

Ciclo espermatogénico del lacertilio *Sceloporus mucronatus* (Reptilia: Phrynosomatidae)

Maricela Villagrán-Santa Cruz¹, Fausto R. Méndez-de la Cruz² y Leticia Parra-Gómez¹

¹ Laboratorio de Histología y Embriología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ap. Postal 70-515, 04510, México 20, Distrito Federal, México.

² Laboratorio de Herpetología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ap. Postal 70-153, 04510, México 20, Distrito Federal, México.

(Rec. 10-II-1993. Acep. 21-I-1994)

Abstract: The annual spermatogenesis cycle of the lizard *Sceloporus mucronatus* from Acoacomulco, Hidalgo, México, was classified into seven stages. It has a long recrudescence period (6.5 months), starting during the winter with spermatogonial proliferation; the greatest number of primary and secondary spermatocytes occur in the spring and summer, respectively. During late summer and early fall the spermiogenesis takes place; the previous pattern defines a seasonal fall reproductive cycle, and the recrudescence is probably due to adaptative pressures controlled by the neuroendocrine system. Populations reproduce in spring-summer or summer-fall. This results will help to understand the mechanism that regulates the fall reproductive season of temperate species inhabiting zones with tropical influence.

Key words: Reproductive cycle, spermatogenesis, testicular recrudescence.

Numerosos autores han discutido aspectos morfológicos y endócrinos de los ciclos testiculares en reptiles (ver Lance 1984) pero pocos estudios describen los cambios histológicos testiculares que ocurren durante la espermatogénesis; los dos trabajos más significativos en los que se establecen criterios para definir los estadios de espermatogénesis son los de Licht y Pearson (1969) y Mayhew y Wright (1970).

En reptiles, el proceso espermatogénico tiene lugar en los túbulos seminíferos donde se forman varias capas del epitelio germinal. El proceso puede ser dividido en tres períodos principales: 1) multiplicación de espermatogonias; 2) división de espermatocitos; y 3) espermiogénesis. El inicio de la espermatogénesis es referido como una "recrudescencia"; después de que la espermiogénesis se ha completado y los espermatozoides han sido expelidos hacia el epidídimo, el testículo sufre regresión (van Tienhoven 1983).

Los reptiles presentan distintos patrones de actividad reproductora. En muchas especies esto se ve reflejado cíclicamente en una clara estacionalidad, que se evidencia por cambios macroscópicos de la gónada. La cuantificación de la actividad reproductora por el exámen histológico provee confirmación del grado de correspondencia entre los cambios macroscópicos y la actividad gametogénica. Muy poco se conoce acerca de los aspectos cuantitativos de la espermatogénesis en reptiles, en contraste con la información disponible para aves y especialmente mamíferos.

Sceloporus mucronatus es un lacertilio nativo de regiones templadas que se distribuye a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal, desde Veracruz al Estado de México. El ciclo reproductor ha sido descrito por Méndez *et al.* (1988) y Estrada *et al.* (1990), para una población de montaña a una altitud de 3300 m, denotando un ciclo estacional, en donde la recrudescencia

cencia y máxima actividad testicular (espermiogénesis) ocurren durante la primavera y verano (abril-octubre). Por otro lado, se ha determinado que al estudiar diferentes poblaciones de la misma especie, se observan variaciones en su patrón reproductor, como en *Sceloporus undulatus*, (Tinkle y Ballinger 1972), *S. virgatus* (Vinegar 1975) y *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu 1980, Ortega y Barbault 1984, Guillette y Bearce 1986), se sospechaba que ocurría lo mismo en *S. mucronatus*, por lo que el objetivo de este trabajo fue cuantificar histológicamente su ciclo espermatogénico en una población del Estado de Hidalgo, a 2500 m de elevación y en donde la vegetación predominante es matorral xerófito.

