

**COMPORTAMIENTO, GLANDULAS ACCESORIAS
Y CENTROS NEUROENDOCRINOS EN MACHOS
DE DOS ESPECIES DE *Canthon*
(Coleoptera: Scarabaeinae)**

Imelda Martínez M.
Magdalena Cruz R.

Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN
Departamento de Morfología
Apartado Postal 42-186
11340 México, D.F.
e
Instituto de Ecología
Apartado Postal 18-845
11800 México, D. F.

RESUMEN

Se estudiaron morfológicamente los testículos, las glándulas accesorias y su reservorio, los *corpora allata* y la *pars intercerebralis* en los períodos de emergencia, alimentación, nidificación, cuidado del nido y final de la reproducción en dos especies de *Canthon* que presentan diferente comportamiento de nidificación. A cada período corresponde un comportamiento específico y un estado fisiológico en los órganos estudiados. Los resultados sugieren que la actividad de las glándulas accesorias está controlada por los *corpora allata* y estos a su vez por la *pars intercerebralis*.

Las modificaciones observadas en los testículos no se pueden relacionar con las de los *corpora allata*, ni con las de la *pars intercerebralis*.

PALABRAS CLAVE: Coleoptera. Scarabaeinae. *Canthon*. *Pars intercerebralis*. *Corpora allata*. Glándulas accesorias. Comportamiento.

ABSTRACT

A morphological study on two species of *Canthon* which show different nesting behaviour was carried out. The study was done on testis, accessory glands and its reservoir, *corpora allata* and *pars intercerebralis* during hatching, feeding, nest-building, nest-care and the final stage of reproduction. To each one of the different periods corresponded a physiological condition of the organs studied as well as a particular behaviour. These results suggest that the glandular activity is under control of the *corpora allata* which is itself regulated by the *pars intercerebralis*.

Modifications observed on the testis cannot be related to changes in *corpora allata* nor changes in *pars intercerebralis*.

KEY WORDS: Coleoptera. Scarabaeinae. *Canthon*. *Pars intercerebralis*. *Corpora allata*. Accessory glands. Behaviour.

ANTECEDENTES

El complejo e interesante comportamiento de los Scarabaeidae ha sido estudiado en numerosas especies. Uno de los comportamientos que más llama la atención es la cooperación entre los sexos durante la nidificación, cooperación que se presenta en mayor o menor grado dependiendo de la especie de que se trate. Dicha cooperación puede llegar hasta el cuidado del nido por hembra y macho, cooperación que se prolonga hasta que emerge la progenie (Halffter y Matthews 1966).

En Scarabaeinae se han estudiado sobre todo las hembras relacionando el comportamiento con el estado del ovario. Estos estudios se han hecho en varias especies del grupo (Halffter y Edmonds 1982, Halffter *et al.* 1983, Kemplerer 1986). En *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte y *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, se ha observado que a cada comportamiento corresponde un estado fisiológico determinado a nivel de *pars inter cerebralis*, *corpora allata* y ovario (Martínez y Montes de Oca 1988).

En los machos de Scarabaeinae se ha demostrado la presencia de feromonas o sustancias químicas que están relacionadas con el comportamiento reproductor (Tribe 1975, Bellés y Favila 1983, Favila 1988) y se han descrito glándulas tegumentarias que posiblemente secretan feromonas durante la nidificación (Pluot-Sigwalt 1983 y 1988, Houston 1986).

El aparato reproductor masculino ha sido poco estudiado en este grupo. En *Onthophagus gazella* y *C. cyanellus cyanellus* se conocen las modificaciones que ocurren en el testículo, y en la *pars intercerebralis* durante las principales fases comportamentales (Benítez y Martínez 1982, 1985) y se ha analizado la degeneración testicular en *C. cyanellus cyanellus* (Martínez y Benítez 1988).

En ninguna especie de Scarabaeinae se han estudiado las glándulas accesorias del aparato reproductor y menos en relación con los centros neuroendócrinos y el comportamiento.

El objetivo de este trabajo fue obtener los resultados preliminares en los que se refiere a la determinación de las modificaciones estructurales que sufren las glándulas accesorias y su reservorio, los *corpora allata* y la *pars intercerebralis* para relacionarlas con el comportamiento desplegado en cada uno de los principales períodos: a la emergencia, durante la nidificación (incluyendo el cuidado del nido) y al final de la reproducción.

El estudio se hizo en dos especies de *Canthon* que presentan diferente comportamiento de nidificación. *C. indigaceus chevrolati* Harold no cuida el nido, *C. cyanellus cyanellus* LeConte presenta un comportamiento de cuidado del nido por la hembra y el macho hasta que la progenie emerge (Halffter y Matthews 1966, Halffter *et al.* 1983).

MATERIAL Y METODOS

MATERIAL

C. indigaceus chevrolati y *C. cyanellus cyaneillus* pertenecen al grupo de los Scarabaeinae rodadores (Halffter y Martínez, 1977). Ambas especies son neotropicales y habitan en el mismo lugar. La primera especie es coprófaga, la segunda necrófaga, y emergen en el campo durante la temporada de lluvias (mayo a septiembre de cada año).

