

LA REPRODUCCIÓN EN LOS QUIROPTEROS

A. BALMORI

C/ Navarra 1, 5º B. 47007 Valladolid. (alfonso.balmori@cma.jcyl.es)

INTRODUCCIÓN

Los quirópteros son mamíferos euterios (Eutheria), pertenecen por tanto al grupo más evolucionado de los vertebrados con mamas, pelo y una placenta desarrollada.

El feto pasa su periodo de gestación en el útero de la madre, alimentándose de ella a través de la placenta. Tras el parto, el joven se nutre de la secreción láctea producida en las glándulas mamarias maternas.

El aparato reproductor de los quirópteros tiene grandes similitudes con el del resto de la Clase Mamíferos, sin embargo este grupo posee peculiaridades fisiológicas y etológicas que han surgido como adaptaciones a sus no menos curiosas condiciones de vida. Dentro del grupo de los quirópteros existen tantas características reproductoras diferenciales entre las distintas especies y familias, que se puede afirmar que encierran gran parte de las variaciones existentes en el conjunto de los mamíferos; no en vano el sexo constituye el principal dispositivo para la adaptación evolutiva. En este trabajo, cuando se hable en general, nos referiremos fundamentalmente a los quirópteros europeos.

El sexo está condicionado genéticamente y, como en el resto de los mamíferos, los machos son heterogaméticos (XY) y las hembras homogaméticas (XX).

Poseen una tasa reproductora sorprendentemente baja, si la comparamos con la de otros mamíferos de su mismo tamaño: tienen una cría y en algunos casos dos al año, mientras los roedores o insectívoros producen camadas numerosas varias veces por año. Pero este hecho está compensado por su prolongada longevidad, mucho mayor a la de aquellos. Son lo que en la Ecología se conoce como «estrategas de la K», que caracteriza a los taxones más especializados y con menos dosis de oportunismo.

La biología reproductora de los quirópteros se encuentra todavía en fase de estudio para un gran número de especies, existiendo aún grandes lagunas que es necesario superar para comprender la variabilidad y especialización en toda su amplitud. No cabe duda que a medida que avancen los conocimientos de este grupo, continuarán surgiendo sorpresas y novedades que nos ofrecerán nuevas facetas, quizás desconocidas ahora mismo, de la interesante biología de estos mamíferos voladores.

LOS ÓRGANOS REPRODUCTORES

La maduración gonadal se produce gracias a las hormonas gonadotrópicas secretadas por el lóbulo anterior de la hipófisis (adenohipófisis), que a su vez son controladas por los centros neurosecretorios del cerebro (hipotálamo). El ciclo reproductor y los caracteres sexuales secundarios están regulados de la misma manera, influyendo además los estímulos externos a través del córtex cerebral.

El aparato reproductor masculino comprende un par de testículos, varios pares de glándulas accesorias, un sistema de conductos y el órgano copulador.

En la mayoría de las especies los testículos descienden al escroto únicamente en la época de la reproducción, para facilitar la espermatogénesis, permaneciendo durante el reposo sexual en el interior de la cavidad abdominal. El descenso se produce por el ensanchamiento del canal inguinal y el escroto es por tanto temporal. Sin embargo existen representantes del grupo que conservan los testículos en el escroto permanentemente a partir de la pubertad. El descenso de los testículos a la bolsa escrotal se origina porque la producción de espermatozoides requiere un rango de temperaturas algo inferior a la del cuerpo.

Durante el periodo de máxima actividad los testículos pueden alcanzar un tamaño notable en algunos géneros. En los Vespertiliónidos la posición del escroto es a menudo postanal pero en otras familias predomina la posición preanal.

Las células espermáticas son producidas en los túbulos seminíferos que alcanzan el 90% de la masa testicular, el resto está ocupado por las células intersticiales (células de Leydig) que bajo la influencia de una gonadotropina producida en la adenohipófisis (ICSH), secretan testosterona y mantienen la producción espermática, regulando además la aparición de los caracteres sexuales secundarios.

El epidídimo tiene siempre gran tamaño y su extremo sirve como reservorio espermático, desembocando en un largo conducto deferente que se continúa con la vesícula seminal, el conducto eyaculatorio y la uretra. Además poseen un par de glándulas prostáticas y las glándulas bulbouretrales o de Cowper, aunque alguna de ellas puede faltar en las diferentes especies. Las glándulas accesorias experimentan grandes variaciones de tamaño en función del ciclo estacional y están controladas por hormonas secretadas por los testículos.

Las vesículas seminales son dos gruesas masas glandulares que producen hexosas (hidratos de carbono) de gran importancia para la conservación y motilidad de los espermatozoides. Son bastante grandes en Vespertiliónidos y Pteropódidos.

Las glándulas prostáticas forman una masa que rodea casi completamente la uretra, justo por debajo de la vejiga urinaria, su secreción contiene prótidos, lípidos y hexosas.

Las glándulas de Cowper están bien desarrolladas en todas las especies. En general son dos, pero *Plecotus auritus* tiene dos pares. Su misión es la secreción de mucina en la eyaculación.

Una de las funciones más importantes de las glándulas accesorias es controlar que el pH del fluido seminal sea próximo a la neutralidad (pH=7), pues los espermatozoides son extremadamente sensibles a sus variaciones.

