesis en machos y hembras ocurre en la primavera, seguida del cortejo, apareamiento y oviposición en el verano (Fitch, 1970; Licht, 1984; Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993). Las especies de lagartijas ovíparas que habitan regiones tropicales que muestran una marcada estacionalidad (sequía-precipitación) presentan un patrón reproductivo estacional muy similar al de las especies de zonas templadas tal como ha sido reportado para; *Gonatodes albogularis* (Sexton y Turner, 1971); *Anolis* spp (Sexton *et al.*, 1971; Gorman y Licht, 1974); *Ameiva a. petersei* (Simmons, 1975); *Tropidurus hispidus* (Prieto *et al.*, 1976); *Carlia bicarinata* (Zug *et al.*, 1982); *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Casas-Andreu y Valenzuela-López, 1984); *Norops uniforms* (Campbell *et al.*, 1989); *Ameiva exsul* y *A. wetmori* (Rodríguez y Lewis, 1991); *Liolaemus weigmanni* (Ramírez-Pinilla, 1991); *Liolaemus lutzae* (Duarte-Rocha, 1992) y *Tropidurus itambere* (Van Sluys, 1993). Esto también sucede en especies de zonas tropicales sin marcada

estacionalidad (selva alta perennifolia por ejemplo), pero en ese caso el periodo reproductivo es más largo, por ejemplo en *Sceloporus variabilis* (Benabib, 1994).

La viviparidad ha dado origen a una gran diversidad de patrones reproductivos. Los estudios realizados en algunas especies de lagartijas vivíparas han permitido reconocer cinco tipos de ciclos reproductivos (Elliott, 1985; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1999):

- a) En zonas templadas el patrón reproductivo presentado es similar al de las lagartijas ovíparas que habitan en estas mismas regiones y en donde machos y hembras muestran actividad reproductiva primavera-verano, tal como en *Phrynosoma douglasi* (Goldberg, 1971); *Gerrhonotus coeruleus principis* (Vitt, 1973); *Xantusia riversiana* (Goldberg y Bezy, 1974); *Phrynosoma ditmarsii* (Lowe y Howard, 1975).
- b) En ambientes templados con altitudes moderadas, *Sceloporus jarrovi* (Goldberg, 1971); *Liolaemus huacahuasicus* (Ramírez-Pinilla, 1991); *Sceloporus torquatus* (Hernández, 1991; Méndez-de la Cruz y Gutiérrez-Mayén, 1991; Guillette y Méndez-de la Cruz, 1993); *S. grammicus* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1995) muestran un patrón reproductivo otoñal en el que la gametogénesis, cortejo, apareamiento y fertilización ocurre en los meses de otoño, la gestación en el invierno y el parto en la primavera.
- c) Los estudios realizados sobre la actividad reproductiva otoñal en lagartijas vivíparas de latitudes templadas a elevaciones altas establecieron una característica importante de esta estrategia reproductiva, la asincronía entre hembras y machos. En algunas especies los machos muestran actividad testicular primavera-verano, mientras que las hembras son vitelogénicas y ovulan en otoño, la gestación ocurre durante el invierno y el parto se presenta en la primavera. Este tipo de patrón reproductivo ha sido descrito en; *S. grammicus microlepidotus* y *Barisia imbricata* (Guillette y Casas-Andreu, 1980, 1987); *S. mucronatus* (Estrada *et al.*, 1990; Méndez-de la

Cruz *et al.*, 1988,1994;); *S. palaciosi* (Méndez-de la Cruz y Villagrán- Santa Cruz, 1998); *Phrynosoma taurus* y *P. b racconnieri* (Zamudio y Parra-Olea, 2000). Sin embargo, en el centro de México a altitudes elevadas *Sceloporus bicanthalis* (Hernández-Gallegos, 1995) muestra en los machos actividad reproductiva continua y en las hembras cierta estacionalidad.

- d) En las regiones tropicales a baja altitud, *Lepidophyma pajapanensis* muestra un patrón reproductivo asincrónico entre los sexos, en las hembras la vitelogénesis ocurre de diciembre-marzo, quiescencia de abril a octubre, mientras que en los machos la recrudescencia y máxima actividad testicular es de mayo a septiembre y la regresión de octubre a marzo (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1999).
- e) Vial y Stewart (1985) y Van Wyk (1991,1994) reportan en las hembras de *Banisia monticola* y *Cordylus giganteus*, especies de regiones tropicales, actividad reproductiva bianual. En *C. giganteus* la vitelogénesis comienza en otoño (enero-febrero) y continúa hasta la primavera (octubre-noviembre) cuando se presenta la ovulación. La gestación ocurre de octubre a enero-febrero cuando se presenta el nacimiento. En *B. monticola* los machos muestran actividad espermatogénica continua y las hembras ovulan en otoño y tienen un largo periodo de gestación.

Esta diversidad en los patrones reproductivos indica que algunos factores ambientales (como temperatura, fotoperíodo y precipitación) intervienen en la regulación de la actividad reproductiva y que machos y hembras no usan las mismas señales ambientales o pueden usar las mismas señales pero en forma diferente. En las zonas templadas la coordinación de la actividad reproductiva se correlaciona con la estación cálida, en las latitudes tropicales donde la estacionalidad se refleja en la alternancia de temporadas de lluvia-seca, el periodo de actividad reproductiva se relaciona con la precipitación. Sin embargo, tanto a

nivel de latitudes templadas como de tropicales la actividad reproductiva está asociada con la disponibilidad de alimento (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1992, 1998).

VIVIPARIDAD EN LOS REPTILES

De especial interés en el estudio de la reproducción en los reptiles es la viviparidad. La viviparidad es definida como la retención del huevo durante todo el desarrollo embrionario (Shine, 1985; Guillette, 1987). La viviparidad se encuentra ampliamente distribuida entre los vertebrados. Callard y Ho (1987) reportan la ocurrencia de la viviparidad en 40 familias de *Condriichthyes*, 14 de *Osteichthyes*, 3 de *Amphibia* y 21 de *Reptilia*. La frecuencia de la ocurrencia de la viviparidad en los diferentes grupos de vertebrados sugieren múltiples orígenes y evolución paralela. En los reptiles *squamata* vivientes la viviparidad ha evolucionado cerca de 100 veces; sin embargo esto no ocurre en quelonios, cocodrillanos y esfenodóntidos (Blackburn, 1982; Shine, 1985).

Entre los lacertilios esta forma de reproducción ha evolucionado más frecuentemente en las familias *Scincidae*, *Anguidae* e *Iguanidae* y con menor frecuencia en *Agamidae*, *Chamaleonidae*, *Cordylidae*, *Gekkonidae* y *Lacertidae* (Blackburn, 1982; Shine, 1985), razón por la cual estos grupos han sido sujetos de una gran diversidad de trabajos en los se analizan la influencia de los factores ecológicos en su evolución y las características morfológicas y fisiológicas de su reproducción.

Los estudios realizados acerca de las fuerzas de selección asociadas con la evolución de la viviparidad, señalan que la ocurrencia de ésta en reptiles está relacionada con el clima frío. La "hipótesis del clima frío" de la evolución de la viviparidad se basa en la premisa de que la retención del huevo en el útero provee al embrión de la temperatura de incubación apropiada, disminuye la mortalidad de los huevos, aumenta la sobrevivencia de la descendencia, protege a los huevos de la depredación, de la desecación o humedad extrema y permite una explotación más efectiva de los recursos alimentarios estacionales por los recién nacidos

(Packard *et al.*, 1977; Blackburn, 1982; Callard y Ho, 1987; Shine, 1983, 1985, 1987, 1994, 1995; Guillette, 1982, 1991; Braña *et al.*, 1991; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1998).

El clima frío no parece ser la única fuerza de selección asociada con la evolución de la viviparidad, pero esta hipótesis es la más estudiada. Otros factores sugeridos como fuerzas evolutivas para la viviparidad, son: corta estación de crecimiento, condiciones xéricas y alta depredación de los huevos. Es claro sin embargo que una sola fuerza de selección o ambiente no pueden explicar los eventos evolutivos que conducen hacia la viviparidad en los vertebrados (Guillette, 1991, 1993).

Las características morfológicas y fisiológicas, son elementos básicos que deben analizarse en los reptiles vivíparos. Varios autores entre ellos Packard *et al.* (1977); Palmer *et al.* (1993, 1997); Porter *et al.* (1982); Guillette (1982, 1989, 1993); Shine (1983, 1995) y Blackburn (1998) describen modificaciones morfológicas y fisiológicas fundamentales, que se presentan en la adaptación a esta forma de reproducción. Estas modificaciones están relacionadas con: el funcionamiento del ovario, con especial referencia al cuerpo lúteo; la fisiología del oviducto en relación con las glándulas exócrinas, su vascularización y la formación del cascarón y el desarrollo de la placenta con diversos grados de complejidad, en diversos grupos de vertebrados con énfasis en los reptiles escamados y dentro de éstos los géneros *Sceloporus*, *Lacerta*, *Mabuya* y *Phrynosoma*.

CARACTERÍSTICAS DEL OVARIO EN SAURIOS ADULTOS

El estudio comparado de la morfología e histología del ovario en vertebrados no mamíferos ha permitido analizar la forma y tamaño del ovario en relación con la talla corporal, la composición y arreglo del estroma ovárico, del epitelio folicular, la teca, los cambios presentados en los ovocitos durante la previtelogénesis y vitelogénesis, la formación y cambios del cuerpo lúteo y la presencia o no de cuerpos atrésicos. El ovario en estos grupos de vertebrados presenta una gran diversidad de apariencias y tamaños comparado con el de los mamíferos; pero también muestran constancia en las estructuras básicas. Los reptiles adultos presentan ovarios pareados, saculares o membranosos, fijados a la pared dorsal del cuerpo por el mesovario. Consisten de una capa superficial de epitelio cúbico o plano que descansa sobre una túnica delgada de tejido conjuntivo denso, estas capas rodean la corteza ovárica. En la corteza ovárica se encuentran folículos en desarrollo, cuerpos lúteos y folículos atrésicos. El estroma ovárico formado por tejido conjuntivo laxo con fibras colágenas, fibroblastos y vasos sanguíneos. Los ovarios de los saurios presentan una o varias cavidades linfáticas llenas de linfa y limitadas por un epitelio plano. En la región dorsal de los ovarios se localiza el epitelio germinal, el cual está formado por ovogonias, ovocitos tempranos y células somáticas. Este epitelio constituye los nichos germinales, los cuales pueden encontrarse formando una, dos o más regiones definidas localizadas dorsalmente en cada uno de los ovarios. Las diferencias importantes entre la forma final de los ovarios en los vertebrados no mamíferos, depende de un número de variables como la cantidad de estroma, el tamaño y número de huevos y la cantidad de vitelo almacenada en los ovocitos durante la maduración folicular (Boyd, 1940; Betz, 1963; Goldberg, 1970; Dodd, 1977; Van Wyk, 1984; Guraya, 1989; Ramírez-Pinilla *et al.*, 1989; Uribe *et al.*, 1995,1996).

Diversos autores han descrito los cambios histológicos durante el ciclo ovárico en saurios ovíparos y vivíparos; Boyd (1940); Betz (1963); Goldberg (1970), Goldberg y Bezy (1974); Zug *et al.* (1982); Farag (1983); Van Wyk (1984); Guraya (1989); Ramírez-Pinilla *et al.* (1989); Estrada *et al.* (1990); Shanbhag y

Prasad (1993); Méndez-de la Cruz *et al.* (1993); Whittier *et al.* (1994); Uribe *et al.* (1995, 1996); Palmer *et al.* (1997). El proceso de ovogénesis puede definirse en ocho estadios de acuerdo a los cambios en el ovoplasma, zona pelúcida y granulosa durante su maduración (Uribe *et al.*, 1995,1996). El crecimiento de los ovocitos es acompañado por modificaciones en el ovoplasma, que conlleva el depósito y almacenamiento de vitelo requerido para el desarrollo embrionario posterior y que da como resultado la formación de huevos telolécitos. El proceso de la vitelogénesis en los reptiles está regulado por los estrógenos. La zona pelúcida se transforma de una capa homogénea en una estructura más compleja constituida por dos capas morfológicamente diferentes; la capa hialina externa y la zona radiada interna. La capa granulosa a lo largo de la maduración folicular presenta modificaciones celulares que van desde la formación de una capa formada por células foliculares planas a la formación de una capa polimórfica constituida por tres tipos de células; pequeñas, intermedias y piriformes. Durante la vitelogénesis la granulosa polimórfica cambia nuevamente, formándose una capa sencilla de células foliculares planas.

Los cuerpos lúteos se presentan después de la ovulación y su período de vida depende de la especie. Estos muestran cambios morfológicos durante el período de gestación que implican tres estadios de desarrollo claramente definidos: luteogénesis, madurez lútea y regresión lútea. Los cuerpos lúteos en los reptiles son glándulas endocrinas temporales que secretan hormonas esteroideas principalmente progesterona, aunque en algunas especies éstos secretan también estrógenos y andrógenos. La actividad secretora de los cuerpos lúteos en los reptiles está claramente relacionada con la retención de los huevos o embriones en el oviducto (Boyd, 1940; Betz, 1963; Jones y Guillette, 1982; Xavier, 1982, 1987; Farag, 1983; Van Wyk, 1984; Fox y Gillette, 1987; Guraya, 1989; Ramírez-Pinilla, 1989; Villagrán-Santa Cruz, 1989; Estrada *et al.*, 1990; Flemming, 1994; Uribe *et al.*, 1995; Palmer *et al.*, 1997; Guillette y Cree, 1997; Guarino *et al.*, 1998; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999).

La atresia folicular es un fenómeno ampliamente distribuido en los ovarios de los vertebrados (Guraya, 1989; Lombardi, 1998). Las características histológicas de la atresia folicular han sido descritas en folículos previtelogénicos y vitelogénicos en los ovarios de algunas especies de reptiles. Sin embargo, no se ha reportado la presencia de folículos atrésicos en *Mabuya brevicollis* (Farag, 1983) y *Phenacosaurus heterodermus* (Ramírez-Pinilla *et al.*, 1989). El significado de la atresia folicular ha sido sugerido en algunos trabajos y está relacionado con la regulación del tamaño de la camada y con la síntesis de hormonas esteroideas (Betz, 1963; Goldberg, 1970; Farag, 1983; Van Wyk, 1984; Guraya, 1989; Ramírez-Pinilla, 1989; Villagrán-Santa Cruz, 1989; Uribe *et al.*, 1995).

La maduración folicular y el crecimiento de los ovocitos muestran ser consistentes con el patrón general en los saurios; sin embargo, pueden presentarse modificaciones a lo largo del ciclo anual las cuales tienen relación con la oviposición y el nacimiento de las crías. Los individuos son influidos por el ambiente local que habitan permitiendo la eclosión y nacimiento de las crías durante las épocas del año con mejores condiciones ambientales (disponibilidad de alimento, temperatura, humedad, entre otros) que aseguren una mayor sobrevivencia (Licht, 1984; Guraya, 1989; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1992,1998).

CARACTERÍSTICAS DEL OVIDUCTO

En los reptiles squamatas los oviductos son los órganos en los que se llevan a cabo las funciones de fertilización, almacenamiento de espermatozoides, transporte de los huevos, formación de la cáscara, mantenimiento del embrión y expulsión de los huevos o fetos. En las especies vivíparas contribuye a la formación de la placenta, responsable del intercambio gaseoso y nutrición del embrión en desarrollo. En todos los reptiles, el desarrollo de las estructuras del oviducto y su actividad funcional parece estar controlada por la actividad ovárica y sus hormonas asociadas. En las lagartijas, el oviducto se divide longitudinalmente en cuatro regiones morfológica y funcionalmente distintas: infundíbulo, tubo, útero y vagina. La pared del oviducto se encuentra formada por la túnica serosa,

miometrio y endometrio. La túnica serosa consiste de una fina capa de tejido conjuntivo laxo cubierta por una capa de epitelio plano. El miometrio está formado por una capa interna circular y una externa longitudinal de músculo liso. El endometrio está constituido por la lámina propia, formada por tejido conjuntivo y en la cual se encuentran glándulas tubulares o alveolares y vasos sanguíneos. La lámina propia se encuentra limitada por una capa de epitelio columnar, el cual presenta células ciliadas y no ciliadas. El miometrio y el endometrio presentan cambios en las cuatro regiones y con el estado reproductivo (Cuellar, 1966,1970; Jones y Guillette, 1982; Licht, 1984; Adams y Cooper, 1988; Uribe *et al.*, 1988; Ramírez-Pinilla *et al.*, 1989; Palmer *et al.*, 1993,1997; Whittier *et al.*, 1994; Blackburn, 1998; Corso *et al.*, 2000).

Blackburn (1998) reporta que en los squamata los oviductos varían interespecíficamente en siete características macroscópicas; número de oviductos, diferenciación y extensión regional, asimetría topográfica, relación con la cloaca, bolsas vaginales y vascularización.

Cuellar (1966); Uribe *et al.* (1988); Ramírez *et al.* (1989); Palmer *et al.* (1993,1997); Whittier *et al.* (1994); Perkins y Palmer (1996) analizan los cambios anatómicos e histológicos que se presentan durante el ciclo reproductivo en las cuatro regiones del oviducto a nivel de epitelio, glándulas y capas del miometrio, siendo éstos más evidentes en el útero, los cuales se encuentran asociados con la formación de los componentes del cascarón.

En las lagartijas vivíparas los cambios cíclicos que se presentan en el oviducto son principalmente en el útero y están relacionados con tres especializaciones uterinas que facilitan el intercambio gaseoso entre la madre y el embrión: un epitelio atenuado, reducción de las glándulas uterinas y aumento en la vascularización (Blackburn, 1998; Corso *et al.*, 2000)

Perkins y Palmer (1996) reportan que en el oviducto de hembras preñadas de *Diadophis punctatus* (serpiente ovípara) cada huevo se encuentra separado por un segmento corto del útero denominado "unión del huevo". Blackburn (1998) señala que las cámaras de incubación alternan con regiones interembrionarias, constricciones que casi desaparecen en la gestación o preñez tardía. Indica que en *Chalcides chalcides* durante la gestación temprana la mucosa uterina adyacente a la región interembrionaria se pliega y que en estos pliegues se encuentran glándulas representadas por un lumen abierto rodeado de pequeñas células secretoras. Jerez y Ramírez-Pinilla (2001) reportan la presencia de las regiones interembrionarias en *Mabuya mabouya* describiéndolas como regiones con características de útero no gestante y las cuales muestran regiones cortas plegadas con un epitelio luminal secretor; estas regiones se localizan en la zona de unión entre la cámara embrionaria y los espacios interembrionarios.

REGIONES ABORTIVAS

Vitt y Blackburn (1983); Blackburn *et al.* (1998) reportan la presencia de regiones que muestran características de aborto de huevos. La histología uterina en sitios de huevos abortados es descrita en *Chalcides chalcides*, encontrando que estas regiones uterinas muestran características muy similares a las de úteros de lagartijas en gestación temprana. El epitelio uterino consiste de una capa de epitelio columnar pseudoestratificado que no muestra evidencias de vitelo fagocitado lo que indica que no hay evidencias de reabsorción. Más que nada los huevos parecen ser expulsados del oviducto después de su rompimiento. Estos autores proponen que los huevos abortados son expulsados de los oviductos de las hembras gestantes bajo condiciones de estrés fisiológico (Blackburn, 1998; Blackburn *et al.*, 1998)

EL TESTÍCULO Y EPIDÍDIMO EN LOS REPTILES ADULTOS

La morfología del testículo y epidídimo ha sido estudiada en diferentes especies de reptiles por: Hahn (1964); Goldberg y Bezy (1974); Goldberg y Parker (1975); Cheng y Lin (1977); Zug *et al.* (1982); Van Tienhoven (1983); Elliott (1985); Abts (1988); Hernández (1991); Ramírez-Pinilla (1992); Lombardi (1998).

En estos trabajos se describen las características morfológicas generales del testículo y epidídimo. Los testículos en la mayoría de las especies de saurios son pareados, generalmente de forma oval y pueden presentar asimetría topográfica. Estos se encuentran dentro de la cavidad abdominal suspendidos a la pared dorsal del cuerpo por el mesorquio. Las funciones esenciales de estos órganos son la producción de espermatozoides y la síntesis de hormonas esteroides principalmente testosterona. Los testículos están formados por una masa de tubos seminíferos enrollados, rodeados por una capa de tejido conjuntivo, la túnica albugínea, de la cual parten finos septos, los cuales se encuentran entre los túbulos formando el tejido intersticial con fibroblastos y células de Leydig. Los túbulos seminíferos en su porción interna están limitados por el epitelio seminífero constituido por las células espermatogénicas y las células somática o células de Sertoli. Estas células se presentan forma piramidal y su citoplasma en la región apical se extiende hacia la luz del túbulo, el núcleo se encuentra en posición basal con un nucléolo evidente. Durante la espermiogénesis las cabezas de los espermatozoides se encuentran inmersas en las células de Sertoli, por lo que se considera que estas células tienen un papel en la nutrición de los espermatozoides. El epitelio seminífero descansa sobre una lámina basal la cual está limitada por el tejido peritubular constituido por tejido conjuntivo y fibras musculares lisas.

El tejido intersticial ocupa los espacios entre los túbulos seminíferos, está formado por fibras de tejido conjuntivo dispuestas irregularmente y entre las cuales se encuentran fibroblastos, vasos sanguíneos y las células de Leydig. Las células de Leydig pueden encontrarse aisladas o en grupos, generalmente son de forma

oval o poliédrica, su núcleo es oval y en posición excéntrica y con un nucléolo claramente definido. La función esencial de las células de Leydig es la síntesis de andrógenos.

Los túbulos seminíferos se abren en la rete testis. De estos conductos emergen uno o más conductos eferentes que conducen los espermatozoides al epidídimo. El epidídimo en las lagartijas es largo, localizado en la superficie posterior de cada testículo. Está formado por una serie de conductos contorneados, cubiertos por la túnica albugínea. Con base en sus características histológicas estos conductos se han clasificado en tres tipos: (1) conductillos eferentes los cuales se localizan después del testículo, presentan luz amplia, epitelio plano y están rodeados por tejido conjuntivo; (2) conductillos epididimarios, se observan limitados por un epitelio cúbico con estereocilios y en el citoplasma de las células se denotan algunos gránulos acidófilos y (3) conductos epididimarios, son las estructuras que muestran un mayor diámetro y luz amplia, están limitados por células columnares altas con núcleo basal y citoplasma con granulaciones acidófilas.

El proceso de la espermatogénesis tiene lugar en los túbulos seminíferos y durante el cual se forman varias capas de epitelio germinal. En general la espermatogénesis ha sido dividida en tres periodos; (1) multiplicación de la espermatogonias, las cuales después de diferenciarse en espermatocitos se mueven hacia el interior del túbulo formando así nuevas capas de epitelio germinal; (2) división meiótica de los espermatocitos, período denominado también como recrudescencia y el cual da como resultado la formación de espermátidas y (3) espermiogénesis, período durante el cual las espermátidas se transforman en espermatozoides. Una vez que el proceso espermatogénico se ha completado y los espermatozoides han sido conducidos al epidídimo, el testículo entra en regresión, durante esta fase el epitelio germinal sufre un desgaste gradual, se reduce y algunos elementos celulares se encuentran en degeneración (Van

Tienhoven, 1983; Elliott, 1985; Estrada *et al.*, 1990; Hernández, 1991; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1994; Hernández-Gallegos, 1995; Lombardi, 1998).

La duración de cada uno de los períodos antes citados y la época del año en la que ocurren pueden variar en las diferentes especies de saurios (Hernández, 1991). Fitch (1970) y Licht (1984) mencionan que en general los ciclos de actividad testicular son estacionales; sin embargo, algunas especies de lagartijas presentan ciclos espermatogénicos continuos, los cuales pueden estar influenciados por factores ambientales tales como; la temperatura, el fotoperiodo y la precipitación.

Con base en el análisis histológico del epitelio germinal algunos autores han dividido el ciclo espermatogénico en siete estadios y han mostrado que los cambios estacionales observados en el epitelio germinal están asociados con variaciones en las características de las células de Sertoli y de Leydig, así como también con las de las células epiteliales epididimarias. Los cambios histológicos mostrados por las estructuras testiculares y epididimarias están correlacionados con las variaciones macroscópicas (tamaño de los testículos y epidídimo) presentadas durante el ciclo reproductivo, como por ejemplo en: *Uta stansburiana stejnegeri* (Hahn, 1964); *Phrynosoma douglassi* (Goldberg, 1971); *Cophosaurus texanus* y *Cnemidophorus gularis* (Schrank y Ballinger, 1973); *Xantusia riversiana* (Goldberg y Bezy, 1974); *Japalura swinhonis formosensis*, *Takydromus septentrionalis* y *Hemidactylus frenatus* (Cheng y Lin, 1977); *Carlia bicarinata* (Zug *et al.*, 1982); *Sauromalus obesus* (Abts, 1988); *Eumeces obsoletus* (Elliott, 1985); *Sceloporus mucronatus* (Estrada *et al.*, 1990; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1994; Méndez-de la Cruz *et al.*, 1994); *Sceloporus torquatus toquatus* (Hernández, 1991); *Liolaemus* spp. (Ramírez-Pinilla, 1992); *Sceloporus aenus* y *Sceloporus bicanthalis* (Hernández-Gallegos, 1995).

Los estudios realizados acerca de la regulación neuroendócrina en los ciclos reproductivos en machos han mostrado que éstos se encuentran bajo la influencia

de las hormonas gonadotrópicas, así como de la testosterona. Que las células de Sertoli y de Leydig son las fuentes principales de andrógenos y que la actividad secretora de estas células varía a lo largo del ciclo reproductivo y que estas variaciones están relacionadas con el desarrollo de la espermatogénesis y espermiogénesis, así como con los cambios estructurales en el epidídimo (Elliott, 1985; Dubois *et al.*, 1988; Díaz *et al.*, 1994). Entre los vertebrados el epidídimo en los reptiles aparece como un órgano reproductor accesorio andrógeno-dependiente (Shivanandappa y Devaraj-Sarkar, 1987). Van Tienhoven (1983); Licht (1984); Elliott (1985); Shivanandappa y Devaraj-Sarkar, (1987) mencionan que los andrógenos controlan el crecimiento celular en el epidídimo y que los cambios estructurales en este órgano posiblemente están relacionados con la maduración de los espermatozoides.

CARACTERÍSTICAS DE LA FAMILIA SCINCIDAE

Los estudios realizados en numerosas especies de lagartijas muestran que la familia Scincidae contiene cerca de 1,200 especies. Los géneros *Sphenomorphus* y *Mabuya* son un ejemplo de esta familia, ya que son ricos en especies, sin embargo éstas han sido poco estudiadas. Los scíncidos son organismos de talla mediana a pequeña, de aproximadamente 120 mm de longitud hocico- cloaca (LHC). Algunas especies son grandes, llegando a alcanzar hasta 35 cm de LHC. Su cuerpo se encuentra cubierto de escamas cicloides lisas y brillantes, las extremidades pueden estar o no presentes, la cabeza, cuerpo, extremidades y cola están protegidos por osteodermos. Estos organismos generalmente son terrestres y muy activos durante el día, aunque algunos son crepusculares o nocturnos. Por lo general son carnívoros. Cerca del 45% de los scíncidos son vivíparos. Esta familia tiene una distribución cosmopolita (<http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/families/Scincidae.html>).

CARACTERÍSTICAS DEL GÉNERO MABUYA

Son organismos generalmente pequeños de aproximadamente 200 mm de LHC. Algunos presentan una ventana transparente en el párpado inferior, la pupila

es redonda y no presentan poros femorales. Estos organismos generalmente son terrestres y usualmente muy activos durante el día. Se encuentran frecuentemente debajo de la hojarasca, encima de troncos, en las partes bajas de arbustos y árboles e incluso en el interior de las casas. Generalmente son insectívoras. En el género *Mabuya* se encuentra una gama completa de modalidades de reproducción, ya que se presentan formas típicamente ovíparas así como muchas especies vivíparas. Se considera que son organismos con distribución pantropical. Se han descrito cerca de 111 especies, distribuidas en África, Asia, Europa, América y las Islas del Caribe y del Océano Índico (Webb, 1958; Goin y Goin, 1971; Somma y Brooks, 1976; Barbault, 1976; Simbotwe, 1980; Vitt y Blackburn, 1983; Álvarez del Toro 1982; Patterson, 1990; Das, 1991; Flores-Villela y Muñoz, 1993; Flemming, 1994; Nussbaum y Raxworthy, 1995; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001)

Los estudios realizados sobre el género *Mabuya* comprenden diferentes aspectos del conocimiento biológico, tales como Taxonomía (Das, 1991 y Nussbaum y Raxworthy, 1995), Ecología (Barbault, 1976 en *M. maculilabris*, *M. Buettneri* de África; en Brasil, Vitt y Blackburn, 1991; Vitt, 1991; BIT *et al.*, 1997; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1995,1996 en *M. bistrata (nigropunctata)*, *M. frenata*, *M. agilis*, *M. macrorhyncha*. En estos se analizan aspectos tales como: el posible papel de los factores ambientales como la precipitación y depredadores en relación con los aspectos reproductivos y la dinámica de las poblaciones, distribución espacial y temporal de las especies, tipos de alimentación e historias de vida.

El género *Mabuya* presenta características particulares en cuanto a su biología reproductiva, razón por la cual se han realizado investigaciones en este aspecto en algunas de sus especies. Estos trabajos comprenden principalmente estudios de los ciclos reproductivos, histología de ovario y endocrinología. Simbotwe (1980) analiza la historia de vida de dos especies de *Mabuya*. *M. striata* (vivípara) y *M. quinquetaeniata* (ovípara) en Zambia, encontrando que las hembras

de *M. striata* se reproducen todo el año y en las de *M. quinquetaeniata* la oviposición ocurre de septiembre a marzo, mostrando cierta estacionalidad. Los machos maduros tienen espermatozoides durante todo el año en ambas especies. Las características reproductivas de *M. striata* y *M. punctatissima* fueron estudiadas por Patterson (1990,1991) en dos áreas en África Central. *M. striata* se reproduce durante todo el año en las áreas de mayor precipitación y baja altitud, y sólo en la estación de lluvias en las áreas de menor precipitación. En el caso de *M. quinquetaeniata* (altas altitudes) ésta presenta actividad reproductiva al inicio de la estación seca y el nacimiento se produce a finales de esta estación (Cuadro 1).

Flemming (1994) describe las variaciones estacionales del ciclo reproductivo de *M. capensis* en Sudáfrica encontrando que la espermatogénesis se inicia en otoño y la vitelogénesis a mediados del invierno. Sin embargo, el pico de la espermatogénesis fue sincrónico con la actividad vitelogénica máxima y la ovulación. Los machos presentan un ciclo espermatogénico prenupcial (Cuadro 1).

En América se han descrito algunos aspectos de los ciclos reproductivos de seis especies del género *Mabuya*. *M. mabouya* (en Dominica, Colombia, Ecuador, Perú y Guyana Británica), *M. bistrata*, *M. caissara*, *M. frenata*, *M. heathi* y *M. macrorhyncha* en Brasil (Fitch, 1970; Somma y Brooks, 1976; Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Vitt, 1991; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001) (Cuadro 1).

Diversos autores (Beebe, 1945; Dixon y Soini, 1975; Somma y Brooks, 1976; Duellman, 1978 y Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001) analizaron el ciclo reproductivo de *M. mabouya* con el fin de proporcionar datos sobre su reproducción (Cuadro 1). Estos datos sugieren que algunas poblaciones de *M. mabouya* pueden presentar actividad reproductiva continua y otras poblaciones muestran actividad reproductiva estacional (Cuadro 1).

Los ciclos reproductivos de *M. heathi*, *M. bistrata* y *M. frenata* han sido descritos por Vitt y Blackburn (1983,1991); Blackburn *et al.* (1984); Vrcibradic y Duarte-Rocha (1998) en Brasil encontrándose características reproductivas básicas similares entre estas especies. Las tres especies son vivíparas, la actividad reproductiva es cíclica y sincrónica en ambos sexos, alcanzan la madurez sexual a edad temprana y/o a una talla pequeña, el periodo de gestación es largo, presentan dimorfismo sexual siendo las hembras más grandes que los machos. Durante la gestación la masa húmeda y seca de los óvulos se incrementa en grandes proporciones, implicando un transporte de nutrientes materno-fetal. Los machos muestran un ciclo reproductivo estacional y alcanzan la madurez sexual a una edad temprana (Cuadro1).

Los trabajos realizados en México sobre el género *Mabuya* reportan esencialmente las características taxonómicas y distribución de la especie *M. brachypoda* es una lagartija de color verde olivo oscuro o pardo claro dorsalmente y puede ser uniforme o presentar marcas en forma de pequeños puntos oscuros. Presentan una banda oscura lateral en ambos lados del cuerpo que va de la punta del hocico hasta la inserción de los miembros posteriores. En medio de esta banda hay una línea clara muy angosta que se extiende desde el hocico hasta la inserción de los miembros posteriores. Son terrestres, habitan entre la hojarasca, debajo de las rocas, entre los escombros, troncos caídos, en la corteza floja de los árboles, y en las casas, trepa a poca altura en los árboles. Son vivíparas, con ovocitos pequeños, la madurez sexual se presenta en individuos de talla pequeña (Webb, 1958; Álvarez del Toro, 1982; Flores-Villela y Muñoz, 1993) (Cuadro 1).

ESTUDIOS HISTOLÓGICOS REALIZADOS EN EL GÉNERO MABUYA

Con respecto al estudio de las características morfológicas de las gónadas y órganos reproductivos asociados, Farag (1983) describe las características anatómicas e histológicas del ovario de *M. brevicollis* durante el periodo de gestación en un estudio realizado en Arabia. Señala la presencia de un solo nicho

germinal en la superficie dorsal del ovario, reconoce cuatro grupos de ovocitos previtelogénicos con base en su diámetro y a la presencia de una membrana granulosa formada al inicio del desarrollo por una sola capa de células, y la cual posteriormente es biestratificada y multiestratificada y polimórfica. Observa 3-5 cuerpos lúteos por ovario y describe los cambios en el cuerpo lúteo desde su formación hasta el parto. Jerez y Ramírez-Pinilla (2001) describen la estructura del útero en relación con la formación de la alantoplacenta en *M. mabouya*. Flemming (1994) en su trabajo sobre *M. capensis* determina con base en estudios histológicos seis estadios del ciclo espermatogénico.

CUADRO 1. CARACTERISTICAS REPRODUCTIVAS DE ALGUNAS ESPECIES VIVIPARAS DEL GENERO *MABUYA*.