Las dos especies fueron colectadas en el Rancho San Angel, situado en la región de Palma Sola, Veracruz (México) durante los meses de junio, julio y agosto de 1985 y 1986 y fueron mantenidos en la ciudad de México en condiciones controladas.

De cada especie se estudiaron aproximadamente 150 ejemplares de edad conocida.

CONDICIONES DE CRIA Y OBTENCION DE EJEMPLARES DE EDAD CONOCIDA

La metodología seguida fue la misma empleada para el estudio de las hembras (Martínez y Montes de Oca 1988).

TECNICAS HISTOLOGICAS

Se obtuvieron los cerebros, complejos retrocerebrales, testículos y glándulas accesorias con su reservorio de los machos que habían estado en pareja, de edad y comportamientos conocidos, y que se encontraban en los períodos de emergencia, alimentación, nidificación, cuidado del nido y al final de la reproducción. Los órganos obtenidos en Ringer, se dibujaron en fresco a escala, con ayuda de la cámara clara.

Los testículos y glándulas accesorias con su reservorio fueron fijados en Carnoy o en AFATD (alcohol de 96° formol-ácido acético-dimetil sulfóxido) y teñidos *in toto* con Feulgen-Verde luz. Algunos testículos y glándulas accesorias con sus reservorios, se incluyeron en parafina-celoidina, se hicieron cortes seriados de 6 μm y se tiñeron con la técnica de PAS-Hematoxilina, Feulgen-Picro Indigo Carmín o Tricrómica de Gabe y Martoja (Gabe 1968).

Los cerebros y complejos retrocerebrales se fijaron en formol salino y les fue aplicada la técnica de Fuchsina Paraldehído *in toto* (Caussanel 1975).

OBTENCION DE DATOS

Los valores promedio del volumen del reservorio glandular se obtuvieron con la fórmula $V = 4/3\pi ab^2$ para esferoides alargados. Y se tomaron en consideración la imagen histológica del epitelio de la glándula accesoria y la cantidad de secreción observados en el lumen de la glándula y su reservorio.

Los volúmenes promedio de los *corpora allata* y la cantidad de gránulos de neurosecreción de las células A de la *pars intercerebralis* se obtuvieron siguiendo la misma técnica empleada por Martínez y Montes de Oca (1988).

RESULTADOS

CEREBRO, COMPLEJO RETROCEREBRAL Y APARATO REPRODUCTOR

La localización y la anatomía del cerebro, *pars intercerebralis*, *corpora allata* y de los *corpora cardiaca* en los machos de *C. indigaceus chevrolati* y *C. cyanellus cyanellus* son semejantes a los descritos para las hembras de *C. cyanellus cyanellus* (Martínez y Causanel 1984) (Fig. 1 A, B).

El aparato reproductor masculino de las dos especies está formado por dos testículos con sus conductos deferentes, dos glándulas accesorias con su respectivo reservorio y dos conductos glandulares, un eyaculatorio y un órgano copulador. Cada testículo está formado por seis folículos testiculares casi esféricos. De cada uno de ellos emerge un pequeño conducto eferente que al unirse forman el conducto deferente que desemboca en el eyaculatorio. Poseen un par de glándulas accesorias tubulares, cada una de las cuales desemboca en su reservorio que se continúa con un conducto glandular para desembocar ambos, en el eyaculatorio (Fig. 1.C).

Las glándulas accesorias poseen un epitelio secretor cúbico o cilíndrico simple sostenido por una membrana basal que se continúa con una fina capa de fibras musculares estriadas. El reservorio glandular está cubierto internamente por un epitelio cúbico sostenido por una membrana basal y una delgada capa muscular (Fig. 3).

COMPORTAMIENTO, GLANDULA ACCESORIA, *CORPORA ALLATA* Y *PARS INTERCEREBRALIS*

Cada uno de los períodos establecidos: la emergencia, la alimentación, la nidificación, el cuidado del nido y el final de la reproducción, fue relacionado con el comportamiento correspondiente, el volumen del reservorio glandular (RG), la imagen histológica de las glándulas accesorias (GA), el volumen de *corpora allata* (CA) y la cantidad de gránulos fuschinófilos contenidos en las células A de la *pars intercerebralis* (PI).