El esperma se compone de los espermatozoides y las secreciones de las glándulas anejas. Los espermatozoides tienen formas muy variadas que parecen ser características para cada familia. Durante su estancia en los testículos, se asocian en ramilletes alrededor de las células de Sertoli, especializadas en su nutrición. En circunstancias normales sobreviven únicamente 24 horas tras la eyaculación, pero su vida puede alargarse mucho en determinadas circunstancias que estudiaremos después.

Los murciélagos, como los Primates, tienen el pene colgante cuando no se encuentra en estado de erección. Casi todos los Microquirópteros poseen báculo, aunque de pequeño tamaño y el glande contiene un cuerpo cavernoso accesorio que es continuación de los cuerpos cavernosos habituales, cuya misión es facilitar el coito incluso en estado de dormición. Los Megaquirópteros disponen de un cuerpo esponjoso que rodea la uretra como en los Primates. En el género *Myotis* el prepucio está íntimamente soldado al epitelio del glande y los pelos recubren el pene en toda su longitud. El pene tiene formas muy variadas en las distintas especies y el glande puede ser globuloso, espatulado, acuminado, etc.

El aparato reproductor femenino está formado por los ovarios, los oviductos, el útero y la vagina.

Un hecho curioso entre los murciélagos, que apunta a una convergencia evolutiva con las aves, es que en algunas especies (*Rhinolophus ferrumequinum*), solo existe un ovario funcional, en el otro los folículos de Graaf se desarrollan incompletamente y degeneran antes de llegar a abrirse.

El útero de los quirópteros es muy variable en los distintos grupos, pudiendo encontrarse toda la gama de variaciones existentes en los mamíferos placentarios. Así, pueden encontrarse especies con el útero doble, otras con él bipartido (dividido en casi toda su longitud menos en su parte basal), bicorne (dividido aproximadamente en la mitad de su longitud), o bien otras con el útero sencillo. Se considera que éste último es más especializado y el útero doble el más primitivo.

En los Vespertiliónidos la vagina siempre es única, abriéndose al exterior independientemente de las vías urinarias y el tracto intestinal. Posee un par de glándulas vestibulares o de Bartholin cuya misión es la producción de secreciones que facilitan la cópula. En algunas especies, el clítoris puede alcanzar el mismo tamaño que el pene. Existen formas con la hendidura vulvar transversal y otras que

la tienen longitudinal. El funcionamiento del aparato reproductor femenino se estudiará con detenimiento dentro del apartado «el ciclo estral».

EL CICLO ANUAL

En el reino animal la reproducción continua constituye una excepción, mientras la reproducción estacional y cíclica puede considerarse como la regla. La mayoría de los murciélagos, y en particular los que viven en las zonas templadas del planeta, pasan por un periodo reproductor cada año que tiene lugar en primavera. Los murciélagos tropicales pueden reproducirse continuamente, independientemente de la estación, mientras otras especies lo hacen dos veces por año.

Los quirópteros europeos tienen un patrón cíclico bien establecido. Durante los meses de octubre y noviembre acuden a los refugios invernales en los que, paulatinamente -siempre dependiendo de las características climáticas que condicionan la existencia de insectos-, van entrando en periodo de dormición o hibernación. Durante los meses anteriores han acumulado suficientes reservas para enfrentarse a los aproximadamente cinco meses que dura el letargo. En esta fase su temperatura corporal desciende y las constantes vitales se reducen al mínimo, para evitar un gasto de energía que les impediría alcanzar con vida la primavera siguiente.

Cuando se aproxima la época vernal se despiertan con más frecuencia, esperando las condiciones propicias para iniciar el viaje hacia las colonias de cría. Este hecho se produce entre finales de marzo y principios de abril, entonces recorren en ocasiones grandes distancias hasta los refugios utilizados año tras año para criar. Las colonias de cría para la mayoría de las especies están ocupadas solo por hembras, mientras los machos, de carácter más solitario, deambulan en ocasiones por las inmediaciones de la colonia. Los refugios de cría pueden albergar excepcionalmente a miles de hembras, concentrándose todas las existentes en cientos de kilómetros cuadrados a la redonda. En las especies sedentarias, la distancia entre los refugios invernales y los de cría es muy corta. En estos refugios se produce la gestación y el nacimiento de las crías que tiene lugar entre los meses de junio y julio, variando con la latitud y las características climáticas de la temporada.

Cuando las crías están desarrolladas comenzando su vida independiente, las hembras se reúnen con los machos en los refugios de cópula, que pueden encontrarse alejados o bien situados en las propias colonias de cría, donde los machos, en los meses de agosto y septiembre, empiezan a aparecer con más asiduidad. En sus desplazamientos entre los refugios de cría o de cópula y los de hibernación, suelen visitar refugios temporales, llamados equinociales por ocuparse en primavera y otoño.

Las cópulas pueden producirse en algunas especies (*Myotis daubentonii*) también durante la época invernal, al menos ocasionalmente.

TABLA I
Ciclo anual de los quirópteros europeos

	Hembras		Hembras y machos		Machos	
Enero	refugios invernales	conservación del esperma		apareamiento en el refugio invernal	refugios invernales	
Febrero						
Marzo			migraciones, refugios intermedios			
Abril		ovulación				fin de las cópulas
Mayo					refugios diurnos	espermatogénesis
Junio		gestación				espermatozoos
Julio		refugios de cría				
Agosto		parto y lactancia				
Septiembre				refugios de apareamiento		
Octubre			migraciones, refugios intermedios			
Noviembre		conservación del esperma		apareamiento en el refugio invernal	refugios invernales	
Diciembre	refugios invernales					

EL CICLO ESTRAL

Los quirópteros ajustan los periodos de espermiogénesis, oogénesis, cópula y fecundación a las estaciones que mejor garantizan la supervivencia y el crecimiento de la progenie.