Actividad reproductora comprende: ¹vitelogénesis; ²ovulación; ³nacimiento; ⁴máxima actividad testicular. LHC mad.sex=tamaño y/o edad a la que alcanzan la madurez sexual; Fol.vit.gdes=folículos vitelogénicos más grandes; h = hembras; m = machos. Tomado de *Fitch (1970); **Somma y Brooks (1976); ***Vitt y Blackburn (1983); ****Ramírez-Pinilla et al., 2001.

| Especie | LHC x mm (rango) | LHC mad.sex x mm (rango, meses edad) | Actividad reproductora | Tamaño de la camada x (rango) | Tamaño de los huevos, mm (Fol.vit.gdes) | Periodo de gestación (meses) | Localidad | Referencia |
|---------------------------------|------------------------|---|---|-------------------------------------|---|------------------------------------|-------------------|---|
| <i>M.striata</i> (h) | | | Continua | 7.0 (2-11) | | | Tanganica | Robertson et al., 1964** |
| <i>M.striata</i> (h) | | 78.1 (61-98) | Durante todo el año. Mar-Jul ³ | 4.2 (2-20) | | | Zambia | |
| (m) | | 84.8 (72-96) | Continua | | | | | Simbotwe, 1980 |
| <i>M.s.striata</i> (h) | (70-100) | 68 | Durante todo el año, probablemente tres camadas por año | 4.0 (2-12) | | | África Central | Patterson, 1990,1991 |
| <i>M.s.punctatissima</i> (h) | (80-90) | 53 | Estacional, dos ciclos máximo | (1-10) | | | África Central | Patterson, 1990 |
| <i>M.capensis</i> (h) | 92.3 | 74 | Estacional. Ago-Ene ¹ , Dic-Feb ³ | 13.23 (8-20) | (>2.5) | 3-4 | Sudáfrica | |
| (m) | 75.47 | 65 | Estacional, Ago-Dic ⁴ | | | | | Flemming, 1994 |
| <i>M.bistriata</i> (h) | 92.2 | 55 (2.5 meses) | Estacional, Ago-Nov ² | 4.7 (2-9) | 1.0 | 9-12 | Brasil | Vitt y Blackburn, 1991 |
| (m) | 86.1 | | | | | | | |
| <i>M.caissara</i> (h) | | | Estacional Nov-Dic ³ | 5.4 (2-9) | (3.5) | 5-6 | Brasil | Vanzolini y Rebocas- Speiker, 1976**** |
| <i>M.frenata</i> (h) | 65.4 | 47.7 | Estacional | 4.0 (1-8) | | | Brasil | Vitt, 1991 |
| <i>M.frenata</i> (h) | 75.87 | 50.8 (2-3 meses) | Estacional, Nov-Ene ² Ago-Nov ³ | 4.9 (2-8) | 1.45 (1.8) | 9-12 | Brasil | Vrcibradic y Rocha, 1998 |
| (m) | 68.03 | 58.0 | Estacional, Ags-Oct ⁴ | | | | | |

CUADRO 1. (Cont.)

| Especie | LHC x mm (rango) | LHC mad.sex x mm (rango, meses edad) | Actividad reproductora | Tamaño de la camada x (rango) | Tamaño de los huevos, mm (Fol.vit.gdes) | Período de gestación (meses) | Localidad | Referencia |
|--------------------------------|------------------------|---|--|-------------------------------------|---|------------------------------------|---------------------|--|
| <i>M. heathi</i> (h) | 70.3 | 45.0 (3-4 meses) | Estacional, Oct-Nov ³ | 5.0 (2-9) | 1.0 | 9-12 | Brasil | Vitt y Blackburn, 1983 |
| (m) | 63.8 | 41.0 (3-6 meses) | Estacional, Sep-Oct ⁴ | | | | | |
| <i>M. macrorhyncha</i> | | | Estacional Dic-Feb ³ | 3.1 (2-4) | (3.5) | | Brasil | Vanzolini y Reboucas-Spieker, 1976***, Rocha y Vrcibradic, 1999**** |
| (m) | | 55.8 | | | | | | |
| <i>M. mabouya</i> (h) | | | Estacional Jul-Ags ³ | 4.0 | | | Guyana Británica | Beebe, 1945 |
| <i>M. mabouya</i> (h) | | | Estacional, Ago- Nov ³ | 5.0 (3-7) | | | Perú | Dixon y Soini, 1975 |
| <i>M. mabouya</i> (h) | | 65 | | 3.3 (3-5) | (2.0) | | Dominica | Somma y Brooks, 1976 |
| (m) | | 72 | Continua | | | | | |
| <i>M. mabouya</i> (h) | | | Continua, Mar-Ags ³ | 5.2 (4-6) | | | Ecuador | Duellman, 1978 |
| <i>M. mabouya</i> (h) | 97.25 | 70.0 | Bimodal | 5.8 (4-7) | 1.54 (1.88) | 10 | Colombia | Ramírez-Pinilla et al., 2001 |
| <i>M. mabouya</i> (m) | 86.12 | 72.16 | Continua | | | | Colombia | Ramírez-Pinilla et al., 2001 |
| <i>M. multifasciata</i> (h) | | | Continua | 3.0 | | 1.5-3 | Filipinas | Elbel y Taylor, 1958*; Alcalá, 1966** |
| <i>M. brachypoda</i> (h) | (62-83) | 56 | Estacional Jul-Sep ¹ Jun-Ags ³ | (4-7) | 2.0 | 10 | México | Webb, 1959; Alvarez, 1982 |
| (m) | (58-70) | 58 | Estacional Jun-Jul ⁴ | | | | | |

TESIS CON
 FALTA DE ORIGEN

JUSTIFICACIÓN

El género *Mabuya* es particularmente interesante para estudios de su biología de la reproducción, ya que la mayoría de las especies de América son vivíparas y placentotróficas. En un contexto más amplio, este conocimiento es importante para entender la evolución de la reproducción en vertebrados. Se conoce con cierto detalle una serie de características en sus patrones reproductivos: madurez sexual temprana, ovocitos pequeños con escaso contenido de vitelo, período de gestación largo, actividad reproductiva estacional y dimorfismo sexual. Sin embargo, la información referente a las características histológicas de las gónadas y órganos reproductores accesorios y a la variación de éstas durante el ciclo reproductivo es muy escasa (Farag, 1983).

Particularmente en nuestro país, el conocimiento sobre la biología de la reproducción de este género es aun más escaso, ya que la mayoría de los estudios comprenden aspectos de su distribución y taxonomía.

Por lo arriba planteado, con este trabajo se pretende contribuir al conocimiento de la biología de la reproducción de *Mabuya brachypoda*, por medio del estudio histológico del sistema reproductor de machos y hembras en el estado de Tabasco.

OBJETIVOS

GENERAL

Definir los cambios estructurales que se presentan en los órganos del sistema reproductivo, gónadas y conductos de machos y hembras durante un ciclo anual de *Mabuya brachypoda*.

ESPECIFICOS

- 1. Describir las características histológicas de los elementos germinales y somáticos del ovario de *M. brachypoda*.**
- 2. Caracterizar el proceso de ovogénesis e identificar los estadios de maduración folicular (previtelogénesis y vitelogénesis) y la gestación en el ciclo reproductivo.**
- 3. Comparar la estructura histológica de las cuatro regiones del oviducto: infundíbulo, tubo, útero y vagina y sus cambios durante las etapas gestante y no gestante.**
- 4. Describir las características histológicas de los elementos germinales y somáticos del testículo de *M. brachypoda*.**
- 5. Definir el ciclo del epitelio seminífero de los túbulos testiculares, durante el ciclo reproductivo.**
- 6. Describir los cambios morfológicos del epidídimo y su relación con los cambios cíclicos del epitelio seminífero.**
- 7. Comparar la estacionalidad de la ovogénesis y de la espermatogénesis.**

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO.

Las colectas se realizaron en el estado de Tabasco, México en un área que comprende las localidades de a) Ejido Hermenegildo Galeana 3^{era} Sección, en el municipio de Teapa, b) División Académica de Ciencias Biológicas (DACB) en el municipio del Centro, c) Tapotzingo en el municipio de Nacajuca y d) Ejido Río Playa en el municipio de Comalcalco. El municipio de Teapa se localiza en la Región de la Sierra, a una altitud de 320 msnm y en las coordenadas 17° 33' de latitud norte, 92° 57' de longitud oeste. Presenta un tipo de clima Af (i') g, siendo la temperatura media anual de 25° C, la precipitación anual alcanza los 3933 mm. El relieve es plano a excepción de los cerros Gordo, Azufre y Coconá. Los ríos principales son el Puyacatengo, Teapa y Pichucalco. El tipo de vegetación que se presenta es de bosque tropical perennifolio. El Ejido Hermenegildo Galeana 3^{era} Secc. se localiza al norte de la ciudad de Teapa. En esta zona se encuentran cultivos de plátano, cacao y potreros. El municipio del Centro se encuentra en la Región del Centro del estado, en las coordenadas 17° 59' de latitud norte y 92° 55' de longitud oeste. La temperatura media anual es de 25° C, la precipitación anual es de 2238 mm. En este municipio los principales ríos son Grijalva, Carrizal, Muerto y Huapinol-Parrilla. La DACB se encuentra en el kilómetro 0.5 de la carretera Villahermosa-Cárdenas. Nacajuca se encuentra en la Región de la Chontalpa, y en las coordenadas 18° 10' de latitud norte, 93° 1' de longitud oeste. La temperatura media anual es de 26.5° C y la precipitación anual de 1692 mm. Los principales ríos son el Tula, González, Calzada, San Cipriano, Naranja, Jahuactal y el Mango. Tapotzingo se localiza al norte de la cabecera municipal la ciudad de Nacajuca. Los municipios del Centro y Nacajuca se encuentran a una altitud de 10 msnm., con clima Am(f)w*(i')g. Los tipos de vegetación en estas dos localidades son principalmente selva alta y media perennifolia, popal, tular, pastizales y cultivos semipermanentes y permanentes. Comalcalco se localiza en la región de la Chontalpa entre los minutos 10 y 26 del paralelo 18 y los minutos 6 y 28 del meridiano 93. Presenta un relieve plano surcado por los ríos Cuxcuxapa,

Tular, Cocohital y Seco. El clima es cálido húmedo con una temperatura media anual de 26.4°C, precipitación pluvial de 2052 mm. La vegetación está constituida por algunas porciones de selva media perennifolia, pastizales y plantaciones de cacao. Desde el punto de vista pluviométrico pueden distinguirse tres épocas en el estado de Tabasco; 1) la temporada lluviosa se inicia en el mes de mayo y termina en octubre con sus registros máximos en septiembre; 2) temporada de nortes comienza en el mes de noviembre y termina en enero y 3) la temporada de seca que comprende los meses de febrero, marzo y abril (García, 1973; Flores –Vilela y Gerez, 1994; Inst. de Cultura de Tabasco.1994; Moguel y Molina-Enríquez, 2000).

TRABAJO DE CAMPO.

Sesenta y dos ejemplares machos y hembras de *M. brachypoda* fueron colectados mensualmente de septiembre de 1998 a mayo del 2001. Las lagartijas se capturaron vivas y se transportaron al Laboratorio de Biología de la Reproducción de la DACB (Fig. 1 A)

TRABAJO DE LABORATORIO

Cada uno de los ejemplares fue anestesiado con vapores de cloroformo después de lo cual se tomaron los siguientes datos morfométricos: peso (precisión de 0.01 g) usando una balanza portátil Standard Ohaus LS 200, longitud-hocicloaca (LHC) (precisión de 0.01 mm) utilizando un Vernier Digital Max-Cal. Además de los ejemplares colectados se usaron dos especímenes de museo (colectados en febrero de 1998) los cuales se encuentran en la colección de Herpetología de la DACB con números de registro DACB-CH-UJAT00138 y DACB-CH-UJAT00139 (Fig.1 A, B y C).

Cada ejemplar fue disecado por medio de una incisión ventral del abdomen, dejando al descubierto los órganos reproductores. Se determinó el sexo de éstos (Fig. 1 B y C). Los órganos reproductores (gónadas y conductos) se extrajeron del

cuerpo. En el caso de las hembras se registró la condición reproductiva: gestantes y no gestantes (conforme al criterio de presencia o no de sacos embrionarios). El tamaño más pequeño de las hembras que contenían huevos o embriones establecidos en el oviducto se consideró la talla mínima en la que las hembras son maduras sexualmente. Se registró el número de huevos o embriones en el oviducto y el diámetro de cada saco embrionario (Vitt y Blackburn, 1983; Patterson, 1990; Flemming, 1994; Vricibradic y Duarte- Rocha, 1998).

En el caso de los machos, se registró el diámetro mayor y menor de cada testículo. Para llevar a cabo las mediciones de las gónadas y conductos se usó un Vernier Digital Max-Cal (precisión 0.1 mm) (Flemming, 1994; Vricibradic y Duarte-Rocha, 1998).

Los aparatos reproductores obtenidos (gónadas y conductos) se fijaron en solución de bouin por un periodo de 8-12 horas, transcurrido el cual las muestras se procesaron para su estudio histológico de la siguiente manera: deshidratación en alcoholes de concentraciones crecientes 70% a 100% (durante 3 hr en cada uno de ellos), aclaramiento en xilol por 16 hr, inclusión en parafina de punto de fusión 56-58°C (tres cambios de 1.30 hr cada uno, siendo el primero de xilol-parafina en proporción 1:1). De cada uno de los bloques se obtuvieron cortes seriados de 7µm de espesor, usándose para ello un microtomo de rotación. Las técnicas de tinción empleadas fueron: Hematoxilina-Eosina (morfología general), Tricrómica de Masson (tejido conjuntivo y músculo) y Ácido Peryódico de Schiff (PAS, identifica mucopolisacáridos, y láminas basales) (Humason, 1979; Estrada *et al.*, 1982; Aguilar *et al.*, 1996).

ANÁLISIS MICROSCÓPICO

Se realizó un estudio histológico con preparaciones seriadas del ovario y oviducto en las hembras y del testículo y epidídimo en los machos.

A fin de determinar las características de los elementos germinales y somáticos que componen el ovario de la hembras, así como los cambios que presenta este órgano a lo largo del ciclo reproductivo, se registraron los datos siguientes: (1) número de nichos germinales, de folículos en desarrollo y de cuerpos lúteos; (2) presencia o no de folículos atrésicos; (3) localización y características de los componentes de los nichos germinales; (4) estructura general del ovario; (5) características morfológicas de los ovocitos en desarrollo, del epitelio folicular y de las células que lo forman, de los cuerpos lúteos y de los folículos atrésicos (Farag, 1983; Guraya, 1989; Estrada *et al.*, 1990; Flemming, 1994; Uribe *et al.*, 1995, 1996; Guarino *et al.*, 1998; Villagrán-Santa Cruz y Méndez- de la Cruz, 1999).

Por medio de un digitalizador de imagen MGI Video Wave-Software se obtuvieron los siguientes datos morfométricos: (1) diámetro del folículo ovárico más grande de cada ovario de los individuos colectados; (2) diámetro de las ovogonias (n=20); (3) diámetro de los ovocitos en diferentes estadios de desarrollo (n=10 por cada estadio); (4) grosor de la granulosa, zona pelúcida y teca (n=10 por cada estadio de desarrollo); (5) diámetro mayor de las células pequeñas, intermedias y piriformes (n=20 para cada tipo de célula); (6) diámetro de los gránulos vitelinos (n=30). En tres individuos seleccionados de la muestra mensual se midieron el diámetro mayor y menor de los cuerpos lúteos, así como de la masa lútea y grosor de la teca en cada ovario. Se determinó el volumen total (VTCL:) y el volumen de la masa lútea (VMCL) de cada cuerpo lúteo usando la fórmula para el volumen de un elipsoide

$$V.CL = 4/3\pi a^2b$$

donde V.CL es volumen del cuerpo lúteo, a = ½ del diámetro menor y b = ½ del diámetro mayor. La misma fórmula fue empleada para determinar el volumen de la masa lútea (Villagrán-Santa Cruz, 1989; Estrada *et al.*, 1990; Flemming, 1994;

Uribe *et al.*, 1995,1996; Vricibradic y Duarte-Rocha, 1998; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999).

Con el fin de definir el ciclo reproductivo de las hembras de *M. brachypoda* se consideraron los datos de presencia o ausencia de huevos o sacos embrionarios establecidos en el oviducto y número de éstos. Se obtuvieron los valores promedio y desviaciones estándar por individuo y/o por mes de las siguientes variables: LHC, diámetro de los sacos embrionarios, diámetro de los folículos ováricos más grandes, volumen total de los cuerpos lúteos, masa lútea y grosor de la teca. Se evaluaron los cambios de estas variables durante el ciclo reproductor por medio de estadística descriptiva, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis para comparar los valores de LHC entre machos y hembras. Para lo cual se utilizó el programa StatGraphics 7.0.

Se consideraron los datos de folículos ováricos con mayor diámetro para determinar la condición reproductiva, identificándose dos fases:

Fase 1: folículos no vitelogénicos diámetro menor a 0.800 mm (Previtelogénesis).

Fase 2: folículos vitelogénicos diámetro mayor a 1.0 mm (Vitelogénesis).

Se caracterizó el proceso de ovogénesis. La madurez folicular se dividió en seis estadios (correspondiendo los estadios I, II y III a la previtelogénesis y IV, V y VI a la vitelogénesis). Considerando para ello la clasificación de Uribe *et al.* (1995, 1996) y los datos morfológicos del ovoplasma y de los componentes foliculares, de las medidas promedio obtenidas del diámetro de los ovocitos, espesor de la granulosa, zona pelúcida, teca, diámetro mayor de las células foliculares pequeñas, intermedias y piriformes y diámetro de los gránulos vitelinos. Las características morfológicas de los cuerpos lúteos se determinaron con base en los criterios de Guraya (1989); Guarino *et al.* (1999) y Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz (1999), determinándose tres estadios.

A fin de comparar los cambios presentados en el oviducto durante los periodos gestante y no gestante, se analizaron las características del endometrio y miometrio en las cuatro regiones del oviducto (infundíbulo, tubo, útero y vagina) en tres individuos seleccionados de la muestra mensual. Para ello se consideraron las características morfológicas del epitelio luminal, de la lámina propia (glándulas, vasos sanguíneos) y se midió la altura de las células epiteliales (n=3, 20 células en cada individuo). Dado que el útero en las lagartijas vivíparas presenta cambios muy evidentes durante las fases no gestante y gestante, además de los datos antes mencionados se registraron: el grosor de la pared uterina (endometrio y miometrio, n=3) y el número y el diámetro de las glándulas (n=3, 10 campos por cada individuo). Para la obtención de las medidas se utilizó un digitalizador de imagen MGI Video Wave-Software (Palmer *et al.*, 1993; Uribe *et al.*, 1988; Corso *et al.*, 2000).

A fin de determinar la condición reproductiva y el ciclo espermatogénico de los machos se calculó el volumen testicular, con base en los datos morfométricos obtenidos (diámetro mayor y menor) por medio de la fórmula para el volumen de un elipsoide. De tres individuos seleccionados de la muestra mensual se tomaron los siguientes datos morfométricos, utilizando un digitalizador de imagen MGI Video Wave-Software: diámetro de 10 túbulos seminíferos (n=3, 10 túbulos por cada individuo); la altura del epitelio seminífero (n=3, 20 células en cada individuo); diámetro de los conductillos epididimarios (n=3, 10 por cada individuo); altura de las células epiteliales de los conductillos (n=3, 20 por cada individuo); diámetro de los conductos epididimarios (n=3, 10 por cada individuo) y altura de las células del epitelio epididimario (n=3, 20 por cada individuo).

Se calcularon los valores medios para cada individuo, así como los promedios mensuales y desviaciones estándar de las variables antes citadas. Por medio de estadística descriptiva se determinó la variación mensual de estas variables a lo largo del año, usándose para ello el programa StatGraphics 7.0. Las

células de la línea germinal se clasificaron con base en sus características nucleares y posición en el epitelio seminífero. Se registraron las características morfológicas de las células de Sertoli, Leydig y del epitelio epididimario (tales como; cilios, presencia de gránulos o vacuolas en el citoplasma) (Goldberg y Parker, 1975; Cheng y Lin, 1977; Estrada *et al.*, 1990; Flemming, 1994; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1994)

Con base en los criterios de diámetro de los túbulos seminíferos, altura del epitelio seminífero, características de las células del epitelio germinal y diámetro de los conductos epididimarios, se identificaron cuatro fases en el ciclo reproductor de los machos; (1) reactivación de la espermatogénesis; (2) máxima actividad testicular; (3) regresión y (4) quiescencia. Tomando como referencia la clasificación del ciclo espermatogénico anual propuesta Villagrán-Santa Cruz *et al.* (1994) el ciclo espermatogénico se dividió en I, II, III, IV, V, VI y VII estadios. Se consideraron como machos maduros sexualmente aquellos que presentaron espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo (Flemming, 1994; Vricibradic y Duarte-Rocha, 1998).

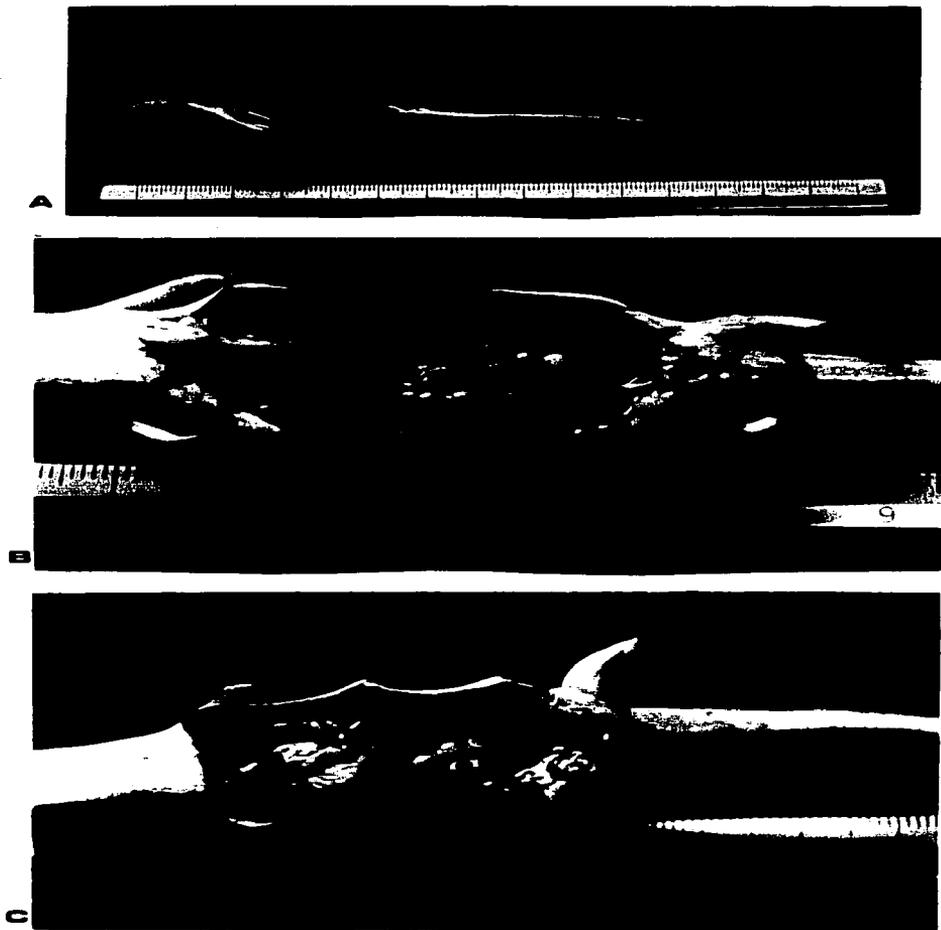


Fig. 1.- (A) ejemplar de *M. brachypoda*; (B, C) individuos hembra y macho disecados. (h) aparato reproductor hembra; (m) aparato reproductor macho; (ov) ovario; (o) oviducto gestante; (t) testiculo; (e) epididimo.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

RESULTADOS

Durante el periodo de septiembre de 1998 a mayo de 2001 se colectaron un total de 62 ejemplares, de los cuales 35 fueron hembras y 27 machos. La LHC en las hembras fue ligeramente mayor que en los machos (Kruskal-Wallis, $H=3.93$, $df=59$, $p=0.047$). La LHC promedio en las hembras fue de $67.9 \text{ mm} \pm 11.9$ ($n = 35$) y en los machos de $62.22 \text{ mm} \pm 9.79$ ($n = 27$); el tamaño máximo de las hembras fue de 93 mm de LHC y de los machos de 75.17 mm (Fig. 2)

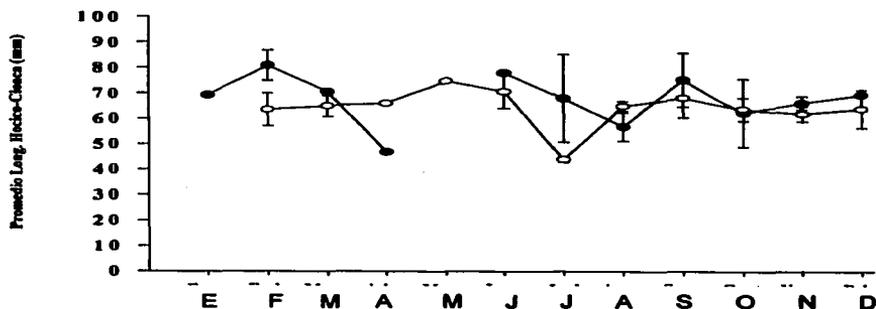


Fig. 2. Promedio mensual de la LHC de hembras (●) y machos (○)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CICLO REPRODUCTIVO DE LAS HEMBRAS

De las 35 hembras colectadas, 26 se encontraron gestantes (con huevos o sacos embrionarios establecidos en el oviducto) y las 9 restantes fueron no gestantes. Las hembras gestantes se recolectaron de julio a junio del siguiente año. La hembra gestante más pequeña (octubre) midió 51.37 mm de LHC y la más grande (septiembre) fue de 87.68 mm.

Se encontraron hembras no gestantes en abril, julio y agosto. La hembra más pequeña con folículos vitelogénicos grandes (1.09 mm de diámetro) midió 46.87 mm de LHC y la más grande tuvo una LHC de 93.3 mm (folículo vitelogénico más grande 1.52 mm), por lo que sólo las hembras con una LHC ≥ 46.87 mm fueron consideradas reproductivas en este estudio.

Hembras con folículos ováricos con un diámetro promedio < 0.800 mm (intervalo 0.300 - 0.700 mm) se encontraron a lo largo del año, considerándose a éstas hembras como previtelogénicas. Hembras con folículos vitelogénicos grandes con un diámetro > 0.800 mm (intervalo 0.820-1.68 mm) se encontraron de abril a agosto, considerándose éstas como vitelogénicas (Fig. 3 a, b).

La variación en tamaño de los sacos embrionarios durante el período de gestación muestra que hay un incremento gradual en el tamaño de éstos. La hembra con sacos embrionarios más pequeños (1.79 mm de diámetro) se colectó en julio y la que mostró los sacos embrionarios más grandes (8.01 mm) se encontró en junio. Con base en el tamaño de los sacos embrionarios, el período de gestación se dividió en cuatro estadios; gestación temprana (julio, agosto, septiembre); gestación media (octubre, noviembre y diciembre), gestación avanzada temprana (enero, febrero y marzo) y gestación avanzada tardía (abril, mayo y junio) (Fig.4). El número de huevos o sacos embrionarios establecidos en el oviducto fue de 2 a 8 ($\bar{x} = 5.48 \pm 1.2$, $n=26$) (Fig. 24 A, B, C).

Los datos morfométricos y el análisis histológico de los ovarios de *M. brachypoda* mostraron que estos órganos presentan un ciclo anual de desarrollo y

crecimiento de los componentes germinales, identificándose dos fases: (1) vitelogénesis, se observaron ovarios con folículos vitelogénicos grandes en los meses de abril, julio y agosto (2-4 folículos por ovario). (2) Previtelogénesis, el ovario presenta de 3-5 folículos por ovario. El número de cuerpos lúteos (2-5 por ovario) generalmente corresponde con el número de huevos o embriones establecidos en el oviducto. Los cuerpos lúteos muestran los valores más grandes en el VTCL y el VMCL en agosto, éstos decrecen en tamaño gradualmente conforme la gestación avanza alcanzando los valores más bajos en junio, tiempo en el cual muestran características de regresión avanzada y las hembras presentan los sacos embrionarios más grandes, sin embargo el grosor de la teca se incrementa durante este estadio (Fig. 5 a, b, c). Durante el periodo de estudio no se colectaron hembras con indicios de haber parido recientemente ya que ninguna mostró la presencia de cuerpos lúteos vestigiales o cuerpos blancos. Tampoco se observaron características en el oviducto que evidenciaran expulsión reciente. La atresia folicular se observó en folículos previtelogénicos y vitelogénicos, tanto durante la prolongada gestación, como en la época de máxima actividad vitelogénica.

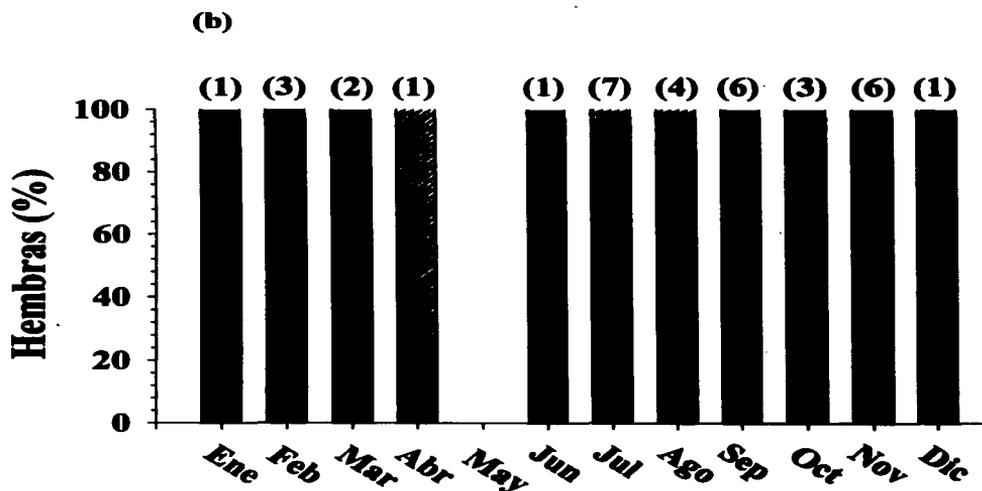
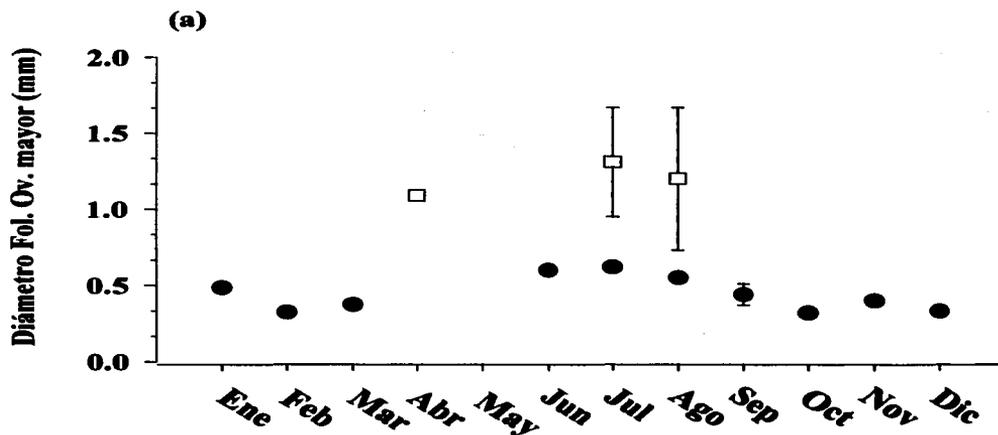


Fig. 3.- (a) Cambios en el diámetro promedio del folículo ovárico mayor a lo largo del ciclo reproductivo de *M. brachypoda*. Vitelogénesis (□), Previtelogénesis (●). Las líneas verticales representan la desviación estándar. (b) Porcentaje de hembras de *M. brachypoda* en cada una de las categorías reproductivas en la muestra mensual: previtelogénicas ■, vitelogénicas ■, los números entre paréntesis representan el número de ejemplares muestreados.

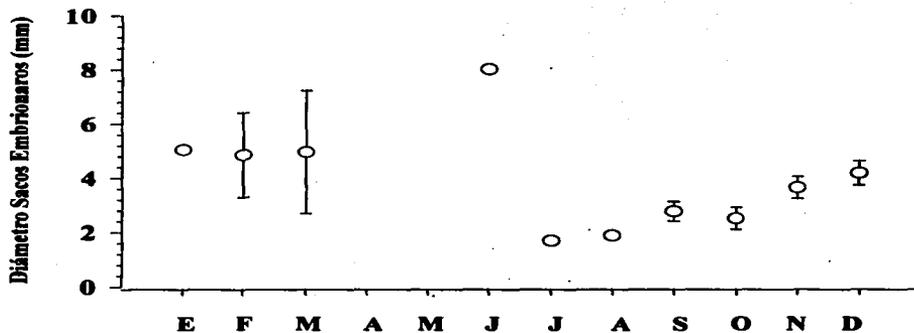


Fig. 4.- Variación del diámetro promedio de los sacos embrionarios a lo largo del periodo de gestación. Las líneas verticales representan la desviación estándar. Número de ejemplares, Fig. 3 b.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

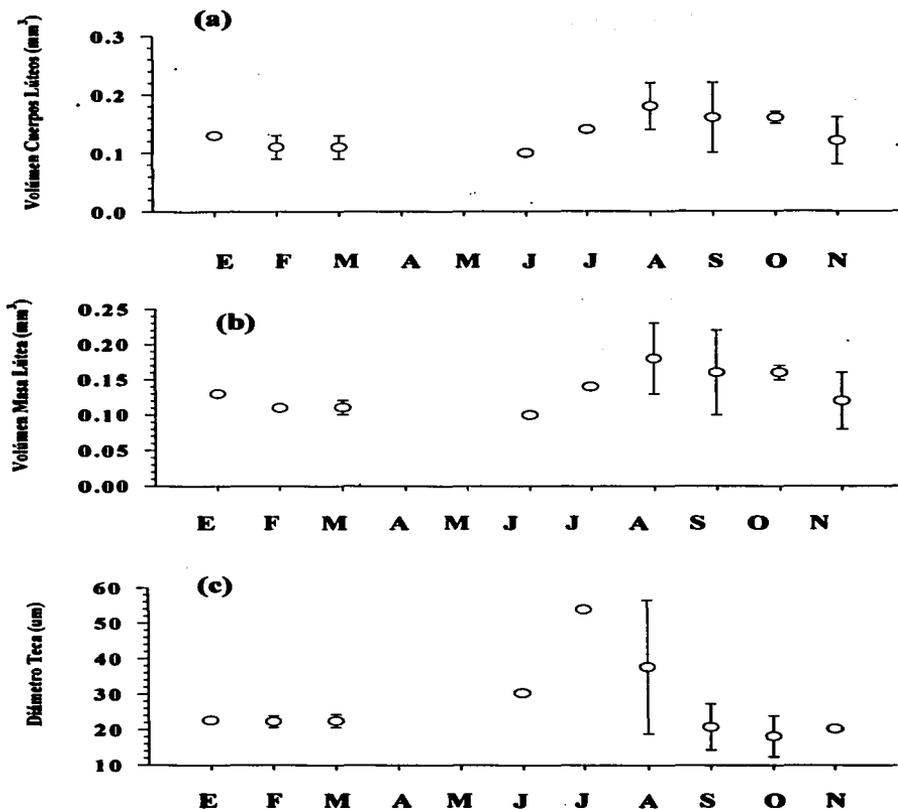


Fig. 5.- Variación mensual del cuerpo lúteo en *M. brachypoda*; (a) volumen promedio total (VTCL); (b) volumen de la masa lútea (VMCL) y (c) grosor promedio de la teca durante el periodo de gestación. Las líneas verticales representan la desviación estándar. Número de ejemplares, Fig. 3 b.

Los datos obtenidos muestran que las hembras de *M. brachypoda* presentan una marcada actividad reproductiva de abril a agosto, período en el cual se observan en cada ovario de 2 a 4 ovocitos vitelogénicos. El mayor ovocito tuvo un diámetro de 1.39 mm y el mayor folículo tuvo un diámetro de 1.68 mm. Las hembras gestantes ocurrieron de julio a junio del siguiente año. La hembra con sacos embrionarios más pequeños se encontró en julio y la que mostró sacos embrionarios más grandes se presentó en junio del siguiente año. El diámetro de los sacos embrionarios es bastante uniforme entre los individuos de cada muestra mensual. Los cuerpos lúteos más grandes se observaron en julio y agosto y los más pequeños en junio del siguiente año. Con base en las observaciones antes citadas se sugiere que las hembras de *M. brachypoda* presentan un ciclo reproductivo estacional y sincrónico, que el período de gestación tiene probablemente una duración de 9 a 11 meses, que la ovulación y fertilización ocurre de finales de junio a agosto, que el nacimiento de los nuevos individuos ocurre en los meses de marzo a junio (Fig.6).

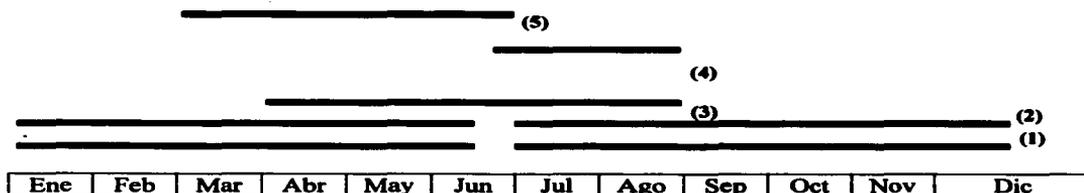


Fig. 6.- Eventos del ciclo reproductivo de las hembras de *M. brachypoda*. (1) período de gestación, ovarios con folículos previtelogénicos y cuerpos lúteos; (2) ovarios con folículos previtelogénicos y cuerpos lúteos; (3) vitelogénesis; (4) ovulación y fertilización; (5) parto.

COMPONENTES DEL OVARIO

Los ovarios de *M. brachypoda* son un par de sacos ovaes fijados a la pared dorsal de la cavidad abdominal por el mesovario denotándose el ovario derecho en posición más anterior que el izquierdo (Fig. 1 B). El ovario está cubierto por un epitelio plano simple que descansa sobre una fina túnica de tejido conjuntivo. Los componentes histológicos del ovario incluyen los nichos germinales, folículos ováricos en diferentes estadios de desarrollo, cuerpos lúteos y folículos atrésicos distribuidos en el estroma ovárico. El estroma ovárico tiene fibroblastos, fibras de colágena, cavidades linfáticas y vasos sanguíneos (Fig. 7 A, B, C, D).

Los nichos germinales son dos zonas elongadas de células epiteliales que se extienden sobre la superficie dorsal de cada ovario y parecen ser más delgadas en la región ventral adyacente al estroma ovárico. Estas áreas contienen ovogonias y ovocitos tempranos con células epiteliales somáticas (Fig. 8 B, C, D). Las ovogonias (diámetro $\bar{x} = 17.28 \pm 2.86 \mu\text{m}$) son de forma oval, muestran un núcleo esférico u oval. La cromatina es fibrilar o dispuesta en forma de pequeños acúmulos, los cuales se observan adyacentes a la membrana nuclear y un nucléolo. El ovoplasma es homogéneo y claro (Fig. 8 B, C; 10 A). Las células epiteliales somáticas presentan núcleo oval y basófilo, el citoplasma es homogéneo y ligeramente basófilo (Fig. 8 B, C; 10 A).

