



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
CARRERA DE BIOLOGÍA

***“Histología del aparato reproductor femenino y masculino de
Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera)”***

T E S I N A
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
B I O L O G A
P R E S E N T A
Marta Alejandra Galindo Díaz.

DIRECTOR DE TESINA
José del Carmen Benítez Flores

Los Reyes Iztacala Octubre del 2004



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

DEDICATORIA

A mis padres Eloán Galindo Quezada e Irene Díaz de Galindo.

Con mucho cariño a su memoria por haber sido un gran ejemplo de amor, comprensión y haberme brindado siempre su apoyo, aunque un poco tarde ¡por fín!

A mis hermanos: Eloán, Daén, Elva Elodia, Geydi, Alvaro e Irene.

Por sus consejos y ejemplos. No olviden que siempre tenemos que seguir unidos.

Héctor y Alexia.

Mis dos grandes amores, que son mi ilusión y mi vida.

A Indra y demás sobrinos.

A mis amigas.

Alicia, María Elena, Hortencia y Beatriz por ser como son.

A mis amigos

Chavita, Sergito y Jorgito con muchisisísimo amor.

A mis compañeros del laboratorio de Histología

A todos mis maestros y amigos de la F.E.S. Iztacala por su amistad y compañerismo durante todos estos años.

AGRADECIMIENTOS.

Mis más sinceros agradecimientos al Biol. José del Carmen Benítez Flores por tu excelente dirección en la realización de esta tesina, tu confianza al creer en mí, guiarme en el camino de la histología y por tu valiosa amistad brindada durante todos estos años

A la M. en C. María del Rosario González Valle gracias por brindarme tu tiempo, ayuda y lo más importante tu amistad.

M. en C. Jorge R. Padilla Ramírez te agradezco el enseñarme lo interesante que son los insectos, tus comentarios y tantas vivencias que hemos tenido desde mi época de estudiante y por ser un amigo tan especial.

M. en C. Sergio G. Stanford Camargo, gracias por tus atinados comentarios en la realización de este trabajo y por la gran amistad que siempre me has demostrado.

Biol. Marcela P. Ibarra González gracias por tu valiosa colaboración, acertados comentarios y por tu amistad.

Mi agradecimiento al Dr. Sergio Vaca por la ayuda prestada en la realización de los trámites y por tu agradable amistad.

INDICE

INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	1
MATERIAL Y MÉTODOS	1
CAPÍTULO 1. LOS COLEÓPTEROS DE LA SUBFAMILIA SCARABAEINAE.	
1.1 Características de los Scarabaeinae	2
1.2 Morfología general de los Scarabaeinae	3
1.3 Importancia de los Scarabaeinae	5
1.4 Nidificación en Scarabaeinae	5
1.5 Clasificación de la nidificación en Scarabaeinae	7
CAPÍTULO 2. LOS SCARABAEINAE DE MÉXICO.	
2.1 Géneros de la subfamilia Scarabaeinae en México	9
2.2 Estudios realizados en los Scarabaeinae	11
CAPÍTULO 3. APARATO REPRODUCTOR FEMENINO.	
3.1 Anatomía e histología del aparato reproductor femenino en insectos	12
3.2 Modificaciones anatómicas en el aparato reproductor femenino en Scarabaeinae	15
3.3 Histología del aparato reproductor femenino en Scarabaeinae :	18
3.3.1 Filamento terminal	18
3.3.2 Germario	18
3.3.3 Vitelario	20
3.3.4 Oviducto	22
3.3.5 Vagina	23
3.3.6 Orificio genital	23
CAPÍTULO 4. APARATO REPRODUCTOR MASCULINO.	
4.1 Anatomía e histología del aparato reproductor masculino en insectos	26
4.2 Anatomía del aparato reproductor masculino en Scarabaeinae	28
4.3 Histología del aparato reproductor masculino en Scarabaeinae :	30
4.3.1 Folículo testicular	30
4.3.2 Conducto eferente	32
4.3.3 Conducto deferente	32
4.3.4 Glándulas tubulares accesorias	32
4.3.5 Eyaculatorio ó bulbo eyaculador	32
4.3.6 Glándula prepuccial tubular.....	33
CONCLUSIÓN	36
BIBLIOGRAFÍA	37

INTRODUCCIÓN

El orden de insectos con mayor diversidad es el Coleoptera, dentro de este grupo están los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae, los cuales tienen gran importancia ecológica por su forma de alimentación y por su comportamiento en la nidificación (Halffter y Edmonds, 1982; Halffter, 1991). Se han realizado trabajos de histología sobre el aparato reproductor en algunas especies de ciertos órdenes de insectos, ello ha servido para conocer los cambios estructurales que se presentan durante los diferentes estados del desarrollo, en especial del adulto. Esto ha sido útil para poder controlar el número de descendientes en especies con alto grado de fecundidad que llegan a convertirse en plaga. En Scarabaeinae conocer la histología de los cambios en el ovario y el testículo es importante por la relación que estos aparatos guardan con el comportamiento en la nidificación y con el aprovechamiento del excremento de vertebrados para transformarlo en sustancias sencillas que forman parte del detritus y puedan reintegrarse al suelo.

En Scarabaeinae la existencia de un proceso de nidificación ha conducido al desarrollo de cambios en los órganos reproductores en hembras, por ejemplo la reducción del ovario a uno solo con una única ovariola izquierda y un solo oviducto. Los estudios histológicos que describen la evolución del ovario desde la emergencia del imago hasta el fin del estado adulto y su relación con la forma del encuentro entre parejas, la alimentación y la nidificación, son dispersos e incompletos. Este trabajo monográfico consistió en recopilar la información existente de la anatomía e histología del aparato reproductor femenino y masculino de insectos y compararla con la de Scarabaeinae.

OBJETIVOS:

Objetivo general

Realizar una recopilación de los conocimientos más sobresalientes de la histología del aparato reproductor femenino y masculino de Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera).

Objetivos particulares

- Describir las características generales, importancia, nidificación y clasificación de la nidificación en Scarabaeinae.
- Describir la anatomía e histología del aparato reproductor femenino en insectos y compararla con la de Scarabaeinae.
- Describir la anatomía e histología del aparato reproductor masculino en insectos y compararla con la de Scarabaeinae.

MATERIAL Y MÉTODOS.

La metodología consistió en realizar una búsqueda bibliográfica en la biblioteca, hemeroteca e internet. Una vez localizado y recopilado el material se procedió a su lectura y análisis, también se obtuvo información y material fotográfico inédito.

CAPÍTULO 1.

LOS COLEÓPTEROS DE LA SUBFAMILIA SCARABAEINAE.

1.1 Características de los Scarabaeinae.

El nombre de escarabajos estercoleros se ha aplicado a los miembros de tres subfamilias de Scarabaeinae: Aphodinae, Geotrupinae y Scarabaeinae. La subfamilia Scarabaeinae es un grupo de insectos del orden Coleoptera cuya importancia recae en dos características: ecológica (debido a su particular forma de alimentación) y etológica ya que como resultado de la coprofagia se origina un fenómeno complejo de nidificación. Ellos usan el excremento de vertebrados como el único recurso alimentario para adultos y larvas. Se ha cuestionado si la calidad del excremento es satisfactoria para cubrir los requerimientos alimenticios de los insectos que se alimentan de éste. En el caso del adulto, muchos nutrientes y coloides orgánicos suspendidos en el excremento son desdoblados por los microorganismos. Para las larvas de los Scarabaeinae el abasto de alimento está restringido a la porción que los padres proporcionaron a la bola-nido. Sólo en Scarabaeinae la coprofagia que en sentido general puede ser considerada una forma especializada de saprofagia es característica de la mayoría de las especies, aunque algunas son necrófagas (Halffter y Matthews, 1966; Halffter y Edmonds, 1982) Figura 1A y 1 D.

Los escarabajos estercoleros son excelentes voladores y usualmente se aproximan a la fuente de alimento por el aire, la detección del olor de una fuente de alimento ocurre durante vuelos de exploración o en sitios altamente expuestos donde pasan corrientes de aire. Después de hacer contacto con el alimento, el adulto rápidamente reacomoda una porción de alimento, lo empaca en pedazos dentro del refugio al final del túnel cerca de la fuente de alimento; o formando una bola de una pieza en la fuente de alimento que luego es rodada a cierta distancia y enterrada intacta (Halffter y Edmonds, 1982).

Estos organismos se encuentran muy diversificados en regiones tropicales y algunos tienen tendencia a habitar áreas no boscosas con gran insolación. En general los factores climáticos que más afectan la distribución de los Scarabaeinae son la temperatura y la precipitación. La actividad de muchas especies está restringida a áreas donde la precipitación anual excede a los 250 mm y la temperatura diaria pasa de los 15°C. Solo en regiones húmedas tropicales con lluvias todo el año los adultos están siempre activos y si emergen en lugares donde las condiciones climáticas no son favorables para su desarrollo, ellos esperan hasta que se presenten los estímulos apropiados antes de salir a la superficie. En áreas donde los adultos activos son estacionales los organismos permanecen en estado de larva o pupa. Los adultos de algunas especies también pueden permanecer inactivos e hibernar cuando el clima es desfavorable (Halffter, 1991; Halffter y Edmonds, 1979,1982) Figura 1D

La desecación del excremento en los pastizales húmedos, en los bosques y especialmente en la selva tropical húmeda, deja de ser importante, aunque hay otro factor que limita el uso que es la rápida oviposición y posterior desarrollo de larvas de mosca, que también lo hace inutilizable para los Scarabaeinae. La presión de estos dos factores, desecación y competencia con las moscas, unida a la forma de distribución espacial del excremento, ha sido y sigue siendo decisiva en la evolución del comportamiento alimenticio del grupo, así como en la de un derivado directo de este comportamiento: la nidificación. La respuesta de los Scarabaeinae a estos factores adversos ha sido hacer desaparecer el excremento de la superficie lo antes posible, protegerlo de la desecación, de las moscas y de los competidores, ya sea para la alimentación del adulto o de la misma nidificación. Las numerosas especies necrófagas o copro-necrófagas neotropicales manejan los pequeños cadáveres como lo harían con una masa de excremento. Algunas observaciones hechas en el lugar de la alimentación como son, el encuentro de los sexos, la cópula y la fecundación en un grupo como los Scarabaeinae que tiende a la agregación temporal en pequeñas áreas, permite afirmar que éstos no representan problemas especiales, ni un gran consumo de energía para la reproducción. La forma de alimentación y la nidificación de los Scarabaeinae como conjunto parecen haber evolucionado en relación con las características de las masas de excremento grandes y húmedas de los grandes mamíferos herbívoros. Este proceso se inició probablemente con sus equivalentes reptiles de fines del Mesozoico (Halffter y Edmonds, 1979; Halffter, 1991)

La separación entre formas cavadoras y rodadoras es también un fenómeno filogenético antiguo, como lo demuestra la existencia de adaptaciones morfológicas a uno y otro tipo de actividad, las patas cortas y fuertes son típicas de los organismos cavadores; las patas posteriores largas y delgadas, apropiadas para rodar entre ellas una bola, se encuentran en las especies rodadoras; así como la estructura tan especial de patas medias y pronoto de los Eurysternini que no se adapta a un proceso de rodaje, aunque sí permite la fabricación de bolas y, realmente se puede considerar una tercera línea evolutiva compartida por todas las especies de cada una de las dos líneas filéticas. Las pautas de nidificación son un derivado del comportamiento en la alimentación. Estas pautas divergen en dos direcciones: el excremento es almacenado en una galería previamente excavada ó una bola es hecha en la masa de excremento (Halffter y Mathews, 1966; Halffter y Edmonds, 1981.1982) (Figura 1B)

Las características de su alimento y la presión del medio no han hecho reaccionar a los Scarabaeinae multiplicando la descendencia, sino buscando una especialización y aumento de la eficiencia en el comportamiento alimenticio y como derivado último el reproductor. Esta es una clara estrategia K común a todo el grupo, que se hace patente en el escaso número de huevos por hembra, que llega a ejemplos verdaderamente notables en las especies del patrón III de nidificación. Los patrones de nidificación que se conocen, deben haberse desarrollado en tiempos muy tempranos, ya que en Sudamérica en sedimentos del Oligoceno inferior, se han descubierto numerosas bolas-nido fosilizadas que sin duda corresponden al patrón de nidificación II y otras que presentan una cubierta de tierra que posiblemente corresponden al patrón IV. Estas bolas fósiles corresponden a una forma evolucionada de nidificación, lo que implica la existencia anterior de formas de nidificación primitivas (patrón I), más difíciles de fosilizar, ya que no contienen en su origen la cubierta exterior de tierra (Halffter, 1977; Halffter y Edmonds, 1979) (Figura 1 C).

La disminución de la fertilidad va acompañada de la reducción del aparato reproductor femenino a un solo ovario, el izquierdo con un sola ovariola, fenómeno excepcional en el mundo animal. La presencia de estos caracteres plesiomórficos tan importantes es una prueba indiscutible de que los Scarabaeinae forman un conjunto monofilético (Halffter y Edmonds, 1981)

La cópula y su proceso preparatorio es dentro del comportamiento sexual de los Scarabaeinae algo muy sencillo, una simple inseminación, mientras que la cooperación sexual es de gran importancia en la nidificación (Halffter y Edmonds, 1979)

La evolución de los Scarabaeinae en cuanto a la alimentación del adulto con un excremento blando y pastoso, así como la nidificación eficiente con una estrategia K marcada, resalta por la presencia en todas las especies del grupo de varios caracteres plesiomórficos, o sea que se encuentran en la base del linaje filogenético. Estos caracteres son; la galea y lacinia de las maxilas y área incisiva de las mandíbulas, son membranosas, mientras que las molas izquierda y derecha adoptan un aspecto de mortero y mano de mortero. Estas piezas bucales membranosas, extraordinariamente bien adaptadas para el manejo de un alimento blando y pastoso, se encuentran bien especializadas (Halffter y Edmonds, 1981).

1.2 Morfología General de los Scarabaeinae.

Los colepteros son el orden de insectos más numeroso, con más de 12,000 especies citadas para México, incluidas en cerca de 100 familias, se caracterizan por tener un primer par de alas muy endurecidas llamadas élitros que protegen a las alas membranosas protorácicas y a las partes blandas del dorso del abdomen (Figura 2B) (Bladwelder, 1957)

Los escarabajos de la Familia Scarabaeidae se caracterizan por tener las antenas lameladas, formadas por once artejos, de los cuales los tres últimos forman una maza laminar arrosada. El clipeo está completamente fusionado con la frente y el labro queda oculto bajo el clipeo. En ocasiones tienen "cuernos" o tubérculos en la frente y el pronoto. El cuerpo es robusto y un poco aplanado dorsoventralmente. Los élitros pueden ser lisos o estriados. Normalmente carecen de cubierta setífera

dorsal. Sus patas son de tipo caminador-cavador y su fórmula tarsal es 5-5-5 (en ocasiones pueden faltar los tarsos anteriores y las uñas en todas las patas). El color puede ser negro, azul, verde, pardo, amarillo o rojo, a veces iridiscente, metálico, brillante o contrastado con marcas oscuras. Es frecuente el dimorfismo sexual acentuado. Su longitud varía entre 2 y 65 mm. Sus hábitos son diurnos o nocturnos, copro-necrófagos o saprófagos (Morón y Terrón, 1988) (Figura 2)

En México la subfamilia Scarabaeinae tiene cerca de 1300 especies repartidas en más de 160 géneros, los organismos son de forma ovalada, compacta, robusta y normalmente muy convexos. Sus patas pueden ser largas o cortas, esbeltas o gruesas, pero cuando menos las anteriores están ensanchadas y adaptadas para excavar. Muchos de ellos presentan dimorfismo sexual, muy acentuado, que se manifiesta principalmente como cuernos, tubérculos, proyecciones o depresiones en la cabeza y el pronoto de los machos; en la estructura de los espolones de las tibias anteriores Como características particulares tienen el labro y las mandíbulas ocultas bajo el clipeo amplio, cada tibia posterior presenta sólo un espolón en su ápice, y la placa pigidial normalmente no está cubierta por los élitros. (Figura2B y C).

La coloración es muy variable, desde el negro mate o brillante hasta los colores metálicos muy brillantes, de tonos verde, azul, rojizo, dorado, y con frecuencia iridiscentes (Figura 1A). Muchas especies exhiben patrones de coloración bandeados, o manchados altamente contrastantes como rojo-negro, amarillo-negro. Las especies más pequeñas del grupo (3-4 mm) pertenecen a los géneros neotropicales *Scatimus*, *Uroxys*, *Cryptocanthon* y al género cosmopolita *Onthophagus*; las mayores (50-65 mm) se incluyen en los géneros tropicales *Heliocopris*, *Coprophanaeus* y *Pachylomera* (Morón, 1984)

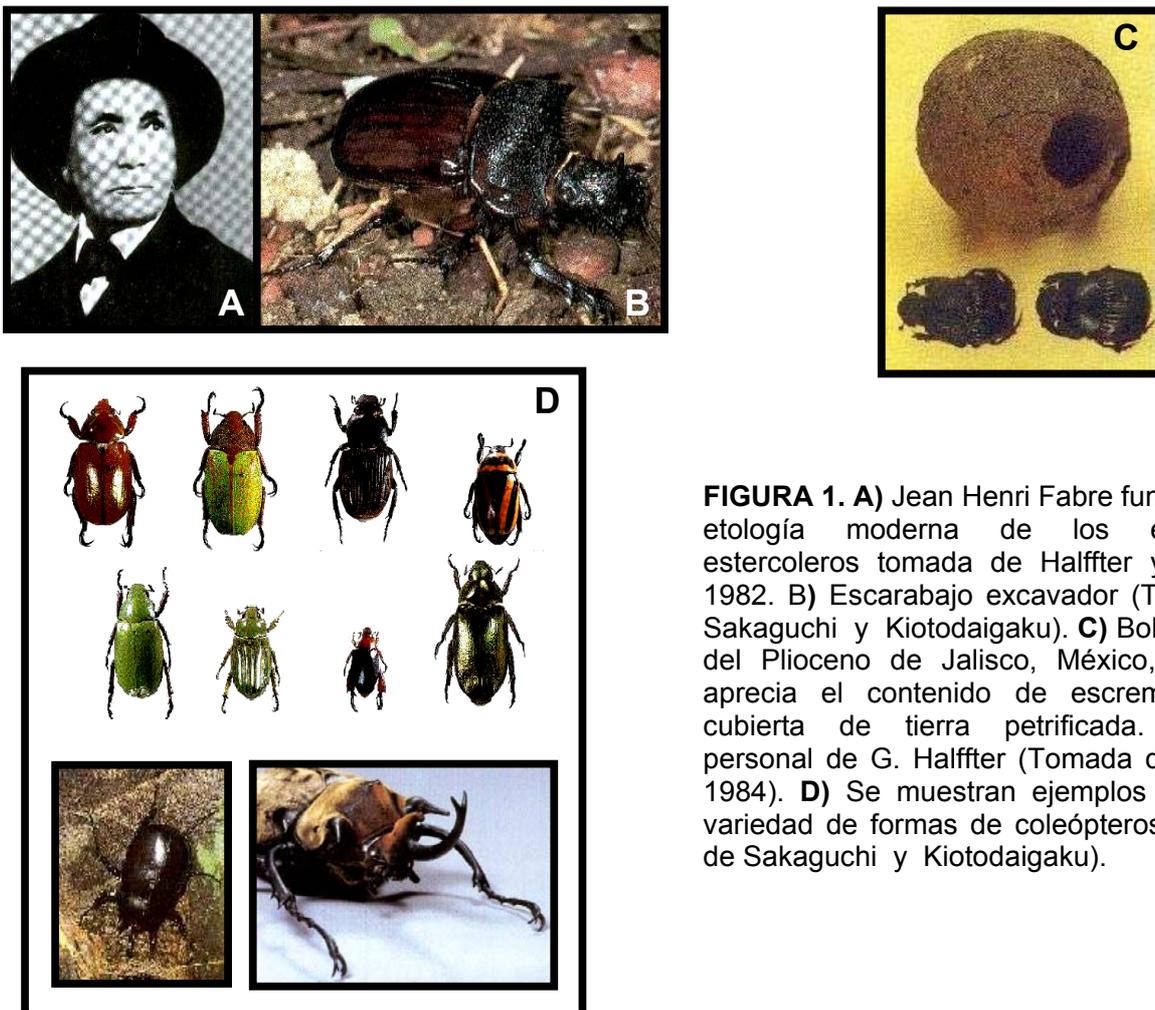


FIGURA 1. A) Jean Henri Fabre fundador de la etología moderna de los escarabajos estercoleros tomada de Halffter y Mathews, 1982. **B)** Escarabajo excavador (Tomadas de Sakaguchi y Kiotodaigaku). **C)** Bola nido fósil del Plioceno de Jalisco, México, donde se aprecia el contenido de excremento y la cubierta de tierra petrificada. Colección personal de G. Halffter (Tomada de Morón R 1984). **D)** Se muestran ejemplos de la gran variedad de formas de coleópteros (Tomadas de Sakaguchi y Kiotodaigaku).