La mayoría de las especies tropicales tienen dos o tres ciclos estrales anuales, mientras las europeas aunque exhiben una considerable variación en lo que concierne al número y duración de los ciclos estrales que pueden ocurrir en un año, pueden considerarse monoéstricas. En general producen un solo óvulo en cada ciclo estral, aunque algunas como *Barbastella barbastellus*, *Pipistrellus pipistrellus* y *Nyctalus noctula*, pueden producir dos o incluso más (especies múltiparas). Se ha demostrado cierta correlación entre las hembras que habitan en regiones con inviernos fríos y las ovulaciones múltiples, mientras que las que viven en zonas con inviernos suaves suelen producir un solo óvulo. Este hecho podría estar relacionado con la alta mortalidad que sufren los jóvenes de las latitudes más frías, suponiendo un mecanismo adaptativo para mantener las poblaciones en niveles óptimos.

Ambos ovarios suelen ser funcionales, pero existen especies en las que domina claramente uno de ellos. En *P. pipistrellus* domina el ovario derecho, mientras el izquierdo solo presenta ovulaciones ocasionales. Existen especies en las que uno de los ovarios puede quedar inactivo durante toda su vida.

Durante el *prooestrus*, el folículo de Graaf que contiene el óvulo en su interior madura, siendo este proceso regulado por las hormonas que llegan transportadas por la sangre procedentes de la hipófisis (FSH e ICSH). Dichas hormonas estimulan el aumento de producción de estrógenos por parte del ovario. Los estrógenos llegan al útero, fomentando su proliferación celular y vascularización, así como creando un intrincado retículo de glándulas que se extienden por el interior del recién formado revestimiento uterino, preparándole para una posible implantación del huevo fertilizado. Precisamente estas glándulas tendrán la misión de producir la mayor parte de los estrógenos y progesterona cuando formen parte de la placenta ya desarrollada. Justo antes de la ovulación el folículo comienza la producción de progesterona.

Cuando el folículo madura puede observarse una prominencia en la superficie del ovario. En el momento de la ovulación se rompe el folículo y el óvulo maduro es descargado en el oviducto, donde puede ser fertilizado. En la mayoría de los mamíferos esta fase denominada *oestrus* incluye la ovulación y el momento de máxima receptividad de la hembra (estro o celo), pero en los quirópteros europeos la fase receptiva no coincide temporalmente con la ovulación ya que la primera se produce en otoño (época de cópulas), mientras que la ovulación no tiene lugar hasta la llegada de la primavera, por una serie de adaptaciones singulares que estudiaremos más

adelante. El ciclo estral, por tanto, queda interrumpido por la hibernación y ello puede considerarse como una de las múltiples adaptaciones de este grupo a sus especiales condiciones de vida.

Después de la ovulación el folículo ovárico residual se transforma en un cuerpo lúteo que produce gran cantidad de progesterona, estimulando la secreción de las glándulas uterinas y preparando el endometrio para la implantación del huevo. Además inhibe posteriores maduraciones foliculares, promoviendo también la nutrición del embrión y el desarrollo de las glándulas mamarias. Es la fase conocida como *metaoestrus*.

Si el óvulo no es fecundado, el cuerpo lúteo degenera y cesa su producción hormonal (este hecho se produce también después del nacimiento del joven), al mismo tiempo, la capa más interna del endometrio se desprende y cae en forma de flujo menstrual, para restaurarse posteriormente. Es la fase denominada *dioestrus*, en la que el descenso de progesterona en la sangre promueve por un efecto de realimentación la actividad gonadotrópica de la hipófisis, que hará elevarse el nivel de hormonas hipofisiarias en la sangre, conduciendo al desarrollo y maduración de un nuevo folículo.

En algunos grupos de mamíferos se produce posteriormente una fase de descanso denominada *anoestrus*, previa al desarrollo del siguiente folículo. En quirópteros el ciclo se interrumpe con la hibernación, como ya se ha comentado, dejando escaso o nulo tiempo material para la existencia de esta fase.

En algunas especies como el zorro volador (*Pteropus giganteus*), la ovulación tiene lugar tras el estímulo provocado por la cópula. Este mismo hecho se produce también en algunas especies de mamíferos comunes, como los gatos, conejos y hurones. Una vez más las características reproductoras de los quirópteros encierran situaciones muy variadas, representando una amplia gama de las posibilidades existentes entre los mamíferos.

CORTEJO Y CÓPULA

Entre finales de agosto y septiembre, los murciélagos europeos manifiestan una actividad particular. En vuelo emiten más llamadas sociales que el resto del año y pueden ser escuchadas perfectamente por un oído experto gracias a su baja frecuencia relativa (alrededor de 20 kHz.). Además se persiguen insistentemente unos a otros por parejas, mostrando una notoria agitación de orden sexual y empiezan a frecuentar refugios que antes no visitaban.