MORFOLOGÍA DE LA OVOGÉNESIS

PREVITELOGÉNESIS

Estadio I.- Ovocitos en estadio temprano de desarrollo se encuentran adyacentes al nicho germinal, son pequeños (Cuadro 2) de forma esférica u oval. El núcleo es grande y redondo, ligeramente excéntrico, con cromosomas en profase I del proceso meiótico y un nucléolo bien definido (Fig. 8 B, C; 9 A). El ovoplasma es finamente fibrilar y homogéneo, teñido débilmente. Cerca del núcleo se distingue una zona densa de forma regular y ligeramente basófila, el núcleo vitelino (Fig. 9 A, B). En la etapa temprana de desarrollo los ovocitos se

encuentran rodeados por el estroma ovárico. El inicio de la foliculogénesis está indicado por la migración de los ovocitos del nicho germinal hacia el estroma ovárico. Durante esta migración los ovocitos se rodean gradualmente por el epitelio folicular, formando la capa granulosa que consiste de una capa de células foliculares planas a cúbicas (Cuadro 2) (Fig. 9 B; 10 A).

Estadio II.- Los ovocitos aumentan de diámetro (Cuadro 2) (Fig. 10 B, C) y los núcleos en estadio de diploteno de la profase I muestran cromosomas fibrilares (Fig. 10 B, C). El ovoplasma se vuelve basófilo y fibrilar y en donde las fibras forman haces densos dispersos en el ovoplasma. Al avanzar la foliculogénesis el núcleo vitelino desaparece (Fig. 10 B, C, D). La granulosa está formada por una sola capa de células cúbicas (Cuadro 2) que rodea completamente al ovocito. Durante esta etapa se empiezan a observar las células intermedias dispersas entre las abundantes células pequeñas (Fig. 10 B, C).

Estadio III.- El diámetro de los ovocitos se incrementa (Cuadro 2) (Fig. 11 A), y los núcleos contienen cromosomas plumosos inmersos en un material finamente granular (Fig. 11 B). El ovoplasma es homogéneo y menos fibrilar que en el estadio II. No se observan haces fibrilares pero sí la formación de algunas pequeñas vacuolas (Fig. 11 B). La zona pelúcida está bien definida, es delgada y homogénea y muestra reacción PAS positiva, lo que indica la presencia de carbohidratos en su composición. La granulosa se engrosa (Cuadro 2) y está formada por células pequeñas y células intermedias (Cuadro 2); estas últimas son más abundantes que en el estadio anterior y algunas células piriformes se observan entre las células pequeñas e intermedias. Los ovocitos empiezan a delimitarse por una fina capa fibrilar, la teca (Fig. 11 B).

VITELOGÉNESIS

Estadio IV.- Continúa el crecimiento gradual de los ovocitos (Cuadro 2) (Fig. 11 A). Durante esta etapa el núcleo muestra cromosomas plumosos y en algunos de ellos se observan de 2 a 4 nucléolos. El nucleoplasma es finamente granular y

la membrana nuclear ligeramente ondulada (Fig. 11 A). El ovoplasma muestra vacuolas, siendo estas vacuolas pequeñas y localizadas en la región media. La región periférica se denota fibrilar (Fig. 11 C). Al avanzar el desarrollo, las vacuolas aumentan en número y tamaño, dándole al ovoplasma una apariencia de una red laxa de finas fibras enrolladas y ramificadas (areolar) (Fig. 11 D). En la región periférica adyacente a la zona pelúcida se empiezan a observar pequeños gránulos de vitelo, los que muestran reacción PAS positiva (lo que indica la presencia de carbohidratos) siendo éstos más abundantes en la periferia del ovoplasma adyacente a la zona pelúcida (Fig. 11 D). La zona pelúcida está bien definida observándose como un área homogénea PAS positiva y más gruesa que en el estadio anterior (Cuadro 2) (Fig. 11 D). La granulosa es claramente polimórfica y poliestratificada (Cuadro 2), formada por tres tipos de células; las células pequeñas con núcleo esférico u oval, basófilo y con un nucléolo. Estas células se encuentran dispuestas en las regiones basal y apical de la granulosa, siendo más abundantes en la región apical. Las células intermedias son de forma redonda, su núcleo es esférico claro y con un nucléolo, el citoplasma es homogéneo y finamente granular. Las células piriformes son las más grandes (Cuadro2), muestran un núcleo grande claro y un nucléolo. El citoplasma de algunas de estas células piriformes se observa finamente granular y en algunas pocas ligeramente vacuolado (Fig. 11 D). La teca está bien definida (Cuadro 2) denotada como una capa formada por fibras de colágena y fibroblastos, los cuales están dispuestos concéntricamente y en donde se encuentran algunos vasos sanguíneos (Fig. 11 D).

Estadio V.- Los ovocitos continúan el crecimiento rápido con el depósito de vitelo durante la vitelogénesis (Fig. 12 A, B), (Cuadro 2), los núcleos muestran cromosomas plumosos (Fig. 12 C). En la región periférica del ovoplasma adyacente a la zona pelúcida se denota una zona densa concéntrica constituida por una material fibrilar (Fig. 12 B, C). El resto del ovoplasma es areolar con un gran número de gránulos de vitelo (el diámetro de los gránulos va de 0.908 a 2.71 μm , $n = 30$) (Fig. 12 D). La zona pelúcida se diferencia en una banda externa

homogénea la capa hialina y una capa interna estriada que muestra finas proyecciones, conocida como zona radiada (Fig. 12 D, E). La granulosa está formada por dos capas de células cúbicas. Al avanzar el desarrollo, la granulosa se vuelve monoestratificada, formada por células cúbicas. En algunas regiones se observan algunas células piriformes dispersas entre las células cúbicas (Fig. 12 D, E). La teca está bien definida en teca interna y teca externa. La teca interna celular, en el límite entre la teca interna y la teca externa se observan pequeños vasos sanguíneos. La teca externa es fibrosa con vasos sanguíneos en su superficie externa (Fig. 12 D, E) (Cuadro 2).

Estadio VI.- La vitelogénesis continúa con un evidente incremento en el tamaño de los ovocitos (Cuadro 2) (Fig. 13 A). El núcleo de éstos se observa localizado en uno de los extremos de la célula (Fig. 13 A). El número de gránulos vitelinos aumenta considerablemente, pero muchos de ellos se observan del mismo tamaño que en los estadios anteriores, algunos de éstos son más grandes ($\bar{x} = 3.4 \pm 0.52 \mu\text{m}$, intervalo 3.02 - 4.6 μm , n = 30) (Fig. 14 A). Estos gránulos de vitelo se observan en la vesícula vitelina en los estadios tempranos del desarrollo embrionario (Fig. 14 B, C). La zona densa observada en el estadio anterior se adelgaza, (Fig. 13 A). La zona pelúcida se denota más engrosada que en el estadio V (Cuadro 2); está bien definida con una zona radiada y una capa hialina, siendo esta última más fina que la zona radiada (Fig. 13 B, C). La granulosa consiste de una sola capa de células cúbicas a planas (Cuadro 2) (Fig. 13 B, C). La teca se engrosa (Cuadro 2), distinguiéndose la teca interna y la externa. La teca interna es celular y con vasos sanguíneos pequeños (Fig. 13 C; 14 A). En ésta se observan algunas células dispersas entre el tejido tecal que muestran citoplasma claro, núcleo redondo y con un nucléolo. La teca externa fibrosa está constituida por fibroblastos y fibras de colágena, en la que se observan algunos sinusoides sanguíneos (Fig. 13 C; 14 A).

CUADRO 2. DATOS MORFOMÉTRICOS DE LOS FOLÍCULOS OVÁRICOS EN DIFERENTES ESTADIOS DE DESARROLLO DURANTE LA OVOGÉNESIS DE *M. brachypoda*.

| Estadio | Diámetro ovocitos \bar{x} (rango) μm | Grosor granulosa \bar{x} μm | Grosor zona pelúcida \bar{x} μm | Grosor teca \bar{x} μm | Diámetro mayor células granulosa \bar{x} μm | | |
|---------|---|--|--|-------------------------------------|--|-----------------|-----------------|
| | | | | | Pequeñas | Intermedias | Piriformes |
| I | 74.5 \pm 20.1 (41.6-90.5) | 4.27 \pm 1.40 | | | | | |
| II | 148 \pm 64.1 (98.8-292) | 21.96 \pm 7.2 | | | | | |
| III | 310.4 \pm 36.1 (294-367) | 26.64 \pm 9.2 | | | 8.27 \pm 1.7 | 15.48 \pm 2.8 | |
| IV | 524.9 \pm 11.6 (325-651) | 30.93 \pm 6.7 | 23.1 \pm 0.8 | 18.38 \pm 5.4 | | | 23.40 \pm 4.1 |
| V | 773.37 \pm 98.2 (618-874) | 7.24 \pm 1.7 | 17.18 \pm 7.0 | 21.37 \pm 9.2 | | | |
| VI | 1.11 \pm 0.17 mm (0.926-1.39 mm) | 4.62 \pm 1.1 | 19.8 \pm 0.4 | 25.16 \pm 13.1 | | | |

MORFOLOGÍA DE LOS CUERPOS LÚTEOS

Durante el periodo de gestación, los ovarios de *M. brachypoda* (julio-junio del siguiente año) mostraron de 2 a 5 cuerpos lúteos. El número de éstos generalmente correspondió con el número de sacos embrionarios en el oviducto (Fig. 7 D). Con base en los datos morfométricos e histológicos obtenidos se definieron tres estadios de desarrollo luteal: 1) luteogénesis; 2) madurez luteal y 3) regresión luteal o luteólisis (Fig. 5 a, b, c).

Estadio 1. Luteogénesis: después de la ovulación (en el mes de julio, gestación temprana) los cuerpos lúteos se observaron como masas grandes, flácidas, de color amarillo. Histológicamente están formados por las células foliculares o granulosa limitadas por una gruesa teca. Durante esta fase las

células granulosas proliferan de la periferia hacia el centro, invadiendo la mayor parte de la cavidad folicular excepto en la porción central en donde se denota una amplia cavidad irregular. Las células de la granulosa se observan dispuestas en forma de columnas, mostrando núcleos redondos, ligeramente más grandes que el de las células granulosas en los folículos vitelogénicos y con nucléolo evidente. El citoplasma es finamente granular y claro. Esta masa de células forma la masa lútea. Una teca engrosada ($\bar{x}=53.9 \pm 0.0 \mu\text{m}$) rodea los cuerpos lúteos y en ésta no se definen la teca interna y la teca externa. Los cuerpos lúteos en el mes de julio muestran un VTCL de $\bar{x} = 0.14 \pm 0.0 \text{ mm}^3$; un VMCL de $\bar{x} = 0.08 \pm 0.0 \text{ mm}^3$ (Fig. 5 a, b, c).

Estadio 2. Madurez luteal: (de agosto a octubre, correspondiendo a los estadios de gestación temprana y media). En esta fase los cuerpos lúteos se observan como masas más compactas que en el estadio 1 de color naranja-amarillo. La cavidad central desaparece gradualmente al ser invadida por las células luteínicas (Fig. 15 A, B). Las células luteínicas muestran citoplasma vacuolado y ligeramente granular. Los núcleos son grandes de forma oval y redonda y muestran un nucléolo evidente. En el mes de octubre se denotan algunas células con núcleos pequeños, ovales y oscuros. La masa lútea muestra al final de este estadio algunos espacios intercelulares pequeños. La teca disminuye en grosor, la teca interna y externa se definen aunque no muy claramente. La teca interna es celular y en ésta se observa la presencia de células hipertrofiadas y vasos sanguíneos. Las células hipertrofiadas muestran características similares a las de las células luteínicas y se encuentran de forma aislada o formando grupos. De la teca interna parten finos septos que invaden la masa lútea. Entre la teca interna y externa se observan vasos sanguíneos. La teca externa es fibrosa y en su superficie externa se encuentran algunos vasos sanguíneos (Fig. 15 A, B, C). El tamaño de los cuerpos lúteos alcanza su valores promedio máximos durante el mes de agosto (VTCL de $0.18 \pm 0.04 \text{ mm}^3$, el de VMCL de $0.13 \pm 0.05 \text{ mm}^3$ y el grosor de la teca de $37.7 \pm 18.8 \mu\text{m}$). Estos valores decrecen gradualmente durante este estadio siendo el VTCL de $0.16 \pm$

0.06 mm³, el de VMCL de 0.12 ± 0.08 mm³ y el grosor de la teca de 20.8 ± 6.5 µm en el mes de septiembre. En octubre el VTCL es de 0.16 ± 0.01 mm³, el de VMCL de 0.13 ± 0.03 mm³ y el grosor de la teca es de 18.25 ± 5.8 µm (Fig. 5 a, b, c).

Estadio 3. Luteólisis, o regresión luteal: (comprende los meses de noviembre a junio; gestación media y avanzada). Durante este período se denotan cambios evidentes en las características de los cuerpos lúteos tales como reducción del VTCL (en noviembre fue de 0.12 ± 0.04 mm³ y en junio de 0.10 ± 0.0 mm³) del VMCL (noviembre de 0.10 ± 0.04 mm³, en junio 0.05 ± 0.0 mm³). Sin embargo el grosor de la teca se incrementa en este estadio con respecto al estadio 2 (18.25 ± 5.8 µm octubre, en noviembre 20.3 ± 0.45 µm), denotándose en junio un incremento significativo en el grosor de ésta (30.4 ± 0.0 µm) (Fig. 5 a, b, c; Fig. 16 A, B, C; Fig. 17 A, B, C), por lo que los cuerpos lúteos se observan pequeños y de color amarillo a pardo-amarillento. Estos cambios implican el inicio y desarrollo del proceso de regresión. Durante este estadio las células luteínicas son pequeñas y con citoplasma muy vacuolado con respecto al estadio anterior. Los núcleos son de forma oval y aumenta el número de células con núcleos picnóticos. En la masa luteal se observan espacios intercelulares que aumentan de tamaño hacia la región central, en la que se observa un mayor número de células con núcleos picnóticos. Los septos que invaden la masa lútea son más evidentes, presentando fibroblastos y pequeños vasos sanguíneos (Fig. 16 A, B, C). Al avanzar el proceso de regresión los cuerpos lúteos muestran la masa lútea formada por células más pequeñas que en los estadios anteriores (Fig. 17 A, B, C). Estas células contienen citoplasma muy vacuolado, núcleo pequeño, intensamente teñido y de forma irregular (núcleos picnóticos) (Fig. 17 B, C). Aumenta el número y tamaño de los espacios intercelulares, así como también el de los septos. Casi en el centro del cuerpo lúteo se observa, como resultado de la degeneración de las células lúteas la formación de una cavidad irregular en cuyo interior se encuentran numerosas células sanguíneas (Fig. 17 A, B). Esta cavidad está limitada por fibras de tejido conjuntivo y de la que parten finas ramificaciones que invaden la masa luteal. La

teca cuyo grosor permanece relativamente constante durante estos meses, en el mes de junio se denota ligeramente engrosada con respecto a los meses anteriores y se observa menos vascularizada, con abundantes fibroblastos y grandes espacios en algunos de éstos se observan células sanguíneas. La teca interna y la teca externa no se definen claramente. La regresión inicia en noviembre, pero el cuerpo lúteo permanece hasta el mes de junio, cuando se observa el estadio mas avanzado de la regresión (Fig. 17 A, C).

ATRESIA FOLICULAR

La atresia folicular se observó tanto en el periodo de máxima actividad vitelogénica (1-4 folículos vitelogénicos atrésicos) como durante el período de previtelogénesis (2-5 folículos previtelogénicos atrésicos) (Fig. 7 A, B, C).

De acuerdo con las características histológicas observadas el proceso de atresia folicular se dividió en dos estadios; (1) atresia folicular temprana y (2) atresia folicular avanzada.

Estadio 1. Atresia temprana: se caracteriza por un aumento en la vacuolización del ovoplasma con algún grado de desintegración. La zona pelúcida pierde su integridad interrumpiéndose en algunas zonas, la granulosa se engrosa mostrando las células hipertrofia y citoplasma vacuolado (Fig. 18 A).

Estadio 2. Atresia avanzada: en este estadio el ovoplasma se denota marcadamente reducido y las células de la granulosa proliferan invadiendo completamente el ovoplasma (18 B). Estas células se hipertrofian y su citoplasma es vacuolado. Desaparece la zona pelúcida, el folículo se contrae y pierde su forma. Se observan vasos sanguíneos en la masa de células granulosa en algunos folículos. Se denota actividad fagocítica indicada por la presencia de células polimorfonucleares y macrófagos entre la masa de células granulosa. La teca se denota engrosada y vascularizada (Fig. 18 B, C).

En los folículos vitelogénicos (Fig. 18 C, D) la atresia se caracteriza por una pérdida de la forma y tamaño del folículo, desaparece la zona pelúcida, las células de la granulosa proliferan y se mueven hacia el interior del ovoplasma. Estas células se observan de forma y tamaño similares, el ovoplasma degenera y se desintegra (Fig. 18 C, D). La teca se observa engrosada, fibrosa, con muchos fibroblastos y vascularizada. Dispersas en esta capa se observan algunas células con núcleo grande, pero menos teñido que el de las células granulosas. Los límites entre la teca interna y la granulosa no están bien definidos. Entre la teca interna y la externa se observan grandes vasos sanguíneos, la teca externa es fibrosa y con numerosos fibroblastos.

MORFOLOGÍA GENERAL DEL OVIDUCTO

M. brachypoda presenta oviductos pareados, sostenidos por el epitelio dorsal que se continua con el peritoneo (Fig. 1 B). Los oviductos son tubos transparentes en los que se identifican cuatro regiones: infundíbulo, tubo, útero y vagina (Fig. 19 A, B). A lo largo del ciclo reproductivo pueden denotarse dos fases: no gestante (vitelogénesis, abril- agosto) y gestante (julio-junio) (Fig. 19 A, B) caracterizadas por cambios en la pared del oviducto, principalmente la endometrial y relacionadas con los cambios que se presentan en el ovario durante el ciclo reproductivo.

HISTOLOGÍA DEL OVIDUCTO

A nivel de la estructura microscópica la pared del oviducto se encuentra formada por tres capas, la serosa, el miometrio y el endometrio (Fig. 20 A, 22 A). La serosa es la cubierta peritoneal externa, está formada por tejido conjuntivo laxo y cubierta por un epitelio plano (Fig. 22 A, B). El miometrio está constituido por fibras musculares lisas arregladas en dos capas, una interna circular y una externa longitudinal (Fig. 22 A, B, C). El endometrio es la capa mucosa limitada por un epitelio columnar formado por células ciliadas y no ciliadas (Fig. 20 C; 21 A; 22 C, D). Este epitelio descansa sobre la lámina propia integrada por tejido conjuntivo laxo en el que se observan abundantes fibras colágenas y fibroblastos. Inmersos

en éste se encuentran glándulas alveolares y vasos sanguíneos (Fig. 21 A; 22 A, B, C, D).

FASE NO GESTANTE (VITELOGÉNESIS)

Durante el período de desarrollo y crecimiento folicular (abril-agosto) el oviducto presenta las siguientes características:

Infundíbulo.- Es la región más anterior del oviducto formada por paredes delgadas y plegadas con una amplia abertura anterior en forma de embudo (Fig. 19 A; Fig. 20 A, B). En la región más anterior del infundíbulo, el lado seroso muestra células columnares ciliadas y las cuales cambian a un epitelio plano (Fig. 20 A) y la porción luminal muestra un epitelio columnar ($\bar{x} = 15.3 \pm 0.28 \mu\text{m}$) con células ciliadas y no ciliadas (Fig. 20 A, B, C). Las células ciliadas muestran núcleos redondos y basales o centrales, el citoplasma es homogéneo y claro, los cilios son largos y muy evidentes (Fig. 20 B, C). Las células no ciliadas muestran citoplasma claro, vacuolado, con características secretoras PAS positivas en la región apical, lo que sugiere la presencia de polisacáridos o mucopolisacáridos. La lámina propia es delgada y fina, con algunos vasos sanguíneos pequeños (Fig. 20 C). El miometrio está formado por una delgada capa de fibras musculares lisas dispuestas de forma circular, hacia la región posterior del infundíbulo se denota la presencia de una fina capa muscular longitudinal.

Tubo.- Es una región de paredes delgadas con pliegues de la mucosa (Fig. 20 A, B), el epitelio luminal es columnar ($\bar{x} = 23.95 \pm 6.01 \mu\text{m}$) con células ciliadas y no ciliadas. Las células ciliadas con núcleo redondo y basal, citoplasma homogéneo y ligeramente denso y cilios muy evidentes (Fig. 21 A), las células no ciliadas muestran núcleo redondo en posición central, el citoplasma es vacuolado, estas células muestran reacción PAS positiva en la región apical lo que sugiere secreción de mucopolisacáridos (Fig. 21 A, B). La lámina propia está formada por tejido conjuntivo laxo en el que se encuentran glándulas alveolares y vasos sanguíneos. Las glándulas alveolares están formadas por células de forma

poliédrica con núcleo central y citoplasma finamente granular y que muestran en la región apical reacción PAS positiva lo que sugiere la presencia de polisacáridos o mucopolisacáridos. El miometrio delgado formado por una capa interna circular y externa longitudinal de músculo liso.

Útero.- Es la región más prominente del oviducto (Fig. 19 A). Es largo, grueso, plegado y con luz amplia (Fig. 22 A, B, C). La mucosa de la pared uterina forma pliegues cortos y es relativamente gruesa ($\bar{x} = 250.9 \pm 45.3 \mu\text{m}$) (Fig. 22 A, B, C, D) con la capa del miometrio midiendo $\bar{x} = 151.75 \pm 63.9 \mu\text{m}$ de espesor y el endometrio con un grosor $\bar{x} = 99.2 \pm 18.6 \mu\text{m}$. El epitelio luminal es columnar ($\bar{x} = 18.45 \pm 2.1 \mu\text{m}$) con pocas células ciliadas, las cuales muestran núcleo redondo y basal. El citoplasma es homogéneo y ligeramente denso. Los cilios en esta región son menos evidentes que en el infundíbulo y tubo. Se denota la presencia de un mayor número de células no ciliadas, secretoras, las cuales presentan un núcleo central redondo, el citoplasma claro y finamente granular (Fig. 22 B, C, D). La lámina propia es gruesa y ligeramente edematosa y muestra abundantes glándulas alveolares (Fig. 22 A, B, C), (No. $\bar{x} = 30.6 \pm 10.7 \mu\text{m}$; diámetro $\bar{x} = 37.75 \pm 10.3 \mu\text{m}$). Estas glándulas están formadas por células de forma poliédrica con núcleos centrales citoplasma claro y finamente granular, las células de las glándulas muestran reacción PAS positiva en la región apical, denotándose el tejido conjuntivo alrededor de éstas PAS positivo también, lo que sugiere la presencia de mucopolisacáridos. También se observan vasos sanguíneos (Fig. 22 B, C, D). El miometrio en esta región del oviducto es una capa más engrosada que en el infundíbulo y tubo y en la que se distinguen claramente la capa interna circular y la externa longitudinal (Fig. 22 A, B, C).

Vagina.- Es una porción recta, corta y muscular del oviducto (Fig. 19 A). Está formada por una pared uterina con pliegues altos (Fig. 23 A), cubiertos por un epitelio columnar ($\bar{x} = 18.15 \pm 2.33 \mu\text{m}$) con células ciliadas y no ciliadas, siendo mayor el número de células ciliadas. Las células ciliadas muestran núcleos ovales o redondos en posición basal, el citoplasma es ligeramente granuloso y son

evidentes los cilios largos (Fig. 23 B, C). Dispersas entre las células ciliadas se observan células no ciliadas, las cuales muestran núcleo redondo y central, citoplasma vacuolado y reacción PAS positiva (Fig. 23 B, C). La lámina propia está formada por tejido conjuntivo laxo con fibras colágenas y fibroblasto, no se observan glándulas y los vasos sanguíneos son escasos. La capa muscular es gruesa y en la que se denotan la muscular interna circular y la externa longitudinal (Fig. 23 A, B, C).

FASE GESTANTE

Durante esta fase los cambios más notables se presentan en el útero, siendo la región más prominente (Fig. 19 B; Fig. 24 A, B, C).

Infundíbulo.- Está formado por paredes menos plegadas que en la vitelogénesis (Fig. 25 A; Fig. 26 A). El epitelio columnar formado por células ciliadas y no ciliadas con una altura de $\bar{x} = 7.15 \pm 1.48 \mu\text{m}$ siendo éstas más bajas que en la fase no gestante. Las células ciliadas muestran cilios menos evidentes que en la fase vitelogénica. El citoplasma es finamente granular y las células no ciliadas son menos numerosas. La lámina propia es laxa y delgada y ligeramente edematosa con pequeños vasos sanguíneos. El miometrio es muy similar a la fase antes descrita (Fig. 26 A, B).

Tubo.- Esta región presenta un epitelio columnar con células ciliadas y no ciliadas, las cuales tienen una altura promedio de $\bar{x} = 14.0 \pm 0.14 \mu\text{m}$. La lámina propia es laxa y ligeramente engrosada y donde se observan algunas glándulas y vasos sanguíneos (Fig. 25 A; 26 A, C). El miometrio muestra características semejantes a la fase no gestante. Las diferencias principales entre esta fase y la fase no gestante se encuentra en que en la fase gestante se observa la reducción de la altura del epitelio, del número y actividad secretora de las células no ciliadas, y en el número de glándulas en la lámina propia que en la fase vitelogénica son más numerosas y evidentes (Fig. 25 A; 26 A, C).

Útero.- El útero se distiende debido a la presencia de los huevos o embriones formando los sacos embrionarios o cámaras embrionarias (Fig. 24 A, B, C; Fig. 25 A, B) los cuales incrementan gradualmente su diámetro, siendo los más pequeños al inicio de la gestación (julio $\bar{x} = 1.70 \pm 0.0 \mu\text{m}$) y los más grandes en junio ($\bar{x} = 8.01 \pm 0.0 \mu\text{m}$) (Fig. 5). A lo largo del útero los sacos embrionarios alternan con una pequeña región uterina, la región interembrionaria (Fig. 24 A, B, C; Fig. 25 A).

La pared uterina se torna más delgada (\bar{x} total = $58.3 \pm 10.9 \mu\text{m}$; \bar{x} endometrio = $36.4 \pm 11.3 \mu\text{m}$; \bar{x} miometrio = $21.9 \pm 10.6 \mu\text{m}$). Los pliegues de la capa endometrial son más cortos o desaparecen, el epitelio endometrial no muestra células ciliadas y las células secretoras muestran una reacción PAS positiva, lo que sugiere la secreción de polisacáridos. En la lámina propia se observan algunas glándulas y aumenta la vascularización. La capa muscular se adelgaza (Fig. 25 A, B).

CÁMARA EMBRIONARIA

En la cámara embrionaria pueden identificarse dos hemisferios; uno embrionario o mesometrial y el otro abembrionario o lateral (Fig. 25 B; Fig. 27 A).

Hemisferio Embrionario o Mesometrial. La mucosa uterina forma pliegues altos y cortos, los cuales muestran un epitelio columnar alto ($\bar{x} = 58.5 \pm 13.5 \mu\text{m}$) (Fig. 25 B; Fig. 27 A). Estas células muestran citoplasma claro, vacuolado, núcleo oval o redondo en posición central o basal y un nucléolo, la región apical de estas células muestra reacción PAS positiva (Fig. 27 B). La lámina propia es delgada formada por tejido conectivo laxo que penetra en los pliegues llevando consigo vasos sanguíneos. En esta región se observan glándulas (No $\bar{x} = 10.6 \pm 7.3 \mu\text{m}$) en la lámina propia subyacente a los pliegues, sobre todo en la zona de unión entre la cámara embrionaria y la región entre embriones (Fig. 26 B; 28 A, B). La capa muscular es delgada. ($\bar{x} = 71.0 \pm 10.05 \mu\text{m}$) denotándose la capa interna circular y la externa longitudinal (Fig. 27 A; 30 B).

Hemisferio Abembrionario o Lateral. La mucosa uterina no se pliega (Fig. 25 B), el epitelio varía de columnar ($\bar{x} = 21.51 \pm 12.9 \mu\text{m}$) donde forma pequeñas placas (Fig. 29 A, B, C) a cúbico ($\bar{x} = 16.9 \pm 3.3 \mu\text{m}$) y plano ($\bar{x} = 5.66 \pm 0.09 \mu\text{m}$) en los segmentos que se encuentran entre las placas (Fig. 28 A, B, C; 29 C). Estas células muestran citoplasma vacuolado. La lámina propia es muy delgada y en ésta se encuentran vasos sanguíneos y escasas glándulas ($\bar{x} = 6.0 \pm 1.7 \mu\text{m}$) subyacentes al epitelio (Fig. 28 A, B, C; 29 B, C). La capa muscular es muy delgada ($\bar{x} = 20.57 \pm 8.48 \mu\text{m}$) y no se alcanzan a diferenciar la muscular interna circular y la externa longitudinal (Fig. 28 A, B, C; Fig. 29 B, C).

Conforme la gestación avanza la lámina propia y la capa muscular se adelgazan, sobre todo en la región abembrionaria, debido a la expansión de la cámara embrionaria por la presencia de los embriones en desarrollo, midiendo en la gestación temprana (julio, agosto, septiembre) un grosor promedio de $\bar{x} = 58.3 \pm 13.5 \mu\text{m}$ y en el periodo de gestación avanzada tardía (junio) $\bar{x} = 18.1 \pm 0.01 \mu\text{m}$. La vascularización aumenta notándose los vasos sanguíneos subyacentes al epitelio. (Fig. 28 A, B, C; Fig. 29 A, B, C).

Región Interembrionaria. Muestra características del útero no gestante. La región media presenta pliegues bajos tendiendo a ser lisa en algunas regiones (Fig. 25 B; Fig. 30 A, B). Está cubierta por un epitelio columnar ($\bar{x} = 11.0 \pm 2.4 \mu\text{m}$) (Fig. 30 B; 31 A, B), formado por células no ciliadas con núcleos centrales, el citoplasma es finamente granuloso (Fig. 30 B; Fig. 31 B). La lámina propia es gruesa con escasos vasos sanguíneos y numerosas glándulas alveolares (No $\bar{x} = 37.5 \pm 6.78$) (Fig. 30 A, B; 31 B) con un diámetro promedio de ($\bar{x} = 16.4 \pm 2.0 \mu\text{m}$). Estas glándulas están formadas por células de forma poliédrica con núcleo redondo y central y citoplasma finamente granular. El miometrio es grueso con las capas muscular interna circular y la externa longitudinal bien definidas (Fig. 30 A, B; Fig. 31 A, B).

En la región correspondiente a la unión de la cámara embrionaria con la región interembrionaria, en el lado mesometrial del oviducto, se denota una región corta con pliegues altos y digitiformes (Fig. 25 B; Fig. 30 A, B). Estos pliegues están cubiertos por un epitelio columnar ($\bar{x} = 26.0 \pm 1.8 \mu\text{m}$) formado por células dispuestas de forma apretada que muestran características secretoras, citoplasma vacuolado y región apical PAS positiva, lo que sugiere la presencia de polisacáridos o mucopolisacáridos, no se observan células ciliadas (Fig. 30 B; 31 A, B). La lámina propia es delgada con glándulas alveolares, el miometrio ligeramente engrosado diferenciándose las capas musculares circular interna y longitudinal externa (Fig. 31 A, B).

Al avanzar la gestación la región interembrionaria se acorta gradualmente, de tal manera que parece que los embriones están separados unos de otros por las regiones plegadas, las cuales muestran gran actividad secretora (Fig. 24 A, B, C; Fig. 31 C).

VAGINA

La pared de la vagina muestra pliegues ligeramente más altos que en la fase no gestante. El epitelio columnar cubre estos pliegues con abundantes células ciliadas y pocas células secretoras. Las células no ciliadas muestran una altura menor que en la fase vitelogénica ($\bar{x} = 13.65 \pm 1.66 \mu\text{m}$). Las características de las células epiteliales durante esta fase son similares a las presentadas durante la fase no gestante (Fig. 32 A, B, C). La lámina propia se denota ligeramente más engrosada, laxa y ligeramente edematosa, y en ella se observan células cebadas dispersas, las cuales se denotan en proceso de degranulación. Hay pocos vasos sanguíneos y no hay glándulas (Fig. 32 A, B, C). La capa muscular es más gruesa que la del útero y en ésta se definen claramente la capa interna circular y la externa longitudinal (Fig. 32 A, C).

REGIONES ABORTIVAS

En dos especímenes colectados en los meses de enero y marzo del 2000, se denotó la presencia de regiones abortivas en el útero que mostraban características de degradación de los embriones en las cámaras embrionarias (Fig. 33 A). En estas regiones se observó el útero distendido formando una cámara embrionaria, en el lumen de la cual se notó una masa de material de aspecto granuloso con células descamadas. Este material parece estar siendo expulsado hacia la parte posterior del útero (Fig. 33 A, B). La mucosa uterina forma pliegues altos en la región de la cámara. Estos pliegues están cubiertos por un epitelio columnar. La lámina propia gruesa con numerosas glándulas y grandes vasos sanguíneos (Fig. 33 A, B). El útero en estas condiciones muestra características similares a las del útero no gestante (Fig. 33 A, B; Fig. 22 A).

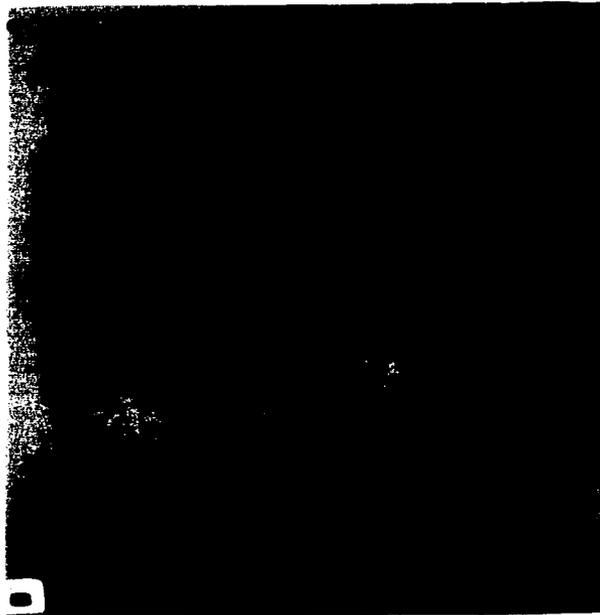
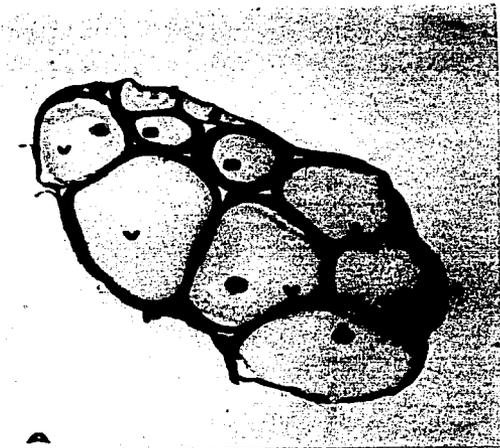
Lámina I. Estructura del ovario de *M. brachypoda*.

Fig. 7. A). Vista panorámica de un corte longitudinal del ovario de *M. brachypoda* durante la vitelogenénesis. Se observa la pared del ovario (p), folículos previtelogénicos (f), folículos vitelogénicos (v) tempranos y avanzados y folículos atrésicos (a). H-E 32X.

B). Sección dorso ventral del ovario vitelogénico de *M. brachypoda*. Se observa la pared del ovario (p), folículos previtelogénicos (f), folículos vitelogénicos (v), folículos atrésicos (a), estroma ovárico (e), cavidades linfáticas (c) y vaso sanguíneo (s). H-E 32X.

C). Detalle de la estructura ovárica. Folículo vitelogénico (v), folículo atrésico (a), estroma ovárico (e), cavidades linfáticas (c) y vaso sanguíneo (s). H-E 78X.

D). Vista panorámica de un corte longitudinal del ovario de *M. brachypoda* durante el periodo de gestación. Cuerpos lúteos (l) y folículos previtelogénicos (f). H-E 78X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

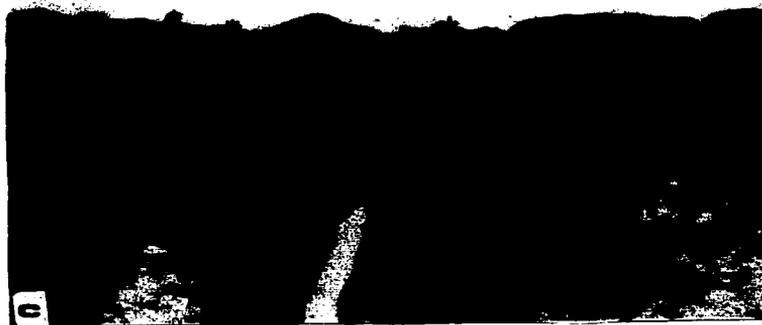
Lámina II. Estructura de los nichos germinales.

