



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DESCRIPCIÓN DEL DESARROLLO EMBRIONARIO
TARDÍO DEL MURCIÉLAGO *Leptonycteris*
yerbabuena MARTÍNEZ Y VILLA, 1940
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:
BIÓLOGA

P R E S E N T A:

NOEMÍ JUÁREZ SÁNCHEZ



DIRECTOR DE TESIS:
DR. CORNELIO SÁNCHEZ HERNÁNDEZ

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Juárez
Sánchez
Noemí
56 99 73 73
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
305018869

2. Datos del asesor

Dr.
Cornelio
Sánchez
Hernández

3. Datos del sinodal 1

Dra.
María de Lourdes
Romero
Almaraz

4. Datos del sinodal 2

Dra.
Sandra Milena
Guerrero
Estévez

5. Datos del sinodal 3

M. en C.
Elvia Josefina
Jiménez
Fernández

6. Datos del sinodal 4

Biól.
Martha
Martínez
Cisneros

7. Datos del trabajo escrito

Descripción del desarrollo embrionario tardío del murciélago *Leptonycteris yerbabuenae*
Martínez y Villa, 1940 (Chiroptera: Phyllostomidae)
68p.
2015.

DEDICATORIA

A mi madre, por su corazón lleno de amor y su alma bondadosa, por el apoyo, la comprensión y paciencia que siempre me ha brindado y por ser un ejemplo de superación, perseverancia y fuerza.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por ser mi segunda casa y brindarme los recursos y la oportunidad de recibir una educación de calidad; es un orgullo ser parte de la comunidad universitaria.

Al Dr. Cornelio Sánchez Hernández y a la Dra. María de Lourdes Romero Almaraz por sus enseñanzas, por el tiempo y la paciencia que me dedicaron, por su amistad y por compartirme su conocimiento sobre los murciélagos. Muchas gracias por dejarme trabajar con ustedes.

A Leobardo Sánchez Vázquez por su invaluable ayuda en el campo para la colecta de los ejemplares.

A mis compañeros del Taller “Contribución a la reproducción de murciélagos en refugios artificiales de la región de Mezcala, Guerrero” por los gratos momentos que pasamos en el aula y en el campo.

A la Southwestern Association of Naturalist (SWAN) por el premio “Bruce Stewart Travel Award” para presentar ésta investigación en la 62 Reunión Anual en San Diego, California, EUA.

A mis sinodales la Dra. Sandra Milena Guerrero Estévez, la Biól. Martha Martínez Cisneros y la M. en C. Elvia Josefina Jiménez Fernández por la revisión de este trabajo y sus valiosas observaciones.

A todos mis profesores de la Facultad de Ciencias por sus enseñanzas y a quienes debo mi formación de la licenciatura, pero en especial a la Dra. Martha Juana Martínez Gordillo y a la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi madre Elda, por tu amor incondicional, el esfuerzo y todos los sacrificios que has hecho para cuidarnos y procurarnos a mi hermano y a mí, eres una mujer admirable. Te quiero mucho mamá.

A Oscar, por darme tu corazón, por recorrer este camino conmigo y acompañarme en todo momento, gracias por tu paciencia y consejos, por la alegría que le das a mi vida y por confiar en mí. Te amo y siempre te amaré.

A mi hermano Carlos Abraham, por tus palabras de aliento, por tus pláticas y esas noches en las que me hiciste compañía mientras hacía tareas, por tus abrazos y por tu cariño. Te quiero mucho hermano.

A mi padre Carlos, por tu cariño y preocupación. Te quiero mucho papá.

A mi abuelito José Guadalupe (†), por todo el amor, los ánimos y por la confianza que siempre tuviste en mí, siempre estarás en mi corazón.

A mis amigos y colegas Gustavo, Coni, Daniela, Silvia, Jordán, Eric y Bismar con los que comencé ésta aventura y con los que pasé momentos inolvidables; sepan que a pesar de las vidas tan ocupadas los quiero mucho.

Al Sr. Filiberto y a la Sra. Susana, por su generosidad, apoyo, consejo y por abrirme las puertas de su casa; les tengo un gran cariño y les agradezco de corazón.

—Imagínense ustedes—nos dijo—un racimo de uvas recubiertas de bacilos infinitesimales, pero nocivos. El jardinero los somete a un proceso de desinfección. Quizá desea que las uvas sean más limpias. Quizá necesite aquel espacio para criar nuevos bacilos menos nocivos que los anteriores. Introduce el racimo en el tóxico y éstos desaparecen. Yo opino que nuestro jardinero está a punto de hundir en un tóxico desinfectante nuestro sistema solar y el bacilo humano. Este minúsculo bribón mortífero que se retuerce y contorsiona en la capa exterior de la Tierra será instantáneamente aniquilado por el proceso esterilizador.

Volvió a reinar el silencio, pero lo rompió el agudo tintineo del teléfono. Challenger dijo con áspera sonrisa:

—Ahí tenemos a alguno de nuestros bacilos que chilla pidiendo socorro. Empiezan a caer en la cuenta de que el Universo puede seguir existiendo perfectamente sin ellos.

La zona ponzoñosa

Conan Doyle, A.

CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS Y CUADRO	1
RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	4
Generalidades del aparato reproductor del macho	5
Testículos	5
Sistema de conductos genitales y glándulas accesorias	7
Pene	8
Generalidades del aparato reproductor de la hembra	9
Ovarios	9
Oviductos	12
Útero	14
Cérvix y vagina	15
Ciclo reproductivo	16
Hormonas de la reproducción	16
Ovogénesis y ciclo ovárico	17
Variaciones en la ovulación	18
Fases del ciclo reproductivo	19
Periodicidad del ciclo reproductivo	19
Patrones reproductivos de los murciélagos	20
Desarrollo normal	21
Ovulación y fertilización retardada	21
Implantación retardada	21
Diapausa embrionaria	22

Gestación	22
Etapas del desarrollo embrionario temprano	22
Etapas del desarrollo embrionario tardío	27
Tamaño de la camada y tipos de crías	29
Antecedentes	30
Clasificación y diagnosis de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	31
Medidas somáticas	32
Distribución y ecología	33
Alimentación	33
Reproducción	35
JUSTIFICACIÓN	36
OBJETIVOS	37
DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	38
MATERIAL Y MÉTODOS	40
RESULTADOS	42
Etapa 16	43
Etapa 20	45
Etapa 21	48
Etapa 22	50
Etapa 23	50
Etapa 24 o Fetal	53
DISCUSIÓN	55
CONCLUSIONES	59
LITERATURA CITADA	60

ÍNDICE DE FIGURAS

1	Sección transversal del tejido parenquimatoso que muestra la relación entre los túbulos seminíferos y el tejido intersticial donde se encuentran las células de Leydig	6
2	Estructuras principales de un testículo de mamífero	7
3	Estructuras principales del aparato reproductor de los machos de <i>Macrotus californicus</i>	8
4	Estructuras principales de un ovario de mamífero	11
5	Estructuras principales de un folículo de Graaf	11
6	Estructuras principales de un oviducto de mamífero	12
7	A) Pliegues mucosos del oviducto presentes en la unión uterotubal de los noctiliónidos y mormópidos y B) Pliegues mucosos restringidos a la región extramural del oviducto en los filostómidos	13
8	A) Unión del ovario al oviducto y B) Unión del ovario al borde lateral del útero presente en las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae	14
9	A) Útero dúplex; B) Útero bicornado y C) Útero simple	16
10	Generalidades del ciclo reproductivo de los mamíferos	18
11	<i>Leptonycteris yerbabuena</i>	32
12	Área de distribución de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	34
13	Área de estudio en la región de Mezcala, municipio Eduardo Neri, Guerrero	39
14	Etapa 16 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	44
15A	Etapa 20 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	46
15B	Etapa 20 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	47
16	Etapa 21 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	49
17	Etapa 22 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	51
18	Etapa 23 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	52
19	Etapa 24 del desarrollo embrionario de <i>Leptonycteris yerbabuena</i>	54

CUADRO

1	Estadificación, características principales, LCC (longitud cabeza-cadera) y peso de los embriones examinados	42
---	--	----

RESUMEN

La reproducción es el proceso biológico mediante el cual los seres vivos forman individuos semejantes a ellos para que continúe su especie al remplazar a los individuos que mueren. Todos los mamíferos se reproducen sexualmente y tienen los sexos separados, después de la cópula y la formación del cigoto hay gran variación en el desarrollo de las crías. Los monotremas incuban a su cría en un huevo, los marsupiales tienen un periodo de gestación muy corto por lo que sus crías nacen poco desarrolladas y completan su desarrollo en el marsupio de la madre; mientras que en los euterios las crías nacen totalmente desarrolladas debido a que permanecen dentro del útero de la madre todo su desarrollo embrionario y fetal, durante el que se diferencian los tejidos y órganos definitivos. Los murciélagos son mamíferos euterios por lo que después de la cópula y la fertilización, el cigoto se implanta en el útero en donde completa su desarrollo en un tiempo determinado de gestación de acuerdo con la especie. En el desarrollo embrionario de los murciélagos se pueden reconocer por lo menos 24 etapas, de las cuales las primeras 9 corresponden al desarrollo temprano del embrión y las restantes al tardío. El desarrollo embrionario temprano comprende la fecundación, distintas fases de segmentación, la implantación y el comienzo de procesos de diferenciación que darán lugar a los diferentes órganos. Mientras que las etapas restantes corresponden al desarrollo embrionario tardío que comprende principalmente la diferenciación y desarrollo de tejidos y órganos así como el crecimiento fetal, hasta el nacimiento de la cría. El desarrollo embrionario tardío de los murciélagos se ha estudiado para muy pocas especies. Para *Leptonycteris yerbabuena* se desconocen por completo los aspectos de su desarrollo embrionario, por lo que el objetivo de este trabajo es definir y describir las etapas del desarrollo embrionario tardío de *L. yerbabuena* con base en las descripciones previas sobre el desarrollo embrionario en murciélagos, analizando las

estructuras morfológicas que se desarrollan durante la gestación. Para cubrir este objetivo se colectaron 18 embriones de 18 hembras de tres refugios de la región de Mezcala, en el municipio Eduardo Neri, del estado de Guerrero. El área de estudio tiene un clima estacional con vegetación de bosque tropical caducifolio con cactáceas. La clasificación y descripción de los embriones de cada etapa embrionaria, se realizó comparando el sistema de estadificación de los embriones de *Carollia perspicillata*, que describe estructuras morfológicas que se desarrollan durante las diferentes etapas de la gestación. En total se encontraron seis etapas del desarrollo embrionario tardío y se observó que el desarrollo de las estructuras morfológicas de *L. yerbabuena*, sigue de manera general el patrón de desarrollo embrionario para el orden Chiroptera, porque es similar al de especies como *C. perspicillata*, *Rousettus amplexicaudatus*, *Hipposideros armiger*, *Hipposideros pratti*, *Pipistrellus abramus*, *Molossus rufus*, *Miniopterus natalensis* y *Miniopterus schreibersii fuliginosus*.

INTRODUCCIÓN

La reproducción es el proceso biológico mediante el que los seres vivos forman individuos semejantes a ellos para que continúe su especie al remplazar a los individuos que mueren. Existen dos tipos de reproducción: la asexual, en la que un solo progenitor origina descendientes genéticamente idénticos a él, ya sea mediante la división de una célula o por el desprendimiento de una porción de su cuerpo; y la sexual, en la que participan dos tipos de gametos, los espermatozoides que se forman en los testículos de los machos y los óvulos en los ovarios de las hembras. Después de la madurez y el apareamiento, ocurre el proceso de fecundación durante el cual un espermatozoide se une con un óvulo y forman un cigoto que se desarrolla como un nuevo individuo similar a los progenitores pero no idéntico a ninguno de ellos. Los individuos que se reproducen sexualmente tienen mayor variación en sus características debido a la combinación del material genético de los gametos de sus progenitores, por lo que se adaptan mejor y tienen mayores oportunidades de sobrevivir y evolucionar que los que se reproducen asexualmente (Solomon et al., 2001).

Todos los mamíferos (Clase Mammalia) tienen los sexos separados y se reproducen sexualmente, después de la cópula y la formación del cigoto existe gran variación durante el desarrollo de las crías. Los prototerios (monotremas) incuban a su cría en un huevo, los metaterios (marsupiales) tienen un periodo de gestación muy corto por lo que sus crías nacen poco desarrolladas y completan su desarrollo en el marsupio de la madre; mientras que en los euterios (verdaderos placentarios) las crías nacen totalmente desarrolladas debido a que permanecen dentro del útero de la madre todo su desarrollo embrionario y fetal, en el que se diferencian los tejidos y órganos definitivos (Vaughan, 1972; Feldhamer et al., 2007).

El orden Chiroptera, es el segundo con mayor diversidad dentro de la Clase Mammalia. Los murciélagos son mamíferos euterios por lo que después de la cópula y la fertilización, el cigoto se implanta en el útero en donde completa su desarrollo en un tiempo determinado de gestación acorde a su especie. Después del parto, la madre alimenta con leche a su cría, y le instruye para que consiga su alimento después de ser destetada (Altringham, 1999).

Generalidades del aparato reproductor del macho

En los murciélagos, el aparato reproductor de los machos está constituido por un par de testículos, un sistema de conductos genitales, glándulas accesorias y un órgano copulador o pene (Hill y Smith, 1992).

Testículos. Son el sitio de producción de los espermatozoides y la síntesis principalmente de la hormona testosterona; son de forma ovalada y están envueltos en una bolsa de piel denominada escroto, que los mantiene alejados del cuerpo y de 1 a 6°C por debajo de la temperatura corporal. El tamaño de los testículos es variable dependiendo de la especie, pueden medir algunos milímetros hasta más de un centímetro de largo. La posición de los testículos varía entre especies y durante su actividad reproductiva; pueden encontrarse en posición abdominal, inguinal (escrotal) o moverse del abdomen al escroto a través del canal inguinal (Kruttsch, 2000; Feldhamer et al., 2007). Por ejemplo, los murciélagos *Rhinopoma microphyllum* y *Tadarida aegyptiaca* tienen los testículos abdominales toda su vida, *Taphozous longimanus* y *Noctilio leporinus* los tienen inguinales, mientras que en *Tadarida brasiliensis mexicana* y *Mormopterus planiceps* la posición de los testículos es variable dependiendo de la actividad reproductiva (Kruttsch, 2000). Asimismo, en algunas especies de vespertiliónidos, los testículos ocupan las partes laterales de la base de la cola y están incluidos en el uropatagio, funcionando probablemente como un escroto primitivo (Sánchez-Hernández y Romero-Almaraz,

comunicación personal). Durante el periodo reproductivo los testículos de los murciélagos descienden al escroto y vuelven a su sitio inicial en el periodo de inactividad reproductiva (Hill y Smith, 1992).

Los testículos están rodeados de una capa externa llamada túnica albugínea, que es una membrana delgada blanquecina de tejido conectivo elástico; por debajo de esta capa está el parénquima, tiene color amarillento y se divide en segmentos de tejido conectivo. Dentro de los segmentos se encuentran los túbulos seminíferos, que son los sitios de producción de los espermatozoides y por lo tanto contienen espermatozoides en diferentes estadios de madurez así como células que les nutren (células de Sertoli). Entre los túbulos seminíferos se encuentran las células intersticiales o células de Leydig que se encargan de la producción de testosterona y otros andrógenos (Figura 1); estas hormonas son necesarias para el funcionamiento de las glándulas accesorias, la producción de espermatozoides, el transporte de espermatozoides y el depósito de éstos en el tracto genital de la hembra (Bearden y Fuquay, 1982).

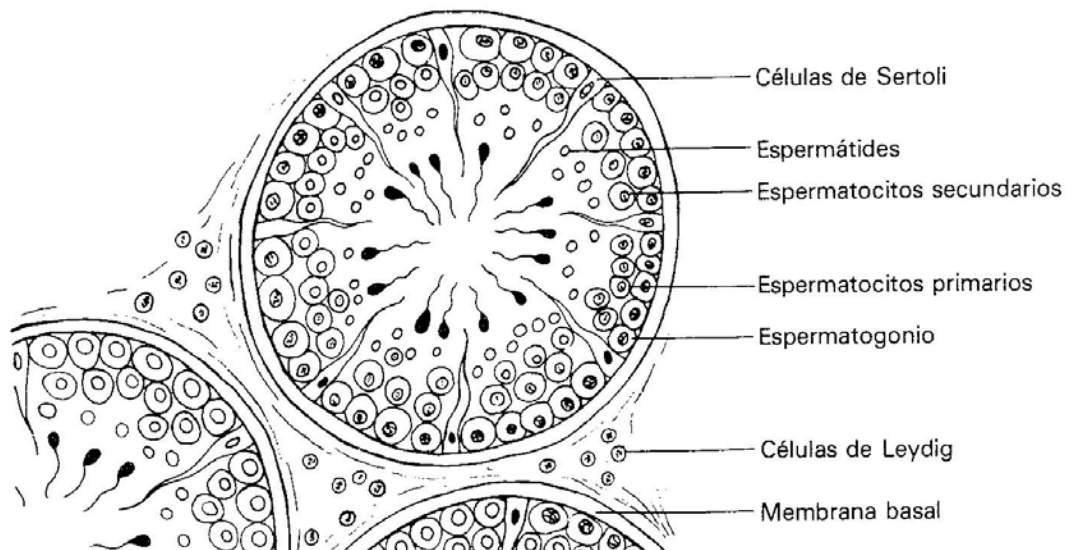


Figura 1. Sección transversal del tejido parenquimatoso que muestra la relación entre los túbulos seminíferos y el tejido intersticial donde se encuentran las células de Leydig (Tomado de Bearden y Fuquay, 1982).

Sistema de conductos genitales y glándulas accesorias. La función del sistema de conductos genitales es la de transportar a los espermatozoides de los testículos a la uretra (Hill y Smith, 1992). Se divide en dos, los conductos que se encuentran en el interior del testículo y los que se encuentran en el exterior. Los conductos del interior de los testículos están formados por túbulos que conectan a los túbulos seminíferos a la red testicular, la cual desemboca en los conductos eferentes que se unen para atravesar la capa externa del testículo como un solo tubo que confluye en el epidídimo. El epidídimo es el primer conducto externo de los testículos, está unido longitudinalmente a la superficie de los testículos, y junto con éstos está encerrado en una capa o túnica vaginal. En el extremo distal del epidídimo se encuentra el conducto deferente que es un tubo que se une con la uretra. La uretra es un conducto único que se extiende hasta la porción terminal del pene y sirve como conducto excretor para la orina y el semen (Bearden y Fuquay, 1982; Krutzsch, 2000; Figuras 2 y 3).