En general ambos sexos presentan sutiles diferencias, no encontrándose auténtico dimorfismo sexual más que en unas pocas especies tropicales. En los Vespertiliónidos los machos son más pequeños que las hembras. Este hecho es

bastante raro en mamíferos encontrándose únicamente en Cetáceos, hipopótamos y tapires. En casi todas las demás familias de quirópteros ocurre al revés.

El comportamiento sexual, exceptuando el de algunas especies, es bastante mal conocido. No existe relación de pareja estable y un macho puede copular con varias hembras. Parece que una hembra puede también copular con varios machos. Algunas especies (p. e. *Nyctalus noctula*) forman harenes, en los que un macho vive con entre 2 y 10 hembras defendiendo su territorio de los posibles intrusos e intentando atraer a otras hembras. Recientemente hemos observado un comportamiento parecido en una de las especies de murciélagos europeos de las que se tiene menos información, el murciélago rabudo (*Tadarida teniotis*). Unas cuantas especies tropicales mantienen grupos sociales de por vida e incluso existen casos de parejas permanentes.

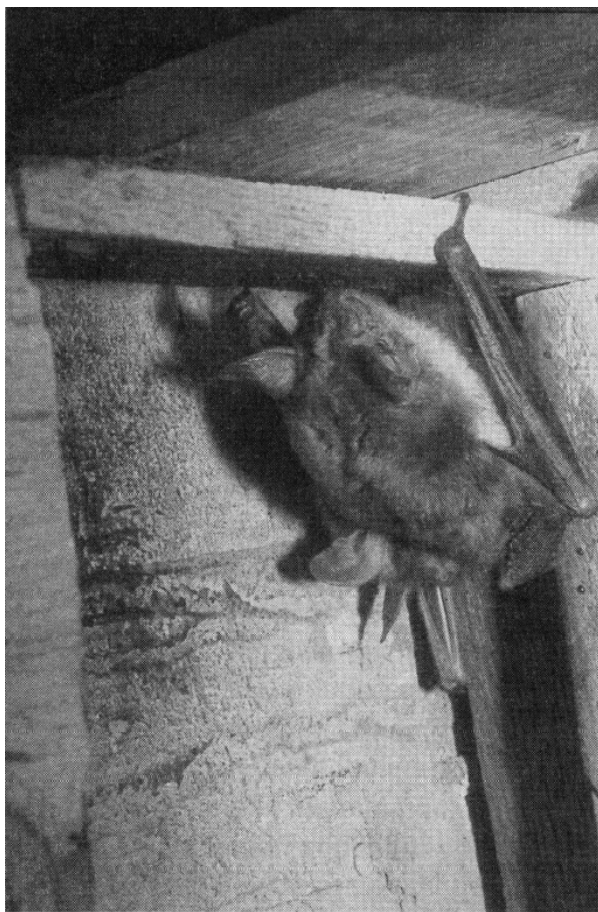


Figura 1. Pareja de *Myotis myotis* en un refugio de cúpulas

Los machos y hembras adultas deben poder encontrarse con suficiente frecuencia como para que sus poblaciones permanezcan estables o aumenten ligeramente, en caso contrario su abundancia inicia un declive que provoca que los encuentros sean todavía más fortuitos, desembocando eventualmente en la extinción. Además al reducirse las colonias, los problemas de termorregulación impiden culminar con éxito la cría.

La estación de cópulas comienza tras la dispersión de las hembras de las colonias de cría. Con frecuencia los comportamientos previos a la cópula incluyen sacudidas de las alas y mutuos acicalados de la pareja. En una especie africana (*Hypsignathus monstrosus*) se conoce la existencia de *leks*: territorios donde un grupo de machos se exhiben para atraer a las hembras, que serán las que elijan posteriormente a su pareja. Este comportamiento coincide con el de algunas especies de aves como la avutarda.

La cópula nunca se produce en vuelo. Mientras la hembra está suspendida del techo del refugio, el macho la agarra por la espalda, curvando el abdomen y apartando el uropatagio para encontrar la vulva. En ocasiones se produce cuando la hembra está levemente despierta, pero no lo suficiente como para volar. En el transcurso de la cópula la pareja articula pequeños sonidos de vez en cuando y en ocasiones el macho muerde los pelos del cuello de la hembra. Permanecen en esta posición durante alrededor de veinte minutos, durante los cuales puede producirse la cópula varias veces. En el murciélago hortelano (*Eptesicus serotinus*), puede durar tres o cuatro horas. Parece que en algunas especies puede continuarse la cópula en estado de dormición, gracias a la existencia de un tejido eréctil especial del pene. En los Rinolófidos el esperma forma un núcleo duro que actúa como una especie de tapón vaginal.

SINGULARIDADES REPRODUCTORAS EN QUIRÓPTEROS

Los murciélagos europeos, como el resto de los que viven en las zonas de la tierra que sufren inviernos rigurosos, se ven obligados a ajustar sus ciclos reproductores -que requieren un gran gasto energético- a las épocas de máxima abundancia de alimento: primavera y verano. En este breve periodo que abarca entre 6 y 7 meses pasan por la fase de gestación y de lactancia de la nueva generación, debiendo además estar las crías suficientemente desarrolladas y con reservas energéticas antes de que lleguen los fríos, para poder soportar el largo invierno.

Las hembras que han criado deben tener tiempo para poder recuperar las energías perdidas, para afrontar con éxito este periodo. Esta «carrera contra el reloj» ha llevado a este grupo de mamíferos a conseguir adaptaciones espectaculares desde el punto de vista biológico, que trataremos de desarrollar en este apartado.

