



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DESCRIPCION DE LAS ESTRUCTURAS HISTOLOGICAS DE LA PLACENTA  
DE MICRONYCTERIS MEGALOTIS (PHYLLOSTOMIDAE) Y  
NATALUS STRAMINEUS (NATALIDAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A

CLAUDIA KARINA TORRES VILLASEÑOR

MEXICO, D. F.

1996

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**DESCRIPCION DE LAS ESTRUCTURAS HISTOLOGICAS DE LA PLACENTA  
DE MICRONYCTERIS MEGALOTIS (PHYLLOSTOMIDAE) Y  
NATALUS STRAMINEUS (NATALIDAE)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS (BIOLOGIA ANIMAL)**

**P R E S E N T A**

**CLAUDIA KARINA TORRES VILLASEÑOR**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DR. CORNELIO SANCHEZ HERNANDEZ**

## AGRADECIMIENTOS:

Al Dr. Cornelio Sánchez H, Dra. Ma. del Carmen Uribe A. y Dra. Maricela Villagran por su apoyo y dirección en la realización de este trabajo.

Al Jurado asignado por la revisión de este trabajo.

A la Escuela de Biología de la Universidad Simón Bolívar por haberme facilitado el uso de las instalaciones del laboratorio de histología.

Al laboratorio de Biología del Desarrollo de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. por haberme prestado sus instalaciones.

Al Instituto de Investigaciones en Materiales U.N.A.M. en el cual se realizó parte de este trabajo.

Al Proyecto IN 500494 de DGAPA por su ayuda económica para la realización de este trabajo.

### Fe de Erratas

Pág.	Parrafo	Renglón	Donde dice:	Debe decir:
Indice		15	42	41
Indice		16	43	42
5	2	4	de las clases..	de los órdenes...
10	2	12	durante del ..	durante el...
15	1	2	porque presenta...	presenta...
15	1	6	la ventral...	la región ventral...
16	1	2	de <u>Micronycteris</u> ...	de <u>Micronycteris</u> ...
16	4	1	de es ...	de estas...
17	1	1	clasificación ms...	clasificación mas...
19	3	7	de 56 C...	de 56 °C...
24	3	4	( $\bar{X}$ =0.63...	( $\bar{X}$ =0.63...
24	3	5	( $\bar{X}$ =0.53...	( $\bar{X}$ =0.53...
24	3	6	grandes, pero	grandes pero en el...
25	3	12	en cual sólo...	en el cual sólo...
30	2	8	materno en ...	materno esta en...
31	3	16	( $\bar{X}$ =0.63...	( $\bar{X}$ =0.63...
31	3	16	( $\bar{X}$ =0.53...	( $\bar{X}$ =0.53...
33	3	6	por lo tantola...	por lo tanto...
34	4	4	<u>stramineus</u> , es	<u>stramineus</u> , es
34	4	4	regiones se...	regiones...

*A Javier, el amor de mi vida, por ser mi complemento*

## ÍNDICE

- Resumen	1
- Introducción	3
- Antecedentes	5
Placentación en murciélagos	10
- Diagnósis	15
<u>Micronycteris megalotis</u>	
<u>Natalus stramineus</u>	
- Objetivos	16
- Hipótesis	17
- Material y Métodos	19
- Resultados	20
<u>Micronycteris megalotis</u>	
Características del embrión	
Morfología macroscópica de la placenta	
Morfología microscópica de la placenta	
<u>Natalus stramineus</u>	24
Características del embrión	
Morfología macroscópica de la placenta	
Morfología microscópica de la placenta	
- Discusión	30
- Conclusiones	34
- Glosario	35
- Apéndice I. Anatomía comparada de las placentas de mamíferos eutherios.	37
- Apéndice II. Sistemática del orden Chiroptera	42
- Literatura citada	43

## RESUMEN

La placenta es un órgano de vital importancia fisiológica para el desarrollo embrionario de los mamíferos y de algunos vertebrados (reptiles); además de ser un órgano complejo constituido por tejido fetal (trofoblasto y mesénquima) y materno (endometrio y sangre). La disposición de estos tejidos varía dependiendo del tipo vertebrado, y por ello en algunos trabajos sobre filogenia de éstos, se ha utilizado como indicador de categorías taxonómicas superiores a nivel de clase y subclase, y en algunos casos de familia. La característica considerada para este tipo de estudios, ha sido la relación de los tejidos fetal y materno, y en pocos casos se han utilizado las características de los componentes celulares, como es la presencia o ausencia de núcleos en el endotelio materno.

El objetivo de este trabajo fue el de realizar la descripción morfológica (macroscópica y microscópica) de la placenta definitiva de dos especies pertenecientes a diferentes familias de murciélagos: Micronycteris megalotis (Phyllostomidae) y Natalus stramineus (Natalidae), con especial atención en los componentes celulares del endotelio materno, y comparando esta característica con la posición taxonómica, a nivel de familia, para la cual se planteó la hipótesis en la que se consideró primitivo si presentaba un endotelio materno nucleado y avanzado si era anucleado o ausente.

Los especímenes fueron colectados en los estados de Campeche, Michoacán y Morelos. Se disecaron los embriones junto con su placenta y útero, y se les tomaron sus características morfológicas. La placenta junto con el útero fueron procesados histológicamente para las técnicas de tinción H-E, Tricrómica de Gallego y se impregnaron con plata utilizando la técnica de doble impregnación Argéntica de Cajal para cortes en parafina. Se realizaron observaciones a microscopía óptica poniendo especial atención en las características celulares del endotelio materno, trofoblasto, mesénquima y endotelio fetal.

Por la disposición de las vellosidades coriónicas la placenta de las dos especies estudiadas fue discoidal, pero Natalus stramineus presentó dos discos, uno en posición cefálica y otro en posición caudal. Desde el punto de vista histológico la placenta de Micronycteris megalotis fue endoteliochorial con la presencia de un endotelio hipertrofiado y la de Natalus stramineus fue hemocorial, presentando un citotrofoblasto nucleado y ausencia de sinciotrofoblasto; además se estudió la región paraplacental de esta especie, la cual presentó una relación feto-materno de tipo epiteliochorial. Debido a que M. megalotis presentó un endotelio hipertrofiado y N. stramineus no, se consideraría que las características celulares de la placenta de



M. megalotis son primitivas en comparación con las de N. stramineus, lo cual concuerda con lo esperado debido a su posición taxonómica.

## INTRODUCCIÓN

En algunos trabajos sobre filogenia de amniotas, principalmente mamíferos, se le ha dado mucha atención a la organización y a la relación que existe entre las membranas fetales (alantoides, amnios y saco vitelino), para determinar procesos evolutivos, porque se han considerado a estas, incluyendo a la placenta, como uno de los órganos más conservadores e ideales para la determinación de interrelaciones filogenéticas entre mamíferos recientes, como son los murciélagos (Mossman, 1937, 1953). Por medio de los estudios comparativos de diferentes animales vivíparos, dentro del grupo de los vertebrados, se ha concluido que la placenta sacovitelina, filogenéticamente es la más antigua, además de que en los mamíferos, siempre precede a la placenta corioalantoidea definitiva (Pijnenborg *et al.*, 1985).

La evolución de la placenta ha permanecido incierta, sólo se ha planteado hipotéticamente que existe una organización primitiva y otra avanzada. Con base en esta opinión se han ordenado cronológicamente y clasificado los estados de la placenta considerando el grado y extensión invasiva del trofoblasto y la respuesta del tejido uterino (Grosser, 1909) desde un punto de vista filogenético, y se han planteado varias hipótesis: Mossman (1937) propuso que las placentas epiteliocorial y hemocorial pudieron evolucionar por diferentes procesos a partir de un estado endoteliocorial. Por otro lado, Moll (1958) ha planteado dos argumentos filogenéticos de la placenta, en el primero postula que los eutherios no relacionados, que presentan placenta epiteliocorial, muestran una homología sobresaliente en la morfogénesis de sus membranas fetales como se esperaría en el caso de una retención primitiva de una condición ancestral entre taxas distantemente relacionadas; el segundo postulado plantea, que la placenta difusa, epiteliocorial presente en algunos primates como los lemúridos, se asocia con el desarrollo de la placenta coriovitelina, al igual que la amniogénesis por plegamiento, las cuales son características de los metatheria y por lo cual se considera primitiva. Estos argumentos sugieren que la placenta primitiva fue epiteliocorial y difusa, después durante la filogenia la placenta compacta se formó por confinamiento de ésta, a una parte de la superficie endometrial; la placenta endoteliocorial se desarrolló por involución del epitelio endometrial y por el crecimiento selectivo de los capilares endometriales, y finalmente, la placenta hemocorial emergió cuando el trofoblasto comenzó a erosionar los vasos sanguíneos maternos y a canalizar la sangre materna.

Otra hipótesis propuesta para explicar la evolución de la placenta corioalantoidea, es el esquema fundamentado por Grosser (1909) y Hill (1927 cit por Wimsatt, 1984), y defendido por Needham (1942 cit por Wimsatt, 1984), el cual sostiene que la placenta decidua, difusa, epiteliocorial fue el primer tipo en establecerse y a partir de éste se originó la sindesmocorial y la endoteliocorial, y éstas a su vez originaron a

la hemocorial, siendo esta última la más evolucionada y especializada. Flynn (1923 op cit Wimsatt, 1984) propuso otro esquema que fue apoyado por Wislocki (1925 op cit Wimsatt, 1984), Mossman (1937) y De Lange (1938 cit por Wimsatt, 1984), en el cual postula que la placenta laberíntica hemocorial o endoteliochorial fueron las primeras en establecerse y después evolucionaron la placenta epiteliocorial y sindesmocorial como una especialización secundaria, evolucionada a partir de una placenta decidua (Wimsatt, 1984). El primer esquema propone una secuencia evolutiva necesaria; el segundo esquema se basa en que las placentas laberínticas deciduas y vellosas actuales son más comunes entre los mamíferos placentarios primitivos (Apéndice I).

Pijnenborg *et al.* (1985) para explicar la evolución de la placenta consideran que para que exista un adecuado intercambio de sangre, entre el tejido fetal y el materno, tuvieron que haber dos tipos de placenta: la primera, por invasión del trofoblasto, lo que originó a las placentas endoteliochorial y hemocorial, y la segunda por la proliferación del trofoblasto y el epitelio uterino, que dieron origen a la placenta epiteliocorial. Por lo anterior, se plantea que los diferentes tipos de placentas aparecieran de manera temprana en la evolución de los mamíferos, como se observa en los insectívoros actuales, que son eutherios primitivos, y que presentan los tres tipos de placenta corioalantoidea (Apéndice I). El resultado de estos esquemas evolutivos han sido ampliamente aceptados, sin tener la seguridad de su veracidad, sin embargo se debe considerar que todas las placentas actuales son producto de un proceso continuo de selección natural.

Los autores anteriormente citados, basan sus observaciones en características morfológicas e histológicas generales de la placenta, pero no han considerado las características individuales de las células que componen a estos tejidos, desde el inicio del desarrollo embrionario hasta su término. Por tal motivo en este trabajo se le dará una mayor atención a las características celulares de la placenta, con base al trabajo de Wimsatt (1958), el cual plantea que a lo largo de la evolución de las diferentes familias de murciélagos, las células endoteliales maternas van perdiendo sus núcleos y citoplasma; considerándose como una organización primitiva cuando las células presentan núcleo y son grandes, y como avanzado cuando las células pierden su núcleo y disminuyen de tamaño hasta perderse.

## ANTECEDENTES

Antiguamente la placenta se definía como la unión funcional entre las membranas fetales y el útero, esta definición la identificaba como una característica exclusiva de los mamíferos; posteriormente con el descubrimiento de órganos homólogos en algunas especies vivíparas de vertebrados inferiores, se definió como la unión entre cualquier estructura fetal y cualquier órgano parental, sea macho o hembra, en la cual se realiza un intercambio fisiológico (Wimsatt, 1984).

