

0060

24

1992

ISSN 0065-1737



**ACTA**

---

**ZOOLOGICA**

---

**MEXICANA**

*nueva serie*

L'activité de l'appareil reproducteur mâle pendant  
la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon*  
(Coleoptera: Scarabaeidae)

**Imelda Martínez M.**

**Magdalena Cruz R.**

Obligatory sperm storage in the lizard

*Sceloporus grammicus*

**Maricela Villagran-Santa Cruz**

**Fausto R. Méndez-de la Cruz**

**Orlando Cuellar**

Número 49

1992



**Instituto de Ecología, A.C.**

**Xalapa, Veracruz**

**México**

## *Consejo Editorial Internacional*

California State Polytechnic Los Angeles, University, E.U.A.	David Edmonds W.	World Wildlife Fund, Washington D.C. E.U.A.	Mario A. Ramos
California State University, E.U.A. División de Ciencias Ecológicas, UNESCO, Francia. Centre d'Etudes Phytosociologiques et Ecologiques, CNRS, Francia.	David J. Morafka Gary A. Adest John Celecia	Museo Nacional de Ciencias Naturales, España Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia.	Fernando Hiraldo
Ecole Normale Supérieure, Paris, Francia. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D.F. Estación Biológica de Doñana, España. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México México, D.F. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México México, D.F. Instituto de Morfología y Evolución Animal, Academia de Ciencias de la URSS, Moscú.	Francesco Di Castri	Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, Veracruz, México. National Museum of Natural History, Washington, D.C. E.U.A. Universidad Central de Venezuela, Caracas. New Mexico State University, E.U.A.	Renaud Paulian
	Robert Barbault Maxime Lamotte Patrick Lavelle Ticul Alvarez Isabel Bassole	Universidad de Barcelona, España. Universidad Nacional Agraria, Lima, Perú. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. Universidad Nacional de la Plata, Argentina. University of California Irvine, E.U.A. Los Angeles, E.U.A. University of Oklahoma, E.U.A.	Gonzalo Halffter Miguel Angel Morón
	Javier Castroviejo Boívar José A. Valverde Osvaldo A. Reig	University of Pennsylvania, E.U.A. University of Washington, E.U.A.	Don E. Wilson
	Hugh Drummond Daniel Piñero		Juhani Ojasti
	Enrique González Soriano Rafael Martín del Campo		Ralph J. Raitt
	Vladimir Sokolov		Ramón Margalef
			Pedro Aguilar F.
			Abraham Willink
			Rosendo Pascual
			Francisco J. Ayala Martín L. Cody Michael A. Mares
			Daniel H. Janzen
			Gordon H. Orians

## *Comité Editorial*

Pedro Reyes Castillo (Director)

Gustavo Aguirre  
Carmen Huerta  
Imelda Martínez

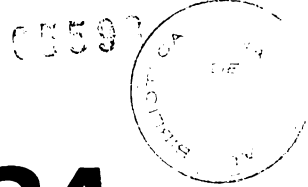
Violeta Halffter  
Jorge Nocedal  
Martín Aluja

Vinicio Sosa



ISSN 0065-1737

**ACTA**  
**ZOOLOGICA**  
**MEXICANA**  
*nueva serie*



14 SET. 1993

L'activité de l'appareil reproducteur mâle pendant  
la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon*

(Coleoptera: Scarabaeidae)

**Imelda Martínez M.**

**Magdalena Cruz R.**

Obligatory sperm storage in the lizard

*Sceloporus grammicus*

**Maricela Villagran-Santa Cruz**

**Fausto R. Méndez-de la Cruz**

**Orlando Cuellar**

Número 49

1992



**Instituto de Ecología, A.C.**

**Xalapa, Veracruz**

**México**

**L'ACTIVITÉ DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR MÂLE PENDANT  
LA VIE IMAGINALE CHEZ DEUX ESPÈCES DE *Canthon*  
(COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)**

Imelda Martínez M.  
Magdalena Cruz R.

Instituto de Ecología, A.C.  
Apartado Postal 63  
91000, Xalapa, Ver.  
México.

**RESUMEN**

Se analiza comparativamente la evolución del aparato reproductor en relación con el comportamiento en los machos de *C. indigaceus chevrolati* y *C. cyanellus cyanellus*. La actividad de los principales órganos de la reproducción durante la prenidificación y la postnidificación es comparable en las dos especies. Durante la prenidificación la actividad se incrementa gradualmente a partir de la emergencia; éste periodo corresponde a la fase de maduración sexual. Por el contrario durante el periodo de postnidificación la actividad se suspende, el potencial reproductor se ha agotado; éste corresponde a la fase final de la vida del insecto. Durante la nidificación que corresponde a la fase reproductora, se presentan diferencias considerables de una especie a otra: la actividad es continua en *C. indigaceus chevrolati* y es cíclica en *C. cyanellus cyanellus*. En ésta última especie se alternan periodos de espermatogénesis, síntesis de secreciones glandulares y cópulas, con periodos de degeneración testicular, sin producción de espermatozoides ni secreciones y sin cópulas.

**PALABRAS CLAVE:** Coleoptera: Scarabaeidae. *Canthon*. Actividad. Testículo. Glándulas anexas. Cópula.

## SUMMARY

The evolution of the reproductive apparatus in relation to the behavior of males is compared between *C. indigaceus chevrolati* and *C. cyanellus cyanellus*. The activity of the principal reproductive organs during prenidification (mature phase) and postnidification (end of the life phase) is similar in both species. During nidification (reproduction phase), considerable differences between the two species are present; the activity is continual in *C. indigaceus chevrolati*, and cyclical in *C. cyanellus cyanellus*. In this latter species periods of spermatogenesis, synthesis of glandular secretions and copulation alternate with periods of testicular degeneration with no spermatozoid production or secretions and no copulation.

KEY WORDS: Coleoptera: Scarabaeidae. *Canthon*. Activity. Testicle. Accessory glands. Copulation.

## INTRODUCTION

La participation du mâle pendant la nidification est un fait exceptionnel chez les insectes. Chez les Scarabaeidae, le mâle intervient non seulement pour l'accouplement, mais aussi pour collaborer avec la femelle à l'élaboration du nid (Halffter et Edmonds, 1982). C'est le cas de nombreuses espèces, dont *C. indigaceus chevrolati* Harold. Dans tous le cas connus où la femelle soigne son nid, le mâle ne participe généralement à ces soins et quitte le nid après la ponte. La seule exception est celle de *C. cyanellus cyanellus* LeConte dont le mâle reste avec la femelle pendant les soins au nid (Halffter et al., 1983; Martínez, 1992 a).

Nous avons déjà comparé l'activité reproductrice de ces deux espèces de *Canthon*, deux scarabées roulers néotricaux dont l'une soigne son nid et l'autre non (Martínez, 1992 a). Chez les femelles des deux espèces, il existe des corrélations étroites entre les cycles de vitellogenèse et le comportement de nidification (Martínez, 1992 b). L'hypothèse de corrélations comparables entre l'activité de l'appareil reproducteur et le comportement de nidification s'impose également dans le cas des mâles.

Dans ce travail, nous tentons de mettre en évidence ces corrélations par l'étude du fonctionnement des testicules, des glandes annexes et de la glande accessoire du bulbe éjaculateur, ceci à différents moments de la vie imaginale (prénidification, nidification, postnidification). Pour les deux espèces, quelques données ont déjà été publiées sur l'appareil reproducteur mâle, l'accouplement et le spermatophore (Benítez et Martínez, 1986; Martínez et Cruz, 1990; Cruz et Martínez, sous presse).

## MATERIEL ET METHODES

La méthode de récolte et d'élevage pour les deux espèces de *Canthon* a été décrite par Martínez et Montes de Oca (1988). Des couples d'âge et de comportement connus, ont été élevés en laboratoire à 27° C, avec une humidité relative d'environ 70% et une photopériode de 16 heures de lumière.

Près de 150 mâles de chaque espèce ont été disséqués dans du liquide physiologique de Ringer-Ephrussi. L'appareil reproducteur est prélevé, et dessiné à l'état frais à l'aide d'une chambre claire; il est ensuite fixé au Carnoy ou dans l'AFATD (alcool 95°-formol-acide trichloracétique-diméthyl sulfoxyde). La plupart sont ensuite colorés *in toto* par le Feulgen - vert lumière; les autres sont inclus dans la paraffine-celloidine, coupés à 6 µm et colorés par le PAS-hématoxyline ou par l'azan de Heidenhain (Gabe, 1968).