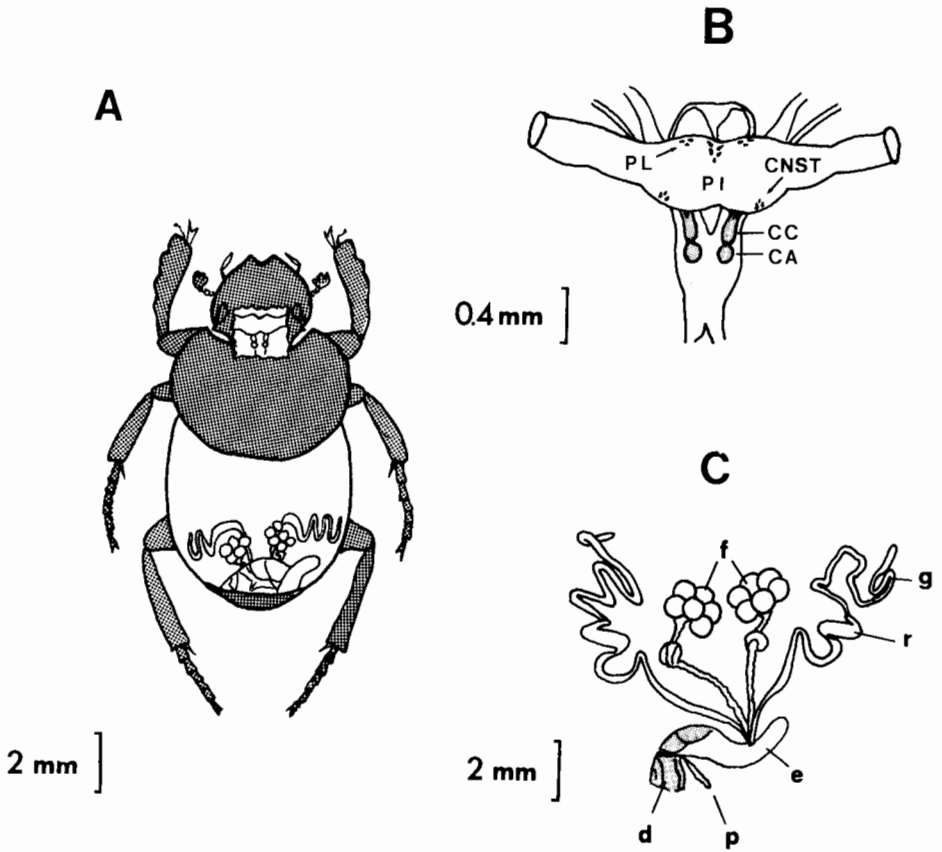


Figura 1

Canthon indigaceus chevrolati. A. Ubicación del cerebro, complejo retrocerebral y el aparato reproductor masculino en el individuo. B. Cerebro y complejo retrocerebral. PI: *pars intercerebralis*, PL: *pars lateralis*, CNST: células neurosecretoras tritocerebrales, CC: *corpora cardiaca*, CA: *corpora allata*. C. Aparato reproductor. f: testículos, g: glándulas accesorias, r: reservorio glandular, e: eyaculador, d: edeago, p: glándula prepucial.

Emergencia.

En las dos especies estudiadas los individuos inmaduros, de 1 a 4 días de emergidos, comen en la fuente de alimentación sin formar bolas de alimento. El volumen del RG y de los CA fue el mínimo observado. En las células A de la PI se observó la cantidad máxima de gránulos de neurosecreción (cuadro 1, Fig. 2a).

En ambas especies las células epiteliales de la GA son pequeñas, no contienen granulaciones y no fue observada ninguna secreción en el lumen glandular ni el reservorio, no hay muestras de actividad (Fig. 3.A).

Alimentación.

Este período corresponde a un período de maduración y dura aproximadamente 30 a 35 días en las dos especies. Los individuos van madurando el aparato reproductor, comen y forman bolas de alimentación que son rodadas a cierta distancia de la fuente de alimento. En ambas especies el RG y los CA van aumentando considerablemente su volumen y los gránulos de neurosecreción en las células A de la PI disminuyen en cantidad (cuadro 1. Fig. 2b).

Las células del epitelio de la GA, en ambas especies, aumentan de tamaño, altura y contienen granulaciones basófilas en su citoplasma. Las mismas granulaciones se observan en el lumen glandular y en el reservorio. Se inicia la actividad glandular.

Nidificación.

Al terminar el período de alimentación-maduración los individuos maduros forman bolas de nidificación, se establece la pareja y comienzan a formar el nido.

En ambas especies, el RG adquiere el máximo volumen observado. El volumen de los CA aumenta aún más, siendo para *C. indigaceus chevrolati* el valor máximo encontrado. En las células A de la PI la cantidad de gránulos de neurosecreción fue la mínima encontrada (cuadro 1. Fig. 2c).

La GA presenta una imagen de máxima actividad, las células alcanzan la máxima talla y altura. En el lumen glandular y el reservorio se observaron grandes cantidades de secreción (Fig. 3B).

Cuadro 1

PERIODOS		<i>pars intercerebralis</i> cantidad (neurosecreción)	<i>corpora allata</i> volumen ($\times 10^3 \mu\text{m}^3$)	Reservorio glandular. volumen ($\times 10^5 \mu\text{m}^3$)			
EMERGENCIA	Ccc	+	+	+	+	68	5
	Cich	+	+	+	+	125	6
ALIMENTACION	Ccc	+	+	83	206		
	Cich	+	+	224	149		
NIDIFICACION	Ccc	+	122	319			
	Cich	+	237	383			
CUIDADO DEL NIDO	Ccc	+	+	148	278		
FINAL DE REPRODUCCION	Ccc	+	+	+	51	120	
	Cich	+	+	+	88	105	

Principales periodos estudiados en *C. cyanellus cyanellus* (Ccc) y *C. indigaceus chevrolati* (Cich) y modificaciones que se presentan en la cantidad de neurosecreción en las células A de la *pars intercerebralis*, el volumen de *corpora allata* y el volumen del reservorio glandular.

C. cyanellus cyanellus presenta un comportamiento de *cuidado del nido* entre la formación de un nido y otro. Durante este período hembra y macho protegen el nido por un tiempo de aproximadamente 25-27 días, hasta que emerge la progenie. (Para detalles del comportamiento ver Halffter y col. 1983).