Con base en las membranas fetales que componen la placenta de los mamíferos eutherios existen dos tipos (Grosser, 1909; Amoroso, 1961): Coriovitelina u Onfaloplacenta que se caracteriza porque la relación entre el tejido fetal y materno, se establece entre la pared uterina y la parte del corion tapizado por la red de vasos sanguíneos del saco vitelino; este tipo de placenta se encuentra en algunos marsupiales como Didelphis; se ha observado que temporal o permanentemente pueden encontrarse restos de esta placenta en algunos mamíferos superiores (Balinsky y Fabian, 1982). El otro tipo es la Corioalantoidea, en la cual la relación entre tejido fetal y materno, se establece a partir del corion revestido por el alantoides; realizándose el transporte de sustancias desde la madre hasta el embrión por el sistema de vasos sanguíneos alantoideos; este tipo de placenta se encuentra en todos los eutherios y en otros marsupiales como Paraneles spp. y Dasyurus spp.

Desde el punto de vista fisiológico para que la placenta asegure un flujo abundante e invariable de nutrientes, es necesaria una relación íntima entre los tejidos fetales y maternos. Sin embargo, se observa que la intimidad de esta relación entre ambos tejidos varía notablemente dentro de las clases de los mamíferos placentarios verdaderos (Apéndice I). Las diferencias que se observan en las placentas de estos mamíferos están relacionadas en parte con la distribución y la estructura de las vellosidades coriónicas y al grado de conexión entre los tejidos materno y fetal (Amoroso, 1961; Wimsatt, 1968; Björman, 1976), por tal razón a la placenta Corioalantoidea se le clasifica de la siguiente manera.

- Por la disposición de las vellosidades coriónicas en: Difusa, caracterizada porque las vellosidades se distribuyen sobre toda la superficie coriónica. Ej. cerdo y equinos (fig. 1a); Cotiledonaria, en la cual las vellosidades se localizan en grupos o cotiledones distribuidos en la superficie coriónica. Ej. algunos ruminantes (fig. 1b.); Zonaria, en ésta las vellosidades coriónicas ocupan uno o dos áreas anulares de la superficie coriónica. Ej. carnívoros (fig. 1c.); y Discoidal, en la cual las vellosidades se localizan en una o dos regiones discoidales de la superficie coriónica. Ej. primates, roedores, lagomorfos y murciélagos (fig. 1d).

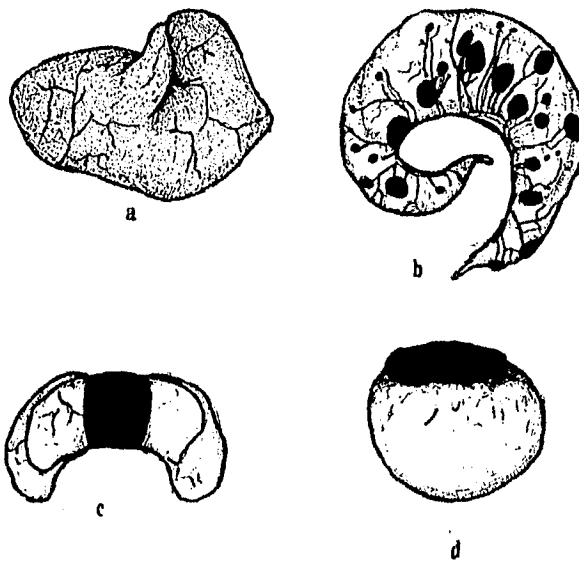


Fig. 1. a. Difusa, b. Cotiledonaria, c. Zonaria, d. Discoidal.  
Tipos de placenta de acuerdo a la distribución de las vellosidades coriónicas.  
(Dollander y Fenart, 1986).

- Por la sujeción de las membranas placentarias al útero en: Decidua, la cual al ser expulsada en el momento del parto, provoca hemorragia que es acompañada por la eliminación de una parte del tejido conectivo uterino. Ej. placenta endoteliochorial y hemocorial; e Indecidua, cuya expulsión no provoca hemorragia y el tejido conectivo uterino queda intacto. Ej. placenta epiteliocorial y sindesmocorial (Steven, 1975).

- Por el aumento en la capacidad de intercambio en: Plegada o envolvente, formada por el corion y el endometrio. Vellasa, formada sólo por las vellosidades del corion, y Laberíntica, la cual presenta protusiones coriónicas que se anastomosan (Steven, 1975)

- Por el grado de conexión entre los tejidos maternos y fetales; los nombres que se dan a los diferentes tipos de placentas indican cuales son los tejidos materno y fetal que están en contacto: Epiteliocorial, en la que el epitelio uterino está en contacto con el epitelio del corion. Ej. equinos (fig. 2a.); Sindesmocorial, en la que existe contacto entre el tejido conectivo materno y el ectodermo coriónico, por la destrucción local del epitelio uterino. Ej. algunos artiodáctilos (fig. 2b.); Endoteliochorial, en la que el recubrimiento endotelial de los capilares uterinos y el epitelio del corion, entra en contacto con la degradación del endometrio que es más profunda. Ej. carnívoros y algunos murciélagos (fig. 2c.); y Hemocorial, en esta placenta la destrucción del endometrio afecta al endotelio de los vasos sanguíneos uterinos, lo que permite que se formen senos sanguíneos, bajo tales circunstancias las vellosidades coriónicas pueden estar en contacto directo con la sangre materna. Ej. roedores, insectívoros, primates, lagomorfos y algunos murciélagos (fig. 2d).

A la placenta hemocorial se le ha subdividido (Enders, 1965) en tres tipos, de acuerdo con el número de capas que forman al trofoblasto en: Hemotricorial, con tres capas, una interna básicamente sincicial, pero pueden observarse membranas plasmáticas, una media sincicial y otra externa celular. Ej. roedores (fig. 3a.). Hemodicorial, está integrada por dos capas: una interna, celular y otra externa sincicial, ambas permanecen durante toda la gestación. Ej. lagomorfos y algunos murciélagos (fig. 3b). Hemomonocorial, integrada por una capa en la gestación avanzada; en el inicio se presentan dos: una interna, celular pero discontinua que puede desaparecer, y otra externa sincicial. Ej. Primates y algunos murciélagos (fig. 3c ; Grosser, 1909).

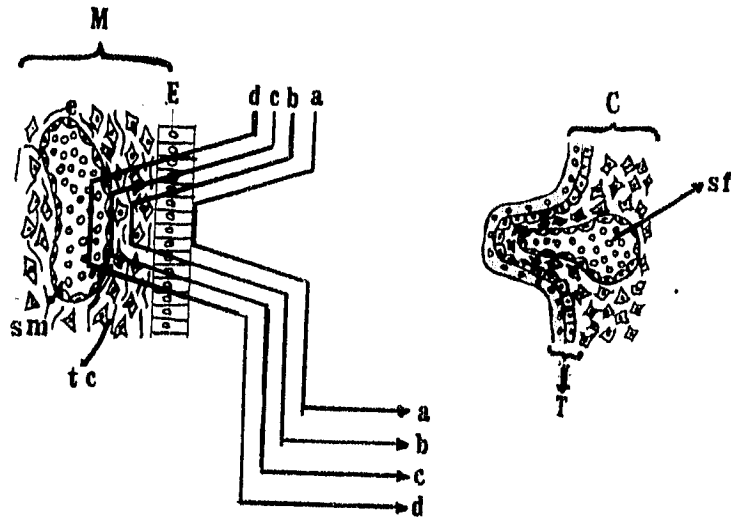


Fig. 2. a. Epiteliocorial b. Sindesmocorial c. Endoteliocorial d. Hemocorial  
 Tipos de placenta con relación al grado de conexión entre los tejidos materno y fetal (Dollander y Fenart, 1986)  
 M. tejido materno, E epitelio uterino, e endotelio, sm sangre materna, tc tejido conectivo, C corion. T trofoblasto, sf sangre fetal.

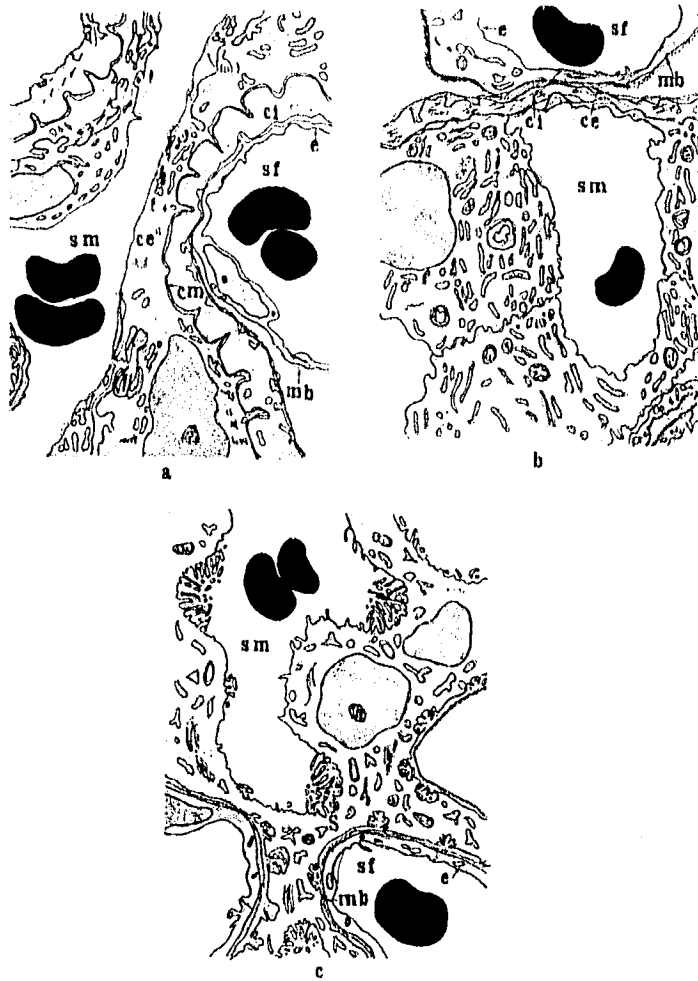


Fig. 3. a Hemotricorial b. Hemodichorial c. Hemomonochorial.  
 Subtipos de la placenta hemocorial (Enders, 1965 ).  
 sm. sangre materna, sf. sangre fetal, ce. capa externa, cm. capa media,  
 ci. capa interna, mb. membrana basal, e. endotelio.



## PLACENTACIÓN EN MURCIÉLAGOS.

A nivel de suborden existen diferencias morfológicas de la placenta de los murciélagos como son: el sitio de implantación del blastocisto en el útero y el número de discos placentarios. En los megaquiróptera se ha observado que la implantación es de tipo mesometrial y presentan un sólo disco placentario mientras que en los microquiróptera, la implantación es antimetometrial y algunos llegan a presentar dos discos placentarios (Gopalakrishna y Karim, 1979), por ejemplo Minopterus schreibersii fuliginosus (Vespertilionido), presenta dos discos placentarios, uno en posición anterior y otro en posición posterior a lo largo del eje cráneo-caudal del útero y además se ha llegado a observar un disco accesorio pequeño embebido en la zona espesa de cada disco placentario cerca del borde materno (Branca, 1927).

En general el tipo de placenta que presentan los murciélagos es corioalantoidea, discoidal y laberintiforme, estableciéndose el laberinto definitivo de manera gradual (Anderson y Wimsatt, 1953; Wimsatt, 1958). Con respecto al grado de conexión de los tejidos fetales y maternos, éstos han mostrado un relativo conservacionismo en su organización en dos patrones morfológicos básicos: el endoteliochorial y el hemocorial (Wimsatt, 1958; 1962), estos patrones se pueden presentar a nivel inter e intra familiar, por ejemplo las familias Rhinopomatidae, Noctilionidae y Phyllostomidae (Desmodontinae) presentan placenta de tipo endoteliochorial; las familias Pteropodidae, Megadermatidae, Rinolophidae (Hiposiderinae), Phyllostomatidae y Vespertilionidae presentan el tipo hemocorial; y en las familias Rhinolophidae y Molossidae pueden presentar el tipo endoteliochorial y/o hemocorial durante del desarrollo embrionario (Wimsatt, 1958).