MATERIAL Y METODOS

Se recolectaron mensualmente (marzo 1990 - abril 1991) de cinco a ocho ejemplares machos de *S. mucronatus* en Acocmulco Hidalgo, México. Se registró el peso gonadal y para representar la variabilidad se seleccionaron las gónadas con el peso mayor, intermedio y menor, para el análisis histológico. Se fijó en Bouin y se usó la técnica histológica convencional (inclusión en parafina, corte a 5 μ y tinción utilizando las técnicas Hematoxilina-Eosina y la tricrómica de Masson, Humason 1979). Las células de la línea germinal fueron clasificadas siguiendo la metodología utilizada por Estrada *et al.* (1990); se estimó el porcentaje del número de capas de cada tipo celular en 30 túbulos seminíferos, los registros de tipos celulares similares en cada animal fueron promediados para obtener un registro individual. De la cuantificación histológica de las gónadas seleccionadas se obtuvo un porcentaje promedio para asignar un estadio de espermatogénesis mensual, considerando además la presencia de espermatozoides en túbulos y epidídimo.

RESULTADOS

El ciclo espermatogénico en esta población puede dividirse en siete estadios.

Recrudescencia temprana: La recrudescencia testicular (**estadio 1**) se inicia en enero y es definida por la máxima proliferación de esper-

matogonias, lo cual incrementa la altura del epitelio germinal (Fig. 1A). En algunos túbulos se observan espermatoцитos primarios y la luz gradualmente se llena con células germinales, aunque el mayor porcentaje es ocupado por espermatoгонias (77%) (Fig. 2). El peso testicular es bajo, pero en febrero la recrudescencia se ve reflejada por su ligero aumento (Fig. 3); aunque las espermatoгонias ocupan el mayor porcentaje (51.1%), ya se observan altos niveles de espermatoцитos primarios (37.2%) (Fig. 2).

Recrudescencia media: En marzo, abril y mayo los espermatoцитos primarios aparecen como el tipo celular más abundante (37% - 44%) (**estadio 2**), los espermatoцитos secundarios inician su incremento en marzo y en abril alcanzan 32%; las espermátidas empiezan a ser evidentes aunque con bajos porcentajes (7% - 10%) (Figs. 2 y 1B). El peso testicular se incrementa gradualmente (Fig. 3).

Recrudescencia tardía: Desde junio hasta mediados de julio los espermatoцитos secundarios son las células que ocupan el mayor porcentaje dentro de los túbulos seminíferos (35% - 49%) (**estadio 3**) (Fig. 1C). A mediados de julio la recrudescencia ha progresado, el porcentaje de espermátidas se ha incrementado y éstas forman pequeños grupos delineando la luz de los túbulos seminíferos, en donde algunas han iniciado el proceso de espermiogénesis (Fig. 2). En este período el peso testicular continúa incrementándose (Fig. 3).

Máxima actividad testicular: En agosto y septiembre el proceso característico es la espermiogénesis (**estadio 4**), cuando se alcanza el máximo peso testicular (Fig. 3); los espermatoцитos primarios disminuyen gradualmente en comparación con sus porcentajes observados al principio de la recrudescencia; los espermatoцитos secundarios y espermátidas en proceso de citomorfosis son ahora los tipos celulares más abundantes (Fig. 2). Las espermátidas en proceso de espermiogénesis, enclavadas sobre las células de Sertoli, delimitan y limitan su citoplasma en forma de ondas o pliegues (Fig. 1D). Durante estos meses el epidídimo está totalmente lleno de espermatozoides.