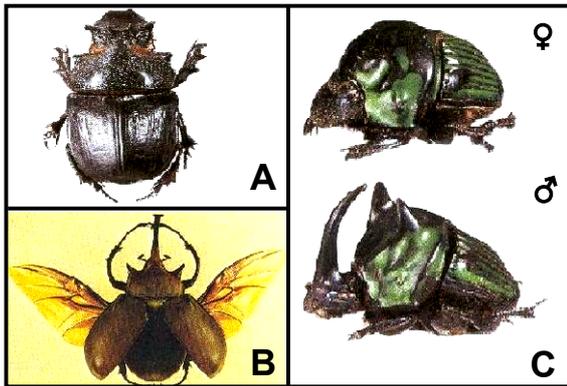


FIGURA 2. Morfología general de un Scarabaeidae **A)** Patas gruesas y uñas fuertes para la excavación están presentes en las especies cavadoras (Tomada de Sakaguchi y Kiotodaigaku). **B)** Élitros que cubren las alas membranosas (Tomada de Morón R 1984). **C)** El dimorfismo sexual en Scarabaeinae se observa en las modificaciones que presenta el pronoto. (Tomada de Sakaguchi y Kiotodaigaku).

1.3 Importancia de los Scarabaeinae.

Tanto las larvas como los adultos se alimentan con excremento de bovinos, equinos, ovinos, cabras, venados, monos, cerdos, perros, humanos y de restos de cualquier tipo de animal terrestre o anfibio, por lo cual tienen gran importancia ecológica como degradadores del estiércol, al reincorporar rápidamente sus compuestos nitrogenados al sistema, y como dispersores o destructores de huevecillos de helmintos y quistes de protozoos parásitos del humano y animales domésticos (Morón M. y Terrón R. 1988)

Los escarabajos coprófagos son benéficos para las actividades ganaderas porque:

- a) Eliminan las masas de estiércol que impiden el crecimiento del pasto y causan la pérdida anual de miles de hectáreas de potreros.
- b) Evitan el exceso de moscas que molestan al ganado.
- c) Abonan el suelo al enterrar los compuestos nitrogenados del estiércol, que de otra manera se volatilizan en forma de nitrógeno molecular inaccesible para los vegetales.
- d) Debido a la estructura especializada de sus mandíbulas destruyen los huevecillos y quistes de muchos parásitos intestinales del ganado durante la masticación del estiércol.

Por otra parte, los escarabajos coprófagos pueden ser perjudiciales para el ganado porque sirven como dispersores de huevecillos de algunos parásitos intestinales de bovinos, caballos, cerdos, borregos y aves de corral, que pueden ser transportados en el contenido intestinal del insecto, o simplemente quedan adheridos temporalmente sobre su cuerpo, y son liberados en zonas alejadas del sitio en el que fueron depositados, con la posibilidad de ser ingeridos por animales y parasitarlos. También las larvas de escarabajos del suelo actúan como "hospederos intermediarios" indispensables para el desarrollo de algunos gusanos parásitos del intestino de animales domésticos, como el cerdo (Morón, R.M., 1984).

1.4 Nidificación en Scarabaeinae.

La nidificación es una parte del comportamiento sexual que comprende la protección y alimentación de los estados juveniles y en algunos casos, el cuidado de los padres (Halffter y Edmonds, 1981).

El argumento básico para considerar que el comportamiento en la nidificación deriva del comportamiento en la alimentación es la coincidencia que existe en las primeras etapas de nidificación. La galería de alimentación es un paso previo a la formación del nido y esto es notable en los escarabajos cavadores del patrón de nidificación I, donde la similitud entre el comportamiento alimenticio y el de nidificación se muestra más claramente. Es menos visible en los patrones II y III. En especies que utilizan las formas rodadoras, la semejanza entre bola de alimentación y bola-nido es más marcada en el patrón IV, se presentan algunas diferencias en el patrón V y es completamente distinta en el VI donde las relaciones entre alimentación y nidificación son menos claras (Halffter, 1977) (Figura 3).

Las características esenciales que llevan al aprovisionamiento de estiércol en una galería previamente construida ó a la formación de bolas que después serán enterradas, son las que llevan a discutir la evolución de los comportamientos de nidificación y los patrones que de ellos derivan. Mientras que los patrones de enterramiento y rodaje proceden independientemente, hay varias tendencias comunes a ambos que produce un mayor acercamiento de los padres con su descendencia y una disminución en la fecundidad. Esto lleva a un aumento en la cooperación entre ambos sexos, una estructura del nido más complicada, con técnicas más elaboradas para aprovechar mejor el alimento y a la aparición del cuidado parental (Halffter y Edmonds, 1981, 1982) (Figura 4).

En los Scarabaeinae el comportamiento subsocial incipiente es un derivado del comportamiento sexual que se va perfeccionando a través de una serie de etapas evolutivas, con una mayor cooperación de los dos sexos, llegando a una relación cada vez mayor entre padres e hijos como en los patrones III, V y VI (Halffter y Edmonds, 1979)

Se ha visto que la presión ecológica a la que se enfrenta el adulto para proteger su alimento es la misma que encuentra en el caso del alimento para sus larvas, ya que el tiempo que va a durar en este estado es mayor y eso lo obliga a tomar medidas adicionales para evitar la pérdida de humedad de la masa o bola-nido y su invasión por hongos, haciendo una galería más profunda, colocando una cubierta externa de tierra o cuidados de las bolas-nido en desarrollo por la madre o por ambos padres (Halffter y Edmonds, 1981) (Figura 4).

Una característica que distingue a las tribus de las subtribus de los Scarabaeinae es el comportamiento de nidificación. De las seis tribus que forman a la subfamilia, tres de ellas, varias de las subtribus y unos géneros no conforman un grupo de nidificación simple, pues los grupos tienen tanto estados muy primitivos como otros muy desarrollados (Halffter, 1977)

El grado de evolución alcanzado durante la nidificación está relacionado con el proceso de vitelogénesis; las especies menos evolucionadas presentan al mismo tiempo un número elevado de ovocitos tanto en vitelogénesis como en previtelogénesis, mientras que las más evolucionadas presentan pocos ovocitos en una y otra fase (Halffter y Martínez, 1980).

Se han realizado varios estudios sobre el comportamiento de nidificación como el de *Liatongus monstruosus* que se alimenta del detritus de los nidos de la hormiga *Atta mexicana*. Este escarabajo hace galerías verticales debajo del detritus de 55 a 60 cm de largo por 2.5 a 3 cm de ancho, pueden ser rectas o ramificadas, los huevos son puestos espaciados y pueden ser hasta siete, la fabricación de un nido múltiple es favorable por la estabilidad y abundancia de la fuente de alimento. *Bubas bubalus* es otro coleóptero que construye su nido en una forma muy similar a *L. monstruosus* (Anduaga *et al*, 1976; Klemperer, 1981).

Onthophagus incensus puede nidificar durante gran parte del año, aunque no existe una sincronía de la madurez gonadal entre las hembras y los machos. En las hembras la actividad es cíclica, esta asincronía aunada a la relativa constancia en las condiciones ambientales de la zona, favorece que en la población de esta especie haya machos con posibilidades de copular todo el año, lo que permite la formación de parejas en casi todos los meses. Así las hembras inmaduras o en vías de maduración pueden ser copuladas y nidificar (Martínez *et al*, 1998)

FIGURA 3. *Canthon humectus* rodando una masa de estiércol. El macho se encuentra cabeza abajo empujando la bola (Tomada de Morón R. 1984)



1.5 Clasificación de la nidificación en Scarabaeinae

Halffter y Edmonds en 1982 clasificaron la nidificación de los Scarabaeinae en los siguientes patrones.

Patrón de Nidificación I es el que presenta un nido subterráneo con ramificaciones y el alimento guardado en forma de salchicha, no existe una separación entre un huevo y otro, cuando el nido está terminado los padres abandonan el nido. Dentro de este grupo se encuentran las tribus:

Onthophagini.
Oniticellini. (en parte)
Onitini.
Coprini: Dichotomiina (gran mayoría)

Patrón de Nidificación II la hembra protege sus bolas nido con una capa externa de tierra y abandona el nido al terminar de hacerlo. A este grupo pertenecen las tribus:

Coprini: Phanaeina
Dichotomiina (Figura 4A)

Patrón de Nidificación III hay la formación de un nido subterráneo múltiple, con varias bolas nido que los padres cubren con tierra y la hembra se queda al cuidado del nido hasta la emergencia de la progenie, en este patrón se encuentran representadas las tribus:

Coprini: Coprina.
Scarabaeini: Canthonina (únicamente *Cephalodesmius*)

Patrón de Nidificación IV en este grupo los padres moldean la bola en el sitio del alimento, lo llevan rodando y es enterrado a cierta distancia, hay una cooperación macho-hembra pero está restringida a hacer la bola, rodarla y enterrarla sin quedarse a cuidar el nido, que es abandonado. En este patrón se encuentra la tribu:

Scarabaeini (excepto algunos Canthonina) (Figura 4B y C).

Patrón de Nidificación V en este modelo de comportamiento los padres tienen hábitos necrófagos y hacen las bolas en la fuente de alimento las cuales llevan rodando hacia nidos superficiales, esto se hace con la cooperación del macho y de la hembra en la formación y el cuidado del nido, el cual abandonan hasta la emergencia de la descendencia. A este grupo pertenece la tribu:

Scarabaeini (algunos Canthonina) (Figura 4D y E).

Patrón de nidificación VI es el menos usual entre los Scarabaeinae y sólo se ha observado en una especie, la cual hace varios nidos experimentales y un nido definitivo, existe la participación de los dos sexos en la construcción y cuidados del nido. La única tribu que pertenece a este grupo es:

Eurysternini: *Eurysternus sp.*

Patrón de Nidificación VII es muy similar al patrón anterior pero no hay una cooperación del macho con la hembra, no hay un cuidado del nido el cual abandonan, pertenece a este grupo la tribu:

Oniticellini: *Oniticellus sp.*
Tragiscus sp.

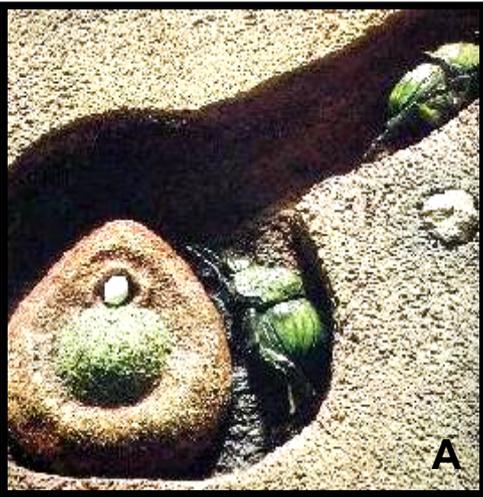


FIGURA 4. **A)** Fotografía que ilustra la etapa final de la construcción de una bola nido de *Phaneus mexicanus*. (Tomada de Morón R 1984). **Diferentes etapas para la formación de la bola nido** **B)** Macho y hembra posados en el alimento al inicio de la construcción de una bola de nido. **C)** Formación de la bola en la fuente de alimento. **D)** Compactación de la bola de estiércol. **E)** Rodaje de la bola de estiércol. (Tomadas de Sakaguchi y Kiotodaiaaku).

CAPÍTULO 2. LOS SCARABAEINAE DE MEXICO

2.1 Géneros de la subfamilia Scarabaeinae estudiados en México.

Algunos ejemplos de las especies de Scarabaeinae (Figura 6) que representan a los géneros más conocidos en México son:

Tribu Coprini:

Copris arizonensis, registrado en Aguascalientes, Chihuahua, Durango y Jalisco.

Copris incertus, distribuido en Campeche, Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán..

Tribu Onthophagini:

Onthophagus batesi - escarabajo pequeño del estiércol, se encuentra en los Estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Jalisco, México, Chiapas, Colima, Guerrero, Morelos, Yucatán y Tabasco.

O. chevrolati, abundante en tierras montañosas del centro del país.

O. rhinolophus muy frecuente en las tierras tropicales del Sureste.

O. hoepfneri, asociado con los ecosistemas tropicales de la vertiente del Pacífico.

O. acuminatus conocida en una localidad tropical húmeda del estado de Oaxaca, Chiapas y Veracruz.

O. alluvius distribuidos en Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas y Querétaro.

O. coscineus ésta especie o su sinónimo *O. digitifer* en su primer registro hecho en Chiapas.

O. crinitus especie distribuida en Veracruz, Chiapas y Tabasco.

O. cyclographus especie que habita bosques tropicales húmedos y de pino-encino localizados entre 150 y 1500 m de altitud en Chiapas, Oaxaca y Quintana Roo.

O. f. fuscus es una especie endémica conocida en los estados de Durango, Zacatecas, Aguascalientes y Jalisco.

O. fuscus mycetorum, subespecie conocida en bosque de pino-encino en localidades del estado de México y Morelos.

O. incensus distribuida en los estados de Hidalgo, Veracruz, Chiapas, Tamaulipas y Querétaro.

O. knulli especie conocida en los estados de Colima, Distrito Federal, Jalisco, México, Michoacán, Morelos y Oaxaca.

O. lecontei especie exclusivamente mexicana citada para el Distrito Federal, San Luis Potosí, Durango, Guanajuato, Hidalgo, México, Morelos, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Zacatecas y Querétaro.

O. marginicollis, especie heliófila propia de zonas tropicales y subtropicales que habita en pastizales, matorrales deciduos perturbados de los estados de Chiapas, Oaxaca, Veracruz y Guerrero.

O. mariozuninoio, especie endémica distribuida en Michoacán, Morelos y Jalisco.

O. neomirabilis distribuidos en Oaxaca y Veracruz.

O. nitidior especie exclusivamente mexicana citada para los estados de Durango, Guerrero, México, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Colima, Jalisco y Sinaloa.

O. reyesi distribuidos en los estados de Michoacán y Guanajuato en bosque de encino-aliso con una altitud aproximada de 2000 m.

O. semiopacus especie conocida en los estados de Oaxaca y Guerrero.

O. subopacus citada en Jalisco en bosque de encino-pino.

O. villanuevai especie registrada en el estado de Guerrero en altitudes entre los 650 a 1140 m y en Oaxaca en bosque tropical.

Tribu Canthonini.

Canthon humectus - escarabajo pelotero o ruedacacas, se encuentra principalmente distribuido en los Altiplanos del Norte, Central de Oaxaca y de Chiapas, en Michoacán, Jalisco y Tamaulipas.

C. cyanellus cyanellus citada para los estados de Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz, Yucatán Querétaro y Tamaulipas, localizados en zonas de bosque tropical y con hábitos preferentemente necrófagos.

C. c. morsei especie registrada en los estados de Chiapas, Veracruz y Guerrero

C. indigaceus muy abundante en las vertientes del Golfo y del Pacífico, en la Península de Yucatán y en la Cuenca del Balsas.

Tribu Dichotomiini:

Deltochilum (Hybomidium) gibbosum sublaeve (Figura 6B) registrados en los estados de Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Nayarit, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Veracruz y Tamaulipas.

Deltochillum Calhyboma mexicanum especie localizada en Chiapas, Guerrero, Hidalgo, Veracruz, Oaxaca y Querétaro, en bosques de pino-encino.

Deltochilum Deltohyboma pseudoparile, especie distribuida en los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Oaxaca.

Deltochilum Deltohyboma scabriusculum, especie localizada en Chiapas, Hidalgo, Morelos, Puebla, Quintana Roo, Sinaloa, Sonora, Veracruz, Nayarit y Guerrero.

Deltochilum Deltohyboma tumidum especie exclusivamente mexicana descrita de los estados de Morelos, México y Sinaloa, posteriormente citada para los estados de Guerrero y Jalisco.

Tribu Eurysternini.

Eurysternus magnus, especie distribuida en Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Tamaulipas Veracruz, Guerrero, Querétaro y Tamaulipas, en bosques mesófilo y de pino-encino.

Eurysternus mexicanus, especie citada de Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Querétaro.

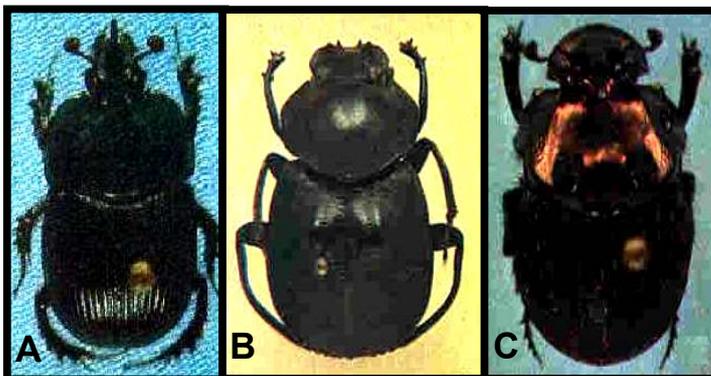
Tribu Sisyphini.

Sisyphus submonticolus, especie endémica de México citada para los estados de Durango, Sinaloa, Morelos, México y Jalisco (Delgado, 1997)



FIGURA 5. A) En la imagen se muestra un ejemplar hembra de *Phanaeus daphnis* en el que se observa el color verde metálico iridiscente. (Tomado de Morón R 1984) B) Se observa un ejemplar macho de *Copris armatus* en el que se reconoce el cuerno característico de los machos y las patas posteriores típicas de un rodador. (Tomada de Sakaguchi y Kiotodaigaku)

FIGURA 6. Se muestran varias especies de Scarabaeinae de México. A) *Ceratotrupes bolivari* macho, Villa Victoria, Estado de México coprófago que cava tuneles verticales, los mas profundos en México. B) *Deltochilum gibbosum sulaeve* macho. Los Tuxtlas Veracruz. Copro-necrófago, habita en los bosques tropicales de diversos tipos. C) *Sulcophanaeus chryseicollis* macho. Montes Azules Chiapas coprófago, se le encuentra en bosques tropicales lluviosos poco perturbados. (Tomadas de Morón R 1984).