Gopalakrishna y Karim (1979) han observado en los murciélagos, la formación secuencial de tres tipos de placentas: trofoblástica, coriovitelina y corioalantoidea; sin embargo, estas se pueden sobrelapar y pueden existir más de un tipo de placentas a la vez en diferentes regiones del blastocisto. El primer tipo de placenta que se establece es la Trofoblástica la cual se forma inmediatamente después de la implantación, como resultado de la invasión del sinciotrofoblasto al endometrio, el tiempo que permanece este tipo de placenta, depende de la velocidad de división del blastocisto; esta relación se observa alrededor de toda la cámara de implantación, por lo cual todo el blastocisto entra en contacto con las paredes del endometrio, pero sólo el trofoblasto del lado del disco germinal, invade al endometrio. Histológicamente esta placenta consiste de sinciotrofoblasto que rodea a los capilares maternos del endometrio después de haber destruido al tejido conectivo endometrial y el mesodermo extra embrionario se extiende. Posteriormente la pared del saco vitelino alcanza a la pared uterina no vascularizada, para vascularizarla a través de los vasos vitelinos, y de esta manera se establece la placenta Coriovitelina. En Desmodus rotundus murinus (Phyllostomidae), no se forma la placenta coriovitelina, porque el mesodermo extra embrionario no se extiende mas allá del margen del disco placentario (Gopalakrishna y Karim, 1979). Finalmente se establece la placenta

Corioalantoidea a través de la extensión del alantoides, junto con sus vasos sanguíneos hasta el corion; este hecho es importante porque el disco embrionario se localiza diametralmente opuesto al saco vitelino. Cuando la placenta se consolida como un disco, la vesícula alantoidea se reduce o desaparece. Este último evento no se presenta en Tadarida brasiliensis cunecephala y T. aegyptiaca (Molossidae; Gopalakrishna y Karim, 1979).

En observaciones realizadas por Gopalakrishna y Karim (1979) la histogénesis de la placenta de los murciélagos para establecer la condición endoteliochorial o hemocorial presenta cuatro estados cronológicos que se pueden sobrelapar (fig. 4). El estado I comienza con la implantación del blastocisto y termina con la formación de la placenta trofoblástica, durante este periodo las células de la capa primitiva del trofoblasto proliferan e invaden el endometrio después de la pérdida del epitelio uterino y se forma una capa de sinciotrofoblasto sólo en el disco embrionario, como se observa en los Vespertilionidos, o bien por todos lados. El trofoblasto invasor es sincicial y rodea a los capilares maternos causando una erosión histolítica del tejido decidual, en poco tiempo el trofoblasto ocupa gran porción de la decidua basal (fig. 4a.).

Durante el estado II la capa basal del citotrofoblasto crece dentro del sinciotrofoblasto formando sólidas columnas (Gopalakrishna y Karim 1979; fig. 4.b.). El estado III que comienza antes de que termine de introducirse el citotrofoblasto en el sinciotrofoblasto, se caracteriza por el hundimiento de los cordones del citotrofoblasto en la superficie fetal de la placenta, lo que provoca la entrada del mesénquima en los huecos del citotrofoblasto (fig. 4c.). Como resultado del ensanchamiento de las cavidades en el citotrofoblasto, los canales vasculares maternos rodean al sinciotrofoblasto semejando túbulos sostenidos de la pared uterina, que son un canal vascular materno rodeado por el sinciotrofoblasto, citotrofoblasto y mesénquima. Así que tempranamente, los capilares fetales entran en el mesénquima de las columnas del citotrofoblasto y afectan la vascularidad fetal de la placenta, subsecuentemente los túbulos de la placenta se ramifican y anastomosan para establecer la placenta laberíntica (fig. 4d).

En el estado IV se establece la placenta definitiva de los murciélagos (fig. 5). Para la condición Endoteliochorial, el endotelio materno persiste y se encuentra como una capa hipertrofiada; las células se acomodan cercanamente durante el primer tercio de gestación, se distingue el citotrofoblasto y el sinciotrofoblasto y al final de la gestación, el endotelio materno rápidamente se atenúa, disminuyendo el tamaño y el número de células. Poco antes del parto, la capa del endotelio se reduce a una lámina de citoplasma en la cual los núcleos se observan fusiformes y muy dispersos (Gopalakrishna y Karim, 1979; fig. 5a.). En el caso de la condición Hemocorial el endotelio materno se pierde de los capilares en un estadio temprano de la gestación y sólo se distingue un componente en los túbulos de la placenta que se encuentra embebido en la lámina citoplásmica que bordea los sinusoides maternos conocido como membrana intersticial o

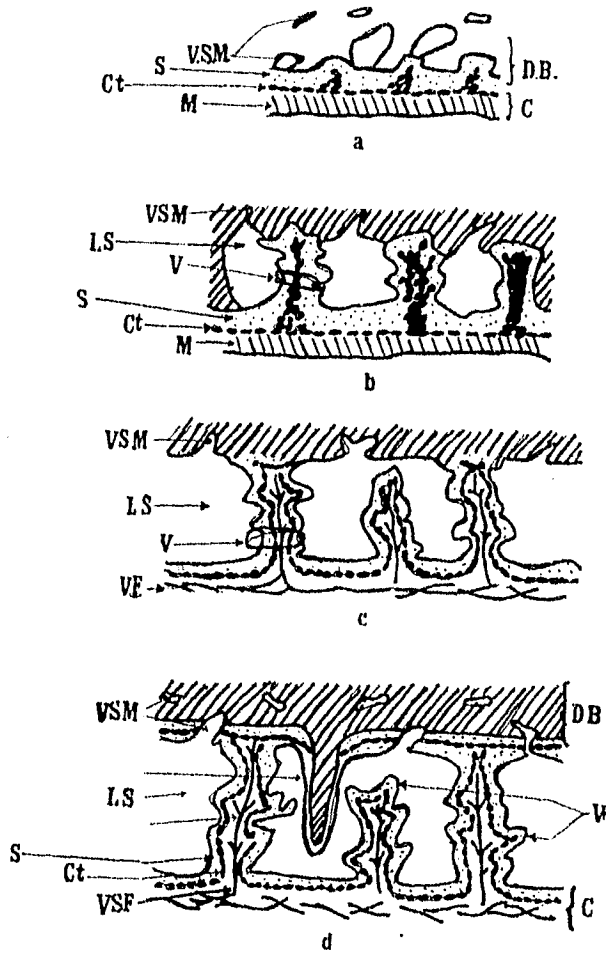


Fig. 4. a-d. Similitudes del desarrollo de la placenta Endoteliocorial y Hemocorial (Martinez, 1993).  
**DB.** decidua basal, **C.** corion, **VSM.** Vaso sanguíneo materno,  
**S.** sinciotrofoblasto, **Ct** citotrofoblasto, **M.** mesénquima,  
**LS.** Laguna sanguínea, **V.** vellosidad, **VSF.** vaso sanguíneo fetal.

intrasincicial (Gopalakrishna y Karim, 1979; fig. 5.b.). Esta membrana intersticial también se puede observar en la placenta endoteliochorial y se encuentra entre el endotelio materno y el sinciciotrofoblasto (Wimsatt, 1958).

La membrana intersticial puede ser de origen materno, derivado de una modificación del endotelio materno (Wimsatt, 1958, 1984) o ser parte del sinciciotrofoblasto (Enders, 1965). A microscopía de luz se observa como una membrana hialina, no fibrilar, excepto en Pteropodidae donde es fibrosa; es heterogénea, porque en algunas zonas se encuentra vacuolada y llega a presentar prolongaciones que se introducen en el trofoblasto (Wimsatt, 1958). Es discontinua y parece una malla, su grosor es proporcional al calibre de los canales vasculares maternos, los cuales se dilatan conforme avanza la gestación y el endotelio se va atenuando; este hecho podría indicar que la membrana intersticial no es un remanente de la membrana basal del endotelio de los capilares maternos. Se ha observado que el sinciciotrofoblasto puede ser el responsable del grosor de la membrana intersticial (Gopalakrishna y Karim, 1979) y es el responsable de la elaboración de sustancias homogéneas que constituyen únicamente a la membrana intersticial, pero aún no se le reconoce directamente esta función (Björman y Wimsatt, 1968).

La membrana intersticial es acidófila porque se tiñe de rosa con H-E y con azul de metileno, y puede apreciarse cuando hay una buena fijación del tejido, además de que puede hacerse visible mediante pruebas histoquímicas como la de PAS, por lo cual se cree que esta formada por mucopolisacáridos. La membrana es similar a la matriz intersticial de carnívoros y gatos que es interpretada como una membrana basal anucleada (Wimsatt, 1958). Otra característica es que en cualquier colorante a un pH neutro o menor, no se tiñe (Wimsatt, 1958).

Debido a la existencia de esta membrana intersticial, se ha considerado a la placenta de los murciélagos como endoteliochorial, pero se ha observado que el sinciciotrofoblasto forma lengüetas que se extienden hasta el vaso sanguíneo materno por debajo del endotelio materno perdiendo la fijación con éste, o bien, en algunas regiones el endotelio desaparece y la membrana basal penetra convirtiéndose en una membrana intersticial perforada irregular por el sinciciotrofoblasto estableciendo una placenta de tipo hemocorial (Wimsatt, 1958). En otros casos la membrana intersticial divide de manera incompleta la zona ectoplásmica superficial de segmentos profundos de la capa sincicial, reduciéndose significativamente como en placentas maduras de molosidos y en la placenta definitiva de Rousettus (Pteropodidae; Karim et al. 1978).

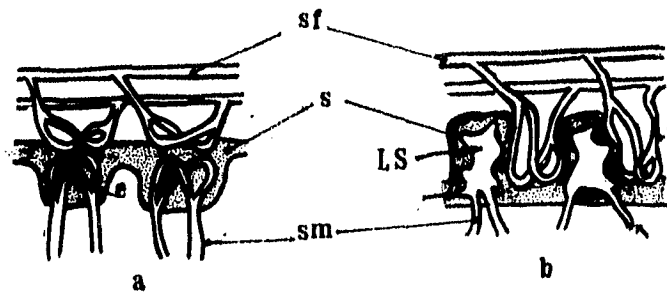


Fig. 5. a. Endoteliocorial, b. Hemocorial.  
 Tipos de placenta definitiva en murciélagos (Martínez, 1993).  
 s. sinciotrofoblasto, e. endotelio,  
 sf. sangre fetal, sm. sangre materna, LS. laguna sanguínea.

## DIAGNOSIS

### Micronycteris megalotis

Pertenece a la familia Phyllostomidae, su nombre común es murciélago brasileño de orejas grandes (Hall, 1981); porque presenta una estructura en forma de hoja sobre la nariz; es exclusivo del continente Americano, se distribuye en el sur de México y Centro América (Vaughan, 1988). Tiene una longitud total de alrededor de 48 mm; el tercer dedo de la mano presenta tres falanges; el dorso es moreno oscuro y la ventral moreno claro, pero pueden presentar coloraciones intermedias; el cráneo es delgado, el rostro ancho; la bulla auditiva es pequeña; son insectívoros (Hall, 1981). Los datos sobre su reproducción son insuficientes pero a las hembras de las regiones norteañas se les encuentra preñadas al principio del año. Las cópulas pueden ocurrir a principio de enero y los nacimientos a principios de junio, presentando un patrón monoestro estacional (Sánchez y Romero, 1995).