Fig. 8. A), B), C). Localización del nicho germinal (*) sobre la región dorsal del ovario. H-E, A) 200X, B), C) 500X.

A). Componentes tisulares y celulares del nicho germinal, epitelio (↓), estroma ovárico (e), folículos vitelogénicos (v). H-E 200X.

B). Detalle de los componentes celulares del nicho germinal, epitelio (↓), ovogonias (o), ovocitos en estadio temprano de desarrollo (I), núcleo en profase I (n), células epiteliales somáticas (c), vaso sanguíneo (s). H-E 500X.

C). Detalle del nicho germinal, epitelio (↓), ovogonias (o), ovocitos en estadio temprano de desarrollo (I), células epiteliales somáticas (c), folículo previtelogénico estadio II (II). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina III. Morfología de la ovogénesis: Previtelogénesis Estadio I.

Fig. 9. A). Detalle de los folículos previtelogénicos estadio I (I), núcleo en profase I (n), núcleo vitelino (y), células foliculares (c), estroma ovárico (e). H-E 500X.

B). Etapas tempranas del desarrollo de los ovocitos. Nicho germinal (*), folículos previtelogénicos estadio I (I), folículos previtelogénicos estadio II (II), folículos previtelogénicos estadio III (III), núcleo con cromosomas plumosos (n), capa granulosa (g), estroma ovárico (e). H-E 200X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

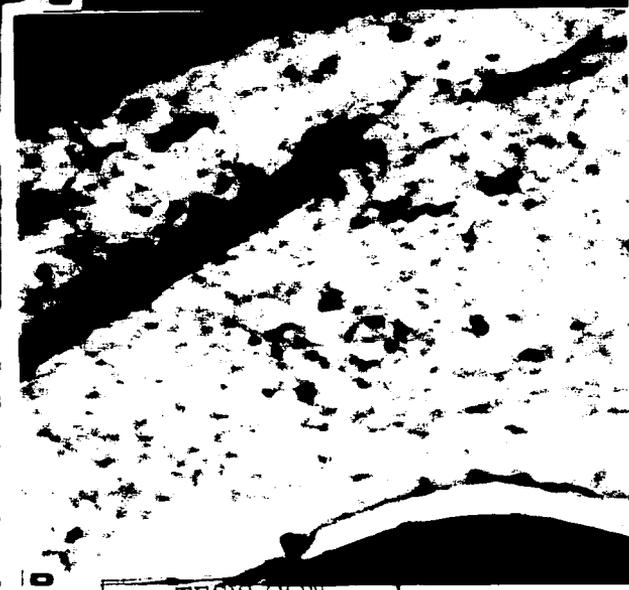
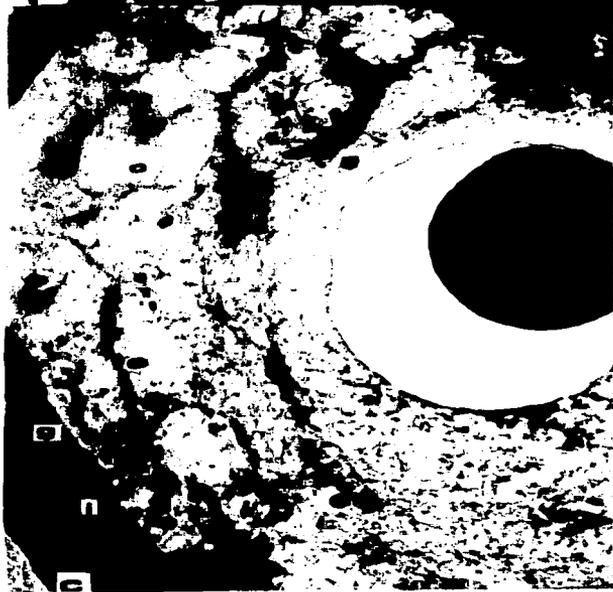
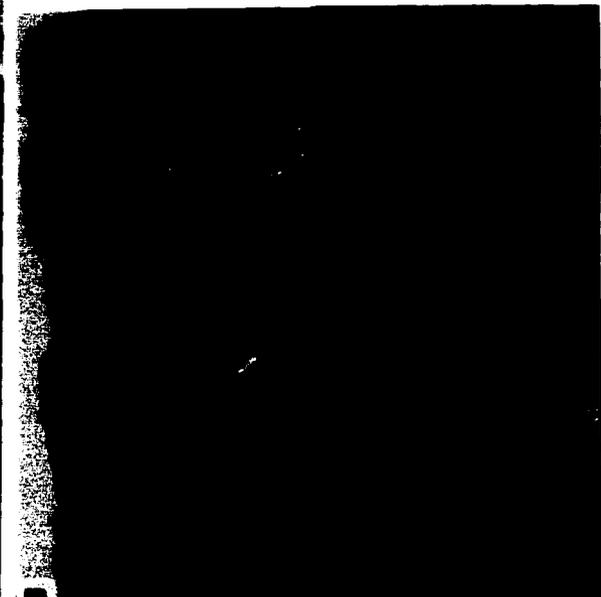
Lámina IV. Morfología de la ovogénesis: Previtelogénesis estadio II.

Fig. 10. A). Sección de la región dorsal del ovario en la que se observa el nicho germinal (*), folículos previtelogénicos estadio I (I), folículos previtelogénicos estadio II temprano (II), epitelio (↓), ovogonias (o), núcleo (n), núcleo vitelino (y), capa granulosa (g), células epiteliales somáticas (c), estroma (e). H-E 500X.

B). Folículos previtelogénicos estadio II (II) se observa el núcleo en estadio de diploteno con cromosomas plumosos (n), nucléolo (↓), ovoplasma con haces fibrilares densos (o), capa granulosa (g), estroma (e). H-E 500X.

C). Detalle de las características histológicas de los folículos previtelogénicos II, núcleo con cromosomas plumosos (n), ovoplasma fibrilar (o) en el que se denotan los haces fibrilares (f.), granulosa (g) en la que se observan algunas células intermedias (i). Tricrómica de Masson 200X.

D). Detalle del ovoplasma (o) de un folículo previtelogénico III, se observa un haz de fibras denso (f). Tricrómica de Masson 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

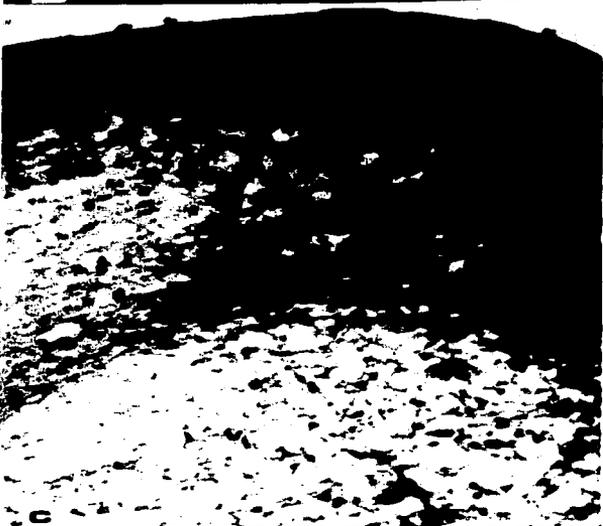
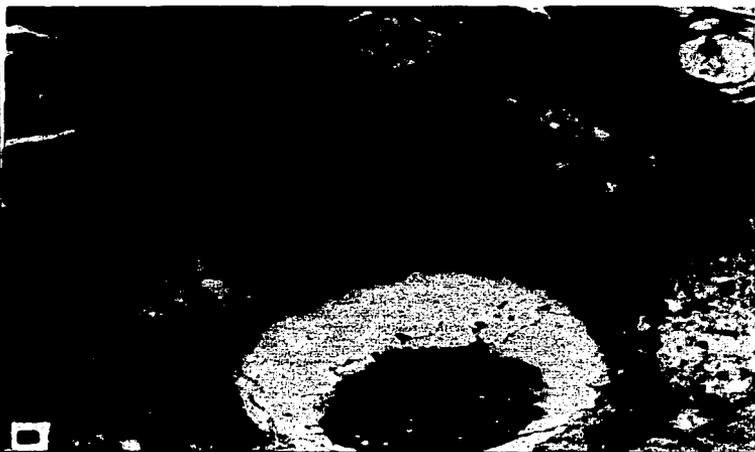
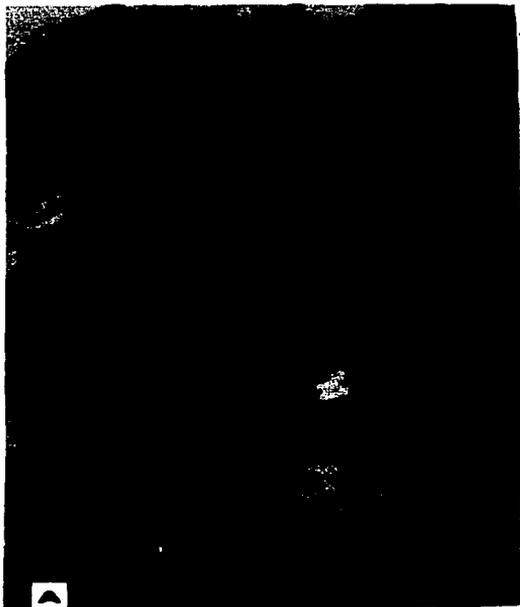
Lámina V. Características de los folículos previtelogénicos: estadio III y folículos vitelogénicos estadio IV.

Fig. 11. A). Sección de ovario en la que se observan folículos previtelogénicos estadio III (III), folículo vitelogénico estadio IV, folículo atrésico (a), núcleo (n), ovoplasma (o), granulosa (g), células intermedias (→), vasos sanguíneos (s). H-E 200X.

B). Detalle de folículo previtelogénico estadio III se observa, núcleo con cromosomas plumosos, nucleoplasma finamente granular (n), ovoplasma homogéneo (o) con algunas pequeñas vacuolas (v), zona pelúcida (↑), granulosa con células pequeñas (p) e intermedias (i), teca (t). PAS 500X.

C). Folículos vitelogénicos estadio IV, ovoplasma se observa vacuolización en la región media (v) y la región periférica fibrilar (p), zona pelúcida (↑) y teca (t). H-E 200X.

D). Detalle de un folículo vitelogénico estadio IV se observa ovoplasma vacuolado (o), pequeños gránulos de vitelo en la región periférica (y), zona pelúcida bien definida (z), granulosa con células pequeñas (s), intermedias (i) y piriformes (p), teca definida (t). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina VI. Vitelogénesis: Folículos vitelogénicos estadio V.

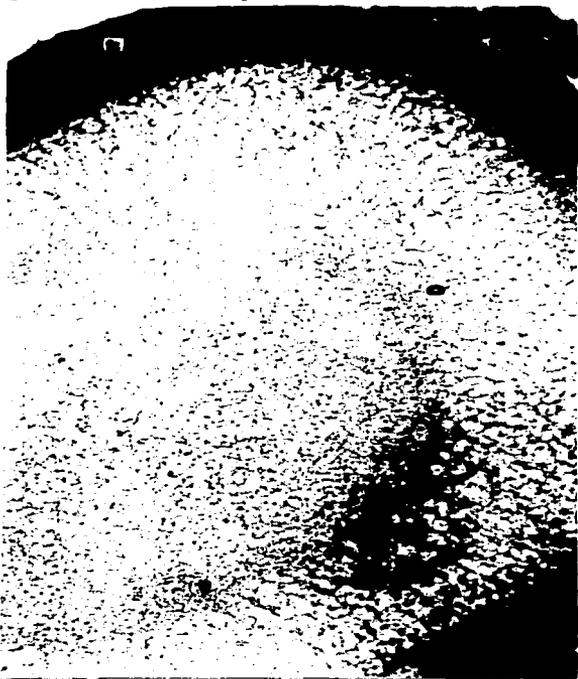
Fig. 12. A). Sección longitudinal del ovario en la que se observan folículos vitelogénicos en los estadios IV (IV), V (V) y VI (VI), nicho germinal (*). Tricrómica de Masson 32X.

B). Detalle de un folículo vitelogénico estadio V se observa ovoplasma aereolar (o), región periférica densa (d), zona pelúcida (↑), teca engrosada (t), vaso sanguíneo (s). Tricrómica de Masson 200X.

C). Detalle de los ovocitos en los estadios V y VI se denota núcleo con cromosomas plumosos (n), ovoplasma (o), región periférica densa del ovoplasma (*), granulosa (→). H-E 200X.

D). Detalle de la región periférica de un folículo previtelogénico estadio V ovoplasma aereolar (o) con gránulos de vitelo (y), zona pelúcida en la que se observan la capa hialina (→) y la zona radiada (*), granulosa formada por una bicapa de células cúbicas (g), teca definida en teca interna (t) y teca externa (te), vaso sanguíneo (s). H-E 500X.

E). Detalle de las capas foliculares se observa ovoplasma aereolar con pequeños gránulos de vitelo (o), zona radiada (*), capa hialina(↑), granulosa formada por una capa de células cúbicas (g), teca interna celular (t), teca externa fibrosa (te) y con vasos sanguíneos grandes en la superficie (s). H-E 500X.



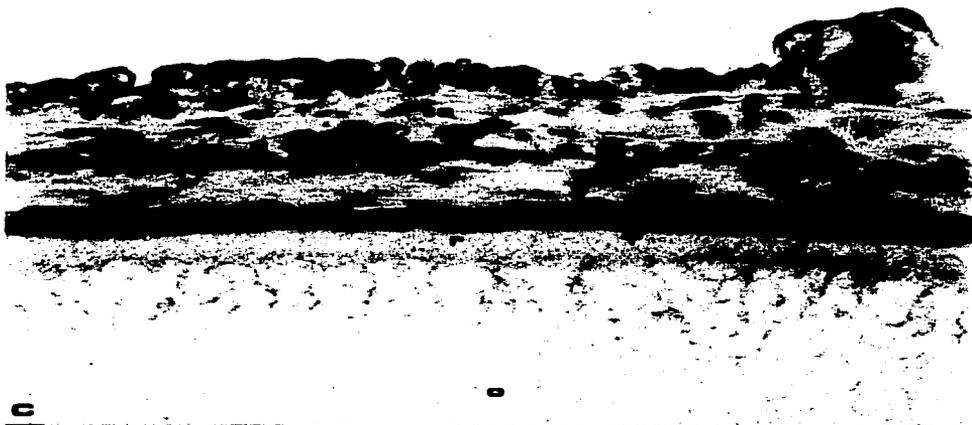
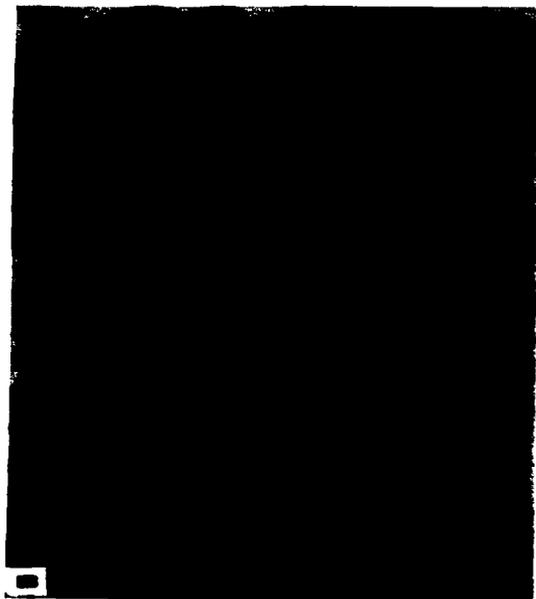
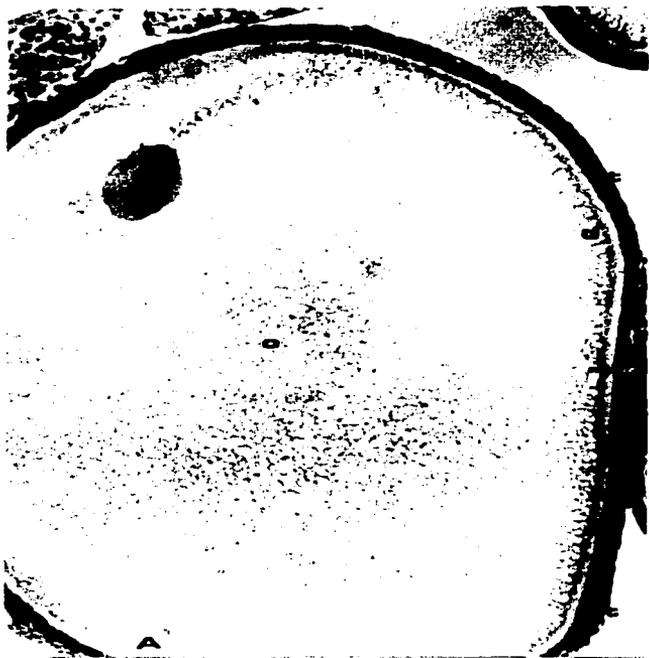
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina VII. Vitelogénesis: Folículos vitelogénicos estadio VI.

Fig. 13. A). Sección de un folículo vitelogénico VI se observa migración del núcleo situándose en uno de los polos de célula (n), ovoplasma aereolar con abundantes gránulos de vitelo (o), delgada región periférica densa (d), zona pelúcida (→), teca (t). Tricrómica de Masson 78X.

B). Detalle de la región de la zona pelúcida, ovoplasma aereolar (o), zona radiada engrosada (r), delgada capa hialina (→), granulosa formada por una capa de células cúbicas a planas (g), teca (t) con vasos sanguíneos (s). H-E 1250X.

C). Detalle de la región periférica, ovoplasma aereolar (o), zona radiada (r), granulosa formada por una capa de células planas (↑), teca engrosada en la que se denotan la teca interna (t) y la teca externa (te), vaso sanguíneo entre los límites de la teca interna y la teca externa (s), sección de nicho germinal con ovogonias (*), ovocitos con núcleo vitelino (↑), células epiteliales (c). H-E 500X.



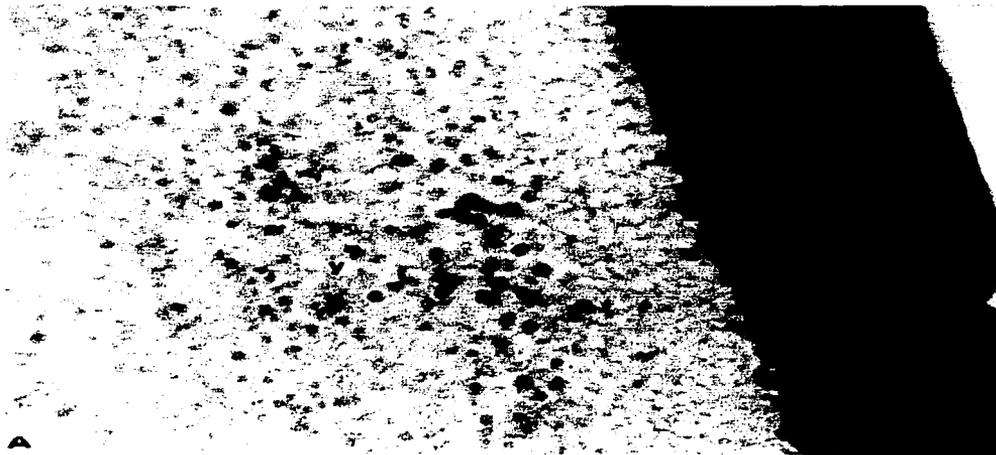
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina VIII. Detalle de los gránulos vitelinos en un folículo vitelogénico estadio VI y en la región del saco vitelino en embriones en estadio de desarrollo temprano.

Fig. 14. A) Detalle de los gránulos vitelinos en un folículo vitelogénico estadio VI, ovoplasma aereolar con abundantes gránulos vitelinos (y), zona radiada (*), capa hialina (→), granulosa monomórfica (g), teca interna celular (t) con grandes vasos sanguíneos (s), teca externa fibrosa (te) y vascularizada (s). H-E 500X.

B). Detalle de la región de la vesícula vitelina de embriones en estadio temprano de desarrollo, útero (u), corión (c), gránulos de vitelo (y). Tricrómica de Masson 500X.

C). Gránulos de vitelo contenidos en la vesícula vitelina en embriones en estadio de desarrollo temprano, útero (u), corión (c), gránulo de vitelo (y). H-E 500X.



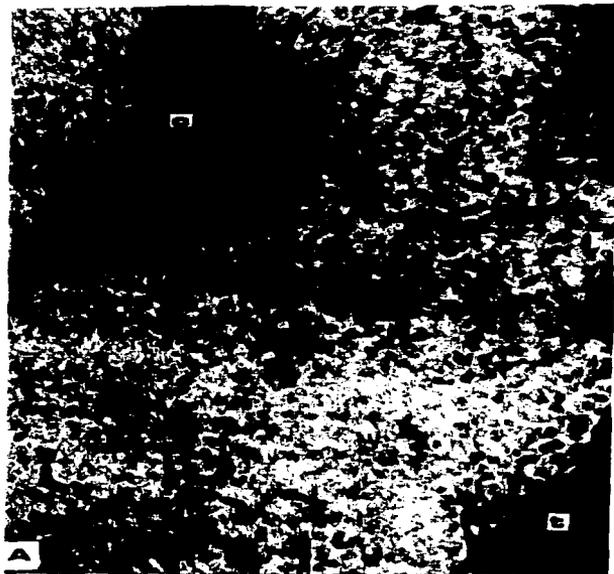
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina IX. Morfología de los cuerpos lúteos.

Fig. 15. A). Cuerpo lúteo, estadio 2 madurez lútea. Masa lútea (m) formada por células luteínicas, cavidad central reducida formando un coagulo (c), teca engrosada (t) y de la cual parten finos septos (s) invadiendo la masa lútea. PAS 200X.

B). Detalle de la porción media del cuerpo lúteo en la que se denotan las características de las células luteínicas núcleo redondo con un nucléolo (↑), porción del coagulo denotándose células sanguíneas y formación de septos (c). PAS 500X.

C). Detalle de la región periférica del cuerpo lúteo, masa lútea (m) formada por las células luteínicas (↑) con núcleos redondos y un nucléolo, teca engrosada en la que se denota la teca interna (t) celular con células secretoras (*), vasos sanguíneos entre la teca interna y la teca externa (v), teca externa fibrosa (te), septos que invaden la masa lútea (s). PAS 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina X. Cuerpo Lúteo durante en el estadio 3: regresión temprana.

Fig. 16. A). Vista panorámica de una sección del cuerpo lúteo, masa lútea (m), septos (s), vaso sanguíneo (v). H-E 78X.

B). Detalle de la masa lútea formada por células luteínicas con citoplasma vacuolado núcleos redondos u ovals (↑), teca delgada (t). H-E 500X.

C). Detalle de la región periférica del cuerpo lúteo, masa lútea (m), células luteínicas con citoplasma vacuolado núcleos redondos u ovals (↑), algunas de estas células muestran núcleos picnóticos (*), teca interna celular y vascularizada (t), teca externa fibrosa (te). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XI. Cuerpo lúteo en el estadio 3: regresión avanzada.

Fig. 17. A). Panorámica de cuerpo lúteo se observa la masa lútea (m) formada por células luteínicas pequeñas (↑), espacios intercelulares (i), región en proceso de degeneración limitada por tejido conjuntivo (d) y de la cual parten finos septos (s) que invaden la masa lútea, teca (t). H-E 200X.

B). detalle de la masa lútea formada por células luteínicas pequeñas que muestran núcleos picnóticos (↑), zona de degeneración en la que se observan células sanguíneas limitada por tejido conjuntivo (d), abundantes espacios intercelulares (i). H-E 500X.

C). detalle de la región periférica del cuerpo lúteo, masa lútea con células luteínicas que muestran núcleos picnóticos (*), teca ligeramente engrosada fibrosa y con pocos vasos sanguíneos (t). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



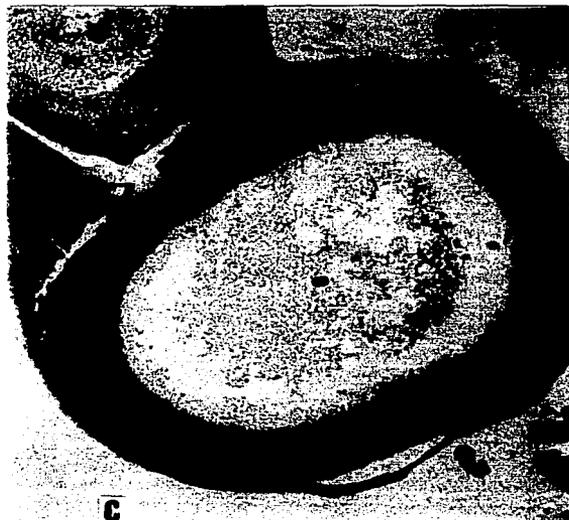
Lámina XII. Atresia folicular.

Fig. 18. A). Folículo atrésico en el estadio 1. Atresia temprana, ovoplasma vacuolado (o), zona pelúcida discontinua (←), granulosa con células hipertrofiadas (g), vaso sanguíneo (v). H-E 500X.

B). Folículo atrésico en el estadio 2. Estadio avanzado del proceso de atresia, ovoplasma invadido por las células de la granulosa (o), células granulosas hipertrofiadas (*), vasos sanguíneos invaden la masa de células granulosas (v), teca engrosada y vascularizada (t). H-E 200X.

C). Folículo vitelogénico a trésico, el ovoplasma muestra intensa vacuolización y desintegración (o), las células de la granulosa proliferan (g), teca vascularizada (t), ovocito vitelogénico IV (IV), estroma ovárico (e). H-E 100X.

D). Atresia en folículo vitelogénico, ovoplasma en proceso de desintegración (o), las células de la granulosa proliferan e invaden el ovoplasma (g), teca ligeramente engrosada (t). H-E 200X.



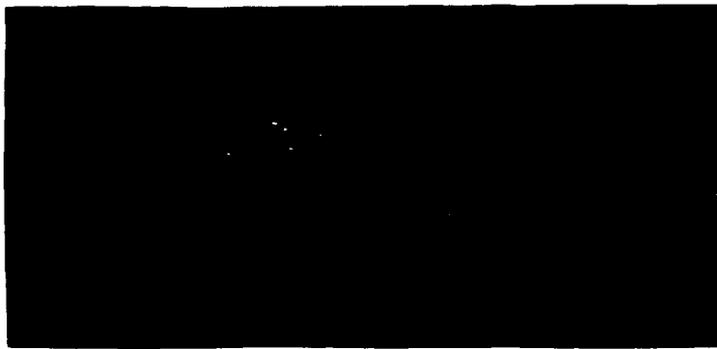
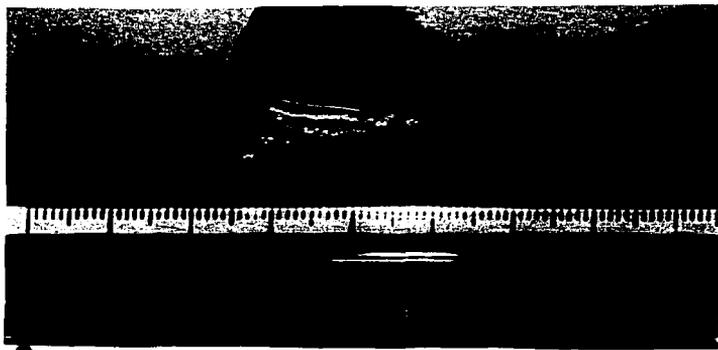
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XIII. Morfología de los oviductos de *M. brachypoda*.

Fig. 19. A). Oviductos no gestantes.

B). Oviductos gestantes.

Infundíbulo (i), tubo (t), útero (u), vagina (v), cloaca (c), ovarios (→), sacos embrionarios (*).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XIV. Características histológicas del oviducto no gestante.

Fig. 20. A). Panorama de las regiones del infundíbulo (i) y tubo (t), en la que se denotan los pliegues, el lado seroso del infundíbulo donde se observa la transición del epitelio columnar a plano (←). H-E 78X.

B). Detalle de las regiones del infundíbulo (i) y tubo (t), epitelio columnar con células ciliadas (*) y no ciliadas (→), lámina propia (l). H-E 100X.

C). Detalle del infundíbulo, células columnares ciliadas (c) con cilios muy evidentes (*), células no ciliadas (↑), lámina propia con fibroblastos y vasos sanguíneos pequeños (l). H-E 400X.



c

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XV. Detalle de la región del tubo.

Fig. 21. A). Región del tubo que muestra, epitelio columnar con células ciliadas (c), células no ciliadas, secretoras, (→ ←), delgada lámina propia (l) con glándulas alveolares (*), miometrio (m). PAS 100X.

B). Detalle de la región del tubo, en la que destaca la actividad secretora durante la vitelogénesis, epitelio (→), glándulas alveolares (*), lámina propia (l), miometrio (m). PAS 400X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

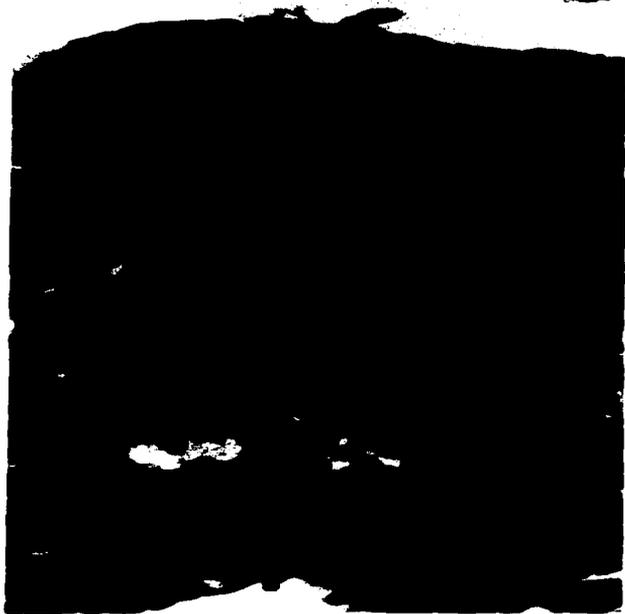
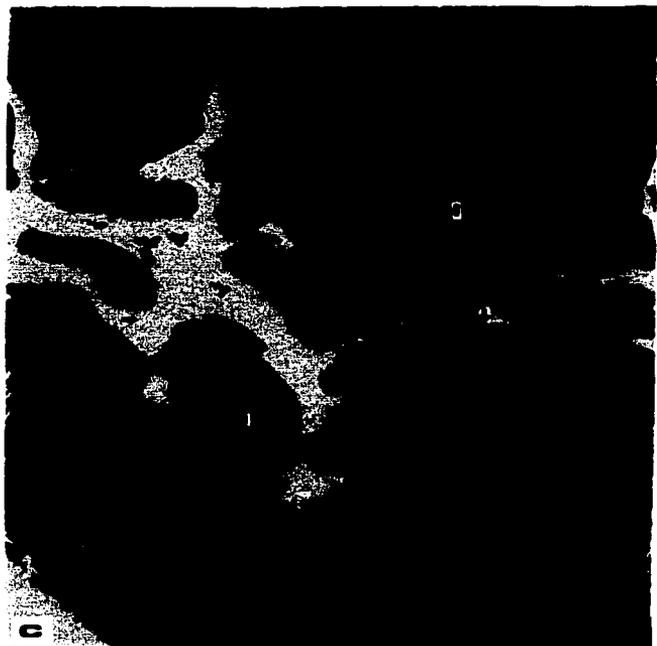
Lámina XVI. Características del útero no gestante.

Fig. 22. A). Estructura general del útero que muestra pared uterina plegada, epitelio columnar bajo (c), gruesa lámina propia (l) con glándulas alveolares (g) y vasos sanguíneos (v), capa muscular en la que se denotan la capa interna circular (i) y la capa externa longitudinal (e) y la capa serosa (s). H-E 200X.

B). Detalle de la pared uterina. Se observa epitelio columnar bajo (c), lámina propia (l) con glándulas alveolares (g) y vasos sanguíneos (v), capas musculares lisas interna circular (i) y externa longitudinal (e), serosa (s). H-E 500X.

C). Pared uterina plegada. Se observa epitelio columnar con abundantes células no ciliadas (c) y dispersas entre éstas algunas células ciliadas (↓), en la lámina propia (l) abundantes glándulas alveolares (g), gruesa capa muscular (m) y serosa (s). PAS 100X.

D). Detalle de la pared uterina. Se observa el epitelio columnar (e), la lámina propia (l) formada por tejido conjuntivo con fibras de colágena y fibroblastos, con abundantes glándulas alveolares (g), capa de células musculares lisas (m). Tricrómica de Masson 500X.



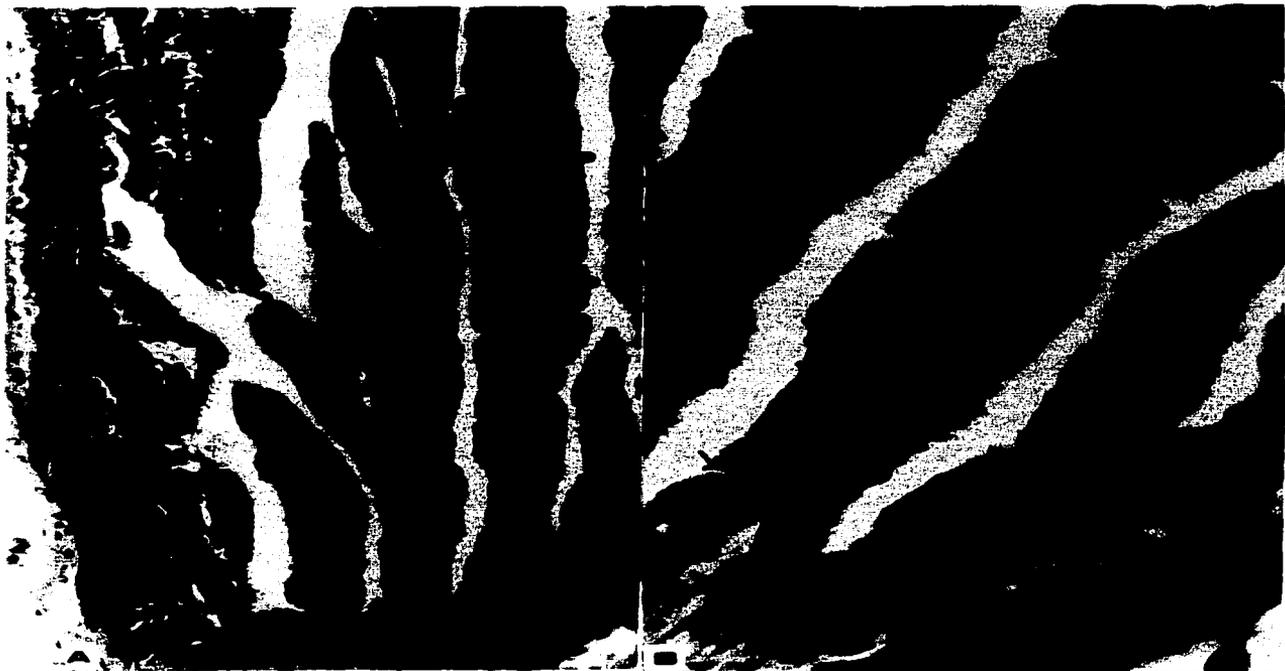
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XVII. Características de la Vagina.

Fig. 23. A). Panorama de la vagina. La mucosa se pliega formando pliegues altos (p) cubierto por epitelio columnar con células ciliadas (c), lámina propia (l) y capa muscular gruesa en la que se denotan claramente las capas muscular interna circular (i) y externa longitudinal (e). H-E 200X.

B). Detalle de los pliegues. El epitelio columnar con abundantes células ciliadas © entre las cuales se encuentran algunas células no ciliadas (→), lámina propia laxa con fibroblastos (f), capa de células musculares lisas (m). H-E 500X.

C). Detalle del epitelio columnar con abundantes células ciliadas (c) con cilios muy evidentes (→, ←), células no ciliadas (*) dispersas entre las células ciliadas, lámina propia formada por fibras de colágena y fibroblasto (f), capa formada por fibras musculares lisas (m). Tricrómica de Masson 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XVIII. Variación del tamaño de los sacos embrionarios durante el período de gestación.

Fig. 24. A). Gestación temprana (julio, agosto, septiembre).

B). Gestación avanzada temprana (enero).

C). Gestación avanzada tardía (junio).

Infundíbulo (i), sacos embrionarios (*), región interembrionaria (↓), vagina (v), cloaca (c).



A



B

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XIX. Características histológicas del oviducto gestante.

Fig. 25. A). Sección longitudinal del oviducto gestante. En la parte superior izquierda de la fotografía se observa el infundíbulo (i) y tubo (t), útero distendido formando las cámaras embrionarias (c). H-E 32X.