Regresión temprana: En octubre cuando la estación de crianza está por terminar, hay una

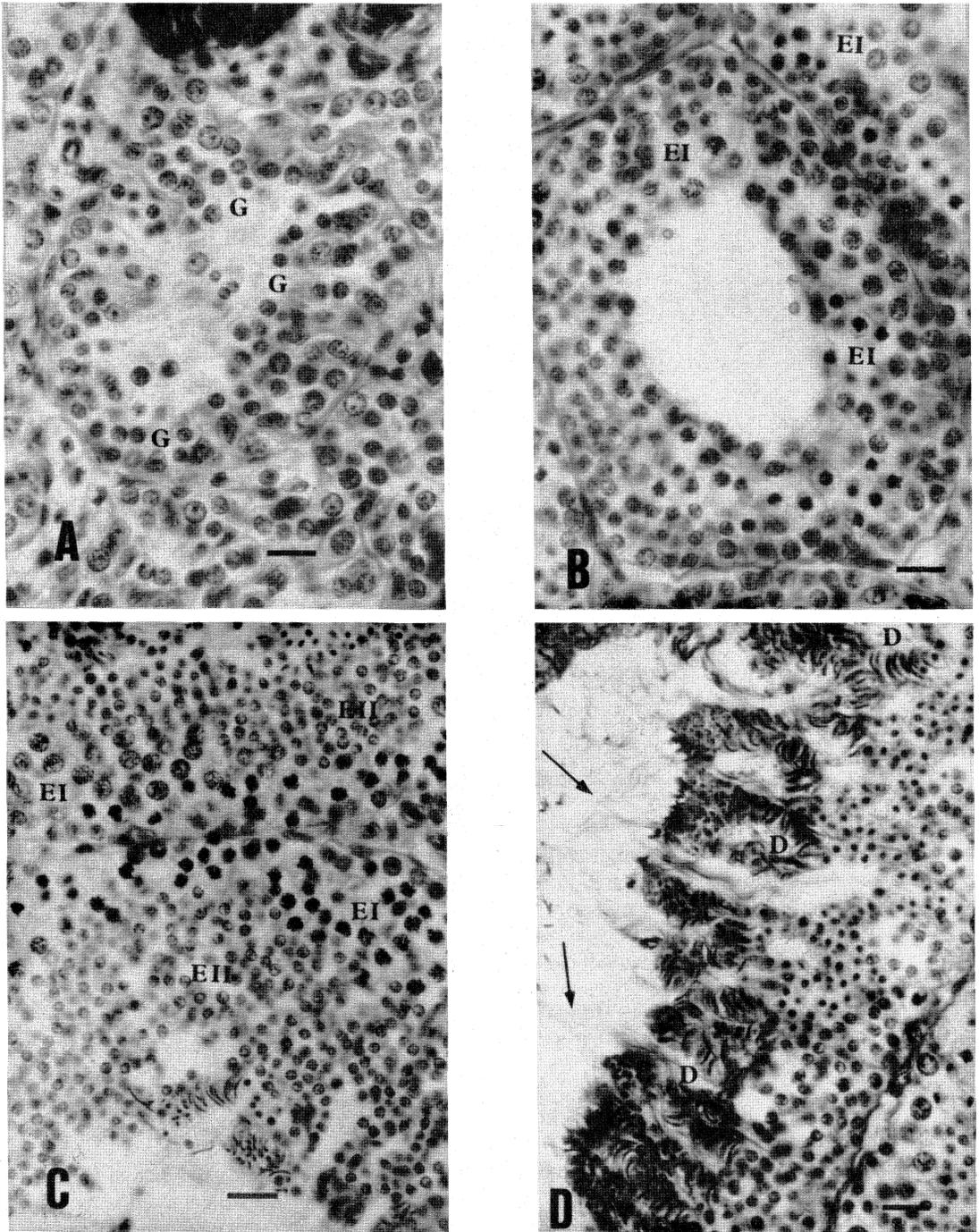


Fig. 1. Túbulos seminíferos del lacertilio *S. mucronatus* en diferentes estadios del ciclo espermático. A) **Recrudescencia temprana**, máxima proliferación de espermatogonias (G) durante el mes de enero. B) **Recrudescencia media**, túbulos con mayor porcentaje de espermatocitos primarios (EI) en abril. C) **Recrudescencia tardía**, máximo porcentaje de espermatocitos secundarios (EII) durante el mes de junio. D) **Espermiogénesis en progreso** en agosto, note las espermatidas en citomorfosis (D) delineando el citoplasma de las células de Sertoli y las colas de los espermatozoides (↓) proyectadas hacia la luz tubular. Escala = 15 μ .