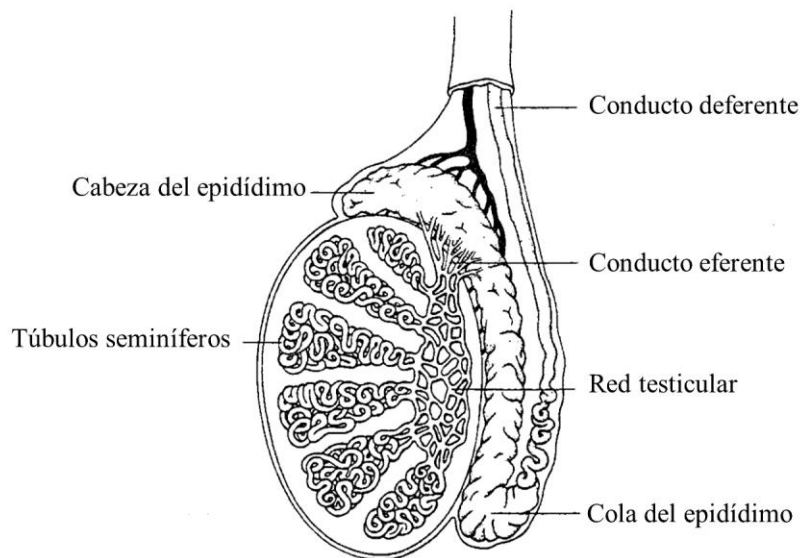


Figura 2. Estructuras principales de un testículo de mamífero (Modificado de Hill y Smith, 1992).

Las glándulas accesorias del aparato reproductor de los machos se encuentran próximas a la unión del conducto deferente y la uretra; comprenden un par de vesículas seminales, la próstata y un par de glándulas bulbouretrales o glándulas de Cowper. En conjunto, las glándulas accesorias proveen de nutrientes esenciales, fructosa y electrolitos que contribuyen a la producción y mantenimiento del semen. El tamaño y la actividad de las glándulas accesorias están bajo control hormonal e incrementan durante el periodo reproductivo (Hill y Smith, 1992; Krutzsch, 2000; Figura 3).

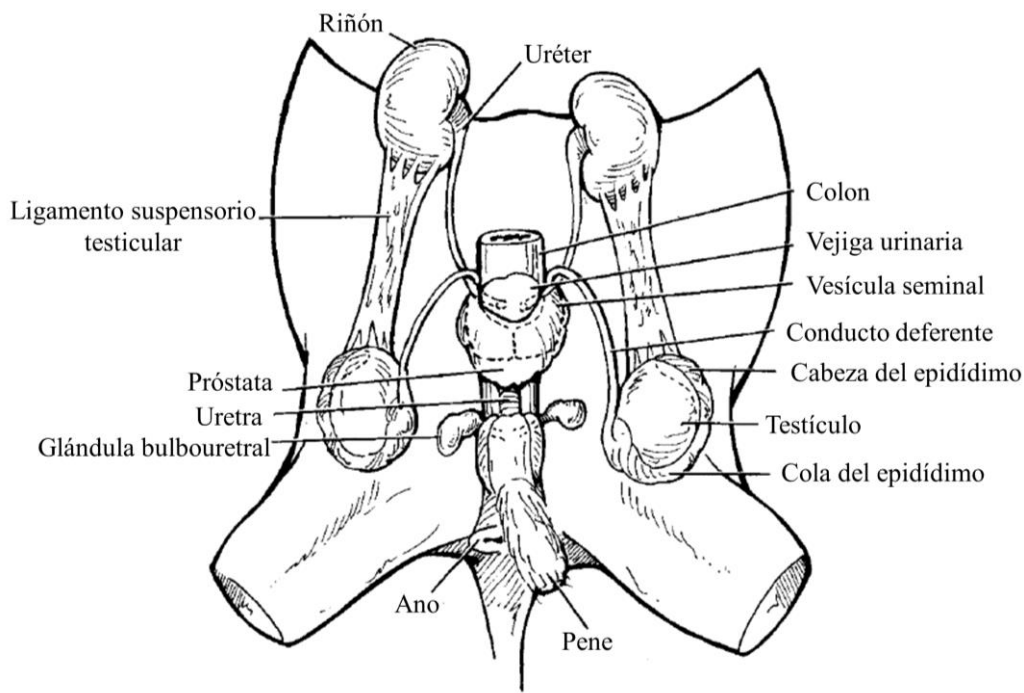


Figura 3. Estructuras principales del aparato reproductor de los machos de *Macrotus californicus* (Phyllostomidae; Modificado de Krutzsch, 2000).

Pene. El pene es el órgano de cópula de los machos y permite el depósito de los espermatozoides en el sistema genital de la hembra para la fertilización del óvulo. El pene de los murciélagos tiene tejido eréctil cavernoso que al llenarse con sangre permite su erección y facilita

la expulsión del semen durante la eyaculación. Muchas especies de murciélagos tienen un hueso pequeño (báculo) en el tejido eréctil de la punta del pene y se infiere que sus funciones pueden ser las de sostener al pene durante la eyaculación, estimular a la hembra y/o para evitar el cierre de la uretra durante la cópula. El tamaño de este hueso es variable; por ejemplo, es largo en murciélagos del género *Pipistrellus*, reducido a una espícula en el género *Mormoops* y ausente en la familia Phyllostomidae (Hill y Smith, 1992; Krutzsch, 2000; Neuweiler, 2000).

Generalidades del aparato reproductor de la hembra

El aparato reproductor de las hembras de los murciélagos consiste de dos ovarios, dos oviductos, el útero, el cérvix uterino y la vagina (Krishna y Bhatnagar, 2011).

Ovarios. El ovario de los murciélagos está dividido en una médula y una corteza. La médula está compuesta principalmente de vasos sanguíneos, nervios y tejido conjuntivo. La corteza contiene las células y capas tisulares asociadas con el óvulo y la producción de hormonas. La capa más externa de la corteza del ovario es el epitelio superficial, debajo de éste se encuentra una capa fina y densa de tejido conjuntivo, la túnica albugínea del ovario, y bajo ésta se encuentra el parénquima que contiene los folículos ováricos y células que producen progesterona (Bearden y Fuquay, 1982; Krishna y Bhatnagar, 2011).

En la mayoría de los filostómidos los folículos primarios se encuentran distribuidos por toda la corteza del ovario, sin embargo, en los murciélagos *Glossophaga soricina* y *Leptonycteris curasoae* se limitan a la parte media y lateral de la corteza respectivamente (Hood y Smith, 1983). Al proceso de crecimiento y maduración de los folículos ováricos se le denomina foliculogénesis y tiene lugar en la corteza ovárica. Los folículos primordiales contienen al ovocito que detuvo su división, en el estadio de diploteno de la profase meiótica. El ovocito está revestido de una capa única de células de la granulosa aplanadas. Al comienzo del ciclo ovárico

los folículos primordiales inician su desarrollo (reclutamiento folicular). Durante la fase de folículo primario, las células de la granulosa adoptan una morfología cuboidea y adquieren potencial mitótico. Cuando estas células proliferan y rodean al ovocito se transforma en folículo secundario; entre las capas de células foliculares se forma una separación o antro por la acumulación de líquido rico en estrógenos (líquido folicular) y ahora el folículo se constituye como folículo terciario o folículo de Graaf (Figura 4). El folículo de Graaf está rodeado por cuatro estructuras celulares, la teca externa, la teca interna, la membrana basal y las células de la granulosa. Las células de la granulosa forman un cúmulo de células a un lado del antro donde se encuentra el ovocito, que a su vez está rodeado por otras células granulosas, que se denominan corona radiada, las cuales permiten que durante la ovulación el oviducto capte al ovocito y lo conduzca hacia el útero (Figura 5). Cuando ocurre la ovulación, el folículo se rompe y permite la liberación del ovocito, líquido folicular y algunas células de la granulosa. En el sitio de la ovulación se produce una hemorragia y se forma un coágulo llamado cuerpo hemorrágico, que es remplazado por el cuerpo lúteo debido a la proliferación de células granulosas. El cuerpo lúteo produce principalmente progesterona durante la preñez, esta hormona promueve el crecimiento del endometrio y hace posible la implantación del cigoto además de estimular el desarrollo de las glándulas mamarias. Posteriormente el cuerpo lúteo degenera y se denomina cuerpo albicans y se observa como una cicatriz blanquecina en la superficie del ovario (Bearden y Fuquay, 1982; Feldhamer et al., 2007; Figura 4).

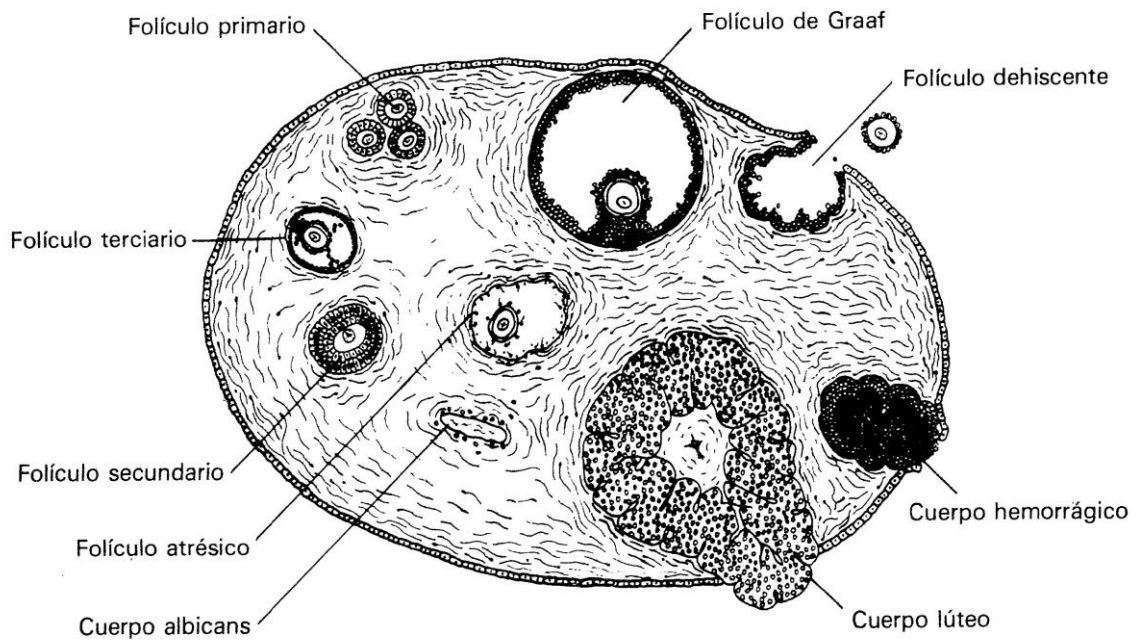


Figura 4. Estructuras principales de un ovario de mamífero (Modificado de Bearden y Fuquay, 1982).

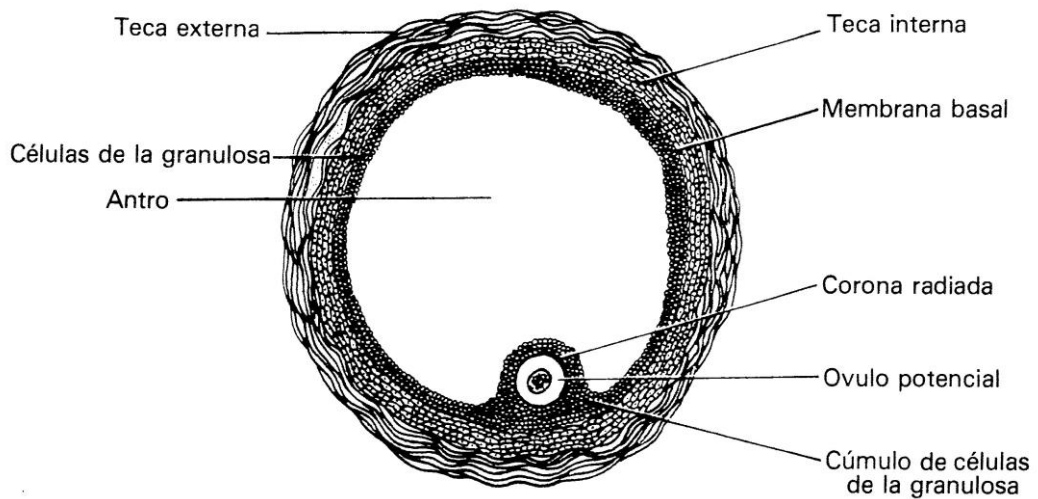


Figura 5. Estructuras principales de un folículo de Graaf (Modificado de Bearden y Fuquay, 1982).

Oviductos. Los oviductos de los murciélagos son un par de tubos cuya longitud es variable según la especie, se extienden desde los ovarios hasta los cuernos uterinos. Se dividen principalmente en tres segmentos, la abertura en forma de embudo cerca de los ovarios es el infundíbulo; el ámpula, es el segmento medio; y finalmente el istmo que se une con el cuerno uterino. Los oviductos son el sitio de fertilización del óvulo, transportan los gametos del macho y de la hembra en dirección opuesta para su encuentro y el óvulo fecundado hacia el útero, además es el lugar de las divisiones celulares primarias del embrión. Contiene tres capas celulares, la más externa o túnica serosa está formada por tejido conjuntivo, la capa media o túnica muscular está compuesta de fibras musculares lisas circulares y longitudinales, y finalmente la capa más interna o túnica mucosa contiene células epiteliales secretoras y ciliadas (Bearden y Fuquay, 1982; Figura 6).

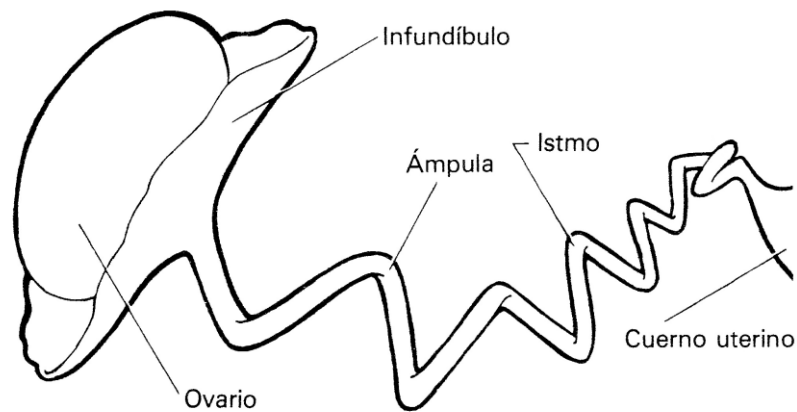


Figura 6. Estructuras principales de un oviducto de mamífero (Modificado de Bearden y Fuquay, 1982).

La histomorfología de los oviductos en la familia Phyllostomidae con respecto a la porción que está fuera del útero (extramural) y la que pasa a través de la pared del útero

(intramural) es muy variable. En los filostómidos con útero bicornado (por ejemplo *Desmodus rotundus*), la porción extramural del oviducto hace contacto y atraviesa la porción apical del cuerno uterino. En los filostómidos con útero simple se presentan variaciones en la forma en la que los oviductos atraviesan el útero. En los murciélagos del género *Phyllostomus*, el oviducto entra en el cuerpo uterino en el borde mesometrial, mientras que en los filostómidos con útero simple entra en el fondo del útero; en las subfamilias Brachyphyllinae, Glossophaginae y Carollinae la entrada es más lateral que en la subfamilia Stenodermatinae. La región intramural de los oviductos de los murciélagos puede presentar pliegues mucosos en la unión uterotubal. En los filostómidos, los pliegues mucosos se restringen a la región extramural del oviducto que hace contacto con la pared uterina, mientras que en los murciélagos noctiliónidos y mormópidos también están presentes en la porción que penetra la pared del útero (Hood y Smith, 1983; Figura 7).

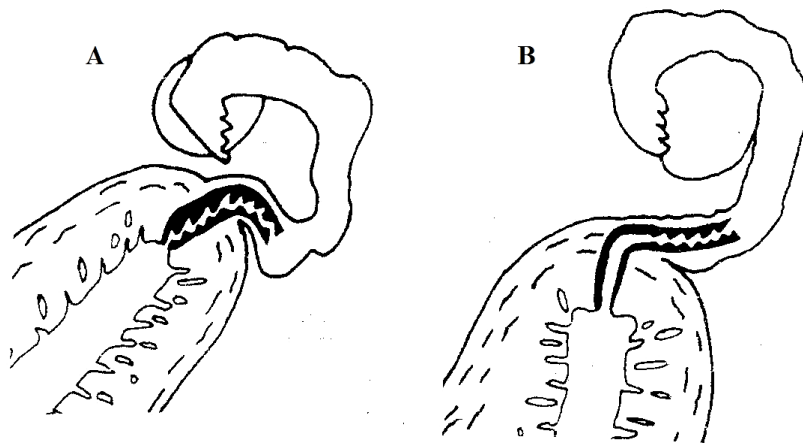


Figura 7. A) Pliegues mucosos del oviducto presentes en la unión uterotubal de los noctiliónidos y mormópidos y B) Pliegues mucosos restringidos a la región extramural del oviducto en los filostómidos (Modificado de Hood y Smith, 1983).

Al igual que en la mayoría de los mamíferos euterios, en los filostómidos el ovario se sujeta del oviducto mediante un ligamento que se extiende desde el ovario a la unión del oviducto y útero, con excepción de las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae en las que el ligamento ovárico se adhiere al borde lateral del útero (Hood y Smith, 1983; Figura 8).

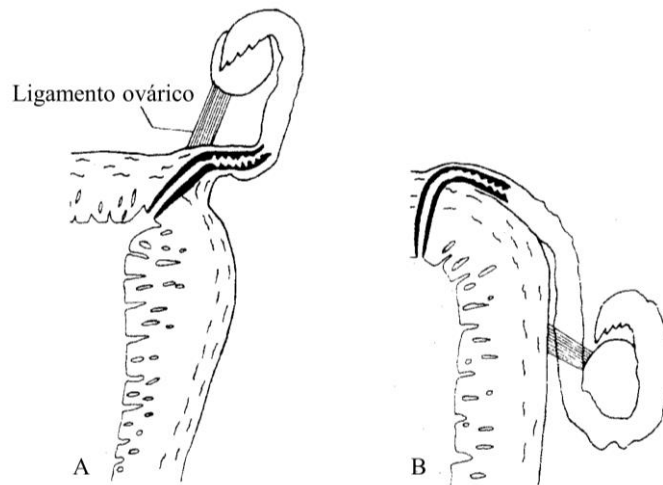


Figura 8. A) Unión del ovario al oviducto y B) Unión del ovario al borde lateral del útero presente en las subfamilias Carollinae y Stenodermatinae (Modificado de Hood y Smith, 1983).

Útero. El útero es la siguiente porción del aparato reproductor de las hembras y se extiende hasta el cérvix; su principal función es retener y nutrir al embrión. Cuando el embrión se adhiere al útero, los nutrientes y productos de desecho son conducidos por la sangre materna y la embrionaria a través de la placenta (Bearden y Fuquay, 1982). El útero consiste principalmente de tres capas. El perimetrio, que es la capa externa serosa que se continúa con el peritoneo, y cubre la porción externa de la pared del útero y en conjunto con mesenterios y ligamentos le dan soporte al útero. El miometrio, que es la capa media de músculo liso que se contrae para expulsar al neonato. Y la capa interna o endometrio, que consiste de tejido glandular, vasos sanguíneos y tejido conectivo (Hood y Smith, 1983; Sadler, 2006).