B). Sección de la cámara embrionaria (c). Se observa el hemisferio embrionario (e) con una mucosa plegada en la lámina propia se encuentran glándulas alveolares (*), hemisferio abembrionario (a) con pared uterina lisa, la región interembrionaria (r) denotándose la región plegada (p) entre la cámara embrionaria y la región interembrionaria. Tricrómica de Masson 32X.



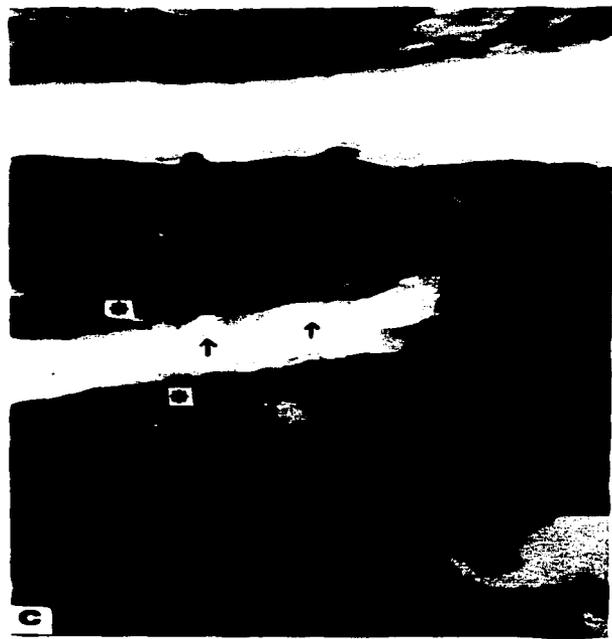
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XX. Características histológicas del infundíbulo y tubo en el oviducto gestante.

Fig. 26. A). Panorama del infundíbulo (i) y tubo (t). Éstas dos estructuras se observan menos plegados que en el oviducto no gestante, cubiertos por epitelio columnar (↑), lámina propia con vasos sanguíneos pequeños (l), capa muscular delgada (m). H-E 200X.

B). Detalle del infundíbulo. Se observa la región de transición en lado seroso del epitelio columnar a plano (←), lámina propia ligeramente engrosada (l) con vasos sanguíneos (v). H-E 500X.

C). Detalle de la estructura del tubo. Sección de un pliegue en el que se denotan los cilios (↑), epitelio columnar (*), lámina propia ligeramente engrosada (l) con fibroblastos (f) y vasos sanguíneos (v). Tricrómica de Masson 1250X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXI. Características histológicas de la cámara embrionaria en el hemisferio embrionario.

Fig. 27. A). Sección de la cámara embrionaria. Se observa el hemisferio embrionario (e), la mucosa uterina forma en esta región pliegues altos (p) cubiertos por un epitelio columnar alto (↑), miometrio (m), ovario con cuerpo lúteo (o), región interembrionaria (r). H-E 78X.

B). Detalle de uno de los pliegues del hemisferio embrionario. Se observa el epitelio columnar alto con células no ciliadas que muestran citoplasma claro, núcleo central con un nucléolo (c), delgada lámina propia(l) con fibroblastos (f) y vasos sanguíneos (v). H-E 500X.



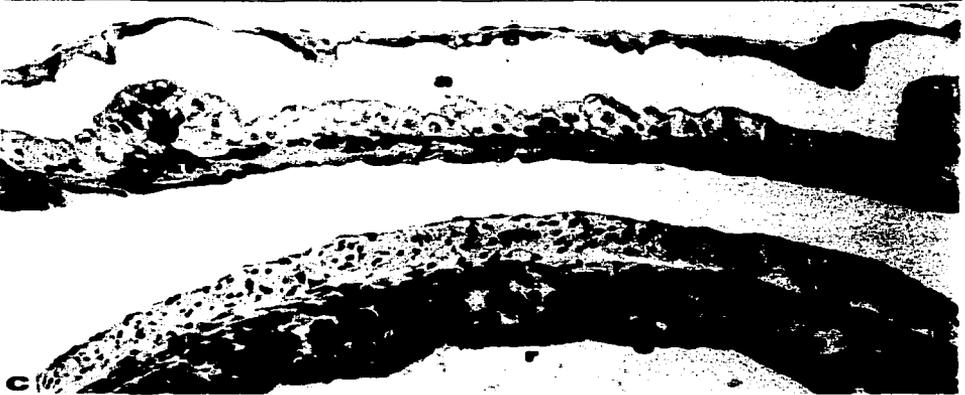
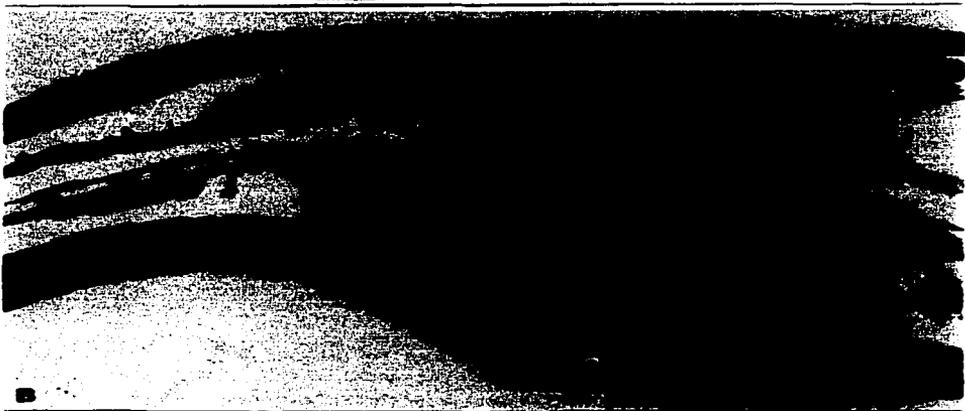
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXII. Características histológicas del hemisferio abembrionario en la cámara embrionaria.

Fig. 28. A). Sección del hemisferio abembrionario (a). Se observa la pared uterina lisa cubierta por un epitelio columnar (e) formado por células no ciliadas (↓) que muestran citoplasma finamente granular con algunas vacuolas, núcleo central y con un nucléolo, miometrio delgado (m), corión (c), en el saco vitelino se observan algunos gránulos de vitelo (y). H-E 500X.

B). Detalle de la pared uterina en la región del hemisferio abembrionario. Se observa la variación del epitelio de columnar a cúbico (e) y las características secretoras de estas células (↓), miometrio delgado (m), pared embrionaria (p). PAS 200X.

C). Comparación entre la pared uterina del hemisferio abembrionario (a) y la pared uterina de la región interembrionaria (r), epitelio (e), lámina propia (l), glándulas alveolares (g), miometrio (m), vasos sanguíneos (v), corión (c). H-E 200X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXIII. Características histológicas de la cámara embrionaria durante la gestación avanzada (enero).

Fig. 29. A). Panorámica de las cámaras embrionarias (c). Se observa la región interembrionaria (r), hemisferio embrionario (e), hemisferio abembrionario (a), embriones (em). H-E 32X.

B). Detalle del hemisferio embrionario. Se observa la pared uterina plegada (p), epitelio columnar alto (e), delgada lámina propia con vasos sanguíneos (l), miometrio (m), corión (c). H-E 200X.

C). Detalle del epitelio (e) localizado en los segmentos entre las placas en el hemisferio abembrionario. Delgada lámina propia (l) con vaso sanguíneo (v) y glándula alveolar (g). H-E 200X.



c

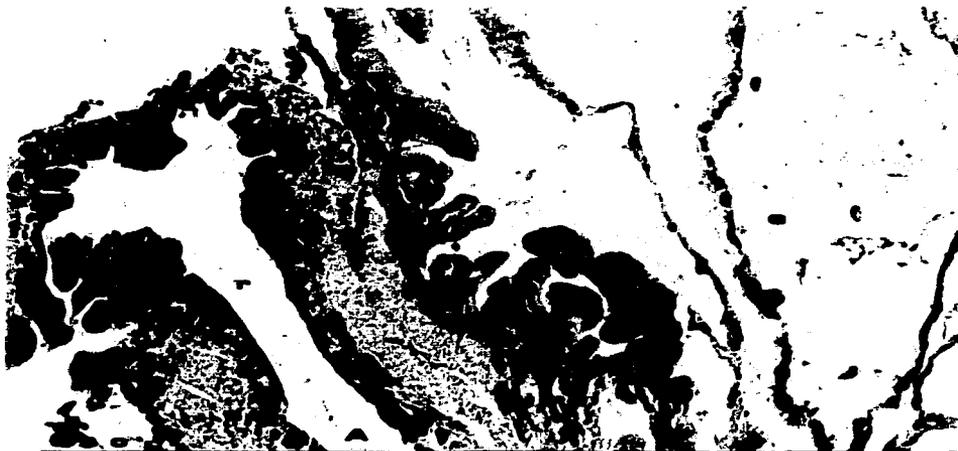
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

107

Lámina XXIV. Características histológicas de la región interembrionaria.

Fig. 30. A). Sección de la región interembrionaria (r). Se observa la zona plegada (p) localizada entre la cámara embrionaria (c) y la región interembrionaria, la pared uterina (*) de la región interembrionaria muestra características similares a la pared uterina del oviducto no gestante lámina propia gruesa con abundantes glándulas (l), miometrio engrosado (m), corión (c). H-E 32X.

B). Detalle de la región interembrionaria. Se observa la zona plegada (p) adyacente a la cámara embrionaria (c), porción media de la región interembrionaria (r), epitelio columnar (↑), lámina propia con abundantes glándulas alveolares (l), miometrio (m), corión (c). H-E 78X.



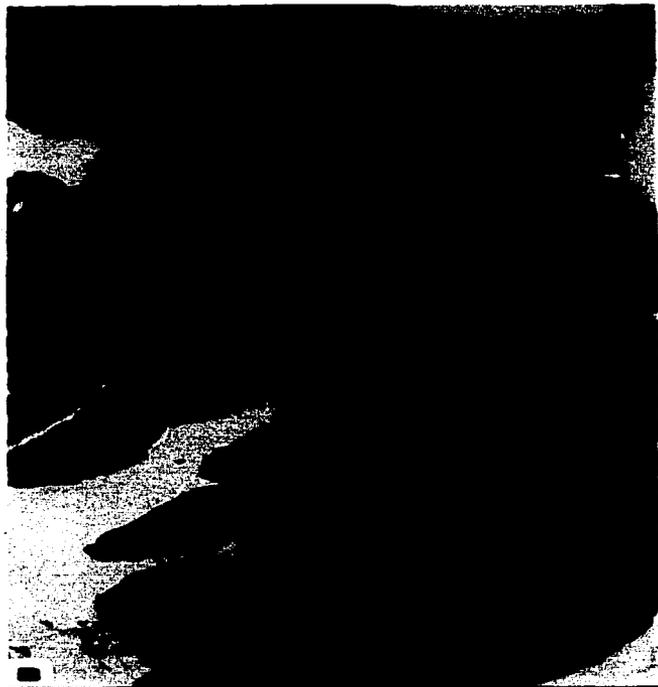
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXV. Detalle de la zona plegada de la región interembrionaria.

Fig. 31. A). Sección de la zona plegada. Se observa epitelio columnar que muestra actividad secretora (→), lámina propia (l) con glándulas (*), miometrio (m). PAS 200X.

B). Detalle de los pliegues altos, digitiformes (p). Epitelio columnar con células no ciliadas (c), lámina propia (l) con abundantes glándulas (g), miometrio en el que se denotan las capas interna circular (i) y externa longitudinal (e). H-E 200X.

C). Sección de una cámara embrionaria (c) durante la gestación avanzada (marzo). Se observa el acortamiento de la región interembrionaria (r), actividad secretora del epitelio columnar uterino (→), corión (*). PAS 32X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

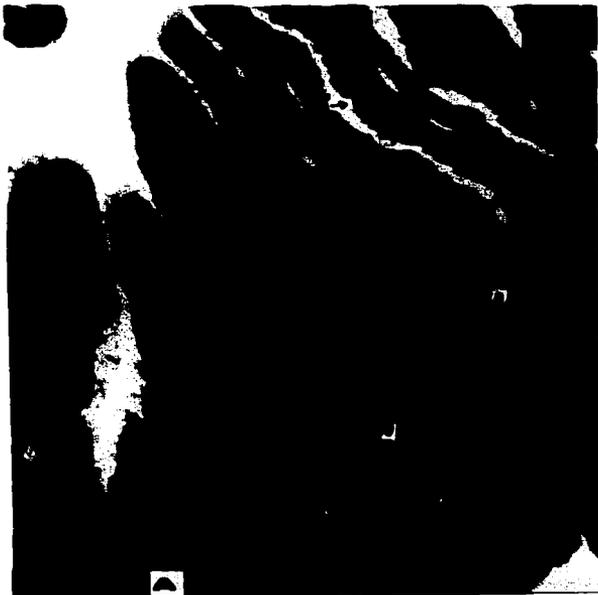
Lámina XXVI. Características de la vagina en el oviducto gestante.

Fig. 32. A). Sección de la vagina. Se observa los pliegues altos (p), epitelio columnar con células ciliadas (→), lámina propia laxa y engrosada (l), miometrio (m), serosa (s). Tricrómica de Masson 200X.

B). Detalle de los pliegues cubiertos por epitelio columnar con células ciliadas (←,→), lámina propia (l) formada por fibras colágenas y fibroblastos (f). Se observan algunas células cebadas (*). Tricrómica de Masson 500X.

C). Detalle de las células cebadas (*) en proceso de degranulación. Epitelio columnar con células ciliadas (←), lámina propia con fibroblastos (f) y fibras colágenas. Tricrómica de Masson 1250X.

D). Detalle de la pared vaginal en la que se observan los pliegues (p), epitelio columnar con células ciliadas (*) y no ciliadas (←), lámina propia (l) y miometrio denotándose la capa circular interna (i) y la longitudinal externa (e). PAS-Azul alciano 100X.

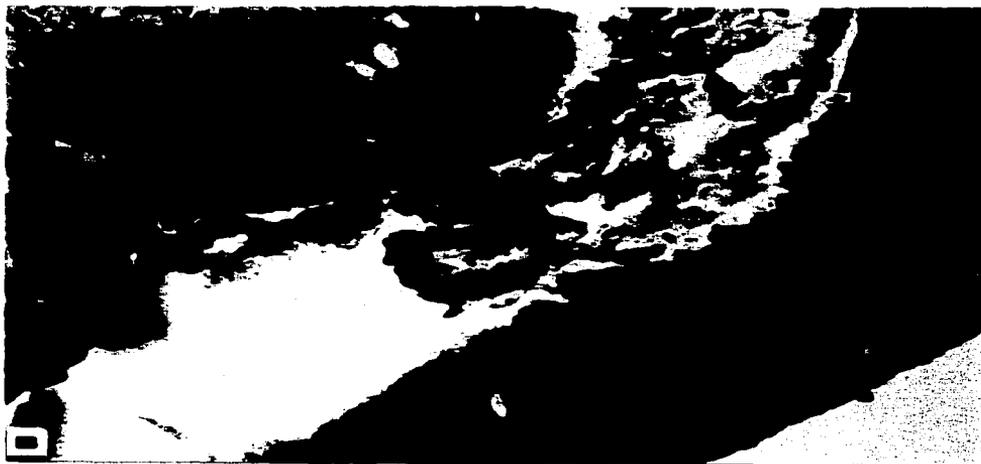
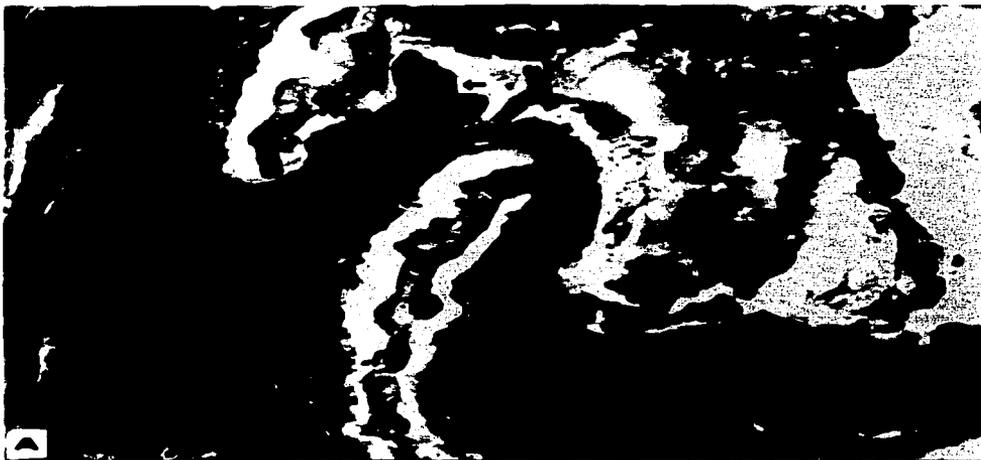


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXVII. Regiones Abortivas.

Fig. 33. A). Sección de una cámara embrionaria en la que se observa en la porción central masa de material producto de la degradación de un embrión (d), pared uterina plegada (p), epitelio columnar (←), gruesa lámina propia (l) con abundantes glándulas (g) y vasos sanguíneos grandes (v), capas de músculo liso interna circular (i) y externa longitudinal (e). H-E 200X.

B). Sección del útero. Se observa la expulsión del material producto de la degradación (d), epitelio columnar (→), lámina propia (l) con glándulas (g) y vasos sanguíneos (v), capas musculares lisas circular interna (i) y externa longitudinal (e), serosa (s). H-E 200X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CICLO REPRODUCTIVO EN MACHOS

De los 27 machos de *M. brachypoda* analizados se consideraron como sexualmente maduros a aquellos individuos que mostraron el volumen testicular más grande y espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo. Dado que de los individuos colectados el macho más pequeño que presentó el volumen testicular mayor (89.75 mm^3) y espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo midió 65.86 mm de LHC, y el más grande tuvo una LHC de 75.17 (volumen testicular de 88.66 mm^3 con espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo), sólo los machos con una $\text{LHC} \geq 65.86 \text{ mm}$ fueron usados en el presente estudio (Fig. 1 C, Fig. 2, Fig. 34). Sin embargo es importante señalar que durante el período de estudio se colectaron individuos con una LHC menor (44.62 - 62.59 mm) encontrándose en el mes de julio los organismos más pequeños ($\bar{x} = 43.87 \pm 1.12$, $n=4$) con un volumen testicular de $\bar{x} = 3.48 \pm 1.12 \text{ mm}^3$, $n = 4$, pero sin espermatozoides en los túbulos seminíferos y epidídimo.



Fig. 34.-Testículo de *M. brachypoda* durante el período de actividad reproductiva. (1) Testículos, (e) epidídimo, (d) conducto deferente, (c) cloaca.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

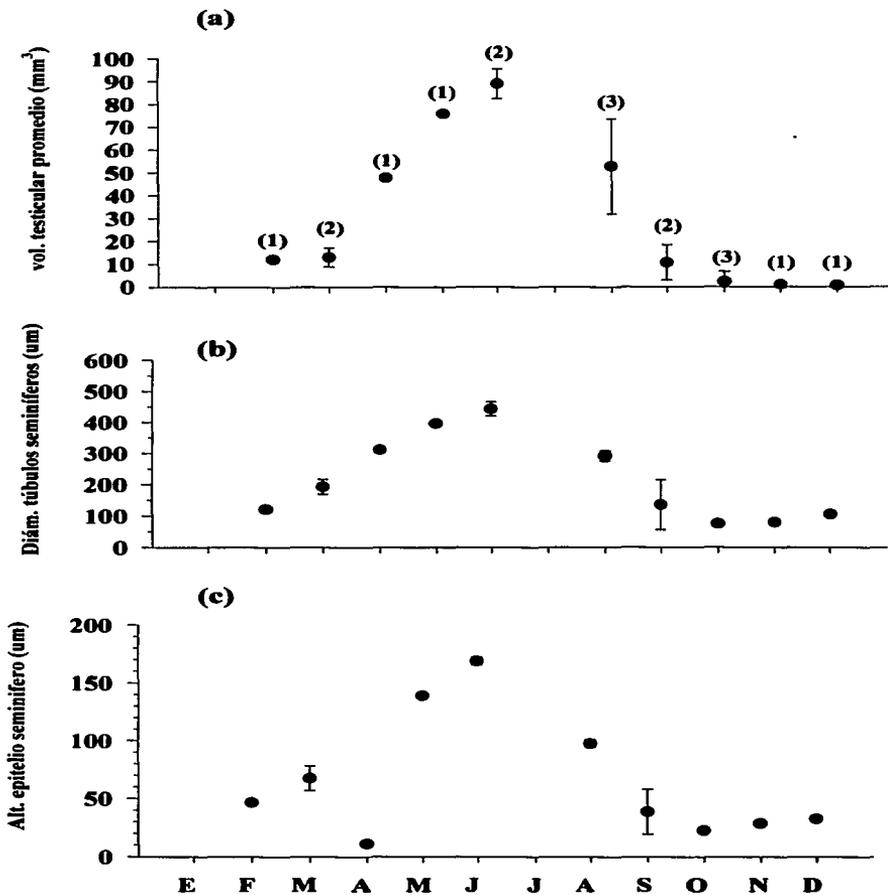


Fig. 35.- Variación mensual del (a) volumen testicular promedio; (b) diámetro promedio de los tubos seminíferos; (c) altura promedio del epitelio seminífero en machos de *M. brachypoda*. Las barras verticales indican la desviación estándar y los números entre paréntesis el número de organismos por mes.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

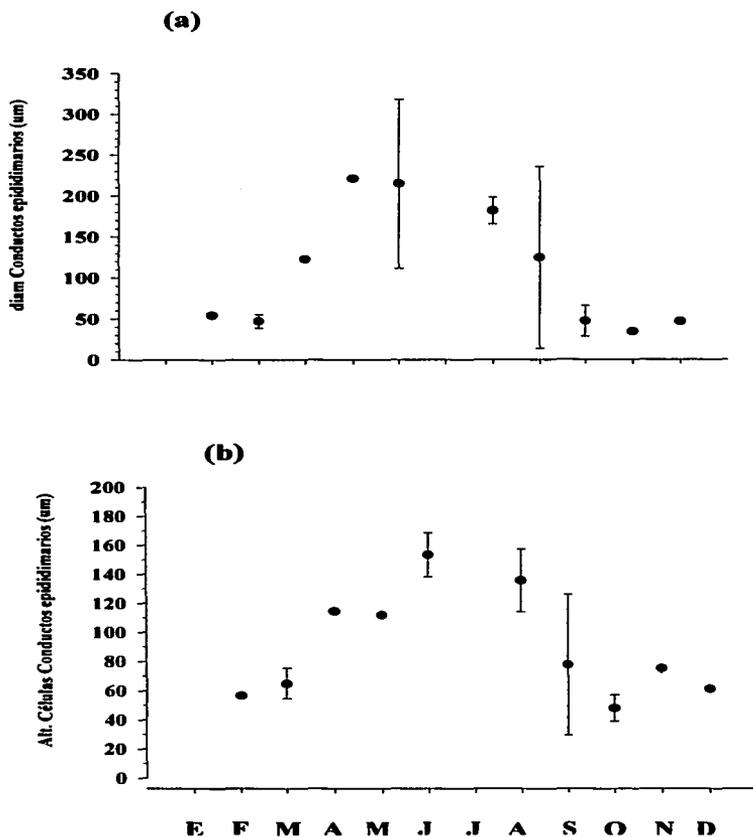


Fig. 36.- Variación mensual de (a) diámetro promedio de los conductos del epidídimo; (b) altura de las células del epitelio epididimario en machos de *M. brachypoda*. Las barras verticales indican la desviación estándar. Número de organismos, Fig. 35 a.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El análisis morfométrico e histológico muestra que los machos presentan un ciclo reproductivo estacional, en el que se denota una fase de actividad reproductiva (febrero-agosto). Caracterizada por un incremento gradual en el volumen testicular, diámetro de los túbulos seminíferos, altura del epitelio seminífero, diámetro de los conductos epididimarios y del epitelio del epidídimo, así como en el desarrollo del epitelio seminífero. Presentándose la máxima actividad testicular de mayo a junio. Seguida de un período de inactividad sexual (agosto-diciembre), indicado éste por un descenso gradual de las variables antes citadas (alcanzando el valor más bajo en el volumen testicular en diciembre), así como por la reducción progresiva de los diferentes tipos de células espermatogénicas (Fig. 35 a, b, c; Fig. 36 a, b).

Con base en el análisis de los datos antes citados se identificaron cuatro fases del ciclo reproductivo de los machos de *M. brachypoda*:

Fase 1 recrudescencia testicular, reactivación de la espermatogénesis (febrero a junio).

Fase 2 máxima actividad testicular, espermiogénesis (mayo a junio).

Fase 3 regresión testicular (agosto a noviembre).

Fase 4 quiescencia (diciembre) (Fig. 37)

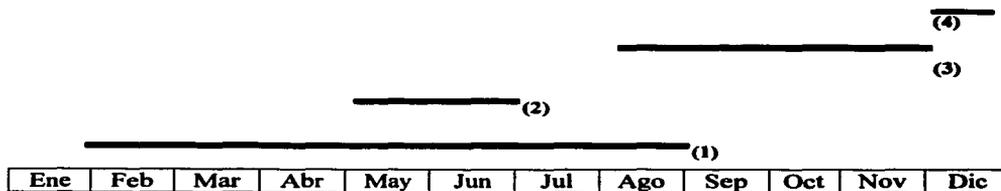


Fig. 38.- Ciclo reproductivo de los machos de *M. brachypoda*. (1) recrudescencia, espermatogénesis; (2) máxima actividad testicular, espermiogénesis; (3) regresión; (4) quiescencia.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL TESTÍCULO

M. brachypoda presenta testículos pareados de forma oval sostenidos a la pared dorsal de la cavidad media del cuerpo por el mesorquio (Fig. 1 C). Éstos están cubiertos por la túnica albugínea, capa de tejido conjuntivo fibrosa en la que se encuentran vasos sanguíneos. De la túnica albugínea parten finos septos que penetran entre los túbulos formando una fina trama de tejido intersticial (Fig. 38 A). El testículo se encuentra formado por una masa de túbulos seminíferos constituidos por el epitelio espermatogénico formado por células de la línea germinal en diferentes estadios de desarrollo y las células de Sertoli (Fig. 38 A, B). Las células de Sertoli se encuentran dispersas entre las células de la línea germinal, éstas son altas, con núcleo de forma oval o triangular localizados en la región basal y muestran un nucleolo evidente, algunas células muestran núcleos pareados los cuales se disponen de forma paralela o perpendicular a la lámina basal, el citoplasma de éstas células es claro y se extiende hacia la luz del túbulo (Fig. 38 B). El epitelio espermatogénico descansa sobre la lámina basal, que muestra reacción PAS positiva lo que indica la presencia de polisacáridos en su composición. Esta lámina está limitada por el tejido peritubular formado por finas fibras de colágena y fibras musculares lisas (Fig. 38 A, B, C).

El tejido intersticial comprende una fina trama de tejido conjuntivo localizada en los espacios intertubulares (Fig. 38 A, B). Este tejido está formado por fibras de tejido conjuntivo entre las cuales se encuentran vasos sanguíneos pequeños así como las células de Leydig (Fig. 38 A, B, Fig. 39 A, B). Las células de Leydig se encuentra dispuestas de forma aislada, son de forma oval o poliédrica con un núcleo oval o redondo ligeramente basófilo, el citoplasma es homogéneo, finamente granular y ligeramente eosinófilo durante la quiescencia (Fig. 39 A). A lo largo del ciclo reproductivo de los machos de *M. brachypoda* se observaron escasas células de Leydig, mostrando éstas algunos cambios morfológicos. El tejido intersticial se reduce considerablemente durante la espermatogénesis (Fig. 38 A, B, C, Fig. 39 A, B).

CARACTERÍSTICAS DEL EPIDÍDIMO

El epidídimo está formado por una masa de túbulos contorneados rodeados por una gruesa capa de tejido conjuntivo, la túnica albugínea. Histológicamente se distinguen dos tipos de conductos: (1) los conductillos epididimarios y (2) los conductos epididimarios (Fig. 40 A, B). (1) Los conductillos epididimarios están revestidos por un epitelio cúbico con estereocilios (prolongaciones de la región apical de las células epiteliales, las células muestran núcleos redondos basófilos y centrales, el citoplasma es finamente granular.

(2) Los conductos epididimarios con un diámetro mayor que el de los conductillos, están formados por un epitelio columnar alto, con células no ciliadas las cuales muestran núcleos redondos u ovals teñidos intensamente y en posición basal, el citoplasma es finamente granular. Estas células muestran intensa actividad secretora relacionada con la actividad reproductiva (Fig. 40 A, B). Rodeando a los conductillos y conductos se observa tejido conjuntivo dispuesto irregularmente. En éste se denotan núcleos de fibroblastos y vasos sanguíneo (Fig. 40 A, B).

CICLO ESPERMATOGÉNICO

Con base en el análisis de la condición histológica del epitelio seminífero y las características observadas en el epidídimo, el ciclo espermatogénico se dividió en siete estadios.

ESTADIO I, Recrudescencia temprana.- Durante febrero. Se caracteriza por la presencia de espermatogonias y espermatocitos primarios, los cuales llenan gradualmente la luz de los túbulos. Las espermatogonias se observan en la base del epitelio, su núcleo es redondo, claro y con un nucléolo. Los espermatocitos primarios se observan en los niveles siguientes del epitelio son las células más grandes y más abundantes, sus núcleos muestran claramente estadios de la profase I del proceso meiótico (Fig. 41 A, B). El volumen testicular se incrementa al igual que el diámetro de los túbulos seminíferos y la altura del epitelio

seminífero (Cuadro 3) (Fig. 35 a, b, c). El epidídimo se observa vacío y los conductos presentan un diámetro pequeño, el epitelio epididimario formado por células columnares bajas (Cuadro 3) (Fig. 36 a, b). Estas células muestran citoplasma homogéneo y finamente granular, núcleo redondo u oval, basófilo y en posición basal o central, no se observan cilios. Los conductillos muestran un epitelio cúbico en los que se observan algunas células con estereocilios, el diámetro y la altura de las células de estos conductillos son menores en relación con los conductos epididimarios (Cuadro 3) (Fig. 42).

ESTADIO II, Recrudescencia media.- Durante marzo. Se denotan espermatogonias en la base del epitelio seminífero, abundantes espermatoцитos primarios en estadio de paquiteno de la profase I del proceso meiótico, inmediatamente después de los estratos formados por los espermatoцитos primarios se encuentran numerosos espermatoцитos secundarios los cuales limitan la luz del túbulo (Fig. 43 B, C). Los espermatoцитos secundarios son de menor tamaño que los espermatoцитos primarios de forma redonda y núcleo pequeño, redondo y claro y espermátidas tempranas en proceso de maduración. Estas son las células más pequeñas, sus núcleos son pequeños, condensados y basófilos, éstas se encuentran formando pequeños grupos delineando la luz de los túbulos, a finales de mes el número de espermátidas aumenta (Fig. 43 A, B, C) .

En el tejido intersticial se observan algunas células de Leydig (Fig. 39 B). Estas células se denotan ligeramente más grandes que las observadas durante el estadio VII, el núcleo es redondo claro, ligeramente excéntrico y con un nucléolo evidente, el citoplasma ligeramente vacuolado. El tejido intersticial se reduce, así como la luz de los túbulos (Fig. 43 A, B, C). El volumen testicular continúa incrementándose al igual que el diámetro de los túbulos seminíferos y la altura del epitelio seminífero (Cuadro 3). En el epidídimo los conductillos y conductos no muestra cambios con respecto al estadio anterior a excepción del epitelio columnar de los conductos en los que se denota un incremento en la altura (Cuadro 3) (Fig. 35 a, b, c; Fig. 36 a, b).

ESTADIO III, Recrudescencia tardía.- Durante abril. Se observan espermatoцитos primarios y secundarios, aumenta considerablemente el número de espermátidas, se ha iniciado la espermiogénesis caracterizada por la presencia de espermátidas en transformación las cuales se alargan durante el proceso espermatogénico para formar los espermatozoides, así como grupos de espermatozoides limitando la luz de los túbulos e incluso en la luz de estos (Fig. 44 A, B, C), el tejido intersticial se reduce. El volumen testicular, diámetro de los túbulos seminíferos, altura del epitelio seminífero se incrementa notablemente (Cuadro 3). El epidídimo se identifica claramente sobre la pared dorsal del testículo. El diámetro de los conductos y la altura de las células epididimarias también se incrementan notablemente (Cuadro 3) Fig. 35 a, b, c; Fig. 36 a, b). Las células columnares muestran aumento de citoplasma por lo que estas son muy altas, el núcleo redondo en posición basal y con un nucléolo evidente. El citoplasma es finamente granular y vacuolado, mostrando las granulaciones una reacción PAS positiva lo que sugiere la presencia de polisacáridos o mucopolisacáridos, en la luz de los conductos se observan masas de espermatozoides (Fig. 45 A, B, C). Los conductillos epididimarios conservan su diámetro y altura de las células casi constante (cuadro 3). Las células del epitelio columnar de los conductillos muestran estereocilios los cuales son más evidentes que en la fase de inactividad reproductiva. En el epidídimo, el tejido intersticial se reduce y contiene algunas células cebadas y aumenta la vascularización (Fig. 45 A, B).

ESTADIO IV, Máxima actividad testicular.- Desde mayo a junio (Fig. 31) este estadio se caracteriza por la abundancia de espermátidas y espermatozoides los cuales se observan inmersos en la región apical de la células de Sertoli delimitando la luz del túbulo seminífero. El número de espermatoцитos primarios y secundarios empieza a decrecer (Fig. 46 A, B, C). El tejido intersticial es muy reducido con vasos sanguíneos pequeños. El volumen testicular, el diámetro de los túbulos y altura del epitelio seminífero alcanza su valor máximo (Fig. 35 a, b,

c). En el epidídimo el diámetro de los conductillos y conductos así como la altura de las células alcanzan los valores más altos (Cuadro 3) (Fig. 36 a, b). Los conductos epididimarios se observan llenos completamente de espermatozoides. Las características histológicas del epidídimo son muy similares a la etapa anterior (Fig. 45 A, B, C).

ESTADIO V, Regresión temprana.- Desde agosto a septiembre. El número de espermatoцитos primarios y secundarios decrece significativamente, las espermátidas aunque abundantes empiezan a declinar con respecto al estadio anterior, los espermatozoides se observan delimitando el epitelio seminífero (Fig. 47 A, B). El epitelio germinal empieza a reducirse al igual que el diámetro de los túbulos seminíferos y el volumen testicular (Cuadro 3) (Fig. 35 a, b, c). En los conductos y conductillos epididimarios el diámetro y altura del epitelio empieza a descender denotándose para fines de septiembre un decremento mayor de estos valores. Los conductillos y conductos muestran características similares al estadio anterior, incluso todavía se observan masas de espermatozoides en la luz de los conductos, pero a fines de septiembre sólo en algunos conductos se denota la presencia de espermatozoides. En los conductillos los estereocilios son menos evidentes (Fig. 36 a, b). En este estadio se inicia la declinación de la espermiogénesis e inicia la regresión.

ESTADIO VI, Regresión tardía.- Octubre a noviembre. El epitelio germinal ha disminuido aún más, así como el diámetro de los túbulos y el volumen testicular (Cuadro 3) (Fig. 35 a, b, c). El epitelio germinal formado esencialmente por espermatogonias entre las cuales se encuentran dispersas las células de Sertoli, pequeños grupos de espermatoцитos primarios y espermátidas pueden observarse en degeneración en la luz de los túbulos (Fig. 48 A, B). El diámetro de los conductos epididimarios se reduce notablemente, así como la altura de las células (Cuadro 3) (Fig. 36 a, b) y no se observan espermatozoides en la luz de los conductos, las características que muestra el epidídimo son similares a las observadas en el estadio I (Fig. 48 C).

ESTADIO VII, Quiescencia. Durante diciembre. El volumen testicular alcanza sus valores más bajos (Cuadro 3) sin embargo el diámetro de los túbulos se incrementa ligeramente al igual que la altura del epitelio con respecto al estadio VI (Cuadro 3) (Fig. 35 a, b, c). El epitelio seminífero constituido por una capa de espermatogonias y células de Sertoli, observándose uno que otro espermatocito primario en algunos túbulos. La luz de los túbulos se reduce considerablemente, el tejido intersticial se incrementa y se observan algunas células de Leydig (Fig. 49 A, B; Fig. 39 A). En el epidídimo los conductillos y conductos no muestran una variación notable en el diámetro y altura de las células con respecto al estadio VI, estos valores permanecen casi constantes (Cuadro 3). Los conductos epididimarios se encuentran vacíos, las características histológicas son muy similares a las mostradas en la regresión tardía y recrudescencia testicular. El epidídimo al igual que los túbulos seminíferos muestran un estado de quiescencia (Fig. 36 a, b).