En los machos el RG reduce su volumen, y los CA lo aumentan ligeramente. Las células A de la PI muestran un ligero aumento en la cantidad de neurosecreción (cuadro 1. Fig. 2d).

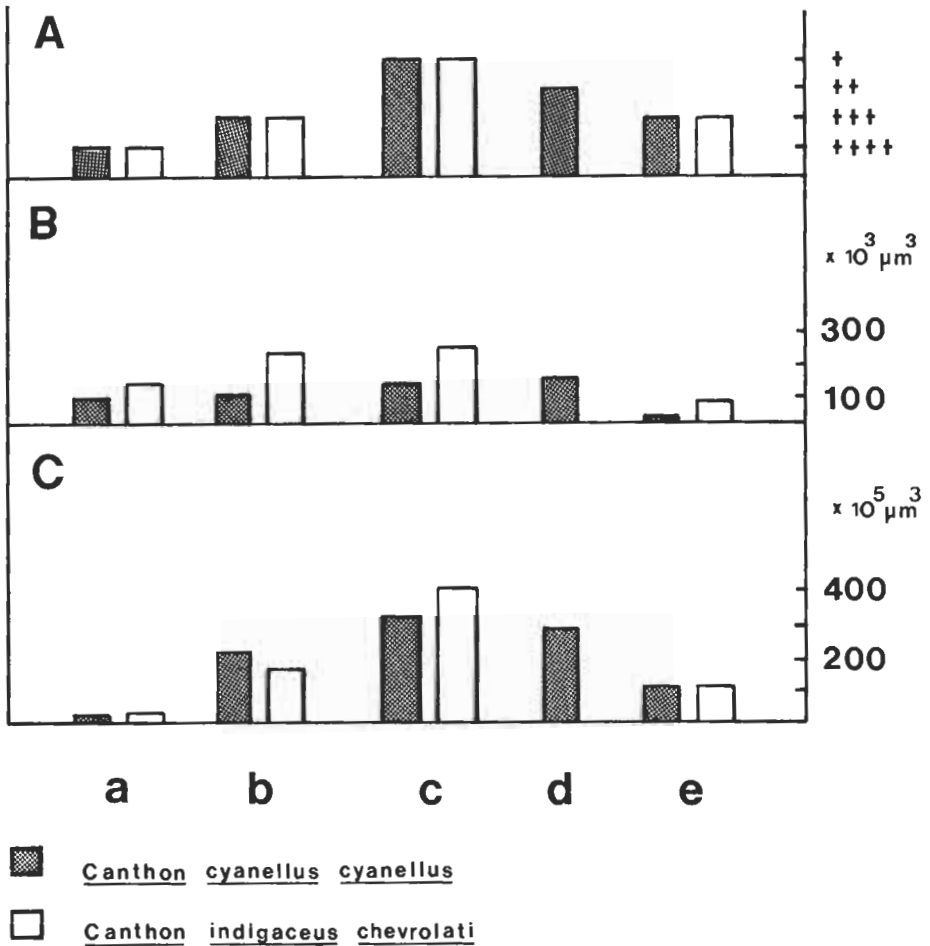


Figura 2

Modificaciones encontradas en *C. cyanellus cyanellus* y *C. indigaceus chevrolati* en A. Cantidad de neurosecreción en las células A de la *pars intercerebralis* (+ mínima cantidad de neurosecreción que indica la máxima actividad de liberación de neurosecreciones; + + + + = máxima cantidad de neurosecreciones que equivale a la mínima actividad de liberación). B. Volumen de *corpora allata*. C. Volumen de reservorio glandular. En individuos: a) recién emergidos, b) en alimentación, c) nidificando, d) en cuidado de nido, e) al final del proceso reproductor.