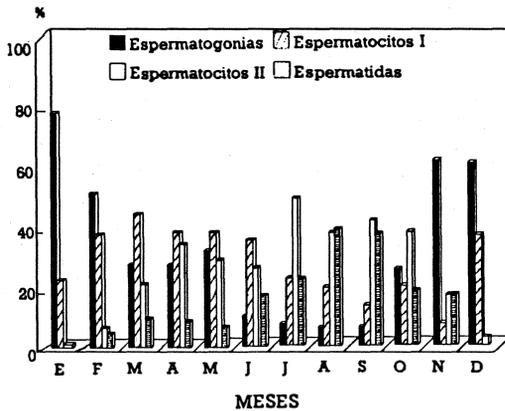


Fig. 2. Variación del porcentaje celular del ciclo espermatogénico durante el año en *S. mucronatus*.

erosión gradual y subsecuente reducción del epitelio germinal y del peso testicular (Figs. 2 y 3). El desgaste del epitelio germinal marca la terminación de la espermiogénesis e inicio de la regresión (estadio 5). Los túbulos seminíferos están delineados por espermatogonias entremezcladas con células de Sertoli, pequeños grupos de espermatoцитos primarios, secundarios y de espermátidas en citomorfosis están esparcidos por todo el tubo (Fig. 4A). En estos meses también son evidentes una gran cantidad de espermatozoides en epidídimo.

Regresión tardía: En noviembre el epitelio germinal ha disminuido aún más (estadio 6), las espermatogonias y las células de Sertoli delimitan la pared del tubo seminífero, y son evidentes los espermatoцитos y las espermátidas en degeneración, así como algunos espermatozoides en la reducida luz de los túbulos (Fig. 4B); durante este tiempo aún persisten los espermatozoides en epidídimo.

Quiescencia: En diciembre los testículos entran a la etapa de quiescencia (estadio 7), y el peso testicular alcanza sus valores mínimos (Fig. 3). En este mes el epitelio germinal consta de espermatogonias y células de Sertoli entremezcladas; estos tipos celulares descansan sobre la base de los túbulos seminíferos. El citoplasma hipertrofiado de la célula de Sertoli se extiende desde la base del tubo seminífero y llena totalmente la luz; algunos túbulos presentan restos celulares y espermatozoides en

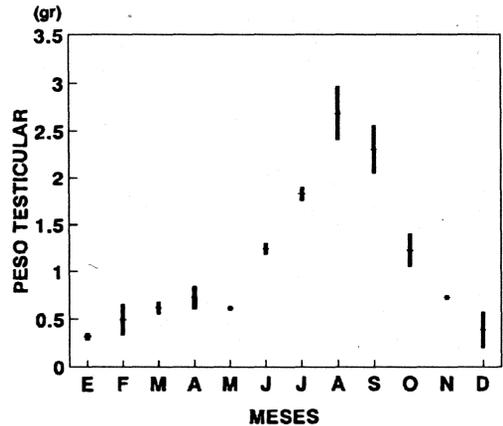


Fig. 3. Variación del peso testicular durante el año en el lacertilio *S. mucronatus*.

degeneración (Fig. 4C). El epidídimo está vacío, excepto por algunos túbulos que presentan restos celulares.

DISCUSION

Los datos derivados del estudio histológico y cuantitativo del testículo de *S. mucronatus* de la población de Acomulco, Hidalgo, México, indican que este lacertilio presenta un ciclo reproductor estacional, en donde la máxima actividad reproductora ocurre durante el otoño. El ciclo espermatogénico presenta las fases típicas de todo ciclo, (*i.e.*, recrudescencia, máxima actividad testicular, regresión y quiescencia), pero de acuerdo a sus características histológicas fue dividido en siete estadios a lo largo del año.