CUADRO 3. DATOS MORFOMÉTRICOS DEL TESTÍCULO Y EPIDÍDIMO DURANTE EL CICLO ESPERMATOGÉNICO DE *M. brachypoda*.

| Estadios | Volumen testicular \bar{x} (mm ³) | Diámetro de los túbulos seminíferos \bar{x} (μm) | Altura del epitelio seminífero \bar{x} (μm) | Diámetro conductillos epididimarios \bar{x} (μm) | Altura epitelio conductillos \bar{x} (μm) | Diámetro conductos epididimarios \bar{x} (μm) | Altura epitelio conductos \bar{x} (μm) |
|-------------------|--|---|--|---|--|--|---|
| I (Feb) | 12.0±0 | 121.2±0 | 46.7±0 | 24.8±0 | 34.4±0 | 54.3±0 | 56.6±0 |
| II (Mar) | 12.9±4.1 | 193.4±23.8 | 67.5±10.7 | 19.7±4.79 | 35.3±7.1 | 46.9±8.2 | 65.1±10.3 |
| III (Abr) | 47.7±0 | 311.7±0 | 112.4±0 | 22.2±0 | 35.4±0 | 122.8±0 | 114.5±0 |
| IV (May) (Jun) | 75.0±0 | 396.4±0 | 139.4±0 | 30.0±0 | 48.4±0 | 220.8±0 | 112.0±0 |
| V (Ags) (Sep) | 89.2±6.5 52.6±20.8 | 443.0±22.6 291.5±16.2 | 168.9±3.2 97.7±3.25 | 34.0±6.8 31.9±8.5 | 61.4±17.7 48.8±2.6 | 214.7±103.5 181.3±16.2 | 153.3±15.2 135.6±21.6 |
| VI (Oct) (Nov) | 2.27±4.4 1.09±0 | 75.5±6.9 80.6±0 | 22.7±0.8 28.7±0 | 19.6±1.4 21.2±0 | 30.2±6.5 36.77±0 | 47.0±18.7 34.1±0 | 48.1±9.0 75.2±0 |
| VII (Dic) | 0.68±0 | 105.5±0 | 32.77±0 | 22.8±0 | 35.5±0 | 46.3±0 | 61.5±0 |

Lámina XXVIII. Estructura del testículo de *M. brachypoda*.

Fig. 38. A). Sección del testículo en estadio de quiescencia se observa la túnica albugínea (a), los túbulos seminíferos (t), epitelio seminífero (e), tejido intersticial (i). H-E 200X.

B). Detalle de los túbulos seminíferos durante la quiescencia en los que se observan las células de Sertoli (*), espermatogonias (e), algunos espermatocitos primarios (l), el tejido peritubular (p). H-E 500X.

C). Detalle de los túbulos seminíferos durante el estadio IV en los que se observa la lámina basal (→,←) PAS positiva, el epitelio seminífero (e). PAS 100X.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

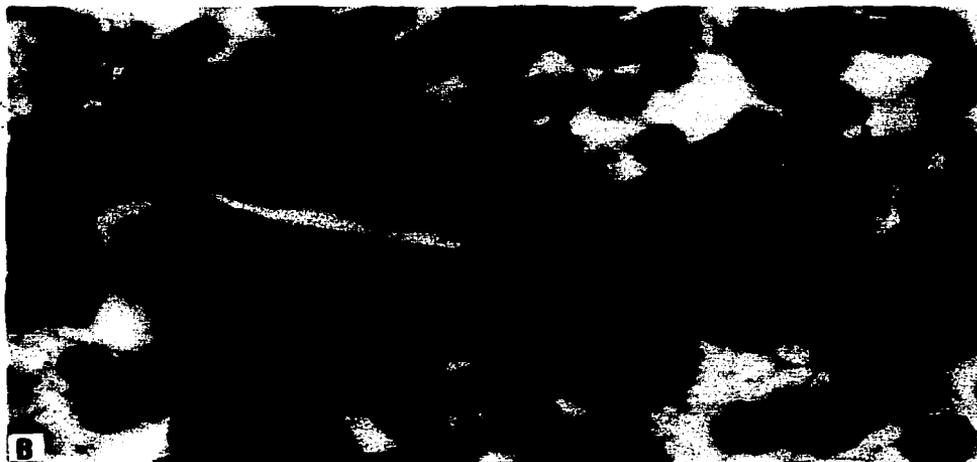
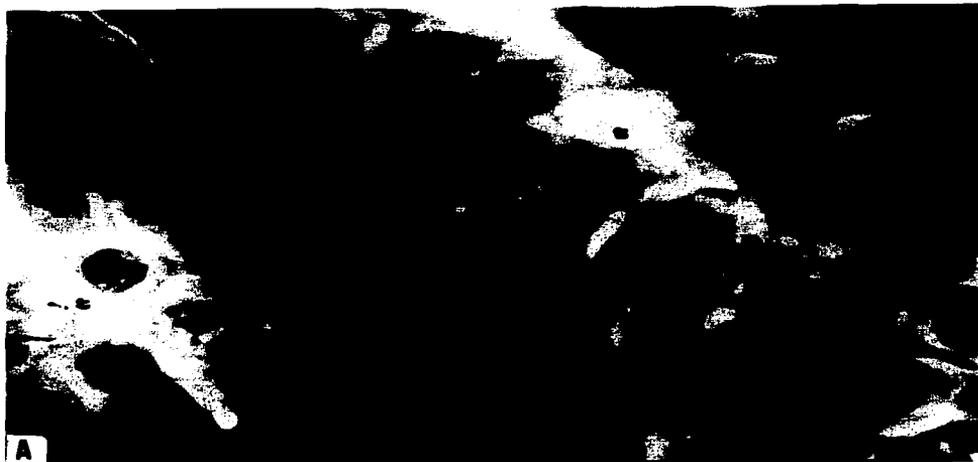


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXIX. Características de las células de Leydig.

Fig. 39. A). Detalle del tejido intersticial (i) durante la quiescencia en el que se observa una célula de Leydig (*) que muestra citoplasma homogéneo y núcleo redondo y basófilo (n), tubo seminífero (t), espermatogonias (e). H-E 1250X.

B). Detalle del tejido intersticial durante la recrudescencia media se observa una célula de Leydig (*) con citoplasma claro, vacuolado, núcleo redondo con un nucléolo (n), espermatogonias (e), espermatocitos primarios (l).H-E 500X.

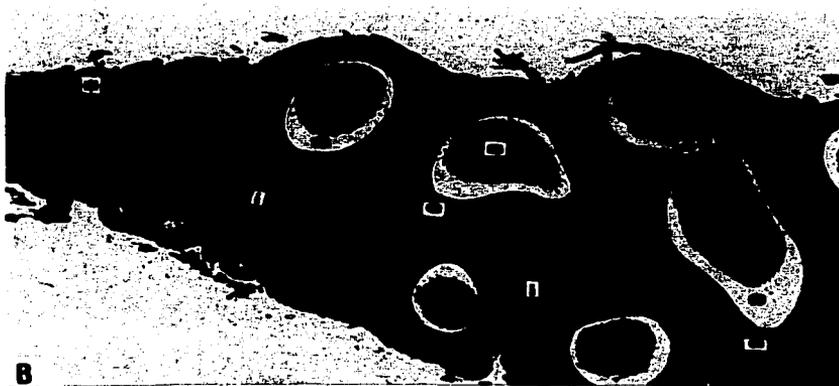


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXX. Estructura del epidídimo de *M. brachypoda*.

Fig. 40. A). Panorama general del epidídimo durante el estadio de regresión tardía se observan los conductillos (*), conductos epididimarios (c), abundante tejido intersticial (i), epitelio epididimario (↑), testículo (t). H-E 78X.

B). Epidídimo durante el estadio de máxima actividad testicular, conductillos (*), conductos epididimarios (c), tejido intersticial (i), epitelio epididimario (e), espermatozoides (s). PAS 100X.

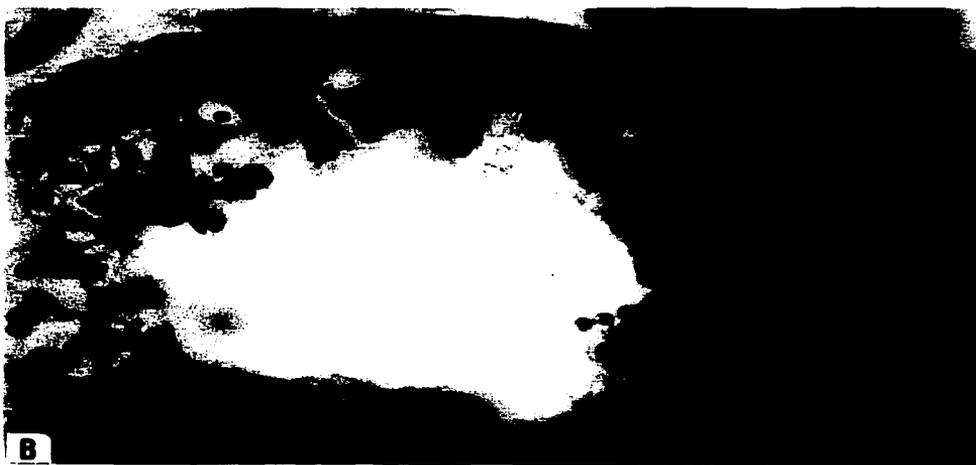
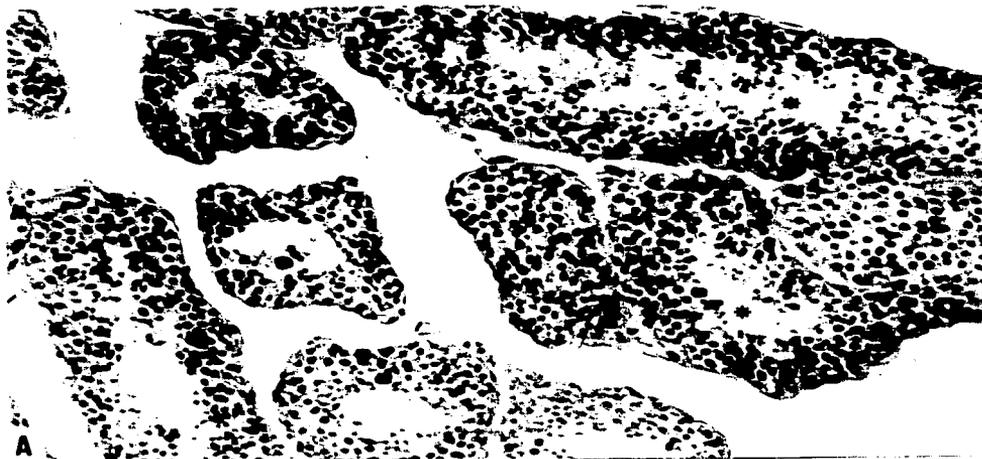


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXXI. Ciclo espermatogénico de *M. brachypoda*.

Fig. 41. A). Estadio I, recrudescencia temprana, epitelio seminífero alto (e), luz de los túbulos pequeña (*). H-E 200X.

B). Detalle del epitelio seminífero (e) en el que se observan espermatogonias (*), espermatoцитos primarios (l) en estadio de paquiteno de la profase I del proceso meiótico. H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXXII. Epidídimo durante el estadio I del ciclo espermatogénico.

Fig. 42. Características del epidídimo durante el estadio I, conductos epididimarios (c) con epitelio columnar bajo (↑), abundante tejido intersticial (i) con fibroblastos (f). H-E 500X.

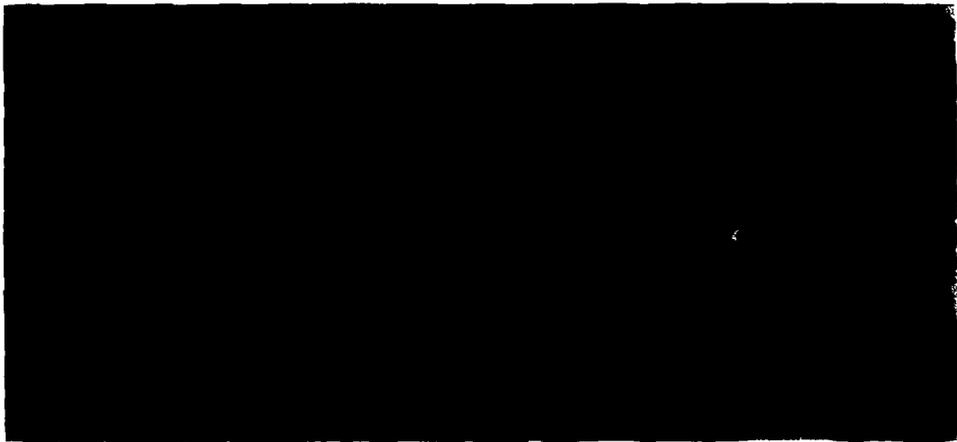


FIG. 42

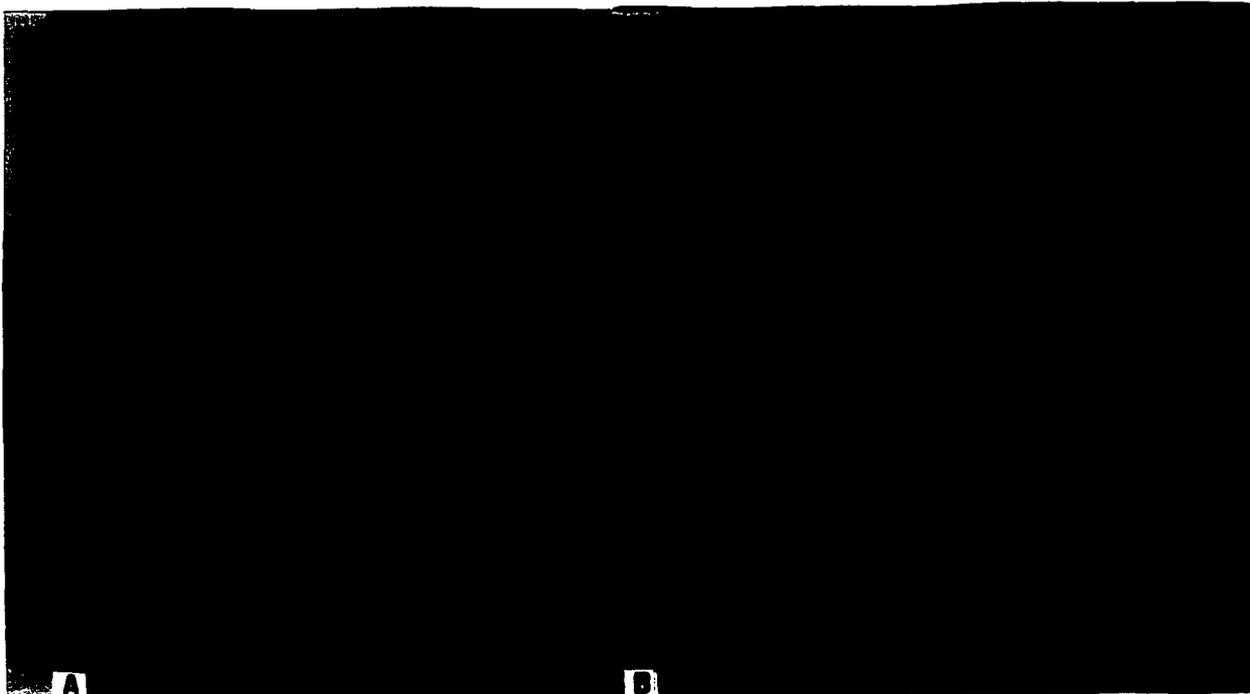
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXXIII. Estadio II recrudescencia media.

Fig. 43. A). Sección del testículo durante el estado de recrudescencia media se observa epitelio seminífero alto (e), luz reducida (*), túnica albugínea (a). H-E 200X.

B). Detalle del epitelio seminífero se observan núcleos de células de Sertoli algunos de los cuales se denotan pareados (→), espermatogonias (e), espermatoцитos primarios (I) en diferentes etapas del estadio de paquiteno de la profase I, espermatoцитos secundarios (II), espermátidas tempranas (s) y algunas en proceso de diferenciación (*) limitando la luz del túbulo. H-E 500X.

C). Detalle del epitelio seminífero al final de la recrudescencia media se observa un aumento en el número de espermátidas en transformación (s) las cuales delimitan la luz del túbulo, espermatogonias (e), espermatoцитos primarios en paquiteno (I), espermatoцитos secundarios (II) y núcleos de células de Sertoli (→). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

138

Lámina XXXIV. Estadio III recrudescencia tardía.

Fig. 44. A) Panorámica de una sección de testículo se observa los túbulos seminíferos con un epitelio seminífero formado por todos los estadios de desarrollo de las células germinales (e), luz delimitada por espermátidas en transformación y algunos grupos de espermatozoides (↑), tejido intersticial (i) con abundantes vasos sanguíneos (v), túnica albugínea (a). H-E 200X.

B). Detalle del epitelio seminífero, espermatoцитos primarios (I), espermatoцитos secundarios (II), espermátidas abundantes en proceso de transformación (s), algunos espermatozoides delimitando la luz del túbulo (←). H-E 500X.

C). Detalle de un túbulo seminífero se observa el epitelio seminífero formado por espermatoцитos primarios (I), espermatoцитos secundarios (II) espermátidas en transformación (s), espermatozoides en la luz (*), túnica albugínea (a), vaso sanguíneo (v). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

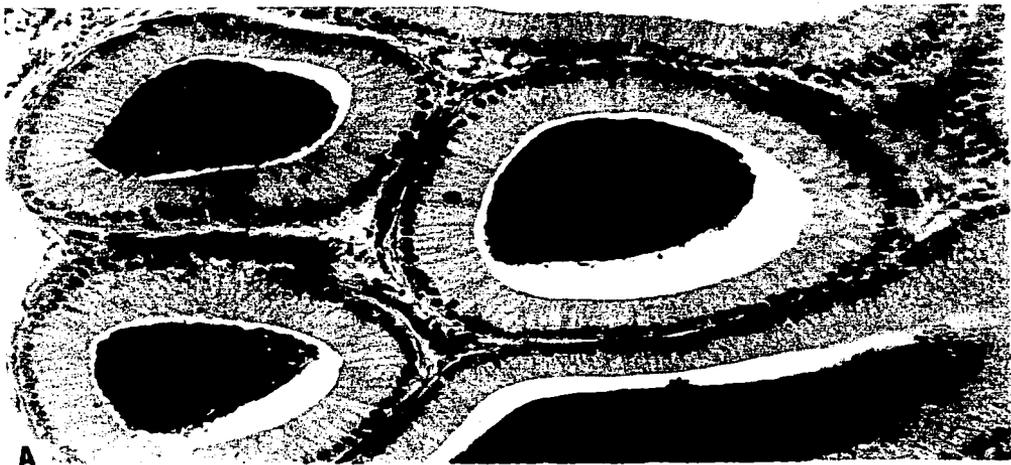
140

Lámina XXXV. Características del epidídimo durante el estadio III.

Fig. 45. A). Panorámica de los conductos epididimarios durante la recrudescencia tardía, epitelio columnar alto (c), masas de espermatozoides en la luz (*), tejido intersticial (i) con vasos sanguíneos (v). H-E 200X.

B). Detalle del epidídimo se observan los conductillos (*) con epitelio cúbico, conductos (c) con epitelio columnar alto (e), las células con citoplasma finamente granular y vacuolado, núcleo basal (↓), espermatozoides en la luz (s), tejido intersticial (i) con vasos sanguíneos. H-E 500X.

C). Detalle del epitelio epididimario se observa células columnares altas con citoplasma finamente granular y vacuolado, núcleo basal, espermatozoides en la luz (s). PAS 1250X.



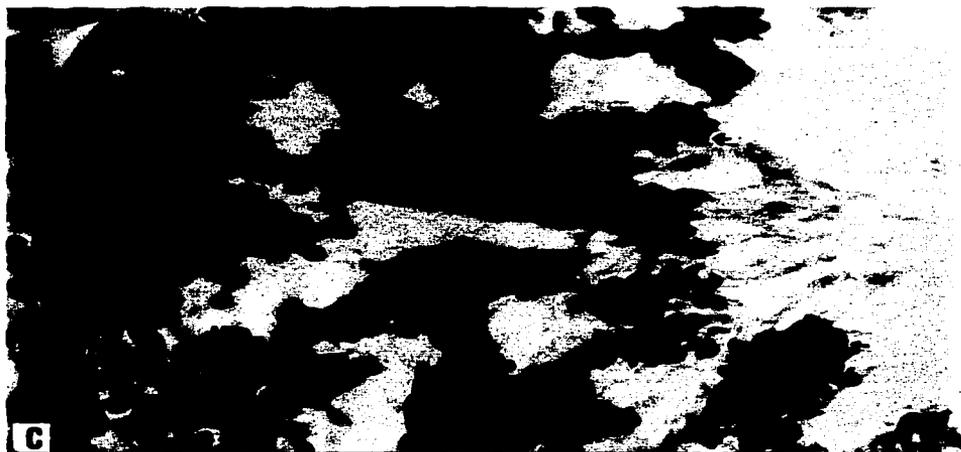
TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXXVI. Estadio IV máxima actividad testicular.

Fig. 46. A). Sección de testículo se observan los túbulos seminíferos durante el estadio V, epitelio seminífero (e) con abundantes espermátidas en transformación (s), espermatozoides en la luz (←, →), vasos sanguíneos (v). H-E 200X.

B). Detalle del epitelio seminífero, espermatocitos primarios (I) en estadio de paquitenio de la profase I, espermatocitos secundarios (II) espermátidas en transformación (s), espermatozoides limitando la luz de los túbulos (←), núcleos de células de Sertoli perpendiculares a la lámina basal (↘). H-E 500X.

C). Detalle del epitelio seminífero se observan los espermatozoides delimitando la luz del túbulo (←), espermátidas en diferenciación (s), el número de espermatocitos primarios (I) y secundarios empieza a descender, adyacentes a la lámina basal se denotan algunas espermatogonias. H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1441

Lámina XXXVII. Estadio V regresión temprana.

Fig. 47. A). Sección de testículo que muestra las características de los túbulos seminíferos durante el estadio VI, epitelio seminífero (e) con zonas de desgaste, espermatozoides (←,→), vaso sanguíneo (v). H-E 200X.

B). Detalle del epitelio seminífero nótese la reducción en el número de espermatocitos primarios (l) y espermatidas en transformación (s), espermatozoides limitando la luz (←). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

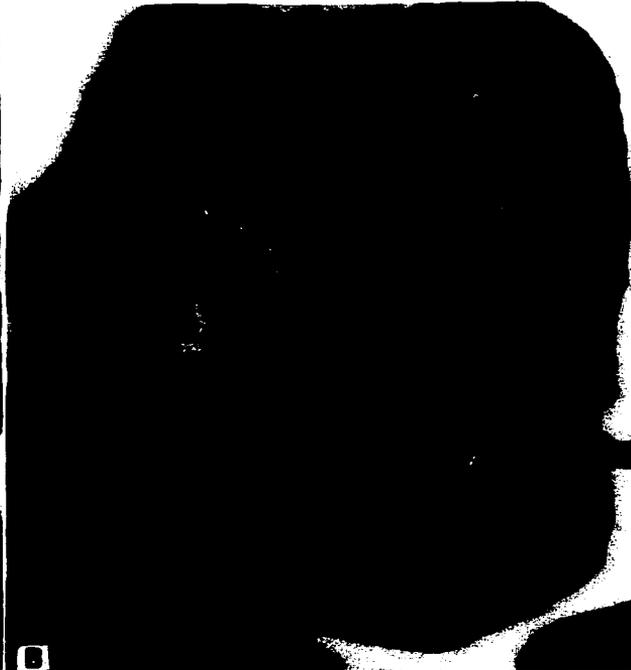
146

Lámina XXXVIII. Estadio VI regresión tardía.

Fig. 48. A). Sección de testículo en la que se observan los túbulos seminíferos con un epitelio formado por espermatogonias (e), en la luz espermatocitos y espermátidas en degeneración (*), túnica albugínea (a). H-E 500X.

B). Detalle de los túbulos seminíferos en estadio VI, epitelio seminífero formado por una capa de células, espermatogonias (e), células de Sertoli (s), espermatocitos y espermátidas en degeneración en la luz (*). H-E 500X.

C). Características del epidídimo durante el estadio VI, se observan los conductillos (*) con epitelio cúbico algunas células con estereocilios (←), los conductos con epitelio columnar bajo (c), tejido intersticial (i). H-E 500X.

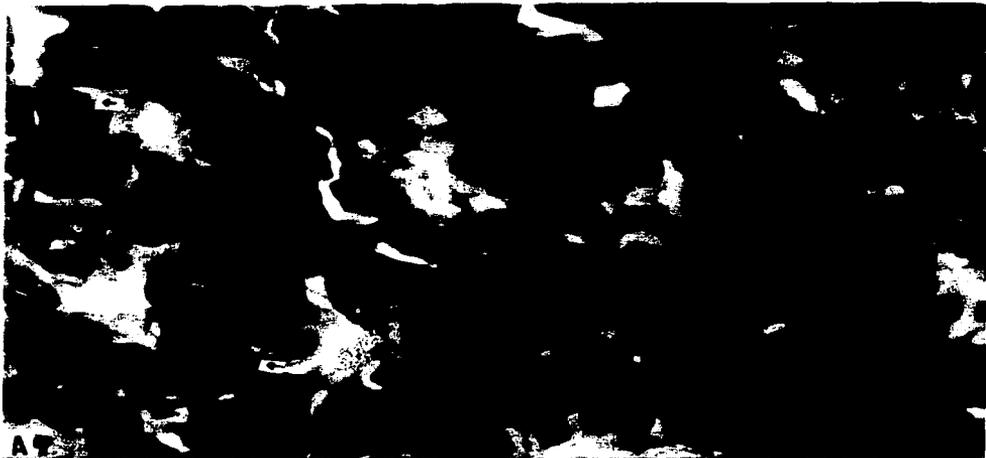


TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Lámina XXXIX. Estadio VII quiescencia.

Fig. 49. A). Panorámica de los túbulos seminíferos durante la quiescencia se observa epitelio seminífero sencillo formado por espermatogonias (e) y células de Sertoli (←), la luz se reduce (*). H-E 500X.

B). Detalle de los túbulos seminíferos durante la quiescencia se observan espermatogonias (e), células de Sertoli (←,→), algunos espermatocitos primarios (l), tejido intersticial (i). H-E 500X.



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

150

DISCUSIÓN

CICLO REPRODUCTIVO EN LAS HEMBRAS

Los datos obtenidos en este estudio muestran que *Mabuya brachypoda* es sexualmente dimórfica ya que las hembras alcanzan mayor tamaño que los machos. El dimorfismo sexual en tamaño es un patrón común en las especies del género *Mabuya* (Vitt y Blackburn, 1983; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001). Los resultados en este trabajo son similares a los reportados por Webb (1958) para esta especie en otras localidades de México, así como a los citados para algunas especies del género *Mabuya* en Sudamérica (*Mabuya heathi* y *Mabuya bistriata*, Vitt y Blackburn, 1983, 1991; *Mabuya frenata*, Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998; *Mabuya mabouya*, Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001), y de África (*Mabuya capensis*, Flemming, 1994); (Cuadro 1). Fitch (1981) sugiere que en las especies vivíparas las hembras tienen cuerpos relativamente más grandes para mantener el desarrollo de los embriones en el oviducto. Vitt y Blackburn (1983, 1991) mencionan que en el género *Mabuya*, las hembras grandes pueden ser producto de una presión evolutiva que permita el incremento en número y volumen de los embriones llevados por las hembras. Estos autores (Vitt y Blackburn, 1983, 1991) mencionan que el dimorfismo sexual en los reptiles puede ser un indicador de que las ventajas selectivas podrían ser diferentes entre los sexos. En las hembras el tamaño corporal mayor está relacionado con el tamaño de la camada. En los machos el tamaño corporal, así como la longitud de la cabeza están relacionados con la competencia para acceder a las hembras. Estos autores señalan que *M. heathi* presenta una correlación positiva entre el tamaño de la camada y el tamaño corporal, siendo el tamaño de la camada relativamente grande en esta especie. Además de que esta especie produce crías relativamente bien desarrolladas, característica asociada con la viviparidad. Los machos de *M. heathi* muestran interacciones agresivas durante la época de reproducción. Sin embargo, aún cuando debió existir alguna ventaja selectiva en relación con el tamaño de los machos, la ventaja del tamaño corporal mayor en las hembras debió ser más importante.

Los datos obtenidos en este estudio sugieren que las hembras de *M. brachypoda* parecen alcanzar la madurez sexual a una LHC mayor de 46.0 mm. Estos resultados son similares a los referidos por Webb (1958) en *M. brachypoda*. Vitt y Blackburn (1983, 1991); Blackburn *et al.* (1984) y Vrcibradic y Duarte-Rocha (1998), establecen con base en los criterios de presencia de huevos o sacos embrionarios establecidos en el oviducto y folículos ováricos más grandes, que en *M. heathi*, *M. bistrata* y *M. frenata* las hembras alcanzan la madurez sexual a una edad temprana y/o un tamaño pequeño y éstas continúan creciendo hasta alcanzar un tamaño que les permita acomodar a los embriones a término (Cuadro 1).

El tamaño de la camada de *M. brachypoda* (\bar{x} = 5.4, rango 2 - 8) muestra ser mayor que el reportado por Webb (1958) (4-6) y Álvarez del Toro (1982) (4-7) para esta misma especie en otras localidades de México. Es posible que las variaciones en el tamaño de la camada de *M. brachypoda* se deban a que los autores arriba citados, analizaron un tamaño de muestra menor, en el caso de Webb reporta 11 organismos, lo cual puede ser una limitante para establecer comparaciones con el presente estudio.

Sin embargo; estos datos muestran similitud, tanto en promedio como en rango, con los encontrados en otras especies del género *Mabuya* en Sudamérica tales como; *M. caissara* (\bar{x} = 5.4, 2-9; Vanzolini y Reboucas-Spieker, 1976); *M. heathi* (\bar{x} = 5, 2-9; Vitt y Blackburn, 1983, Blackburn *et al.*, 1984); *M. bistrata*, (\bar{x} = 4.7, 2-9; Vitt y Blackburn, 1991) y *M. frenata* (\bar{x} = 4.0, 1-8; Vitt, 1991; 4.9, 2-8; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998) y *M. mabouya* (\bar{x} = 5.8, 4-7; Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001) (Cuadro 1). En estudios realizados previamente en estas especies, se ha reportado una correlación positiva entre el tamaño de la camada y la LHC en las hembras. El análisis de la correlación entre la LHC y el tamaño de la camada (TC) de *M. brachypoda*, mostró una débil pero significativa correlación entre las

dos variables ($r^2= 0.19$, $F_{1,24} = 5.73$, $p= 0.024$). El modelo que describe esta relación es, $TC= 1.3768 + 0.0576 LHC$. Lo que nos indica que en *M. brachypoda* al igual que en las especies Sudamericanas arriba citadas, existe una correlación entre la LHC y el tamaño de la camada. Es importante señalar que, los datos obtenidos en este trabajo incluyeron todas las hembras gestantes, lo que implica que probablemente se consideraron tanto hembras en su primer año reproductivo, como hembras adultas en su segundo año reproductivo. Luego entonces las variaciones en el tamaño de la camada podrían estar relacionadas con diferencias en la edad. Las especies tropicales y subtropicales del género *Mabuya* tienen un tamaño de camada semejante aún cuando éstas ocupan diferentes ambientes. Lo que sugiere que estas especies muestran una cierta constancia en cuanto a esta característica y que las ligeras variaciones presentadas probablemente están relacionadas con la edad de los individuos (Vrcibradic y Duarte- Rocha, 1998).

Al igual que las especies Sudamericanas, *M. brachypoda* presenta huevos pequeños. Webb (1958) cita la presencia de folículos vitelogénicos (2.0 mm diámetro) en el ovario de *M. brachypoda*. El valor encontrado para el diámetro de los folículos vitelogénicos fue de 1.68 mm y para los ovocitos fue de 1.39 mm en esta especie en Tabasco, lo que muestra que los valores reportados en este estudio son menores que los reportados por Webb (1958). Sin embargo estos valores son mayores que los mencionados para *M. heathi* y *M. bistrata* (Vitt y Blackburn, 1983, 1991), especies que presentan los huevos más pequeños dentro de los reptiles, y ligeramente más pequeños que los reportados para *M. frenata* (Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998) y *M. mabouya* (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001) (Cuadro 1). La variación en tamaño de los huevos mostrada por *M. brachypoda* en el estado de Tabasco, con respecto a las especies arriba citadas, puede estar relacionada con el tamaño de la camada. Sin embargo, estos datos indican que *M. brachypoda* al igual que las especies de *Mabuya* de Sudamérica presenta huevos de tipo microlecito, característico del patrón de nutrición placentotrófico. La comparación del tamaño de los ovocitos sugiere que las especies del género *Mabuya* muestran constancia en cuanto a las características antes citadas al igual

que en el caso del tamaño de la camada y que las ligeras variaciones presentadas probablemente están relacionadas con el tamaño y/o edad de los individuos o con características particulares de la especie relacionadas con las condiciones ambientales de las regiones tropicales en las que habitan.

La distribución mensual de los estadios reproductivos de *M. brachypoda* indican que esta especie en el estado de Tabasco presenta un ciclo reproductivo estacional y sincrónico. Estas características reproductivas son muy semejantes a las reportadas para *M. heathi* (Vitt y Blackburn, 1983, Blackburn *et al.*, 1984); *M. bistrata* (Vitt y Blackburn, 1991); *M. frenata* (Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998).

La duración del periodo de gestación en esta especie se encuentra en el intervalo reportado para las especies de *M. heathi*, *M. bistrata*, *M. frenata*, siendo éste de 9 a 12 meses (Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Blackburn *et al.*, 1984; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998) y de 10 meses para *M. mabouya* (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001). En *M. brachypoda* aparentemente el parto ocurre de mediados de la época de sequía a inicios de la temporada de lluvias (marzo-junio). La ocurrencia del parto para esta misma especie fue reportada en los meses de junio-julio por Webb (1958). Similarmente el parto se presenta en *M. heathi*, *M. frenata* (Vitt y Blackburn, 1983; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998) a finales de la época de sequía e inicio de la temporada de lluvias. En *M. mabouya* el nacimiento ocurre durante la estación seca (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001). El nacimiento de los nuevos individuos durante la interfase sequía-lluvias y el crecimiento posterior de éstos durante la temporada de lluvias está relacionado con la disponibilidad de alimento para los neonatos, siendo ésta relativamente alta durante esta época del año, lo cual puede ser una ventaja para las jóvenes lagartijas, las cuales dispondrán de prácticamente toda la temporada de lluvias para su crecimiento (Vitt y Blackburn, 1983; Licht, 1984; Méndez- de la Cruz *et al.*, 1992, 1998; Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998). Vitt y Blackburn (1983) sugieren que la ocurrencia del nacimiento en una estación óptima juega un papel muy importante en la sincronización de la actividad reproductiva.

El ovario de *M. brachypoda* muestra el patrón característico de los ovarios de los reptiles en cuanto a sus componentes histológicos (Farag, 1983; Guraya, 1989; Ramírez *et al.*, 1989; Shanbhag y Prasad, 1993; Whittier *et al.*, 1994; Uribe *et al.*, 1995, 1996; Palmer *et al.*, 1997). En *M. brachypoda*, se observaron dos nichos germinales localizados en dos áreas epiteliales dorsales en cada ovario. Observaciones similares han sido reportadas para *Calotes versicolor* (Shanbhag y Prasad, 1993); *Sceloporus t. toquatus* y *Ctenosaura pectinata* (Uribe *et al.*, 1995, 1996). Para otras especies de squamata, se ha reportado la presencia de un nicho germinal dorsal en cada ovario, como en el caso de *Hoplodactylus maculatus* (Boyd, 1940); *Agama atra* (Van Wyk, 1984); *Heteronotia binoei* (Whittier *et al.*, 1994), o de numerosos parches pequeños como en *Natrix rhombifera* (Betz, 1963); *Sceloporus jarrovi* (Goldberg, 1970). Sin embargo, en el caso de *Mabuya brevicollis*, Farag (1983) menciona la presencia de un solo nicho germinal por ovario y lo describe como una masa pequeña aislada, asociada con el epitelio germinal en la superficie dorsal del ovario. Las observaciones en *M. brachypoda* muestran que los nichos germinales son dos masas de forma de media luna que se extienden en dirección caudal a lo largo del ovario. Guraya (1989) señala que el número de nichos germinales por ovario es especie específico y que éstos muestran proliferación estacional de las ovogonias en los ovarios de los reptiles adultos, estas ovogonias presentan actividad mitótica formando grupos, los cuales entran en la profase meiótica, continuando su crecimiento para formar un número variable de folículos dependiendo de la especie.

El proceso de maduración folicular en esta especie muestra el patrón descrito para otras especies de saurios, el cual implica el crecimiento de los ovocitos como consecuencia de un incremento del ovoplasma. La formación de la capa granulosa, que muestra cambios de las células foliculares a lo largo de este proceso y la formación de la zona pelúcida y teca (Boyd, 1940; Zug *et al.*, 1982; Farag, 1983; Van Wyk, 1984, 1994; Guraya, 1989; Estrada *et al.*, 1990; Uribe *et al.*, 1995, 1996).