2.2 Estudios realizados en Scarabaeinae mexicanos

Los estudios que se han realizado en este grupo de insectos abarcan disciplinas tales como la etología, la ecología, así como la anatomía, la histología, la sistemática y taxonomía.

Estudios sobre el tipo de nidificación. Este tipo de estudios han permitido identificar el tipo de nidificación que se presenta en diferentes especies.

Estudios de sistemática. Este tipo de estudios ha permitido la identificación de especies dentro del grupo

Estudios sobre la evolución de la nidificación. Este tipo de evaluaciones ha permitido la determinación de los patrones de nidificación primitivos y avanzados, así como sus relaciones evolutivas

Estudios sobre la anatomía del aparato reproductor femenino. La evaluación anatómica del aparato reproductor de las hembras ha permitido la determinación de una condición anatómica excepcional dentro de los insectos: la presencia de un solo ovario, con una sola ovariola. También se ha logrado definir la condición de maduración del tracto en el momento de nidificación y el cuidado del nido

Estudios sobre la anatomía del aparato reproductor masculino. Este tipo de estudios ha permitido conocer la organización del aparato reproductor del macho así como sus variaciones a lo largo del ciclo de vida así como de su estado de desarrollo durante la nidificación y el cuidado del nido.

Estudios sobre la relación entre la nidificación y la maduración del aparato reproductor masculino como femenino. Estas evaluaciones han permitido establecer la estrecha asociación que existe entre la condición del aparato reproductor y la nidificación.

Estudios anatómicos de los centros endócrinos y neuroendócrinos Estos estudios han permitido estudiar las células neurosecretoras de algunas regiones cerebrales así como de la *corpora alata* y *corpora cardiaca*.

CAPÍTULO 3. APARATO REPRODUCTOR FEMENINO.

3.1 Anatomía e histología del aparato reproductor femenino en insectos.

En insectos los órganos reproductores generalmente consisten de un par de gónadas conectadas a un conducto medio que desemboca en el gonoporo. Los insectos no siempre son sexualmente maduros cuando han completado su desarrollo y son adultos. El aparato reproductor de los insectos hembra comprende un par de ovarios pareados y oviductos mesodermales, que se unen a un oviducto medio y vagina de origen ectodermal. El ovario generalmente está compuesto de estructuras tubulares llamadas ovariolas, de número variable de acuerdo a la especie donde la ovogénesis se lleva a cabo. (Snodgrass, 1935; Wigglesworth V., 1974) (Figura 7 A)

En la porción anterior de cada ovariola existe un filamento terminal, el cual se une con otros en su porción distal, formando un ligamento suspensorio que puede terminar cerca del tejido graso, generalmente está unido a la pared del cuerpo o al diafragma dorsal. En algunos casos los ligamentos de los dos ovarios están fusionados en un solo ligamento, que se inserta en la pared ventral del vaso sanguíneo. Cada ovariola está envuelta en una doble cubierta de endotelio y tejido conectivo que se continúa dentro del filamento terminal, fijando el ovario a los escleritos de la pared del cuerpo. Las ovariolas se continúan hacia el oviducto en una secuencia lineal, solamente unos pocos como en Apterygota y Ephemeroptera, pueden parecer segmentados, este arreglo no se presenta en insectos con un gran número de ovariolas. En otros grupos como en Lepidoptera y Diptera, las ovariolas se abren juntas dentro de una expansión del oviducto conocida como el cáliz. Los oviductos son tubos, con paredes de una capa simple de células cúbicas o columnares sobre una membrana basal y cubiertos con una capa muscular de fibras circulares o longitudinales o ambas, en Acridoidea una parte de la pared es glandular. En algunos insectos superiores los conductos mesodermales están parcial ó completamente remplazados por tubos ectodermales (Snodgrass, 1935; Ross, *et al*, 1982).

El número de ovariolas en un ovario es diferente en todos los insectos, se pueden presentar un par en dípteros, algunos hemípteros y en varias familias de áfidos. En algunos coleópteros Scarabaeidae hay una reducción secundaria a una simple ovariola. Las abejas reinas tienen de 160 a 180 y en isópteros llegan a tener hasta 2400 ovariolas en cada ovario, *Alphitobius diaperinus* tiene 12 en cada ovario, *Abedus ovatus* con 5 ovariolas y *Labidura riparia* con 5 ovariolas en cada ovario (Hopkins, J.D. *et al*, 1992; Lalitha, *et al*, 1997; Olivier A., 1984)

La ovariola de los insectos está dividida en tres regiones:

1.- El germario, contiene las ovogonias, las cuales están cubiertas por una capa de células mesodermales. En cierto tipo de ovariolas, la ovogonia se diferencia en ovocitos primarios y células nutricias o trofocitos. Las células somáticas mesodermales se localizan en la base del germario formando el tejido prefolicular. El germario está compuesto por células germinales y trofocitos, en la parte anterior está limitado por el septo transversal, que lo separa del filamento terminal. Es un tubo ensanchado en su porción media y angosto en la parte anterior y posterior. Los trofocitos muestran un amplio rango de tamaño a lo largo del germario, cuando ocupan la región media son generalmente más grandes. Cada trofocito es una célula con un núcleo esférico bien definido, el material cromatínico está generalmente organizado en masas separadas. El citoplasma se tiñe fuertemente con la eosina. En la porción posterior es donde los cordones tróficos se originan y se extienden hacia los ovocitos jóvenes en desarrollo que se encuentran en el vitelario. El material nutritivo suministrado por los trofocitos es transportado a través de este cordón (Snodgrass, 1935; Hopkins *et al*, 1992)(Figura 7).

La histología del germario de *Abedus ovatus* se encuentra dividida, la región más anterior se caracteriza por presentar pequeñas células con citoplasma reducido y núcleo esférico. Se encuentran Figuras mitóticas, indicando que se originan nuevos trofocitos. La región media se distingue por sus grandes células que son tres o cuatro veces el diámetro de las células de la región anterior, tienen forma

irregular, los núcleos son ovoides o anguloso y contienen cuerpos cromáticos condensados. La región posterior contiene más de las dos terceras partes de los trofocitos y contiene tejido trófico completamente diferenciado. Esta zona se caracteriza por la presencia de proyecciones citoplásmicas ramificadas que eventualmente convergen central y posteriormente para formar un largo cordón trófico. Estas extensiones celulares sirven como conductos para el flujo de material. (Lalitha *et al*, 1997).

2.- El vitelario es una región de longitud variable, cuyo tamaño depende de la actividad reproductora del organismo. En esta región uno o más ovocitos están encerrados en folículos. Los ovocitos se van desarrollando gradualmente en huevos, y aumentan de tamaño, en la parte anterior de cada folículo uno o más trofocitos pueden estar presentes (Figura 7 C y D)

El crecimiento de los huevos en el ovario involucra la utilización de material nutritivo, en algunos casos las células foliculares aparentemente absorben el material alimenticio de la hemolinfa y lo elaboran en su citoplasma, mientras que en otros insectos ellas descargan los productos en el vitelario y el material es tomado por las células del huevo, ó por un plasma altamente nutritivo y es absorbido por las células foliculares. La estructura del vitelario difiere según la forma en que son nutridos lo ovocitos y hay dos tipos principales de ovariolas: Panoísticas que se presentan en Apterygota, Ephemera, Odonata, Orthoptera, Siphonaptera y en algunos coleópteros; no presentan células nutricias especializadas, los productos alimenticios elaborados por el epitelio folicular son absorbidos directamente por los ovocitos (Figura 7 B).

El otro tipo de ovariola es la meroística en ella el germario contiene ovogonias, ovocitos, células nutricias y tejido prefolicular, este tipo está subdividido en: politróficas, en donde las células nutricias, migran al vitelario, alternando con los ovocitos, envueltos en sus folículos, ambos elementos tróficos toman parte en la vitelogénesis. Los trofocitos se originan de las células germinales, las células producidas por la división de una simple ovogonia se adhieren en grupos compactos y mantienen conexiones con otras a través de cordones protoplásmicos. Únicamente la célula más posterior en cada grupo se convierte en ovocito funcional, las otras se especializan en funciones tróficas y se diferencian en células nutricias. Este tipo de ovariola es característica de Anoplura, Neuróptera, Coleóptera, Lepidóptera, Hymenóptera y Díptera (Figura 7 B). Las telotróficas son ovariolas que se presentan en Hemíptera y algunos Coleóptera, en ellas las células producidas con los ovocitos, que están destinadas a ser células nutricias, permanecen en el germario, mientras que los ovocitos son desplazados para formar una serie de folículos en el vitelario. Las conexiones protoplásmicas entre los dos tipos de células se mantienen a través de largos cordones plasmáticos a través de los cuales los ovocitos en el vitelario continúan recibiendo vitelo de los trofocitos. El germario en este tipo de ovariolas, es una cámara de alimentación apical para los ovocitos (Snodgrass, 1935; Wilde and Loof, 1973) (Figura 7B4, C y D)

Distribuidos entre los trofocitos, de los cuales pueden distinguirse por la ausencia de grandes masas de cromatina en sus núcleos. Los ovocitos jóvenes primero son esféricos y de manera gradual se van haciendo ovalados, se distribuyen de la región posterior del germario a la región folicular adquieren al mismo tiempo su capa simple, de epitelio folicular columnar. Cada ovocito en desarrollo está conectado a los trofocitos en el germario por el cordón nutritivo, el crecimiento de los ovocitos se lleva a cabo en el vitelario.

En *Phosphuga atratta* se encuentran ovocitos encerrados en el germario de la ovariola imaginal, y una división en dos zonas aparece en la muda imaginal, que contiene las células nutricias y los ovocitos, estos dos tipos de células derivan de la misma línea celular. En la zona de células nutricias es posible que las divisiones observadas en la muda imaginal correspondan a endomitosis. Ciertos núcleos tienen una reserva cromosómica doble o triple que es revelada por los colorantes básicos y sobretodo por la reacción de Feulgen y Rossenbeck. Hay un cambio en el tamaño y estructura del núcleo de las células nutricias. La cámara apical también cuenta con una tercera categoría celular constituida por células denominadas intersticiales. Durante la hibernación el tejido prefolicular situado en la base de la cámara apical vuelve a aumentar su volumen, Esto podría formarse a partir de que los núcleos intersticiales migraron hacia la cámara apical. Durante la recuperación de la actividad ovárica, el vitelario se individualiza y una intensa actividad se manifiesta dentro de la cámara apical. Al contacto con el tejido prefolicular y su aumento

citoplásmico, los ovocitos pueden reconocerse y es probable que ciertas sustancias pasen de la cámara apical al ovocito en crecimiento, a través de un cordón nutritivo (Suzzoni, 1973).

3.- Tallo de la ovariola ó pedicelo, son conductos cortos que comunican el vitelario con los oviductos laterales y son de origen mesodermal. Los huevos maduros pasan al oviducto, después de que el tapón epitelial que separaba el lumen se rompe. Las paredes del pedicelo maduro consisten de un epitelio simple elástico, y en algunos insectos la cubierta muscular del oviducto se continúa hacia él (Snodgrass, 1935)

Los oviductos laterales de *Phosphuga atrata*, *Tenebrio molitor*, *Acanthoscelides obtectus*, *Sitophilus granarius*, *Locusta migratoria*, *Schistocerca gregaria* y *Labidura riparia* tienen una función secretora, su pared está constituida por un epitelio interno formado por células con núcleos que presentan una cromatina finamente granulosa. Durante la vitelogénesis las secreciones se acumulan en la luz y la reacción al PAS muestra que hay mucopolisacaridos ácidos y básicos que fluyen hacia el oviducto común. Estas secreciones intervienen en la fase final de maduración del ovocito y complementan la formación del córion (Hamon, *et al*, 1982, 1983; Suzzoni, 1973; Poels, 1972; Vernier, 1970; Lauverjat, 1965; Szopa, 1981; Olivier, 1984)

En los oviductos laterales de *Labidura riparia* durante la vitelogénesis, las secreciones se acumulan en la luz y la reacción al PAS demuestra que hay dos tipos de sustancias de tipo glicoprotéico que desaparecen al momento de la puesta y no se acumulan en el periodo de cuidado del nido. El paso de los ovocitos por los oviductos es necesario para que la hembra presente una respuesta positiva de cuidado maternal, ya que los huevos quedan impregnados de una sustancia química que tiene como función mantener un comportamiento de cuidados por parte de la hembra (Olivier, 1981, 1984)

Los oviductos laterales presentan una capa irregular de fibras musculares longitudinales y transversales, las fibras ramificadas y las finas interconexiones citoplásmicas entre las fibras longitudinales proveen un sincicio estructural que permite que las fibras funcionen como una unidad fisiológica (Cook *et al*, 1984)

El oviducto común no es una parte del sistema genital primitivo, se forma secundariamente por una serie de invaginaciones de la pared del cuerpo, es de origen ectodermal, en algunos grupos se continúa con la vagina. El oviducto común tiene una cubierta cuticular con numerosas espinas carminófilas agrupadas en masa que pueden medir hasta 20 μm de longitud, que facilitan el descenso de los huevos y aseguran una mayor repartición de las secreciones en el oviducto. Durante la puesta los oviductos laterales y el común se hallan considerablemente distendidos y forman un voluminoso recipiente que podría contener una docena de huevos (Suzzoni, 1973)

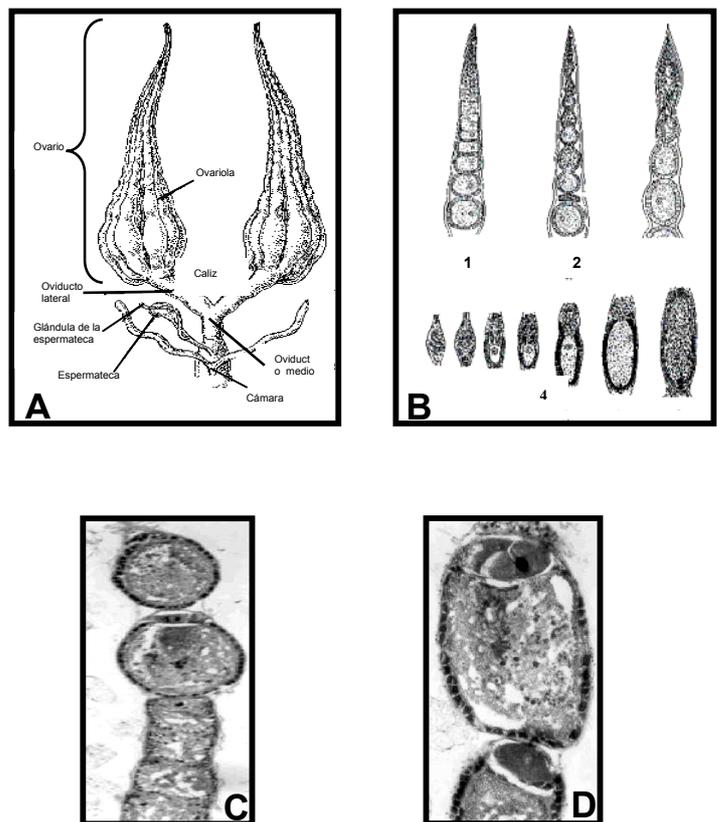
La vagina es un derivado de la cámara genital que se abre primariamente en la parte posterior del octavo segmento abdominal. En muchos insectos como en Cicadidae, Panorpidae, muchos Tricóptera, Lepidóptera y Coleóptera, la vagina se continúa a través del noveno segmento y adquiere una abertura en este segmento. La vagina, el pasaje seminal, y la cámara copulatoria, forman la cámara genital de la mayoría de los insectos. La vagina se continúa con el oviducto medio y con la espermateca (Ross, *et al*, 1982)

La espermateca o receptáculo seminal lo presentan muchas hembras de insectos para almacenar los espermatozoides los cuales ellas pueden liberar sobre los huevos cuando son expulsados del oviducto. Primariamente es una invaginación ectodermal y su abertura se encuentra en la cámara genital cuando una cámara copulatoria está formada debajo del octavo esternitp se localiza en la pared dorsal de la vagina teniendo la forma de un tubo vaginal. Usualmente la espermateca es un órgano simple, doble o con dos ramas de igual tamaño. Su forma, tamaño y estructura son muy variables en diferentes insectos pero generalmente es como un saco en forma de un conducto curvado, puede tener una glándula espermatecal tubular que secreta un fluido cuando el esperma es descargado. En la superficie exterior del conducto hay una cubierta muscular, con fibras acomodadas para formar un aparato de bombeo y expulsar el esperma, sobre cada huevo dentro del oviducto, de la cámara genital o de la vagina (Snodgrass, 1935; Hopkins *et al*, 1992)

El desarrollo de los ovocitos presentes en el vitelario de *Abedus ovatus* puede ser dividido en siete partes: En la primera el epitelio folicular tiene muchas capas y hay divisiones rápidas. La segunda tiene un epitelio folicular con doble capa, los ovocitos tienen un citoplasma finamente granular, la vesícula germinal aumenta de tamaño y está situada en la periferia. La tercera tiene células foliculares que se acomodan en una línea, el ovoplasma es finamente granular con gránulos de vitelo localizados en la periferia que se ven como pequeñas esferas, algunas veces se observan esferas transparentes en la región donde los cordones nutritivos entran en los ovocitos. En la cuarta las células foliculares son cúbicas, se ven en la periferia del ovoplasma esferas grandes y pequeñas gotas densas. La quinta región tiene un epitelio folicular con células binucleadas columnares, los ovocitos con gotas de vitelo y esferas que aumentan de tamaño y número, pequeñas gotas están orientadas hacia la periferia del ovoplasma. La sexta contiene células foliculares escamosas y binucleadas, el ovocito es de forma elipsoide y el ovoplasma está completamente cubierto con gotas de vitelo. La séptima tiene células epiteliales escamosas vacuoladas que empiezan a romperse, la formación de la capa del corion se completa con la terminación de la vitelogénesis (Lalitha, 1997)(Figura 7B 3)

Después de cada ovulación el epitelio folicular pierde su organización celular, se convierte en una masa amorfa de células y núcleos desintegrados y se forma el cuerpo lúteo. Cada ovariola se abre dentro del cáliz por un corto tubo o pedicelo cuyo epitelio consiste de una capa simple de células cúbicas con núcleo esférico u ovalado, el epitelio del pedicelo está plegado internamente para poder expandirse durante la ovulación (Gupta A.P., 1967)

FIGURA 7. A) Diagrama del sistema reproductor de un insecto hembra (Modificado de Snodgrass 1935). **B)** Representación esquemática de los tres tipos de ovariolas. 1) panoística, 2) meroística politrófica, 3) meroística telotrófica y 4) ovogénesis en un ovario politrófico (De Wigglesworth 1965, según Ries). **C)** Sección histológica de una ovariola politrófica de insecto, observe los ovocitos en desarrollo. PAS-Hematoxilina). **D)** Amplificación de un folículo ovárico donde se observan el ovocito, las células nutricias y el epitelio folicular cúbico. PAS- Hematoxilina (C y D cortesía de Benítez F. no publicada)



3.2 Modificaciones anatómicas en el aparato reproductor femenino de Scarabaeinae.

Uno de los caracteres morfológicos más interesantes de la subfamilia Scarabaeinae es la estructura del aparato genital femenino que presenta un solo ovario, el izquierdo, con una sola ovariola. Esta reducción está relacionada con el complicado y eficiente comportamiento reproductor típico del grupo (Halffter y Edmonds, 1979, 1982)

Se ha comparado el aparato reproductor de *Canthon indigaceus chevrolati* y *Canthon cyanellus cyanellus* y se ha encontrado que es muy similar, con diferencias mínimas. El ovario está situado en gran parte del lado izquierdo del abdomen, únicamente el extremo posterior se encuentra en posición media. En hembras maduras presenta grandes dimensiones y tiende a acercarse a la línea media-dorsal. Está provisto de numerosas tráqueas que lo mantienen dentro de la cavidad, con un cuerpo graso más o menos abundante según la edad de la hembra (Martínez, 1991)

Un número básico de 6 ovariolas en cada ovario para los Scarabaeoidea a un solo ovario con una simple ovariola de Scarabaeinae refleja el alto grado de protección asegurada para los estados jóvenes que se encuentran enterrados dentro de una bola nido.