Después de un breve lapso de quiescencia invernal en diciembre, se inicia la recrudescencia en enero, en donde las espermatogonias alcanzan un mayor porcentaje, este estadio posiblemente es influenciado por las temperaturas ambientales bajas como ocurre en la otra población de *S. mucronatus* (Estrada *et al.* 1990). La máxima proliferación de espermatoцитos primarios y secundarios ocurre durante los meses de primavera y verano respectivamente, seguramente como un reflejo de la influencia en el incremento de la temperatura ambiental, ya que ésta es de importancia en la inducción de la recrudescencia gonadal (Whittier y Crews 1987, Méndez *et al.* 1988). Además, se ha observado que en regiones templadas frías o calientes la

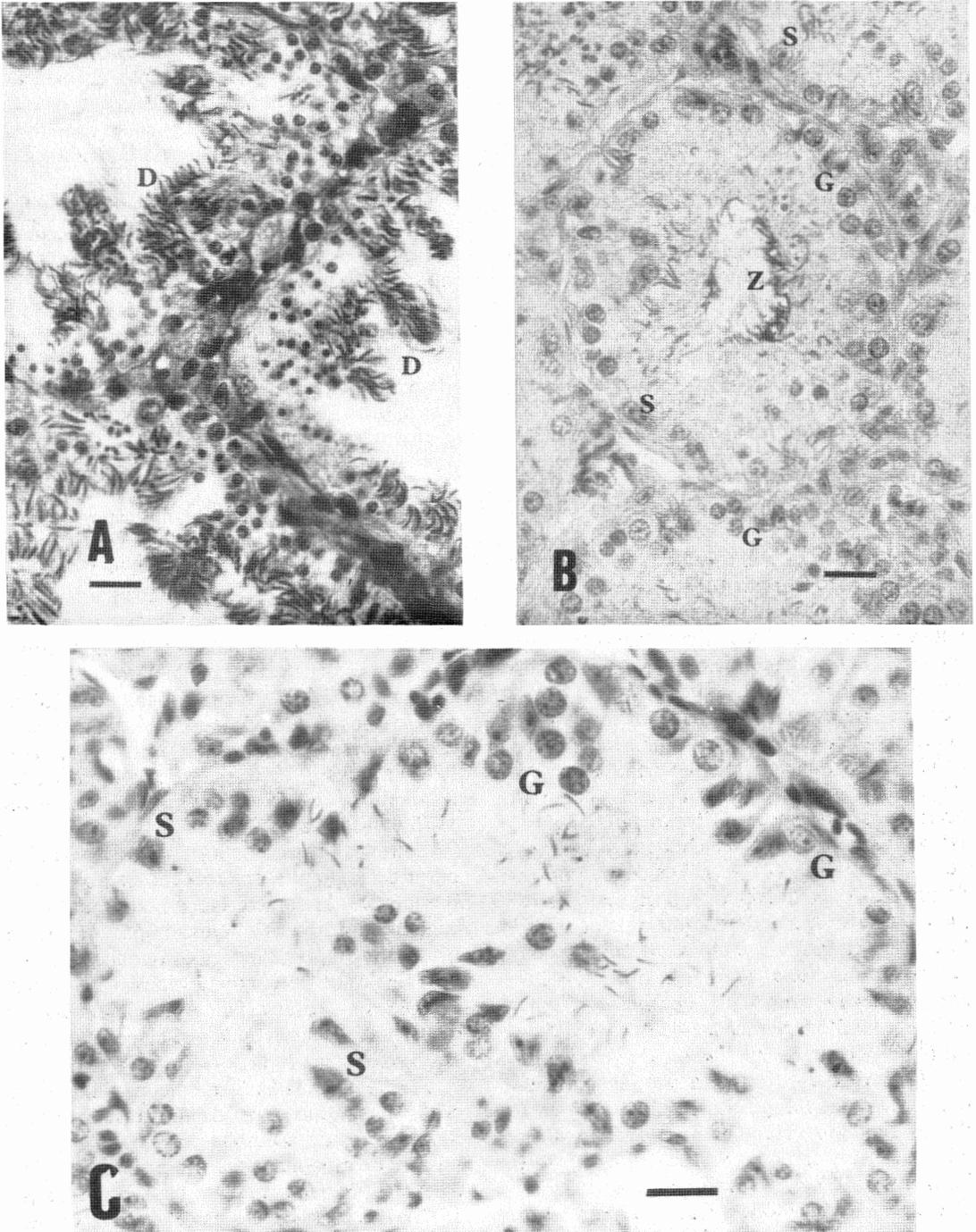


Fig. 4. Túbulos seminíferos de *S. mucronatus* en varios estadios del ciclo espermatogénico. A) Regresión Temprana, note la reducción del epitelio germinal y las últimas espermátidas (D) en citomorfosis. B) Regresión Tardía, son evidentes células de Sertoli (S) y espermatogonias (G) en la base tubular, así como espermatozoides (Z) en su reducida luz. C) Quiescencia, note la desaparición de la luz tubular y la presencia de restos celulares, sólo espermatogonias (G) y células de Sertoli (S) delimitan el túbulo. Escala = 15 μ .

espermatogénesis ocurre parcial o totalmente durante la estación cálida (Saint-Girons 1985) y no ocurre a temperaturas corporales por debajo de los 20°C (Weil y Aldridge 1981).

La población de *S. mucronatus* de Acocomulco, Hgo. México, presenta un ciclo espermatogénico muy peculiar, ya que es evidente una etapa de recrudescencia prolongada, que se va dando gradualmente, esto es, que la sucesión celular del ciclo espermatogénico es lenta; aunque el proceso espermatogénico en especies estacionales monoéstricas generalmente se extiende durante tres o cuatro meses (Saint-Girons 1985), en *S. mucronatus* se ha prolongado a seis y medio meses, con tres de máxima actividad. La máxima actividad testicular (*i.e.*, máximo tamaño testicular y espermiogénesis) ocurre a fines del verano y principios del otoño, un patrón similar al de *Sceloporus cyanogenys*, *S. jarrovi* y *S. poinsetti* (ver Guillette y Méndez-de la Cruz 1993).