El útero de los murciélagos varía considerablemente en su anatomía, puede ser dúplex, bicornado o simple. 1) Dúplex, presenta dos cuernos uterinos que se unen externamente en su parte caudal y conservan ambos canales cervicales que desembocan en la vagina, se puede observar por ejemplo en *Rousettus amplexicaudatus*; 2) Bicornado, presenta dos cuernos uterinos que se unen internamente en la parte caudal para formar un cuerpo uterino que se comunica con la vagina por un canal cervical, se puede observar por ejemplo en *Noctilio albiventris*; y 3) Simple, formado por un cuerpo uterino que se comunica con la vagina mediante un canal cervical, pero con los cuernos uterinos rudimentarios o intramurales, se puede observar por ejemplo en *Carollia perspicillata* y *Glossophaga soricina* respectivamente (Rasweiler y Badwaik, 2000; Carter y Mess, 2008; Figura 9).

La morfología general del útero de los filostómidos comprende un útero simple en forma de pera, con cuernos uterinos generalmente cortos e intramurales, a excepción de los murciélagos de las subfamilias Desmodontinae y Stenodermatinae, en los que los cuernos uterinos no son intramurales y en el caso de la subfamilia Desmodontinae son casi de la misma longitud que el cuerpo uterino (Hood y Smith, 1983).

Cérvix y vagina. El cérvix es la porción final del útero, la terminación anterior se une con el cuerpo del útero, mientras que la parte posterior se continua hacia la vagina; tiene una pared gruesa y rígida de epitelio mucoso y de tejido conjuntivo. Su función principal es prevenir la contaminación microbiana del útero y puede servir como reservorio para el esperma después de apareamiento. La vagina es la parte final del aparato reproductor de las hembras, tiene forma tubular con paredes delgadas y elásticas y su principal función es recibir al órgano copulador del macho para que se realice la cópula (Bearden y Fuquay, 1982).

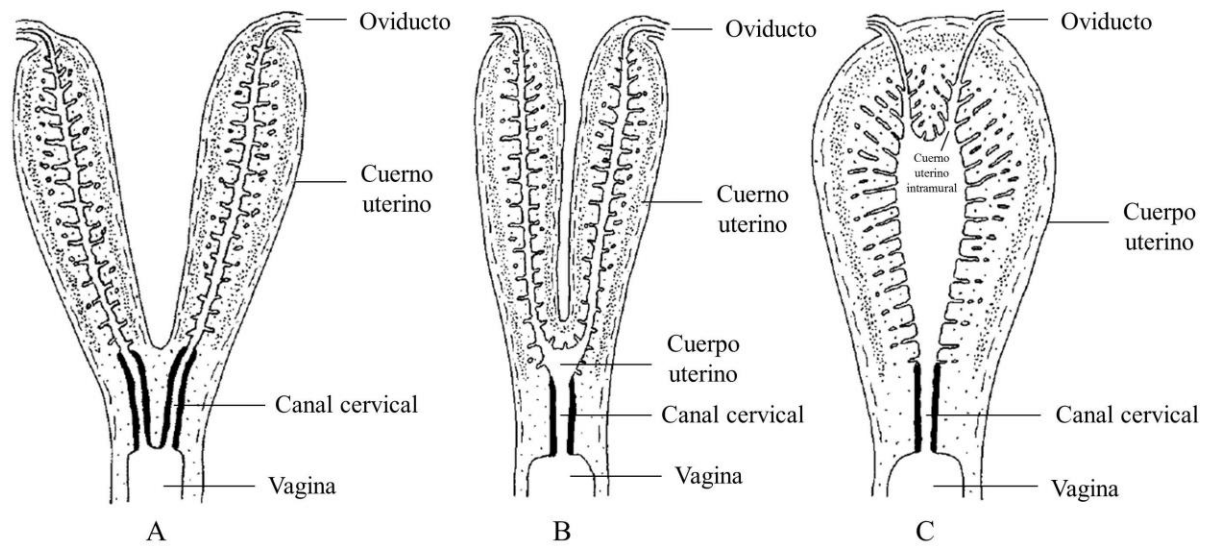


Figura 9. A) Útero dúplex; B) Útero bicornado y C) Útero simple (Modificado de Rasweiler y Badwaik, 2000).

Ciclo reproductivo

Hormonas de la reproducción. La reproducción está constituida generalmente por una serie de eventos cíclicos que se encuentran controlados por el sistema nervioso y por la secreción de hormonas, además de estar regulados por factores ambientales y sociales. El ciclo reproductivo en los murciélagos está controlado principalmente por los esteroides gonadales (andrógenos, estrógenos y progesterona) producidos en el eje hipotálamo-hipófisis-gónadas, el cual corresponde de manera general con el de los mamíferos, y cuya producción depende principalmente de dos hormonas producidas en la adenohipófisis, la hormona folículo estimulante (FSH) y la hormona luteinizante (LH); las cuales estimulan la producción de gametos y de esteroides en las gónadas. Los esteroides gonadales a su vez estimulan a los canales reproductivos y a las glándulas para que se desarrollen los caracteres sexuales secundarios, así

como la retroalimentación entre el hipotálamo e hipófisis (Vaughan, 1972; Krishna y Bhatnagar, 2011; Figura 10).

Ovogénesis y ciclo ovárico. La ovogénesis en los murciélagos ocurre de la misma manera que en los mamíferos; los gametos derivan de las células germinales primordiales, las cuáles se forman en la región posterior del epiblasto, y migran desde la pared del saco vitelino a los ovarios en desarrollo. Cuando las células primordiales llegan al ovario se diferencian en ovogonios, estas células experimentan divisiones mitóticas y se organizan en grupos rodeados de una capa de células foliculares que se originan a partir del epitelio superficial que recubre el ovario. La mayoría de los ovogonios continúan dividiéndose por mitosis, pero algunos de ellos detienen su división celular en la profase de la primera división meiótica y forman los ovocitos primarios. Los ovogonios incrementan rápidamente su número y cuando el ovario alcanza su máximo comienza la muerte celular y muchos ovogonios al igual que ovocitos primarios se vuelven atrésicos. Los ovocitos primarios que sobreviven entran en la profase de la primera división meiótica y se rodean individualmente por células foliculares, cada ovocito rodeado por las células foliculares constituyen un folículo primordial. Los ovocitos primarios permanecen en un periodo de reposo o diploteno de la profase en el que serán mantenidos hasta que la hembra madure (Gilbert, 2005; Sadler, 2006). Las hembras de los murciélagos poseen entre de 3000 a 8000 gametos (ovocitos) contenidos en los folículos de los ovarios, la FSH induce la proliferación del epitelio folicular y la secreción de estrógeno que promueve la maduración del ovocito; una vez que ha madurado, el folículo se rompe y ocurre la liberación del óvulo en el oviducto, en donde se lleva a cabo la fertilización. La LH permite que a partir del folículo roto se forme el cuerpo lúteo que secreta principalmente progesterona, la cual circula hacia el útero y lo prepara para la implantación e induce la formación de la placenta, el órgano que mantiene al embrión durante su desarrollo; asimismo, permite que se secrete la hormona luteotrófica (LTH) en el trofoblasto, la

cual se encarga de que el cuerpo lúteo se mantenga activo y a su vez se eleven los niveles de progesterona. Una tercera hormona hipofisial, la prolactina, estimula la preparación de las glándulas mamarias para la lactancia. Si no ocurre la fecundación del óvulo, el cuerpo lúteo degenera y disminuye la producción de estrógeno y progesterona. La hipófisis vuelve a secretar la FSH y se inicia el siguiente ciclo ovárico (Vaughan, 1972; Neuweiler, 2000; Gilbert, 2005; Figura 10).

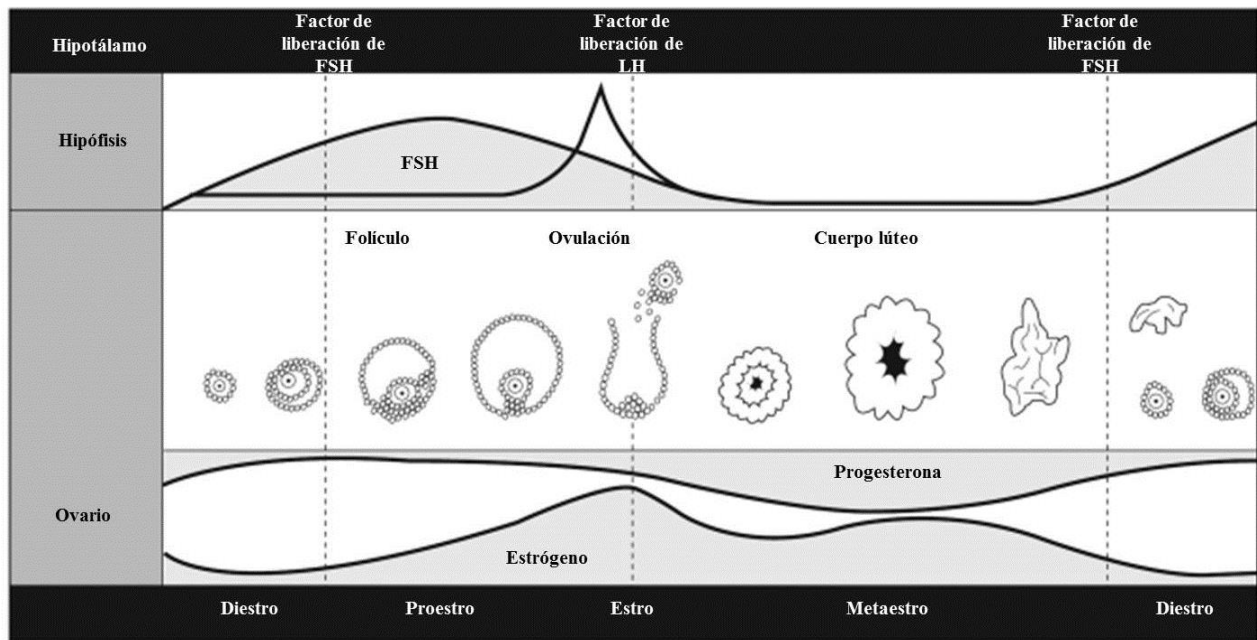


Figura 10. Generalidades del ciclo reproductivo de los mamíferos (Modificado de Vaughan et al., 2011).

Variaciones en la ovulación. En los murciélagos se presentan variaciones en la ovulación, pueden tener una parcial o completa dominancia de uno de los ovarios, diferencias en la estimulación de los oviductos y cuernos uterinos y/o la dominancia de uno de estos. Las hembras que producen un solo óvulo (monotoco) por ciclo reproductivo generalmente presentan alguna de estas variaciones; mientras que en las hembras que tienen dos o más crías en un mismo

ciclo reproductivo (politoco), los órganos reproductores por lo general funcionan de manera alterna. Lo que puede clasificarse en: 1) Dominancia alterna, cuando ambos ovarios y cuernos uterinos son morfológica y funcionalmente iguales con la ovulación alternada del ovario derecho al ovario izquierdo. Se puede observar por ejemplo en *Pteropus giganteus*, *Cynopterus sphinx* y *Taphozous longimanus*; 2) Dominancia dextral, la ovulación ocurre principalmente en el ovario derecho y el cigoto se implanta en el cuerno uterino derecho. Se ha observado que el murciélago *Molossus ater* ovula solo en el ovario derecho y el ovario izquierdo es más pequeño debido a que tiene poco suministro de sangre; 3) Dominancia sinistral, se puede observar en el 70% de las hembras de *Molossus lyra*, la ovulación ocurre en el ovario izquierdo y la implantación en el cuerno uterino izquierdo; 4) Dominancia contralateral, se ha observado que en algunas hembras del género *Miniopterus* la ovulación ocurre en el ovario izquierdo y la implantación del embrión en cuerno uterino derecho; y 5) Dominancia simétrica, cuando ambos ovarios y cuernos uterinos son funcionales y generalmente politocos (Krishna y Bhatnagar, 2011).

Fases del ciclo reproductivo. El ciclo reproductivo comprende cinco fases: 1) Proestro, el folículo del ovario comienza a madurar, el endometrio del útero empieza a desarrollarse y la vagina se agranda; 2) Estro, ocurre la ovulación de manera espontánea o inducida por un estímulo externo como la cópula (en esta fase la hembra es receptiva al macho); 3) Metaestro, se lleva a cabo la fertilización y la migración del cigoto hacia el útero, y el cuerpo lúteo comienza a desarrollarse; 4) Diestro, el embrión se implanta y por lo tanto ocurre la preñez; 5) Anaestro, esta es la fase final y de descanso del ciclo, durante este periodo los órganos reproductores están inactivos (Vaughan, 1972; Neuweiler, 2000; Figura 10).

Periodicidad del ciclo reproductivo. La distribución de los murciélagos es prácticamente cosmopolita, solo están ausentes en las regiones polares e islas oceánicas aisladas. Ocupan una gran variedad de hábitats como bosques templados, boreales y tropicales, praderas, chaparrales y

desiertos; alcanzando su máxima abundancia en las zonas tropicales y subtropicales (Vaughan, 1972). La mayoría de estos hábitats experimentan al menos una fluctuación temporal en el clima y en la disponibilidad de alimento. El principal mecanismo de adaptación ante estas fluctuaciones es restringir la actividad reproductiva (la gametogénesis, los apareamientos, la preñez, el nacimiento, la lactancia y el cuidado de la cría) al periodo del año más favorable, porque requieren de una gran demanda energética. En climas templados y fríos las condiciones más favorables ocurren en primavera y principios de verano, mientras que en las regiones áridas y tropicales depende de la temporada de lluvia (Malpoux, 2006).

Los murciélagos insectívoros de zonas templadas sincronizan su actividad reproductiva con el periodo de abundancia de insectos, por lo que solo tienen un ciclo reproductivo al año (monoestro) y sus actividades reproductivas se restringen a unos pocos meses seguidos de largos periodos de inactividad reproductiva durante la hibernación o migración. En contraste, en las zonas tropicales el alimento está disponible todo el año aunque existen picos de abundancia de alimento durante las temporadas de lluvias, lo que les permite incrementar su actividad reproductiva, por ejemplo, los murciélagos frugívoros como *Artibeus jamaicensis* y *Carollia perspicillata* tienen tres o más ciclos reproductivos al año (poliestro) y los partos coinciden con el pico de abundancia de frutos (Tuttle y Stevenson, 1982).

Patrones reproductivos de los murciélagos

Los murciélagos presentan diferentes patrones reproductivos para asegurar que el parto ocurra en el periodo del año más favorable para la supervivencia tanto de la madre como de la cría (Altringham, 1999). Estos patrones incluyen: desarrollo normal, ovulación y fertilización retardada, implantación retardada y diapausa embrionaria.

Desarrollo normal. La fecundación del óvulo ocurre en el oviducto; las primeras segmentaciones del cigoto suceden en el oviducto durante su trayectoria hacia el útero y en este estado, el embrión se encuentra en la etapa de mórula. Cuando el cigoto ingresa en el útero, alcanza la etapa de blastocisto y se implanta en el endometrio. Una vez que se implanta, el embrión utiliza la placenta para el intercambio de materiales con la madre. El parto ocurre cuando el feto alcanza la etapa de desarrollo típica para la especie que asegura la sobrevivencia del neonato (Daniel, 1970).

Ovulación y fertilización retardada. La cópula ocurre en otoño y en algunas especies en invierno durante periodos en los cuales los murciélagos despiertan de la hibernación; pero la fertilización no ocurre en ese tiempo debido a que el óvulo todavía no ha sido liberado en el oviducto. El espermatozoide es almacenado en latencia y posiblemente nutrido en el oviducto o útero durante el invierno; y la ovulación y fertilización ocurren al final del invierno o principios de la primavera, cuando la hembra sale de la hibernación (Altringham, 1999). Este patrón lo llevan a cabo principalmente especies del género *Rhinolophus*, y vespertiliónidos de los géneros *Myotis*, *Pipistrellus*, *Eptesicus*, *Nycticeius*, *Lasiurus*, *Plecotus*, *Miniopterus*, *Antrozous*, *Scotophilus*, *Tylonycteris* y *Chalinolbus* (Hill y Smith, 1992).

Implantación retardada. A principios de otoño, los machos tienen un pico de producción de espermatozoides y las hembras experimentan ovulación normal. La cópula y la fertilización ocurren a mediados o finales de otoño, cuando el cigoto alcanza la etapa de blastocisto, inicia las primeras etapas de desarrollo embrionario, pero su desarrollo se detiene. La hembra entra en hibernación con el blastocisto sin implantar hasta que sale de la hibernación en primavera. Vespertiliónidos como *Miniopterus schreibersii* y *Miniopterus australis*, el rinolófido *Rhinolophus rouxi* y el pteropódido *Eidolon helvum* exhiben este patrón (Hill y Smith, 1992).

Diapausa embrionaria. Este tipo de reproducción ocurre en especies de la familia Phyllostomidae y se puede explicar con el murciélago *Macrotus californicus*. En verano y principios de otoño ocurre la espermatogénesis en los machos; y la mayoría de las hembras son inseminadas durante el otoño simultáneamente, y a finales de otoño todas las hembras están preñadas; durante el invierno el desarrollo embrionario es muy lento, se limita al incremento en el número de células con poca diferenciación; y la mayor parte del desarrollo se lleva a cabo con los nacimientos hasta mediados o finales de la primavera (Bradshaw, 1962).

Gestación

La gestación es la fase del ciclo reproductivo que comprende desde la fecundación hasta el nacimiento. Consta de una fase de desarrollo embrionario, desde la formación del cigoto hasta la diferenciación de tejidos y órganos; y la fase fetal en la que ocurre el crecimiento del feto hasta el nacimiento (Caravaca et al., 2005). En los murciélagos, la longitud de la gestación varía entre las especies (y en algunos casos dentro de las mismas) debido a los diferentes patrones reproductivos, la temperatura, precipitación y otros factores como la disponibilidad de alimento; su rango es entre los 40 y los 205 días; por ejemplo, en *Plecotus townsendii* la gestación varía de 56 a 100 días; en vespertilionidos de los géneros *Pipistrellus* y *Myotis* varía de 40 a 60 días, mientras que en el murciélago vampiro *Desmodus rotundus* tiene una duración de 205 a 270 días (Orr, 1970; Tuttle y Stevenson, 1982; Badwaik y Rasweiler, 2000; Barclay y Harder, 2003).