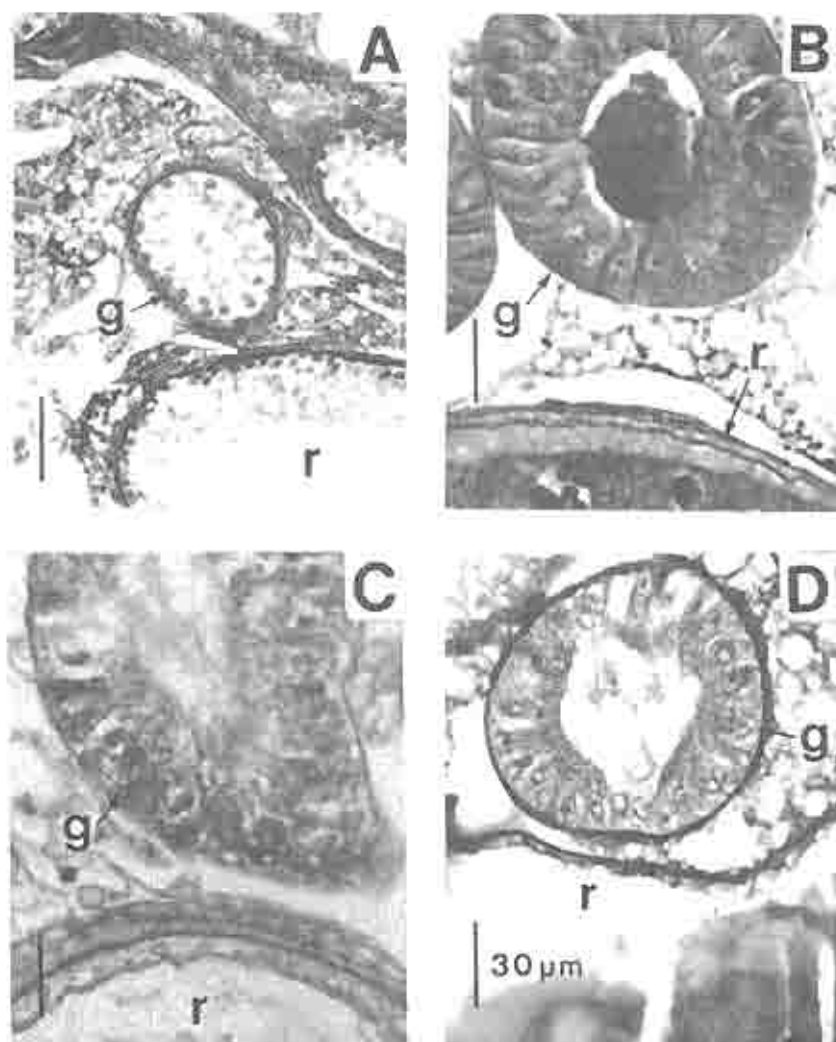


Figura 3

Microfotografías de cortes histológicos de la glándula accesoria (g) y su reservorio (r) de *C. cyanellus cyanellus*. Individuos: (A) recién emergidos, (B) nidificando, (C) cuidando el nido y (D) al final de la reproducción. Las imágenes de A, B y D son semejantes en *C. indigaceus chevrolati*.

La GA disminuye también su actividad, sus células epiteliales disminuyen en talla y en cantidad de granulaciones. En el lumen glandular y en el reservorio se observó disminuida la cantidad de secreción (Fig. 3C).

Final de la reproducción.

Los individuos viejos que han terminado su actividad reproductora, se alimentan poco y dejan de formar y rodar bolas de alimento o de nidificación. En ambas especies, el RG y los CA reducen su volumen y las células A de la PI aumentan en cantidad (cuadro 1. Fig. 2e).

La actividad de la GA se reduce notablemente, el tamaño de las células del epitelio glandular disminuye al mínimo. En el lumen glandular y en el reservorio las secreciones son muy escasas (Fig. 3D).

Testículos.

En los machos *recién emergidos* de las dos especies, los folículos testiculares en fresco, se observaron pequeños, blanquecinos casi transparentes. Ya teñidos *in toto* pudimos observar cistos jóvenes pero no paquetes de espermatozoides (Fig. 4A).

Durante el período de *alimentación-maduración* los folículos testiculares van aumentando de tamaño y van tomando una coloración amarillenta. Se observó un incremento en el número de cistos y gran cantidad de células en su interior (Fig. 4B).

En el período de *nidificación* los folículos testiculares alcanzan su mayor tamaño y una coloración naranja intensa en *C. indigaceus chevrolati*, amarillenta clara en *C. cyanellus cyanellus*. Los folículos contienen cistos y muchos paquetes de espermatozoides, que también fueron observados en los conductos deferentes (Fig. 4C).

En los machos de *C. cyanellus cyanellus* que se encuentran en *cuidado del nido*, los folículos testiculares no cambian mucho de tamaño y coloración, pero en los cistos las células estaban dispersas y no se observaron muchos paquetes de espermatozoides, imagen que es característica de un estado de degeneración (Fig. 4D).

Los folículos testiculares de los machos de ambas especies al *final de la reproducción*, disminuyen su volumen y su co-