### Natalus stramineus saturatus

Pertenece a la familia Natalidae, su nombre común es murciélago de oreja de embudo, debido a que las orejas son de tamaño mediano, redondeadas y en forma de embudo. Se distribuye desde el norte de México y las Antillas, hasta Colombia, Venezuela y Brasil; tienen una longitud total de alrededor de 110 mm y pesan entre 5 a 7 g aproximadamente; el calcáneo es largo y delgado y no está quillado; no presentan hoja nasal; los ojos son pequeños y contrastan con las orejas. Las extremidades son delgadas y las membranas alares amplias (Vaughan, 1988). Presentan tres fases de coloración: en los jóvenes es gris, en los adultos amarilla o rojiza; el rostro es largo y angosto; los ojos pequeños; tienen dos mechones de pelo corto alrededor del hocico; las alas y el uropatagio son translúcidos (Sánchez y Romero, 1995). No hay dimorfismo sexual externo, sin embargo, los machos poseen una glándula entre la piel y el cráneo, a la altura de los ojos; la cola es mayor que el cuerpo y se encuentra completamente incluida en la membrana interfemoral. Son animales gregarios que forman colonias numerosas de pocas a miles de individuos. Se establecen en minas y cuevas que comparten con otras especies. Son murciélagos insectívoros, se alimentan de minúsculos insectos que capturan volando (Hall, 1981). Presentan un patrón reproductor monoestro estacional asincrónico. En la región de Chanela, Jalisco, se establece una colonia de maternidad de julio a septiembre donde llegan grupos de hembras a parir, mostrando asincronía en el periodo de partos, los grupos de hembras arriban a diferentes tiempos durante esos meses (julio hasta finales de agosto) y las últimas hembras, abandonan este refugio a finales de septiembre o principios de octubre (Sánchez y Romero, 1995).

## OBJETIVOS

### Generales:

- describir la morfología e histología de la placenta definitiva de Micronycteris megalotis (Phyllostomidae) y Natalus stramineus (Natalidae).

- comparar la estructura histológica de la placenta definitiva de Natalus stramineus y Micronycteris megalotis.

### Particulares:

- analizar el endotelio materno de las placentas definitivas de Natalus stramineus y Micronycteris megalotis, con especial atención a la presencia o ausencia de núcleos

- relacionar las estructuras histológicas de las placentas definitivas de es especies con su posición taxonómica.

## HIPÓTESIS

La clasificación ms aceptada de los murciélagos actuales comprende 17 familias (Wilson y Reeder, 1992; Apéndice II) una pertenece al suborden Megachiroptera y las restantes comprenden al suborden Microchiroptera. Si se compara la estructura del endotelio materno de la placenta de estas familias con relación a su posición taxonómica, se observa una interesante secuencia morfológica de cambios de las familias más primitivas a las más avanzadas. Esta relación se puede visualiza en la tabla 1, donde se representa esquemáticamente la estructura básica del endotelio materno y los cambios que presenta en la gestación temprana y en la gestación tardía (placenta definitiva). Aparentemente el endotelio materno de la placenta definitiva es más prominente en las familias más primitivas, en las cuales se caracteriza por una hipertrofia y presencia de núcleos, mientras que en las familias avanzadas, el endotelio se va atenuando progresivamente, sus núcleos se vuelven aplanados y escasamente distribuidos. En familias más avanzadas el endotelio aun persiste como una lámina anucleada (*Vespertilionidae*) o desaparece totalmente (*Molossidae*) en los últimos estados. También se puede observar que para todas las familias que se han estudiado en estado temprano hay mayor hipertrofia inicial del endotelio en las familias primitivas que en las familias avanzadas (Wimsatt, 1958).

La secuencia natural de estas diferencias morfológicas, con relación a las interrelaciones sistemáticas de varias familias descritas, parece aumentar la probabilidad de que la estructura de la placenta en familias avanzadas no descritas sea hemocorial, como se esperará observar en *Natalus stramineus* en comparación con *Micronycteris megalotis* que es endotelicorial.



Tabla 1. Representación esquemática de la citología del endotelio de los vasos sanguíneos maternos en las familias de murciélagos en el desarrollo temprano y tardío (Wimsatt, 1958).

CLASIFICACIÓN	DESARROLLO TEMPRANO	DESARROLLO TARDÍO
MEGACHIROPTERA Pteropodidae		
MEGACHIROPTERA Rhinopomatidae		
Emballonuridae		
Nycteridae	desconocida	desconocida
Megadermatidae		
Rhinolophidae		
Hipposiderinae		desconocida
Noctilionidae		
Phyllostomidae		
Desmodontinae		
Natalidae	desconocida	desconocida
Furipteridae	desconocida	desconocida
Thyropteridae	desconocida	desconocida
Myzopodidae	desconocida	desconocida
Vespertilionidae		
Mystacinidae	desconocida	desconocida
Molossidae		ausente

## MATERIAL Y MÉTODO

Se estudiaron siete placentas definitivas de murciélagos: tres de Miconycteris megalotis y cuatro de Natalus stramineus; los especímenes fueron colectados en los estados de Campeche, Michoacán y Morelos, durante los meses de febrero a julio de 1990 a 1994. Los ejemplares fueron sacrificados por asfixia, conservados en alcohol al 70% y trasladados al laboratorio para su procesamiento.

El útero gestante con el embrión en desarrollo y la placenta fueron disecados, los especímenes procedentes de Campeche y Michoacán se fijaron con Formol al 10%, y los de Morelos con Bouin. Los embriones fueron pesados y medidos (ancho y largo) utilizando una balanza analítica y un vernier respectivamente; también se tomaron datos sobre las características del embrión: osificación de los huesos del cráneo y extremidades, pigmentación de la membrana alar y del uropatagio, desarrollo del proceso orbital y nasal y proporción del rostro respecto al tamaño de la oreja.

A las placentas se les realizaron las siguientes observaciones morfológicas: posición respecto al embrión, forma, tamaño, color, textura y características del cordón umbilical; posteriormente se deshidrataron automáticamente en el procesador de tejidos (Tissue-Tek II modelo 46408), utilizando alcoholes graduales (70%, 80%, 96% y 100%), se aclararon en xilol y se incluyeron manualmente utilizando las escuadras de Leuckart en parafina con un grado de fusión de 56 C. Los cortes se hicieron en un microtomo de rotación (American Optical modelo 820) con un grosor de 5 micras, en sentido útero-placenta. Se aplicaron las técnicas de tinción: Hematoxilina de Harris y Eosina "Y" y Tricrómica de Gallego (Estrada *et al.* 1982) y se impregnaron con plata utilizando la técnica de Doble Impregnación Argéntica de Cajal para cortes en parafina (Ramón y Cajal y Castro, 1972).

Las observaciones se realizaron utilizando un microscopio óptico (Zeiss standard R.A.) y se tomaron fotomicrografías en el fotomicroscopio modelo Zeiss III y en el microscopio Zeiss standard R.A. con cámara Contax 167 MT, empleando película de color de impresión en papel asa 100 Kodak y Fuji.

El orden que se siguió en el análisis de las estructuras histológicas de la región paraplacentar (corión liso) y disco placentario (corión frondoso) fue el siguiente: sangre materna, endotelio materno, membrana intersticial, sincitiotrofoblasto, citotrofoblasto, mesénquima, endotelio fetal y sangre fetal; tomando en cuenta las características celulares como citoplasma, núcleos y nucleolos.

## RESULTADOS

### Myronictaris megalotis

#### *Generalidades del embrión*

Los tres embriones estudiados presentaron desarrollo morfológico completo, con osificación de los huesos del cráneo y extremidades, el proceso ocular no se distinguió completamente, pero el ojo se observó pigmentado. Las orejas cubrían un tercio del rostro, incluyendo al ojo. La membrana alar y el uropatagio se encontraron pigmentados, el embrión de mayor tamaño (Tabla. 2) presentó pigmentación oscura a lo largo de la región dorsal. El proceso nasal se encontró desarrollado al igual que la hoja nasal, característica de la familia. Por las características similares de los embriones y haber tenido osificación completa se dedujo que los embriones se encontraban a término

#### *Morfología de la placenta*

El tipo de placenta de esta especie fue corioalantoidea, laberíntica y discoideal considerando la disposición de las vellosidades coriónicas y sólo presentan un disco placentario en posición ventral con respecto al embrión. La coloración de este disco es oscura, su textura por ambos lados es lisa.

#### *Histología de la placenta*

La región paraplacentar o corion liso presentó una relación epiteliocorial entre el tejido materno (endometrio) y el fetal (trofoblasto). En el disco placentario o corion frondoso, se observaron dos regiones de mayor tamaño (76.6  $\mu$ ) separadas por una de menor tamaño (14.9 $\mu$ ) sobre la cual se observó un vaso sanguíneo grande (9.9  $\mu$ ) de origen fetal porque contenía sangre nucleada, presentaba un endotelio escamoso simple con núcleos aplanados y se encontraba orientado hacia el lado fetal; el vaso anteriormente descrito corresponde a un vaso umbilical, rodeando a este vaso se observó tejido conectivo fetal constituido por fibroblastos, fibras y sustancia amorfa (fig. 6a).

Dentro del disco placentario, del lado materno se distinguió la decidua basal, formada por tejido conectivo laxo y la región laberíntica donde se unen el tejido materno y fetal, en esta última se observó la sangre materna con eritrocitos anucleados rodeada por una capa de tejido sincicial, anucleada, acidófila e hipertrofiada correspondiente al endotelio materno, junto a este endotelio se hace visible con la técnica de impregnación Argéntica, la presencia de la lámina basal característica del tejido epitelial (fig. 6b), adherida a esta lámina se observa una capa de tejido sincicial, poco acidófila correspondiente al sinciotrofoblasto y junto a este se encuentran células esparcidas y ovales correspondientes al

Tabla 2. Información obtenida de los embriones (peso, largo y ancho) y placentas estudiadas.  
 C. disco cefálico                      c. disco caudal

Especie	Localidad	Fecha de colecta	Peso (g)	Largo (mm)	Ancho (mm)	Placenta	Diámetro del disco (mm)
<u>Micronycteris megalotis</u>	Campeche	Mayo	2.17	12.0	23.0	Discoidal	0.8
	Morelos	Febrero	1.82	9.0	24.0	Discoidal	0.7
	Morelos	Febrero	1.74	10.0	18.5	Discoidal	0.8
<u>Natalus stramineus</u>	Campeche	Mayo	0.42	7.0	13.0	Discoidal	0.5
	Michoacán	Julio	0.79	10.0	17.0	Discoidal	C=0.6 c=0.5
	Michoacán	Marzo	0.97	10.5	15.0	Discoidal	C=0.6 c=0.5
	Morelos	Febrero	1.0	10.0	18.0	Discoidal	C=0.7 c=0.6

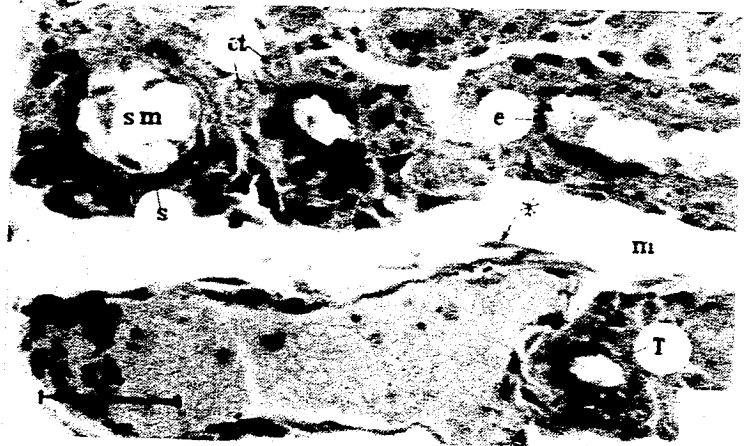
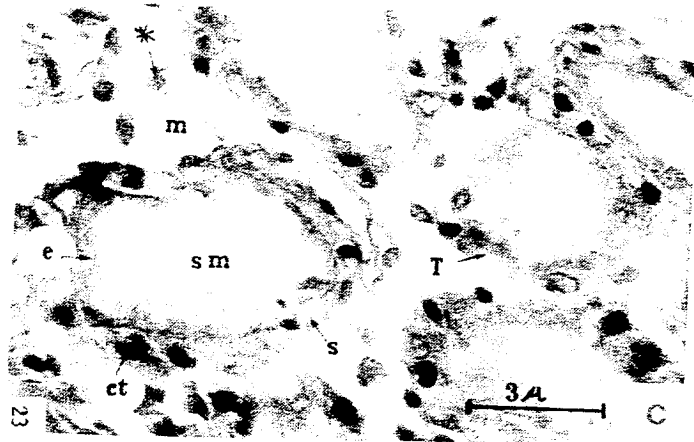
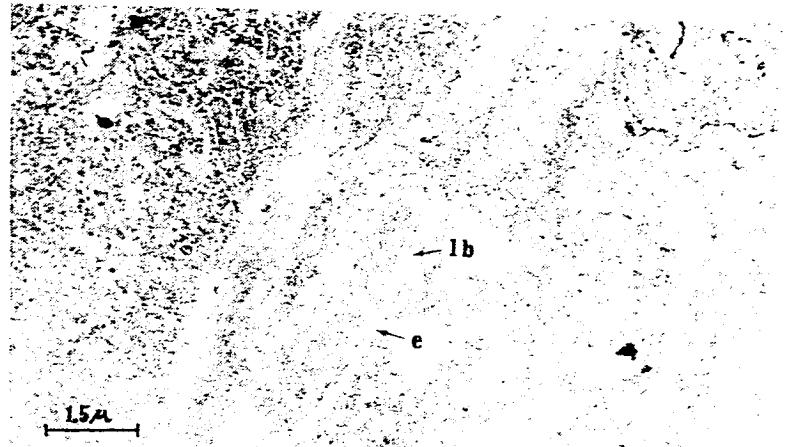
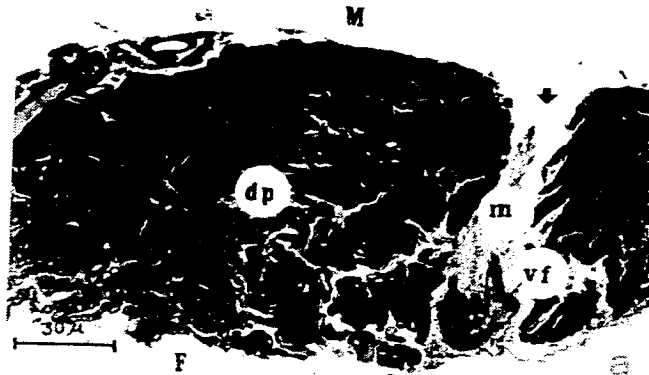