Durante el período de crecimiento, el núcleo de los ovocitos de *M. brachypoda* muestra el patrón morfológico característico descrito para los reptiles y otras clases de vertebrados. Este patrón se caracteriza por la presencia de cromosomas plumosos, nucleólos y aumento de tamaño del núcleo. Estudios realizados durante el crecimiento de los ovocitos han mostrado, que el núcleo presenta cambios morfológicos, histoquímicos y bioquímicos similares en reptiles y aves y que estos cambios están relacionados con la producción y transporte de ribonucleoproteínas (RNP) hacia el ovoplasma (Guraya, 1989).

El análisis de la estructura de los cromosomas plumosos en ovocitos de anfibios, han mostrado que las asas de cromatina que constituyen la morfología característica de estos cromosomas son sitios de transcripción de RNAs. Esta actividad se refleja en un incremento en el tamaño de la vesícula germinal, relacionándose este incremento con la acumulación tanto dentro como fuera de la envoltura nuclear de material granular. Así también la presencia de nucleólos se relaciona con la síntesis de RNAs y proteínas (Guraya, 1989). Dado que los núcleos de los ovocitos en crecimiento de *M. brachypoda* muestran la presencia de cromosomas plumosos, de algunos nucleólos y aumento considerable de tamaño, puede inferirse que el núcleo de los ovocitos en esta especie tiene un papel similar en la síntesis y transporte de materiales nucleares.

Durante el crecimiento temprano los ovocitos de *M. brachypoda* presentan en la región del ovoplasma subyacente al núcleo, el núcleo vitelino. Esta estructura ha sido descrita en los ovocitos tempranos de diversas especies de reptiles (*M. brevicollis*, Farag, 1983; *A. atra*, Van Wyk, 1984; *S. t. torquatus* y *C. pectinata*, Uribe *et al.*, 1995, 1996). Guraya (1989) describe la presencia del núcleo vitelino en los ovocitos en el estadio previo a la formación de los cromosomas plumosos y señala que la presencia de esta estructura en los ovocitos tempranos, es característica de los vertebrados. Cita también este autor que el núcleo vitelino es un componente del cuerpo de Balbiani, centro de actividad sintética y metabólica

alta en los ovocitos de los reptiles. El cuerpo de Balbiani se encuentra constituido por RNA, proteínas y algunas lipoproteínas, así como, de complejo de Golgi, mitocondrias y diferentes cuerpos lipídicos.

La actividad sintética y metabólica asociada a las estructuras como los cromosomas plumosos y el núcleo vitelino, se refleja en el incremento en tamaño mostrado por los ovocitos de *M. brachypoda* durante la previtelogénesis (estadio I diámetro promedio de los ovocitos de 74.5 μm al estadio III 310.4 μm). Este incremento sugiere, una correlación con la acumulación de RNAs, proteínas y organelos celulares, en relación con lo citado por Guraya (1989). Sin embargo, si se compara el incremento en tamaño de los ovocitos de *M. brachypoda*, con los de algunas especies de lagartijas como: *M. brevicollis* (estadio II diámetro de los ovocitos 215-310 μm , estadio III 350-486 μm ; Farag, 1983); *S. t. torquatus* (II- 120 μm , III- 0.7 mm; Uribe *et al.*, 1995) puede notarse que el incremento es menor en los ovocitos de *M. brachypoda* lo que podría interpretarse como una actividad metabólica menor.

Los cambios observados en el ovoplasma de los ovocitos previtelogénicos de *M. brachypoda* son similares a los reportados por Farag (1983) para los estadios I y III en *M. brevicollis* pero difieren notablemente en el estadio II ya que no se menciona la presencia de los haces fibrilares densos en el ovoplasma de los ovocitos previtelogénicos, observados claramente en *M. brachypoda*. La presencia de estos haces fibrilares sólo ha sido descrita en *C. pectinata* (Uribe *et al.*, 1996).

En el estadio avanzado de la previtelogénesis (estadio III) se observan en el ovoplasma de los ovocitos de *M. brachypoda* algunas vacuolas pequeñas que aumentan en número y tamaño durante la vitelogénesis temprana. Estas características de los ovocitos durante la previtelogénesis y vitelogénesis temprana son similares al patrón general descrito en *H. maculatus* (Boyd, 1940); *M. brevicollis* (Farag, 1983); *A. atra* (Van Wyk, 1984); *S. t. torquatus* (Uribe *et al.*, 1995) y *C. pectinata* (Uribe *et al.*, 1996). Guraya (1989) menciona que las

estructuras de apariencia vacuolar pueden estar asociadas con la acumulación de lípidos, los cuales son transportados y almacenados en el ovoplasma durante el crecimiento de los ovocitos, debido al procesamiento histológico una buena cantidad de esos lípidos se pierde.

Al inicio de la vitelogénesis, el ovoplasma en los ovocitos de *Mabuva brachypoda* muestra una apariencia areolar denotándose en la periferia la formación de pequeños gránulos de vitelo. Sin embargo, el tamaño de estos gránulos prácticamente no cambia permaneciendo de tamaño muy pequeño, no se observa la formación de grandes plaquetas vitelinas y el ovoplasma en estadios avanzados muestra gránulos dispersos. Estos datos difieren de los reportados para otras especies de lagartijas en cuanto al proceso general de vitelogénesis, ya que estas especies almacenan grandes cantidades de vitelo y presentan una vitelogénesis larga dando como resultado, al final de ésta, la formación de un ovocito telolécito característico de los reptiles (Boyd, 1940; Betz, 1963; Goldberg, 1970; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1993; Uribe *et al.*, 1995, 1996). El hecho de que *M. brachypoda* muestre solamente el almacenamiento de pequeños gránulos vitelinos en el ovoplasma y una vitelogénesis corta, si se compara con la vitelogénesis de otras especies de lagartijas, se relaciona directamente con el tamaño pequeño de los ovocitos microlécitos que esta especie presenta.

Callard y Ho (1987), establecen que en los vertebrados el aporte de nutrientes para el embrión en desarrollo puede ser principalmente de tres formas: (1) a partir de las sustancias de reserva almacenadas en el ovocito durante la vitelogénesis (lecitotrofa); (2) por el aporte directo de nutrientes por medio de la actividad secretora de la pared uterina (histotrofa) o (3) a través de la conexión materna directa (placentotrofa, matrotrofa). En los vertebrados ovíparos la única fuente de nutrientes para el embrión en desarrollo es el vitelo: sin embargo, en los vertebrados vivíparos por lo menos dos de estos mecanismos pueden encontrarse. Como resultado del análisis sobre las formas de nutrición embriofetal en los diferentes grupos de vertebrados, estos autores proponen, que en todos los

linajes de vertebrados en los que ha evolucionado la viviparidad ha habido una supresión gradual de la síntesis de vitelo, a favor de medios uterinos alternativos en el mantenimiento del desarrollo fetal. El grado de inhibición de la vitelogénesis y la reducción del almacenamiento de vitelo, está correlacionado directamente con el grado de complejidad de los mecanismos uterinos para el aporte de nutrientes, presentándose en los mamíferos euterios la supresión total de la síntesis de vitelo y en los cuales se desarrolla una compleja placenta corioalantoidea.

Lombardi (1998) cita que en las especies de vertebrados con nutrición placentotrófica (matrotrófica) la cantidad y calidad del vitelo depositado durante el proceso de vitelogénesis es reducida, lo que está relacionado directamente con el grado de complejidad de los mecanismos uterinos (placentación) para el aporte de nutrientes al embrión en desarrollo. En los reptiles la matrotrofia es sólo conocida en especies de lagartijas del género *Mabuya* y *Chalcides*.

En *M. brachypoda*, las observaciones en cuanto a tamaño y tipo de los ovocitos, tamaño de la progenie y periodo de gestación son muy similares a los reportados para; *M. heathi* y *M. bistrata* (Vitt y Blackburn, 1983, 1991; Blackburn *et al.*, 1984); *M. frenata* (Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998) y *M. mabouya* (Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001), lo cual sugiere que *M. brachypoda* presenta un tipo de nutrición fetal placentotrófica similar al de las especies arriba citadas.

En *M. brachypoda* al inicio de la maduración folicular, los ovocitos previtelogénicos tempranos están rodeados por una capa sencilla de células foliculares planas. Durante el crecimiento folicular previtelogénico, la capa de células granulosas se engrosa y diferencia formando una estructura polimórfica. Una vez que la vitelogénesis se ha iniciado, la granulosa se transforma en una capa de epitelio plano monomórfico. Estos cambios son esencialmente iguales a los que se han descrito en otras especies de reptiles escamados (Boyd,1940; Betz,1963; Goldberg,1970; Farag,1983; Van Wyk,1984; Ramírez-Pinilla *et al.*,1989; Estrada *et al.*,1990; Shanbhag y Prasad,1993; Uribe *et al.*,1995,1996).

La capa granulosa polimórfica observada en *M. brachypoda* se encuentra formada por las células pequeñas, intermedias y piriformes, mostrando la capa granulosa el patrón morfológico característico descrito para otras especies de squamata (*H. maculatus*, Boyd, 1940; *N. rhombifera*, Betz, 1963; *S. jarrovi*, Goldberg, 1970; *M. brevicollis*, Farag, 1983; *A. atra*, Van Wyk, 1984; *Phenacosaurus heterodermus*, Ramírez-Pinilla *et al.*, 1989; *S. mucronatus*, Estrada *et al.*, 1990; *C. versicolor*, Shanbhag y Prasad, 1993; *S. t. torquatus* y *C. pectinata*, Uribe *et al.*, 1995, 1996). Sin embargo las células piriformes en *Mabuya brachypoda* son grandes y de forma redonda y no se observan las proyecciones citoplásmicas descritas en las células piriformes de las especies de squamata antes citadas. Algunos autores han propuesto que las células piriformes tienen un papel esencial en la transferencia de precursores del vitelo, así como, en la síntesis y transporte de RNA a través de los puentes intercelulares (Guraya, 1998; Uribe *et al.*, 1996). El aumento en número de las células piriformes durante la previtelogénesis en *M. brachypoda*, sugiere que estas células pueden tener un papel similar en el almacenamiento de nutrientes y requerimientos de los ovocitos en crecimiento, como ha sido propuesto para otras especies de squamata (Guraya, 1989; Uribe *et al.*, 1996). Sin embargo, el hecho de que las proyecciones citoplásmicas, así como las características citoplásmicas descritas en otras especies de lagartijas (Guraya, 1989; Uribe *et al.*, 1996) no se hayan observado en las células piriformes de *M. brachypoda*, podría implicar otra forma de relación entre las células foliculares y el ovocito, dada no tanto por el cono de comunicación, sino por microvellosidades.

Con el crecimiento posterior del folículo la zona pelúcida se diferencia en la capa externa hialina e interna radiada. La zona radiada, está formada por los procesos de las células de la granulosa y las microvellosidades de la superficie del ovocito que atraviesan la capa homogénea dándole la apariencia estriada, la presencia de estas estriaciones se relaciona con el transporte de sustancias desde la capa granulosa hacia el interior del ovocito (Guraya, 1989). Los cambios

observados en la zona pelúcida de los ovocitos en crecimiento de *M. brachypoda* coinciden con las características descritas por Guraya (1989), sin embargo, el aumento en grosor de ésta no es tan evidente como el observado en el caso de *S. t. torquatus* y *C. pectinata* (Uribe *et al.*, 1995,1996), esto posiblemente esté relacionado con el proceso de vitelogénesis, que en esta especie es más corto.

El desarrollo y morfología de los cuerpos lúteos en *M. brachypoda* muestra similitud con el patrón descrito para otras especies de lagartijas tales como: *H. maculatus* (Boyd, 1940); *S. jarrovi* (Goldberg, 1970); *M. brevicollis* (Farag, 1983); *A. atra* (Van Wyk, 1984); *Crotaphytus collaris* y *Eumeces obsoletus* (Fox y Guillette, 1987); *Sceloporus mucronatus* y *Sceloporus grammicus* (Villagrán-Santa Cruz, 1989); *Cordylus giganteus* (Van Wyk, 1994); *S. t. torquatus* (Uribe *et al.*, 1995); *Chalcides chalcides* (Guarino *et al.*, 1998); *Sceloporus palaciosi* (Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999).

Los cuerpos lúteos muestran ser estructuras en las cuales se lleva acabo la síntesis de hormonas esteroides como progesterona, estradiol y testosterona. Estudios realizados en diferentes especies de lagartijas han mostrado, que el cuerpo lúteo es la principal fuente de progesterona y que se denota una estrecha relación entre las características histológicas de las células luteínicas y los niveles de concentración de progesterona en plasma (Fox y Guillette, 1987; Xavier, 1987; Guraya, 1989; Flemming, 1994; Van Wyk, 1994; Guarino *et al.*, 1998).

En diferentes especies de lagartijas se ha determinado que la actividad secretora de progesterona por los cuerpos lúteos, se encuentra relacionada con la duración y mantenimiento de la gestación (Guillette y Jones, 1985; Xavier, 1987). El período de vida del cuerpo lúteo es variable y depende de la especie, así como del modo de reproducción. En las lagartijas vivíparas, el cuerpo lúteo puede ser activo durante todo el período de gestación o por un período variable después de la ovulación (Farag, 1983; Xavier, 1987; Guraya, 1989; Villagrán-Santa Cruz, 1989; Van Wyk, 1994; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999). El cuerpo

lúteo no es la única fuente de progesterona en el mantenimiento de la gestación. Se ha involucrado a otras estructuras como los folículos atrésico (Guraya, 1989) y la placenta corioalantoidea (Guillette *et al.*, 1981; Guillette y Jones, 1985; Villagrán-Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999). Guarino *et al.* (1998) encontraron en *Ch. chalcides* que el cuerpo lúteo empieza a mostrar indicios de regresión en la gestación media, mostrando además un decremento de la actividad de la 3 β hidroxisteroide deshidrogenasa (3 β HSD) y cuando los cuerpos lúteos muestran degeneración de la porción central durante la gestación avanzada, presentan una débil actividad 3 β HSD, sin embargo, los niveles de progesterona secretada por la placenta se incrementan durante la gestación media, alcanzando niveles máximos cuando los cuerpos lúteos degeneran en la gestación avanzada.

A partir del análisis histológico y los datos morfométricos del cuerpo lúteo a lo largo del período de gestación en *M. brachypoda* se identificaron tres estadios de desarrollo. Luteogénesis, caracterizada por el aumento en el volumen total, el volumen de la masa lútea y el grosor de la teca. La proliferación de las células foliculares, luteinización de las células foliculares (núcleos grandes, redondos y con un nucleólo evidente) y engrosamiento y vascularización de la teca. Madurez lútea, durante este estadio el cuerpo lúteo se hace más compacto, los valores del VTCL, VMCL y grosor de la teca decrecen. Las células luteínicas muestran citoplasma con algunas vacuolas, núcleos redondos, grandes y con un nucleólo, teca definida en teca externa e interna y vascularizada. Lueteólisis, se caracteriza por la formación de espacios intercelulares, aumento de la vacuolización en el citoplasma y presencia de núcleos picnóticos en las células luteínicas y disminución de la vascularización de la teca, el VTCL y el VMCL muestran los valores más bajos. Este patrón es similar al descrito para otras especies de lagartijas como: *H. maculatus* (Boyd, 1940); *S. jarrovi* (Goldberg, 1970); *M. brevicollis* (Farag, 1983); *A. atra* (Van Wyk, 1984); *C. collaris* y *E. obsoletus* (Fox y Guillette, 1987); *S. mucronatus* y *S. grammicus* (Villagrán-Santa Cruz, 1989); *S. mucronatus* (Estrada *et al.*, 1990); *C. giganteus* (Van Wyk, 1994); *S. t. torquatus* (Uribe *et al.*, 1995); *Ch. chalcides* (Guarino *et al.*, 1998); *S. palaciosi* (Villagrán-

Santa Cruz y Méndez-de la Cruz, 1999). Sin embargo, difiere de éste en cuanto a la variación del grosor de la teca, ya que en *M. brachypoda* el grosor de la teca no muestra una disminución drástica a lo largo del período de gestación e incluso se incrementa ligeramente en la regresión avanzada.

En relación con las observaciones histológicas de los cuerpos lúteos de *Mabuya brachypoda* puede inferirse, que los cuerpos lúteos muestran claros signos de actividad luteogénica de julio a octubre, período durante el cual se denotan las fases de luteogénesis y madurez lútea. A partir de noviembre se empiezan a observar indicios de regresión alcanzando el mayor grado durante el mes de junio, cuando las hembras muestran los sacos embrionarios más grandes. Por lo tanto, el cuerpo lúteo de *M. brachypoda* tiene un período de actividad secretora de progesterona muy corto (aproximadamente cuatro meses). Considerando que *M. brachypoda* muestra un período de gestación largo (9-11 meses) y los datos obtenidos en los estudios previamente citados, podría sugerirse que la actividad secretora de progesterona por el cuerpo lúteo en esta especie, empieza a decrecer en noviembre, alcanzando sus niveles más bajos en junio y probablemente la placenta tenga un papel importante en la secreción de progesterona durante la gestación. Sin embargo, se requiere de estudios más específicos tanto de los cuerpos lúteos, como de la estructura placentaria en *M. brachypoda*, para poder determinar la relación entre la actividad secretora de los cuerpos lúteos y de la placenta en el mantenimiento de la gestación.

En *M. brachypoda* se observaron folículos atrésicos durante la previtelogénesis y vitelogénesis, siendo más frecuente en los folículos previtelogénicos con granulosa polimórfica durante el período de gestación. Esta condición ha sido reportada en otras especies de reptiles tal y como lo reportan Betz (1963); Goldberg (1970); Van Wyk (1984); Fox y Guillette (1987); Villagrán-Santa Cruz (1989); Guraya (1989); Méndez-de la Cruz *et al.* (1993); Uribe *et al.* (1995). Sin embargo, Boyd (1940) en *H. maculatus* y Farag (1983) en *M. brevicollis* no reporta la presencia de folículos atrésicos durante la gestación.

La atresia folicular es un fenómeno común en los ovocitos de los reptiles. Algunos autores mencionan que este proceso puede ocurrir en cualquier estadio de desarrollo, pero hay un incremento en el número de folículos atrésicos en el ovario posovulatorio, cuando también se encuentran cuerpos lúteos (Betz, 1963; Guraya, 1989). Guraya (1989) sugiere que la función esencial de la atresia folicular parece ser la de limitar el número de ovocitos que son ovulados y que esta función es especie-específica. Menciona también que los factores involucrados en la determinación del número de folículos que formarán folículos vitelogénicos y las causas por las cuales un gran número de éstos presentan atresia en reptiles no están bien definidas. Considera que la atresia folicular es resultado de niveles bajos de hormonas gonadotropinas, particularmente en el período preoviposición o inmediatamente después del apareamiento. Fox y Guillette (1987) reportan que la concentración de progesterona en plasma está correlacionada positiva y significativamente con la atresia folicular en *C. collaris* y *E. oboletus* y citan que la progesterona puede actuar a nivel del hipotálamo o hipófisis inhibiendo la secreción de gonadotropinas y dando como resultado la atresia de los folículos en desarrollo. En *M. brachypoda* la atresia folicular ocurre cuando también hay cuerpos lúteos en el ovario lo que sugiere que éste proceso puede deberse a un mecanismo de inhibición de las gonadotropinas por la progesterona o por una acción sinérgica entre los folículos atrésicos y los cuerpos lúteos.

MORFOLOGÍA DEL OVIDUCTO

La morfología general e histología del oviducto de *M. brachypoda* es similar a la descrita previamente en otros reptiles squamata, durante la fase gestante y no gestante (vitelogénesis). En ellos se observaron cambios significativos, los cuales están relacionados con el ciclo ovárico (Cuellar, 1966, 1970; Jones y Guillette, 1982; Licht, 1984; Uribe *et al.*, 1988; Adams y Cooper, 1988; Villagrán-Santa Cruz, 1989; Palmer *et al.*, 1993; Whittier *et al.*, 1994; Perkins y Palmer, 1996; Corso *et al.*, 2000).

Los cambios observados durante estas fases hacen evidente las diferencias regionales en el oviducto. Durante la fase no gestante, el infundíbulo, tubo y vagina, mostraron cambios en el epitelio del lumen en cuanto; la altura de las células epiteliales columnares, la ciliación muy evidente y mayor número de células no ciliadas, secretoras, siendo esta actividad secretora positiva para la reacción de mucopolisacáridos. El tubo durante esta fase mostró abundantes glándulas alveolares en la lámina propia.

Durante la fase gestante los cambios más evidentes en las regiones del infundíbulo, tubo y vagina fueron; disminución en la altura de las células epiteliales columnares, mayor número de células ciliadas, pero con cilios menos evidentes, las células no ciliadas son menos abundantes, la actividad secretora de estas células es menos notable. La presencia de las glándulas alveolares en el tubo decrece significativamente. Es importante señalar que durante esta fase se observaron en la lámina propia de la vagina células cebadas y las cuales se denotaron en proceso de degranulación.

Los cambios mostrados por el infundíbulo, tubo y vagina durante las fases gestante y no gestante en *M. brachypoda*, muestran semejanza con los cambios descritos por Uribe *et al.* (1988); Palmer *et al.* (1993); Perkins y Palmer (1996); Blackburn (1998). La presencia de células secretoras y las cuales se tiñen positivamente para la secreción de mucopolisacáridos en estas regiones del oviducto, han sido reportadas por Cuellar (1966); Uribe *et al.* (1988); Palmer *et al.* (1993); Perkins y Palmer (1996); Blackburn (1998). Estos autores sugieren que los productos secretados por estas células son glicosaminglucanos y que estos productos probablemente actúen como lubricantes de la superficie epitelial facilitando el transporte de los ovocitos hacia el interior del oviducto, así como también, el movimiento de los espermatozoides hacia el infundíbulo.

Considerando las observaciones de los autores arriba citados, los cambios en el oviducto de *M. brachypoda*, durante la vitelogénesis, sugieren que el oviducto durante esta fase se prepara para la próxima recepción del ovocito.

Diversos autores han propuesto que las características mostradas por las células no ciliadas del epitelio columnar del oviducto durante las fases no gestante y gestante sugieren cambios en la actividad secretora de estas células. Estos cambios parecen estar relacionados con la síntesis de hormonas esteroides en el ovario. En algunas especies de escamados se ha encontrado que las modificaciones en la altura de las células epiteliales y ciliación, así como en la actividad secretora, están relacionados con la síntesis de 17β estradiol y progesterona (Jones y Guillette, 1982; Licht, 1984; Uribe *et al.*, 1988; Blackburn, 1998).

Las observaciones acerca de los cambios en el oviducto de *M. brachypoda*, sugieren la influencia de las hormonas esteroides secretadas por el ovario durante la vitelogénesis, fase durante la cual las concentraciones de estrógenos en plasma presumiblemente son más altas.

Es importante señalar que durante este estudio sólo se observaron células cebadas en la vagina durante la fase gestante, esto difiere de lo reportado para *C. pectinata* (Uribe *et al.*, 1988), especie en la que se observaron células cebadas en el oviducto durante la vitelogénesis. Por otro lado, no se denotó la presencia de regiones especializadas en la vagina, para el almacenamiento de espermatozoides en *M. brachypoda*. Característica que muestra relación con el ciclo reproductivo sincrónico que se observó en esta especie.

El útero de *M. brachypoda*, al igual que en otras especies de reptiles squamata (Blackburn, 1998; Corso *et al.*, 2000), presenta cambios estacionales que están estrechamente relacionados con el ciclo ovárico. La pared uterina se hipertrofia debido a un incremento de las capas endometrial y miometrial durante

la fase de vitelogénesis, durante la fase gestante la pared uterina se adelgaza debido a la presencia de los huevos o embriones.

Las diferencias encontradas en las características histológicas en el útero de *M. brachypoda* durante las fases vitelogénica y gestante están relacionadas esencialmente con: la reducción de pliegues de la pared uterina, la presencia de células epiteliales secretoras y la ausencia de células epiteliales ciliadas durante la gestación. Es importante señalar que la ciliación de las células epiteliales columnares uterinas durante la vitelogénesis no es tan evidente, como la observada en el infundíbulo, tubo y vagina durante esta fase. Blackburn (1998); Corso *et al.* (2000) citan que en las lagartijas vivíparas, la cantidad de estos tipos de células depende de la fase del ciclo reproductivo, que el epitelio uterino es no ciliado durante la gestación y ciliado durante la fase no gestante. Por lo que entonces los cambios mostrados en la pared uterina de *M. brachypoda* son semejantes a los reportados para otras especies de lagartijas vivíparas.

Las células secretoras se observan dispersas entre las células ciliadas durante la vitelogénesis. Sin embargo durante la gestación el epitelio uterino está constituido esencialmente por células secretoras, éstas varían en tamaño en las diferentes regiones de la cámara embrionaria y las cuales muestran reacción positiva en la región apical para los mucopolisacáridos. Por lo que entonces, durante la fase de gestación las células secretoras parecen tener una función histotrófica para el embrión en desarrollo en *M. brachypoda*. Datos similares han sido reportados por; Corso *et al.* (2000) para *Ch. o. tiligugu*; Jerez y Ramírez-Pinilla (2001) para *M. mabouya* y Blackburn y Vitt (2002) para *M. heathi*.

Durante la fase no gestante la lámina propia se observa ligeramente edematosa y con gran cantidad de glándulas alveolares y vasos sanguíneos, estas características son similares a las descritas por Uribe *et al.*, 1988; Palmer *et al.*, 1993; Perkins y Palmer, 1996; Blackburn, 1998; Corso *et al.*, 2000.

Las glándulas uterinas se consideran como los centros de síntesis y secreción de los componentes de la membrana del cascarón, estas glándulas se encuentran en gran actividad sintética durante la vitelogénesis (Uribe *et al.*,1988; Palmer *et al.*,1993; Perkins y Palmer,1996; Blackburn,1998; Corso *et al.*,2000). Si bien estas glándulas son abundantes y muestran actividad durante la vitelogénesis en *M. brachypoda* las características mostradas son ligeramente más tenues que en otras especies de reptiles. Esto posiblemente esté relacionado con la delgada membrana del cascarón que se forma alrededor de los huevos en las especies de lagartijas vivíparas y la cual tiende a desaparecer en la gestación media y avanzada como en *M. bistrata* (Vitt y Blackburn, 1991); *M. heathi* (Blackburn *et al.*,1984, Blackburn y Vitt, 2002); *Ch. chalcides* (Blackburn,1998); *Ch. o. tilligugu* (Corso *et al.*,2000); *M. mabouya* (Jerez y Ramírez-Pinilla,2001).

Durante la fase de gestación la pared uterina en el hemisferio embrionario se pliega. Estos pliegues están constituidos por un epitelio columnar alto y secretor. La lámina propia se reduce y en ésta se observan algunas glándulas y numerosos vasos sanguíneos. Sin embargo, en el hemisferio abembrionario el epitelio columnar muestra células que van de columnares a cúbicas y planas. La lámina propia está muy reducida y en ella se observan escasas glándulas y muchos vasos sanguíneos subyacentes al tejido epitelial. Estas características son similares a las reportadas en otras especies de lagartijas vivíparas (Blackburn, 1998; Corso *et al.*, 2000; Jerez y Ramírez-Pinilla,2001). La reducción en el número de glándulas y la hipervascularización de la pared uterina durante la gestación son características importantes que se presentan en las lagartijas vivíparas y que están estrechamente relacionadas con esta forma de reproducción (Guillette, 1982, 1989, 1993; Blackburn, 1998).

Blackburn (1998) reporta que en las formas vivíparas las características uterinas que posiblemente aumenten el intercambio de gases y el transporte de agua y nutrientes son: una membrana del cascarón vestigial a consecuencia de la reducción de la función glandular; disolución o pérdida de la membrana del

cascarón durante la gestación; progresiva disminución en el grosor del epitelio uterino y la yuxtaposición a las membranas fetales y las especializaciones histológicas desarrolladas en el útero para la transferencia de nutrientes en la región de la alantoplacenta. Estas especializaciones incluyen: pliegues de la mucosa hipertrofiados y vascularizados, que se interdigitan con el tejido corioalantoideo. Células epiteliales altas y secretoras, sobre todo en la región de los pliegues reduciendo su tamaño en el hemisferio abembrionario. Estas características contribuyen a disminuir la distancia de difusión transcápilar para el intercambio gaseoso, así como, facilitan el paso del agua y nutrientes de la madre al embrión. En relación con lo arriba citado, las características observadas en la pared uterina en el hemisferio embrionario en *M. brachypoda* parecen tener un papel importante en la transferencia de nutrientes de la madre al feto.

El miometrio uterino en *M. brachypoda*, muestra características semejantes a las descritas en otras especies de lagartijas vivíparas por Blackburn (1998); Corso *et al.* (2000) y Jerez y Ramírez-Pinilla (2001). Estos cambios implican distensión de la capa muscular en la cámara embrionaria tal que es difícil distinguir la capa interna circular y la externa longitudinal, esta atenuación de las capas musculares es una respuesta a la distensión provocada por la presencia del huevo o el embrión y es evidente si se compara con el miometrio uterino de las regiones interembrionarias (Blackburn, 1998).

La presencia de segmentos uterinos entre las cámaras embrionarias han sido reportados en algunas especies de lagartijas y serpientes tales como; *D. punctatus* (Perkins y Palmer, 1996); *Ch. chalcides* (Blackburn, 1998) y *M. mabouya* (Jerez y Ramírez-Pinilla, 2001). Las características histológicas mostradas por estas regiones interembrionarias muestran, sobre todo en la región de unión entre la cámara embrionaria y la región interembrionaria, una pared uterina con pliegues altos, epitelio con células secretoras y numerosas glándulas en la lámina propia, lo que sugiere que esta región tiene una gran actividad secretora. Las características observadas en estas regiones son muy semejantes a las descritas por Jerez y

Ramírez-Pinilla (2001) en *M. mabouya*. Sin embargo, no se encuentra ninguna referencia a la posible función de esta región.

Los cambios presentados por el oviducto a lo largo del ciclo reproductivo están estrechamente relacionados con la producción de hormonas esteroides por el ovario (Jones y Guillette, 1982; Licht, 1984; Uribe *et al.*,1988; Blackburn,1998). Diversos estudios muestran que las hormonas estrogénicas, principalmente el 17 β -estradiol, inducen el incremento de la altura de las células epiteliales, la ciliación de éstas, así como el incremento en número, desarrollo y actividad de las células secretoras y glándulas en las regiones del oviducto. Otros sugieren que la hormona progesterona reduce el crecimiento ciliar y el tamaño de las células y en otros casos se ha notado que las combinaciones de estradiol y progesterona pueden tener un efecto estimulante significativo sobre los oviductos, aumentando la vascularización (Jones y Guillette, 1982; Licht, 1984; Uribe *et al.*,1988; Blackburn,1998). En relación con lo antes citado, se sugiere que los cambios observados en el oviducto de *M. brachypoda*, durante la vitelogénesis, están relacionados con la secreción de estrógenos por el ovario y cuyas concentraciones en plasma presumiblemente son más altas durante esta fase. El incremento en la vascularización durante la fase de gestación sugiere una relación con la secreción de progesterona. Sin embargo se requieren de otros estudios para poder establecer la interacción entre las hormonas ováricas y los cambios del oviducto a lo largo del ciclo reproductivo en esta especie.

La presencia de regiones abortivas en lagartijas vivíparas ha sido reportado en *M. heathi* (Vitt y Blackburn,1983) y *Ch. chalcides* (Blackburn *et al.*,1998). Blackburn *et al* (1998) señalan que aunque se ha asumido frecuentemente que los huevos abortados por las hembras de *Ch. chalcides* son reabsorbidos existen pocas evidencias microscópicas disponibles sobre este aspecto. Sin embargo, el examen histológico de los sitios de aborto muestra, que las características histológicas del útero en esta región son muy similares, a la del útero de lagartijas en la etapa de gestación temprana. El epitelio uterino consiste de una capa de

epitelio columnar de simple a pseudoestratificado en algunas regiones, el cual no muestra evidencias de fagocitosis del vitelo. La lámina propia con glándulas y vascularizada y la cual no contiene ni gotas de vitelo ni grupos de leucocitos. En algunas regiones de la lámina propia se observan dispersas algunas células cebadas y macrófagos. Los huevos abortados se observan degradados y en proceso de extrusión de la cámara embrionaria. Características muy semejantes fueron observadas en las regiones abortivas en *M. brachypoda*.

Vitt y Blackburn (1983) y Blackburn *et al* (1998) proponen que, la habilidad para terminar la gestación puede conferir ventajas significativas a los squamata vivíparos. La inversión reproductora puede estar modulada por la disponibilidad de alimento y el estrés ambiental aumentando la probabilidad de que la hembra pueda sobrevivir para reproducirse nuevamente.

CICLO REPRODUCTIVO EN LOS MACHOS

En este estudio se consideraron como machos sexualmente maduros a aquellos individuos que presentaron una LHC ≥ 65.86 mm y los cuales tuvieron un volumen testicular grande y mostraron espermatozoides en los tubos seminíferos y epidídimo. De agosto a febrero los organismos colectados con un tamaño < 65.86 mm mostraron las mismas características histológicas que los organismos seleccionados para este estudio. Estos datos sugieren que los machos de *M. brachypoda* al igual que las hembras parecen alcanzar la madurez sexual a un tamaño pequeño y/o edad temprana. Datos similares han sido reportados por Webb (1958) para *M. brachypoda* en otras localidades de México, así como por Vitt y Blackburn (1983) en *M. heathi*; Vribradic y Duarte-Rocha (1998) para *M. frenata* y Duarte-Rocha y Vrcibradic (1999 en Ramírez-Pinilla *et al.*, 2001) en *M. macrorhyncha* y *M. agilis*; (Cuadro 1).

Vitt y Blackburn (1983) sugieren que los machos de *M. heathi* alcanzan la madurez sexual entre los 3 a 6 meses de edad y que el macho más pequeño

presumiblemente está en su primer año de vida, es probable que no todos, o quizá ninguno de éstos, alcancen a madurar sexualmente en el período reproductivo. No se sabe si los machos pequeños, sexualmente maduros, son capaces de aparearse exitosamente.

El ciclo reproductivo en los machos de *M. brachypoda* está estrechamente acoplado con el ciclo reproductivo de la hembras. Las gónadas de los machos de *M. brachypoda* en Tabasco, muestran actividad testicular máxima de mayo a junio, justo antes de la actividad vitelogénica máxima en la hembras. La sincronía reproductiva en machos y hembras ha sido reportada para otras especies de lagartijas tropicales, tales como; *M. heathi* (Vitt y Blackburn, 1983); *Sceloporus variabilis* (Benabib, 1994) y *M. frenata* (Vrcibradic y Duarte-Rocha, 1998).

Los datos derivados del estudio histológico y morfométrico del testículo de *M. brachypoda* indican que esta especie presenta un ciclo reproductivo estacional y sincrónico y en donde la máxima actividad reproductiva ocurre en la primavera y verano. El ciclo espermatogénico presenta las fases típicas de todo ciclo (i.e. recrudescencia, máxima actividad testicular, regresión y quiescencia) Estrada *et al.* (1990); Villagrán-Santa Cruz *et al.* (1994).

El patrón reproductivo estacional de *M. brachypoda* muestra similitud con el descrito para las lagartijas vivíparas de climas templados (primavera-verano) así como con el de las lagartijas ovíparas de climas tropicales las cuales muestran también ciclos reproductivos primavera-verano, tales como; *Phrynosoma douglassi* (Goldberg, 1971); *Gerrhonotus. c. principis* (Vitt, 1973); *Xantusia riversiana* (Goldberg y Bezy, 1974); *Gonadotes. albogularis* (Sexton y Turner, 1971); *Ameiva. a. petersei* (Simmons, 1975); *Liolaemus. lutzae* (Duarte-Rocha, 1992). Webb (1958) reporta para machos de *M. brachypoda* valores testiculares máximos en los meses de junio y julio y un descenso de éstos valores de agosto a octubre, lo que muestra coincidencia con los datos obtenidos para *M. brachypoda* en Tabasco. Así también, Vitt y Blackburn (1983) en *M. heathi* y Vrcibradic y

Duarte-Rocha (1998) en *M. frenata* mencionan que los machos de estas especies muestran un ciclo reproductivo estacional definido por el período en el que se alcanzan los valores testiculares máximos durante la época de sequía (primavera).

Goldberg y Parker (1975) y Vrcibradic y Duarte-Rocha (1998) citan que los factores climáticos, como la temperatura, fotoperíodo y precipitación, parecen ejercer una fuerte influencia sobre los ciclos reproductivos en los machos. Los datos obtenidos en este estudio sugieren que los factores ambientales parecen influir la fisiología reproductiva de los machos de *M. brachypoda*, evidente por la estacionalidad, la cual va acompañada de notables cambios histológicos en el testículo, determinados por el ciclo espermatogénico. Sin embargo, se requiere llevar a cabo estudios más precisos, a partir de los cuales se pueda determinar cual y/o cuales son los factores climáticos que influyen en el ciclo reproductivo de los machos en *M. brachypoda*.