Etapas del desarrollo embrionario temprano. En el desarrollo embrionario de los murciélagos se pueden reconocer por lo menos 24 etapas, de las cuales las primeras 9 corresponden al desarrollo temprano del embrión (Cretkos et al., 2005). El desarrollo embrionario temprano comprende la fecundación, distintas fases de segmentación, la implantación y el comienzo de procesos de diferenciación que darán lugar a los diferentes

órganos (Caravaca et al., 2005). La etapa uno (E1) corresponde a la fecundación en la que se lleva a cabo la fusión del óvulo y el espermatozoide (Cretekos et al., 2005); en los murciélagos ocurre por lo general en el infundíbulo del oviducto aunque también se ha observado en el ámpula y en *Pipistrellus* spp. en el espacio preovárico. Una vez ocurrida la fertilización comienza la E2 en la que el cigoto experimenta segmentación holoblástica (Karim y Bhatnagar, 2000) de tipo rotacional; de la primera división surgen dos células o blastómeras que se dividen asincrónicamente y al llegar al estadio de ocho células se compactan y nuevamente dividen para producir una mórula de 16 células (Cretekos et al., 2005); en la cual las células pequeñas internas se encuentran rodeadas por un grupo de células externas más grandes (Gilbert, 2005).

La mayoría de las células externas se convertirán en las células del trofoblasto que formará el corión (la porción embrionaria de la placenta), mientras que las células internas junto con el resto de las células que se dividen desde el trofoblasto durante la transición hacia el estadio de 32 células generarán la masa celular interna que dará origen al embrión, al saco vitelino, al alantoides y al amnios. Las células del trofoblasto secretan un fluido hacia la mórula, se forma una cavidad interna llamada blastocele y la masa celular interna se posiciona sobre uno de los lados del trofoblasto de manera que se forma el blastocisto (Gilbert, 2005). Para la E3 el blastocisto sale de la zona pelúcida (la matriz extracelular del óvulo que permitió la unión del espermatozoide durante la fecundación) y queda libre (Cretekos et al., 2005) para posteriormente unirse a la pared del útero o endometrio (Gilbert, 2005).

En los murciélagos existe una gran variedad en el desarrollo del embrión, el cigoto puede convertirse en blastocisto en el oviducto en las familias Pteropodidae, Emballonuridae, Mystacinidae, Noctilionidae y Phyllostomidae, pasar al útero durante la segmentación o en el estadio de mórula en especies de las familias Molossidae, Rhinolophidae, Rhinopomatidae y Vespertilionidae (Rasweiler, 1979; Karim y Bhatnagar, 2000; Badwaik y Rasweiler, 2000).

En la mayoría de los noctiliónidos y filostómidos, el blastocisto eclosiona de la zona pelúcida en el oviducto, por ejemplo en *Noctilio albiventris*, *Glossophaga soricina*, *Carollia perspicillata* y *Desmodus rotundus* (Rasweiler, 1993; Karim y Bhatnagar, 2000; Carter y Mess, 2008). En vespertiliónidos la zona pelúcida persiste en embriones tempranos encontrados en el útero, aunque el comienzo del proceso de su pérdida varía entre las especies, en *Myotis lucifugus* ocurre mientras el blastocisto se expande, en *Vespertilio murinus* en el estadio de mórula o en el de blastocisto temprano, mientras que en *Pipistrellus pipistrellus* comienza a fragmentarse en mórula temprana (Rasweiler, 1979).

La E4 corresponde al inicio de la implantación (Cretkos et al., 2005) en la que el blastocisto se posiciona en el sitio de implantación y se llevan a cabo señalizaciones e interacciones entre él y el útero que permiten la adhesión de las células del trofoblasto con el endometrio; de tal forma que para la E5, el blastocisto asume una posición fija en el útero, se implanta (Carlson, 2005; Cretkos et al., 2005). En los murciélagos, existen variaciones en cuanto a la localización del sitio de implantación en el eje longitudinal según tengan útero bicornado o simple, el sitio inicial de unión del trofoblasto relativo al mesenterio uterino, la primera unión del blastocisto en expansión para entrar en contacto con la pared del útero, la orientación del epiblasto y la profundidad de la implantación (Rasweiler, 1993; Karim y Bhatnagar, 2000).

Por ejemplo, en los murciélagos con útero bicornado la implantación puede ocurrir en el extremo caudal del cuerno uterino como en *Scotophilus kuhli*, en su extremo craneal como en *Cynopterus sphinx* o a la mitad como en *Megaderma lyra*; en los murciélagos con útero parcialmente bicornado la implantación ocurre en el cuerpo uterino como se ha observado en *Natalus tumidirostris*, mientras que en los que tienen útero simple en el cuerno uterino intramural

como en *Glossophaga soricina* y en la cavidad del útero como en *Carollia perspicillata* (Karim y Bhatnagar, 2000; Carter y Mess, 2008).

El sitio inicial de unión del trofoblasto relativo al mesenterio uterino varía de ser mesometrial como en *C. sphinx*, lateral como en *Tadarida aegyptica*, antimesometrial como en *M. lucifugus*, o variable entre la misma especie como en *M. lyra*. Con respecto a la primera unión del blastocisto en expansión con la pared uterina puede ser central o circunferencial como en *M. lyra* y embrionario como en *Molossus ater*. Según la posición del epiblasto puede variar la implantación del lado mesometrial del útero como en *P. giganteus*, en el lado antimesometrial como en *Thyroptera tricolor*, lateral y variable como en *Rhinopoma hardwickei*. Y en cuanto a la profundidad de la implantación, la más común es superficial en el endometrio como en *Tadarida brasiliensis*, sin embargo también se ha observado intersticial parcial como en el caso de *Noctilio albiventris* y intersticial completa como en los filostómidos *G. soricina*, *C. perspicillata* y *Desmodus rotundus* (Karim y Bhatnagar, 2000; Carter y Mess, 2008).

La masa celular interna del blastocisto forma dos capas, la más interior o hipoblasto y el tejido por encima de ésta, el epiblasto. Las células del hipoblasto se extienden y recubren el blastocele de tal manera que se origina el endodermo extraembrionario que forma el saco vitelino; por otra parte el epiblasto se separa en hendiduras que se unen para separar el epiblasto embrionario de las células que revisten la cavidad amniótica, la cual al estar completamente cubierta se llena de líquido amniótico (Gilbert, 2005).

Las células externas que forman al trofoblasto del blastocisto se diferencian en dos capas, la más interna o citotrofoblasto y la más externa o sincitiotrofoblasto. El citotrofoblasto proyecta vellosidades hacia el epitelio uterino para la formación de la placenta y el sincitiotrofoblasto se adhiere al endometrio y favorece el avance del embrión hacia la pared del útero mediante la digestión del tejido uterino; al mismo tiempo el útero envía vasos sanguíneos que contactan con

el sincitiotrofoblasto. El tejido mesodérmico del interior del embrión se extiende hacia afuera y junto con células de la masa celular interna promueven la formación del mesodermo extraembrionario, el cual se une a las extensiones trofoblásticas y da origen a los vasos sanguíneos que transportan nutrientes desde la madre hacia el embrión. A partir de la unión de las células trofoblásticas embrionarias y células mesodérmicas derivadas de la masa celular interna así como de las células uterinas se forma el corion, que además contiene vasos sanguíneos y se fusiona con la pared uterina para crear la placenta (Gilbert, 2005). En los murciélagos como en los demás mamíferos, la placenta permite que ocurra el intercambio nutricional, respiratorio y excretorio entre los sistemas circulatorios materno y embrionario; además actúa como barrera que impide el acceso de bacterias hacia la circulación embrionaria (Vaughan, 1972).

Las características de la placenta de los murciélagos son coriovitelina cuando el saco vitelino hace contacto con el corion que está dispuesto en forma de vellosidades y corioalantoidea cuando el alantoides entra en contacto con el tejido materno; discoidal por la disposición circular de las vellosidades coriónicas y según la relación que se establece entre los distintos componentes de la barrera placentaria puede ser endoteliochorial o hemocorial. En la placenta endoteliochorial el endotelio materno persiste y la capilaridad de la pared materna está en contacto con el trofoblasto, mientras que en la placenta hemocorial el trofoblasto se encuentra embebido de sangre materna. Asimismo, los murciélagos tienen una gran diversidad en el posicionamiento de la placenta, varía de mesometrial como en *Megaderma lyra*, de lateral a mesometrial en *Noctilio leporinus*, antimesometrial como en *Thyroptera tricolor*, en el centro de unión uterotubal como en *Tadarida brasiliensis* y en especies con útero simple, la placenta por lo general se localiza en la parte superior del útero como en el caso de *Carollia perspicillata* (Karim y Bhatnagar, 2000; Carter y Mess, 2008).

Para la E6, surge la línea primitiva (Cretekos et al., 2005) a partir de las células anteriores del epiblasto embrionario y de las de la zona marginal posterior; se observa como un engrosamiento de las células del epiblasto y define los ejes del embrión. En el extremo anterior de la línea primitiva se forma el nódulo primitivo; y se alarga por la adición de células en su extremo posterior (Gilbert, 2005). Algunas células migran en sentido anterior del nódulo primitivo y forman un cordón celular en la región media llamado proceso notocordal (Moore y Persaud, 2004), el cual es característico de la E7 (Cretekos et al., 2005).

Para la E8, el nódulo primitivo presenta una depresión en su centro o fosa primitiva (Cretekos et al., 2005) a través de la cual las células pasan hacia el blastocele. Las células que migran de la línea primitiva a través del extremo anterior forman el intestino anterior, el mesodermo de la cabeza y la notocorda; mientras que las que migran desde el extremo posterior dan origen a la mayor parte de los tejidos endodérmicos y mesodérmicos. Parte del ectodermo dorsal del embrión se transforma en ectodermo neural o también llamada placa neural. Los bordes de la placa neural forman los pliegues neurales; al mismo tiempo en el centro de la placa se forma un surco neural, de tal manera que en la E9 la placa neural está abierta (Cretekos et al., 2005).

Etapas del desarrollo embrionario tardío. A partir de la E10 se considera que inicia el desarrollo embrionario tardío que comprende principalmente la diferenciación y desarrollo de tejidos y órganos así como el crecimiento fetal hasta el nacimiento de la cría (Caravaca et al., 2005). Durante la E10 los pliegues neurales forman el tubo neural, el cual representa el Sistema Nervioso Central primitivo; y en su región anterior o neuroporo rostral se encuentra abierto. La E11 se caracteriza por el cierre del neuroporo rostral, la flexión craneal del tubo neural, la presencia y extensión de los primeros dos arcos faríngeos, el mandibular y el hioideo en la región posterior del cerebro (Cretekos et al., 2005). El primer arco será de gran importancia en el

desarrollo facial porque forma la maxila, la mandíbula, el arco cigomático y parte del hueso temporal; mientras que el segundo arco faríngeo formará parte del hueso hioides (Moore y Persaud, 2004). También se observan invaginaciones ópticas a nivel del prosencéfalo que formarán la vesículas ópticas; e invaginaciones a los lados laterales del rombencéfalo o vesículas ópticas (Cretekos et al., 2005) que darán origen al oído interno (Dye, 2012).

En la E12 se originan las yemas de las extremidades anteriores. El neuroporo caudal se cierra y se forma la yema de la cola. En la E13, surgen las yemas de las extremidades posteriores y en el borde distal de las yemas de las extremidades anteriores se forma un engrosamiento de tejido llamado cresta ectodérmica apical (CEA), la cual regula su crecimiento y diferenciación (Cretekos et al., 2005; Gilbert, 2005). Los primeros dos arcos faríngeos se extienden, y forman una hendidura o surco oral en el primero y lo divide en la maxila y la mandíbula, mientras que el tercer arco faríngeo está casi cubierto por el segundo arco. Las vesículas ópticas forman las copas ópticas que posteriormente originarán las retinas; también se observan a los lados laterales de la cabeza las placodas del lente (Cretekos et al., 2005) que formarán las vesículas del lente y a su vez las lentes de los ojos (Mathews, 1986). En la E14, se observa el primer pigmento de las retinas y se forma el primordio del propatagio y el primordio del plagiopatagio. Asimismo, la somitogénesis se completa alcanzando un cierto número de pares de somitas dependiendo de la especie, por lo general entre 36 y 42 (Cretekos et al., 2005).

En la E15, se observa la abertura externa del meato auditivo y a su alrededor los montículos auditivos; además se forman las placas de las manos y de las patas. En la E16, se forman los primordios de las pinas y tragos, los párpados, la hoja nasal, los folículos de las vibrisas y el uropatagio; asimismo se visualizan las condensaciones de tejido en la placa de la mano que darán origen a los dígitos. En la E17, la lengua se extiende y sobresale de la boca. Para la E18, el pulgar está libre en la extremidad anterior y en la posterior los cinco dígitos; en

esta etapa o en la siguiente se desarrollan los primordios de las uñas. Entre la E19 y la E20, la parte distal de las extremidades anteriores se sobrepone sobre el rostro dejándolo oculto. En la E21, las uñas son agudas y están queratinizadas y para la E22 están pigmentadas y curvadas. Para la E23, la apariencia del embrión es igual aunque de mayor tamaño. Finalmente, a partir de la E24 el embrión alcanza la apariencia del adulto y comienza el desarrollo fetal (Cretekos et al., 2005; Giannini et al., 2006; Tokita, 2006; Nolte et al., 2009; Hockman et al., 2009; Wang et al., 2010).

Tamaño de la camada y tipos de crías

Los murciélagos tienen por lo general una cría en cada preñez; excepto los de la familia Vespertilionidae que paren de una a cuatro crías (Badwaik y Rasweiler, 2000). Las crías de los murciélagos son de tamaño grande en comparación con las crías de otros mamíferos euterios ya que representan entre 22.3% de la masa de la madre mientras que en los demás mamíferos euterios 7.8%. Las crías de las familias Phyllostomidae, Emballonuridae y Rhinolophidae son las más grandes en relación a la masa de la madre (Kurta y Kunz, 1987); por ejemplo se reportó que las crías del filostómido *Macrotus waterhousii* representan 33.9% (Martínez, 2013) y el embalonúrido *Balantiopteryx plicata* 32.1% (Sil, 2014). Los murciélagos de la familia Vespertilionidae son de tamaño intermedio; por ejemplo *Pipistrellus pipistrellus* representa 23.7% del peso de la madre (Kleiman y Davis, 1979); mientras que los murciélagos más pequeños son los de la familia Pteropodidae, por ejemplo, el pteropódido *Cynopterus brachyotis* representa el 19.4% (Kurta y Kunz, 1987). Los mamíferos pueden parir crías altricias o crías precoces como una estrategia dependiente de su ciclo de vida. Las crías que son consideradas altricias nacen desnudas o con muy poco pelo, con los ojos cerrados, locomoción y termorregulación mal desarrollada y por lo tanto dependen totalmente de la madre. Por el

contrario, las crías precoces nacen cubiertas de pelo, con los ojos abiertos, y la locomoción y termorregulación bien desarrollada (Vaughan, 1972). A pesar de que los murciélagos tienen un periodo de gestación largo, tamaño de camada pequeño y crías de tamaño grande, la mayoría son altricias (Kurta y Kunz, 1987). Los filostómidos generalmente tienen crías bien desarrolladas al nacer, los géneros *Macrotus*, *Carollia*, *Glossophaga*, *Choeronycteris* y *Artibeus* nacen cubiertos de pelo; *Desmodus*, *Phyllostomus discolor* y *Phyllostomus hastatus* nacen con poco pelo; *Carollia*, *Artibeus*, *Desmodus*, *Macrotus* y *P. hastatus* nacen con los ojos abiertos mientras que *Leptonycteris* y *P. discolor* nacen con los ojos cerrados (Kleiman y Davis, 1979).

Antecedentes

Los estudios que han descrito aspectos del desarrollo embrionario tardío en el orden Chiroptera son limitados. En *Myotis myotis*, *Cynopterus marginatus* (Spillman, 1925) y *Vespertilio murinus* (Schumacher, 1932) se describió el desarrollo del ala; para especies de los géneros *Artibeus*, *Brachiohylla*, *Desmodus*, *Glossophaga* y *Lonchoglossa* (Allen, 1895), se tienen descripciones de los últimos estadios; y en los murciélagos *Syconycteris australis* (Lawrence, 1991) y *Myotis lucifugus* se clasificaron y describieron algunas de las etapas de su desarrollo (Adams, 1992). Hasta el año 2005, se estableció un sistema para determinar los estadios del desarrollo embrionario en murciélagos (Cretekos et al., 2005), tomando como modelo a *Carollia perspicillata*, una especie de la familia Phyllostomidae, y con base en ésta se han realizado descripciones del megaquiróptero, *Rousettus amplexicaudatus* (Giannini et al., 2006), y seis microquirópteros: *Pipistrellus abramus* (Tokita, 2006), *Molossus rufus* (Nolte et al., 2009), *Miniopterus natalensis* (Hockman, et al., 2009), *Miniopterus schreibersii*, *Hipposideros armiger* e *Hipposideros pratti* (Wang et al., 2010); las cuales permiten reconocer las características comunes y específicas de estas especies, clasificar y comparar descripciones futuras de otros murciélagos.

Clasificación y diagnóstico de *Leptonycteris yerbabuena*

El orden Chiroptera es el segundo orden de mamíferos con mayor diversidad, tiene aproximadamente 1100 especies agrupadas en 18 familias, de las cuales Phyllostomidae es la más diversa y exclusiva del Nuevo Mundo. La familia Phyllostomidae comprende siete subfamilias: Desmodontinae, Brachyphyllinae, Phyllostominae, Glossophaginae, Phyllostominae, Carollinae y Stenodermatinae (Simmons, 2005). Los murciélagos filostómidos tienen como característica distintiva la presencia de una hoja nasal la cuál es un apéndice cutáneo en forma de hoja lanceolada en la punta de la nariz, aunque en algunos géneros está reducida o modificada. Se caracteriza también por presentar tres falanges en el tercer dígito del ala. Las orejas varían de pequeñas a grandes y presentan trago. La cola y el uropatagio tienen diferentes variaciones de longitud, pueden ser largos o muy reducidos; el color del pelo también es variable, de blanco a marrón, y algunas especies tienen dos coloraciones (Villa-R, 1966; Nowak y Paradiso, 1983; Ceballos y Galindo, 1984). Tienen diversos hábitos y especializaciones alimenticias como nectarivoría, polinivoría, frugivoría, insectivoría, carnivoría, omnivoría y sanguivoría. Sin embargo, cerca de la mitad son visitantes de plantas, 38 especies en 16 géneros son principalmente nectarívoros y polinívoros; 90 especies en 22 géneros son frugívoras aunque algunos de estos géneros como *Artibeus*, *Carollia* y *Phyllostomus* también visitan flores (Koopman, 1981). En México se encuentran 55 especies de filostómidos agrupadas en 32 géneros entre las cuales está *Leptonycteris yerbabuena* (Ceballos y Oliva, 2005).

Leptonycteris yerbabuena es un murciélago de tamaño mediano con el rostro alargado y con una hoja nasal pequeña y triangular. El pelo es corto y denso, la coloración varía de gris humo a café canela o café rojizo en el dorso y más pálido en el vientre. En el uropatagio no tiene pelo y aunque tiene tres vertebras caudales, la cola no es visible externamente. Se caracteriza

porque la longitud del tercer metacarpo es mayor que la longitud en conjunto de la primera, segunda y tercera falange del tercer dedo. La fórmula dentaria es: I 2/2, C 1/1, P 2/3, M 2/2 = 30. Tiene los incisivos superiores dispuestos en dos pares separados por un espacio y molares alargados con el patrón en forma de W casi perdido (Villa-R, 1966; Cole y Wilson, 2006; Figura 11).