Es evidente que los factores ambientales ejercen efectos en la fisiología reproductiva de los organismos, marcando una estacionalidad. Esta va acompañada de notables cambios histológicos en el testículo, determinados por el ciclo espermatogénico. Estudios recientes muestran que hay especies de lacertilios machos de: (1) áreas templadas con influencia tropical en donde la máxima actividad gonadal ocurre durante el período de primavera-verano como en *Sceloporus grammicus*, *S. bicanthalis*, *S. formosus*, *S. mucronatus* (ver Guillette y Méndez-de la Cruz 1993) y (2) lacertilios del altiplano o de desierto, cuya distribución llega hasta las regiones neárticas. En ellas la máxima actividad testicular ocurre durante el verano-otoño, como en *Sceloporus cyanogenys*, *S. jarrovi*, *S. poinsetti*, *S. megalepidurus* y *S. grammicus disparilis* (ver Guillette y Méndez-de la Cruz 1993). La población de *S. mucronatus* de Acocomulco, Hgo., México pertenece a este segundo grupo, y apoya las diferencias en el patrón reproductor cuando se comparan poblaciones de la misma especie como en *S. undulatus* (Tinkle y Ballinger 1972), *S. virgatus* (Vinegar 1975), y *S. grammicus* (Guillette y Casas-Andreu 1980, Ortega y Barbault 1984, Guillette y Bearce 1986). Estas diferencias se han atribuido a la distribución latitudinal o altitudinal de las poblaciones (Saint-Girons 1984).

El control de los ciclos testiculares ha sido estudiado previamente (Fitch 1970, Lance

1984) pero la interacción fisiológica y ambiental que influye en el momento reproductivo de los machos en el otoño no es claro. Es evidente que el ciclo espermatogénico depende de condiciones óptimas, tanto físicas como endócrinas (estrechamente ligadas) de cada individuo y en general de la población.