En los cantoninos australianos: *Cephalodesmius laticollis*, *Aulacopris reichei*, *Amphistomus speculifer* y *Lepanus illawarrensensis*, también se reconoce un ovario con una sola ovariola (Mathews, 1974).

Se han observado los ovarios de otras especies con una sola ovariola en: *Dichotomius carolinus*, *Canthon cyanellus cyanellus*, *C. humectus*, *Boreocanthon praticola*, *Copris klugi*, *Canthidium sp.*, *Phanaeus damon*, *Liatongus monstrosus* y *Eurysternus mexicanus* (Halffter y López, 1977)

Los ovarios de 38 especies representadas por 19 géneros y 5 de las 6 tribus de Scarabaeinae han sido estudiados en varios trabajos y en todos, los ovarios presentan una simple ovariola en el lado izquierdo del abdomen. (Halffter y López, 1977)

En hembras de Scarabaeinae, el sistema reproductor comprende el germario, el cáliz, el oviducto, la vagina y la espermateca que se continúan en la abertura genital. El conducto espermatecal se localiza cerca de la unión del oviducto y la vagina, la espermateca tiene una glándula asociada. Durante los primeros días del desarrollo del adulto, la ovariola esta constituida únicamente por el germario, el vitelario no existe, pero se comienza a diferenciar con el crecimiento del primer ovocito aproximadamente de 10 a 20 días después de la emergencia en los cuales el organismo comienza a alimentarse (Halffter y Huerta, 1976; Halffter y López, 1977; Halffter *et al*, 1980 a y b; Huerta *et al*, 1981; López, 1984) (Figura 8 A).

En el momento de la emergencia en *Canthon cyanellus cyanellus* el ovario mide 2 mm de largo por 0.5 mm de ancho. (Figura 9D)

En *Liatongus monstrosus* y en *Eurysternus caribaeus*, las hembras recién emergidas presentan una ovariola madura en la cual el desarrollo de los ovocitos comienza inmediatamente. En *L. monstrosus* las larvas, en sus masas nido tienen alimento en exceso y en *E. caribaeus* el alimento está limitado por el desarrollo de la larva en una bola nido, pero las condiciones del trópico húmedo donde vive no impone restricciones ecológicas semejantes a la larga época seca del México central, por lo que la emergencia ocurre tan pronto el imago está en condiciones de emerger. (Halffter y Edmonds, 1979)

Los estudios que se han hecho en *Eurysternus caribaeus* muestran que el estado de desarrollo ovárico está relacionado con el comportamiento reproductor. La maduración de los ovocitos coincide con el cortejo nupcial; la cópula determina el término de la vitelogénesis, el comienzo de la oviposición y la preparación del nido. Sin embargo a diferencia de otros Scarabaeinae hay poca sincronización entre el desarrollo ovárico y el comportamiento de nidificación. Una vez que las dos señales entran en fase, se refuerzan una a otra y pueden seguir con el nido definitivo.

En *Onthophagus granulatus* la ovariola empieza a diferenciarse desde el estado pupal poco antes de la emergencia, en hembras recién emergidas la ovariola aumenta de tamaño y mide de 3 a 4mm y en hembras de dos días de edad, el germario crece y en la base los primeros dos ovocitos se ven diferenciados, por lo que parte del germario es transformado en vitelario. El desarrollo del ovario muestra que un día después de la emergencia no hay diferenciación en el germario que está formado por trofocitos y ovocitos con núcleos menos teñidos. En hembras recién emergidas de *Copris diversus* el germario mide de 5 a 6 mm y ocupa toda la ovariola, excepto un área prefolicular formada por células foliculares alargadas, transversales, de algunas células foliculares, trofocitos y ovocitos. En el vitelario de 3 a 5 días

después de la emergencia se ven dos ovocitos en vitelogénesis y varios en proceso inicial de desarrollo en la base del germario. En *Eurysternus caribaeus* también se observan los cambios anteriores (Huerta *et al*, 1981; López, 1984 y Halfter *et al*, 1980)

El ovario está constituido de una única ovariola, de tipo meroístico telotrófico como para todos los coleópteros polífagos. El filamento terminal es tan fino que es difícil de observar (Figura 8 A ft) , en hembras maduras, el germario es ligeramente anaranjado para *C. i. chevrolati* y blanco para *C. c. cyanellus* (Figura 8 A g). El vitelario varía según el estado fisiológico (puede medir hasta 8 mm en hembras maduras), también tiene un pedicelo corto. La pared ovárica está formada de una vaina peritoneal externa relativamente gruesa con algunas células en dos ó tres capas y la túnica propia interna es muy fina. Numerosas tráqueas

penetran en la vaina peritoneal y una fina red discontinua de fibras musculares recubre la pared de la ovariola. A nivel del pedicelo, la pared contiene numerosas tráqueas y la musculatura es muy importante (Martínez, 1991)

El vitelario consiste de varios folículos con ovocitos que tiene en su parte anterior los más jóvenes y los maduros en la región posterior, cada folículo sucesivo esta separado por una delgada masa de tejido prefolicular llamado tejido interfolicular, este tejido entre el folículo más posterior y el pedicelo es llamado tapón epitelial, que eventualmente se rompe hacia abajo al tiempo de la ovulación que se localiza en la porción posterior del germario (Figura 8 A v).

El oviducto es grande y su pared está formada de numerosos repliegues longitudinales, se forma de un complejo, que en su porción anterior corresponde al oviducto lateral izquierdo de origen mesodérmico y su porción más larga, dos tercios representan al oviducto común de origen ectodérmico (Pluot, 1979) (Figura 8 A ov y 8 B).

La vagina se presenta como un saco piriforme desprovisto de *bursa copulatrix*. La espermateca en forma de media luna mide en promedio 0.4 mm de largo por 0.1 mm de ancho, esta porción del canal es poco coloreada para *C.i.chevrolati* y muy pigmentada para *C.c.cyanellus*, el canal no presenta ningún tipo de glándula, pero la cápsula seminal si está asociada a la glándula de la espermateca que mide 0.8 mm por 2 mm (Martínez, 1992) (Figura 8 A vg).

El orificio genital (Figura 8 A og).y el orificio anal se localizan justo arriba del vestíbulo-genito-anal. Este vestíbulo está constituido por una pared membranosa rodeada ventralmente por el esternito VIII, dorsalmente por el terguito VIII modificado en pigidio que recubre completamente este vestíbulo. En la pared membranosa, se notan dos pequeños escleritos pigmentados, laterales y simétricos situados entre los orificios anal y genital, son pequeños y triangulares para *C.i.chevrolati* y grandes y alargados para *C.c.cyanellus* (Heymons, 1930; Martínez, 1991)

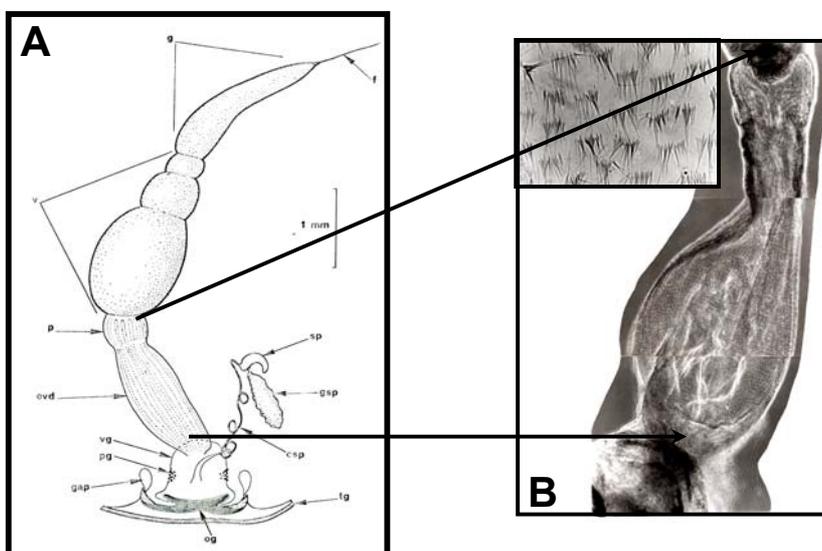


FIGURA 8. A) Anatomía del aparato reproductor de los Scarabaeinae. Esta constituido por filamento terminal (ft), germario (g), vitelario (v), oviducto (ov), espermateca (e), orificio genital (og) y vagina (vg). (Martínez M. 1991). **B)** Oviducto de *Canthon cyanellus* en el recuadro se muestran las sedas quitinosas del interior del oviducto. Técnica de Negro de clorazol. (Tomadas por Galindo D. no publicadas).

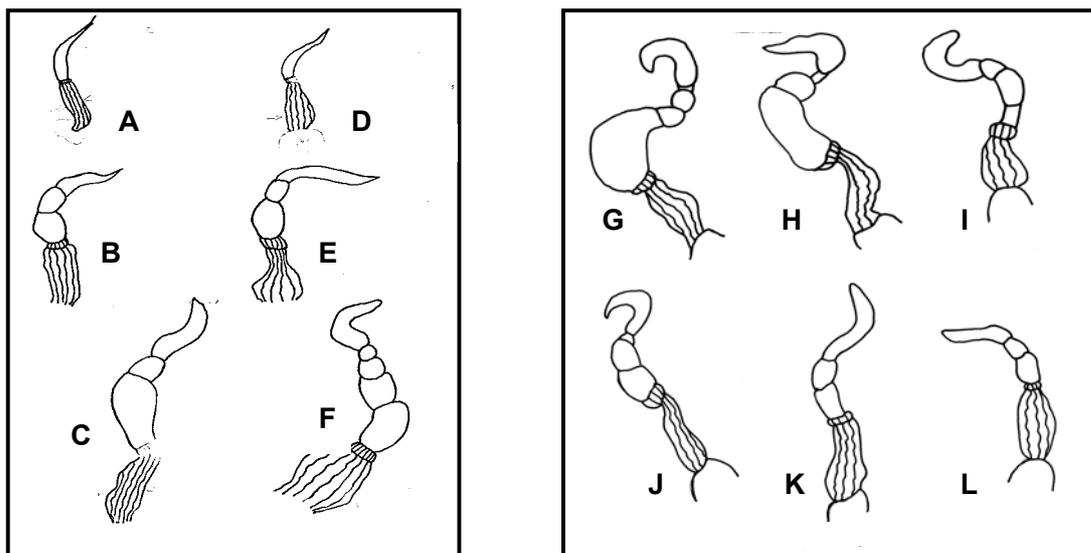


FIGURA 9. Esquemas que muestran el desarrollo de la ovariola en dos especies con nidificación diferente. **A-C** ovariola de *Canthon indigaceus chevrolati* **A)** Recién emergida. **B)** Previtelogénesis. **C)** Vitelogénesis. **D-L** ovariola de *Canthon cyanellus canellus* **D)** Recién emergida **E)** Previtelogénesis **F)** Vitelogénesis. En cuidados del nido: **G)** A 5 días **H)** A los 15 días **I)** A 20 días **J)** A 25 días **K)** A 30 días **L)** Al final de la reproducción.

3.3 Histología del aparato reproductor en hembras de los Scarabaeinae.

Las ovariolas de los Scarabaeinae son de tipo telotrófico, al igual que otros grupos presentan cordones tróficos que son difíciles de observar pero que están presentes en alguna fase de la previtelogénesis. (Suzzoni J.P., 1973)

En *Phanaeus daphnis* y *Ph. mexicanus* antes de la emergencia la ovariola es un saco formado por una túnica peritoneal de una amplitud uniforme tan largo como la longitud del cáliz y oviducto. En ocasiones está pegado y se sitúa horizontalmente en la parte superior de la cavidad abdominal.

La pared de la ovariola está constiuída por epitelio plano monoestratificado y tejido conectivo. Las ovogonias que conforman el germario y ella misma forman una masa cuya longitud varía entre un medio y dos tercios de la ovariola.

3.3.1 Filamento terminal

El filamento terminal en *Canthon indigaceus* y *C. cyanellus* es tan fino que es difícil de observar, la ovariola está sostenida en la cavidad esencialmente por las tráqueas. En hembras recién emergidas la bolsa que rodea el germario se prolonga hacia el ápice, pero no forma un verdadero filamento terminal. En *Phanaeina* el germario no posee filamento terminal (Edmonds, 1974; Halffter y Huerta, 1976; Martínez, 1991).

3.3.2 Germario

La región prefolicular de la ovariola puede ser considerada como una parte del germario ya que es en este lugar donde los ovocitos jóvenes se desarrollan, posteriormente el tejido prefolicular forma el

epitelio folicular. En la región más distal del germario, los ovocitos son pequeños y esféricos; nucleados y con gran cantidad de citoplasma. En la base del germario se encuentra desde la emergencia un tapón prefolicular y el cáliz no está bien definido, también el germario está rodeado por una bolsa constituida por dos epitelios monoestratificados planos (Martínez, 1991)

La parte apical está formada por trofocitos pequeños con límites celulares visibles, con un núcleo que mide 5 μ m. Esta zona se caracteriza por crecimiento de los núcleos de los trofocitos, a medida que estos están más próximos a la base del germario. Los núcleos más grandes miden 10 μ m, la cromatina es muy compacta y muchos nucleolos están presentes, el citoplasma es ligeramente basófilo. Algunas células intersticiales muy pequeñas están dispersas entre los trofocitos y otras más numerosas se encuentran junto a la túnica propia. Los núcleos más grandes con diámetro de 12 μ m tienen una cromatina más compacta y coloreada que los otros núcleos, el cordón trófico está en formación (Martínez, 1991) (Figura 10B)

En *Canthon indigaceus chevrolati* el periodo de prenidificación que comienza con la emergencia, es largo ya que éste se extiende hasta 30 días para esta especie donde el ovario sufre una evolución importante. Al momento de la emergencia las hembras tienen una ovariola que mide apenas 2 mm de largo y 0.2 mm de ancho, sólo está presente el germario. En el germario se pueden distinguir dos regiones sucesivas; una zona apical, la más amplia que está constituida únicamente por trofocitos y algunas células intersticiales; una segunda zona basal muy corta, que contiene células prefoliculares y desde luego ovocitos (Martínez, 1992).

En *Canthon cyanellus cyanellus*, en la parte apical del germario los trofocitos guardan su individualidad en la porción apical y en los lados. En la mayor parte de esta zona un sincicio está presente, los núcleos poseen muchos nucleolos. Algunas proyecciones de citoplasma desprovistas de núcleo se sitúan contra la túnica propia y las células intersticiales son poco visibles (Figura 10A)

En *C. indigaceus*, en la parte media se observan dos categorías de células: las células intersticiales con un núcleo ovoide con una cromatina compacta y las células prefoliculares con un núcleo con cromatina muy dispersa. Es posible identificar ovocitos en la parte basal del germario (5 días después de la emergencia). Estos ovocitos son reconocidos por sus núcleos débilmente teñidos y su volumen citoplásmico, son escasos, solo dos o tres son detectables. Algunas células tienen aún las características de células prefoliculares y se colocan alrededor de cada ovocito (aún no están en vitelario) Las células prefoliculares constituyen la mayor parte; ellas presentan un citoplasma muy denso con un pequeño núcleo casi esférico.

En la región basal se observan de 4 a 6 ovocitos, el más grande puede medir de 15 a 20 μ m; tienen un citoplasma granuloso y un núcleo pequeño y poco teñido. En cortes histológicos no es posible observar el cordón trófico que debe conectar cada ovocito con el tejido trófico, aunque a veces se observan algunas células intersticiales muy cerca de la membrana del ovocito, alrededor de cada ovocito las células prefoliculares se modifican y adquieren el aspecto de células foliculares, ellas son alargadas con un citoplasma muy teñido y el núcleo ovoide. En esta etapa estas células comienzan a colocarse en una hilera regular (Martínez, 1991) (Figura 12)

En *C. cyanellus* hay presentes numerosas células prefoliculares con un núcleo esférico pequeño, que están agrupadas entre la zona I y la base del germario limitado y ocupado por dos o tres folículos en formación. Los ovocitos con un diámetro de 10 μ m están rodeados por células que en lo sucesivo tendrán características de células foliculares alargadas y con un núcleo ovoide.

C. indigaceus al final del periodo de prenidificación contiene trofocitos de pequeñas dimensiones, en la región apical la mayor parte está constituida por trofocitos con grandes núcleos y límites celulares poco definidos, situados en la periferia del germario. El centro está constituido por un cordón trófico caracterizado por un citoplasma poco basófilo, vacío y por la presencia de restos celulares intensamente teñidos. (Martínez, 1991)

Durante el periodo de nidificación en *C. indigaceus* el germario permanece activo y conserva la estructura descrita al fin de la prenidificación, sin embargo, al fin del periodo de nidificación, los ovocitos son raros en la base del germario y la producción de nuevos folículos se reduce.

Al final del periodo de prenidificación en *C. cyanellus*, veinte días después de la emergencia, el germario tiene la misma longitud que a la emergencia, pero su ancho es del doble. En la parte apical se presentan los trofocitos individuales con un núcleo de cromatina dispersa. Mientras la mayor parte del germario está ocupado por un cordón trófico en el cual se observan numerosos núcleos picnóticos, en la periferia sus núcleos no son picnóticos y se rodean de un citoplasma fuertemente teñido. En la zona basal la mayoría de los ovocitos pueden ser observados, cerca de los 30 días después de la emergencia, el ovario alcanza los 10 mm, el tamaño del germario es igual y el vitelario aumenta el doble de su volumen que puede medir 8 mm de longitud, puede contener 4 folículos, en ocasiones 5 o 6.