Figura 11. *Leptonycteris yerbabuena* (Cole y Wilson, 2006).

Medidas somáticas. Las medidas somáticas en milímetros son: longitud total, 72—87; pata, 11—16; oreja, 13—18; antebrazo, 50.3—55.0; 3er. Metacarpo, 47.9—53.8; 1ra. falange, 13.4—14.8; 2da. falange, 22.9—25.0 y 3ra. falange del tercer dedo, 10.6—12.3; el peso varía de 15—25 g, y no presenta dimorfismo sexual (Villa-R, 1966; Cole y Wilson, 2006).

Distribución y ecología. Se distribuye desde el sur de California, Arizona y Nuevo México en los Estados Unidos de Norteamérica, extendiéndose por México, Guatemala, El Salvador y Honduras (Cole y Wilson, 2006). En México se encuentra desde Baja California por toda la costa del Pacífico hasta Chiapas; y por la costa del Atlántico desde Nuevo León hacia el sur uniéndose en el centro de México (Villa-R, 1966; Ramírez-Pulido y Alvarez, 1972; Cole y Wilson, 2006; Figura 12). Ocupa principalmente regiones áridas y diferentes tipos de vegetación como matorrales, pastizales áridos, bosques caducifolios y de pino-encino (Cole y Wilson, 2006). Se refugian en cuevas, túneles, minas y construcciones abandonadas donde forman grupos pequeños o colonias de cientos o miles de individuos (Ceballos y Miranda, 2000). Se han observado poblaciones migratorias y residentes. Wilkinson y Fleming (1996) sugieren que existen dos rutas migratorias, una por la costa oeste de México hacia el suroeste de Arizona y la otra por la Sierra Madre Occidental hacia el sureste de Arizona. Rojas-Martínez et al. (1999) reportan que la migración latitudinal ocurre a latitudes cercanas a los 30°N, y son residentes con movimientos altitudinales a latitudes menores a los 21°N.

Alimentación. Se alimenta de polen, néctar y frutos (Cole y Wilson, 2006). Las poblaciones que se distribuyen en el norte de la República Mexicana se alimentan del polen y néctar de agaves y cactus columnares; las poblaciones del centro y suroeste del país aprovechan además bombáceas, fabáceas, convolvuláceas y malváceas (Riechers et al., 2003). También puede ingerir insectos asociados a plantas como trips del género *Carpophilus* y abejas del género *Halictus* (Ceballos y Galindo, 1984).

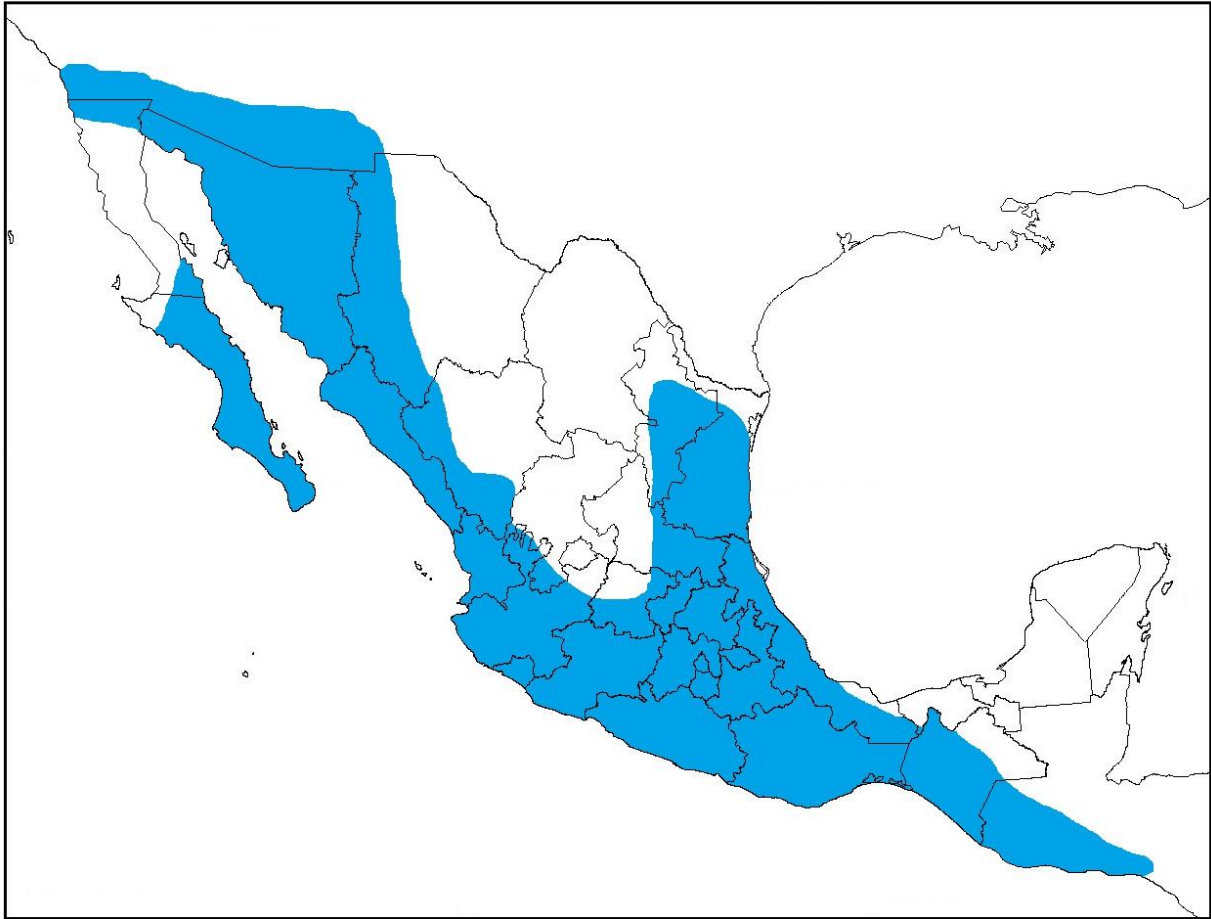


Figura 12. Área de distribución de *Leptoncyteris yerbabuena* (Cole y Wilson, 2006).

Reproducción. El aparato reproductor de las hembras de *L. yerbabuena* corresponde al patrón general de los mamíferos; consta de dos ovarios de forma ovalada, dos oviductos, útero simple, cérvix y vagina. Los dos ovarios son funcionales, sin embargo, el ovario derecho es más activo que el izquierdo y durante la ovulación libera un único óvulo. Los oviductos son cortos y generalmente rodean al ovario ventralmente. El cuerpo uterino es grande. El cérvix se limita a la región caudal del útero, está formado por epitelio mucoso y se continúa con la vagina que se comunica al exterior (Hood y Smith, 1983; Hernández, 2006). El patrón reproductivo de *L. yerbabuena* es monoestro y el periodo de gestación tiene una duración aproximada de seis meses. Las hembras preñadas se separan de los machos y forman colonias de maternidad en otro refugio para cuidar a las crías (Cole y Wilson, 2006). En el norte de México y Estados Unidos la reproducción ocurre en primavera mientras que en las del centro del país en otoño-invierno (Martínez, 2005). Las hembras paren una cría que representa aproximadamente 30% de su masa corporal (Kurta y Kunz, 1987). La cría es altricia, nace con la piel arrugada de tonalidad rosada, y está desnuda, con excepción de la barbilla y entre las extremidades posteriores en donde hay pelo con una longitud menor a 1 mm, y los ojos están cubiertos por los párpados. El cuerpo se pigmenta y cubre de pelo desde el quinto día; los ojos comienzan a abrirse desde el primer día y se encuentran abiertos completamente entre los 5—25 días (Martínez, 2005). La lactancia tiene una duración de cuatro a ocho semanas (Riechers-Pérez et al., 2003; Cole y Wilson, 2006). Los juveniles adquieren el vuelo sostenido de las dos a las cuatro semanas de edad (Martínez, 2005). Al terminar la lactancia la mayoría de la población abandona el refugio (Riechers-Pérez et al., 2003).

JUSTIFICACIÓN

Los murciélagos visitantes de plantas desempeñan un papel muy importante en los ecosistemas al ser polinizadores y dispersores de semillas (Kunz et al., 2011). *Leptonycteris yerbabuena* es un murciélago principalmente polínivoro muy adaptado a las condiciones semiáridas de Norte América y parte de Centroamérica que mantiene una relación de mutualismo muy estrecha con varias especies de *Agave* debido a que contribuyen a su fertilización y a su vez reciben alimento (Koopman, 1981; Howell y Roth, 1981). Entre las plantas que poliniza *L. yerbabuena* se encuentran *Agave salmiana* (maguey pulquero), *A. angustifolia* (agave mezcalero) y *A. tequilana* (agave tequilero), las cuales además de ocupar un lugar importante en las comunidades ecológicas, son de importancia económica y cultural (Arita y del Río, 1990). Actualmente las poblaciones de *L. yerbabuena* están amenazadas por la destrucción de su hábitat, control de plagas, sellado de entradas de minas abandonadas y por la espeleología recreativa (Cole y Wilson, 2006).

Los trabajos en esta especie son escasos y se desconocen muchos de los aspectos de su biología, entre ellos la reproductiva con referencia a su desarrollo embrionario y fetal, crecimiento y madurez sexual.

OBJETIVOS

General:

Describir las etapas del desarrollo embrionario tardío en el murciélago *Leptonycteris yerbabuena*.

Particulares:

1. Identificar y describir algunas de las etapas del desarrollo embrionario tardío de *L. yerbabuena*.
2. Comparar el desarrollo embrionario tardío de *L. yerbabuena* con el de las otras especies de murciélagos en las que se hayan descrito etapas similares.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Los especímenes provienen de tres refugios de la región de Mezcala, en el municipio Eduardo Neri, Guerrero, México (Figura 13). Este municipio se ubica en la región centro del estado de Guerrero, entre los 17°36' y 17°46'N y los 99°38' y 99°59'O; tiene un área de 1289.6 km² y su altitud fluctúa desde los 400 msnm en los márgenes del río Balsas hasta los 2500 msnm, en el cerro El Ocotál. Los refugios que habitan los murciélagos son túneles que fueron construidos por la Comisión Federal de Electricidad en el año 1970 como parte de un proyecto hidroeléctrico que se suspendió. Se localizan en la orilla del río Balsas y miden de 100 a 400 m de largo, por 3 m de ancho y 3 m de altura. El área de estudio tiene un relieve accidentado en las zonas de la parte este y oeste de la Sierra Madre del Sur, semiplano en Amatitlán, Carrizalillo, Huitziltepec y Xochipala y plano en el centro y norte del municipio (Jiménez et al., 2003). Se incluye en las unidades mesoclimáticas muy cálida semiseca y cálida semiseca, con temperatura media anual superior a 26°C y la precipitación oscila entre 600 y 900 mm (Almazán-Catalán et al., 2009).

Los tipos de vegetación dominante son el bosque tropical caducifolio y el bosque de *Quercus*; aunque el primero presenta mayor distribución. Los suelos predominantes son los litosoles y en los márgenes del río Zopilote y sus afluentes estacionales se hallan en menor proporción los fluvisoles. Las formaciones litológicas de Eduardo Neri son Morelos, Mezcala y Balsas (Jiménez et al., 2003).

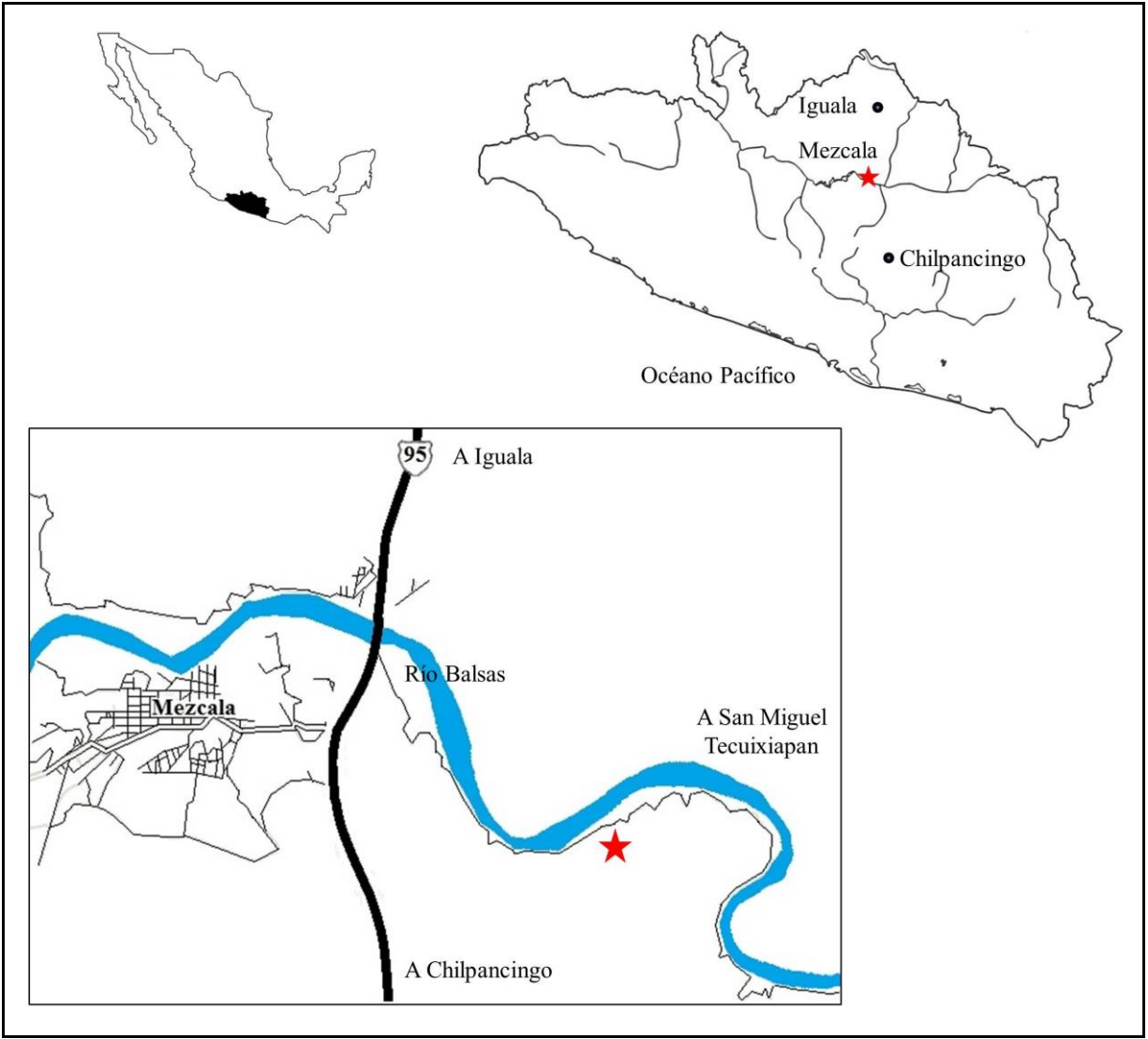


Figura 13. Área de estudio en la región de Mezcala, municipio Eduardo Neri, Guerrero.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se colectaron 18 hembras preñadas del murciélago *Leptonycteris yerbabuena* durante septiembre y octubre de 2010, en la región de Mezcala, Guerrero. Se colocaron redes de nylon en la entrada de los refugios para evitar el escape de los murciélagos y las hembras se capturaron utilizando redes entomológicas. Se les palpó la región abdominal con el fin de hacer un reconocimiento inicial de su estado reproductivo. Se sacrificaron por asfixia y se les tomaron las medidas somáticas básicas: longitud total, longitud de cola, longitud de pata, longitud de oreja y peso (Romero-Almaraz et al., 2007). Las hembras recolectadas se depositaron en bolsas herméticas de plástico y se congelaron para transportarlas al laboratorio.

Se hizo un corte en la región abdominal y se les extrajo el aparato reproductor incluyendo ovarios, oviductos y útero; posteriormente las hembras fueron preparadas en piel y cráneo. Se liberó al embrión de sus membranas extraembrionarias y se le cortó el cordón umbilical (Rasweiler et al., 2009). Para fijarlos se sumergieron en fluido de Bouin durante 48 horas, posteriormente se lavaron con varios cambios de alcohol etílico al 70% y se almacenaron en frascos de plástico con alcohol etílico al 70% en un cuarto a temperatura ambiente para su preservación (Cretkos et al., 2005; Tokita, 2006; Wang et al., 2010).

Con ayuda de un vernier digital (Mitutoyo, NTD12-6, con precisión de ± 0.01 mm) se midió la longitud cabeza-cadera (LCC) de cada embrión, la cual consiste en medir del ápice de la cabeza al ápice de la cadera en el centro de las vértebras de la cola, sin comprimir al embrión (Adams, 2009). Además se pesaron con una balanza digital (Acculab, PP-401, con precisión de ± 0.01 g).

La clasificación y descripción de los embriones en cada etapa embrionaria se hizo con base en el sistema de estadificación realizado para *Carollia perspicillata* por Cretekos et al. (2005) del cual se consideraron las características morfológicas externas diagnósticas de cada etapa de desarrollo.

RESULTADOS

Los 18 embriones de *Leptonycteris yerbabuena* se agruparon en 6 etapas del desarrollo embrionario tardío considerando el sistema de estadificación de *Carollia perspicillata* (Cretekos et al. 2005; Cuadro 1). Los embriones obtenidos corresponden de la etapa 16 a la etapa 24 a excepción de las etapas 17, 18 y 19 que no se encontraron.

Cuadro 1. Estadificación, características principales, LCC (longitud cabeza-cadera) y peso de los embriones examinados.