Tabla 2. Información obtenida de los embriones (peso, largo y ancho) y placentas estudiadas.  
 C. disco cefálico                      c. disco caudal

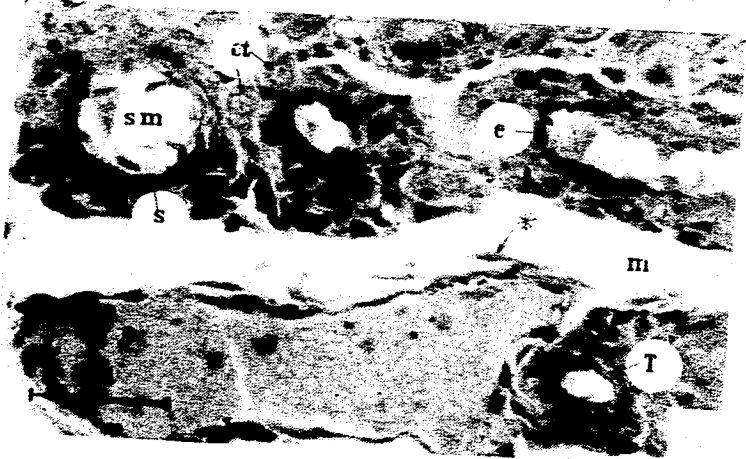
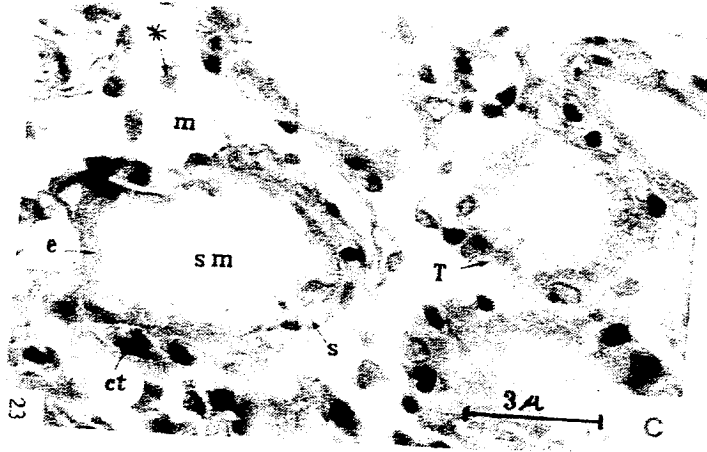
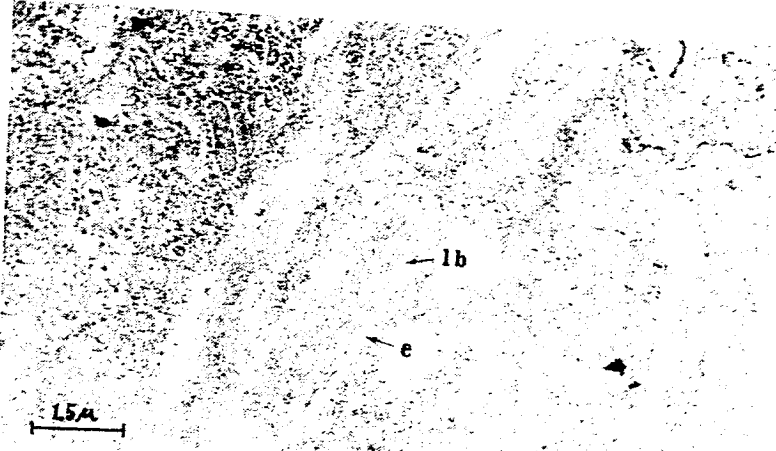
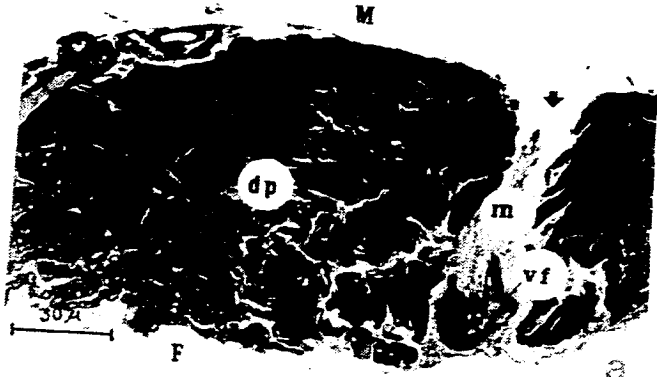
Especie	Localidad	Fecha de colecta	Peso (g)	Largo (mm)	Ancho (mm)	Placenta	Diámetro del disco (mm)
<u>Micronycteris megalotis</u>	Campeche	Mayo	2.17	12.0	23.0	Discoidal	0.8
	Morelos	Febrero	1.82	9.0	24.0	Discoidal	0.7
	Morelos	Febrero	1.74	10.0	18.5	Discoidal	0.8
<u>Natalus stramineus</u>	Campeche	Mayo	0.42	7.0	13.0	Discoidal	0.5
	Michoacán	Julio	0.79	10.0	17.0	Discoidal	C=0.6 c=0.5
	Morelos	Febrero	1.0	10.0	18.0	Discoidal	C=0.7 c=0.6

**Figura 6. DISCO PLACENTARIO DE Micronycteris megalotis**

a) Disco placentario (dp) o corion frondoso constituido por la región laberintica donde se distingue el lado materno (M) y el fetal (F), en la región central (●) del disco placentario se localiza un vaso umbilical (vf) rodeado por tejido conectivo fetal (m). (H-E, 35x).

b) Región laberintica en la que se aprecia la presencia de la lámina basal (lb) en contacto directo con endotelio (e) de los vasos sanguíneos maternos y fetales. (100x, Impregnación Argéntica).

c y d) Región laberintica en la que se distinguen la sangre materna (sm) rodeada por el endotelio (e) hipertrofiado de los vasos sanguíneos maternos, junto a éste se distingue el trofoblasto (T) constituido por sinciotrofoblasto (s) y el citotrofoblasto (ct), este último en contacto con el tejido conectivo fetal (m), en el cual se distinguieron macrófagos (\*). (H-E, 1000x).





citotrofoblasto (fig. 6c). En contacto con esta última capa se encuentra el tejido conectivo fetal muy laxo, en el cual se observan fibroblastos y escasos macrófagos. Los capilares fetales muestran un endotelio escamoso simple con núcleos alargados y una membrana basal sostenida en el tejido conectivo fetal (fig. 6d).

### Natalus stramineus

#### *Generalidades del embrión*

Los cuatro embriones estudiados presentaron un desarrollo morfológico completo. Las diferencias más sobresalientes entre ellos fueron la pigmentación de la membrana alar y del uropatagio y la osificación de los huesos. El embrión con medidas somáticas menores (tabla. 2), presentó una coloración rosada en el cuerpo, la membrana alar y el uropatagio eran transparentes y los huesos del cráneo y de las extremidades se encontraba formados todavía por cartilago; las orejas cubrían dos terceras partes del rostro y se esbozaba el proceso nasal y el ocular. Los tres embriones restantes presentaron pigmentación en la membrana alar y el uropatagio. Los huesos craneales y de las extremidades se encontraban osificados; el rostro aumentó de tamaño en comparación con el primer embrión y el proceso ocular y nasal se distinguieron claramente. Por las características de los embriones se puede decir que el embrión de menor tamaño es el más joven, debido a que estaba formado por cartilago y la falta de pigmentación, sin embargo, corresponde a un embrión en la última etapa de desarrollo; los tres embriones restantes estaban a término de desarrollo.

#### *Morfología de la placenta*

El tipo de placenta que presenta esta especie es corioalantoidea, laberíntica y considerando la disposición de sus vellosidades coriónicas es discooidal y además se observó la presencia de dos discos placentarios, uno en posición caudal y el otro en posición cefálica; el disco cefálico presentó un diámetro mayor ( $X=0.63$  mm) que el caudal ( $X=0.53$ mm), esta característica se observó en los tres embriones grandes, pero en el ejemplar de menor tamaño, sólo se observó un disco placentario en posición ventral con respecto al embrión con un diámetro de 0.5 mm.

La coloración de los discos fue oscura, estaban lisos por su lado interno pero por el lado externo se observaron dos surcos que convergían formando una "X". El cordón umbilical de estos especímenes era grueso y se bifurcaba hacia los dos discos placentarios.