Pour évaluer l'état physiologique des mâles, nous avons mesuré quelques paramètres au cours des périodes de prénidification, de nidification et de postnidification, définis par Martínez (1992a). Nous avons pris en considération le volume du testicule et du réservoir des glandes annexes à l'état frais. Pour le testicule on l'assimile au volume d'une sphère ( $V=4/3 \pi r^3$ ), pour les réservoirs à celui d'un ellipsoïde ( $V=4/3 \pi ab^2$ ) de grand rayon a et de petit rayon b. Nous avons aussi suivi les modifications histologiques du testicule, des canaux efférents, de la glande accessoire du bulbe éjaculateur ainsi que la présence éventuelle de sécrétions.

## RESULTATS

Chez les deux espèces étudiées, l'appareil reproducteur est formé par 2 testicules composés chacun de 6 follicules testiculaires et 6 courts canaux efférents. Il existe aussi 1 paire de glandes annexes avec réservoir et une glande accessoire impaire annexée au bulbe éjaculateur. Les canaux déférents, les glandes annexes et la glande accessoire, débouchent dans la région intermédiaire du bulbe éjaculateur, qui est une différenciation du canal éjaculateur (Fig. 1).

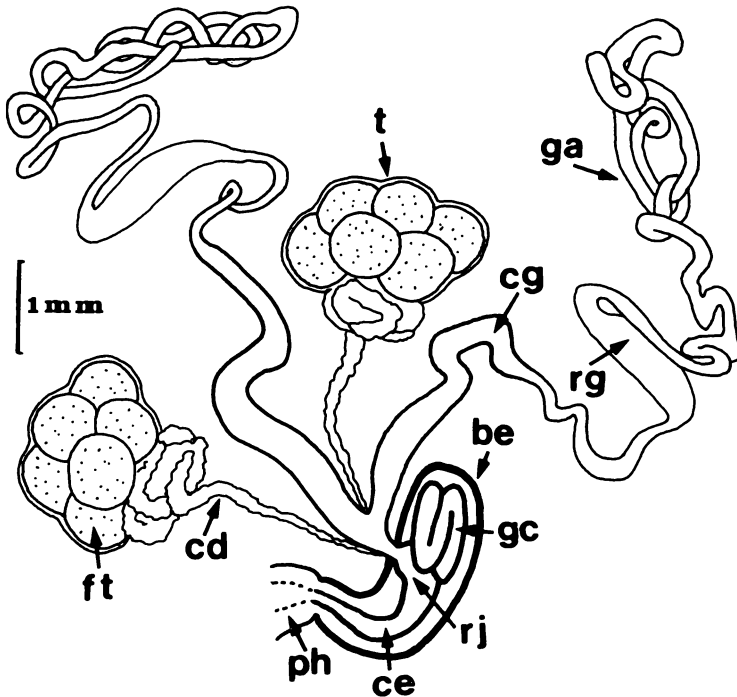


Figure 1

Schéma de l'appareil reproducteur mâle de *Canthon*. be, bulbe éjaculateur. cd, canal déférent. ce, canal éjaculateur. cg, canal des glandes annexes. ft, follicule testiculaire. ga, glande annexe. gc, glande accessoire du canal éjaculateur. ph, phallobase. rg, réservoir des glandes annexes. rj, région intermédiaire de jonction. t, testicule.

## Evolution des testicules et des canaux efférents

### Chez *Canthon indigaceus chevrolati*

A l'émergence, c'est-à-dire tout au début de la période de prénidification, les follicules testiculaires apparaissent presque transparents à l'examen *in vivo*; ils mesurent environ 0,5 mm de diamètre, leur volume est le minimal observé (Tab. I). La paroi de chaque follicule est formée par un épithélium limité du côté externe par une épaisse gaine d'aspect fibreux, avec de petits noyaux dispersés. Les parois des différents follicules sont plus ou moins jointives, séparées en quelques endroits par des trachées. Le canal efférent part du centre du follicule jusqu'au canal déférent; sa paroi est un épithélium très mince avec des noyaux allongés. Un réseau de fines trachées entoure le canal efférent dans leurs portions interne et externe du follicule. Les canaux efférents et déférents sont vides.

**Tableau I**

Variations du volume des follicules testiculaires chez les mâles des deux espèces de *Canthon*, au cours des différentes périodes de la vie imaginaire (n=5).

Périodes	<i>C.i. chevrolati</i> (vol. x 10 <sup>6</sup> μm <sup>3</sup> )	<i>C.c. cyanellus</i> (vol. x 10 <sup>6</sup> μm <sup>3</sup> )
PRENIDIFICATION		
émergence	51 ± 6.0	67 ± 5.9
fin période	158 ± 28	152 ± 15.8
NIDIFICATION		
avant accouplement	254 ± 35.2	196 ± 9.0
après accouplement	199 ± 15.7	164 ± 12.9
soins au nid		182 ± 14.7
POSTNIDIFICATION	61 ± 9.1	73 ± 6.9

La zone apicale du follicule est presque complètement délimitée du reste du follicule par un septa acellulaire PAS +. Elle correspond en



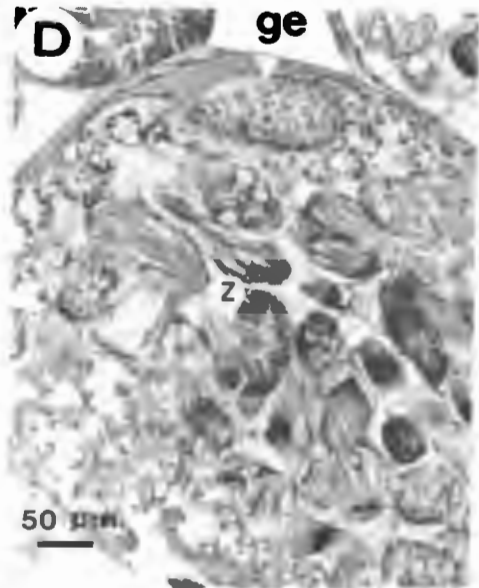
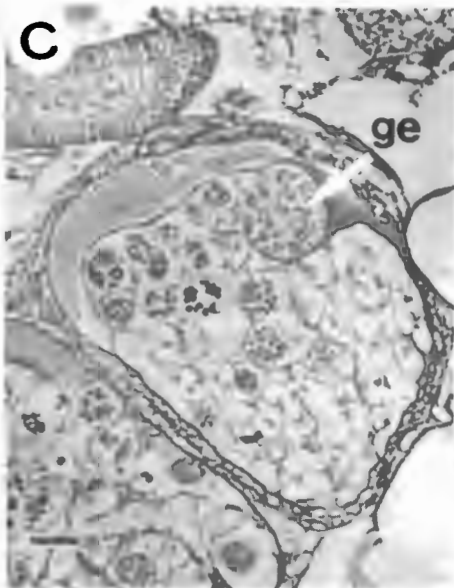
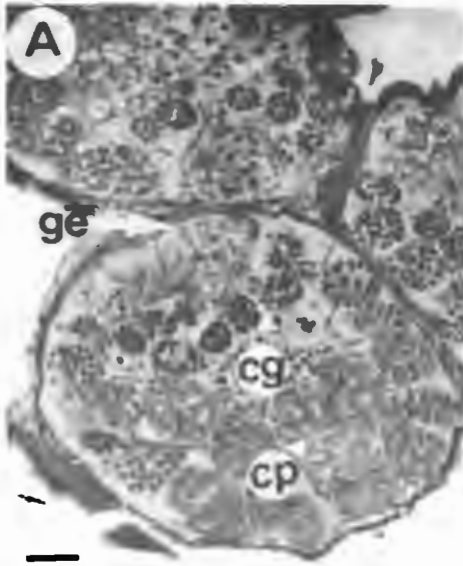
majeure partie à un germarium: des spermatogonies primordiales à gros noyau clair sont présentes ainsi que des petites cellules somatiques à noyau plus colorable. De plus, on observe quelques cystes renfermant des spermatogonies de petite taille à noyau très colorable. Au fur et à mesure de leur formation, les cystes passent latéralement dans la partie principale du follicule. A l'émergence, dans les cystes, la plupart des cellules sont encore des spermatogonies; cependant dans quelques-uns nous constatons la présence de spermatoctes I en phase d'accroissement (Fig. 2,A).