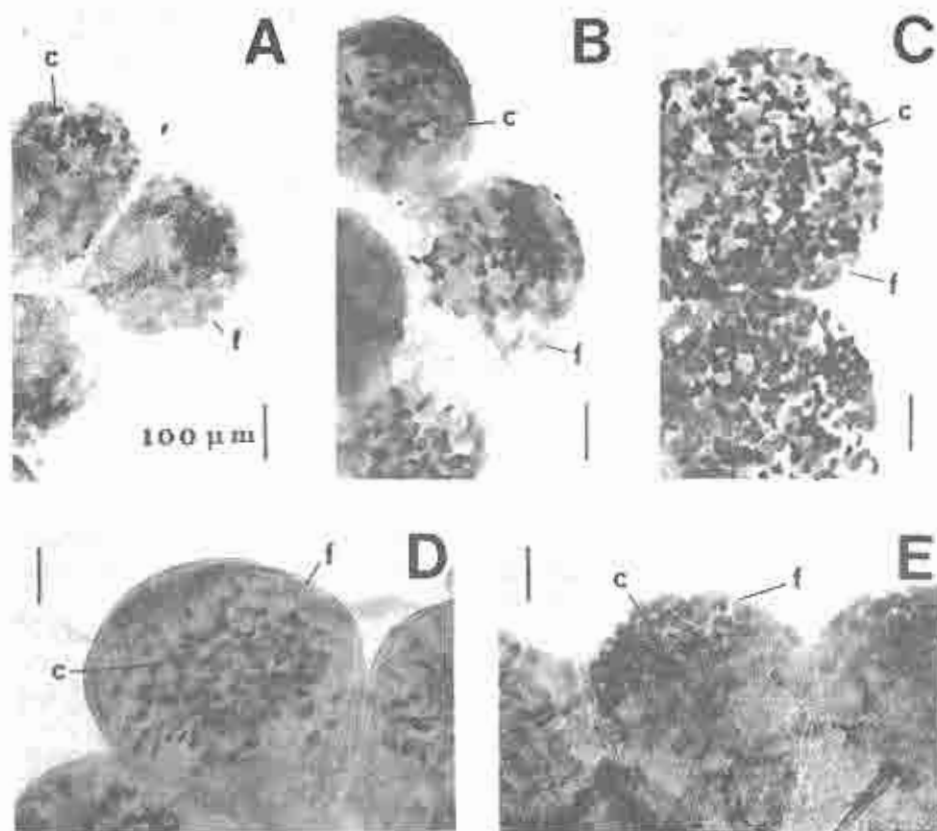


Figura 4

Microfotografías de los folículos testiculares in toto de *C. cyanellus cyanellus* durante los periodos de (A) emergencia, (B) alimentación, (C) nidificación, (D) cuidado del nido y (E) final de la reproducción: f: folículos testiculares, c: cistos maduros. Las imágenes A, B, C y E son semejantes en *C. indigaceus chevrolati*.

loración no es tan intensa como en los individuos maduros. Se observan pocos cistos con pocas células y muy pocos espermatozoides. La imagen de degeneración es más marcada que la que se presenta, sólo en *C. cyanellus cyanellus*, durante el período de cuidado del nido (Fig. 4E).

DISCUSION

GLANDULAS ACCESORIAS, *CORPORA ALLATA* Y *PARS INTERCEREBRALIS*

Nuestros resultados preliminares ponen en evidencia por primera vez en Scarabaeinae, que en los machos de *C. indigeus chevrolati* y *C. cyanellus cyanellus*, a cada período corresponde un comportamiento y un estado morfofisiológico característico a nivel de glándulas accesorias y sus reservorios, de *corpora allata* y de la *pars intercerebralis*. Entre las dos especies aparecen diferencias solamente durante el cuidado del nido, comportamiento que sólo presenta *C. cyanellus cyanellus*.

En las dos especies, a la emergencia sigue un largo período de *alimentación-maduración* durante el cual, se van madurando las GA del aparato reproductor para entrar en actividad y los CA y la PI van entrando en actividad.

Durante la *nidificación* las GA, los CA y la PI muestran una imagen de máxima actividad. Al entrar en el período de *cuidado del nido*, en los machos de *C. cyanellus cyanellus*, se disminuye la actividad en las GA y en la PI, no totalmente en los CA.

En los individuos al *final de la reproducción* en ambas especies, se inactivan tanto las GA, como las CA y la PI.

Estos resultados muestran que el estado de actividad de las GA está en relación con las variaciones que se presentan en los CA y la PI. Las modificaciones observadas en las GA y su reservorio, los CA y la PI durante los principales períodos, en las dos especies, sugieren que la actividad de síntesis de secreciones por las GA podría estar bajo el control de los CA y que estos a su vez podrían estar controlados por las neurohormonas liberadas por las células A de la PI. Lo cual deberá ser demostrado experimentalmente.

En machos de otras especies no Scarabaeinae se ha observado que los CA tienen efectos sobre su desarrollo y actividad para la formación del espermátforo (El-Ibrashy 1965, Girardie y Vogel 1966, Odhiambo 1966 a y b, Cantacuzene 1967, Guillot y Friedel 1976). Y se ha demostrado que los CA a través de la hormona juvenil ejercen una regulación de la actividad secretora de los GA y la madurez sexual (Blaine y Dixon 1973, Ferenz 1973).

En *Locusta migratoria* la destrucción de la PI retarda la actividad las GA y los machos son incapaces de copular, sin embargo, los resultados se interpretan en el sentido de que la actividad secretora glandular es regulada hormonalmente por los CA sin la intervención directa de la PI la cual actúa directamente a nivel de la conducta sexual (Girardie y Vogel 1966). Por otro lado, Loher (1974) demuestra que la actividad secretora de la glándula accesoria y la formación del espermátforo en *Teleogryllus commodus* están controladas por la PI pero no establece el papel de los CA. La relación entre la PI y los CA en los machos no está muy bien comprendida aún, los resultados varían de una especie a otra.

Durante el comportamiento de *cuidado del nido* que se manifiesta solamente en *C. cyanellus cyanellus*, la actividad de las células A de la PI se reduce, las GA disminuyen su actividad de síntesis y los CA aumentan ligeramente su actividad.

En las hembras de *C. cyanellus cyanellus* durante este período de cuidado del nido, las células A de la PI y los CA disminuyen su actividad. En el ovario se detiene la vitelogénesis y se reabsorben los ovocitos basales (Martínez y Caussanel 1984, Martínez y Montes de Oca 1988).