Se ha estimado que para *C. indigaceus* las hembras presentan alrededor de 50 ciclos de puesta en el transcurso de su vida, para *C. cyanellus* hay una alternancia entre puesta y cuidado del nido, se estima que puede presentar de siete a ocho ciclos en el transcurso de su vida. En la puesta el germario tiene las mismas características estructurales de las células descritas al final de la prenidificación, en particular, se observan numerosos ovocitos jóvenes de diferentes tamaños. Durante el periodo de cuidados del nido el germario de *C. cyanellus* guarda el aspecto descrito anteriormente

En periodo de postnidificación los cambios son iguales para las dos especies de *Canthon*, el ovario tiene dimensiones reducidas, el germario alcanza una longitud de 2 mm. La región más apical contiene trofocitos aparentemente intactos, la mayor parte presenta numerosos núcleos picnóticos situados en la zona central, así como fragmentos celulares fuertemente teñidos. En la región basal las células prefoliculares son aún numerosas con núcleos picnóticos, no se detectan ovocitos en la base del germario (Martínez, 1991)

En hembras viejas de *Copris armatus* los núcleos de los trofocitos, las células prefoliculares y los ovocitos se vuelven picnóticos (Anduaga, 1983)

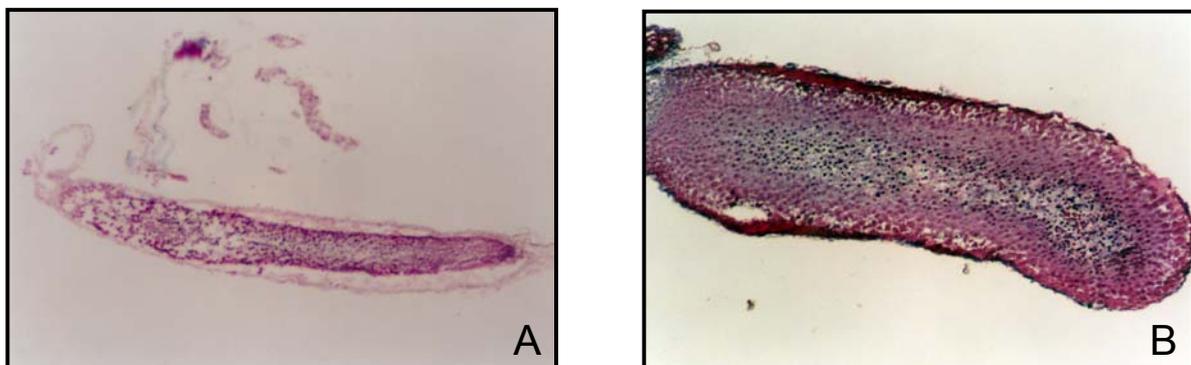


FIGURA 10. A) Germario de una hembra de *Canthon cyanellus* recién emergida. **B)** Germario de una hembra de *Canthon indigaceus* en vitelogénesis. Note que durante la vitelogénesis el volumen aumenta debido a actividad mitótica. PAS-Hematoxilina.

3.3.3 Vitelario

En *Canthon indigaceus* el vitelario comienza a formarse de 10 a 12 días después de la emergencia, la ovariola mide 3 mm de largo. En este estado el vitelario presenta un solo ovocito de 0.5 mm en previtelogénesis, puede tener dos ovocitos donde el basal mide cerca de 1 mm y se encuentra en vitelogénesis. Cuando los ovocitos están en previtelogénesis la vesícula germinativa es fácil de observar, el núcleo es muy claro, posee algunos nucleolos y se localiza siempre en el polo anterior. El citoplasma, es

homogéneo y finamente granuloso, en su periferia toma un aspecto vacuolar por la acumulación de numerosos y pequeños glóbulos lipídicos. Las células foliculares que rodean a estos ovocitos son de forma casi cúbica con un citoplasma poco teñido y un núcleo casi esférico. Los folículos se encuentran separados por tejido interfolicular (Figura 12)

En *Canthon cyanellus cyanellus* el vitelario comienza a formarse hacia el quinto día después de la emergencia; al décimo día generalmente contiene dos o tres ovocitos que miden 0.8, 0.6 y 0.5 mm. En un ovocito de 0.6 mm se pueden observar algunas plaquetas de vitelo de 2 μm de diámetro, cuando el ovocito mide 1 mm de largo las plaquetas vitelo son muy abundantes y llegan a medir hasta 20 μm , ellas se encuentran en todo el ovocito. Persiste un gradiente antero-posterior de plaquetas vitelinas, las más grandes están situadas en el polo posterior (Martínez, 1991) (Figura 12).

Los primeros signos de vitelogénesis, en *C. indigaceus* aparecen cuando el ovocito alcanza una longitud superior a 0.5 mm. En el citoplasma se observan numerosas gotas lipídicas, algunas pequeñas plaquetas vitelinas son azules después de teñir con el Azan, no rebasan los 2 μm de diámetro y se sitúan en la periferia del ovocito. En el transcurso de la vitelogénesis, los glóbulos lipídicos son más abundantes y se reparten en todo el citoplasma. Las plaquetas vitelinas presentan un gradiente antero-posterior, con su tamaño y su distribución, todo el resto está limitado a la zona periférica del ovocito. Cuando los ovocitos miden 2 mm las plaquetas vitelinas ocupan en lo sucesivo casi todo el citoplasma; su tamaño aumenta y ciertas plaquetas vitelinas miden 20 μm de diámetro. Sólo una fina capa de citoplasma está desprovisto de estas plaquetas. En el transcurso del crecimiento del ovocito, las células foliculares se adelgazan y en sus polos permanecen relativamente altas. En los folículos más grandes, donde los ovocitos presentan grandes cantidades de vitelo y las plaquetas vitelinas miden arriba de 20 μm , las células foliculares son altas y sus núcleos encierran varios nucleolos que se sitúan cerca de la base. Entre las células foliculares y el ovocito existe un material teñido en rojo por el Azan que corresponde al corion liso, delgado, frágil y casi transparente de *C. Indigaceus* (Figura 12).

Al final del periodo de prenidificación en el vitelario se presentan por lo general cuatro folículos, el más joven tiene 0.4 mm de longitud y está en previtelogénesis, los otros tres están en vitelogénesis y su tamaño va de 1, 2 y 4 mm, el folículo más basal contiene un ovocito listo para ser ovipositado. En el transcurso del crecimiento del ovocito, las células foliculares se adelgazan y excepto en sus polos anterior y posterior donde estas células permanecen relativamente altas. En *C. cyanellus* en este periodo el vitelario mide 7 mm y contiene un general cuatro folículos, donde el basal mide 3 mm, con el corion formado, el segundo mide 2.5 mm, el tercero 0.8 y el cuarto 0.6 mm, los tres primeros están en vitelogénesis (Figura 9E y F).

Durante el periodo de nidificación en *C. indigaceus* el ovario presenta una actividad cíclica, en el vitelario el número de folículos disminuye y se encuentran de dos a tres ovocitos. Alrededor de los primeros cinco días, la hembra pone un huevo y el ovocito siguiente que ahora se encuentra en la base del vitelario termina su vitelogénesis y es puesto cinco días después, el ovocito basal puede tener corion. Se ha visto que para esta especie, las hembras presentan alrededor de 50 ciclos de puesta en el transcurso de su vida (Figura 12).

En el periodo de nidificación *C. cyanellus* presenta en el vitelario cuatro folículos, cada uno en estado diferente, justo antes de la puesta del primer huevo, el ovocito de más edad está listo para ser puesto y mide 3 mm de longitud, los dos siguientes están en vitelogénesis y miden 2 y 0.7 mm respectivamente. El ovocito más joven mide 0.5 mm de longitud y está al final de la previtelogénesis. Aunque las dimensiones del folículo que viene después del ovocito maduro difieren en las puestas; al momento de la primera, tercera y quinta puesta la longitud de este folículo es de 2 mm y cada uno estará listo para ser puesto 24 horas más tarde. En la segunda y cuarta puesta el folículo estará en un estado menos avanzado con una longitud de 1.5 mm y 48 horas serán necesarias para la activación de su evolución. Así los intervalos entre las puestas serán alternativamente de 24 a 48 horas. Después de un periodo de puesta que se extiende en general por cuatro días y con una puesta de seis huevos, la hembra cesa esta actividad y se ocupa de cuidar a su descendencia en el nido.

Durante el periodo de cuidados, el vitelario presenta diferencias muy marcadas en el aspecto observado hacia el periodo de puesta, se reduce su longitud y la pared de la ovariola se engrosa. Los dos ovocitos de más edad que se encontraban en vitelogénesis entran en degeneración y el volumen del ovocito disminuye progresivamente. Las células foliculares invaden el vitelo del ovocito y degeneran al final del periodo de cuidados, además subsiste un cuerpo residual en el que los núcleos son picnóticos. Los otros dos folículos del vitelario que se encuentran al final de la previtelogénesis con un diámetro de 0.5 mm permanecen bloqueados en esta etapa sin comenzar una vitelogénesis durante la mayor parte del periodo de cuidados. Luego de que la larva eclosiona del huevo al alcanzar el tercer estadio, los dos ovocitos que estaban en previtelogénesis al inicio de los cuidados del nido entran en vitelogénesis, dos nuevos folículos aparecen en el vitelario. Una semana después que se terminan los cuidados del nido, comienza un nuevo periodo de puesta, estos fenómenos se repiten de manera cíclica, alrededor de cinco semanas durante nueve meses en condiciones de laboratorio (Martínez, 1991) (Figura 9G a 9L)

En el periodo de postnidificación en *C. indigaceus*, el vitelario está poco desarrollado y contiene folículos en degeneración, la pared es gruesa y plegada y está recorrida por numerosas tráqueas, los folículos son pequeños, el ovocito basal mide 1.5 mm de longitud, todos los folículos están en degeneración, los ovocitos pierden su regularidad, presentan núcleos picnóticos y hay presencia de vacuolas autofágicas. En *C. cyanellus*, la vaina peritoneal del vitelario está completamente desorganizada y sólo la cubierta muscular es continúa. En hembras de mayor edad hay algunos restos de ovocitos; sólo persisten las células foliculares que no muestran signos histológicos de degeneración.

En *Copris armatus*, *C. diversus* y *C. cyanellus* especies pertenecientes a los patrones III y V se ha encontrado una reabsorción total de los ovocitos en relación con la época de sequía, se debe a que las hembras que emergen tardíamente encuentran condiciones ecológicas desfavorables para la reproducción, la falta de suficiente alimento dificulta el encuentro de los sexos y la nidificación no se lleva a cabo.

En *C. armatus* el inicio del proceso de reabsorción se caracteriza por el cese en la deposición de vitelo, se detiene la maduración de los ovocitos, las células foliculares se modifican morfológicamente y se dividen por mitosis, de tal manera, que la capa unicelular se ve incrementada a dos o más capas. Posteriormente, estas células inician la invasión de los ovocitos y actúan como fagocitos consumiendo el vitelo. Ya en reabsorción la túnica propia se engruesa notablemente en el vitelario. Las células que constituyen el cuerpo de reabsorción son pequeñas con un núcleo muy grande y numerosos nucleolos dispuestos en la periferia. La reabsorción afecta ovocitos en previtelogénesis, vitelogénesis (Anduaga, 1983) Figura. 14 E, F y G.

En hembras viejas con varios ciclos reproductivos, el proceso es total e irreversible, la ovariola llega a una completa degeneración y los núcleos de las células que constituyen el cuerpo de reabsorción se vuelven picnóticos, esto se ha observado en *Liatongus monstrosus*, *C. armatus* y *Canthon cyanellus*, estas hembras no reinician nuevos nidos y mueren al poco tiempo (Huerta *et al*, 1981; Halffter *et al*, 1983)

3.3.4 Oviducto

Canthon cyanellus cyanellus al igual que *Phanaeus* presenta un oviducto único, donde la estructura más llamativa es la endocutícula que rodea el lumen y que presentan flecos dispuestos en forma oblicua y en sentido posterior, más abundantes y largos en la parte media y cortos en las porciones anterior y posterior del oviducto. El papel de estos flecos es facilitar el descenso del ovocito hacia la vagina, impulsado por las contracciones del oviducto (Halffter y Huerta, 1976; Halffter y López, 1977)(Figura. 8).

A este nivel el epitelio está cubierto de una delgada íntima cuticular; proyectando hacia la luz unas finas extensiones cuticulares afiladas y dirigidas posteriormente, estas sedas se encuentran agrupadas en pequeños montículos. El epitelio está recubierto en su totalidad de una envoltura muscular constituida por una cubierta interna, relativamente desarrollada con fibras longitudinales y una cubierta externa más

delgada de fibras circulares en la porción posterior es donde se observan varias capas de fibras circulares. El oviducto desemboca en la región subapical de la vagina. (Figura. 12 ov).

El oviducto de *C. indigaceus* y *C. cyanellus* presenta a la emergencia un epitelio con células cúbicas de citoplasma transparente y un pequeño núcleo, a los pocos días después de alimentarse aproximadamente 20 días, el citoplasma de estas células empieza a presentar pequeñas vacuolas y un núcleo con varios nucleolos. Cuando la hembra comienza la etapa de nidificación el epitelio es de tipo secretor, las células alcanzan su máxima talla, presentando grandes vacuolas y núcleos muy picnóticos con varios nucleolos y se observan gránulos de secreción en la luz del oviducto, lo que probablemente ayude a la migración de los ovocitos por el oviducto, o en el caso de *C. cyanellus* el huevo sea impregnado por estas secreciones para que la hembra permanezca en el nido durante los cuidados de la progenie (Galindo, no publicado)

3.3.5 La vagina

Su pared está formada de un epitelio delgado rodeado de una cutícula muy gruesa, y de una cubierta muscular externa muy desarrollada. Una gran cantidad de haces musculares más externos se insertan en la parte donde desemboca el canal de la espermateca (región media-dorsal) y rodea las dos terceras partes anteriores de la vagina (Halffter y López, 1977; Martínez, 1991).

La pared está formada de un epitelio con una espesa cutícula esclerotizada y pigmentada. Un amplio músculo se extiende entre los dos extremos de la cápsula seminal. El canal de la espermateca parte de la región posterior de la cápsula seminal, su pared está revestida de una íntima cuticular; poco antes de desembocar en la vagina, la luz se amplía y la íntima cuticular se ve más gruesa y esclerotizada, su pared está formada de grandes células secretoras donde los canalículos desembocan en la luz de la glándula que constituye un reservorio tapizado de una fina cutícula.

De la glándula de la espermateca parte un corto canal que desemboca en la parte posterior de la cápsula seminal. En la región dorsolateral de la vagina por donde desemboca el canal de la espermateca, están situadas las cubiertas glandulares, señaladas para *Canthon* como glándulas vaginales que están constituidas por grandes células secretoras que desembocan en la luz de la vagina por medio de un canalículo, no son visibles a la disección, solamente después de la tinción y montaje "in toto" ó en cortes histológicos, su función es desconocida. Posteriormente en otra parte del orificio genital, existen dos formaciones saculares simétricas y laterales, se abren en el vestíbulo genito-anal, son nombradas glándulas anexas posteriores, están constituidas de un fino epitelio y de una espesa cutícula que contiene en su luz una sustancia granulosa, más oscura visible por transparencia al menos para *C.i. chevrolati*. Para los Geotrupinae, los Aphodinae los otros Scarabaeoidea se encuentran estas formaciones comparables por su naturaleza secretora. En los Scarabaeinae su naturaleza glandular es dudosa. Estas glándulas anexas posteriores están desarrolladas para *C.i. chevrolati* pero no existen para *C.c. cyanellus* (Pluot-Siwalt, 1988; Martínez, 1991) Figura. 11

3.3.6 Orificio genital

La salida del aparato genital de los insectos modernos es un desarrollo secundario del ectodermo, en algunos insectos superiores las ramas del conducto medio han suplantado parcial o completamente los conductos laterales medios (Snodgrass, 1956)

La abertura genital se localiza en la parte ventral-posterior de la vagina, su forma es de una creciente y tiene una pequeña placa esclerotizada en la punta. Se separa del ano por un pliegue cuticular, el pigidio se separa del esternum, ambas aberturas son expuestas dentro de una cavidad definida (Halffter y López, 1977)

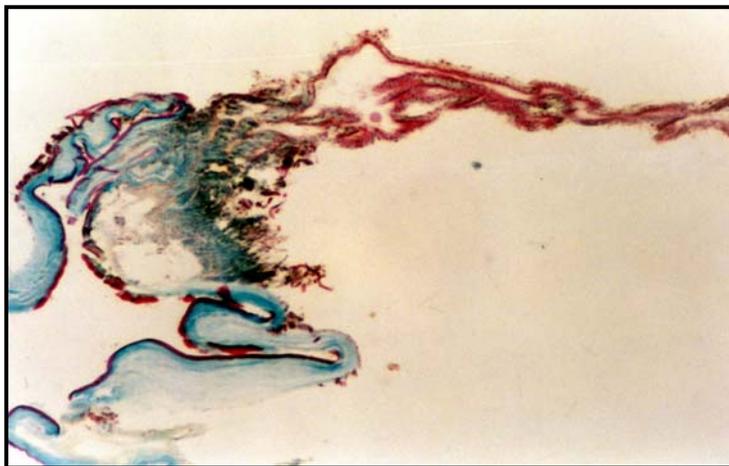


FIGURA 11. Sección histológica de vagina y oviducto de *Canthon indigaceus*. Técnica de Azan. 80X.

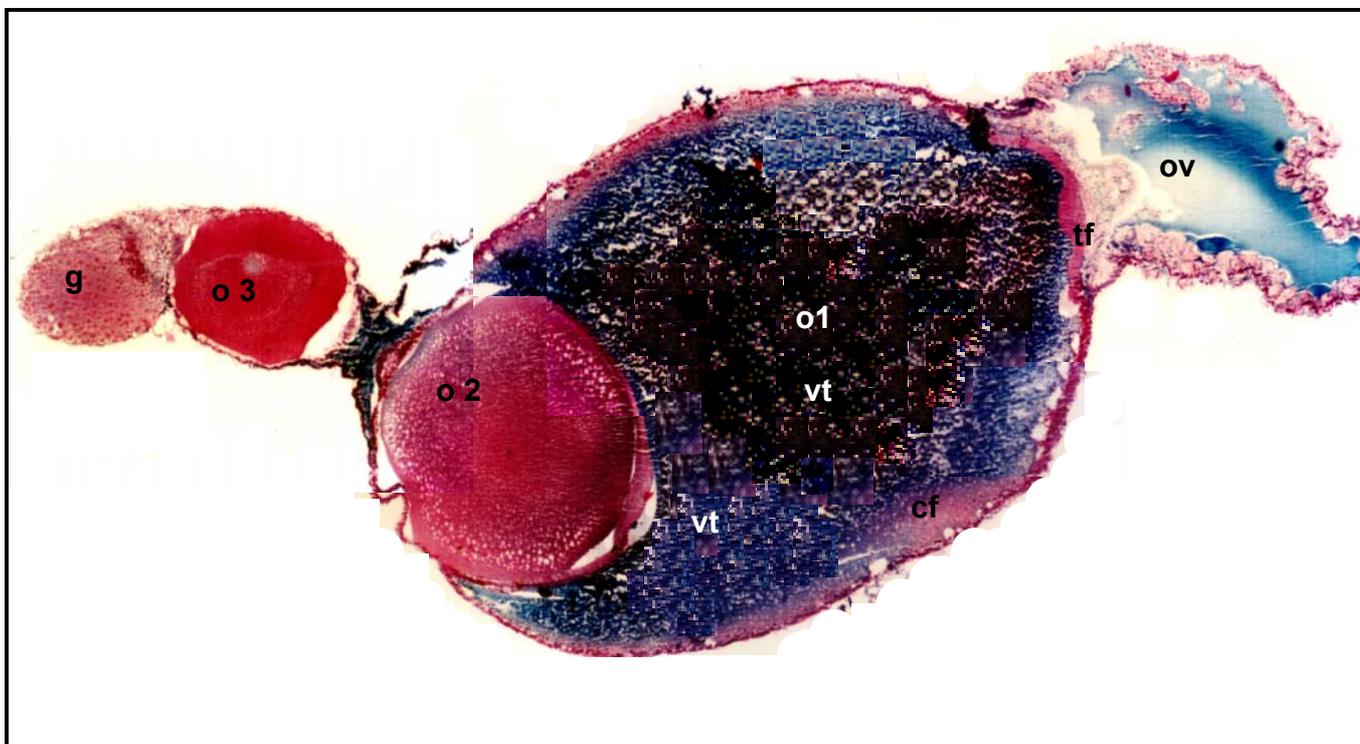


FIGURA 12. Sección histológica de una ovariola de *Canthon indigaceus* en el que se muestran diferentes regiones. g germario, o1, o2 y o3 ovocitos en diferentes etapas de maduración, localizados en el vitelario; cf células foliculares, tf tapón folicular, vt vitelo y ov oviducto. Técnica de Azan. 80X.