Douze à 15 jours après l'émergence, les follicules ont un volume un peu plus grand. Si le germarium présente le même aspect qu'à l'émergence, l'activité du follicule se manifeste par la formation de nombreux cystes, l'évolution de ceux-ci est très nette. A la périphérie du follicule se trouvent les cystes les plus jeunes, avec à l'intérieur, soit des spermatogonies, soit des spermatoctes I ou II. Les cystes les plus nombreux renferment des cellules en spermiogenèse; ils occupent la partie centrale du follicule. Dans les cystes les plus avancés, les spermatozoïdes sont associés à une cellule nourricière de grande taille; elle a un cytoplasme granuleux et PAS +; les têtes des spermatozoïdes sont dirigées vers la cellule nourricière.

Au niveau des canaux efférents, les spermatozoïdes sont mêlés à de grosses cellules fortement PAS +. Ce sont très vraisemblablement des cellules appartenant aux canaux efférents dans leur portion basale, externe au follicule, et qui ont tendance à remonter dans la portion qui s'étend à l'intérieur. Il s'agirait donc d'une sécrétion holocrine. Dans la

### Figure 2

Coupes montrant l'évolution des follicules testiculaires à différents moments de la vie imaginaire chez *C.i. chevrolati*. (A,B,C,) et *C.c. cyanellus* (D) PAS-Hématoxyline. A, émergence. B, fin de la période de prénidification et période de nidification. C, période de postnidification. D, soins au nid. ce, cellules glandulaires du canal efférent. cn, cellule nourricière. ge, germarium. cg, cystes à spermatogonies. cp, cystes à spermatoctes. ct, cystes à spermatoctes. z, spermatozoïdes.



lumière du canal déférent, ces cellules se désagrègent et les spermatozoïdes sont noyés dans une abondante sécrétion blanchâtre. Celle-ci apparaît sur les coupes histologiques sous forme de nombreux petits globules PAS +. Nous avons constaté l'existence du premier accouplement vers le 20ème jour qui suit l'émergence.

A la fin de cette période, 30 jours après l'émergence, les follicules ont augmenté leur volume par trois fois (Tab. I). Ils sont alors de couleur orangée. La répartition des cystes selon leur stade est très claire. De nombreux cystes à spermatogonies se situent au voisinage du germarium; la partie périphérique du follicule est occupée par d'assez nombreux cystes contenant des spermatocytes I ainsi que quelques cystes avec des spermatocytes II. L'évolution des spermatides se fait de la périphérie vers le centre du follicule si bien que les cystes contenant des spermatozoïdes occupent toute la partie centrale du follicule; ils sont très nombreux. Dans la lumière des canaux efférents et dans celle du canal déférent se trouvent des spermatozoïdes noyés dans la sécrétion des canaux efférents (Fig. 2,B).

Au cours de la **période de nidification**, les follicules et les canaux gardent la même structure qu'à la fin de la période de prénidification. La présence de cystes avec toutes les étapes de la spermatogenèse révèle une activité continue dans les testicules. Pendant cette période, l'insecte s'accouple plusieurs fois; l'acte d'accouplement n'apparaît pas retentir sur l'activité testiculaire. Celle-ci est importante car les spermatozoïdes sont très abondants à la fois dans les follicules, les canaux efférents et déférents. Les sécrétions dans les canaux efférents et déférents sont toujours abondantes. Cependant, les follicules atteignent leur volume maximal avant chaque accouplement; celui-ci diminue après.

Pendant la **période de postnidification** qui correspond à la phase finale de la vie de l'insecte, le volume des follicules diminue notablement (Tab. I). La coloration orangée n'est plus aussi intense que pendant la nidification et ils tendent à redevenir transparents. Il y a arrêt du fonctionnement testiculaire caractérisé par une involution et une

dégénérescence des cellules germinales dans tout le follicule, y compris le germarium.

Le stock de spermatogonies primordiales est faible. A son voisinage, les cystes renferment peu de cellules; cela indique une réduction des possibilités de division. Les cystes déjà formés sont en dégénérescence; les noyaux des cellules germinales deviennent pycnotiques.

Chez les mâles les plus âgés, les testicules sont presque vides. Dans la majeure partie des follicules, nous observons seulement les restes des paroi des cystes. Les canaux efférents et déférents sont vides, sans sécrétion ni spermatozoïdes (Fig. 2,C).

Chez *Canthon cyanellus cyanellus*

Au début de la période de prénidification à l'émergence, les follicules testiculaires sont transparents et légèrement plus petits que chez *C. i. chevrolati* (Tab. I). La structure générale des follicules est la même que chez *C. i. chevrolati*, mais le fonctionnement testiculaire apparaît plus précocement.

A l'émergence, en effet, nous constatons la présence non seulement de spermatocytes I et II mais également des spermatides et quelques cystes en fin de spermiogenèse. Chez les mâles âgés de 10 jours, les cystes renferment de nombreux spermatozoïdes dans le centre du follicule, dans les canaux efférents et déférents. Les mâles de cet âge peuvent déjà s'accoupler avec des femelles.

Le volume des follicules s'accroît encore jusqu'à la fin de la prénidification (Tab. I). Les follicules prennent une coloration jaunâtre plus prononcée. A la fin de cette période, la répartition des cystes selon leur âge et l'activité sécrétrice des canaux efférents est tout à fait comparable à celle décrite chez *C. i. chevrolati*.

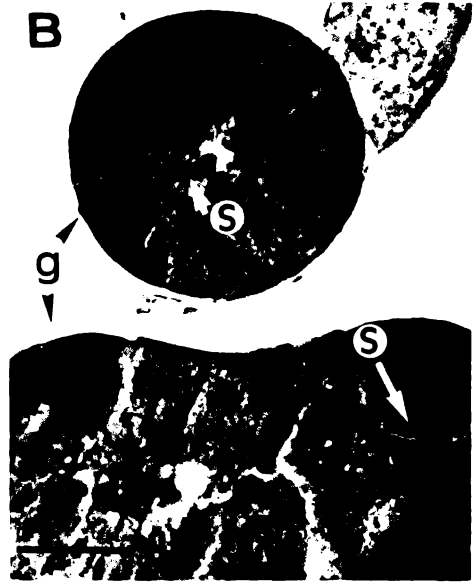
Pendant la **période de nidification**, le fonctionnement des testicules est cyclique en relation avec les comportements du mâle. Lors de l'élaboration du nid, lorsque la femelle dépose plusieurs oeufs, l'activité spermatogénétique est intense; sont présentes toutes les étapes de la spermatogenèse; le volume des follicules diminue légèrement avant chaque accouplement. De nombreux spermatozoïdes et des sécrétions sont présents dans les canaux efférents et déférents. C'est une période pendant laquelle il y a des accouplements.