Etapa	Características principales	Número de especímenes	LCC ± D. E.* (mm)	Peso ± D. E.* (g)
16	Primordio de la pina y trago, retina pigmentada, primordio del párpado, primordio de la hoja nasal, placas de la mano y pata, condensaciones digitales en las placas de la mano, primordio de las membranas alares	2	8.08 ± 2.50 (6.31—9.86)	No registrado
20	Pina, trago, párpados cerrados, hoja nasal, dígitos de las patas y el pulgar del ala se encuentran libres, primordio de las uñas, calcar, el uropatagio encierra la cola	2	16.46 ± 1.39 (15.48—17.45)	0.70 ± 0.00 (0.70—0.70)
21	Lengua visible en el interior de la boca, uñas agudas y queratinizadas	4	21.45 ± 1.56 (20.37—22.52)	1.22 ± 0.16 (1.10—1.30)
22	Párpados abiertos, lengua fuera de la boca, uñas largas, curvas y pigmentadas	5	24.52 ± 1.05 (23.63—24.93)	1.94 ± 0.74 (1.40—2.40)
23	Párpados abiertos, pigmentación en algunas partes del embrión, uñas largas, pigmentadas y afiladas	4	28.43 ± 1.96 (27.46—30.00)	2.85 ± 0.94 (2.30—3.60)
24	Feto con apariencia de adulto, cuerpo más pigmentado, vibrisas pequeñas y poco pelo, párpados parcialmente abiertos	1	32.51	4.50
		Total = 18		

* Desviación estándar

Etapa 16 (E16)

Se analizaron dos embriones con una longitud cabeza-cadera promedio de 8.08 mm (6.31—9.86 mm); no se registró el peso de los embriones. En cada región lateral de la cabeza hay dos elevaciones pequeñas de tejido que corresponden a los primordios de la pina y el trago del oído. En el rostro, se observan los ojos, y en su interior se aprecia la retina pigmentada como una región oscurecida; alrededor del ojo se distingue el primordio del párpado como un engrosamiento de tejido. El surco oral es profundo y en el labio inferior se observa una pequeña hendidura en la línea media. También se aprecian en la parte distal de la mandíbula superior los orificios nasales como dos cavidades pequeñas y una elevación de la piel que es el primordio de la hoja nasal. El dorso de los embriones es en general recto con una ligera flexión cervical. En la región torácica se observan cuatro estructuras planas redondeadas asimétricas que corresponden a las placas de la mano y las placas de la pata. El primordio del propatagio se distingue como una extensión de tejido adelgazado que va a lo largo del borde anterior de la placa de la mano hasta el hombro. En las placas de las manos se reconocen condensaciones de tejido que darán origen a los cinco dígitos y entre ellos, cuatro regiones más delgadas que corresponden al quiropatagio. El primordio del plagiopatagio se extiende entre el borde posterior de la extremidad anterior y el tobillo. El primordio del uropatagio se observa como un borde de tejido entre las extremidades posteriores y la cola (Figura 14).

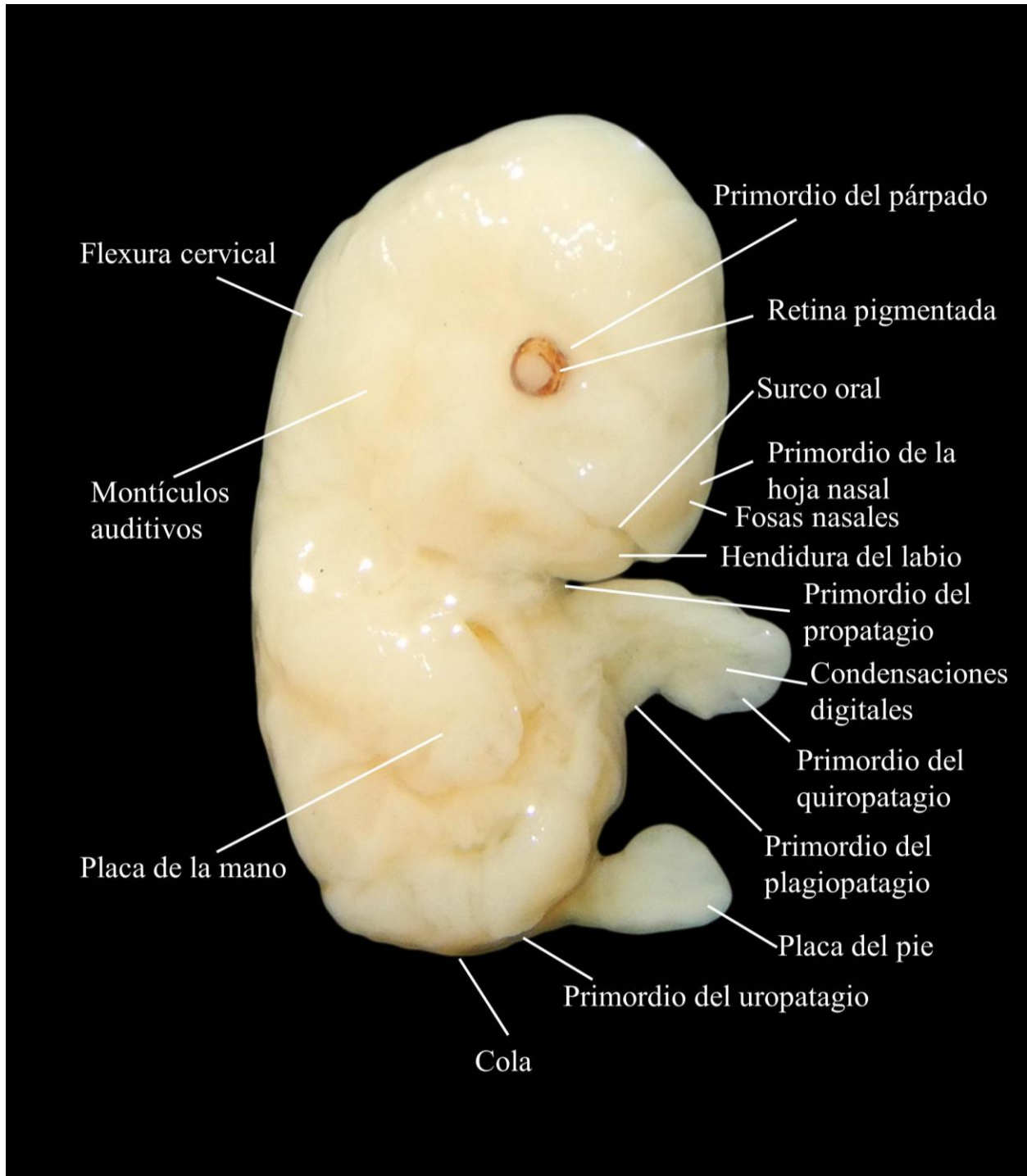


Figura 14. Etapa 16 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaie*. LCC, 8.08 mm; peso no registrado.

Etapa 20 (E20)

Se analizaron dos embriones con una longitud cabeza-cadera promedio de 16.46 mm (15.48—17.45 mm) y un peso promedio de 0.70 g (0.70—0.70 g). En la región cefálica, en la oreja, se observa la pina como una estructura plana de forma triangular que está ligeramente curvada hacia el interior y cubre al trago, que se distingue como un lóbulo alargado pequeño. En los ojos, los párpados están cerrados. El surco oral es más profundo, la boca se nota alargada y ligeramente abierta por lo que se puede ver en su interior la lengua; en el labio inferior, la hendidura de la línea media es más notoria y se observan verrugas pequeñas en su borde. Los orificios nasales se distinguen claramente así como una hoja nasal triangular pequeña. La flexión cervical es menor por lo que el embrión se encuentra más recto. Existe un incremento en el tamaño de las extremidades; además, las anteriores tienen una flexión en el codo y en la muñeca; y en las posteriores, en la rodilla y en el tobillo. Las extremidades anteriores cubren el rostro y lo ocultan completamente; mientras que las extremidades posteriores se sobreponen una sobre otra. Los dígitos de las patas y el pulgar se encuentran libres, y en su parte distal se observan los primordios de las uñas como una protuberancia de tejido. Debajo del ombligo se observa el tubérculo genital. En el tobillo se observa el calcar como una protuberancia ósea en forma de espícula al margen del uropatagio. Las membranas alares se aprecian bien desarrolladas y el uropatagio encierra completamente la cola (Figura 15A y 15B).

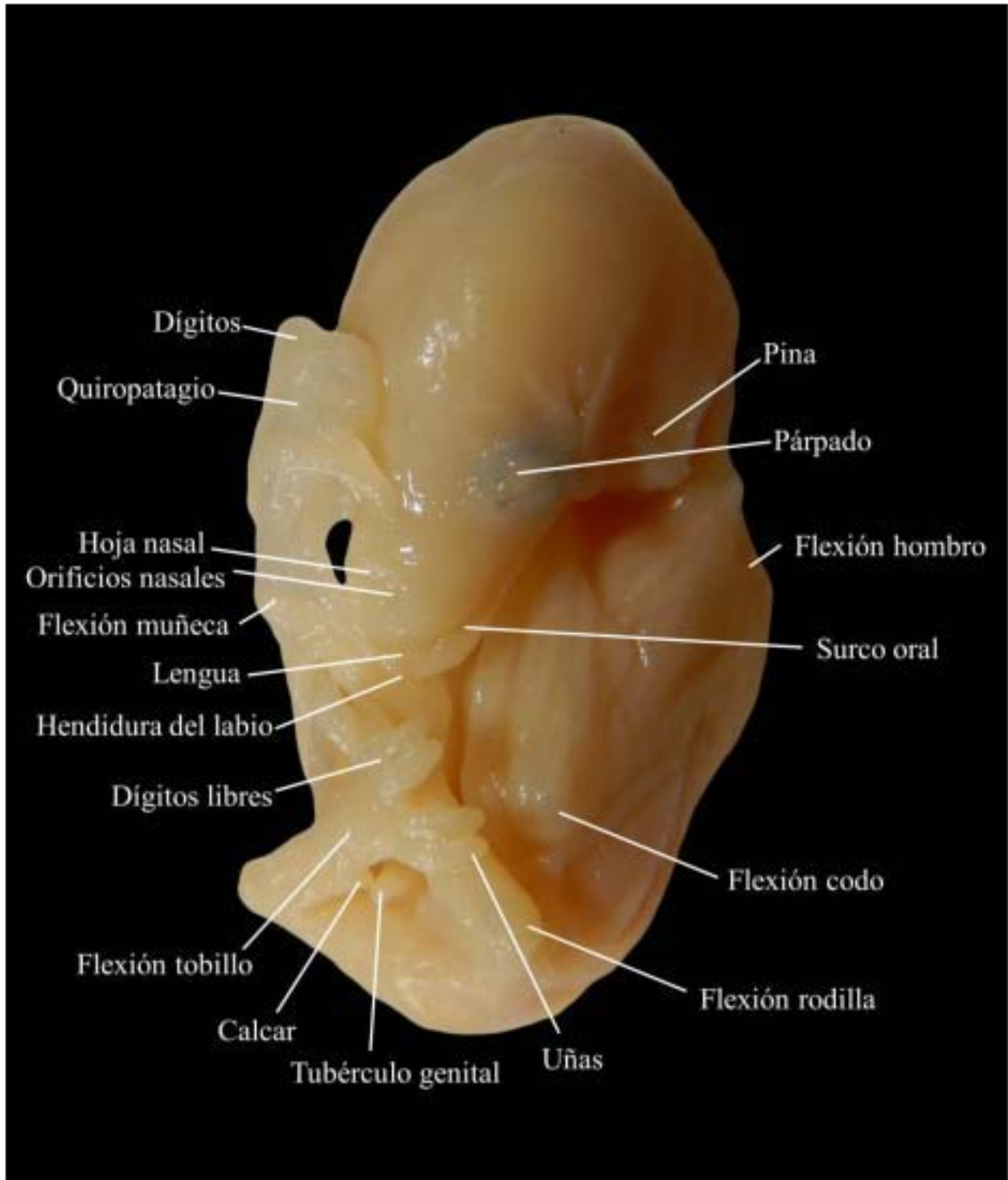


Figura 15A. Etapa 20 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaee*. LCC, 16.46 mm; peso, 0.70 g.

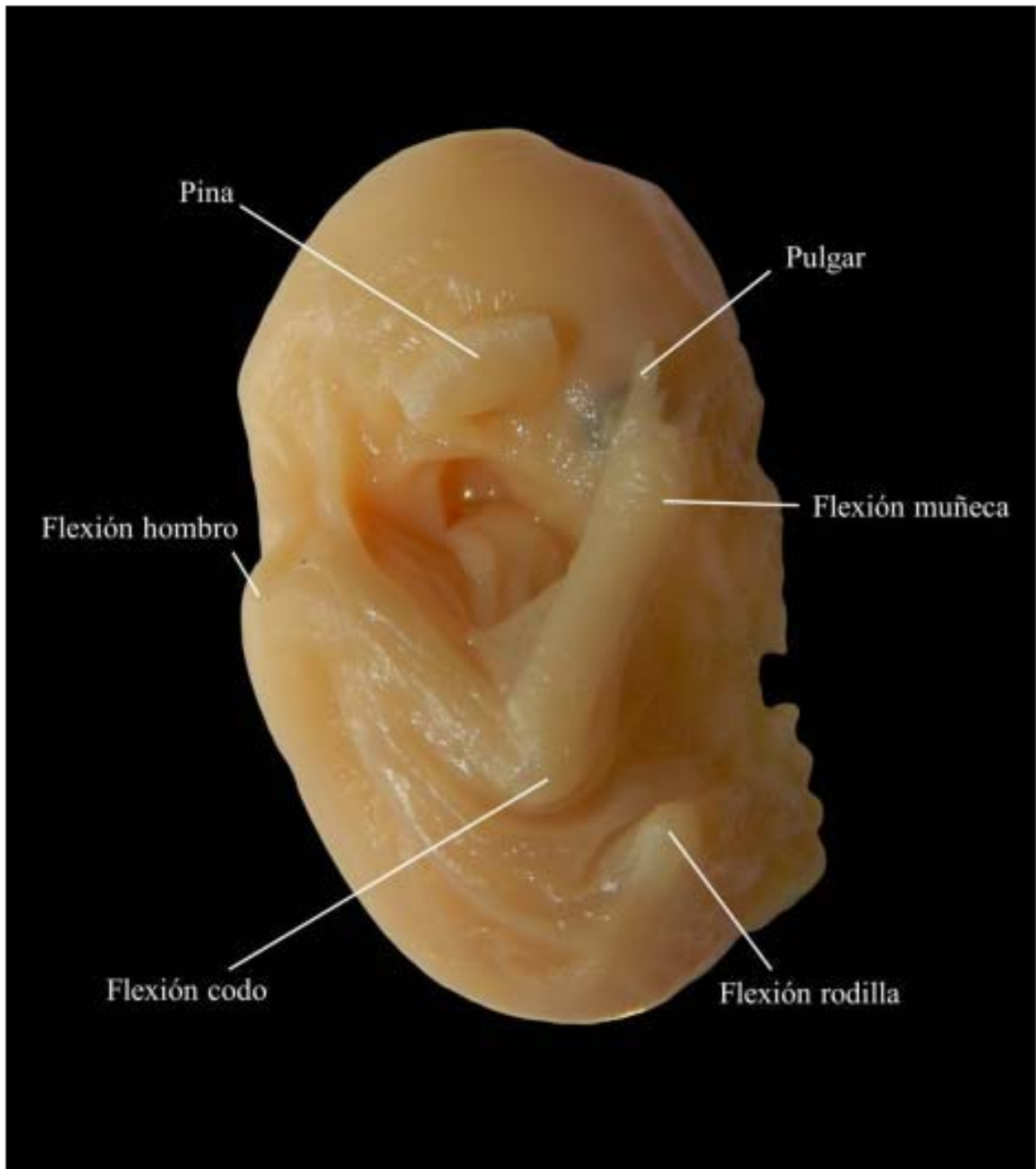


Figura 15B. Etapa 20 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuena*. LCC, 16.46 mm; peso, 0.70 g.

Etapa 21 (E21)

Se analizaron cuatro embriones con una longitud cabeza-cadera promedio de 21.45 mm (20.37—22.52 mm) y un peso promedio de 1.22 g (1.10—1.30 g). El embrión es similar a la etapa previa pero su tamaño es mayor. En la región cefálica, la pina es más grande y recta y está en dirección hacia la boca, se ha separado de la cabeza por lo que se observa parcialmente el trago, que ahora está más alargado. En los ojos, los párpados comienzan a abrirse. La boca es más alargada, entreabierta y la lengua es visible en su interior. La hoja nasal es más grande. En las extremidades hay una mayor flexión en los codos, muñecas, rodillas y tobillos. Las extremidades anteriores se pueden observar una cubriendo el rostro y la otra plegada en la parte ventral del cuerpo mientras que las posteriores continúan sobrepuestas. Los dígitos de las extremidades son más alargados. Las uñas son claramente visibles en los pulgares y en los dígitos de las extremidades posteriores; son agudas y queratinizadas. En el tobillo, el calcar es más grande y notorio. Las membranas alares son de mayor longitud, delgadas y permanecen pegadas en el cuerpo (Figura 16).

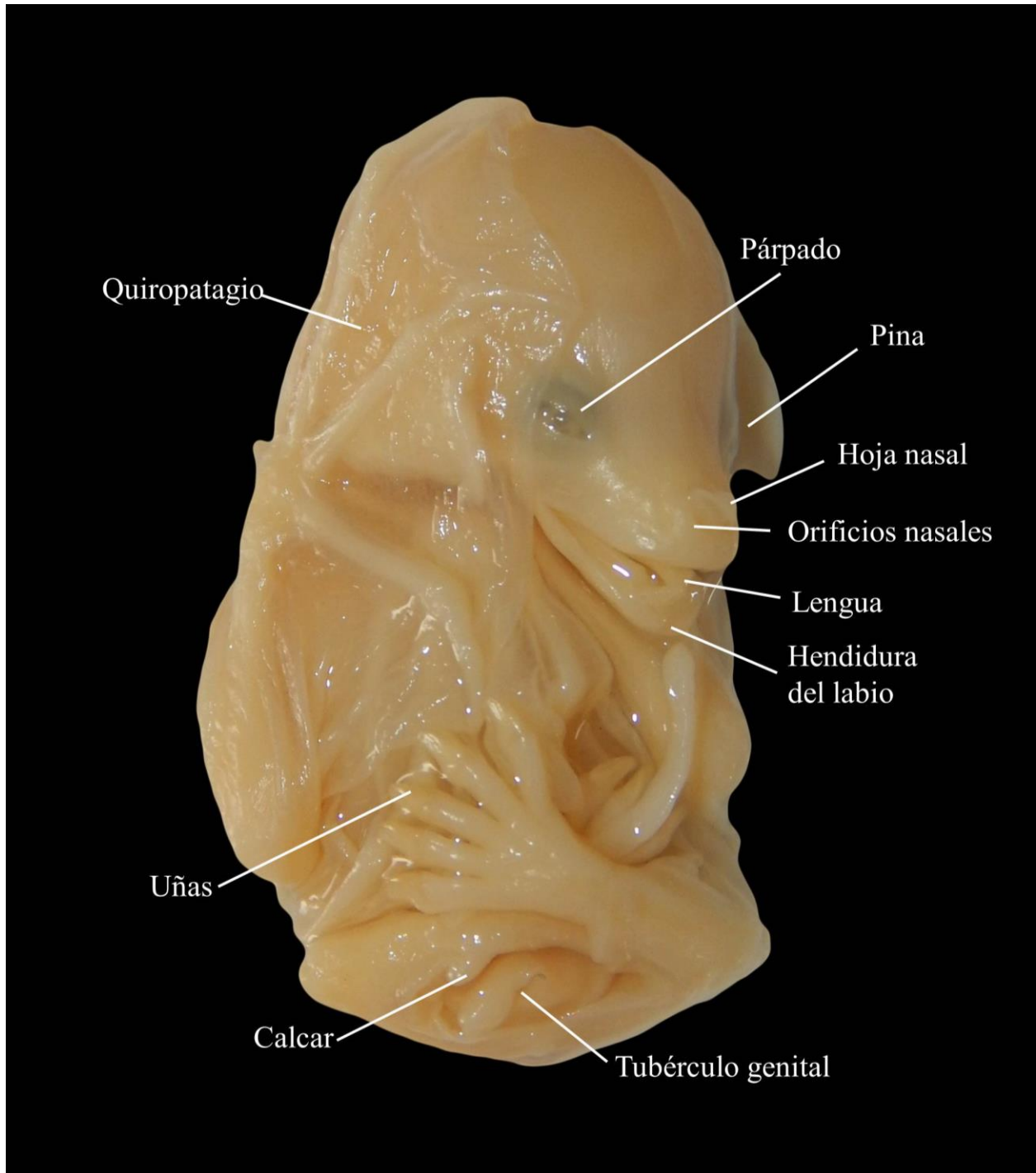


Figura 16. Etapa 21 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaie*. LCC, 21.45 mm; peso, 1.22 g.