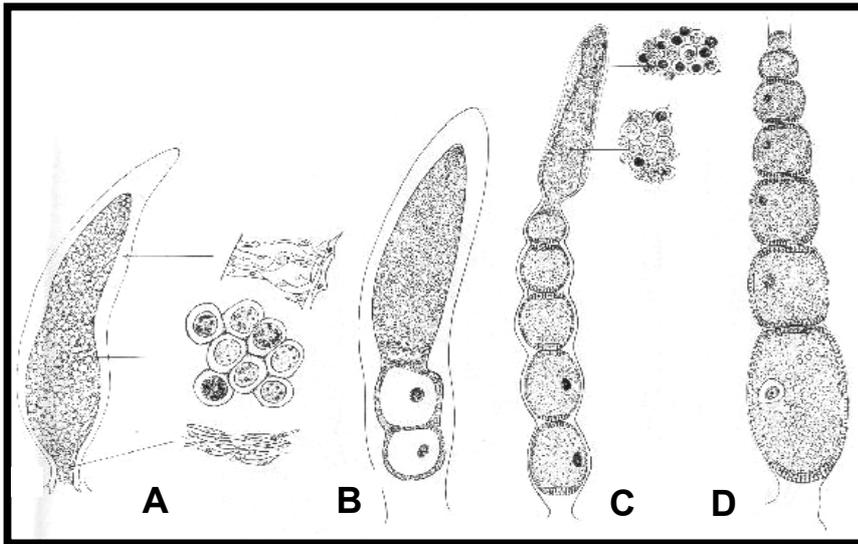


FIGURA 13. Desarrollo del ovario adulto de *Eurysternus caribaeus* (Herbst). **A)** Ovariola un día después de la emergencia. El germario no está diferenciado y contiene gran cantidad de trofozoitos pigmentados y pocos ovocitos. **B)** Ovariola de tres días después de la emergencia. Dos ovocitos en vitelogénesis y dos ovocitos viejos en la base del germario. **C)** Ovariola de 30 días después de la emergencia. Antes del cortejo nupcial; cinco ovocitos en estados progresivos

vitelogénesis. **D)** Ovariola 45 días después de la emergencia. Durante el cortejo nupcial y después de la copulación. Siete ovocitos en desarrollo, el más grande listo para la oviposición. (Tomado de Halffter, Halffter y Huerta; 1980).

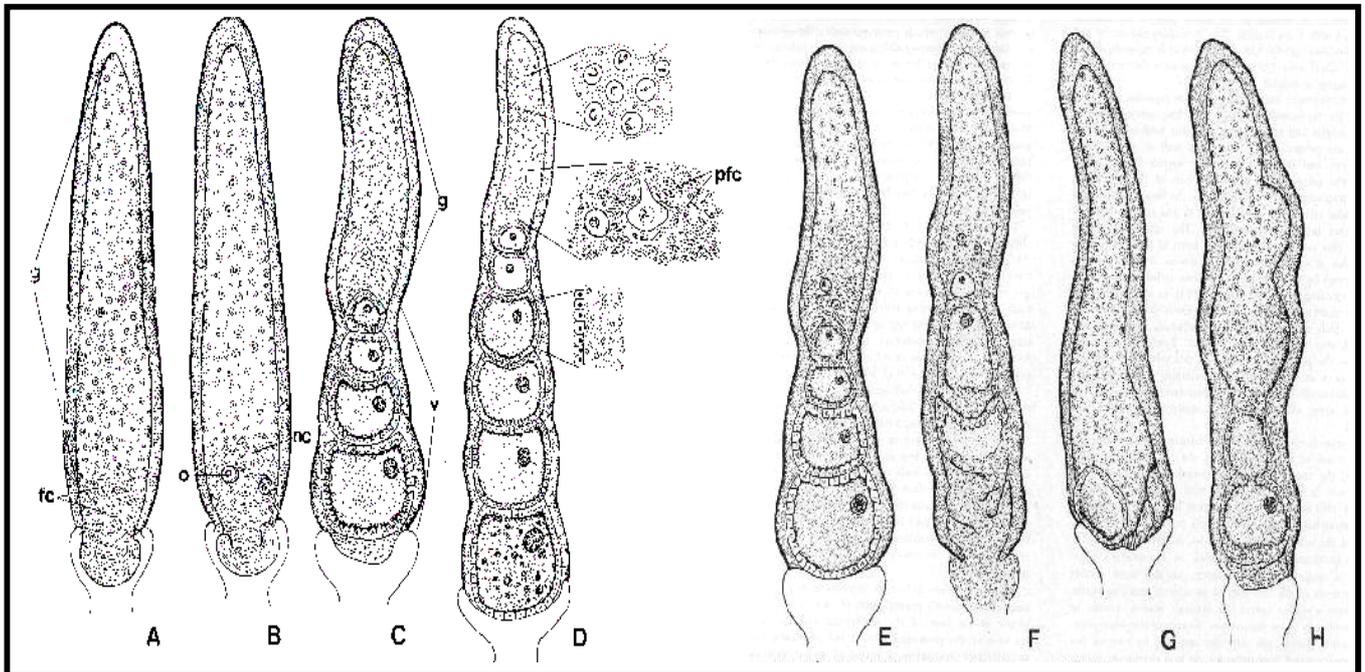


FIGURA 14. Estados sucesivos de la ovariole de *Copris armatus* de una hembra nidificando. **A)** Recién emergida. **B)** Ovocitos en previtelogénesis (10 a 15 días). **C)** Ovocitos de 40 a 45 días. En la base del germario se comienzan a formar nuevos ovocitos. **D)** Primer ovocito terminando la vitelogénesis. **E)** Durante el cuidado de las bolas nido, que contienen larvas de segundo estadio. **F y G)** Durante el cuidado de bolas nido que contienen larvas de tercer estadio hay reabsorción de ovocitos. **H)** 15 días después de la emergencia de la progenie. (Modificado de Huerta, Anduaga y Halffter, 1981)

CAPITULO 4.

APARATO REPRODUCTOR MASCULINO.

4.1 Anatomía e histología del aparato reproductor masculino en insectos.

En un insecto adulto las partes esenciales del aparato reproductor del macho incluyen un par de testículos, conductos eferentes, un par de conductos deferentes, y un tubo medio ectodermal o conducto eyaculatorio. Algunos presentan una vesícula seminal y otras glándulas accesorias ectodermales y el pene o falo (Figura, 15 A)

Los testículos se localizan en el abdomen encima o debajo del tubo digestivo cerca de la línea media, cada uno consiste de un número variable de unidades llamadas folículos testiculares que pueden ser de forma tubular o globular. Cada folículo está unido al conducto deferente por un pequeño tallo o vaso eferente. El número de folículos en cada testículo es variable, en Adephaga tienen un simple folículo, en Siphonaptera hay dos, en Acrididae pueden ser 100, en Díptera es un simple saco individual, en Cerambycidae cada testículo se compone de 12 a 15 folículos (Wilde y Loof, 1973; Crowson, 1981)

La pared de cada folículo consiste de una cubierta epitelial celular que se divide formando un epitelio externo y uno interno. Los folículos no tienen un verdadero epitelio folicular, las paredes sirven como un intermediario trófico entre la hemolinfa que rodea las gónadas y las células germinales. En *Dytiscus* los testículos están cubiertos por dos capas de tejido epitelial dentro de la cubierta peritoneal. El más externo está formado por células delgadas, esponjosas, donde las células no son visibles, el citoplasma es granular y vacuolado con numerosas y pequeñas cavidades, indicando que el epitelio externo tiene una función secretora y probablemente elabora productos nutritivos que descarga al lumen, presenta una membrana basal, el epitelio interno es una delgada capa elástica con apariencia fibrilar y un gran número de pequeños núcleos (Snodgrass, 1935)

En los folículos se localizan las células germinales, cuya distribución permite distinguir diferentes regiones. En la región superior o apical se localiza el germario que contiene las espermatogonias. La parte superior del germario contiene las espermatogonias aisladas muy jóvenes, debajo está la zona de crecimiento en donde la espermatogonia entra en un estado de multiplicación, se enquistada, y aumenta de tamaño para formar espermatocitos primarios, que permanecen unidos en su centro por puentes protoplásmicos; después viene la zona de maduración y reducción, en donde cada espermatocito primario produce después de dos divisiones meióticas a las espermátidas; luego viene la zona de transformación donde las espermátidas se desarrollan y maduran en espermatozoides un proceso conocido como espermiogénesis (Wilde and Loof, 1973) Figura. 15 B.

Una característica del germario es la presencia de una gran célula o masa nucleada de citoplasma en la punta conocida como célula apical o célula de Verson, que es una espermatogonia especializada como trofocito. Se encuentra bien desarrollada en Lepidóptera. Esta célula se encuentra rodeada por varias líneas concéntricas de espermatogonias, donde las más cercanas estarán conectadas por cadenas protoplásmicas que contienen gránulos oscuros que se originan de la célula apical. El material nutritivo para las células germinales del macho, viene de la hemolinfa y primero es elaborado en la cubierta trófica de la pared del folículo testicular (Snodgrass, 1935; Wigglesworth V., 1974)

En muchos insectos cada grupo de espermatogonias se encuentra encerrada en una envoltura celular conocida como quiste. La espermatogonia forma sucesivamente quistes de espermatocitos, espermátidas y finalmente espermatozoides. Cuando el desarrollo del espermatozoide termina, el quiste degenera y los espermatozoides permanecen agrupados en haces. Los espermatozoides maduros se localizan próximos al conducto de salida o conducto eferente. Los conductos eferentes desembocan en los conductos deferentes

Los conductos deferentes, son tubos simples que están revestidos por un epitelio y por una membrana basal por fuera de la cual, hay una gruesa cubierta de fibras musculares circulares. Frecuentemente una parte del conducto está muy enrollada, y las espirales pueden formar un epidídimo.

En algunos insectos hay un ensanchamiento del conducto en forma de un divertículo que constituye una vesícula seminal para almacenar espermatozoides maduros. Los espermatozoides generalmente se encuentran fuertemente unidos en la vesícula, con sus cabezas embebidas en la pared epitelial y sus colas vibrátiles proyectándose hacia el lumen. Los conductos deferentes en su porción proximal son de origen mesodermal, pero pueden extenderse posteriormente por invaginaciones del ectodermo o ser reemplazados más tarde, se unen a la parte anterior del conducto eyaculador medio.

El conducto eyaculador está formado por una invaginación media ventral del ectodermo en la porción terminal del noveno segmento abdominal, donde se une al conducto deferente. Tiene un revestimiento cuticular continuo con la pared del cuerpo. Además del epitelio, está rodeado por una fuerte cubierta muscular, usualmente de fibras circulares, y algunas veces con fibras longitudinales que ayudan a la expulsión del semen, está bifurcado en su parte anterior y presenta glándulas accesorias. El gonoporo está situado en un órgano intromitente o falo, pero puede contener una invaginación o endofalo, dentro del cual el verdadero gonoporo está oculto bajo la placa esternal del noveno segmento. El falo comprende el edeago y los parámetros, que funcionan durante la copulación e inseminación (Wilde and Loof, 1973)

Las glándulas accesorias tienen la función de secretar una sustancia que es descargada como un líquido con los espermatozoides, también puede formar una cubierta o cápsula conocida como espermatóforo. Generalmente las glándulas se presentan en la terminación anterior del conducto eyaculador ó en una corta divergencia anterior de las ramas del conducto. Tienen forma sacular o tubular, estas últimas pueden ser muy curvadas y enrolladas. En la mayoría de los insectos se presenta un par a cada uno de los lados del conducto deferente. Las paredes de cada glándula tienen un epitelio y una cubierta muscular que se continúa hasta el conducto eyaculador. Las glándulas asociadas con la abertura externa del conducto eyaculador son llamadas glándulas prepuciales (Snodgrass, 1935)

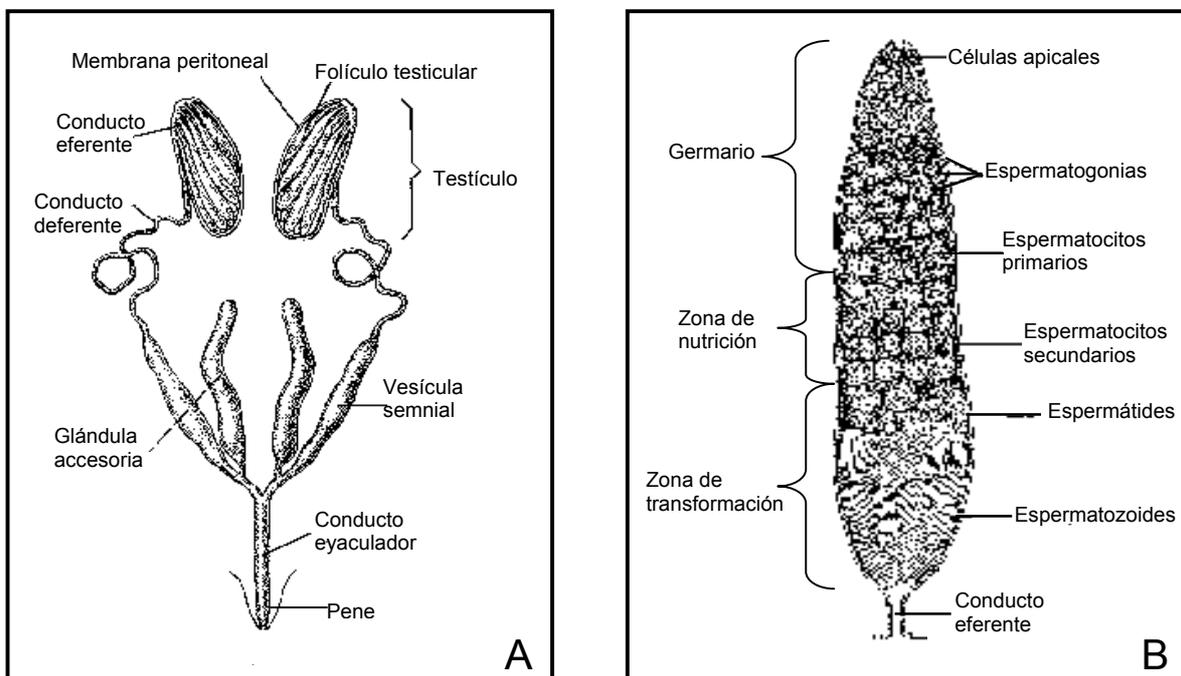


FIGURA 15. A) Esquema del aparato reproductor de macho **B)** Esquema de un folículo indicando el desarrollo del espermatozoide. (Modificados de Snodgrass 1935).

4.2 Anatomía de aparato reproductor masculino en Scarabaeinae.

El aparato reproductor masculino mas estudiado dentro de los Scarabaeinae es el de *Onthophagus gazella*, *Canthon cyanellus cyanellus* y *Canthon indigaceus chevrolati*, en estas especies los testículos se sitúan en la cavidad abdominal por debajo del pigidio, bajo el intestino y en asociación con el cuerpo graso y tráqueas. En cada una de estas especies se presentan dos testículos, conductos eferentes, dos conductos deferentes, dos vesículas seminales, un bulbo eyaculador o eyaculatorio, un par de glándulas accesorias y el órgano copulador. En *C cyanellus* se ha descrito una glándula prepucial (Figura.16)

En *O. gazella* cada testículo posee doce folículos ovoidales de igual tamaño que se organizan en una masa más o menos esférica, mientras que en *C.cyanellus* solo se encuentran seis folículos esféricos en cada testículo. Cada folículo presenta un corto y delgado conducto eferente, que desemboca en forma independiente al conducto deferente que es de mayor longitud y diámetro (Benítez,1982) (Figura. 16 A y B)

Existen cambios en los testículos según su estado de desarrollo, en *C. indigaceus chevrolati* al inicio del periodo de prenidificación los folículos son muy transparentes, miden 0.5 mm de diámetro con un volumen mínimo, en *Canthon cyanellus* son transparentes y ligeramente más pequeños a la emergencia. Los folículos al inicio del periodo de prenidificación, presentan una coloración amarillenta cuando están completamente maduros y durante la nidificación el volumen de los folículos disminuye ligeramente después de cada acoplamiento. De doce a quince días después de la emergencia, los folículos aumentan de volumen. Se ha constatado la existencia del primer acoplamiento cerca de los veinte días después de la emergencia. Durante el periodo de nidificación, a treinta días de la emergencia los folículos aumentan su volumen más de tres veces, alcanzan su volumen máximo durante cada acoplamiento y disminuyen después de éste, son de color anaranjado. En el periodo de postnidificación el volumen está disminuido notablemente y los folículos tienden a volverse transparentes (Martínez, 1991) Figura. 16 B b.

El conducto eferente parte del centro del folículo hacia el conducto deferente, una fina red de tráqueas envuelve el conducto eferente en las partes interna y externa del folículo (Figura. 16 c)

El conducto deferente forma en la porción más próxima al testículo un epidídimo debido al marcado plegamiento, después de esta región el conducto deferente se vuelve más o menos recto y desemboca en el eyaculatorio. La vesícula seminal se presenta como una ligera dilatación del conducto deferente (Figura.16 d)

En *C. cyanellus*, *C. indigaceus* y *O. gazella* se presentan un par de glándulas anexas tubulares muy largas, miden casi 14 mm y están enrolladas sobre sí mismas. Cada glándula desemboca en un reservorio de forma sacular. Dentro de la luz se acumulan las secreciones producidas por la glándula, que presentan un color blanco-azulado. Cada reservorio se continúa con el conducto de la glándula que mide 8 mm, es más estrecho al inicio y más ancho al desembocar en el bulbo, en su trayectoria hay una dilatación sacular que no es aparente en todos los casos, esto parece depender de la edad del individuo y por lo tanto de su estado funcional (Benítez, 1982; Martínez y Cruz, 1992, 1999; Cruz, 1993) Figura.16 g.

El bulbo eyaculador es un órgano de estructura anatómica compleja, tiene forma de un saco alargado y curvado, con una pared muscular de 40 µm de grosor, en el interior se observa el conducto eyaculador que es ciego por un extremo y por el otro se continúa con el edeago. En *O. gazella* este conducto forma un asa y en *C. cyanellus* se forman dos. En el bulbo eyaculador se mezclan los productos testiculares, los de la vesícula seminal, los de las glándulas accesorias y sus propias secreciones (Benítez, 1982 y Cruz, 1993) Figura 16 f y k.

La glándula accesoria o porción secretora del conducto eyaculador es una ectadenia impar que ocupa la región anterior del bulbo eyaculador, es tubular de 6 mm de longitud y se encuentra plegada sobre

si misma tres veces. Las espinas de la íntima cuticular son cortas, finas y poco abundantes. El epitelio secretor está envuelto por una capa muscular de casi 15 μm de grosor, desemboca en la región de unión.

El reservorio de las glándulas anexas a la emergencia es transparente, de 0.4mm de ancho por 0.15 mm de largo, su volumen es mínimo, en el periodo de nidificación el ritmo irregular de acoplamiento se refleja en las fluctuaciones volumétricas del reservorio que son irregulares. Durante el periodo de postnidificación el volumen disminuye considerablemente. En *C. cyanellus* la evolución de las glándulas anexas y del reservorio es muy parecida a la otra especie en los primeros periodos y durante los cuidados se observa una reducción del volumen, menor al observado antes del acoplamiento (Martínez y Cruz, 1992, 1999; Cruz, 1993) Figura. 16 g.