Podría pensarse que el ligero aumento en la actividad de los CA en los machos durante este período está dirigida hacia la síntesis de otro tipo de sustancias y no de las secreciones de la glándula accesoria para la formación del espermátforo. En los machos maduros de *C. cyanellus cyanellus* se han aislado sustancias que actúan durante la nidificación protegiendo las bolas-nido, atrayendo y reteniendo a la hembra en el nido (Bellés y Favila 1983, Favila 1988). Podríamos suponer que la imagen de actividad observada en los CA en este período está en relación con la síntesis de estas sustancias, y que éstas podrían estar sintetizadas, entre otras, en las glándulas abdominales (Pluot-Sigwalt 1988). Hipótesis que deberá comprobarse experimentalmente.

CONTROL DE COMPORTAMIENTO.

El control del comportamiento en Scarabaeinae no ha sido estudiado, aunque puede pensarse *a priori* que son muchos y diversos los factores involucrados y que el papel de las feromonas y de los centros neuroendócrinos son de los más importantes.

En *Locusta migratoria* se ha demostrado que tanto la PI como los CA intervienen en el control del comportamiento del macho. Se ha demostrado que son las células C de la PI las que tienen un efecto primario sobre el control del comportamiento sexual y que también activan los CA quienes por su acción hacen que se modifique el color del individuo además de ejercer un efecto secundario sobre el comportamiento de apareamiento (Girardie y Vogel 1966, Pener *et al.* 1972).

Queda a futuro estudiar experimentalmente el control de los diferentes comportamientos que despliegan las dos especies de *Canthon* estudiadas. Con los resultados obtenidos no podemos llegar a ninguna conclusión.

TESTICULOS.

Las modificaciones en tamaño, coloración y características de los folículos testiculares, observadas en las dos especies estudiadas reafirman los resultados obtenidos para *C. cyanellus cyanellus* y *Onthophagus gazella* (Benítez y Martínez 1985). La espermatogénesis se lleva a cabo durante el período de alimentación-maduración, durante la nidificación los testículos maduros se encuentran en plena actividad y al final de la época reproductora entran en degeneración.

Durante el cuidado del nido, en *C. cyanellus cyanellus*, los folículos testiculares presentan también una imagen de degeneración testicular (Martínez y Benítez 1988). No estamos en condiciones de precisar nada acerca de este proceso de degeneración testicular que se puede presentar en diferentes condiciones y no sabemos qué significado pueda tener.

Tampoco podemos establecer ninguna correlación entre los testículos, los CA y la PI. Es bien sabido que los CA no son necesarios para que se lleve a cabo la espermatogénesis, su acción es directa sobre la elaboración del espermátforo por las glándulas accesorias (Wigglesworth 1936, Raabe 1986) y además aparentemente la PI no

interviene tampoco (Girardie y Vogel 1966). La espermatogénesis está controlada por ecdisona liberada muy probablemente por el mismo testículo y aparentemente ciertas neurohormonas podrían estar involucradas en su producción. (Dumser 1980, Raabe 1986).

La madurez testicular y su posible control neurohormonal es otro estudio que quedaría pendiente en las dos especies de *Canthon*.

CONCLUSIONES

En las dos especies estudiadas existen modificaciones evidentes en las glándulas accesorias y su reservorio, en los *corpora allata* y en la *pars intercerebralis*. A cada período estudiado corresponde un comportamiento y un estado fisiológico de los órganos mencionados. Los resultados sugieren que las células A de la *pars intercerebralis* podrían ejercer un control sobre la actividad de los *corpora allata* quienes a su vez inducen la actividad secretora de las glándulas accesorias para la formación del espermátforo.

El aumento en volumen de *corpora allata* durante el período del cuidado del nido en *C. cyanellus cyanellus* hace pensar, hipotéticamente, que la actividad de dichos órganos durante este período, está en relación con la síntesis de substancias que libera el macho para la protección de las bolas nido y la atracción y retención de la hembra en el nido.

Las modificaciones observadas en el testículo no se relacionan con la actividad ni de los *corpora allata*, ni de la *pars intercerebralis*.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gonzalo Halffter por todo el apoyo recibido para este trabajo. Al Dr. Claude Caussanel de la Universidad de París VI (Francia) y a Dominique Pluot por su valiosa colaboración y sus críticas. A Laura Valero, Enrique Montes de Oca, Jorge L. Gama y Alejandra Vázquez por la ayuda técnica prestada. A Ma. de la Luz Hernández, por haber hecho el trabajo mecanográfico.

Este trabajo fue desarrollado dentro de los Proyectos: "Interacciones entre ganado y pastizales" del INSTITUTO DE ECOLOGIA como contribución al Proyecto "Comportamiento reproductor en escarabajos del estiércol (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae): aspectos ecológicos y etológicos" de la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT-MEXICO) y el Proyecto "Aparato reproductor y centros neuroendócrinos en Scarabaeinae" de la ESCUELA NACIONAL DE CIENCIAS BIOLÓGICAS del IPN (MEXICO). En colaboración con el Laboratorio de Fisiología de Insectos de la UNIVERSIDAD DE PARIS VI, dentro de los programas de intercambio científico CONACyT (México)-CNRS (Francia). La primera autora es Becaria de la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional (COFAA-IPN).