Se ha sugerido la hipótesis de que el inicio de la espermatogénesis en reptiles de crianza estacional es comparable con el inicio de la pubertad en mamíferos (Lance 1984). En estos últimos se ha propuesto que la iniciación de la meiosis es dependiente de la hormona folículo estimulante (FSH) y no requiere de altos niveles de andrógenos (Lance 1984). Un considerable número de estudios en vivo y en vitro sugieren que la proliferación de espermatogonias tipo A, su transformación a tipo B, la formación de espermatocitos I y la alargada profase meiótica hasta la diacinesis del espermatocito en paquíteno es hormonalmente independiente, cuando menos de manera cualitativa (Steinberger 1974, Lostroh 1976); sin embargo, la terminación de la división meiótica, esto es, la maduración de los espermatocitos hasta espermatozoides, es dependiente de la hormona folículo estimulante (FSH). Además, tiene un absoluto requerimiento de andrógenos (testosterona) y éstos provienen de las células intersticiales (células de Leydig) en respuesta a la hormona luteinizante (LH) (Steinberger 1974, Lostroh 1976, Lance 1984).

Entre los órdenes de los reptiles vivientes, a pesar de la amplia divergencia morfológica y bioquímica, la característica común del ciclo espermatogénico es la elevada producción de testosterona por los testículos durante los estadios finales de la espermatogénesis (*i.e.*, espermiogénesis), característica probablemente de ocurrencia universal en la gametogénesis de los amniotas (Lance 1984).

Seguramente la lentitud en la recrudescencia en *S. mucronatus* se va dando sin requerimientos estrictos de hormonas, además de que el proceso de espermatogénesis en sí tiene un costo energético relativamente bajo (Saint-Girons 1985). Los estadios finales del proceso ocurren solamente cuando los organismos están en condiciones óptimas, ya que la espermiogénesis parece ser andrógeno-dependiente, como en todos los vertebrados. Sin embargo, la naturaleza del control por la hipófisis sobre la secreción de esteroides y espermatogénesis aún es

poco clara. Es posible que en lacertilios y serpientes todo el proceso sea regulado por una sola gonadotropina como lo ha sugerido Licht (1977).

Por lo anterior se considera que *S. mucronatus* puede ser un buen modelo para entender el mecanismo que controla la reproducción otoñal, por presentar las dos estrategias reproductivas (primavera-verano y verano-otoño) y encontrarse dentro del límite de distribución de las dos regiones (áreas templadas con influencia tropical y con influencia neártica).

Las interacciones fisiológicas y ambientales que controlan la recrudescencia prolongada, originando un ciclo reproductor otoñal aún no ha sido estudiado, no obstante, de acuerdo con Guillette y Bearce (1986), estos datos sugieren que la reproducción otoñal es adaptativa al ambiente específico, más que a las elevaciones altas.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Alejandro Martínez M. y a Ana Isabel Bieler A., del Laboratorio de Microcine de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. por su valiosa ayuda en el trabajo fotográfico.

RESUMEN

El ciclo espermatogénico anual del lacertilio *Sceloporus mucronatus* de la localidad de Acomulco, Hidalgo, México, fue clasificado en siete estadios. Tiene una larga recrudescencia (6.5 meses), iniciándose en el invierno con proliferación de espermatogonias; el máximo número de espermatoцитos primarios y secundarios se observa en la primavera y verano respectivamente; la espermiogénesis ocurre a fines del verano y es completada durante los meses otoñales, denotando con esto un ciclo reproductor estacional otoñal; en donde seguramente esta lenta recrudescencia obedece a adaptaciones al ambiente controladas por el sistema neuroendócrino. *S. mucronatus* puede dar la pauta para entender el mecanismo que controla la reproducción otoñal, presente en especies de áreas templadas con influencia tropical, ya que diferentes poblaciones de esta especie pueden reproducirse durante la temporada primavera-verano o verano-otoño.