El corto lapso de tiempo en el que los quirópteros disponen de suficiente alimento ha instigado a los mecanismos adaptativos para que se solapen el periodo reproductor y la hibernación de diferentes maneras.

La ovulación y fertilización aplazadas consiste en el almacenamiento del esperma en el tracto genital de la hembra desde el otoño (época en la que se producen las cópulas), hasta el inicio de la primavera, cuando tiene lugar la ruptura del folículo que había quedado a punto en el otoño, la ovulación y la subsiguiente fecundación en el oviducto. Para ello no hacen falta nuevas cópulas -aunque en algunas especies se producen-, puesto que gracias a mecanismos muy sofisticados, los espermatozoides son, después de 6 meses, perfectamente viables para cumplir su misión. En un principio se pensó que esta adaptación reproductora era única para los quirópteros dentro de los vertebrados superiores, pero estudios posteriores han revelado mecanismos similares en los roedores y lagomorfos que probablemente existan en otros grupos. Esta pauta reproductora es característica de la mayor parte de los murciélagos europeos.

El almacenamiento del esperma en el tracto reproductor de la hembra durante varios meses, representa una auténtica proeza biológica ya que debe sobrevivir a las respuestas antigénicas que el organismo produce ante cualquier célula ajena a sí mismo. Las investigaciones dedicadas a este fenómeno han contribuido a obtener información médica para su aplicación en ciertos casos de esterilidad femenina humana, en los que el ataque de los leucocitos a las células extrañas (espermatozoides) impide la concepción. Además estos estudios, al basarse en la respuesta inmunológica, tienen interés para la obtención de información sobre las causas de rechazo en los trasplantes de órganos y la posibilidad de su evitación.

Los espermatozoides son muy pequeños y sus reservas alimenticias les proporcionan una vida muy corta, por esta razón, durante su larga estancia en el útero de la hembra, se asocian con células glandulares especializadas en suministrarles los nutrientes necesarios para su supervivencia. Estas células glandulares del útero cumplen la misma misión que la desempeñada por las células de Sertoli en los testículos.

En algunas especies tropicales, el esperma se almacena en el epidídimo masculino durante la fase de reposo, teniendo lugar la cópula y la fecundación consecutivamente al despertar de la dormición. Esta pauta reproductora se conoce como almacenamiento del esperma.

Otra adaptación peculiar de algunos quirópteros, como el murciélago troglodita (*Miniopterus schreibersii*) que habita en nuestro país es la *implantación retrasada o aplazada*. En este caso la ovulación tiene lugar en otoño y la fecundación se produce poco después, ya que se trata del momento de las cópulas. Entonces el cigoto resultante sufre las primeras divisiones embrionarias y en ese momento cesa su crecimiento. El

blastocito permanece en estado de letargo en el útero, no aconteciendo la implantación hasta la llegada de la primavera siguiente. Este aplazamiento en la continuación del desarrollo embrionario puede durar hasta cinco meses.

Es interesante señalar que el murciélago troglodita vive también en regiones tropicales y en estas latitudes el desarrollo no se interrumpe, implantándose el cigoto sin solución de continuidad tras las primeras divisiones. Este hecho demuestra que el mecanismo de la implantación aplazada, es una respuesta adaptativa a los intensos fríos invernales de las regiones templadas, que evolutivamente se ha desarrollado como estrategia paralela a la de la hibernación. Este mecanismo reproductor existe también en otros mamíferos como el corzo, en algunos Mustélidos y Pinnípedos.

Recientemente se ha descubierto en algunas especies tropicales una pauta reproductora fundamentada en la estacionalidad de los trópicos que, pese a no ser tan acusada como en las zonas templadas, puede constituir la base para las adaptaciones que existen en éstas. Se trata de la detención del desarrollo embrionario que difiere de la anteriormente citada en que el blastocito se implanta normalmente pero a continuación entra en letargo deteniendo su desarrollo posterior.

FECUNDACIÓN E IMPLANTACIÓN

En la mayoría de las especies europeas que presentan ovulación y fecundación aplazadas, éstas y la implantación se producen consecutivamente al despertar del largo sueño invernal en el inicio de la primavera.

El óvulo liberado por el folículo pasa al oviducto y es conducido hacia el útero por un rítmico batido de minúsculos cilios que revisten el tracto reproductor de la hembra. La fertilización tiene lugar en la parte más baja del oviducto. A continuación prosigue su viaje hasta el útero, donde se implanta, y permanece en él durante el periodo de gestación. La primera segmentación se produce ya en el oviducto y el huevo llega al útero en estado de mórula, se hunde entonces en el espesor del endometrio, desarrollándose dentro del mismo al implantarse en la propia mucosa.

GESTACIÓN: PLACENTACIÓN Y DESARROLLO FETAL

El periodo de gestación es relativamente largo, existiendo una correlación general entre el tamaño del adulto y la amplitud de este periodo. Los 40 ó 50 días de gestación de un murciélago de entre 5 y 8 g comparados con los 20 ó 30 de un roedor de tamaño similar muestran una diferencia clara. El ritmo de crecimiento fetal es de los más bajos de entre los mamíferos, comparable con el de los primates. Ello puede ser explicado en parte por su baja tasa metabólica.