### *Histología de la placenta*

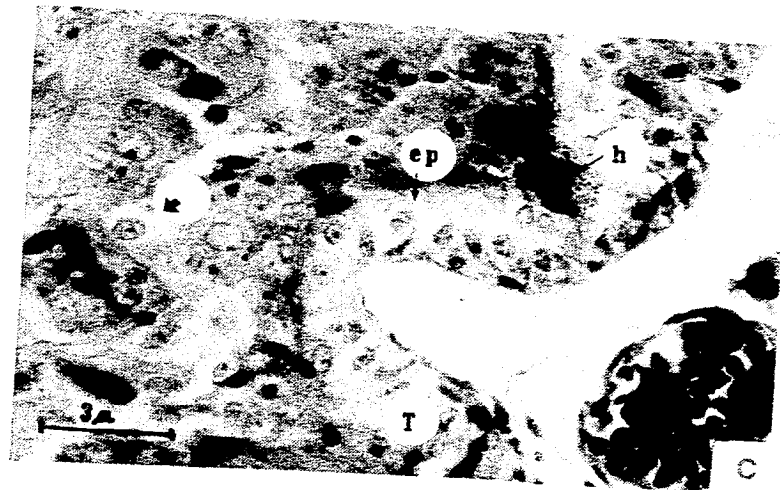
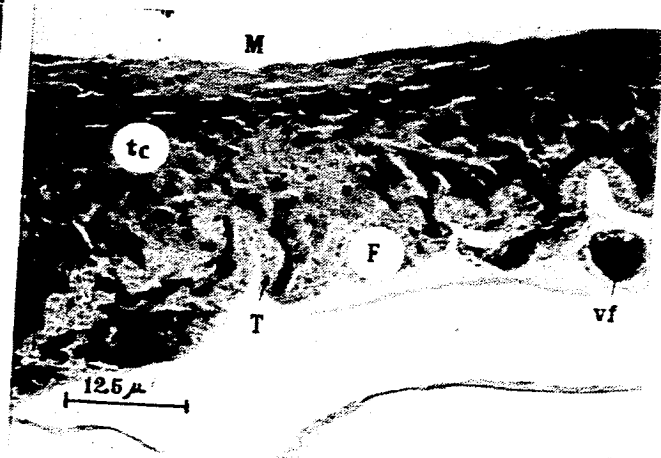
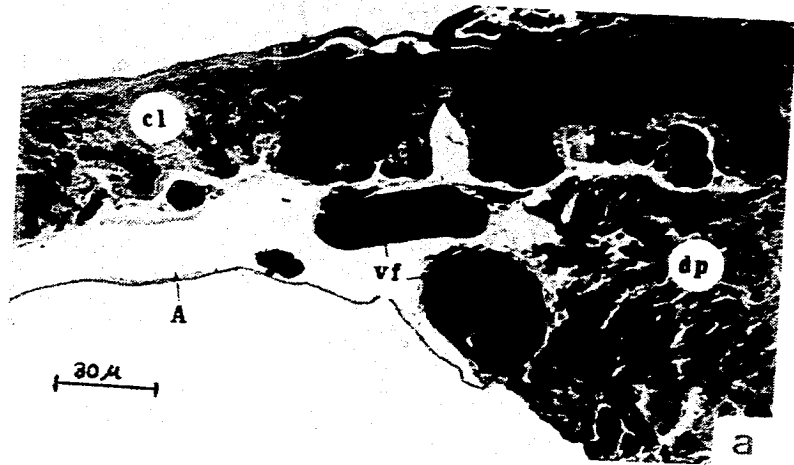
En la región paraplacentar o corion liso se observaron a ambos lados del límite de los discos placentarios cefálico y caudal, la presencia de dos vasos sanguíneos grandes de origen fetal ( $18.1 \mu$ ), uno en posición horizontal y otro en posición vertical, los cuales tenían eritrocitos nucleados rodeados por un endotelio simple escamoso con núcleos aplanados; estos vasos sanguíneos, por su posición, corresponden a ramificaciones de los vasos umbilicales (fig. 7a).

En esta misma región se observó al alantoides como una membrana acidófila. A lo largo de la región paraplacentar se distinguieron pequeños vasos sanguíneos fetales ( $3.3 \mu$ ), porque tenían sangre nucleada, que se encontraban en contacto con el trofoblasto (fig. 7b). El trofoblasto en esta región está constituido sólo por citotrofoblasto con células cúbicas, acidófilas y núcleos en posición basal, en ellos se llegó a distinguir el nucleolo y no se observó actividad mitótica. El trofoblasto se encuentra en contacto con el epitelio cilíndrico simple del endometrio, las células de este epitelio son menos acidófilas que las del trofoblasto presentan un solo núcleo en posición basal, y en éste se distingue el nucleolo; la unión de estas dos capas epiteliales (trofoblasto y endometrial) aparentan un epitelio estratificado. Unido al epitelio endometrial se encuentra el tejido conectivo laxo del endometrio, sobre el cual se pueden observar gránulos de color oscuro de hemociderina, que contienen hierro, lo que nos indica que en el corion liso hay un abastecimiento de este mineral para el embrión. En el tejido conectivo laxo del endometrio se pudieron apreciar diversos tipos celulares como: fibroblastos, macrófagos y células acidófilas mononucleares grandes similares a las del trofoblasto (fig. 7c).

En la región del disco placentar o corion frondoso, se distinguió la decidua basal formada por tejido conectivo laxo sobre el cual se observaron algunas regiones con tejido adiposo amarillo; también se distinguieron vasos sanguíneos de origen fetal con eritrocitos nucleados (fig. 8a). En algunas regiones de la zona laberíntica se distinguieron eritrocitos maternos anucleados rodeados por una capa delgada, la cual fue visible con impregnación Argéntica (fig. 8b); adherida a ésta, se encontró una capa sincicial hipertrofiada, que correspondió al sinciotrofoblasto y junto a ésta otra capa con células cúbicas, nucleadas que correspondían al citotrofoblasto; en otras regiones no se distinguió sinciotrofoblasto (fig. 8e) y el citotrofoblasto se encontraba en contacto directo con los eritrocitos maternos. El citotrofoblasto a su vez estaba en contacto con el mesénquima, en cual sólo se distinguieron fibroblastos (fig. 8c). La sangre fetal estaba rodeada por un endotelio simple escamoso, con núcleos grandes y ovoides, en los que se observó un nucleolo y algunos gránulos de cromatina (fig. 8d).

**Figura 7. REGIÓN PARAPLACENTAL DE Natalus stramineus.**

- a) Corión liso (cl) y corión frondoso correspondiente al extremo del disco placentario (dp), en el límite entre estos se distinguen dos vasos sanguíneos fetales (vf) de gran calibre. También se aprecia el límite del alantoides (A).  
(H-E, 40x)
- b) Corión liso en el que se distingue el lado materno (M) con presencia de tejido conectivo (tc) y el lado fetal (F), sobre el cual se aprecia al trofoblasto (T) y vasos sanguíneos fetales (vf).  
( H-E, 100x)
- c) Detalle de la figura 7b donde se distingue el trofoblasto (T) en contacto con el epitelio (ep) del endometrio. Sobre el endometrio se observan algunas células similares a las trofoblásticas (●) y gránulos de hemociderina (h).  
(H-E, 1000x).

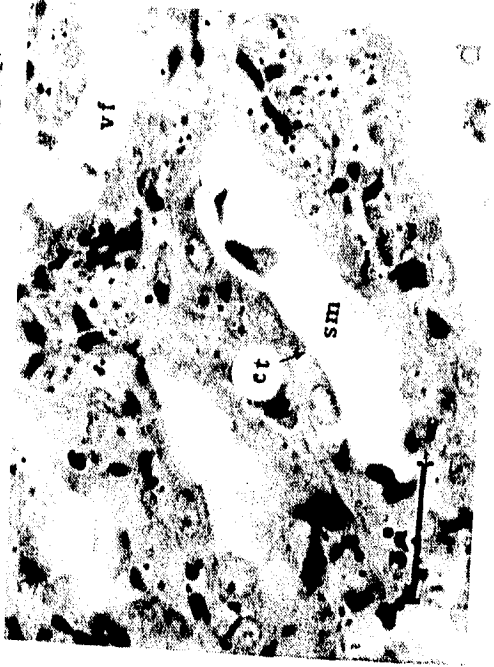
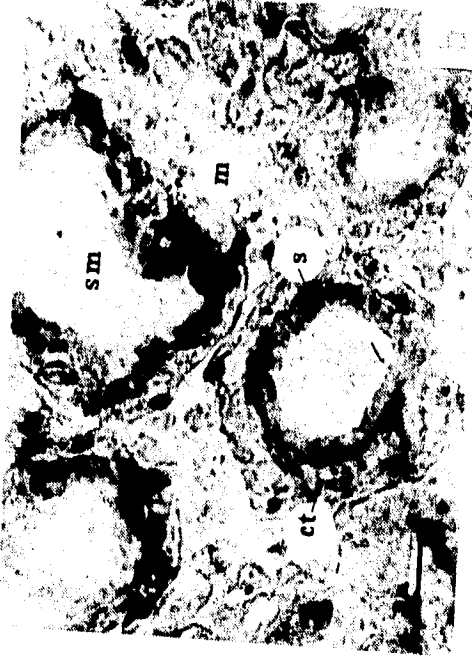


**Figura 8. DISCO PLACENTARIO DE  
Natalus stramineus**

a) Disco placentario (dp) en el que se distingue el lado materno (M) representado por el endometrio (e) y el lado fetal (F) formando la región laberíntica dentro del mismo, en la base del lado materno se distinguen células adiposas (a).  
(Tricrómica de Gallego, 100x).

b) Región laberíntica en la que se observa sangre materna (sm) rodeada por el sinciotrofoblasto (s) y junto a éste se observa el citotrofoblasto (ct) rodeados por tejido conectivo fetal (m).  
(Impregnación Argéntica, 1000x).

c y d) Región laberíntica en la que se observa la sangre materna (sm) rodeada por el citotrofoblasto (ct) formado por una capa celular nucleada y se distinguen vasos sanguíneos fetales con su endotelio (e).  
(H-E, 1000x).



## DISCUSIÓN

Los tres embriones estudiados de Micronycteris megalotis presentaron desarrollo morfológico completo con osificación de los huesos y pigmentación de la piel, por lo cual fueron embriones a término de la gestación.

La placenta definitiva de M. megalotis fue corioalantoidea porque está constituida por el corion y el alantoides; por la disposición de las vellosidades coriónicas fue discoidal de acuerdo con la clasificación de Grosser (1909) y laberíntica, de acuerdo con la clasificación de Steven (1975), porque presenta protusiones coriónicas anastomosadas, lo cual aumenta el área de intercambio sanguíneo. Por el grado de conexión entre los tejidos feto-materno, la placenta de M. megalotis fue endoteliorial de acuerdo con la clasificación de Grosser (1909), porque el endotelio materno en contacto con el trofoblasto; estos resultados concuerdan con las observaciones realizadas por Wimsatt (1958) a microscopía electrónica, quien distinguió al endotelio materno diferenciado de la membrana intersticial y concluyó que era una placenta de tipo endoteliorial. Una característica sobresaliente observada en el endotelio materno de esta especie fue que se encontraba hipertrofiado, anucleada y no se distinguen los límites celulares además de observarse muy eosinófila. Por haber sido una placenta endoteliorial, es decidua porque su expulsión después del parto provoca hemorragia.

Los cuatro embriones estudiados de Natalus stramineus presentaron un desarrollo morfológico completo con osificación de huesos y pigmentación de la piel por lo cual fueron embriones a término de la gestación.

La placenta definitiva de N. stramineus fue corioalantoidea porque está constituida por el corion y el alantoides; por la disposición de las vellosidades coriónicas fue discoidal de acuerdo con la clasificación de Grosser (1909) y laberíntica, de acuerdo con la clasificación de Steven (1975), porque presenta protusiones coriónicas anastomosadas, lo cual aumenta el área de intercambio sanguíneo. Por el grado de conexión entre los tejidos feto-materno, la placenta de N. stramineus fue hemocorial de acuerdo con la clasificación de Grosser (1909), porque la sangre materna se encuentra en contacto directo con el trofoblasto; y hemomonocorial, de acuerdo con la clasificación de Enders (1965) porque el trofoblasto está constituido por una sola capa de células grandes correspondientes al citotrofoblasto y el sinciotrofoblasto desaparece. Esta característica ha sido observada por Rasweiler (1991) en Molossus ater (Molosidae) en placentas a término, en las cuales distinguió una hipertrofia de las células del citotrofoblasto, es decir se encontraba formado por células gigantes con núcleos grandes y eucromáticos, algunas de estas células poseen dos núcleos y otras, en menor número eran polinucleares; mientras que el sinciotrofoblasto se

perdido por completo. En N. stramineus las células son mononucleares y eucromáticos, y no se observaron polinucleares. Por ser hemocorial la placenta de N. stramineus es decidua porque produce hemorragia al desprenderse en el momento del parto. Las características morfológicas anteriormente mencionadas para esta especie se observaron en ambos discos placentarios (cefálico y caudal), sin encontrarse ninguna diferencia histológica entre ellos.

En ambas especies se pudo apreciar por medio de la impregnación Argéntica la presencia de la membrana intersticial, característica de la placenta de murciélagos (Wimsatt, 1958).