REFERENCIAS

- Estrada, F.E., M. Villagrán-Santa Cruz, F.R. Méndez-de la Cruz & G. Casas-Andreu. 1990. Gonadal changes throughout the reproductive cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus* (Sauria: Iguanidae). *Herpetologica* 46: 43-50.
- Fitch, H.S. 1970. Reproductive cycles of lizards and snakes. *Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 52: 1-247.
- Guillette, L.J. Jr. & G. Casas-Andreu. 1980. Fall reproductive activity in the high altitude Mexican lizard *Sceloporus grammicus microlepidotus*. *J. Herpetol.* 14: 143-147.
- Guillette, L.J. Jr. & D.A. Bearce. 1986. Reproductive and fat body cycles of the lizard *Sceloporus grammicus disparilis*. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 89: 31-39.
- Guillette, L.J. Jr. & F.R. Méndez-de la Cruz. 1993. The reproductive cycle of the viviparous Mexican lizard *Sceloporus torquatus*. *J. Herpetol.* 27: 168-174.
- Humason, G.L. 1979. *Animal Tissue Techniques*. 4th. ed. W. H. Freeman, San Francisco, California.
- Lance, V. 1984. Endocrinology of Reproduction in Male Reptiles. *Symp. zool. Soc. Lond.* 52: 357-383.
- Licht, P. 1977. Evolution in the roles of gonadotropins in the regulation of the tetrapod testis, p. 101-110. *In* Calabay, J. H. & C.M. Tyndale Biscoe. (eds.) *Reproduction and Evolution*. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Licht, P. & A.K. Pearson. 1969. Effects on mammalian gonadotropins (FSH and LH) on the testes of the lizard *Anolis carolinensis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 13: 367-381.
- Loströh, A.J. 1976. Hormonal control of spermatogenesis, p. 13-23. *In* C. H. Spilman (ed.) *Regulatory mechanisms of male reproductive physiology*. Excerpta Medica, Amsterdam, Netherlands.
- Mayhew, W.W. & S.J. Wright. 1970. Seasonal changes in testicular histology of three species of the lizard Genus *Uma*. *J. Morph.* 130: 163-186.
- Méndez de la Cruz, F.R., L.J. Guillette, Jr., M. Villagrán-Santa Cruz & G. Casas-Andreu. 1988. Reproductive and fat body cycle of the viviparous lizard *Sceloporus mucronatus*. *J. Herpetol.* 22: 1-12.
- Saint Girons, H. 1984. Les cycles sexuels des lézards mâles et leurs rapports avec le climat et les cycles reproducteurs des femelles. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris*, 13 Ser. (6): 221-243.
- Saint-Girons, H. 1985. Comparative data on lepidosaurian reproduction and some time tables. *In* C. Gans (ed.) *Biology of the Reptilia*. Vol 15. Academic, Nueva York.

- Steinberger, E. 1974. Maturation of male germinal epithelium. p. 386-397. *In* M. M. Grumbach, G. D. Grave, & F. E. Mayer (eds.). Control onset of Puberty. Dover, Nueva York.
- Tinkle, D.W. & R.E. Ballinger. 1972. *Sceloporus undulatus*: A study of the intraespecific comparative demography of a lizard. *Ecology* 53: 570-584.
- van Tienhoven, A. 1983. Reproductive Physiology of Vertebrates, 2nd ed. Cornell University, Ithaca: Nueva York.
- Vinegar, M.B. 1975. Demography of the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 56: 172-182.
- Weil, M.R. & R.D. Aldridge. 1981. Seasonal androgenesis in the male water snake, *Nerodia sipedon*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 44: 44-53.
- Whittier, J.M. & D. Crews. 1987. Seasonal reproduction; patterns and control, p. 385-409. *In* D. O. Norris & R. E. Jones (eds.). Hormones and reproduction in fishes, amphibians, and reptiles. Plenum, Nueva York.