Licht (1984) menciona que en los machos los ciclos testiculares pueden ser categorizados desde el punto de vista de su relación con el ciclo ovárico. Con base en este criterio el ciclo espermatogénico de *M. brachypoda* se identificó como de tipo prenupcial, ya que los espermatozoides son producidos antes de la época de apareamiento. Datos similares han sido reportados por Vitt y Blackburn (1983) en *M. heathi*; Flemming (1994) en *M. capensis* y Vrcibradic y Duarte-Rocha (1998) en *M. frenata*.

Las observaciones histológicas del testículo y epidídimo de *M. brachypoda*, indican que estos órganos reproductores se encuentran constituidos por los mismos elementos tisulares descritos para otras especies de saurios y los cuales se organizan siguiendo el patrón común descrito en muchas especies de lagartijas *Uta s. stejnegeri* (Hahn, 1964; *P. douglassi* (Goldberg, 1971); *Japalura s. formosensis*, *Takydromus septentrionalis* y *Hemidactylus frenatus* (Cheng y Lin, 1977); *Eumeces obsoletus* (Elliott, 1985); *Sauromalus Obesus* (Abts, 1988); *S. f. torquatus* (Hernández, 1991).

El análisis de las características histológicas del epitelio seminífero y epididimo. Los datos morfométricos de los túbulos seminíferos, epitelio seminífero y conductos y epitelio epididimario, permitieron determinar siete estadios en el ciclo espermatogénico anual en organismos adultos de *M. brachypoda*, observándose todas las etapas de la espermatogénesis, desde espermatogonias hasta espermatozoides en los estadios III y IV. Los aspectos morfológicos de las células germinales durante la espermatogénesis y espermiogénesis, así como en el proceso de regresión son semejantes a los descritos en otras especies de saurios como: *U. s. stejnegeri* (Hahn, 1964); *J. s. formosensis*, *T. septentrionales* y *H. frenatus* (Cheng y Lin, 1977); *C. bicarinata* (Zug *et al.*, 1982); *E. obsoletus* (Elliott, 1985); *S. obesus* (Abts, 1988); *S. mucronatus* (Estrada *et al.*, 1990; Villagrán-Santa Cruz *et al.*, 1994); *S. t. torquatus* (Hernández, 1991). Sin embargo, es importante señalar que en este estudio el estadio I se caracterizó por la presencia de abundantes espermatoцитos primarios, lo que difiere por lo reportado por los autores antes citados para este estadio, caracterizado por la presencia de abundantes espermatogonias. Esta diferencia puede deberse a que las clasificaciones aplicadas pueden tomar como etapa 1 la correspondiente a la regresión, como en el caso de Cheng y Lin (1977); Flemming (1994), o bien, la de recrudescencia temprana como en el caso de Villagrán-Santa Cruz *et al.* (1994).

Después de un breve período de quiescencia en diciembre, se inicia la recrudescencia en febrero, estadio en el que, las células predominantes son los espermatoцитos primarios. La proliferación máxima de espermatoцитos primarios y secundarios ocurre en los meses de marzo y abril. Observándose la actividad testicular máxima en mayo y junio. El ciclo reproductivo en los machos de *M. brachypoda* muestra una etapa de recrudescencia de tres meses, con un estadio de actividad testicular máxima de dos meses. Estos datos sugieren que el ciclo espermatogénico en *M. brachypoda* es corto. Este ciclo espermatogénico muestra semejanza con otros descritos en especies estacionales monoóstricas y en las cuales este proceso se extiende durante tres o cuatro meses (Saint-Girons, 1985).

Vrcibradic y Duarte-Rocha (1998), reportan datos similares a los obtenidos en este estudio en machos de *M. frenata*, en los que la recrudescencia tiene una duración de tres meses (agosto a octubre) y la actividad testicular máxima tiene una duración de tres meses (mayo a julio).

En las células de Sertoli de *M. brachypoda* las características más notables están relacionadas con el núcleo, indicadas éstas por su morfología, presencia de un nucleólo y localización en la periferia de los tubos seminíferos. Estas características son similares a las descritas para otras especies de reptiles, como por ejemplo: *U. s. stejnegeri* (Hahn, 1964); *Masticophis taeniatus* y *Pituophis melanoleucus* (Goldberg y Parker, 1975); *S. t. torquatus* (Hernández, 1991). La presencia de células de Sertoli con núcleos pareados fueron denotadas en el epitelio seminífero de *M. brachypoda* a lo largo del ciclo espermatogénico, mostrando estos núcleos una disposición de forma paralela o perpendicular a la membrana basal. Datos similares han sido reportados por Hahn (1964) en *U. s. stejnegeri* y Hernández (1991) en *S. t. torquatus*.

Durante el ciclo testicular en *M. brachypoda*, las células de Leydig se observaron durante los estadios de quiescencia y recrudescencia media. Observándose en este último un ligero incremento en el tamaño, vacuolización del citoplasma y núcleo redondo y con un nucleólo evidente en las células de Leydig. Las características morfológicas de las células de Leydig y su disposición en el tejido intersticial observadas en *M. brachypoda*, muestran el patrón general descrito en diferentes especies de reptiles como: *U. s. stejnegeri* (Hahn, 1964); *X. riversiana* (Goldberg y Bezy, 1974); *M. taeniatus* y *P. melanoleucus* (Goldberg y Parker, 1975); *E. obsoletus* (Elliott, 1985); *Chrysemis picta* (Dubois et al., 1988); *S. obesus* (Abts, 1988) y *S. t. torquatus* (Hernández, 1991). Es importante señalar que durante el ciclo testicular se observaron escasas células de Leydig. Estas observaciones coinciden con las citadas por Goldberg y Bezy (1974) para *X. riversiana* y Zug et al. (1982) para *C. bicarinata*. Sin embargo, difieren en cuanto al número de células de Leydig observadas durante el ciclo reproductivo en otras

especies de lagartijas. Especies en las que se ha reportado el incremento en número de las células de Leydig conforme el ciclo espermatogénico avanza, descendiendo durante la máxima actividad testicular, alcanzando el menor número durante la regresión (Hahn, 1964; Elliott, 1985; Abts, 1988; Estrada *et al.*, 1990; Hernández, 1991). Es indiscutible el importante papel endocrino que tienen las células de Leydig en la actividad espermatogénica en los reptiles (Dubois *et al.*, 1988), por lo que sería importante realizar un estudio más detallado de las células de Leydig en *M. brachypoda*, a fin de definir claramente sus características morfológicas y variaciones estacionales.

Como resultado de las observaciones histológicas en el epidídimo de *M. brachypoda* se identificaron claramente dos tipos de conductos: los conductillos y los conductos epididimarios. Estos datos coinciden con los reportados en *U. s. stejnegeri* (Hahn, 1964), pero difieren de los reportados por Hernández (1991) quien identificó tres tipos de conductos, conductillos eferentes, conductillos y conductos epididimarios en *S. t. torquatus*. Ramírez-Pinilla (1992) observó en el epidídimo de *Liolaemus* spp. los conductillos eferentes y los conductos epididimarios.

En el epidídimo de *M. brachypoda* los componentes que muestran grandes cambios durante el ciclo reproductivo son los conductos epididimarios. Estos cambios se denotan por el incremento gradual en el diámetro de los conductos y altura de las células epiteliales columnares, alcanzando los valores máximos en el estadio IV. Durante este estadio, las células muestran actividad secretora, notada por la presencia de gránulos en el citoplasma y reacción positiva a la presencia de mucopolisacáridos. El lumen de los conductos se observó prácticamente lleno por masas de espermatozoides. La declinación de la actividad epididimaria está indicada por el descenso gradual en el diámetro de los conductos, así como en la altura de las células epiteliales, siendo éste más marcado de mediados de septiembre a octubre. Sin embargo, la presencia de masas de espermatozoides en los conductos se observaron hasta mediados de septiembre. Estas masas de

espermatozoides son de menor tamaño puesto que no ocluyen la luz de los conductos y sólo se observan en algunos conductos.

Los conductillos epididimarios no mostraron cambios tan notables como los que se presentan en los conductos. Ya que los valores de diámetro y altura de las células epiteliales, así como, las características histológicas permanecen relativamente constantes.

Los cambios morfológicos de los conductos epididimarios de *M. brachypoda* descritos anteriormente muestran diferencias cíclicas, notándose que el epitelio alcanza su actividad máxima en el estadio IV, correspondiendo esto con el período de máxima actividad en la producción de espermatozoides en los túbulos seminíferos. Estos cambios coinciden con los reportados por Hahn (1964); Goldberg y Bezy (1974); Goldberg y Parker (1975); Cheng y Lin (1977); Elliott (1985); Abts (1988); Estrada *et al.* (1990); Hernández (1991); Ramírez-Pinilla (1992) y Hernández-Gallegos (1995).

CONCLUSIONES

Los ciclos reproductores en machos y hembras de *M. brachypoda* en el estado de Tabasco, muestran similitud con los ciclos reproductores descritos para las especies del género *Mabuya* en Sudamérica, particularmente con las especies brasileñas. Por lo que parece ser, que las especies de este género muestran constancia con respecto a sus características reproductivas.

La histología general del ovario de *M. brachypoda* es similar a la reportada para otras especies de lagartijas. Sin embargo es importante señalar algunas características observadas durante el proceso de ovogénesis. (1), la presencia de haces fibrilares en el ovoplasma de los ovocitos previtelogénicos; (2), las células piriformes grandes y redondas que constituyen la capa polimórfica; (3), los pequeños gránulo vitelinos; (4), un proceso vitelogénico corto y (5), la formación de un huevo microlécito, como resultado del corto período de vitelogénesis.

Los cuerpos lúteos mostraron regresión temprana, sugiriendo esto, la secreción de progesterona extraluteal probablemente por la placenta.

Los cambios observados en el oviducto durante las fases gestante y no gestante, mostraron un patrón similar al reportado para otras especies de lagartijas vivíparas. Presentando el útero en la fase gestante los cambios morfológicos más evidentes, relacionados éstos con la nutrición del embrión. Es importante señalar la presencia de la zona plegada, localizada entre la cámara embrionaria y la región interembrionaria y la cual muestra intensa actividad secretora a lo largo del período de gestación.

La histología del testículo y epididimo en *M. brachypoda* es similar a la reportada para otras especies de lagartijas. El ciclo reproductor en los machos de esta especie, se define como de tipo primavera-verano. Una característica observada fue la escasa presencia de células de Leydig.

BIBLIOGRAFIA

- Abts, M. L. 1988. Reproduction in the saxicolous desert lizard, *Sauromalus obesus*: the male reproductive cycle. *Herpetologica*. 44(4): 404 - 415.
- Adams, C. S., and W. E. Cooper, Jr. 1988. Oviductal morphology and sperm storage in the keeled earless lizard, *Holbrookia propinqua*. *Herpetologica*. 44(2): 190 -197.
- Aguilar, M. M., B. B. Coutiño, P. R. Salinas. 1996. Manual general de técnicas histológicas e histoquímicas. Fac. Ciencias. UNAM. México.
- Álvarez-Del Toro, M. 1982. Los reptiles de Chiapas. 3era.Ed. Instituto de Historia Natural del Estado de Chiapas. México.
- Barbault, R. 1976. Population dynamics and reproductive patterns of three african skinks. *Copeia*. (3): 483 - 490
- Beebe W. 1945. Field notes on the lizards of Karatabo, British Guiana, and Caripito, Venezuela. Part 3. Teiidae, Amphisbaenidae and Scincidae. *Zoologica*. 30: 7 - 32.
- Benabib, M. 1994. Reproduction and lipid utilization of tropical populations of *Sceloporus variabilis*. *Herpetological Monographs*. 8: 160-180.
- Betz, T. W. 1963. The Ovarian histology of the diamond-backed water snake, *Natrix rhombifera* during the reproductive cycle. *J. Morphol.* 116: 245 - 260
- Blackburn, D. G. 1982. Evolutionary origins of viviparity in the Reptilia. I. Sauria. *Amphibia- Reptilia*. 3: 185 - 205.
- _____, L. J. Vitt, and C. A. Beuchat. 1984. Eutherian-like reproductive specializations in a viviparous reptile. *Proc. Natl. Acad. Sci, USA*. 81: 4860 - 4863.
- _____.1998. Structure, function, and evolution of the oviducts of squamate reptiles, with special reference to viviparity and placentation. *J. Exp. Zool.* 282: 560 - 617.
- _____. S. Kleis-San Francisco and I. P. Callard. 1998. Histology of abortive egg sites in the uterus of a viviparous, placentotrophic lizard, the skink *Chalcides chalcides*. *J. Morphol.* 235: 97-108.

- _____, and L. J. Vitt. 2002. Specializations of the chorioallantoic placenta in the brazilian scincid lizard, *Mabuya heathi*: A new placental morphotype for reptiles. *J. Morphol.* 254: 121-131.
- Boyd, M. M. M. 1940. The structure of the ovary and the formation of the corpus luteum in *Hoplodactylus maculatus*, Gray. *Q. J. Microc. Sci.* 82: 337-376.
- Braña, F.; A. Bea, and J. Arrayago. 1991. Egg retention in lacertid lizards: relationships with reproductive ecology and the evolution of viviparity. *Herpetologica.* 47(2): 218 - 226
- Callard, I. P., and S-M. Ho. 1987. Vitellogenesis and viviparity. In: *Fundamentals of comparative vertebrate endocrinology I.*, Chester-Jones; P.M., Ingleton; and J.G. Phillips (eds) Plenum Press, New York: 257 - 281
- Campbell, J. A., D. R. Formanowicz Jr, and P. B. Medley. 1989. The reproductive cycle of *Norops uniformis* (Sauria: Iguanidae) in Veracruz, México. *Biotropica.* 21(3):237-243.
- Casas Andreu, G. y G. Valenzuela-López. 1984. Observaciones sobre los ciclos reproductivos de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilia: Iguanidae) en Chamela, Jalisco. *An. Inst. Biol. Ser. Zool.* 55 (2): 253 - 262
- Cheng Hsien-Yu and Lin Jun-I. 1977. Comparative reproductive biology of the lizards, *Japalura swinhonis formosensis*, *Takydromus septentrionalis* and *Hemidactylus frenatus* in Taiwan. *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica.* 16 (2): 107 - 120.
- Corso, G; G. M. Delitala, and M. Carcupino. 2000. Uterine morphology during the annual cycle in *Chalcides ocellatus tiligugu* (Gmelin) (Squamata: Scincidae). *J. Morphol.* 243: 153 - 165.
- Cuellar, O. 1966. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.* 119: 7 - 20.
- _____. 1970. Egg transport in lizards. *J. Morphol.* 130: 129 - 136.
- Das, I. 1991. A new species of *Mabuya* from Tamil Nadu State, Southern India (Squamata: Scincidae). *J. Herpetol.* 25(3): 342 - 344.
- Díaz, J. A., A. L. Alonso-Gómez and M. J. Delgado. 1994. Seasonal variation of gonadal development, sexual steroids, and lipid reserves in a population of the lizard *Psammadromus algirus*. *J. Herpetol.* 2 (28): 199 - 205.
- Dixon, J. R. and P. Soini. 1975. The reptiles of the Upper Amazon Basin, Iquitos Region, Peru. I. Lizards and Amphisbaenias. *Mil. Public. Mus. Contrib. Biol. Geol.* 4: 1 - 58.

- Dodd, J. M. 1977. The structure of the ovary of nonmammalian vertebrates. In: Zuckerman L., Weir B. J. (eds) The ovary, 1. 2nd, Academic Press, USA: 219- 263.
- Duarte Rocha, C. F. 1992. Reproductive and fat body cycles of the tropical sand lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. J. Herpetol. 26 (1): 17 - 23.
- Dubois, W., J. Pudney, and I. P. Callard. 1988. The annual testicular cycle in the turtle, *Chrysemys picta*: A histochemical and electron microscopic study. G. Comp. Endocrinol. 71: 191 - 204.
- Duellman, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 65: 1 - 352.
- Estrada-Flores, E., M. Villagrán-Santa Cruz; F. R. Méndez-de la Cruz, and G. Casas-Andreu. 1990. Gonadal changes throughout the reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). Herpetologica. 46 (1): 43 - 50
- Estrada-Flores E., Z. L. Peralta, M. P. Rivas. 1982. Manual de técnicas histológicas. AGT (ed). México.
- Elliot, S. K. 1985. Testicular and adrenal morphology during the annual cycle of the lizard *Eumeces obsoletus* (Scincidae). Thesis. Dept. Biol. Sciences. Wichita State University, USA.
- Farag, A. A. Aleem. 1983. Histology of the ovary of the viviparous Weigmann's skink *Mabuya brevicollis* during its gestation period. The Annals of Zoology. 20 (3): 147 - 165.
- Fitch, H. S. 1970. Reproductive cycles of lizard and snakes. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 52: 1 - 247.
- _____. 1981. Sexual size differences in reptiles. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. 70: 1- 72.
- _____. 1982. Reproductive cycles in tropical reptiles. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. (96): 1 - 53.
- Flemming, A. F. 1994. Male and female reproductive cycles of the viviparous lizard, *Mabuya capensis* (Sauria: Scincidae) from South Africa. J. Herpetol. 28 (3): 334 - 341.
- _____. 1994. Seasonal variation in plasma and corpus luteum oestradiol-17 beta and progesterone concentrations levels of the lizard *Cordylus p. polyzonus* (Sauria: Cordylidae). South African J. Zool. 29 (2):87.

- Flores Villela, O. y A. A. Muñoz. 1993. Anfibios y Reptiles. En Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Luna, I. y J. Llorente (eds). CONABIO-UNAM. Ed. Técnico Científicas. México: 411 - 442.
- _____ y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y Conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Nacional Autónoma de México.
- Fox, S. L., and L. J. Gillette Jr. 1987. Luteal morphology, atresia, and plasma progesterone concentrations during the reproductive cycle of two oviparous lizards, *Crotaphytus collaris* and *Eumeces obsoletus*. *Am. J. Anat.* 179: 324 - 332.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- García Collazo, R., T. A. Altamirano y M. S. Gómez. 1993. Reproducción continua en *Sceloporus variabilis variabilis* (Sauria: Phrynosomatidae) en Alvarado, Veracruz, México. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 5 (2): 51 - 59
- Goin, and Goin. 1971. Introduction to Herpetology . 2ed. W.H.Freeman and Co. San Francisco, USA.
- Goldberg, S. R. 1970. Seasonal ovarian histology of the ovoviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *J. Morphol.* 152: 265 - 275.
- _____. 1971. Reproductive cycle of the ovoviviparous iguanid lizard *Sceloporus jarrovi* Cope. *Herpetologica.* 27(2): 176 - 184.
- _____. 1971. Reproduction in the short-horned lizard *Phrynosoma douglassi* in Arizona. *Herpetologica.* 27 (3): 311 - 314.
- _____, and R. L. Bezy. 1974. Reproduction in the island night lizard, *Xantusia riversiana*. *Herpetologica.* 30 (4): 350 - 360.
- _____, and W. S. Parker. 1975. Seasonal testicular histology of the colubrid snakes *Masticophis taeniatus* and *Pituophis melanoleucus*, *Herpetologica.* 31 (3): 317 - 322.
- Gorman, G. C., and P. Licht. 1974. Seasonality in ovarian cycles among tropical *Anolis* lizards. *Ecology.* 55 (2): 360 - 369.

- Guarino, F. B., L. Paulesu, A. Cardone, L. Bellini, G. Ghiara, and F. Angelini. 1998. Endocrine activity of the corpus luteum and placenta during pregnancy in *Chalcides chalcides* (Reptilia: Squamata). *Gen. Comp. Endoc.* 111: 261-170.
- Guillette, L. J. Jr., and G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard, *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 14 (2): 143 - 147.
- _____, S. S. Sepeilvogel, F. L. Moore. 1981. Luteal development, placentation and plasma progesterone concentration in the viviparous lizard *Sceloporus jarrovi*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 43: 20- 29.
- _____. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica.* 38 (1): 94 - 103.
- _____, R. E. Jones. 1985. Ovarian, oviductal, and placental morphology of the reproductively bimodal lizard, *Sceloporus aeneus*. *J. Morphol.* 184: 85- 98.
- _____, and G. Casas-Andreu. 1987. The reproductive biology of the high elevation Mexican lizard *Barisia imbricata*. *Herpetologica.* 43 (1): 29 - 38.
- _____. 1987. The evolution of viviparity in fishes, amphibians, and reptiles: An endocrine approach. In: *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians, and Reptiles*. Norris D.O., and R.E. Jones (eds). Plenum Publishing Corporation: 523 - 562.
- _____. 1989. The evolution of vertebrate viviparity: Morphological modifications and endocrine control. In: *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates*. D.B. Wake and G. Roth (eds) John Wiley and Sons: 219 - 233
- _____. 1991. Brief Reviews. The evolution of viviparity in amniote vertebrates: new insights, new questions. *J. Zool. Lond.* 223: 521 - 526
- _____. 1993. The evolution of viviparity in lizards. Ecological, anatomical, and physiological correlates lead to new hypotheses. *BioScience.* 43 (11): 742 - 751.
- _____, and F. R. Méndez-de la Cruz. 1993. The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *J. Herpetol.* 27 (2): 168 - 174.

- _____, and A. Cree. 1997. Morphological changes in the corpus luteum of tuatara (*Sphenodon punctatus*) during gravidity. *J. Morphol.* 232: 79 - 91.
- Guraya, S. S. 1989. Ovarian follicles in reptiles and birds. *Zoophysiology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Hahn, W. E. 1964. Seasonal changes in testicular and epididymal histology and spermatogenic rate in the lizard *Uta stansburiana stejnegeri*. *J. Morphol.* 115: 447 - 460.
- Hernández, A. J. 1991. Cambios histológicos del testículo y epidídimo de la lagartija vivípara *Sceloporus torquatus torquatus* durante el ciclo anual. Tesis licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.
- Hernández-Gallegos, O. 1995. Estudio comparativo del patrón reproductor de los machos de dos especies de lagartijas emparentadas con distinto modo reproductor: *Sceloporus aeneus* y *S. bicanthalis*. Tesis licenciatura. Fac. Ciencias. UNAM.
- <http://www.embl-heidelberg.de/~uetz/families/Scincidaes.html>
- Humason, G.L. 1979. *Animal Tissue Techniques*. 3rd ed. W. h. Freeman & Co, USA.
- Inger, R. F., and B. Greenberg. 1966. Annual reproductive patterns of lizards from Bornean rain forest. *Ecology*. 47 (6): 1007 - 1021.
- Instituto de Cultura de Tabasco. 1994. *Diccionario Enciclopédico de Tabasco II*. Gobierno del Estado de Tabasco: 641 - 652.
- Jerez, A., and M. P. Ramírez-Pinilla. 2001. The allanto placenta of *Mabouya mabouya* (Sauria, Scincidae). *J. Morphol.* 250: 1-15.
- Jones, R. E., and L. J. Guillette Jr. 1982. Hormonal control of oviposition and parturition in lizards. *Herpetologica*. 38 (1): 80 - 93.
- Licht, P. 1984. Reptiles. Chapter 3. In: Marshall's *Physiology of reproduction*. G.G. Lamming (ed). 4th ed. Vol I. Reproductive cycles of vertebrates. Churchill Livingstone Inc, New York: 206 - 282.
- Lombardi, J. 1998. *Comparative vertebrate reproduction*. Kluwer Academic Publishers. Boston. USA.
- Lowe, Ch. H., and C. W. Howard. 1975. Viviparity and reproductive pattern in *Phrynosoma ditmarsii* in Sonora, Mexico. *Southwestern Naturalist*. 20 (2): 265 - 270.

- Méndez-de la Cruz, F., L. J. Guillette Jr, M. Villagrán-Santa Cruz, and G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetol.* 22 (1): 1 - 12.
-
- _____, y M. G. Gutiérrez-Máyen. 1991. Variación de la robustez física de *Sceloporus torquatus* (Sauria: Iguanidae) y sus implicaciones sobre la temporada de reproducción. *Acta Zool. Mex.* (ns). 46: 1-2.
-
- _____, G. Casas-Andreu y M. Villagrán-Santa Cruz. 1992. Variación anual en la alimentación y condición física de *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae) en la Sierra del Ajusco, Distrito Federal, México. *Southwestern Naturalist.* 37 (4): 349 - 355.
-
- _____, L. J. Guillette Jr, M. Villagrán-Santa Cruz. 1993. Differential atresia of ovarian follicles and its effect on the clutch size of two populations of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Functional Ecology* 7: 535 - 540.
-
- _____, M. Villagrán-Santa Cruz, O. Cuellar. 1994. Geographic variation of spermatogenesis in the Mexican viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *Biogeographical.* 70 (2): 59 - 67.
-
- _____, R. Sánchez Trejo, O. Cuellar. 1995. Reproductive differences between sympatric oviparous and viviparous mexican spiny lizards. *Biogeographica.* 71 (2): 61-67.
-
- _____, M. Villagrán-Santa Cruz, and R. M. Andrews. 1998. Evolution of viviparity in the lizard genus *Sceloporus*. *Herpetologica.* 54 (4):521 - 532.
-
- _____. 1998. Reproducción asincrónica de *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae) en México, con comentarios sobre sus ventajas y regulación. *Rev. Biol. Trop.* 46 (4): 1159 - 1161.
-
- _____, O. Hernández-Gallegos, N. L. Manríquez-Morán y F. J. Rodríguez-Romero. 1999. Reproductive cycle of the tropical night lizard *Lepidophyma pajapanensis* from Veracruz, México. *J. Herpetol.* 33 (2): 336 - 339.
- Moguel, O. E. J y J. F. Molina-Enríquez Murguía. 2000. La precipitación pluvial en Tabasco y Chiapas. *Kuxulkab. Revista de Divulgación.* V (10): 1 - 8.
- Nussbaum, R. A., and Ch. J. Raxworthy. 1995. A new *Mabuya* (Reptilia: Squamata: Scincidae) of the aureopunctata-group from Southern Madagascar. *J. Herpetol.* 29 (1): 28 - 38.

- Packard, G. C., C. R. Tracey and J. J. Roth. 1977. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos, and the evolution of viviparity within the class Reptilia. *Biol. Rev.* 52: 71 - 105.
- Palmer, B. D., V. G. Demarco, and L. J. Guillete Jr. 1993. Oviductal morphology and eggshell formation in the lizard, *Sceloporus woodi*. *J. Morphol.* 217: 205 - 217.
- _____, M. J. Perkins; S. Simon; K. Massie, and M. C. A. Uribe. 1997. Reproductive anatomy and physiology (An ecological and evolutionary perspective). In: *Biology, Husbandry and health care of reptiles. Biology of Reptiles. Vol I.* Ackerman Lowell D.V.M. (ed). TFH Publications, Inc, USA: 54-87.
- Patterson, J. W. 1990. Female reproductive cycles in two subspecies of the tropical lizard *Mabuya striata*. *Oecologia.* 84: 232 - 237.
- _____. 1991. Rainfall and reproduction in females of the tropical lizard *Mabuya striata striata*. *Oecologia.* 86: 419 - 423.
- Perkins, M. J., and B. D. Palmer. 1996. Histology and functional morphology of the oviduct of an oviparous snake, *Diadophis punctatus*. *J. Morphol.* 227: 67 - 79.
- Porter, D. G., R. B. Heap, and A. P. F. Flint. 1982. Endocrinology of the placenta and the evolution of viviparity. *J. Reprod. Fert. Suppl.* 31: 113 - 138.
- Prieto, A. S., J. R. León, and O. Lara. 1976. Reproduction in the tropical lizard *Tropidurus hispidus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica.* 32 (3): 318 - 323.
- Ramírez-Pinilla, M. P., G. De Pérez y J. Ramírez-Perilla. 1989. Histología del tracto reproductivo de la hembra del lagarto de la sabana de Bogota *Phenacosaurus heterodermus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae). *Trianea.* (3): 93 - 103
- Ramírez-Pinilla, M. P. 1991. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard *Liolaemus huacahuasicus*. *J. Herpetol.* 25 (2): 205 - 208
- _____. 1992. Variaciones histológicas en los tractos reproductivos de machos de algunas especies de *Liolaemus* (Reptilia: Sauria: Iguanidae) en diferentes estados de actividad reproductiva. *Rev. Brasil. Biol.* 52 (1): 133 - 140
- _____, V. H. Serrano and J. C. Galeano. 2001. Annual reproductive activity of *Mabuya mabouya* (Squamata: Scincidae). *J. Herpetol.* 36 (4): 667-677.

- Rodríguez-Ramírez, J., and A. R. Lewis. 1991. Reproduction in the Puerto Rican Teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica*. 47 (4): 395 - 403.
- Schrank, G. D., and R. E. Ballinger. 1973. Male reproductive cycles in two species of lizards (*Cophosaurus texanus* and *Cnemidophorus gularis*). *Herpetologica* 29 (3): 289 - 293.
- SEMARNAP. 1997. Programa de Conservación de la Vida Silvestre y diversificación productiva en el sector rural, México. 1997-2000.
- Sexton, O. J., and O. Turner. 1971. The reproductive cycle of a neotropical lizard. *Ecology*. 52 (1):159-164.
- _____, E. P. Ortleb, L. M. Hathaway, R. E. Ballinger, P. Licht. 1971. Reproductive cycles of three species of anoline lizards from the Isthmus of Panama. *Ecology*. 52 (2): 201 - 215.
- Shanbhag, B. A., and B. S. K. Prasad. 1993. Follicular dynamics and germinal bed activity during the annual ovarian cycle of the lizard, *Calotes versicolor*. *J. Morphol.* 216: 1 - 7.
- Sherbrooke, W. C. 1975. Reproductive cycle of a tropical teiid lizard, *Neusticurus ecleopus* Cope, in Peru. *Biotropica*. 7 (3): 194 - 207.
- Shine, R. 1983. Reptilian reproductive modes the oviparity-viviparity continuum. *Herpetologica* 39 (1): 1 - 8.
- _____. 1985. The evolution of viviparity in reptiles: An ecological analysis. In: *Biology of the Reptilia*. Vol.15. C. Gans and F. Billet (eds). John Wiley and Sons, USA: 605 - 694.
- _____. 1987. The evolution of viviparity: ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudechis*: Elapidae). *Copeia* (3): 551 - 563.
- _____. 1994. Young lizards can be bearable. *Natural History*. 103 (1): 43 - 47
- _____. 1995. A new hypothesis for the evolution of viviparity in reptiles. *The American Naturalist*. 145 (5): 809 - 823.
- Shivanandappa, T. and H. B. Devaraj -Sarkar. 1987. Androgenic regulation of epididymal function in the skink, *Mabuya carinata* (Schn.). *J. Exp. Zool.* 241: 369 - 376.

- Simbotwe, M. P. 1980. Reproductive biology of the skinks *Mabuya striata* and *Mabuya quinquetaeniata* in Zambia. *Herpetologica*. 36 (1): 99 - 104.
- Simmons, J. E. 1975. The female reproductive cycle of the teiid lizard *Ameiva ameiva petersii* Cope. *Herpetologica*. 31 (3): 279 - 282.
- Somma, C. A. and G. R. Brooks. 1976. Reproduction in *Anolis oculatus*, *Ameiva fuscata* and *Mabuya mabouya* from Dominica. *Copeia* (2): 249 - 256.
- Uribe A, M. C., S. R. Velasco, L. J: Guillette Jr, and E. F. Estrada. 1988. Oviduct histology of the lizard, *Ctenosaura pectinata*. *Copeia* (4): 1035 - 1042.
- _____, M. E. O. Méndez, J. E. Q. González, y L. J. Guillette Jr. 1995. Seasonal ovarian histology of the viviparous lizard *Sceloporus torquatus torquatus*. *J. Morphol.* 226: 103 - 119.
- _____, G.L.B. Portales, and L: J:Guillette,Jr. 1996. Ovarian folliculogenesis in the oviparous mexican lizard *Ctenosaura pectinata*. *J. Morphol.* 230: 99 - 112.
- Van Sluys, M. 1993. The reproductive cycle of *Tropidurus itambere* (Sauria: Tropiduridae) in southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 27 (1): 28 - 32.
- Van Tienhoven, A. 1983. Reproductive Physiology of Vertebrates. 2nd.ed. Cornell University Press. Ithaca: New York.
- Van Wyk, J.H. 1984. Ovarian morphological changes during the annual breeding cycle of the rock Lizard *Agama atra* (Sauria: Agamidae). *Navorsinge van Die Nasionale Museum Bloemfontein* 4 part 11: 237 - 275.
- _____. 1991. Biennial reproduction in the female viviparous lizard *Cordylus giganteus*. *Amphibia-Reptilia*. 12: 329 - 342
- _____. 1994. Physiological changes during the female reproductive cycle of the vivparous lizard *Cordylus giganteus* (Sauria: Cordylidae). *Herpetologica*. 50 (4):480 - 493.
- Vial, J. L., and J. R. Stewart. 1985. The reproductive cycle of *Barisia monticola*: A unique variation among viviparous lizards. *Herpetologica*. 41 (1): 51 - 57.
- Villagrán-Santa Cruz, M. 1989. Desarrollo embrionario, placentación y su relación con el cuerpo lúteo y la atresia folicular en *Sceloporus mucronatus* y *Sceloporus grammicus*, (Sauria: Iguanidae). Tesis doctorado. Fac. Ciencias. UNAM.
- _____, y F. R. Méndez-de la Cruz. 1993. *Sceloporus grammicus* ¿Especie lecitotrófica estricta? *Rev. Zool.* 4: 1 - 6

- _____, y L. Parra-Gómez. 1994. Ciclo espermatogénico del lacertilio *Sceloporus mucronatus* (Reptilia: Phrynosomatidae). Rev. Biol.Trop. 42 (1/2): 289 - 296
- _____. 1999. Corpus luteum through the gestation of *Sceloporus palaciosi* (Sauria: Phrynosomatidae). Copeia. (1): 214 - 218.
- Vitt, L. J. 1973. Reproductive biology of the anguid lizard, *Gerrhonotus coeruleus principis*. Herpetologica. 29 (2):176 - 184.
- _____, and D. G. Blackburn. 1983. Reproduction in the lizard *Mabuya heathi* (Scincidae): a commentary on viviparity in new world *Mabuya*. Can. J. Zool. 61: 2798 - 2806.
- _____. 1991. An introduction to the ecology of Cerrado lizards. J. Herpetol. 25 (1): 79 - 90.
- _____, and D. G. Blackburn.1991. Ecology and life history of the viviparous lizard *Mabuya bistriata* (Scincidae) in the brazilian Amazon. Copeia. (4): 916 - 927.
- _____, P. A. Zani, and A. C. L. Marinho. 1997. Heliotherms in tropical rain forest: the ecology of *Kentropyx calcarata* (Teiidae) and *Mabuya nigropunctata* (Scincidae) in the Curuá-Una of Brazil. Journal of Tropical Ecology. 13: 199 - 220.
- Vrcibradic, D. and C. F. Duarte-Rocha. 1995. Ecological observations of the scincid lizard *Mabuya agilis* in a brazilian restinga habitat. Herpetological Review. 26 (3): 129 - 131.
- _____. 1996. Ecological differences in tropical sympatric skinks (*Mabuya macrorhyncha* and *Mabuya agilis*) in Southeastern Brazil. J. Herpetol. 30 (1): 60 - 67.
- _____.1998. Reproductive cycle and life-history traits of the viviparous skink *Mabuya frenata* in Southeastern Brazil. Copeia (3): 612 - 619.
- Webb, R. G. 1958. The status of the Mexican lizards of the genus *Mabuya*. The University of Kansas Science Bulletin 38.Pt. II (17) : 1303 - 1313.

- Whittier, J. M., D. Stewart, and L. Tolley. 1994. Ovarian and oviductal morphology of sexual and parthenogenetic geckos of the *Heteronotia binoei* complex. *Copeia* (2): 484 - 492.
- Wildt, D. E. 1989. Reproductive research in conservation biology: Priorities and avenues for support. *J. Zoo. And Wildlife Medicine*. 20 (4): 391 - 395
- Xavier, F. 1982. Progesterone in the viviparous lizard *Lacerta vivipara*: ovarian biosynthesis, plasma levels, and binding to transcortin type protein during the sexual cycle. *Herpetologica*. 38 (1): 62 - 70.
- _____. 1987. Functional morphology and regulation of the corpus luteum. In: *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians, and Reptiles*. Norris D.O, and R.E. Jones (eds). Plenum Publishing Corporation, USA: 241 - 282.
- Zamudio, K.R. and G. Parra-Olea. 2000. Reproductive mode and female reproductive cycles of two endemic Mexican horned lizards (*Phrynosoma taurus* and *Phrynosoma braconieri*). *Copeia*. (1): 222 - 229.
- Zug, G. R. , M. M. Barber and J. C. Dudley. 1982. Gonadal histology and reproduction in *Carlia bicarinata* (Scincidae, Sauria, Reptilia) of the Port Moresby area, Papua New Guinea. *Herpetologica*. 38 (3): 418 - 425.