El órgano copulador de ambas especies está constituido por dos porciones: una cápsula genital y un edeago. La cápsula genital es una estructura altamente esclerosada que forma una cubierta sobre todo el órgano; se encuentra dividida en una falobase cilíndrica y en un par de parámetros laterales en posición anterior. La cápsula genital posee por debajo de su cubierta una capa muscular hacia el centro de la cual se sitúa el edeago. La forma de los parámetros y su forma de articularse con la falobase sugiere que poseen cierta movilidad y que participan en la cópula en *C. cyanellus* son alargados y terminan en punta, mientras que en *O.gazella* son cortos y con un extremo redondeado, Figura.16. El edeago se encuentra replegado en el interior de la cápsula genital y se asocia con músculos que participan en la eversión (Benítez, 1982) Figura.16 h, i, j y k.

La glándula prepucial se ha descrito sólo en *C cyanellus*, es tubular y desemboca sobre la segunda membrana conectiva, que forma una vaina alrededor del edeago, su contenido se vierte en el espacio estrecho que queda entre la membrana conectiva y el tegmen, es de forma alargada y su tamaño varía según la edad del individuo, presenta una coloración blanquecina opaca y su superficie externa es rugosa (Martínez y Linares, 1994) Figura. 16 l.

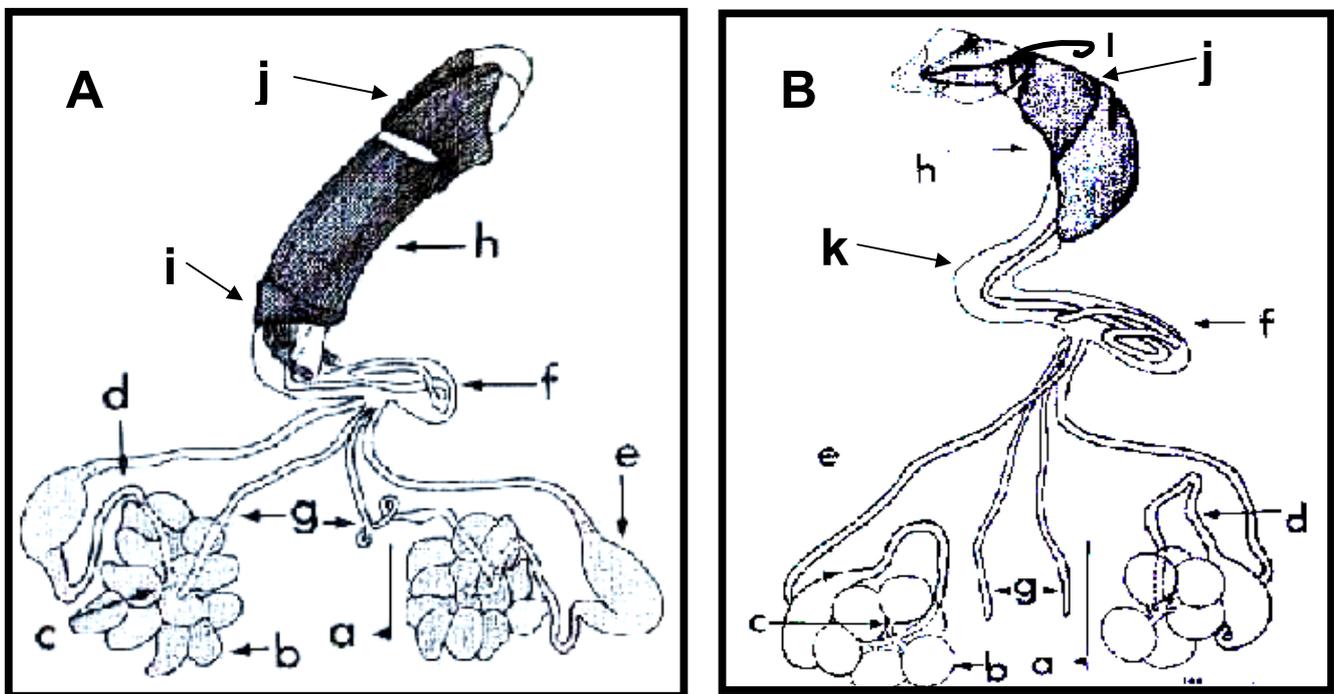


FIGURA 16. Esquemas de la estructura anatómica de dos especies de Scarabaeinae **A)** Aparato reproductor masculino de *Onthophagus gazella*. **B)** Aparato reproductor masculino de *Canthon cyanellus*.. a) testículo, b) folículo testicular, c) conducto eferente, d) conducto deferente, e) vesícula seminal, f) bulbo eyaculador, g) glándulas anexas tubulares, h) órgano copulador, i) falobase, j) parámetros, k) conducto eyaculador y l) glándula prepucial. (Tomadas de Benítez F. y Martínez M. 1983; Martínez M. y Linares M 1994)

4.3 Histología del aparato reproductor masculino en *Scarabainae*.

En el aspecto histológico los testículos, los conductos eferentes y deferentes, las glándulas y el eyaculatorio, tienen modificaciones en el transcurso de la vida adulta. Es en el testículo donde los cambios son más notables (Benítez y Martínez, 1983)

4.3.1. Folículo.

En *C. cyanellus* la pared folicular está formada por un delgado epitelio con células de núcleo ovalado, el cual está limitado en su lado interno por una membrana y del lado externo es una elaborada barrera constituida fundamentalmente por fibras que son el elemento más abundante, que penetran y forman las divisiones que separan los quistes solos y agrupados; traqueolas que se ramifican penetran paralelamente a las fibras, se sitúan entre los límites de los quistes. Las células de la pared folicular son pequeñas, de núcleo muy condensado y se distribuyen homogéneamente entre fibras y traqueolas (Benítez, 1982; Cruz, 1993) Figura. 18.

En el germario se reconocen dos tipos de espermatogonias: las que se observan aisladas y sin aparente actividad mitótica, con un núcleo grande y claro, las otras que se multiplican y forman quistes son de pequeña talla con núcleo muy basófilo, cuyas células después de crecer se transforman en espermatozoides primarios (Benítez, 1982; Cruz, 1993) Figura. 19 A.

Durante la maduración de los quistes se presentan una serie de cambios citológicos en las células del linaje espermático, hay una tendencia a la disminución del volumen celular conforme la espermatogonia se diferencia hasta espermátide. La apariencia citoplásmica de la espermatogonia se mantiene igual en mayor o menor grado en el espermatozoides primario; en el espermatozoides secundario el citoplasma adquiere mayor basofilia. El núcleo de las células de la serie espermatogonia-espermatozoides se observa cada vez mayor condensación de la cromatina. En la espermátide la cromatina se condensa más y llega a un máximo en el espermatozoides maduro (Benítez, 1982) Figura. 17.

Según el arreglo de las células en un espermatoquiste es posible conocer su madurez, particularmente en estadios de espermiogénesis donde las espermátides sufren un reacomodo que permite el crecimiento del flagelo, la elongación del núcleo y la compactación en paquetes espermáticos. Las espermátides van adoptando arreglos diferentes en el quiste, inicialmente la futura cabeza se sitúan en la periferia y conforme van madurando sufren un proceso de convergencia para formar el paquete de espermatozoides en el cual los espermatozoides se acomodan paralelamente. Figura. 19 A-F.

En la zona de quistes hay dos tipos de células somáticas: unas libres entre los límites de los quistes, asociadas a quistes de espermátides o a las cabezas de los espermatozoides, cuando se asocian íntimamente los espermatozoides desempeñan una función nutricia y tienen una respuesta intensa a la reacción de PAS; las otras células se encuentran en las cercanías del germario como dos pequeños acúmulos cuya apariencia y propiedades tinteas son distintas a las de las células germinales y a las nutricias Figura. 19

La composición histológica del folículo testicular presenta variaciones muy marcadas dependiendo de la edad, esto ha permitido proponer la existencia de estadios foliculares sucesivos, cada uno de los cuales puede asignarse a una etapa de la vida reproductora del adulto: juvenil, en espermatogénesis, en espermiogénesis y en degeneración (Benítez y Martínez, 1983) Figura. 18.

En el estadio juvenil el germario es pequeño, se observan exclusivamente espermatogonias, compactadas entre sí, cerca del germario se distinguen algunos quistes de espermatozoides primarios que no presentan figuras de división. Los quistes de espermatozoides secundarios son abundantes y ocupan la región anterior por debajo del germario, además de espermatozoides primarios y secundarios se pueden presentar algunos quistes de espermátides (Benítez, 1982) Figura. 17 a y 18 A.

El estadio de espermatogénesis se caracteriza por un aumento general de tamaño del folículo, el germario aumenta de volumen debido al crecimiento y actividad mitótica de las espermatogonias. En el germario y zonas adyacentes se pueden reconocer quistes de espermatocitos primarios que han iniciado la primera división mitótica. Los quistes de espermatocitos secundarios son la forma predominante y muestran imágenes propias de la segunda división meiótica. Los quistes de espermatocitos primarios y secundarios se sitúan hacia las partes periféricas y apicales del folículo llegando incluso a ocupar los espermatocitos secundarios gran parte de la región central (Benítez, 1982) Figura. 18 B.

Durante el estadio de espermiogénesis aparentemente no existe actividad mitótica ni meiótica; con frecuencia los elementos del folículo adquieren una basofilia más intensa. En el germario las espermatogonias se compactan entre sí. Los quistes de espermatocitos secundarios son abundantes, tienen una tendencia a perder la organización como quiste y se distribuyen en una estrecha franja de la periferia del folículo. Durante este estadio la totalidad de quistes de espermátides se transforma en paquetes espermáticos. Las transformaciones hasta espermatozoide maduro son rápidas y parece que los quistes de espermátides evolucionan sincrónicamente ya que sólo en raras ocasiones se pueden reconocer estadios intermedios de maduración (Benítez, 1982) Figura. 18 C.

Los paquetes de espermatozoides completamente maduros son los más abundantes y ocupan la mayor parte del volumen folicular, presentan una apariencia que corresponde a diferentes estados funcionales: a) paquetes de espermatozoides que no han perdido su asociación con la célula apical nutricia, se considera un tipo de paquete inmaduro; b) paquetes de espermatozoides que han perdido su asociación con la célula nutricia apical y que se mantienen unidos por una sustancia que presenta una reacción PAS+ moderada; c) paquetes de espermatozoides que han perdido su asociación con la célula nutricia apical, la mayoría de los paquetes corresponde a este tipo. Durante este estadio los paquetes de espermatozoides también se encuentran en el conducto eferente, el deferente, la vesícula seminal e incluso en el bulbo eyaculador; lo que significa que los espermatozoides además de madurar, comienzan a ser expulsados del testículo y el individuo está en plena etapa reproductora (Benítez, 1982 y Martínez y Cruz, 1992) Figura. 18 C.

En el estadio de degeneración el germario tiende a desaparecer como región histológicamente definida, sus células tienden a perder el estado de compactación y llega a mezclarse con las células de la región de quistes. La región de quistes se caracteriza por la presencia de formas inmaduras como quistes de espermatocitos secundarios cuyo núcleo no evidencia actividad meiótica, su citoplasma presenta una basofilia intensa. Las células de estos quistes tienden a separarse y a permanecer aisladas, distribuyéndose hacia la periferia del folículo. Hay en menor cantidad, quistes de espermátides que también han adquirido una basofilia intensa (Benítez, 1982) Figura. 17 y 18 D.

En la parte central del folículo se observa una gran cantidad de espacios en los cuales se encuentran flagelos, espermatozoides aislados, algunas células nutricias, algunos paquetes de espermatozoides y posiblemente el estroma reticular que limitaba los quistes. La imagen central del folículo es de un estado de degeneración. No todos los folículos del testículo presentan el mismo grado de degeneración, en algunos los cambios degenerativos son avanzados y en otros solo leves. Las modificaciones histológicas que se observan durante la degeneración testicular se presentan principalmente en el germario, los quistes y las paredes folicular y quística (Benítez, 1982; Benítez y Martínez, 1988) Figura. 18 D.

En cada uno de los estadios establecidos se puede asignar ciertos eventos conductuales de la vida reproductora del individuo. El juvenil y el de espermatogénesis, se presentan en individuos recién eclosionados, se pueden considerar como estadios preparatorios a la etapa reproductora propiamente dicha ya que en el testículo aún no existen paquetes espermáticos maduros, el individuo no interactúa activamente con la hembra y no hay cópula. Durante la espermiogénesis el macho interactúa activamente con la hembra, durante esta etapa el folículo produce gran cantidad de paquetes espermáticos y es cuando ocurre la cópula, su duración es prolongada. El cuarto estadio de desarrollo se observa en individuos que han terminado una etapa reproductora o que son viejos.

4.3.2. Conducto eferente

En el conducto eferente se distinguen dos porciones: una intrafolicular y otra extrafolicular que une el folículo con el conducto deferente. El conducto eferente intrafolicular está formado por un epitelio debajo del cual existe una membrana basal; debido a su estrecha asociación con el folículo testicular esta parte del conducto eferente presenta cuatro diferentes tipos de epitelio dependiendo del estadio en que se encuentre el folículo: En el estadio juvenil el conducto es muy delgado y presenta una luz muy estrecha, el epitelio es cúbico simple y no se aprecia actividad secretora. El núcleo de las células presenta grandes acúmulos de cromatina condensada y debajo del epitelio se reconoce una tenue membrana basal. En la espermatogénesis el conducto tiene una luz bien desarrollada y el epitelio adquiere una apariencia cilíndrica de una sola capa. En el citoplasma de las células epiteliales se reconocen granulaciones PAS + y el núcleo posee una cromatina dispersa en grumos discretos. En la porción apical del conducto las células proliferan y forman un tapón, debajo del epitelio existe una membrana basal. Durante la espermiogénesis el epitelio se transforma de cilíndrico simple a cúbico simple y es difícil reconocer límites celulares. La cromatina del núcleo de las células está condensada y la actividad secretora es escasa. El tapón que se localizaba en la desembocadura del conducto desaparece y éste se halla abierto hacia la región de paquetes espermáticos. Se reconoce muy bien la membrana basal. En el estadio degenerativo la luz del conducto se hace más estrecha y las células que la revisten manifiestan cambios degenerativos: en el núcleo la cromatina es muy condensada y en ocasiones es picnótico, el citoplasma es vacuolado y los límites celulares difusos. La membrana basal es muy delgada o no existe. El conducto eferente extrafolicular está constituido por un epitelio cúbico simple cuyas células presentan escasas granulaciones PAS+, debajo de él se encuentra una membrana basal bien desarrollada y en su porción más externa posee una delgada capa de músculo estriado. Hay pocos cambios en su histología en los estadios foliculares (Benítez, 1982) Figura. 20 A.

4.3.3. Conducto deferente.

El conducto deferente presenta dos regiones: el epidídimo y el conducto deferente que presentan la misma estructura histológica. Están tapizados por un epitelio cilíndrico bajo cuyas células presentan finas granulaciones PAS +; debajo del epitelio se observa una capa de músculo estriado formada por una o dos células de grosor Figura.20 B.

4.3.4. Glándulas tubulares accesorias

En las glándulas tubulares accesorias se distinguen tres regiones cuya estructura epitelial refleja diferencias funcionales. En la terminación ciega el epitelio es cilíndrico bajo, sus células contienen un núcleo esférico con cromatina dispersa, debajo hay una gruesa membrana basal por fuera de la cual existe una cubierta de músculo estriado. En el lumen del conducto hay grandes acúmulos de secreción basófila. En la porción sacular de la glándula, el epitelio es plano y no hay actividad secretora, esta porción de la glándula parece servir como sitio de almacenamiento. También hay una membrana basal y una cubierta muscular (Benítez, 1982; Cruz, 1993) Figura. 20 E.

En la porción de la glándula que desemboca al eyaculatorio el epitelio es simple y está formado por células cilíndricas sumamente altas con núcleo esférico en posición basal y un núcleo excéntrico. Tiene escasa actividad secretora y la cubierta muscular aumenta de grosor en esta región, lo cual sugiere una función contráctil importante.

4.3.5 Eyaculatorio.

El eyaculatorio es una bolsa constituida básicamente por dos capas de músculo estriado que tienen continuidad con las del órgano copulador. La capa externa se dispone longitudinalmente mientras que la

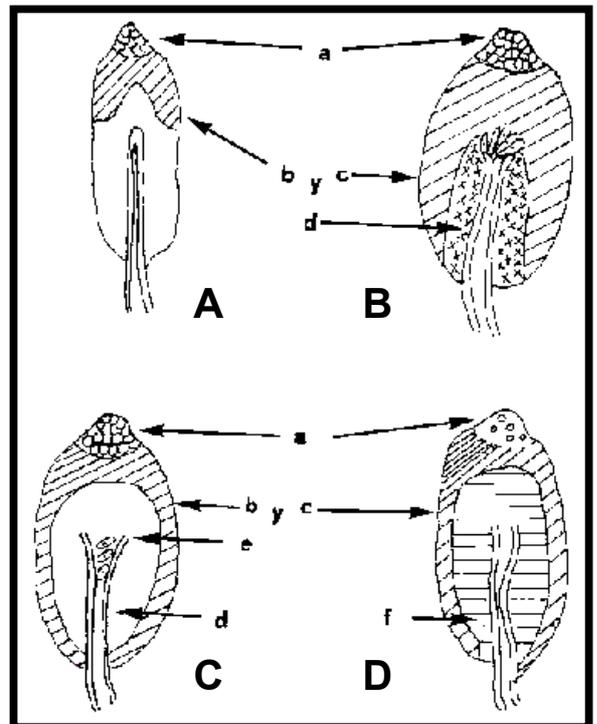
interna es circular. Entre las fibras musculares se observan pequeñas traqueolas. En el interior del eyaculador encontramos al conducto eyaculador, el cual tiene un revestimiento epitelial con una membrana basal y una cubierta circular de músculo estriado de una o dos capas, este revestimiento es secretor y produce un material PAS + distinguible tanto en la porción apical de las células como en la luz del órgano. En el extremo ciego del conducto eyaculador el epitelio es cilíndrico simple, sus células tienen un núcleo esférico con cromatina dispersa con un solo nucleolo. En la siguiente región las células epiteliales cilíndricas desarrollan en su extremo apical una proyección citoplásmica donde se distingue una tenue íntima cuticular. El conducto eyaculador tiene una organización compleja debido a las tortuosidades que presenta, el epitelio es simple pero puede ir desde el cúbico hasta el cilíndrico, presentan una íntima cuticular bien desarrollada que forma en algunos casos fuertes cerdas. Los conductos deferentes se comunican con el conducto eyaculador en la parte próxima al órgano copulador (Benítez, 1982; Cruz, 1993) Figura. 20 D.

El espacio entre la bolsa muscular y el conducto eyaculador está ocupado por un líquido, en él se encuentran suspendidas células de tres tipos: unas muy abundantes en forma de huso y con núcleo ovoide, otras poco abundantes y de mayor tamaño, de forma esférica, con contornos sinuosos, un citoplasma con finas granulaciones, un núcleo con un nucleolo y las terceras que son escasas de forma esférica con contornos irregulares, posee hasta tres núcleos, suelen presentar vacuolas y algunas granulaciones PAS +

4.3.6. Glándula prepucial tubular.

Está formada por un epitelio de células secretorias, cubiertas hacia la luz del reservorio por una gruesa íntima cuticular y hacia el exterior por una membrana de recubrimiento muy delgada. Tienen dos tipos de células, unas grandes que miden 18µm de diámetro, en donde se observan gránulos de secreción dispersos en el citoplasma con una gran cantidad de glucógeno y otros polisacáridos y unas pequeñas no glandulares de 5µm. Dentro de la íntima se observan numerosos canalículos que terminan en un poro que se abre hacia el reservorio de la glándula (Martínez y Linares, 1994) Figura.20 F.