Etapa 22 (E22)

Se revisaron cinco embriones con una longitud cabeza-cadera promedio de 24.52 mm (23.63—24.93 mm) y un peso promedio de 1.94 g (1.40—2.40 g). La apariencia general del embrión es similar a la de la etapa anterior. En los ojos, los párpados están abiertos. En la boca, la lengua sobresale del surco oral y se observan los dientes en desarrollo en la mandíbula superior e inferior. La hoja nasal es más grande y tiene claramente forma triangular. En estos embriones las extremidades anteriores se encuentran dobladas y pegadas en la parte ventral del cuerpo, de manera que las muñecas están en contacto con la barbilla o a los lados del cuello, y las extremidades posteriores ya no se sobreponen una sobre la otra. En los dígitos, las uñas son más largas, curvas y pigmentadas (Figura 17).

Etapa 23 (E23)

Se examinaron cuatro embriones con una longitud cabeza-cadera promedio de 28.43 mm (27.46—30.00 mm) y un peso promedio de 2.85 g (2.30—3.60 g). El embrión presenta pigmentación de tonalidad café claro en la nuca, alrededor de los orificios nasales, el dorso y en las patas. A los lados de la cabeza, las pinas se pueden observar una orientada en dirección hacia la boca y la otra erguida, o bien, ambas pinas erguidas por lo que el trago es visible. En los ojos, los párpados están completamente abiertos. En la boca, la lengua continúa fuera de ésta. En las patas, las uñas son muy largas, pigmentadas y afiladas. El tubérculo genital está diferenciado y se puede definir el sexo del embrión (Figura 18).

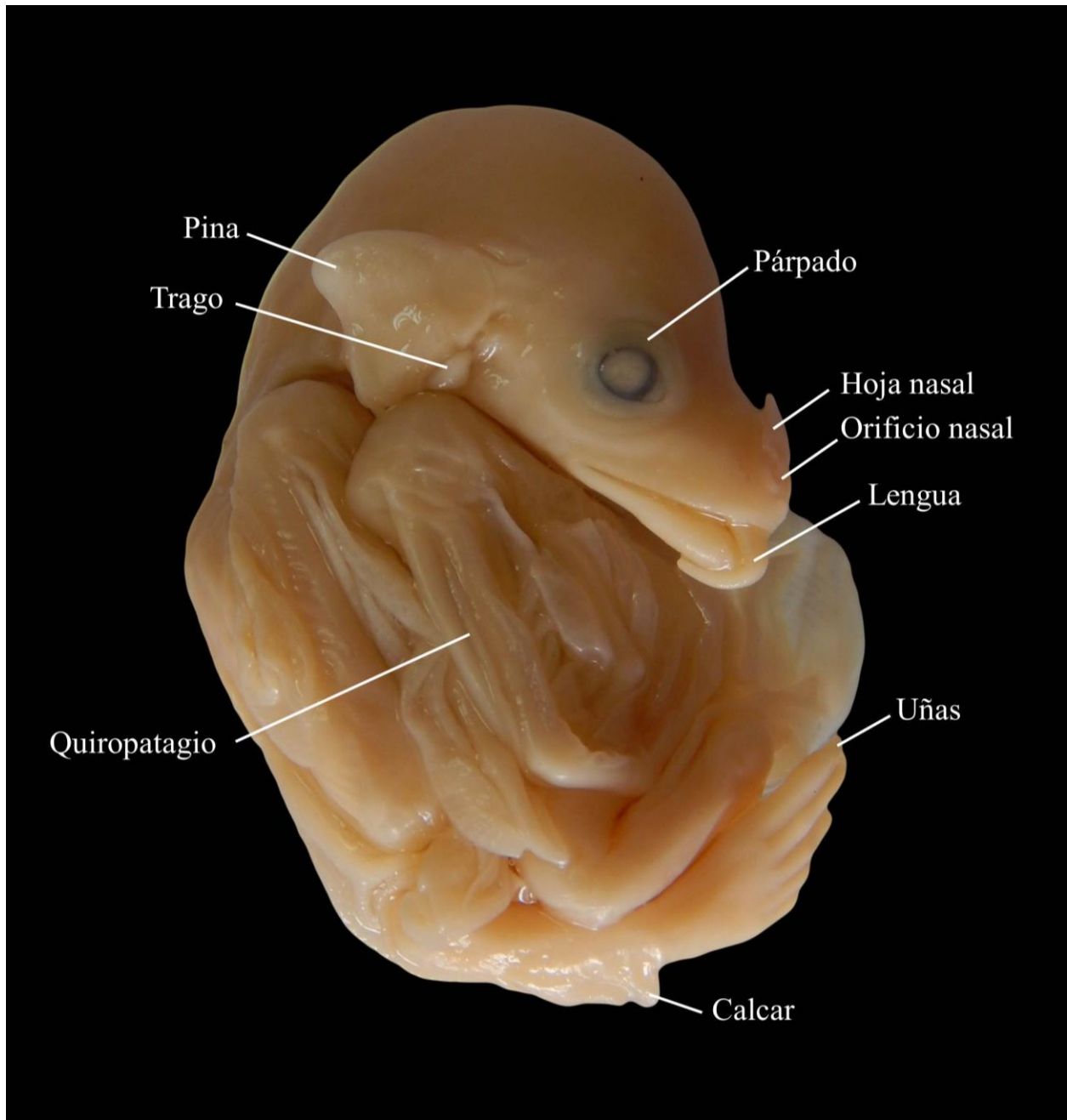


Figura 17. Etapa 22 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaee*. LCC, 24.52 mm; peso, 1.94 g.

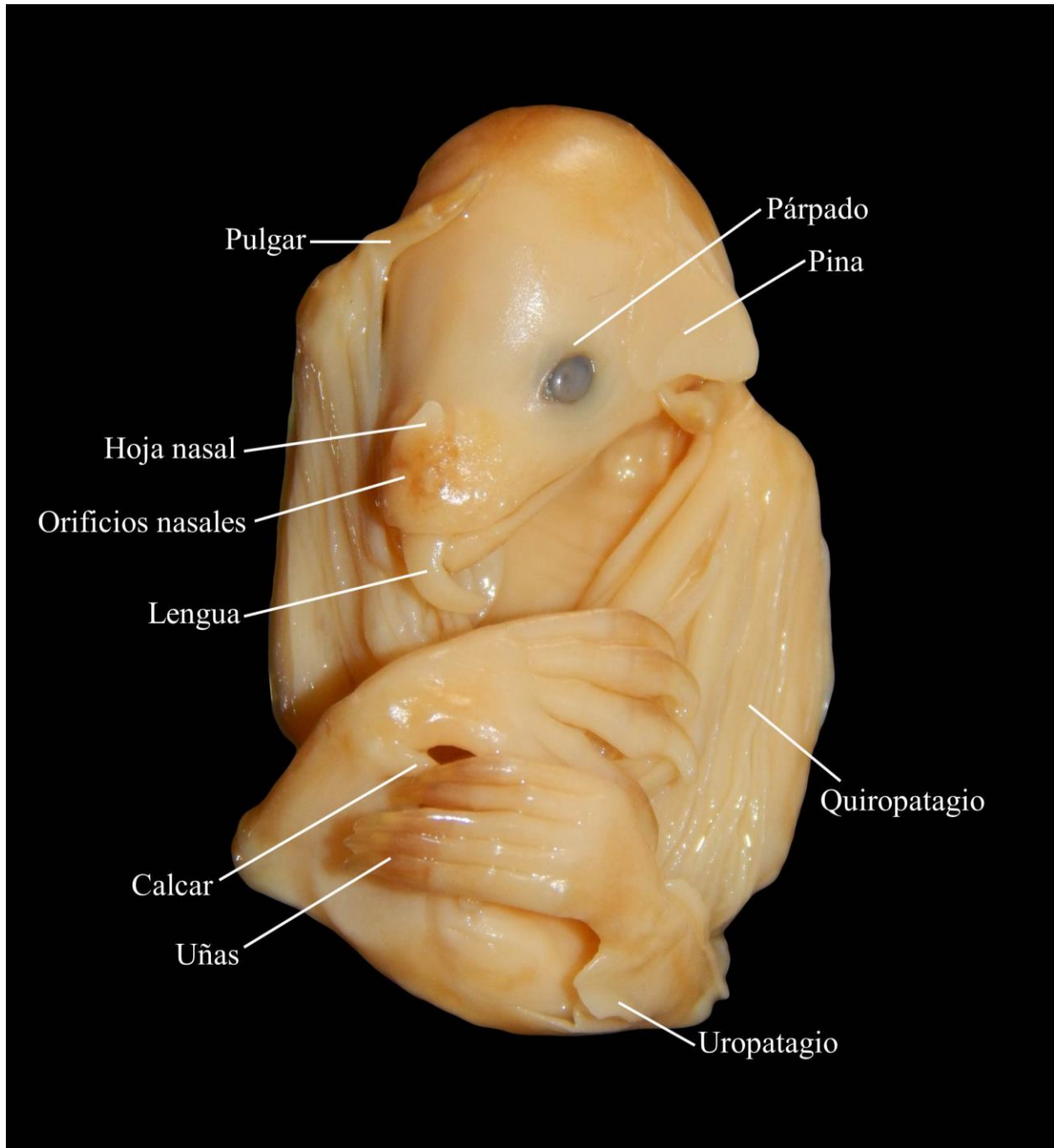


Figura 18. Etapa 23 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaie*. LCC, 28.43 mm; peso 2.85 g.

Etapa 24 (E24) o Fetal

Se analizó un feto con una longitud cabeza-cadera de 32.51 mm y un peso de 4.50 g. En general, todas las estructuras del feto son más grandes, han alcanzado su clara diferenciación por lo que tiene la apariencia del adulto. El cuerpo está más pigmentado que en la E23 de tono café claro, pero el pigmento es más notorio alrededor de los orificios nasales. Se observan vibrisas pequeñas alrededor de la boca y un poco de pelo en la superficie dorsal del feto y las patas. En los ojos, los párpados están parcialmente abiertos ya que empiezan a cerrarse. En la boca, la lengua ya no sobresale; la hendidura media del labio inferior es más notoria y sus verrugas se observan claramente; los dientes de la mandíbula superior e inferior están más desarrollados. Las extremidades anteriores se encuentran dobladas hacia a los lados del cuerpo y los dígitos se encuentran sobre la superficie ventral del cuerpo, mientras que las extremidades posteriores están sobrepuestas en la parte ventral del feto, y las uñas alcanzan a tocar la boca. Las uñas son largas, muy afiladas y pigmentadas. Las membranas alares son muy delgadas y translúcidas (Figura 19).

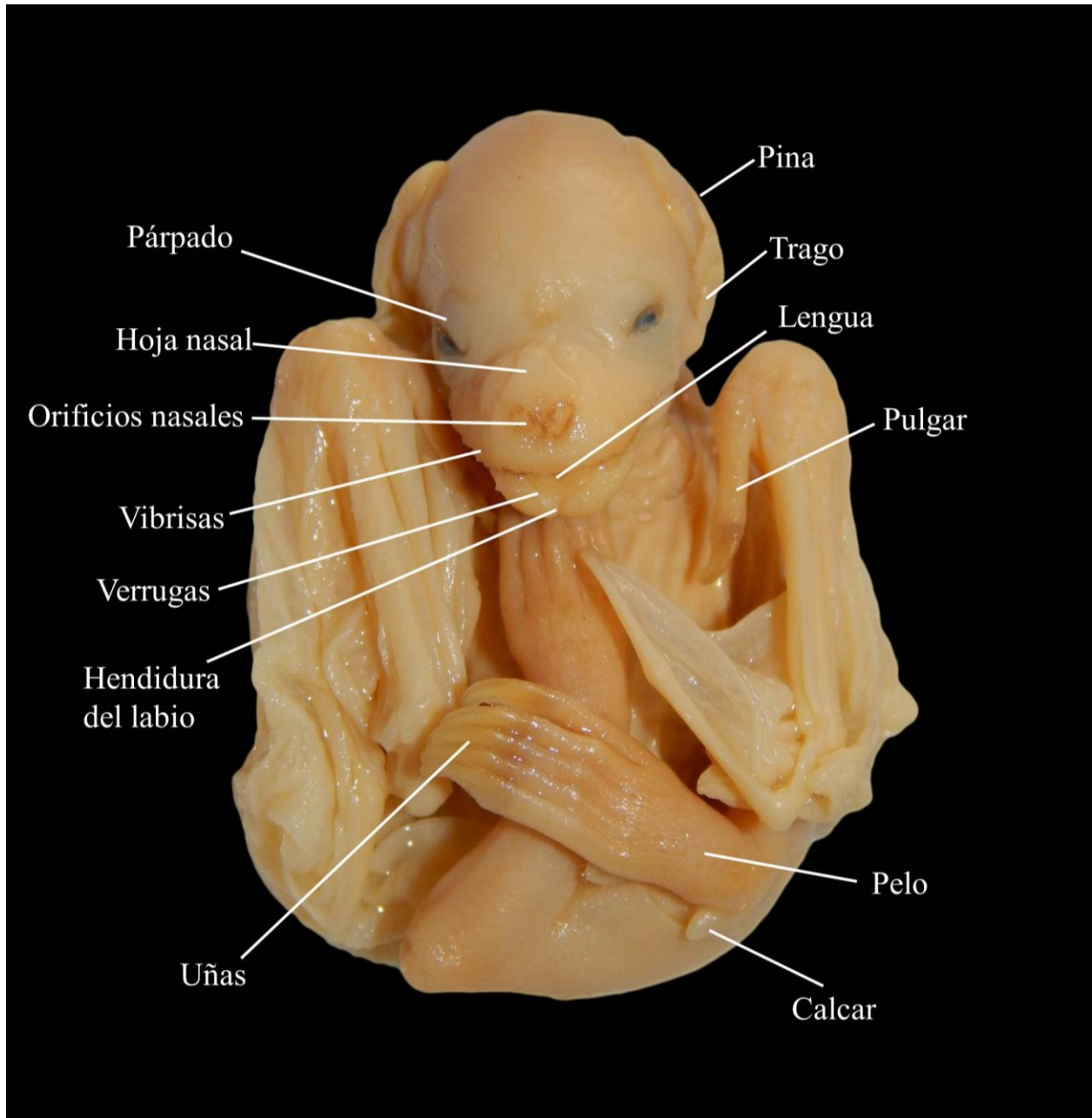


Figura 19. Etapa 24 del desarrollo embrionario de *Leptonycteris yerbabuenaie*. LCC, 32.51 mm; peso, 4.50 g.

DISCUSIÓN

La reproducción en *Leptonycteris yerbabuena* es asincrónica en las poblaciones de Mezcala y durante el periodo de gestación se encontraron embriones en diferentes etapas del desarrollo embrionario en fechas similares, lo cual concuerda con lo señalado por Hayward y Cockrum (1971) quienes observaron en poblaciones de Arizona hembras en diferentes etapas de preñez, recién nacidos y juveniles en la misma colonia de maternidad. Esta asincronía puede deberse a diferencias en la disponibilidad de alimento e interacciones sociales (Heideman, 2000) o al hecho de que la colonia de maternidad está formada por varias poblaciones que llegan al refugio pero que podrían provenir de sitios con diferentes condiciones de hábitat o clima, lo que favorece la asincronía.

En el patrón de desarrollo embrionario descrito para los murciélagos con base en el filostómido *Carollia perspicillata* (Cretkos et al., 2005) reconocen 24 etapas en el desarrollo embrionario que se puede dividir en dos, el temprano y el tardío. El desarrollo temprano corresponde a las primeras 9 etapas que comprenden desde la fecundación hasta el comienzo de la diferenciación de los diferentes órganos, mientras que el tardío abarca desde la etapa 10 hasta la 24, durante el cual ocurre la diferenciación y desarrollo de tejidos y órganos hasta el nacimiento de la cría (Cretkos et al., 2005; Caravaca et al., 2005). En *L. yerbabuena* se describe el desarrollo embrionario tardío de la etapa 16 a la etapa 24 a excepción de las etapas E17, E18 y E19 que no se encontraron y se ajusta de manera general con el desarrollo embrionario tardío descrito para *C. perspicillata*, de acuerdo con el sistema de estadificación de Cretkos et al. (2005). En comparación con el desarrollo embrionario tardío de los murciélagos *Rousettus amplexicaudatus* (Giannini et al., 2006), *Pipistrellus abramus* (Tokita, 2006),

Molossus rufus (Nolte et al., 2009), *Miniopterus natalensis* (Hockman, et al., 2009), *Miniopterus schreibersii*, *Hipposideros armiger* e *Hipposideros pratti* (Wang et al., 2010) existen diferencias principalmente en el desarrollo de estructuras de las regiones craneofaciales y de la cola.

En la E16 la retina del ojo se observa pigmentada y los primordios del propatagio y plagiopatagio ya desarrollados en *L. yerbabuena* al igual que en *C. perspicillata* (Cretekos et al., 2005), *P. abramus* (Tokita, 2006), *M. natalensis* (Hockman, et al., 2009), *M. schreibersii*, *H. armiger* e *H. pratti* (Wang et al., 2010), sin embargo en estas especies la pigmentación de la retina y los primordios del propatagio y plagiopatagio aparecen por primera vez en la E14, lo cual podría indicar que en *L. yerbabuena* también ocurre en etapas anteriores a la 16.