El tipo de membranas (corion y alantoides) que conforman a la placenta de ambas especies, la distribución de las vellosidades coriónicas (discoidal) y la disposición del área de intercambio (laberíntico) concuerdan con lo observado en las placentas estudiadas de algunos murciélagos como: Noctilio liabilis (Wimsatt, 1958; Anderson y Wimsatt, 1963), Desmodus rotundus (Björmman y Wimsatt, 1968), Macrotus waterhousii (Bodley, 1974; Gopalakrishna y Karim, 1979) y Molossus ater (Baker y Carter, 1979); es decir que la placenta de los murciélagos en general es corioalantoidea, discoidal y laberíntica. Desde el punto de vista de la morfología macroscópica la diferencia observada entre las dos especies estudiadas fue la presencia de dos discos placentarios en N. stramineus, uno en posición cefálica y otro en posición caudal, mientras que M. megalotis solo presentó uno. Esta característica se ha observado en diferentes subespecies de Miniopterus schreibersii (Vespertilionidae), las cuales presentan dos discos separados del mismo tamaño, uno detrás del otro a lo largo del eje craneo-caudal del útero (Gopalakrishna y Karim, 1979); sin embargo los discos placentarios de Natalus stramineus son de diferente tamaño, el cefálico ( $X=0.63$ ) es mayor que el caudal ( $X=0.53$ ), estas diferencias probablemente se deben a la anatomía del útero y puede ser que exista una depresión de mayor tamaño del lado cefálico que del caudal, pero es necesario realizar estudios sobre la morfología del útero no gestante de esta especie.

Desde el punto de vista de la morfología microscópica se distinguió en la placenta de N. stramineus la presencia de pigmentos en la región paraplacentar y en el disco placentario, asociados al citotrofoblasto, lo cual no se observó en M. megalotis. Estos pigmentos indican la presencia de hierro (hemociderina), los cuales son un abastecimiento de este mineral para el embrión; esta característica también ha sido observada por Steven (1975) en algunos embalonúridos, donde encontró gránulos pigmentados en el citotrofoblasto asociados a hierro en el mesénquima y el endotelio de las células fetales.

Otra diferencia notable observada en N. stramineus fue la ausencia de sinciotrofoblasto lo cual es inusual en mamíferos con placenta hemocorial, sin embargo, se ha llegado a observar en otros molosidos como Tadarida brasiliensis



*cynocephala* y *Chaerephan plicata* (Stephens, 1969; Gopalakrishna et al. 1989), en el vespertilionido *Miniopterus schreibersii fuliginosus* (Kimura y Uchida, 1984), en el ratón brincador *Zapus hudsonianus* (King y Mossman, 1974) y en el hyrax (*Heterohyrax brucei* (Odour-Okelo et al. 1983).

De las características anteriormente citadas de ambas especies estudiadas observamos que de la placenta de *Micronycteris megalotis* tuvo como particularidad la hipertrofia del endotelio materno y en general presentó características comunes a otros murciélagos que presentan el mismo tipo de placenta; pero *Natalus stramineus* presentó características que son poco comunes entre murciélagos y aun entre mamíferos placentarios en general como fueron: dos discos placentarios, pigmentos de hemociderina asociados al citotrofoblasto y la ausencia del sincitiotrofoblasto.

Considerando las características de la morfología microscópica de la placenta en murciélagos, encontramos que en estudios de ésta en la mayoría de las familias como: Pteropodidae (Moghe, 1951), Rhinopomatidae (Srivastava, 1952), Emballonuridae, Megadermatidae (Gopalakrishna, 1950), Rhinolophidae (Branca, 1927; Grosser, 1909), Noctilionidae (Anderson y Wimsatt, 1963 y 1968), Phyllostomidae (Hamlett, 1934; 1935), Vespertilionidae (Branca, 1927) y Molossidae (Hamlett, 1934; Mossman, 1937), se ha observado que el tipo de placenta que presentan es endotelio corial, al inicio del desarrollo, pero al término de este, es decir en la placenta definitiva, se han observado dos patrones a seguir dependiendo de la posición taxonómica de las familias: en las primitivas como Pteropodidae, Rhinopomatidae, Emballonuridae, Megadermatidae, Rhinolophidae y Noctilionidae es endotelio corial, mientras que en las familias avanzadas como Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae es hemocorial. Esta característica permite deducir que el endotelio materno en los murciélagos, tiende a desaparecer de las familias primitivas a las avanzadas, por tal motivo se esperaría que en las familias avanzadas aún no estudiadas como la Natalidae y otras, la placenta definitiva tienda a ser de tipo hemocorial. Con los resultados obtenidos en este trabajo se cumplió con el supuesto anteriormente mencionado, porque en la placenta definitiva de *Micronycteris megalotis* que pertenece a la familia Phyllostomidae la placenta fue de tipo endotelio corial, como podría esperarse por su posición taxonómica porque es menos avanzada que la otra familia estudiada. La característica sobresaliente de esta placenta fue que el endotelio materno era anucleado e hipertrofiado, lo cual indica una tendencia a la desaparición de este tejido y por lo tanto se podría interpretar como un evento previo a la pérdida de este, en cambio la placenta de *Natalus stramineus* fue hemocorial perdiendo totalmente el endotelio materno, lo cual también era de esperarse porque esta especie pertenece a la familia Natallidae considerada mas avanzada que la Phyllostomidae.

Dentro de la familia Phyllostomidae se ha observado que las placentas definitivas de las especies estudiadas pueden ser de ambos tipos, es decir placentas de tipo

endoteliorial como en Carolia perspicillata (Bleier, 1979) y Macrotus waterhoussi (Bodley, 1974), y hemocorial como en Macrotus californicus, Glossophaga soricina y Desmodus rotundus (Bleier, 1979). En las especies estudiadas de familias menos evolucionadas como la Noctilionidae (Noctilio liabilis; Anderson y Wimsatt, 1953), sólo se ha observado el tipo endoteliorial y en familias más avanzadas como la Molosidae (Molossus ater; Baker y Carter, 1979) se ha observado que presentan tipo hemocorial, por lo tanto se podría sugerir que en la familia Phyllostomidae se presenta ambas tendencias, quedando como punto medio entre las familias primitivas y las avanzadas, por lo tanto todas las familias primitivas en comparación con la de los filostómidos presentan placenta endoteliorial y las familias más avanzadas que ésta presentarían placenta hemocorial.

Durante la comparación de las placentas de dos especies pertenecientes a diferentes familias, una considerada más evolucionada (Natalus stramineus) que la otra (Micronycteris megalotis) por diversas características morfológicas como la osificación de los huesos, número de falanges, presencia o ausencia de cola y genéticas como secuenciación de bases (Vaughan, 1988), se encontró que por el desarrollo de los tejidos fetales y maternos N. stramineus presenta características celulares consideradas más avanzadas que M. megalotis; de acuerdo a la hipótesis planteada en este trabajo; sin embargo en este trabajo no se ha tratado de plantear que tipo de placenta desde el punto de vista macroscópico es avanzada y cual es primitiva, porque si se analizan las placentas de todos los mamíferos eutherios (Apéndice 1), se encontrará que se presentan placentas consideradas primitivas (Mossman, 1937; 1953) en mamíferos avanzados, por la relación de los tejidos fetal y materno (epiteliorial, sindesmocorial, endoteliorial y hemocorial), pero si se consideran las características celulares de estos tejidos, podrían darnos una cierta secuencia de la tendencia evolutiva de este órgano a nivel de familia en el grupo de los murciélagos aunque esta tendencia también se podría esperar en otros mamíferos placentarios

Desde el punto de vista de la morfología macroscópica y de la relación de los tejidos feto-materno, la placenta tiene una mayor relación con los hábitos de vida del mamífero, es decir si es gregario o solitario, presa o depredador, el tamaño y madurez de la cría al nacer, la longitud del periodo de gestación (Luckett, 1974) y también por ser una barrera inmunológica a corto plazo tiene una relación directa con la duración de la gestación (Uribe, 1994), por lo tanto la placenta es un órgano que se adecua a las condiciones ambientales y conductuales de un organismo más que a una secuencia evolutiva por tal motivo todos los tipos placentarios tienen representantes actuales pero si existen diferencias a nivel celular y en algunos grupos, como el caso de los murciélagos se puede observar una secuencia evolutiva considerando esta característica.

## CONCLUSIONES

- La placenta de las dos especies estudiadas, es de tipo discoidal considerando la disposición de las vellosidades coriónicas, pero en Natalus stramineus se observa la presencia de dos discos, uno en posición cefálico y otro en posición caudal, siendo el disco cefálico de mayor tamaño.
- La placenta de Micronycteris megalotis es de tipo endoteliochorial dada la relación de los tejidos feto-materno, presentando un endotelio materno hipertrofiado, acidófilo y anucleado.
- El citotrofoblasto de Micronycteris megalotis presentó células nucleadas esparcidas, rodeando al sincitiotrofoblasto.
- La placenta de Natalus stramineus, es de tipo hemomonocorial por la relación de los tejidos feto-materno con un citotrofoblasto constituido por células grandes con núcleos eucromáticos y en la región paraplacentar presenta una relación epiteliocorial. En ambas regiones se presentan de gránulos de hemociderina asociados al citotrofoblasto.
- Las características del endotelio materno de estas dos especies, concuerdan con lo esperado por su posición taxonómica: Natalus stramineus perteneciente a la familia Natalidae, considerada avanzada, al final de su desarrollo no presenta endotelio y Micronycteris megalotis perteneciente a la familia Phyllostomidae, considerada primitiva con respecto a la Natalidae, presenta un endotelio anucleado e hipertrofiado.

## GLOSARIO

**Alantoides.** Formación sacciforme del lado ventral de la parte posterior del intestino presente en los embriones de los vertebrados amnióticos.

**Amnios.** Saco lleno de líquido que envuelve al embrión de los vertebrados amnióticos.

**Amniota.** Reptil, ave o mamífero cuyos embriones poseen amnios y alantoides.

**Anamniota.** Agnatos, peces y anfibios cuyos embriones no poseen amnios y alantoides.

**Antimesometrial.** implantación del blastocisto orientado del lado contorno del mesometrio.

**Blastocisto.** Corresponde a la blástula, tiene paredes delgadas (trofoblasto) que tiene una capa celular que será el embrión.

**Citotrofoblasto.** Porción celular del trofoblasto del tejido coriónico invasor durante la implantación del embrión de mamífero en el útero.

**Corión.** Membrana embrionaria de los vertebrados amniotas formada por el epitelio ectodérmico externo y una capa de tejido conectivo originado del mesodermo.

**Decidua.** Membrana mucosa (endometrio) que tapiza al útero en forma engrosada y modificada que adquiere durante la gestación.

**Decidua Basal.** Tejido endometrial profundo unido al corión que da origen a la porción materna de la placenta.

**Disco Germinal o Embrionario.** Región del blastocisto formada por una masa de células internas de la cual se origina al embrión.

**Endometrio.** Membrana mucosa glándulas que reviste interiormente el útero de los mamíferos.

**Endotelio.** Revestimiento celular de epitelio plano simple de vasos sanguíneos.

**Histogénesis.** Diferenciación de los tejidos.

**Implantación.** Alojamiento de un embrión de mamífero (blastocisto) en la mucosa del útero como fase previa a la formación de la placenta.

**Membrana Basal.** Formada de fibras reticulares, acelular, en la que descansan las células epiteliales.

**Mesénquima.** Tejido conectivo embrionario, que contiene células como los mesoblastos y fibroblastos embebidos en una sustancia amorfa.

**Mesenterio.** Tejido conectivo limitado a ambos lados por mesotelio que suspende un órgano en la cavidad celómica.

**Mesometrial.** Implantación del blastocisto hacia el mesometrio.

**Mesometrio.** Mesenterio del útero de los mamíferos.

**Saco Vitelino.** Bolsa que contiene vitelo que pende de la cara ventral de los embriones de los vertebrados ricos en vitelo.

**Sinciotrofoblasto.** En la formación de la placenta de algunos mamíferos, la porción del trofoblasto invasor sin límites celulares.

**Trofoblasto.** Capa externa del blastocisto de los mamíferos que corresponde al corión; agente activo primario en implantación.

APÉNDICE I  
Anatomía Comparada de las Placentas de Mamíferos Eutherior  
(Wimsatt, 1984)

En la siguiente tabla se muestran las características de la placenta de mamíferos eutherios representativos.