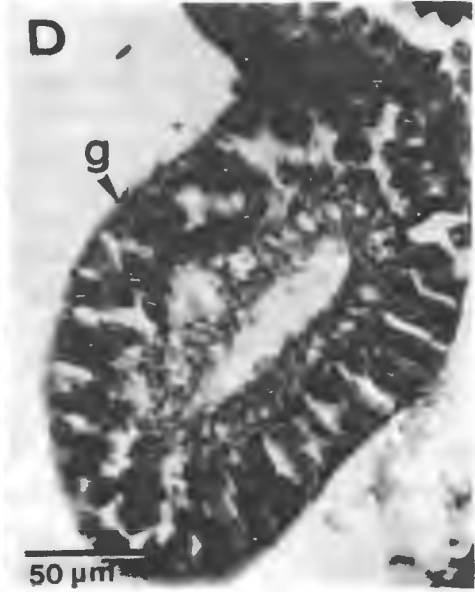
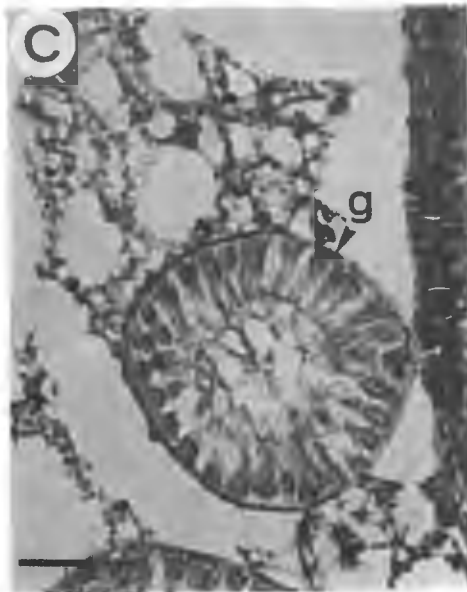
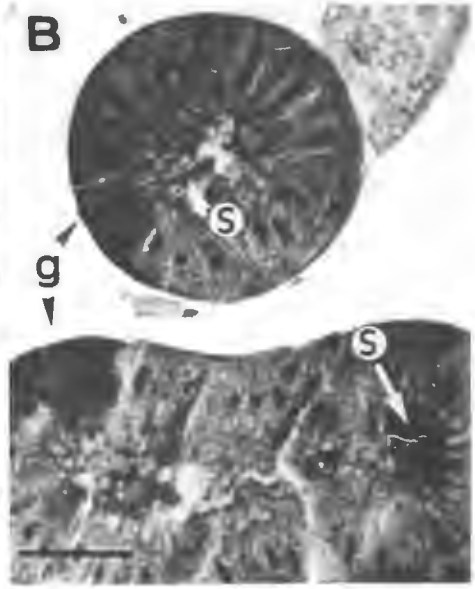
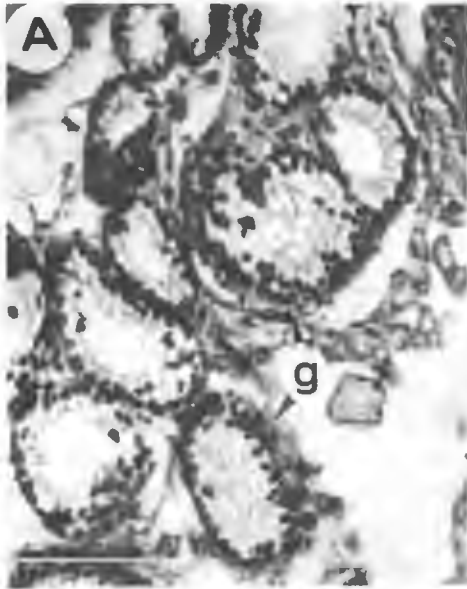
Au contraire, pendant la période de soins dans le nid, le mâle coopère avec la femelle et il n'y a pas d'accouplement. Il cesse son activité sexuelle et les testicules présentent un aspect particulier. Les spermatogonies primordiales restent nombreuses dans le germarium; les cystes sont à tous les stades de la spermatogenèse mais ils présentent des signes de dégénérescence; des vides se créent dans les cystes qui n'ont pas commencé la spermiogenèse. Les cystes qui renferment des spermatozoïdes sont chargés de granulations PAS +, et dans les paquets de spermatozoïdes, les flagelles ne sont pas toujours aussi étroitement et régulièrement disposés; le volume des follicules reste pareil à celui avant l'accouplement (Fig. 2,D; Tab. I). Les sécrétions restent présentes dans les canaux, des paquets de spermatozoïdes y sont visibles mais apparaissent plus ou moins dissociés.

A cet arrêt du fonctionnement testiculaire succède une reprise de la spermatogenèse lorsque le mâle abandonne les soins du nid. L'activité spermatogénétique est à nouveau intense lorsque le mâle recommence l'élaboration d'un autre nid.

### Figure 3

Coupes montrant l'évolution des glandes annexes a differents moments de la vie imaginaire chez *C.i. chevrolati* (A,B,C) et *C.c. cyanellus* (D) PAS-Hématoxyline. A, émergence. B, fin de la période de prénidification et nidification. C, postnidification. D, les soins au nid. g, glande annexe. s, sécrétions.





Lors de la **période de postnidification**, l'évolution testiculaire est tout à fait comparable à celle décrite chez *C. i. chevrolati*. L'arrêt du fonctionnement testiculaire est définitif.

## **Evolution des glandes annexes et de leur réservoir**

### *Chez Canthon indigaceus chevrolati*

Les glandes annexes présentent un épithélium sécréteur monostratifié supporté par une membrane basale doublée d'une très fine couche musculaire.

A l'émergence, au début de la **période de prénidification**, les cellules ne manifestent pas encore d'activité sécrétrice: cubiques, elles mesurent alors environ 9  $\mu\text{m}$  de hauteur avec un noyau central comportant une chromatine compacte. Aucune sécrétion n'est visible dans la lumière de la glande (Fig. 3,A). Le réservoir est vide et apparaît presque transparent. Il est petit (longueur environ 0,4 mm; largeur 0,15 mm.). Son volume est minimal (Tab. II). Sa paroi est formée de cellules relativement hautes (5  $\mu\text{m}$ ); une très fine couche musculaire est présente.

Vers le 15ème jour qui suit l'émergence, l'aspect des cellules sécrétrices des glandes s'est modifié: plus hautes (14  $\mu\text{m}$ ), elles ont un noyau à chromatine dispersée et des sécrétions peuvent être vues dans le cytoplasme sous forme de granules. La lumière de la glande renferme également des produits de sécrétions qui deviennent d'une couleur bleue opalescente. Ces sécrétions commencent à s'accumuler dans le réservoir dont le volume tend à s'accroître (Tab. II)

A la fin de cette période (30 jours après l'émergence), les cellules des glandes annexes atteignent leur taille maximale avec une hauteur d'environ 30  $\mu\text{m}$ ; leur noyau présente toujours une chromatine très dispersée et, dans le cytoplasme, des granules de sécrétions sont présents. Les sécrétions remplissent la lumière de la glande et du réservoir dont le volume s'est fortement accru (Tab. II). Les cellules épithéliales de ce dernier, aplaties, ne mesurent pas plus de 3  $\mu\text{m}$  de hauteur.



Pendant la période de nidification, les cellules sécrétrices sont toujours hautes et actives. Le réservoir renferme toujours des sécrétions, il atteint son volume maximal. Le réservoir des glandes annexes varie en relation avec le comportement reproducteur de l'insecte: les deux réservoirs se vident en effet partiellement lors des accouplements, si bien qu'ils ont un volume réduit de moitié peu après l'accouplement. Mais les nouvelles sécrétions s'ajoutent à celles qui restent, et ils augmentent à l'accouplement suivant (Tab. II). Le rythme irrégulier des accouplements retentit sur les fluctuations volumétriques des réservoirs, elles aussi irrégulières.

Au cours de la période de postnidification, l'activité des cellules sécrétrices cesse presque totalement, la hauteur de celles-ci diminue (8  $\mu\text{m}$ ) et nous n'observons plus de sécrétions dans la lumière de la glande (Fig. 3,C). Bien que des sécrétions soient encore présentes dans le réservoir, le volume de ce dernier diminue considérablement (Tab. II).

Tableau II

Variations du volume des réservoirs des glandes annexes chez les mâles des deux espèces de *Canthon*, au cours des différentes périodes de la vie imaginale (n=5).

Périodes	<i>C.i. chevrolati</i> (vol. x $10^6 \mu\text{m}^3$ )	<i>C.c. cyanellus</i> (vol. x $10^6 \mu\text{m}^3$ )
PRENIDIFICATION		
émergence	7.1 $\pm$ 0.9	8.8 $\pm$ 0.8
fin période	491.0 $\pm$ 61.3	330.2 $\pm$ 27.8
NIDIFICATION		
avant accouplement	648.0 $\pm$ 15.3	620.0 $\pm$ 49.2
après accouplement	354.0 $\pm$ 54.7	307.0 $\pm$ 41.7
soins au nid		220.0 $\pm$ 44.5
POSTNIDIFICATION	105.0 $\pm$ 17.0	130.0 $\pm$ 23.8

### Chez *Canthon cyanellus cyanellus*

Pendant la **période de prénidification**, l'évolution des glandes annexes et des réservoirs est très semblable à celle décrite chez *C. i. chevrolati*; toutefois, elle est plus rapide puisque cette période est moins longue chez *C. c. cyanellus* (20 jours environ). A la fin de cette période, les cellules des glandes annexes d'une hauteur de 30  $\mu\text{m}$  contiennent d'abondantes sécrétions. Le réservoir est lui aussi rempli de sécrétions (Tab. II).