Los murciélagos de las familias Rhinopomatidae, Nycteridae, Megadermatidae, Rhinolophidae, Phyllostomidae y Antrozoidae poseen un apéndice cutáneo en la nariz asociado a la ecolocación que actúa como modulador de la frecuencia, intensidad y dirección de los sonidos emitidos (Hill y Smith, 1992). La morfología de este apéndice es variable, por ejemplo, en los murciélagos de la familia Phyllostomidae se puede observar esta estructura en forma de hoja simple, mientras que en murciélagos de la familia Rhinolophidae se compone de varios pliegues cutáneos que componen un apéndice en forma de herradura (Vaughan, 1972). En *L. yerbabuena* el primordio de la hoja nasal se observa en la etapa 16 al igual que en *C. perspicillata* (Cretekos et al., 2005) y continúa su desarrollo hasta alcanzar la apariencia del adulto en la etapa 22; a diferencia de *C. perspicillata* el tamaño de la hoja nasal en *L. yerbabuena* es menor en proporción a su rostro, lo cual puede ser debido a las diferencias en sus hábitos de alimentación y forrajeo. Por otro lado, en los rinolófidos *H. pratti* e *H. armiger* (Wang et al., 2010) también se observa en esta etapa el primordio del primer pliegue cutáneo y continúan su desarrollo hasta alcanzar la apariencia del adulto en la E20 y E24 respectivamente.

Finalmente, en los murciélagos *Rousettus amplexicaudatus* (Giannini et al., 2006), *Pipistrellus abramus* (Tokita, 2006), *Molossus rufus* (Nolte et al., 2009), *Miniopterus natalensis* (Hockman, et al., 2009) y *Miniopterus schreibersii* (Wang et al., 2010) no se observan apéndices cutáneos debido a que ellos no desarrollan hoja nasal.

En *L. yerbabuena* se observa en la E16 el primordio del uropatagio entre las patas y la cola al igual que en *C. perspicillata* (Cretkos et al., 2005), *R. amplexicaudatus* (Giannini et al., 2006), *P. abramus* (Tokita, 2006), *M. rufus* (Nolte et al., 2009) y *M. schreibersii* (Wang et al., 2010), mientras que en los murciélagos *M. natalensis* (Hockman, et al., 2009) e *H. armiger* (Wang et al., 2010) el primordio del uropatagio se observa en la E17. En *C. perspicillata* (Cretkos et al., 2005) y *R. amplexicaudatus* (Giannini et al., 2006) la cola se encierra en la E18; en los murciélagos *H. armiger* e *H. pratti* (Wang et al., 2010) ocurre en la E19; en *M. natalensis* (Hockman, et al., 2009), *M. schreibersii* (Wang et al., 2010) y *P. abramus* (Tokita, 2006) hasta la E20; mientras que en *M. rufus* (Nolte et al., 2009) la cola permanece libre. En *L. yerbabuena* se observó que la cola ya está cubierta por el uropatagio en la E20, sin embargo no es posible determinar con exactitud la etapa en la que se observa por primera vez ya que no se encontraron especímenes que correspondan con las etapas E17, E18 y E19 además de ser muy variable entre especies, pero debido a las similitudes en el desarrollo de las estructuras con *C. perspicillata* podría cubrirse en la E18. La asincronía en el desarrollo del uropatagio y el encubrimiento de la cola puede explicarse debido a que la morfología del uropatagio es muy variable y está correlacionada con su tipo de forrajeo. Los murciélagos nectarívoros y frugívoros poseen un uropatagio reducido, mientras que el uropatagio de algunos murciélagos insectívoros es más largo y ancho ya que les sirve para capturar a su presa durante el vuelo (Gardiner et al., 2011).

En la E20 en las extremidades de *L. yerbabuena* se observan flexiones en el codo, la muñeca, la rodilla y el tobillo, lo cual sugiere que pueden aparecer a partir de la E17 del mismo modo que en *C. perspicillata* (Cretekos et al., 2005), *P. abramus* (Tokita, 2006), *M. rufus* (Nolte et al., 2009), *M. natalensis* (Hockman, et al., 2009) y *M. schreibersii* (Wang et al., 2010) ya que en la E16 aún no se observan y en la E20 ya están presentes.

Durante el desarrollo embrionario los párpados de los murciélagos se abren y cierran, en la E20, los párpados de *L. yerbabuena* se encuentran cerrados, en la E21 comienzan a abrirse; en la E22 los párpados se reabren al igual que en *C. perspicillata* (Cretekos et al., 2005) y para la última etapa, la E24, se observa que los párpados de *L. yerbabuena* comienzan a cerrarse a diferencia de *C. perspicillata* (Cretekos et al., 2005) que permanece con los ojos abiertos. Esto concuerda con lo reportado para las crías recién nacidas de ambas especies, porque mientras las crías de *L. yerbabuena* nacen con los ojos cerrados las crías de *C. perspicillata* nacen con los ojos abiertos (Gould, 1975). Asimismo, los fetos de *L. yerbabuena* presentan poco pigmento en el cuerpo, vibras y pelo corto extendido en las partes dorsales del cuerpo y párpados cerrados que representan las características de una cría altricia como se ha reportado en los recién nacidos de esta especie (Gould, 1975; Martínez, 2005).

CONCLUSIONES

La información obtenida con este trabajo describe parte de un aspecto de la reproducción de *Leptoncyteris yerbabuena*, el desarrollo embrionario. Se describen por primera vez las etapas E16, E20, E21, E22, E23 y E24 del desarrollo embrionario tardío de *L. yerbabuena*.

La reproducción en *L. yerbabuena* es asincrónica en las poblaciones de Mezcala y se encontraron embriones en diferentes etapas del desarrollo embrionario en fechas similares.

El desarrollo embrionario tardío de *L. yerbabuena* se ajusta de manera general con el desarrollo embrionario tardío descrito para *C. perspicillata* de acuerdo con el sistema de estadificación de Cretekos et al. (2005).

Las principales diferencias en el desarrollo embrionario se observaron en las estructuras craniofaciales. En *L. yerbabuena*, una especie que desarrolla apéndices cutáneos, se puede observar el primordio de la hoja nasal en la E16, la cual durante el transcurso del desarrollo embrionario adquiere la forma y tamaño característicos de la especie.

La apariencia del feto de *L. yerbabuena* en la E24 es similar a la del adulto, con todas las estructuras diferenciadas, aunque de menor tamaño y con menor cantidad de pelo y pigmento en la piel.

Se sugiere realizar más estudios enfocados al desarrollo embrionario de *L. yerbabuena* así como de otras especies de quirópteros para completar la información sobre estas etapas de la reproducción en murciélagos.

LITERATURA CITADA

- Adams, R. A. 1992. Stages of development and sequence of bone formation in the little brown bat, *Myotis lucifugus*. *Journal of Mammalogy* 73(1):160—167.
- Adams, R. A. 2009. Methods for assessing prenatal growth and development in bats. Pp. 265—272 en: *Ecological and behavioral methods in the study of bats* (T. H. Kunz y S. Parsons, eds.). 2a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, EUA.
- Allen, H. M. D. 1895. On the embryos of bats. *Contributions from the Zoological laboratory of the University of Pennsylvania* 1:1—49.
- Almazán-Catalán, J. A., A. Tobaada-Salgado, C. Sánchez-Hernández, Ma. De L. Romero-Almaraz, Y. Q. Jiménez-Salmerón y E. I. Guerrero. 2009. Registros de murciélagos para el estado de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 25(1): 177—183.
- Altringham, J. 1999. *Bats: biology and behavior*. Oxford University Press, New York, 262 p.
- Arita, H. T. y C. Martínez del Río. 1990. Interacciones flor-murciélago: un enfoque zocéntrico. *Publicaciones especiales del Instituto de Biología* 4. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología UNAM, 35 p.
- Badwaik, N. K. y J. J. Rasweiler IV. 2000. Pregnancy. Pp. 221—293 en: *Reproductive biology of bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Cambridge.
- Barclay, M. R. R. y D. L. Harder. 2003. Life histories of bats: life in the slow lane. Pp. 209—253 en: *Bat ecology* (T. H. Kunz y M. B. Fenton eds.). The University of Chicago Press, Chicago.

- Bearden, H. J. y J. W. Fuquay. 1982. Reproducción animal aplicada. Manual Moderno, México, 358 p.
- Bradshaw, G. V. R. 1962. Reproductive cycle of the california leaf-nosed bat, *Macrotus californicus*. Science 136(3516):645—646.
- Caravaca, R. F. P., G. J. M. Castel, G. J. L. Guzmán, P. M. Delgado, G. Y. Mena, A. M. J. Alcalde y R. P. González. 2005. Bases de la producción animal. Servicio de publicaciones de la Universidad de Huelva. España, 512 p.
- Carlson, B. M. 2005. Embriología humana y biología del desarrollo. 3a edición. Elsevier, España, 527 p.
- Carter, A. M. y A. Mess. 2008. Evolution of the placenta and associated reproductive characters in bats. Journal of Experimental Zoology (Mol. Dev. Evol.) 310B:428—449.
- Ceballos, G. G. y C. L. Galindo. 1984. Mamíferos silvestres de la cuenca de México. Editorial Limusa, México, 299 p.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación ecológica de Cuixmala, A. C., México, 502 p.
- Ceballos, G. y G. Oliva (Coords.). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 986 p.
- Cole, F. R. y D. E. Wilson. 2006. *Leptonycteris yerbabuena*. Mammalian species 797:1—7.

- Cretekos, C. J., S. D. Weatherbee, C-H. Chen, N. K. Badwaik, L. Niswander, R. R. Behringer y J. J. Rasweiler IV. 2005. Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian Order *Chiroptera*, based upon timed pregnancies in captive-bred animals. *Developmental Dynamics* 233:721—738.
- Daniel, J. C. 1970. Dormant embryos of mammals. *Bioscience* 20(7):411—415.
- Dye, F. J. 2012. *Dictionary of developmental biology and embryology*. 2a edición. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, 232 p.
- Feldhamer, A. G., C. L. Drickamer, H. S. Vessey, F. J. Merritt y C. Krajewski. 2007. *Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology*. 3a edición. The Johns Hopkins University Press, Estados Unidos, 672 p.
- Gardiner, J. D., G. Dimitriadis, J. R. Cood y R. L. Nudds. 2011. A potential role for bat tail membranes in flight control. *PLoS ONE* 6(3):1—8.
- Giannini, N., A. Goswami y M. R. Sánchez-Villagra. 2006. Development of integumentary structures in *Rousettus amplexicaudatus* (Mammalia: Chiroptera: Pteropodidae) during late-embryonic and fetal stages. *Journal of Mammalogy* 87(5):993—1001.
- Gilbert, S. F. 2005. *Biología del desarrollo*. Médica Panamericana. 7a edición. Buenos Aires, Argentina, 881 p.
- Gould, E. 1975. Neonatal vocalizations in bats of eight genera. *Journal of Mammalogy* 56(1):15—29.

- Hayward, B. y E. L. Cockrum. 1971. The natural history of the western long-nosed bat, *Leptonycteris sanborni*. Western New Mexico University Research in Science 1: 75—123.
- Heideman, P. D. 2000. Environmental regulation of reproduction. Pp. 469—499 en: Reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Cambridge.
- Hernández, G. S. 2006. Estudio histológico del aparato reproductor femenino de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* durante un ciclo anual en las grutas de Xoxafi, Santiago de Anaya, Hidalgo. Tesis de Licenciatura, Instituto Politécnico Nacional, 104 p.
- Hill, J. E. y J. D. Smith. 1992. Bats a natural history. University of Texas Press Austin, Estados Unidos, 233 p.
- Hockman, D., M. K. Mason, D. S. Jacobs y N. Illing. 2009. The role of early development in mammalian limb diversification: a descriptive comparison of early limb development between the natal long-fingered bat (*Miniopterus natalensis*) and the mouse (*Mus musculus*). Developmental Dynamics 238:965—979.
- Hood, C. S. y J. D. Smith. 1983. Histomorphology of the female reproductive tract in phyllostomid bats. Occasional Papers The Museum, Texas Tech University 86, 1—38.
- Howell, D. J. y B. S. Roth. 1981. Sexual reproduction in agaves: the benefits of bats; the cost of semelparous advertising. Ecology 62(1):1—7.
- Jiménez, J. R., M. G. Martínez, S. A. Valencia, R. D. Cruz, J. L. J. Contreras, E. G. Moreno y J. S. Calónico. 2003. Estudio florístico del Municipio Eduardo Neri, Guerrero. Anales del

- Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 74(1):79—142.
- Karim, K. B. y K. P. Bhatnagar. 2000. Early embryology, fetal membranes, and placentation. Pp. 59—92 en: *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats* (R. A. Adams y S. C. Pedersen, eds). Cambridge University Press, New York.
- Kleiman, D. G. y T. M. Davis. 1979. Ontogeny and maternal care. Pp. 387—402 en: *Biology of bats of the New World Family Phyllostomidae. Part III* (R. J. Baker, J. K. Jones Jr. y D. C. Carter, eds.). Special Publications The Museum, Texas Tech University, 16.
- Koopman, K. F. 1981. The distributional patterns of new world nectar-feeding bats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68(2):352—369.
- Krishna, A. y K. P. Bhatnagar. 2011. Hormones and Reproductive Cycles in Bats. Pp. 241—289 en: *Hormones and Reproduction of Vertebrates. Volume 5: Mammals* (D. O. Norris y K. H. Lopez, eds.). Elsevier, London.
- Krutzsch, H. P. 2000. Anatomy, physiology and cyclicity of the male reproductive tract. Pp. 91—155 en: *Reproductive biology of bats* (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Cambridge.
- Kunz, T. H., E. Braun de Torrez, D. Bauer, T. Lobo y T. H. Fleming. 2011. Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1223:1—38.
- Kurta, A. y T. H. Kunz. 1987. Size of bats at birth and maternal investment during pregnancy. *Symposium of the Zoological Society of London* 57:79—106.

- Lawrence, M. A. 1991. Biological observations on a collection of New Guinea *Syconycteris australis* (Chiroptera, Pteropodidae) in the American Museum of Natural History. American Museum Novitates, 3024:1—27.
- Malpoux, B. 2006. Seasonal regulation of reproduction in mammals. Pp. 2231—2281 en: Knobil and Neill's physiology of reproduction. Volume 2. (J. D. Neill ed.). 3a edición. Elsevier, United States of America.
- Martínez, C. S. T. 2013. Biología reproductiva y crecimiento postnatal de *Macrotus waterhousii* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la región de Mezcala, Guerrero. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 66 p.
- Martínez, M. C. 2005. Crecimiento y desarrollo postnatal en *Leptonycteris curasoae* (Phyllostomidae: Glossophaginae) de la cueva “Los laguitos”, Chiapas, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 48 p.
- Moore, K. L. y T. V. N. Persaud. 2004. Embriología clínica, el desarrollo del ser humano. 7a edición. Elsevier, Madrid, España, 558 p.
- Neuweiler, G. 2000. The biology of bats. Oxford University Press, New York, 310 p.
- Nolte, M. J., D. Hockman, C. J. Cretkos, R. R. Behringer y J. J. Rasweiler IV. 2009. Embryonic staging system for the black mastiff bat, *Molossus rufus* (Molossidae), correlated with structure-function relationships in the adult. The Anatomical Record 292:155—168.
- Nowak, R. M. y J. L. Paradiso. 1983. Walker's, mammals of the world. Volumen 1. 4a edición. The Johns Hopkins University Press, London. 1306 p.

- Orr, R. T. 1970. Development: prenatal and postnatal. Pp. 217—231 en: Biology of bats. Vol. I (W. A. Wimsatt, ed.). Academic Press, New York.
- Ramírez-Pulido, J. y T. Alvarez. 1972. Notas sobre los murciélagos del género *Leptonycteris* en México, con la designación del lectotipo de *L. yerbabuena* Martínez y Villa, 1940. The Southwestern Naturalist 16(3—4):249—259.
- Rasweiler IV, J. J. 1979. Early embryonic development and implantation in bats. Journal of Reproduction and Fertility 56:403—416.
- Rasweiler IV, J. J. 1993. Pregnancy in Chiroptera. The Journal of Experimental Zoology 266:495—513.
- Rasweiler IV, J. J. y N. K. Badwaik. 2000. Anatomy and physiology of the female reproductive tract. Pp. 157—219 en: Reproductive biology of bats (E. G. Crichton y P. H. Krutzsch, eds.). Academic Press, Cambridge.
- Rasweiler IV, J. J., C. J. Cretekos y R. R. Behringer. 2009. The short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*. A model for studies in reproduction and development. Pp. 519—555 en: Emerging model organisms: a laboratory manual. Volumen 1 (R. R. Behringer, A. D. Johnson y R. E. Krumlauf, eds.). Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.
- Riechers, A. P., M. Martínez-Coronel y R. L. Vidal. 2003. Consumo de polen en una colonia de maternidad de *Leptonycteris curasoae yerbabuena* en Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74(1):43—66.

- Rojas-Martínez, A. E., A. Valiente-Banuer, M. C. Arizmendi, A. Alcántara-Eguren y H. T. Arita. 1999. Seasonal distribution of the long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in North America: does a generalized migration pattern really exist? *Journal of Biogeography* 26:1065—1077.
- Romero-Almaraz, M. L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada y R. D. Owen. 2007. Mamíferos pequeños, manual de técnicas de captura, preparación, preservación y estudio, 2a edición. Las prensas de Ciencias, México, 201 p.
- Sadler, T. W. 2006. Langman embriología médica con orientación clínica. 9ª edición. Médica Panamericana, Buenos Aires, 566 p.
- Schumacher, S. 1932. Die entwicklung der fledermausflughaut. *Z. Anat. EntwGesch* 98(6):703–721.
- Sil, B. L. M. 2014. Crecimiento y desarrollo postnatal de *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera: Emballonuridae) en refugios artificiales del occidente de Jalisco, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 102 p.
- Simmons, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529 en: *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*, 3a edición, Volumen 1 (D. E. Wilson y D. M. Reeder, eds.). Johns Hopkins University Press.
- Solomon, E. P., L. R. Berg y D. W. Martin. 2001. *Biología*. 5ª edición. McGraw-Hill Interamericana, México, 1237 p.
- Spillmann, F. R. 1925. Beiträge zur kenntnis des fluges der fledermäuse und der ontogenetischen entwicklung ihrer flugapparate. *Acta Zoologica* 6:217–222.

- Tokita, M. 2006. Normal embryonic development of the Japanese pipistrelle, *Pipistrellus abramus*. *Zoology* 109:137—147.
- Tuttle, M. D. y D. Stevenson. 1982. Growth and survival of bats. Pp. 105—150 en: *Ecology of bats* (T. H., Kunz, ed.). Plenum Press, New York.
- Vaughan, T. A. 1972. *Mammalogy*. W. B. Saunders Company, Estados Unidos. 463 p.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan y N. J. Czaplewski. 2011. *Mammalogy*. 5a edición. Jones and Bartlett Publishers, LLC, United States of America, 750 p.
- Villa-R, B. 1966. Los murciélagos de México, su importancia en la economía y la salubridad, su clasificación sistemática. Instituto de Biología, UNAM, México. D. F., 491 p.
- Wang, Z., N. Han, P. A. Racey, B. Ru y G. He. 2010. A comparative study of prenatal development in *Miniopterus schreibersii fuliginosus*, *Hipposideros armiger* and *H. pratti*. *BMC Developmental Biology* 10:10.
- Wilkinson, G. S. y T. H. Fleming. 1996. Migration and evolution of the lesser long-nosed bats *Leptonycteris curasoae*, inferred from mitochondrial DNA. *Molecular Ecology* 5:329—339.