En las especies tropicales pequeñas la gestación dura unos tres meses, mientras en las grandes puede alargarse hasta ocho meses. En las regiones templadas dura entre 45 días (*Pipistrellus*) y 60 días (*Myotis*) pero está muy influenciado por

las condiciones climáticas (especialmente la temperatura, que incrementa el coste de la homeotermia) y alimenticias (abundancia de insectos). Pueden producirse variaciones en la duración incluso entre individuos de una misma especie ya que, si las condiciones son adversas, entran en estado de dormición ralentizándose el desarrollo del feto, pues la termorregulación de los murciélagos conlleva un gran gasto energético condicionado por su alto metabolismo debido a sus condiciones de vida. Este hecho, sumado a la dificultad de conocer con exactitud el momento exacto en que tiene lugar la fecundación (variable también con las condiciones climáticas que animan al murciélago a despertar de la hibernación), originan gran incertidumbre para el cálculo del lapso real de tiempo de la hembra gestante. Durante periodos de mal tiempo con escasez de insectos se ha visto que algunas especies como *M. schreibersii*, que suelen formar grandes colonias, se dispersan en las últimas etapas de la gestación por refugios fríos como mecanismo para retrasar los nacimientos.

Las hembras preñadas se mantienen estrechamente próximas, formando piñas para mantener la temperatura y facilitar el desarrollo del feto. Se conocen colonias de cría que han desaparecido por reducirse el número de hembras, hasta el punto de no poder proseguir el embarazo por ser ineconómico o imposible, ya que las agrupaciones con un mayor número de individuos -a veces varios miles- aseguran mejor la termorregulación.

Durante el periodo prenatal el embrión es mantenido nutricional y fisiológicamente por la placenta que, como en el resto de los mamíferos superiores, proporciona un íntimo contacto entre el joven y la madre. La placenta suministra al feto las sustancias nutritivas que necesita, facilitando además el intercambio gaseoso y retirando los desechos del metabolismo. Cumple también una misión glandular, secretando varias hormonas que intervienen en el ciclo reproductor: gonadotropinas coriónicas, estrógenos y progesterona. Además actúa como una especie de frontera semipermeable impidiendo el paso de sustancias tóxicas o microorganismos a la circulación fetal.

Los quirópteros tienen placenta hemocorial laberintiforme. Se trata de un tipo de placenta en el que las vellosidades coriónicas están tan estrechamente unidas al endometrio, que en el parto es inevitable que salga algo de tejido uterino junto con las membranas fetales, produciéndose una hemorragia. A diferencia de los primates, en los que los vasos del endometrio forman senos llenos de sangre, aquí los vasos maternos conservan su forma. El tejido placentario permite el paso de sustancias de pequeño peso molecular como sales, azúcares, aminoácidos, grasas simples, vitaminas e incluso anticuerpos, de gran importancia para la inmunidad del feto.

El desarrollo embrionario de los quirópteros se conoce muy poco pero guarda bastante similitud con los mamíferos que se han estudiado. El sistema nervioso central (médula espinal y cerebro) es de los primeros en diferenciarse. El corazón y los esbozos de los miembros también aparecen en las primeras etapas del desarrollo. Los esbozos alares se desarrollan más rápidamente que las patas, creciendo de forma isométrica durante la vida intrauterina para hacerlo alométricamente hasta su tamaño definitivo en las primeras semanas de vida del joven.

PARTO

Los nacimientos tienen lugar entre finales de mayo y junio en el sur de Europa y aproximadamente un mes más tarde en las colonias más norteñas, no obstante la fecha puede ser adelantada manteniendo en un lugar caliente durante el invierno a la hembra gestante. Los partos se producen normalmente durante el día, entonces la parturienta se separa de las demás hembras y adopta una postura típica según las especies: colgada de los cuatro miembros en posición horizontal, cabeza arriba o cabeza abajo. Las uñas de los dedos pulgares tienen una misión importante para conseguir esta posición. Comienzan las contracciones uterinas y la dilatación de la abertura del útero, posteriormente la membrana amniótica estalla iniciándose el proceso de empujar el feto hacia abajo, ayudado por las contracciones del abdomen y diafragma. La parturienta extiende sus patas y pliega el uropatagio sobre la barriga formando una especie de bolsa. El nacimiento es precedido de numerosos lamidos y acicalados de la zona genital.

Los jóvenes suelen venir al mundo con presentación pélvica, asomando primero el pie, siendo recibidos en la bolsa del uropatagio como método de seguridad para evitar su caída. Las crías que caen al nacer no son recogidas por la madre y mueren. La madre puede ayudar en su propio parto agarrando al joven con los dientes o tirando de él hacia fuera con el pie. Pueden quedar durante varias horas unidos por el cordón umbilical, que es cortado por la madre con los dientes. La placenta es expulsada fuera y generalmente comida. Nada más nacer, la madre lame intensamente a la cría.

En los Microquirópteros, que incluyen todos los murciélagos europeos, el joven nace completamente desnudo y ciego, pesando entre el 15% y el 25% del peso de la madre. Si comparamos estos datos con los de otros mamíferos de tamaño similar en los que el joven pesa un 8% del peso de la madre, vemos como los murciélagos tienen menos crías pero son más grandes. El joven de *P. pipistrellus* pesa 1,5 g al nacer y su tamaño es poco más grande que un abejorro. Tiene ya las uñas desarrolladas y su gran agilidad le permite trepar por el cuerpo de la madre y agarrarse fuertemente al pezón por medio de los dientes de leche, incluso cuando ella

vuele. Los Rinolófidos poseen un segundo par de falsos pezones en posición ventral (pubis) que tienen también este cometido.