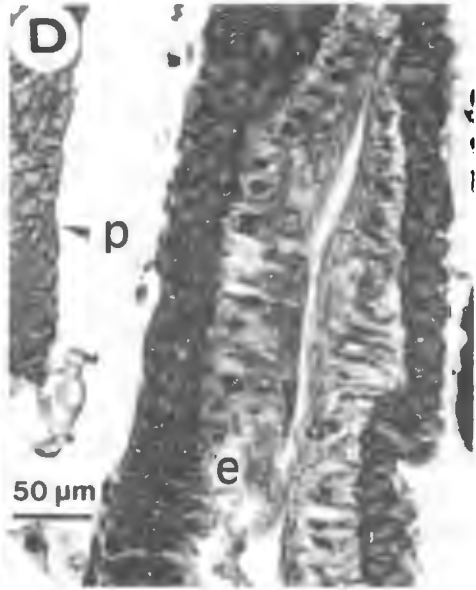
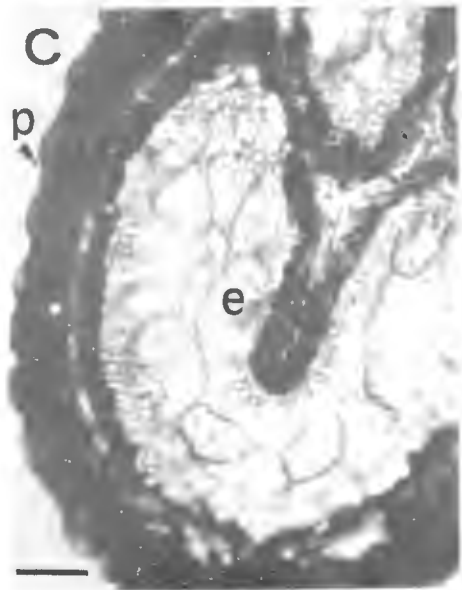
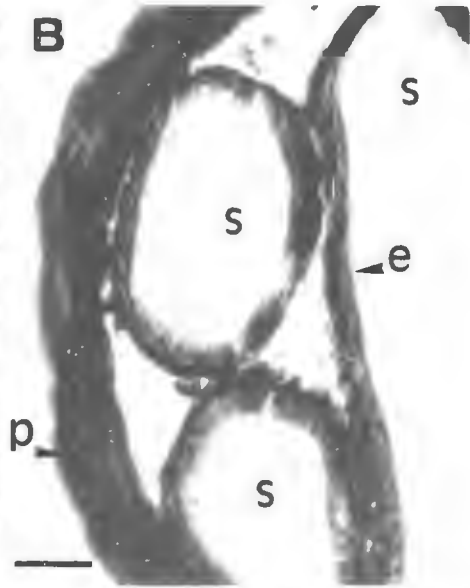
Au cours de la **période de nidification**, pendant les périodes où le mâle participe à l'édification du nid, les cellules des glandes annexes produisent des sécrétions qui remplissent la lumière des glandes et s'accumulent dans les réservoirs; ceux-ci atteignent alors leur volume maximal. Pendant cette période, l'accouplement a lieu; après l'accouplement, le volume des réservoirs diminue et n'est plus que de la moitié (Tab. II)

Pendant la période de soins, nous constatons une réduction dans l'activité sécrétrice des glandes annexes; les sécrétions sont moins abondantes dans leur lumière ainsi que dans les réservoirs (Fig. 3,D). En conséquence, les réservoirs ont un volume plus petit que celui observé juste après l'accouplement (Tab. II).

A la fin de chaque période de soins, les glandes annexes produisent à nouveau des sécrétions si bien que le volume des réservoirs reprend sa valeur maximale jusqu'à l'accouplement suivant; toutefois, nous ne pouvons préciser très exactement le moment de cette reprise d'activité.

### Figure 4

Coupes montrant l'évolution de la glande accessoire du bulbe éjaculateur chez *C. i. chevrolati* (A,B,C) et *C. c. cyanellus* (D) PAS-Hématoxyline. A, émergence. B, avant l'accouplement. C, après l'accouplement. D, pendant les soins au nid. e, épithélium glandulaire. p, paroi musculaire du bulbe éjaculateur. s, sécrétions.



Pendant la **période de postnidification**, l'évolution des glandes annexes et des réservoirs est tout à fait comparable à celle observée chez *C. i. chevrolati*: il y a arrêt de la synthèse des sécrétions (Tab. II).

## Evolution de la glande accessoire du bulbe éjaculateur

### Chez *Canthon indigaceus chevrolati*

La glande accessoire impaire présente une intima cuticulaire fine avec de processus cuticulaires courts, fins et peu serrés. L'épithélium sécréteur monostratifié est supporté par une membrane basale; il est entouré par une couche musculaire d'environ 15  $\mu\text{m}$  d'épaisseur.

Au début de la **période de prénidification**, l'épithélium ne manifeste pas d'activité sécrétrice. Les cellules cubiques de taille régulière mesurent environ 25  $\mu\text{m}$ . Le noyau est central et comporte une chromatine compacte. Le cytoplasme présente quelques vacuoles et quelques granules PAS + qui sont visibles dans l'extrémité cellulaire. Aucune sécrétion n'est visible dans la lumière de la glande (Fig. 4,A; Tab. III).

Dès la moitié de cette période, et pendant la **période de nidification**, les cellules sécrétrices sont actives; elles présentent alors leur hauteur maximale. Le noyau comporte une chromatine dispersée. Les vacuoles du cytoplasme et les granules PAS + sont abondantes. Quelques grains de sécrétions sont à peine visibles dans la lumière de la glande.

Juste avant l'accouplement, les cellules sécrétrices s'applatissent. Leur hauteur est d'environ 12  $\mu\text{m}$ ; dans leur cytoplasme moins basophile, les vacuoles et les granules PAS + sont peu abondantes. Les sécrétions dans la lumière de la glande sont abondantes; la plupart des granulations sont fines, quelques-unes sont PAS +. Après l'accouplement, les cellules sécrétrices deviennent hautes à nouveau; leur cytoplasme est très peu basophile et très vacuolé. Dans la lumière réduite de la glande on observe très peu de sécrétions (Fig. 4,B; Tab. III).

Pendant la **période de postnidification**, l'activité de la glande est arrêtée. Les cellules sécrétrices diminuent de taille; le noyau, basal, comporte une chromatine très compacte. Dans le cytoplasme, les vacuoles sont très peu abondantes, on n'observe pas de granulations PAS +. Aucune sécrétion n'est visible dans la lumière de la glande (Fig. 4,C; Tab.III).

#### Chez *Canthon cyanellus cyanellus*

Au cours de la **période de prénidification**, l'évolution de la glande accessoire est très semblable à celle décrite chez *C. i. chevrolati*, toutefois, les cellules sont déjà actives vers le 10ème jour après l'émergence (Tab. III).

**Tableau III**

Variations de la hauteur des cellules de la glande accessoire du bulbe éjaculateur chez les mâles des deux espèces de *Canthon*, au cours des différentes périodes de la vie imaginaire (n=10)

Périodes	<i>C.i. chevrolati</i> ( $\mu\text{m}$ )	<i>C.c. cyanellus</i> ( $\mu\text{m}$ )
<b>PRENIDIFICATION</b>		
émergence	27.2 $\pm$ 2.0	17.8 $\pm$ 2.4
fin période	56.5 $\pm$ 3.8	60.9 $\pm$ 5.7
<b>NIDIFICATION</b>		
avant accouplement	12.6 $\pm$ 1.0	27.9 $\pm$ 3.4
après accouplement	45.7 $\pm$ 4.0	44.3 $\pm$ 3.6
soins au nid		41.4 $\pm$ 3.0
<b>POSTNIDIFICATION</b>	36.3 $\pm$ 3.3	39.1 $\pm$ 4.1

Pendant la **période de nidification** lors de l'édification du nid, avant et après l'accouplement, les variations dans les cellules sécrétrices sont comparables à celles observées chez *C. i. chevrolati*. Pendant la

période de soins au nid, les cellules sécrétrices ne sont pas actives, elles ont une hauteur semblable à celle présente après chaque accouplement. Les sécrétions dans la lumière de la glande sont peu abondantes (Fig. 4,D; Tab. III). A la fin des soins, les cellules sécrétrices reprennent leur activité; cependant, nous ne pouvons préciser le moment de cette reprise.

Durant la **période de postnidification**, il y a arrêt de la synthèse des sécrétions; l'évolution de la glande accessoire est tout à fait comparable à celle observée chez *C. i. chevrolati* (Tab. III).

## DISCUSSION

L'activité sexuelle des mâles chez les Scarabaeinae n'était pas encore connue avec précision. Notre étude comparative menée chez *C. i. chevrolati* et chez *C. c. cyanellus* révèle, à côté de points communs, des différences significatives, dans le fonctionnement des gonades et des glandes de l'appareil reproducteur, liées au comportement des deux espèces.

A l'émergence, les mâles sont immatures dans les 2 espèces. L'activité sécrétrice des canaux éférents, des glandes annexes et de la glande du bulbe éjaculateur, nulle d'abord, s'accroît progressivement au cours de la prénidification. Dans les testicules aucun cyste n'a achevé une spermatogenèse même si celle-ci est un peu plus avancée chez *C. c. cyanellus*. La plus grande partie de la période de prénidification correspond ainsi à une phase de maturation. Ceci est en accord avec les faits observés par Virkki (1960) chez deux autres espèces de Scarabaeinae, (*Copris* et *Onthophagus*). Ce même auteur a par contre montré que chez diverses espèces appartenant à d'autres familles de Scarabaeoidea, des spermatozoïdes sont déjà présents dans les testicules à l'émergence.