FIGURA 17.- Representación esquemática de la evolución del folículo testicular durante el ciclo de vida de los Scarabaeinae.. A) Folículo en etapa juvenil B) Folículo en espermatogénesis C) Folículo en espermiogénesis D) Folículo en degeneración. Las áreas marcadas corresponden a la localización de diferentes tipos celulares del linaje del espermatozoide a) espermatogonias, b y c) espermatocitos primarios y secundarios. d) espermatozoides, f) zona de células en degeneración (Tomada de Benitez F. y Martínez M 1985).



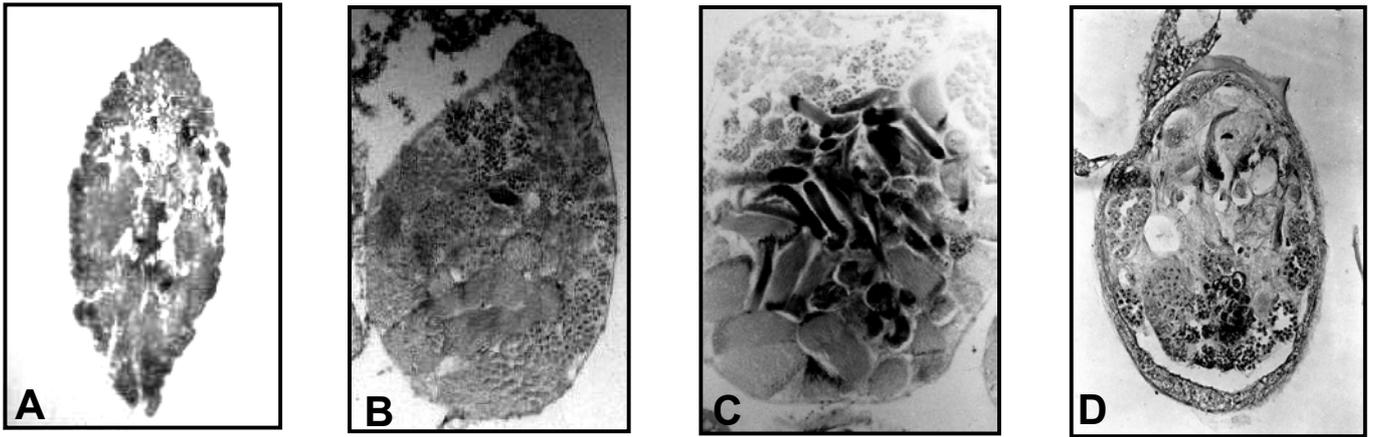


FIGURA 18.- Secciones histológicas de folículos testiculares durante el ciclo de vida de los Scarabaeinae **A)** Folículo en etapa juvenil. **B)** Folículo en espermatogénesis. **C)** Folículo en espermiogénesis (Tomadas por Benitez F. no publicadas). **D)** Folículo en degeneración. (Tomada de Martínez M. y Benitez F. 1988).

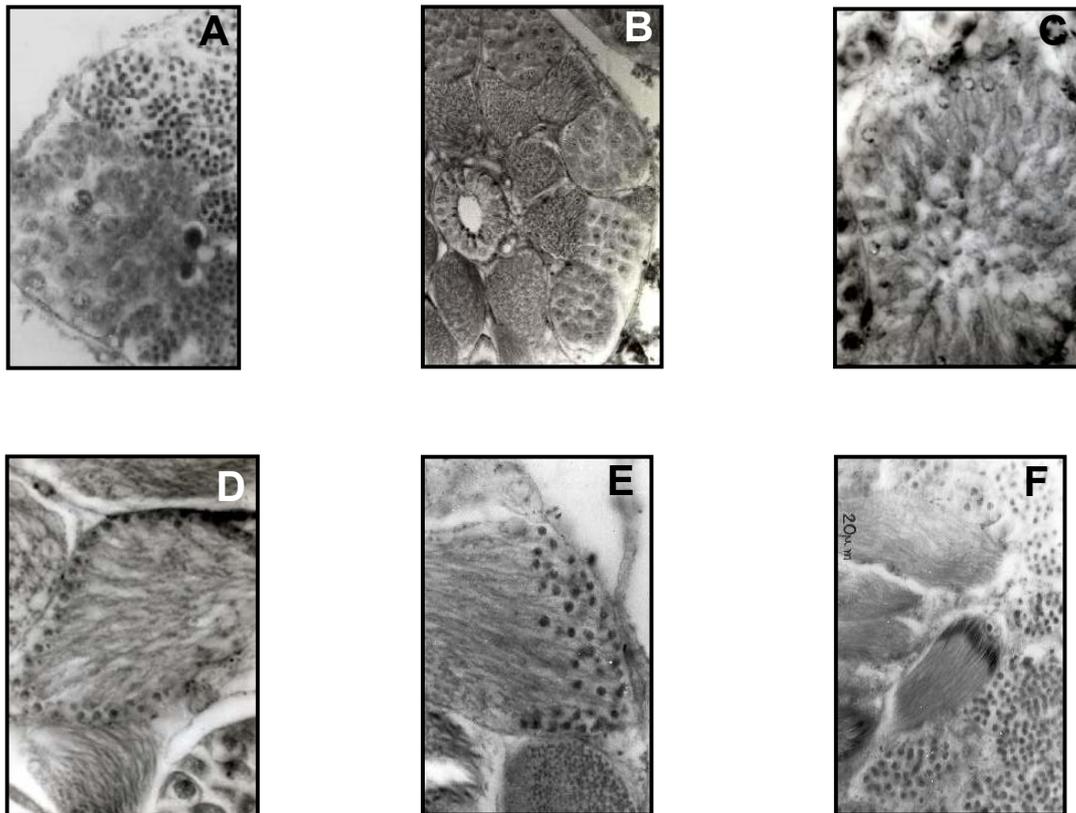


FIGURA 19. Secciones histológicas en las que se muestran las células del linaje del espermatozoide. **A)** Espermatogonias, note que algunas están en división. **B)** Espermatocitos primarios en diferentes etapas de división. **C)** Quistes de espermatozoides jóvenes. **D)** Quistes de espermátides que migran hacia un polo. **E)** Espermátides avanzadas que ya se ubican en un polo **F)** Espermatozoides, note su asociación con las células nutricias. (Tomadas por Benitez F. no publicadas).

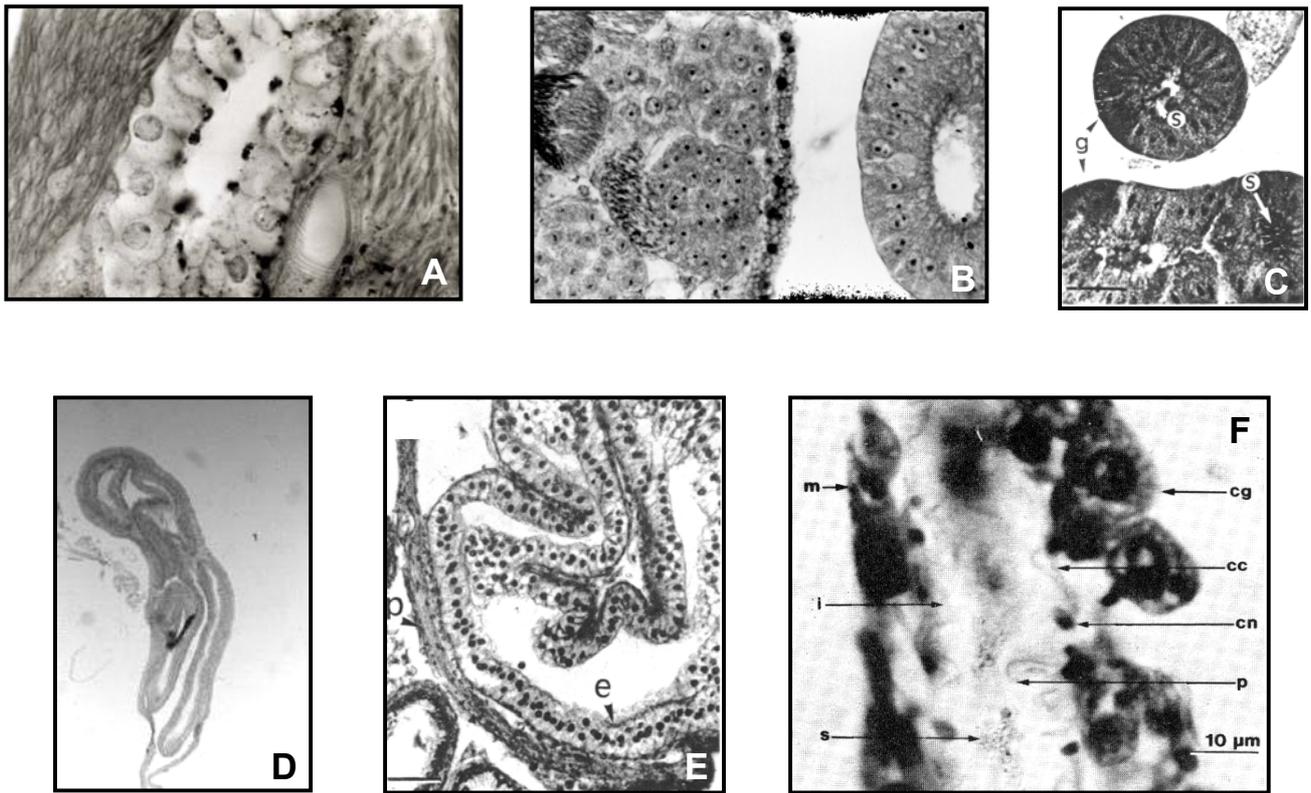


FIGURA 20. Secciones histológicas de diferentes órganos del tracto reproductor de Scarabaeinae. **A)** Conducto eferente. **B)** Conducto deferente. **C)** Glándula anexa. **D)** eyaculadorio, en el interior se reconoce el conducto eyaculadorio. **E)** Glándula tubular. **F)** Glándula prepucial. (Tomadas por Benitez F. no publicadas).

CONCLUSIONES

1.- El presente trabajo permitió comprender que la nidificación de los Scarabaeinae es un proceso etológico complejo que habiendo evolucionado durante millones de años ha conducido, en el caso de la hembra a una situación anatómica excepcional: presencia de un solo ovario con una sola ovariola. La influencia de este fenómeno ha sido en el caso del macho de los Scarabaeinae menos aparente.

2.- El aparato reproductor femenino de Scarabaeinae excepto por la reducción del ovario, es muy semejante al que se presenta en los insectos. Las variaciones presentes son propias de cada especie.

3.- El aparato reproductor masculino de Scarabaeinae ha sido menos estudiado que el de la hembra, sin embargo a nivel anatómico e histológico no parece existir, salvo la degeneración folicular, fenómenos excepcionales ligados a la nidificación.

4.- El fenómeno de cuidado del nido, es en el caso de algunos Scarabaeinae; uno de los factores que desencadenan fenómenos histofisiológicos a nivel del aparato reproductor, como son en la hembra la reabsorción de ovocitos y en el macho la degeneración testicular.

5.- En el aparato reproductor tanto de hembras como de machos hay fenómenos que requieren estudio, por ejemplo:

- a) Determinar si durante la reabsorción ovárica y degeneración testicular hay apoptosis
- b) Determinar los cambios de permeabilidad del ovario y del folículo testicular durante la prenidificación, nidificación y cuidado del nido.

BIBLIOGRAFIA

- Anduaga S.y Huerta, C. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera; Scarabaeidae, Scarabaeinae) Fol. Ent. Mex. 56: 53-73.
- Benítez J. 1982. Anatomía e histología del aparato reproductor masculino y neurosecreción en *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeinae) Tesis de licenciatura ENEP Iztacala UNAM 67 p.
- Benítez F. J. y Martínez M. I. 1983. Aparato reproductor, histología del testículo y neurosecreción en *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae) Actas del VIII Congres de Zoología, Mérida, Venezuela, Tomo 2: 1049-1060.
- Benítez F. J. y Martínez M. I. 1985. Evolución histológica testicular durante el ciclo reproductor de *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) Fol. Ent. Mex. 64: 33-40.
- Büning J. 1979 a. The trophic tissue of telotrophic ovarioles in polyphage Coleoptera. Zoomorphologie. 93: 3-50.
- Büning K- 1979 b. The telotrophic nature of ovarioles of polyphage Coleoptera. Zoolorphologie. 93: 51-57.
- Cook. B.J., Holman G.M., Meola S. 1984. The oviduct musculature of the cockroach *Leucophaea maderae* and its response to various neurotransmitters and hormones. Arch. Of Ins. Bioch. And Phys. 167-173.
- Cruz M. 1993, Actividad reproductora de los machos de *Canthon indigaceus chevrolati* Harold y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte y su influencia en el comportamiento reproductor de las hembras (Insecta, Coleoptera, Scarabaeinae) Tesis de Maestría. ENCB. IPN. México. 129pp.
- Delgado.L. 1997. Distribución estatal de la diversidad y nuevos registros de Scarabaeidae (Coleoptera) mexicanos, Fol. Ent. Mex. 99: 37-56.
- Dumser,J.B. 1980. The regulation of spermatogénesis in insects. Ann. Rev. Entomol. 25: 341-369.
- Edmonds, W.E. 1974. Internal anatomy of *Coprophanæus lancifer* (Coleoptera:Scarabaeidae) J. Insect Morphol and Embriol. 3 (2): 257-272.
- Foldi I. 1986. Ultrastructure of histochimie des glandes oviductales de la cochenille *Porphyrophora chitlimi* (Homoptera, Margarodidae) Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 22 (2): 145-151.
- Grassé, P. 1977. Traité de Zoologie. Anatomie Systematique Biologie. Tome VIII Insectes. Masson Paris.
- Gupta A. P. and Riley R.C. 1967 Female reproductive system and histology of the ovariole of the asparagus beetle, *Crioceris asparagi* (Coleoptera: Chrysomelidae) Ann. Ent. Soc. Amer. (60) 5: 980-988.
- Halffter G. 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon*. Ciencia (México) 20 (9-12): 225-320.
- Halffter G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae. Quest. Ent. 13: 231-253.
- Halffter G. 1991. Historical y ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera:Scarabaeidae,Scarabaeinae) Fol. Ent. Mex. 82: 195-238.

-
- Halffter G. y Edmonds W. D. 1979. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. Fol. Ent. Mex. 42: 13-20.
- Halffter G. and Edmonds W. D. 1982. Thw nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). Instituto de Ecología. México, D.F. 10, 176p.
- Halffter G., Halffter V. and Huerta C. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConté (Coleoptera: Scarabaeidae) Bull. Soc. Ent. Fr. 88: 585-594.
- Halffter G. y Huerta C. 1976. Forma y función del ovario en *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conté (Coleoptera: Scarabaeidae) Fol. Ent. Mex. 36: 46-47.
- Halffter G. and López Y. 1977. Development of the ovary and mating behavior in *Phanaeus*. Ann. Ent. Soc. Am. 70 (2) 203-213.
- Halffter, G. and Mathews, G.F. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) Fol. Ent. Mex. 12-14:1-312.
- Halffter G. y Martínez I. 1980. Desarrollo del ovario y comportamiento en Scarabaeinae (Coleóptera, Scarabaeidae) Fol. Ent. Mex. 43: 14-16.
- Hamon C., Biemont J. et Chauvin G. 1982. Ultrastructure et fonction secretrice des cellules de la paroi des oviductes lateraux chez *Acanthoscelides obtectus* Say (Coleoptère: Bruchidae) Int. J. Insect Morphol and Embryol, Vol. II. 516: 327-339.
- Hamon C., Biemont J. et Chauvin G. 1983. Ultastructure et fonction secretrice des oviductes latéraux chez le Coleoptère Bruchidae: *Acanthoscelides obtectus*. Bull. Soc. Ent. Fr. 88: 249-250
- Hopkins J. Steelman C. and Carlton. C. 1992. Anatomy of the adult female lesser mealworm *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) Reproductive System. J. of the Kansas Ent. Soc. 65 (3): 299-307.
- Huerta C., Anduaga S. Y Halffter G. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) Fol Ent. Mex. 47: 139-170.
- López G. Y. 1984. Relationship between the ovary and brain in two species of Scarabaeinae (Coleoptera Scarabaeidae) Fol. Ent. Mex. 62: 27-38.
- Martínez, I. 1991. Activité reproductrice et ses controles chez le male et la femelle de *Canthon indigaceus chevrolati* et *C. cyanellus cyanellus* (Coleoptera, Scarabaeinae) These de Doctorat. Universite Paris VI 169.
- Martínez I. y Benítez. J. 1988. Degeneración testicular en *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conté (Coleoptera, Scarabaeinae) An. Esc. Nac.Cienc. Biol. México. 32: 83-90.
- Martínez I. y Cruz M. 1992. L'Activité de l'apparei reproducteur male pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae)
- Martínez I, and Cruz M. 1999 a. Comparative morphological analysis or testis follicles in dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae) Acta Zool. Mex. (n.s.) 76: 127-129.
- Martínez I. y Cruz M. 1999 b. The effects of male glandular secretion of female endocrine centers in *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conté (Coleoptera: Scarabaeidae Scarabaeinae) The Coll. Bull. 53(3): 208-216.
-

Martínez I. Montes de Oca E. y Cruz M. 1998. Contribución al conocimiento de la biología del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. Fol. Ent. Mex. 103: 1-13.

Olivier A. 1984. Role des oeufs et des voies génitales dans le comportement maternel d'un insecte Dermáptero, *Labidura riparia* These Doct. Du III Cycle Entomologie Univ. Paris VI 218 p.

Poels A. 1972. Histophysiologie del voies génitales femelles de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) Ann, Soc. Roy. Zool. Belg. 102 (3): 143-169.

Ross H., Ross Ch. A. and Ross J. R. 1982. A textbook of entomology 4^a. Ed. John Wiley and Sons U.S.A. 666 p.

Sakaguchi. H., Kiotodaigaku K. Xxxxx. El mundo de los escarabajos. Primera Guía. Wide Color. Japón.160p.

Snodgrass R. 1935. Principles of insect morphology. Mc. Graw-Hill Book Company. London. Chapter XVII. Last updated dec. 4. 1996. Leo Schouest.

Suzzoni J.P. 1973. Etude histologique et fonctinnement de l'appareil reproducteur femelle de *Phosphuga atrata* L. (Coleoptera, Silphidae) Ann. Scien. Nat. Zoo. Paris. 12^a. 15: 271-292.

Szopa T.M. 1981. The role of the accesory reproductive glands and genital ducts in egg pod formation in female *Schistocerca gregaria*. J. Insect Phys. 27 (1): 23-29.

Vazquez A. A., 1992. Desarrollo y madurez sexual en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) bajo diferentes condiciones ambientales. Tesis de licenciatura ENCB del IPN. México. 56pp.

Vernier J.M. 1970. Anatomie et histologie des ovaires et de l'appareil génital de *Sitophilus granarius* (Coleoptera. Curculionidae) Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.) 6 (1): 243-365.

Wigglesworth V.B. 1974. Insect Physiology. 7^a. Ed. Clhapman and Hall. London.

Wilde J. And Loof A. 1973. Reproduction, The physiology of Insecta, vol.I Academic Press, New York.