Los quirópteros europeos suelen parir una sola cría por temporada, aunque algunas especies pueden tener dos (*P. pipistrellus*) e incluso tres. La proporción de sexos al nacer (sex-ratio) es 1:1 pero los machos suelen sufrir mayor mortalidad. Algunos estudios muestran un sesgo en los nacimientos hacia los machos que puede producirse en pequeñas colonias cuyo tamaño esta en declive.



Figura 2. *Plecotus auritus*: posición de la hembra durante el parto. Tomado de Grassé, 1955

Desarrollo postembrionario y lactancia

Durante su desarrollo y hasta el momento de comenzar su vida independiente, el joven es amamantado. Las glándulas mamarias están desplazadas hacia las axilas, en la parte baja del pecho. En algunas especies la hembra alimenta exclusivamente a su cría, pero parece ser que en otras pueden amamantar indistintamente a cualquier joven de la colonia.

Cuando salen a cazar sus madres, los jóvenes permanecen colgados en grandes grupos al cuidado de algunas hembras, formando lo que se conoce como «guarderías». Al volver de cazar (en las especies que alimentan exclusivamente a su propia cría), la reconocen perfectamente por las llamadas y el olfato, rechazando a los jóvenes ajenos. Se ha demostrado que las crías también pueden reconocer a su madre. En ocasiones, especialmente cuando se producen situaciones de alarma,

las hembras transportan a los jóvenes en vuelo para cambiarlos a un refugio más seguro, este transporte suelen realizarlo con el joven en posición ventral agarrado al pezón de la madre, pero en Molósidos pueden viajar agarrados al pelo de la espalda. Los cuidados filiales son proporcionados exclusivamente por las hembras.

El joven de *P. auritus* abre sus ojos el quinto o sexto día, en su segunda semana de vida está ya totalmente cubierto de pelo y en poco tiempo puede andar y trepar a gran velocidad. A las seis semanas adquiere ya la capacidad para el vuelo, bastante antes de haber alcanzado su peso de adulto, desarrollando posteriormente su talla definitiva y alcanzando la independencia. Por su parte en *R. ferrumequinum* los jóvenes son capaces de volar en apenas 15 días, siendo completamente voladores a los 24 días.

El ritmo de crecimiento es rápido al principio, disminuyendo después de terminada la lactancia. Los juveniles totalmente desarrollados pueden diferenciarse todavía de los adultos, porque la osificación completa de las falanges de los dedos tarda algunas semanas en producirse. Además, los jóvenes de algunas especies presentan coloración más oscura y las alas suelen tener menos grasa, ya que todavía no las han engrasado con las glándulas pararinales.

Al nacer, las patas tienen un 80% del tamaño final del adulto mientras las alas solo llegan al 30-40% y dada la urgente necesidad que tienen los jóvenes de volar, su desarrollo es mucho más rápido que el del resto del cuerpo. Están muy poco desarrolladas sobre todo a nivel de los dedos pero alcanzan sus proporciones definitivas de una forma acelerada pues la capacidad de vuelo es imprescindible para poder alimentarse de insectos y acumular grasas en el otoño para la hibernación. Los dientes definitivos empiezan a aparecer a partir del décimo día de vida, estando adaptados a la dieta insectívora que seguirán en la madurez.

Las crías más grandes, que se desarrollan rápidamente, son producidas por hembras bien alimentadas. El crecimiento rápido requiere alimentación regular de la madre para producir leche.

Las madres siguen amamantando a las crías, incluso después de haber adquirido la capacidad para el vuelo, ya que necesitan tiempo para aprender a cazar insectos y orientarse en la oscuridad por medio de la ecolocalización.

Después del destete los adultos se trasladan a los refugios de cópula, permaneciendo los jóvenes -que ya pueden alimentarse por si mismos- en el refugio de cría hasta algún tiempo después. Durante esta época son muy vulnerables, sobre todo en condiciones climáticas desfavorables, pudiendose producir grandes mortandades (hasta del 80%) si todavía no han acumulado suficiente grasa y experiencia.

La lactancia es también una fase crítica para los murciélagos. El mal tiempo y la ausencia de comida pueden ser desastrosos pues si la leche falla el hijo es

Tabla II
Principales parámetros reproductores en los murciélagos de la Península Ibérica