Cependant l'acquisition de la maturité sexuelle est plus précoce chez les mâles que chez les femelles; en effet, les mâles peuvent émettre un spermatophore avant la fin de la période de prénidification. Ainsi, ce premier accouplement se fait avec des femelles encore immatures (Martínez et Cruz, 1990).

Chez les insectes, les glandes annexes sont responsables de la production des spermatophores et contribuent à la formation du liquide séminal (Leopold, 1976; Chen, 1984; Mann, 1984; Davey, 1985). Chez *Canthon*, l'élaboration du spermatophore fait intervenir les sécrétions des glandes annexes, des canaux efférents et vraisemblablement aussi celles de l'ectadénie impaire (Cruz et Martínez, sous presse).

Si l'évolution des testicules et du tractus génital est semblable pour les deux espèces de *Canthon* pendant la période de prénidification, le fonctionnement de l'appareil reproducteur mâle présente des différences importantes chez les deux espèces durant la période de nidification. Pour évaluer avec une très grande précision le fonctionnement testiculaire, il aurait été souhaitable de pouvoir connaître le rythme mitotique des spermatogonies; malheureusement la petitesse des chromosomes chez *Canthon*, constatée également par Virkki (1956, 1960) chez d'autres Scarabaeinae, est un handicap pour un dénombrement très exact des images mitotiques et méiotiques. Toutefois, il est très net que l'activité spermatogénétique diffère chez les deux espèces étudiées.

Chez *C. i. chevrolati*, dont les mâles s'alimentent tout au long de la période de nidification et ne soignent pas leur nid, le fonctionnement de l'appareil reproducteur est continu. Tous les stades de la spermatogenèse sont constamment présents, les canaux efférents et déférents sont remplis de sécrétions et de spermatozoïdes.

Chez *C. c. cyanellus*, au contraire, l'activité sexuelle des mâles pendant la nidification est cyclique: il y a alternance de phases d'activité et de phases de repos en relation avec les comportements de l'insecte,

comme chez les femelles (Martínez, 1992b). Pendant l'édification du nid, le mâle s'alimente, il est sexuellement actif: il y a spermatogenèse jusqu'à l'achèvement des gamètes, présence de sécrétions dans les glandes, accouplements. Pendant les soins au nid, le mâle cesse de s'alimenter et il n'y a plus d'activité sexuelle: dans les testicules, les cystes sont touchés par une dégénérescence des cellules germinales quel que soit leur stade, si bien qu'il y a arrêt de production de spermatozoïdes. Les glandes montrent une inactivité sécrétrice. Il n'y a pas d'accouplement. Ainsi, les accouplements chez *C. c. cyanellus* sont limités aux périodes pendant lesquelles le mâle ne soigne pas le nid et est à la recherche d'aliment ou d'une autre femelle pour l'élaboration d'un nid.

La dégénérescence des follicules testiculaires avait été déjà mise en relation avec les soins au nid chez cette espèce (Benítez et Martínez, 1985; Martínez et Benítez, 1988). Ce phénomène n'avait pas encore été décrit chez des mâles qui soignent leur descendance. Il convient de souligner que seules les cellules germinales présentes dans les cystes sont atteintes par les processus de dégénérescence, pendant la période de soins chez *C. c. cyanellus*; les spermatogonies primordiales situées dans le germarium restent intactes. Ainsi est assurée la reprise de la spermatogenèse lors de la période suivante d'édification d'un nid; les glandes reprennent aussi leur activité sécrétrice. Il nous paraît intéressant de souligner que Huignard (1975) a pu provoquer l'arrêt de l'activité des glandes annexes par absence de possibilités d'accouplement chez *Acanthoscelides obtectus*.

L'arrêt du fonctionnement testiculaire et des glandes annexes pendant la postnidification est au contraire, définitif et s'accompagne d'une involution de l'ensemble du testicule, y compris le germarium. Cette involution a été observée aussi chez les mâles âgés d'*Onthophagus gazella* (Benítez et Martínez, 1985). Cet arrêt a une toute autre signification que celui qui intervient pendant la période de soins, correspond à un vieillissement de l'insecte.



## REMERCIEMENTS

Cet travail a été développé avec l'appui des Projets: **Estudios etofisiológicos de la reproducción en Scarabaeinae** (CONACyT-0090-N9106), du Département d'Ecología y Comportamiento Animal de l'Institut d'Ecologie du Mexique. Tous nos remerciements vont à M. Gonzalo Halffter pour son appui; à M. Enrique Montes de Oca pour sa collaboration pendant l'élaboration de ce travail; à Mme Jeanne Raccaud-Schoeller de l'Université de Paris VI et à Mme Dominique Pluot-Sigwalt du Museum nationale d'Histoire naturelle de Paris pour leur précieuse aide et ses suggestions lors de la rédaction de la présente note.

## AUTEURS CITES

- Benitez, J. & Martínez, M.I.** 1985. Evolución testicular durante el ciclo reproductor en *Ornithophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, **64**: 33-40.
- Chen, P.S.** 1984. The functional morphology and biochemistry of insect male accessory glands and their secretion. *A. Rev. Ent.*, **29**: 233-255.
- Cruz, R.M. & Martínez, M.I.** (Sous presse). Estructura y formación del espermatóforo en *Canthon* HOFFMANNSEGG (Coleoptera, Scarabaeidae). *Elytron*.
- Davey, K.G.** 1985. The male reproductive tract. In; Comprehensive Insect physiology, biochemistry and pharmacology.- Kerkut, G.A. & Gilbert, L.I. (ed.), *Pergamon Press*, **1**: 1-14.
- Gabe, M.** 1968. *Techniques histologiques*. Masson (Ed), Paris, 1113 pp.
- Halffter, G. & Edmonds, W.D.** 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)*. An acological and evolutive approach.- Instituto de Ecología. México, D.F., public. 10, 176 pp.
- Halffter, G., Halffter, V. & Huerta, C.** 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **88**: 585-594.
- Hulgnard, J.** 1975. Anatomie et histologie des glandes annexes mâles au cours de la vie imaginaire chez *Acanthoscelides obtectus*. *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, **4**: 77-88.
- Leopold, R.A.** 1976. The role of male accessory glands in insect reproduction. *A. Rev. Ent.*, **21**: 199-221.

- Mann, T.** 1984. Spermatophores development: structure, biochemical attributes and role in the transfer of spermatozoa.- *Zoophysiology*, 15: 1-217.
- Martínez, M.I.** 1992a. Données comparatives du comportement reproducteur chez *Canthon indigaceus chevrolati* Harold et *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 28 (4): 397-408.
- Martínez, M.I.**, 1992b. (Sous presse). L'activité ovarienne pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. reg. Sci. Nat. Torino*.
- Martínez, M.I. & Benítez, J.** 1988. Degeneración testicular en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *An. Esc. Nac. Cienc. Biol. Méx.*, 32: 83-90.
- Martínez, M.I. & Cruz, R.M.** 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en dos especies de *Canthon* HOFFMANNSEGG (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 4: 161-169.
- Martínez, M.I. & Montes de Oca, T.E.** 1988. Comportamiento, ovario y centros neuroendocrinos en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, 75: 33-46.
- Virkki, N.** 1956. Zur Kenntnis der postmeiotischen Ereignisse der Samenentwicklung bei den skarabäiden (Coleoptera). *Z. Zellforsch. mikroskop. Anat.*, 44: 644-655.
- Virkki, N.** 1960. Cytology of some nearctic scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ann. Acad. scient. Fennicae A. IV*, 48: 1-12.

**OBLIGATORY SPERM STORAGE IN THE LIZARD**  
***Sceloporus grammicus***

Maricela Villagrán-Santa Cruz<sup>1</sup>  
Fausto R. Méndez-de la Cruz<sup>2</sup>  
and Orlando Cuellar<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Histología y Embriología  
Departamento de Biología  
Facultad de Ciencias, UNAM  
04510, México, D.F. México

<sup>2</sup>Laboratorio de Herpetología Departamento de Zoología  
Instituto de Biología, UNAM. Apartado Postal 70-153  
04510 México, D.F. México

<sup>3</sup>Department of Biology  
University of Utah.  
Salt Lake City, Utah  
U.S.A. 84112

**RESUMEN**

La anatomía del oviducto de *Sceloporus grammicus* es similar a la descrita para otras especies de lacertilios: consiste de un infundíbulo anterior con la región del tubo, un útero medio y una vagina posterior. La pared del oviducto consiste de una serosa externa, una capa media de músculo liso y una mucosa interna con un epitelio ciliado simple. La mucosa de la vagina presenta pliegues longitudinales, los cuales se proyectan hacia el lumen. Se observan grandes masas de espermatozoides durante los meses de septiembre y octubre en

pequeñas invaginaciones del epitelio. El apareamiento ocurre en los meses de verano y las hembras ovulan hasta el otoño, por lo que el retraso en la fertilización es un fenómeno obligado en *S. grammicus*.