LITERATURA CITADA

- Bellés X. y M.E. Favila.** 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. *Bull. Soc. Ent. Fr.* 88 (7-8):602-607.
- Benítez, J. e I. Martínez M.** 1982. Aparato reproductor, histología del testículo y neurosecreción en *Onthophagus gazella* y *Canthon cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Tomo 2: 1049-1060.
- Benítez, J. e I. Martínez M.** 1985. Evolución histológica testicular durante el ciclo reproductor de *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) *Folia Entomol. Mex.* 64:33-40.
- Blaine W.D. y S.E. Dixon.** 1973. The effect of juvenile hormone on the function of the accessory gland of the adult male cockroach *Periplaneta americana* (Orthoptera: Blattellidae). *Can. Ent.* 105:1275-1280.
- Cantacuzene, A.M.** 1967. Histologie des glandes annexes males de *Schistocerca gregaria* F. (Orthopteres). Effet de l'allatectomie sur leur structure et leur activité. *C.R. Acad. Sci. Paris* 264:93-96.
- Caussanel, C.** 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insect, Dermaptere) avant la ponte et pendant la période de soins aux oeufs. Tesis doctoral, Univ. Paris VI. 127 pp.

- Dumser, J.B.** 1980. The regulation of spermatogenesis in Insects. *Ann. Rev. Entomol.* 25:341-369.
- El-Ibrashy, M.T.** 1965. A comparative study of metabolic effects of the corpus allatum in two adult Coleoptera, in relation to diapause. *Meded. Landb. Hogesch. Wageningen* 65 (11):1-65.
- Favila, M.E.** 1988. Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte (Scarabaeidae). *Insectes Sociaux*. En prensa.
- Ferenz, H.J.** 1973. Juvenile hormone Initiated Sexual Maturity in Males of *Pterostichus nigrita* F. (Col. Carab.) *Experiencia* 29:3.
- Gabe, M.** 1968. *Techniques histologiques*. Masson et Cie. 1113 pp.
- Gillott, C. y T. Friedel.** 1976. Development of accessory reproductive glands and its control by the corpus allatum in adult male *Melanoplus sanguinipes*. *J. Insect Physiol.* 22:365-372.
- Girardie A. y A. Vogel.** 1966. Etude du controle neuro-hormonal de l'activité sexuelle male de *Locusta migratoria* (L) *C.R. Acad. Sci. Paris* 263:543-546.
- Halffter, G. y W.D. Edmonds.** 1982. The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Publ. Instituto de Ecología*. 10:176 pp.
- Halffter, G., V. Halffter y C. Huerta.** 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae) *Bull. Soc. Ent. Fr.* 88:585-594.
- Halffter, G. y Martínez A.** 1977. Revisión monográfica de los Canthonina americanos IV parte. Clave para géneros y subgéneros. *Folia Entomol. Mex.* 38:29-107.
- Halffter, G. y E.G. Matthews.** 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) *Folia Entomol. Mex.* 12-14:1-312.
- Houston, W.W.K.** 1986. Exocrine glands in the forelegs of dung beetles in the genus *Onitis* F. (Coleoptera, Scarabaeidae) *J. Aust. Ent. Soc.* 25:161-169.
- Kemplerer, H.G.** 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laevis* (Coleoptera, Scarabaeidae) *J. Zool.* 209 (3):319-326.
- Loher, W.** 1974. Circadian control of spermatophore formation in the cricket *Teleogryllus commodus* Walker. *J. Insect Physiol.* 20:1155-1172.

- Martínez, I.M. y J. Benítez, F.** 1988. Degeneración testicular en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae) *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, México. En prensa.
- Martínez, I. y C. Caussanel.** 1984. Modifications de la pars intercerebralis, des corpora allata, des gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae) *C.R. Acad. Sci. Paris* 299:597-602.
- Martínez, I. y E. Montes de Oca.** 1988. Comportamiento, ovario y centros neuroendócrinos en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeinae) *Folia Entomol. Mex.* En prensa.
- Odhiambo, T.R.** 1966a. Growth and the hormonal control of sexual maturation in the male desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 118 (13):393-412.
- Odhiambo, T.R.** 1966b. Morphometric changes and the hormonal activity of the corpus allatum in the adult male of the desert locust. *J. Insect Physiol.* 12:655-664.
- Pener, M.P., A. Girardie y P. Joly.** 1972. Neurosecretory and Corpus allatum controlled effects on mating behaviour and color change in adult *Locusta migratoria migratorioides* Males. *Gen. Comp. Endocr.* 19:494-508.
- Pluot-Sigwalt, D.** 1983. Les glandes tegumentaires des coleópteres Scarabaeidae: repartition des glandes esternales et pygidiales dans la famille. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, 88:597-603.
- Pluot-Sigwalt, D.** 1988. Le système des glandes tégumentaires des Scarabaeidae roleurs, particulièrement chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomol. Mex.* En prensa.
- Raabe, M.** 1986. Insect reproduction: Regulation of successive steps. *Adv. Insect Physiol.* 19:29-154.
- Tribe, G.D.** 1975. Pheromone release by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Afr. J. Sci.* 71:277-278.
- Wigglesworth, V.B.** 1936. The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) *Quart. J. Microsc. Sci.* 79:91-121.