●	Organización definitiva de la placenta
+	Placentas descritas en diferentes especies
●—●	Placenta definitiva precedida por un tipo anterior
●→●	Ambas condiciones prevalecen en la misma placenta
—	Ausencia de la condición indicada
?	Estado dudoso o falta de información en caso que se indique un tipo, es el que se espera observar
P. S-V.	Placenta saco-vitelina
Semi-P.	Semiplacenta
Endo-Endo.	Endoteliocorial-Endoteliocorial
Hemo-Endo.	Hemoendoteliocorial

## I N S E C T I V O R A

Clasificación	Solenodontidae	Tenrecidae	Doremiavidae	Crhysochloridae	Erinaceidae	Echinoraz	Macroacelidae	Soricidae	Talpidae	Scalopustainidae
P. S-V	+	+	?	+	+	+	+	+	+	-
Semi-P	+	+	+				+			
Hematoma		+						+		
Tipo	Discoidal	Discoidal Difusa	Discoidal	Difusa	Discoidal	Discoidal	Discoidal	Discoi- dal	Discoi- dal	Difusa
Epiteli- corial										●
Sindesi- corial										↑
Endotelio- corial								●		●
Endo-Endo								●		
Hemocorial	●	●	●	●	●		●		●	
Hemocorio -Vitulina		●								
Hemo- Endo						●				

Orden	DERMOP TERA	CHIROPTERA			PRIMATES							
Clasificación		Megachi roptera	Microchi roptera	Molossidae	Tupalidae	Lemuridae	Lorisidae	Galagolor isidae	Tarsiidae	Ceboidae	Cercop ithecoi dae	Homini dae
P. S-V	+	+	+	+	+	?	+	+				
Semi-P.			Myotis									
Hematoma			Emball									
Tipo	Discoidal	Discoi- dal	Discoi- dal	Discoidal Difusa	Bidiscoi- dal	Difusa	Difusa	Difusa	Discoidal	Bidiscoi- dal Discoidal	Bidiscoidal Discoi- dal	Discoi- dal
Epitelio- corial						●	●	●				
Sindesmo- corial								↑				
Endotelio- corial		●	●	●	●			●				
Endo-Endo				↓					●			
Hemocorial	●			●						●	●	●
Hemo-corio- vitelina												
Hemo-Endo												



INSTITUTO VENEZOLANO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
 SERIE DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
 Nº 100

Orden	E D E N A T A			PHOLIDOTA	LAGOMORPHA	R O D E N T I A				CETACEA	CARNÍVORA	
Clasificación	Myrmecophagidae	Bradypodidae	Dosypodidae			Sciuro-morpha	Geomysoidae	Myomorpha	Hysticomorpha		Fissipedia	Pinnipedia
P. S-V.	?	?	+	+	+	+	+	+	+	?	-	?
Semi-P.												
Hematoma											-	?
Tipo	Discoidal	Discoidal	Discoidal	Difusa	Discoidal	Discoidal	Discoidal	Discoidal	Discoidal	Difusa	Zonaria Discoidal	Zonaria
Epitelio-corial				●						●		
Sindesmocorial												
Endotelio-corial		●					●				●	●
Endo-Endo												
Hemocorial					●	●	●	●	●			
Hemocorio-vitelina	●		●			●						
Hemo-Endo					●							

Orden	TUBULIDEN	PROBOSCIDAE	HYRACOIDEA	SIRENIA	PERISSODAC	ARTIODACTYLA					
	TATA				TILA	Siuformes	Tylopo	Trogu	Cervi	Giraffidae	Bovoidae
Clasifica- ción											
P. S-V	-	?	-	?	-	?	?	?	?	?	?
Semi-P.											
Hematoma	-								?	?	+
Tipo	Zonaria	Zonaria	Zonaria	Zonaria	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Cotile donar ia	Cotiledo- naria	Cotiledon ria
Epitelio- corial	●	●			●	●	●	●	●	●	●
Sindesmoc orial									●	●	●
Endorelio- corial		●									
Endo- Endo											
Hemo- corial			●	●							
Hemo- corio- vitelina											
Hemo- Endo											

APÉNDICE II  
SISTEMÁTICA DEL ORDEN  
CHIROPTERA  
(Wilson and Reeder, 1992)

*Clase* : Mammalia

*Subclase* : Theria

*Infraclass* : Eutheria

*Orden* : Chiroptera

*Suborden* : Megachiroptera

*Familia* : Pteropodidae

*Subfamilia* : Pteropodinae

Macroglossinae

*Suborden* : Microchiroptera

*Familia* : Rhinopomatidae

Craseonycteridae

Emballonuridae

Nycteridae

Megadermatidae

Rhinolophidae

*Subfamilia* : Rhinolophinae

Hipposiderinae

*Familia* : Noctilionidae

Mormopidae

**Phyllostomidae**

*Subfamilia* : **Phyllostominae**

Lonchophyllinae

Brachyphyllinae

Glossophaginae

Carollinae

Stenodermatinae

Desmodontinae

*Familia* : **Natalidae**

Furipteridae

Thyropteridae

Myzopodidae

Vespertilionidae

*Subfamilia* : Kerivoulinae

Vespertilioninae

Murinae

Miniopterinae

*Familia* : Mystacinidae

Molossidae

## L I T E R A T U R A

- AMOROSO, G. C. 1961. **Histology of the placenta.** Brit. Med. Bull. 17:81-90.
- ANDERSON, W.R. y W.A. Wimsatt. 1953. **The fetal membranes and placentation of the tropical American noctilionid bat, *Dirias albiventer minor*.** Anat. Rec. 117: 573-574.
- ANDERSON, W.R. y W.A. Wimsatt. 1968. **Placentation and fetal membranes of the central American Noctilionid bat *Noctilio labialis minor*** Am. J. Anat. 112:181-202.
- BALINSKY, B.I. y B.C. Fabian, 1982. **Introducción a la embriología.** Omega. Barcelona. p. 339-346.
- BAKER, J, K. Jones y D. C. Carter. 1979. **Biology of bats of the new world. Family Phyllostomidae Part III.** Spec. Pub. Muscum Tex. Tech. Univ. p.p. 379-402.
- BJÖRMAN, N.H. y W.A. Wimsatt. 1968. **The allantoic placenta of the vampire (*Desmodus rotundus*), a reinterpretation of its structure based on electron microscopic.** Anat. Rec. 162:85-98.
- BJÖRMAN, N.H. 1976. **Placentation in** Text book of veterinary histology. p. 160
- BLEIER, W.J. 1979. **Embriology in: Biology of bats of the new world, family Phyllostomidae. Part III.** Special Pub. Mueseum Texas Tech Univ. 16:379-385.
- BODLEY, M.D. 1974. **Ultrastructural development of the chorioallantoic placental barrier in the bat *Macrotus waterhousii*.** Am. J. Anat 56:327-353.
- BRANCA, A. 1927. **Recherches sur la placentation des cheiropteres.** Arc. Zool. Exp. 66:291-450.
- DOLLANDER, A. y R. Fenart. 1986. **Elementos de embriología.** Limusa. México. p. 183-184.
- ENDERS, A.C. 1965 **A comparative study of the fine structure of the trophoblast in several hemochorial placentas.** Am. J. Anat. 116:29-68.

- ESTRADA, F.E. L. Peralta y P. Rivas. 1982. **Manual de técnicas histológicas.** AGT editor. México, 137 p.p.
- GOPALAKRISHNA, A. 1950. **Studies on the embriology of microchiroptera. Part V. Placentation in the vespertilionid bat Scotophilus wroughtoni (Thomas).** Proc. Ind. Acad. Sci. 31:235-251.
- GOPALAKRISHNA, A. and B. Karim. 1979, **Fetal membranes and placentation in Chiroptera.** J. repord. Fert. 58:417-429.
- GOPALAKRISHNA, A., V.D. Pendharkar and N. Badwark, 1989. **Morphogenesis of the foetal membranes and placentation in the Indian molossid bat Chaerephan plicata (Buchanan).** Proc. Indian Acad. Sci (Amem. Sci.) 98:149-166.
- GROSSER, O. 1909. **Verleichende anatomic und entwicklungsges chichte der eihäute und der placenta.** W. Braumulla. Vienna and Leipzig. p. 180
- HALL, R.E. 1981. **The mammals of North America Vol. I.** John Wiley and Sons. N.Y. p.77-236.
- HAMLETT, G.W.D. 1934. **Implantation and embryonalhüllen bei zwei südamerikanischen Fledermäusen.** Anat. Anz. 79:146-149.
- HAMLETT, G.W.D. 1935 **Notes on the embriology of phyllostomid bat.**Amer. J. Anat. 56:327-349.
- KARIM, K. B;W.A. Wimsatt and A. Gopalakrishna. 1978. **Struture of the definitive placenta in the Indian bat Rousettus leschenauti (Pteropidae).** Anat. Rec 190:458.
- KIMURA, K. and T. A. Uchida. 1984. **Development of the maoin and acsery placenta in the japanese long-fingered bat Miniopterus schreibersii fuliginosus.** J. Reprod. Fert. 71:119-126.
- KING, B.F. and H.W. Mossman. 1974. **The fetal membranes and unusual giant cell placenta of the jerboa (Jaculus) and jumping mouse (Zapus).** Am. J. Anat. 140:405-432.

- LUCKETT, W.P. 1974. Comparative development and evolution of the placenta in Primates. Contr. Primatology. 26:124-246.
- MARTÍNEZ, M.I. 1993. Manual de laboratorio de embriología comparada. Edit Trillas. México. p.113-114.
- MOGHE, M.A. 1951. Development and placentation of the Indian fruit bat Pteropus giganteus giganteus (Brünnich). Proc. Zool. Soc. London. 121:703-721.
- MOLL, W. 1958. Physiological aspects of placental ontogeny and phylogeny. Placenta. 6:141-154.
- MOSSMAN, H.W. 1937. Comparative morphogenesis of the fetal membranes. Carnegie. Contrib. Embryol. 26:128-246.
- MOSSMAN, H.W. 1953 The genital system and fetal membranes as criteria for mammalian phylogeny and taxonomy. J. Mamm. 34:289-298.
- ODOUR-OKELO, D; V.O. Musewe and S. Gombe. 1983. Electron microscopic study of the chorioallantoic placenta of the rock hyrax (Heterohyrax brucei). J. Reprod. Fertil. 68:311-316.
- PIJNENBORG, R; W.B. Robertson and I. Brosens. 1985. Morphological aspects of placental ontogeny and phylogeny. Placenta. 6:155-162.
- RAMON Y CAJAL, S. y F de castro. 1972. Elementos de técnicas micrográficas del sistema nervioso. Salvat S.A. Barcelona. p. 102-122.
- RASWEILER IV, J.J. 1991. Development of the discoidal hemochorial placenta in the black mastiff bat, Molossus ater: evidence for a role of maternal endothelial cells in the control of the trophoblastic growth. Am. J. Anat. 191:185-207.
- SÁNCHEZ, S.C. y Romero A. M.L. 1995. Murciélagos de Tabasco y Campeche una propuesta para su conservación. Serie cuadernos de Biología No. 24. IBUNAM. México. p. 77, 138
- SRIVASTAVA, S.C. 1952. Placentation in the mouse-tailed bat, Rhinopoma kinneari (Chiroptera). Proc. Zool. Soc. Bengal 5:105-131.

- STEPHENS, R.J. 1969. The development and fine structure of the allantoic placental barrier in the bat Tadarida brasiliensis cynocephala. J. Ultrastruct. res. 28:371-398.
- STEVEN, D. H. 1975. Anatomy of the placental barrier in: Comparative placentation, essays in structure and function. Academic press. USA. p. 25-57
- URIBE, A.M.C. 1994. Estudio histológico comparado de la placenta de cinco especies de mamíferos. Tesis de Doctorado. Fac. Ciencias. UNAM. México. 104 p.
- VAUGHAN, T.T. 1988. Mamíferos. Interamericana. México. p. 115-140.
- WILSON, D.E and D.A.M. Reeder. 1992. Mammals species of the world a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press. Washington-London. p.p. 178, 179, 194, 195.
- WIMSATT, W.A. 1958. The allantoic placental barrier in Chiroptera: a new concept of its organization and histochemistry. Acta. Anat. 32:141-186.
- WIMSATT, W.A., 1962. Some aspects of the comparative anatomy of the mammalian placenta. Am. J. Obst. Gynec. 84:1568-1594.
- WIMSATT, W.A. 1984. Some aspects of the comparative anatomy of the mammalian placenta. Am. J. Gynec. 84(1):1568-1594.