**PALABRAS CLAVE:** *Sceloporus*, oviducto, vagina, esperma.

## ABSTRACT

The oviduct anatomy of *Sceloporus grammicus* is similar to that described for other species of lizards, consisting of an anterior infundibulum with tube, a middle uterus and a posterior vagina. The oviductal wall consists of an outer serosa, a middle layer of smooth muscle, and an inner mucosa lined with simple ciliated epithelium. The mucosa in the vagina is folded longitudinally, the folds projecting inward into the lumen. Large masses of sperm were present during September and October at the base of the folds and in small blind invaginations of the epithelium. Since mating occurs during summer and females ovulate in the fall, delayed fertilization is obligatory in *S. grammicus*.

**KEY WORDS:** *Sceloporus*, oviduct, vagina, sperm.

## INTRODUCTION

Duration of sperm retention in lizards varies from a few months (Cuellar, 1966b; Shaefer and Roeding, 1973) to several years (Atsatt, 1953, Jun-Yi, 1982). In turtles viable sperm can be stored as long as four years (Hildebrand, 1929), and in some snakes as long as six (Haines, 1940). Overwintering of sperm in the female reproductive tract is common in rattlesnakes (Ludwig and Rahn, 1943) and garter snakes (Fox, 1956; Halpert et al., 1982). Most workers agree that the function of store sperm is to insure fertilization in situations in which males are scarce or in which the chances of the sexes coming together are reduced: (Rahn, 1940; Fox, 1956, Cuellar, 1966b; Smyth and Smith, 1968; Saint Girons, 1975; Conner and Crews, 1980; Jun-Yi, 1982; Adams and Cooper, 1988). According to Rahn (1940), the function of stored sperm "may be a safety factor which insures fertile eggs regardless of the time of ovulation".

Long-term retention of viable sperm in the reproductive tract of females is known to occur widely among reptiles (Cuellar, 1966a,b; Saint Girons, 1975; Fox, 1977; Halpert *et al.*, 1982; Adams and Cooper, 1988). The specific location within the oviduct where storage occurs and the particular storage structures vary in different species. In most reptiles the sperm are stored in special tubules located in the vagina (Fox, 1956; Cuellar, 1966a), but the tubules may occur in the infundibulum (Fox, 1956; Cuellar, 1966a; Hoffman and Wimsatt, 1972; Halpert *et al.*, 1982).

*Sceloporus grammicus* is a high altitude viviparous lizard native to Mexico. The reproductive cycle of this montane lizard is distinctive in that males and females become sexually active in different seasons (Guillette and Casas-Andreu, 1980; Crews, 1984). Males achieve maximal sperm production during early summer, when they inseminate the females, whereas females begin vitellogenesis in late summer, with ovulation occurring in September. Since fertilization cannot occur until after ovulation, the sperm are retained alive in the oviducts for approximately three months (Méndez-de la Cruz, 1989).

This study was conducted to document the existence of stored sperm in *S. grammicus*, and to describe the histology of the oviduct.

## MATERIAL AND METHODS

Specimens of *Sceloporus grammicus* were obtained in the vicinity of El Capulín, Ajusco in the State of Mexico at an elevation of 3400 m. Five females were collected monthly from September to October. The oviducts were fixed in 10% buffered formaldehyde, dehydrated in ethanol, cleared in xylene and embedded in paraffin. They were sectioned at 7  $\mu\text{m}$  and stained with hematoxylin-eosin according to Humason (1979).

## RESULTS

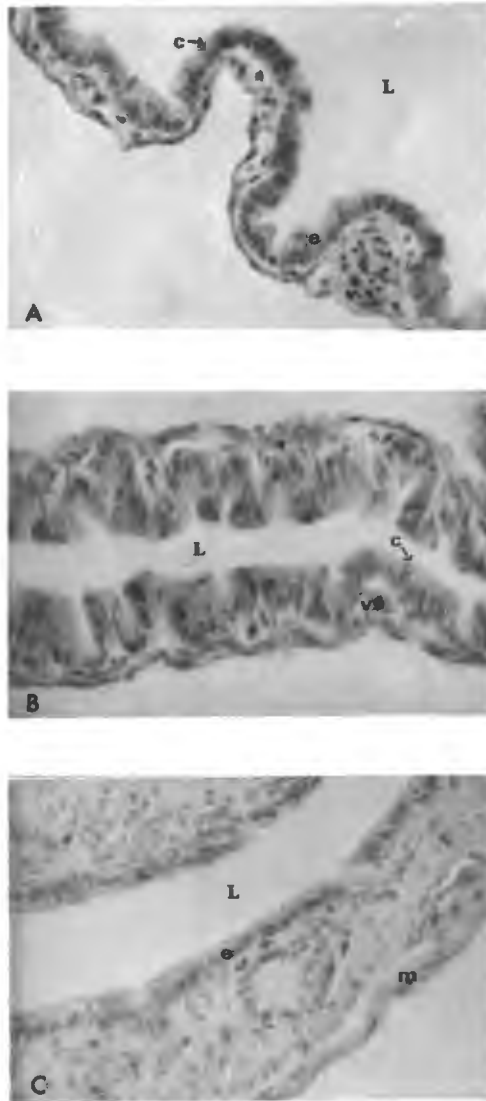
The oviduct is divided into three distinct regions, an anterior infundibulum with tube, a middle uterus and a posterior vagina (Fig. 1). Histologically, it consists of three layers of tissue, and outer serosa, a middle layer of smooth muscle, and an inner mucosa lining the lumen. The smooth muscle is arranged into inner circular and outer longitudinal layers, which become progressively thicker posteriorly. The mucosa is lined with a simple layer of intermingled ciliated and non ciliated epithelial cells attached to the lamina propia. In the infundibulum and uterus the mucosa is flat and lined with simple cuboidal epithelium (Fig. 1A, 1C).

In the tube and vagina the mucosa is convoluted and lined with simple columnar epithelium (Fig. 1B, 2B). The folds of the mucosa run transversely in the tube and longitudinally in the vagina (Fig. 1B, 2D) increasing in height and number posteriorly in the latter (Fig. 2A). Sperm were observed only in the vagina, forming dense bundles with heads oriented towards the epithelium (2B). The bundles were situated between the folds and in seminal receptacles at the base of the folds (Figs. 2A-2C).

The posterior vagina lacked seminal receptacles, but scattered sperm were observed in the lumen between the folds.

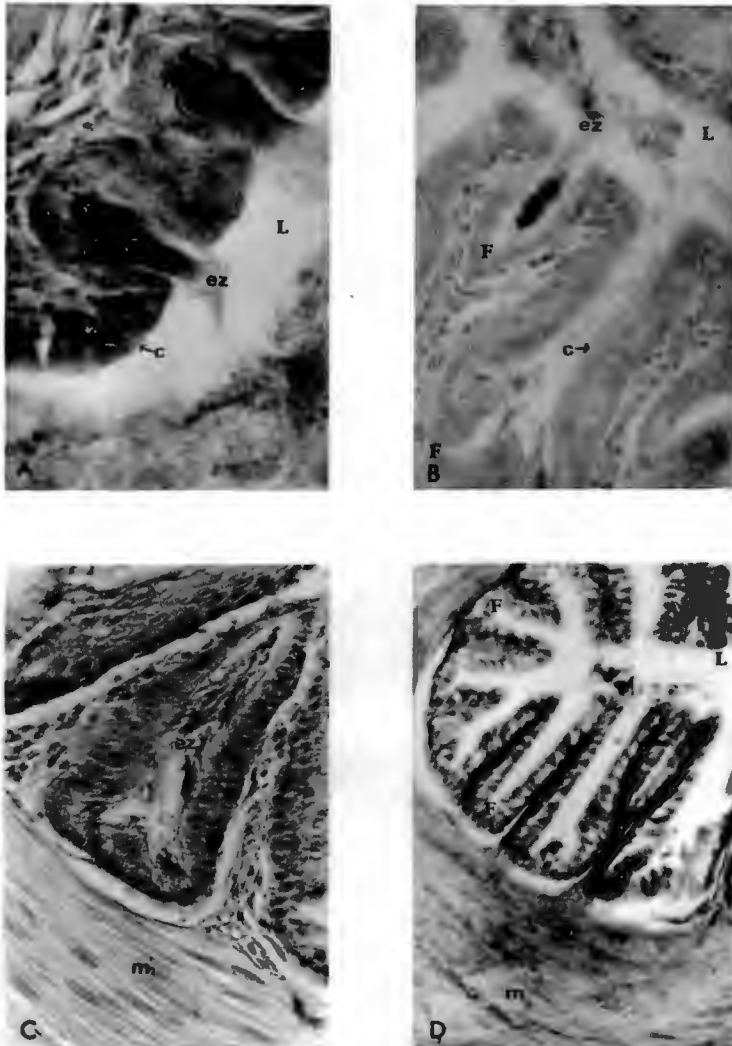
## DISCUSSION

The anatomy of the oviduct of *S. grammicus* is very similar to that described for other lizards (Cuellar, 1966a; Fox, 1977; Guillette and Jones, 1985). Structural differences in the vagina may reflect anatomical specializations in the different regions. The high posterior folds occluding the lumen may seal the vagina from the cloaca while the thick circular muscle may serve as a sphincter regulating the diameter of this junction (Cuellar, 1966a).



**Figure 1**

Longitudinal sections of the oviduct of *Scoloporus grammicus* showing: infundibulum (A), tube (B), and uterus (C). Note epithelium (e), cilia (c), blood vessels (v), and lumen (L). 500X.



**Figure 2**

Transverse section through the vaginal region. Anterior vagina showing epithelial folds with sperm (A). Middle vagina showing seminal receptacles with sperm (B) and (C). Posterior vagina (D) showing circular muscle (m), folds (F), cilia (c), lumen (L), and sperm (ez). 500 X.



As in other iguanids, the vagina also serves as the main chamber for the storage of sperm, possibly providing nutritional and protective functions (Fox, 1963, Cuellar, 1966a; Halpert et al., 1982). Saint Girons (1975) has even suggested that vaginal storage may be needed for sperm maturation, and that the orderly arrangement of sperm in the middle and anterior regions may be chemically regulated. The lack of sperm in the infundibulum suggests that storage may occur exclusively in the vagina.

The sperm storage mechanisms are evolved in different circumstances: a) Habits, as low motility and solitary behavior (Jun Yi, 1982), or low density and high vagility (Saint Girons, 1975). In these cases, there is a low meeting probability during the fertile season, and sperm storage guarantees fertilization. B) Life history characters, as low proportion of males in the sexual ratio (Jun Yi, 1982; Saint Girons, 1975); enlargement of the reproductive season, in multiple layer species (Conner and Crews, 1980; Adams and Cooper, 1988); and asynchronous cycles of males and females (Smyth and Smith, 1968).

In montane populations of *S. grammicus* testicular activity (*i.e.* courtship and mating) occurs during late spring and early summer (May-July), whereas females has vitellogenesis and ovulation during summer and early fall (July-October, Guillette and Casas-Andreu, 1980; Méndez-de la Cruz, 1989). Therefore, sperm retention is an obligatory event as in *Hemiergis peronii* (Smyth and Smith, 1968).

Viviparity in *S. grammicus* is related to the short growing season and low temperatures of its montane habitat (Guillette and Casas-Andreu, 1980). Similar viviparity and reproductive cycle has been demonstrated in various other species of *Sceloporus* inhabiting high mountains, such as *S. malachiticus* (Marion and Sexton, 1971), *S. bicanthalis* (Guillette, 1982), *S. formosus* (Guillette and Sullivan, 1985), *S. mucronatus* (Méndez-de la Cruz *et al.*, 1989). As well as other populations of a *S. grammicus* (Guillette and Casas-Andreu, 1980; Méndez-de la Cruz, 1989). More

studies should be done to know more about the physiology and evolution of sperm storage in all the mentioned species.

### ACKNOWLEDGMENTS

We thank Gustavo Casas and Manuel Feria for useful comments, and DGAPA of UNAM for partial support to MVSC and FRMC.

### LITERATURE CITED

- Adams, C.S. and W.E. Cooper, Jr. 1988. Oviductal morphology and sperm storage in the keeled earless lizard, *Holbrookia propingua*. *Herpetologica* 44: 190-197.
- Atsatt, S.R. 1953. Storage of sperm in the female chameleon *Microsaura pumila pumila*. *Copeia* 1953: 59.
- Conner, J. and D. Crews. 1980. Sperm transfer and storage in the lizard *Anolis carolinensis*. *J. Morphol.* 119: 7-20.
- Crews, D. 1984. Gamete production, sex hormone secretion, and mating behavior uncoupled. *Hormones and Behavior*, 18: 22-28.
- Cuellar, O. 1966a. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.*, 119: 7-20.
- \_\_\_\_\_. 1966b. Delayed fertilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia*, 1966: 549-552.
- Fox, H. 1977. The urogenital system of reptiles. In *Biology of the Reptilia*, vol. 6, pp. 1-157. Eds. C. Gans & T.S. Parsons. Academic Press, New York.
- Fox, W. 1956. Seminal receptacles of snakes. *Anat. Rec.*, 124: 519-540.
- \_\_\_\_\_. 1963. Special tubules for sperm storage in female lizards. *Nature*. 198: 500-501.
- Guillette, L.J. Jr. 1982. The evolution of viviparity and placentation in the high elevation, Mexican lizard *Sceloporus aeneus*. *Herpetologica* 38(1): 94-103.
- \_\_\_\_\_ and G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.*, 14: 143-147.
- \_\_\_\_\_ and R.E. Jones. 1985. Ovarian, oviductal, and placental morphology of the reproductive bimodal lizard *Sceloporus aeneus*. *J. Morphol.* 184: 85-98.

- \_\_\_\_\_ and P. Sullivan. 1985. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus formosus*. *J. Herpetol.*, 19: 474-480.
- Haines, T.P. 1940. Delayed fertilization in *Leptodeira annulata polisticta*. *Copeia*, 1940: 116-118.
- Halpert, A.P., W.R. Garstka, and D. Crews. 1982. Sperm transport and storage and its relation to the annual sexual cycle of the female red-sided garter snake *Thamnophis sirtalis parietalis*. *J. Morphol.*, 174: 149-159.
- Hildebrand, S.F. 1929. Review of experiments on artificial culture of diamondback terrapin. *Bull. US Bureau Fish.*, 45: 25-70.
- Hoffman, L.H., and W.A. Wilmsatt. 1972. Histochemical and electron microscopic observations on the sperm receptacles in the garter snake oviduct. *Amer. J. Anat.*, 134: 71-96.
- Humason, G.L. 1979. *Animal tissue techniques*, 4th ed. W.H. Freeman and Co. San Francisco.
- Jun-Yi, Li. 1982. Sperm retention in the lizard *Chamaleo hoehnelii*. *Copeia*, 1982: 488-489.
- Ludwig, M. and H. Rahn. 1943. Sperm storage and copulatory adjustment in the prairie rattlesnake. *Copeia*, 1943: 15-18.
- Marlon, K.R. and C.J. Sexton. 1971. Reproductive cycle of the lizard *Sceloporus malachiticus* in Costa Rica. *Copeia*, 1971: 517-526.
- Méndez-de la Cruz, F.R. 1989. Estudio comparativo de la reproducción, tipología y aloenzimas de dos poblaciones cercanas de *Sceloporus grammicus* de la Sierra del Ajusco, México. Tesis Doctoral. *Fac. de Ciencias. UNAM. México.*
- Méndez-de la Cruz, F.R., L.J. Gullette, Jr., M. Villagrán-Santa Cruz, and G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycles of the viviparous lizard, *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *J. Herpetology* 22(1): 1-12.
- Rahn, H. 1940. The reproductive cycle of the prairie rattler. *Copeia* 1940: 223-350.
- Saint-Girons, H. 1975. Sperm removal and transport in the female genital tract of reptiles. In *Biology of Spermatozoa*. pp. 105-113. E.S.E. Hafez and C.G. Thibault (Eds.) S. Karger, A.G. Basel. Switzerland.
- Schaefer, G.C. and C.E. Roeding. 1973. Evidence for vaginal sperm storage in the mole skink, *Eumeces egregius*. *Copeia*. 1973: 346-347.
- Smyth, M. and Smith, M.J. 1968. Obligatory sperm storage in the skink *Hemiergis peronii*. *Science*, 161: 575-576.