Especie	Nombre castellano	Madurez sexual	Número de crías	Tamaño de las agrupaciones de crías		
				Alisados	Decenas	Miles
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Murciélago grande de herradura	2-4 años	1			*
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	Murciélago pequeño de herradura	1-2 años	1			*
<i>Rhinolophus euryale</i>	Murciélago mediterráneo de herradura		1			*
<i>Rhinolophus mehelyi</i>	Murciélago mediano de herradura					*
<i>Myotis capaccinii</i>	Murciélago patudo					*
<i>Myotis daubentonii</i>	Murciélago de ribera	1-2 años	1			*
<i>Myotis bechsteinii</i>	Murciélago ratonero forestal		1			*
<i>Myotis nattereri</i>	Murciélago de patagio aserrado		1			*
<i>Myotis emarginatus</i>	Murciélago de oreja partida	1-2 años	1			*
<i>Myotis mystacinus</i>	Murciélago bigotudo	1-2 años	1	*		*
<i>Myotis myotis</i>	Murciélago ratonero grande	1-2 años	1			*
<i>Myotis blythii</i>	Murciélago ratonero mediano		1			*
<i>Barbastella barbastellus</i>	Murciélago de bosque	2 años	1 ó 2			*
<i>Plecotus auritus</i>	Murciélago orejudo dorado	2 años	1 ó 2			*
<i>Plecotus austriacus</i>	Murciélago orejudo gris	1-2 años	1			*
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	Murciélago enano	1-2 años	1 ó 2			*
<i>Pipistrellus kuhlii</i>	Murciélago de borde claro					*
<i>Pipistrellus nathusii</i>	Murciélago enano de bosque	1-2 años	1 ó 2			*
<i>Hypsugo savii</i>	Murciélago de montaña		1 ó 2			*
<i>Eptesicus serotinus</i>	Murciélago de huerta	1 año	1 a 3			*
<i>Nyctalus leisleri</i>	Nóctulo menor		2			*
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	Nóctulo gigante		1 ó 2			*
<i>Nyctalus noctula</i>	Nóctulo mediano	1-2 años	1 ó 2			*
<i>Miniopterus schreibersii</i>	Murciélago de cueva	2 años	1			*
<i>Tadarida teniotis</i>	Murciélago rabudo		1			*

abandonado y morirá. Es bastante frecuente encontrar jóvenes muertos por desnutrición colgados del techo, de las paredes o sobre los montones de guano de las colonias de cría (obs. pers.), y ocasionalmente, colonias enteras han abandonado a sus crías por esta razón. Una vez más las grandes colonias parecen tener más probabilidades de supervivencia por el ahorro energético que suponen. Los parásitos también pueden influir en el éxito del desarrollo de las crías.

Las glándulas mamarias sufren cambios que están influidos por las hormonas del ovario y de la placenta antes del parto. Las hormonas placentarias estimulan el desarrollo de las mamas pero inhiben la secreción de leche, que sólo se produce tras el nacimiento gracias a la oxitocina que secreta el lóbulo posterior de la hipófisis. Durante la lactancia tiene lugar un metabolismo muy activo que recibe un aporte sanguíneo abundante, por lo que el animal necesita una ingestión satisfactoria de sustancias alimenticias; la madre hace una alta inversión energética en su cría.

Externamente las glándulas mamarias aumentan de tamaño durante la lactancia, presentándose unos pezones prominentes de color marrón oscuro y desapareciendo el pelo de esa zona (obs. pers.). Cuando finaliza este periodo dejan de ser conspicuas, creciendo de nuevo el pelo que las oculta totalmente. En esta fase el pezón se reduce y es de color rosado.

MADUREZ SEXUAL Y ESPERANZA DE VIDA

Los murciélagos europeos alcanzan en general la madurez el segundo año de vida pero existen excepciones, apreciándose también diferencias incluso entre machos y hembras de una misma especie. Las hembras de algunas especies pueden copular en el otoño de su primer año de existencia y tener descendencia en la primavera siguiente. Esto indica que apenas tres o cuatro meses después de su nacimiento ya son aptas para la cópula y pueden completar todo su ciclo reproductor en el transcurso de su primer año de vida. Otras especies como *R. ferrumequinum* no maduran sexualmente hasta su tercer año de vida. En la mitad de las especies estudiadas las hembras maduran antes que los machos, sin embargo los machos raramente maduran antes que las hembras.

Las hembras adultas de todas las especies no crían todos los años, aunque existen individuos que pueden hacerlo durante muchas temporadas consecutivas. El fallo reproductor de algunos periodos puede deberse a una insuficiencia de alimento, o a que el ejemplar atraviese momentos críticos.

La duración de la vida de los murciélagos es mucho mayor que la de otros mamíferos de tamaño similar. Mediante técnicas de anillamiento científico, se han registrado individuos con más de 20 años de vida e incluso hay una cita de un *R. ferrumequinum* que vivió 30 años, lo que constituye el récord de longevidad para

un murciélago insectívoro. La esperanza media de vida se calcula que puede estar entre 4 y 5 años, debido fundamentalmente a la alta mortalidad juvenil, pero los individuos que superan esta fase pueden ser muy longevos.

REPRODUCCIÓN Y CONSERVACIÓN EN QUIRÓPTEROS

Varias especies de murciélagos ibéricos están catalogadas como «vulnerables» en el Libro Rojo de los Vertebrados Españoles. Esta categoría de amenaza se aplica a las especies que están sufriendo regresión, cuya supervivencia no está garantizada en el futuro, pudiendo pasar a la categoría de «en peligro de extinción» si los factores causantes de su declive actual continúan actuando.

El periodo reproductor -como hemos visto a lo largo de todo este trabajo- es una fase particularmente sensible. Las hembras se agrupan en grandes colonias de cría que pueden unir a miles de individuos pertenecientes a un amplia área geográfica. Cualquier alteración que se produzca en esa colonia, o en los territorios limítrofes de caza, puede hacer que esa especie desaparezca de extensas zonas. Las hembras gestantes y los jóvenes recién nacidos son muy sensibles a la climatología adversa, pudiendo producirse grandes mortalidades de jóvenes por desnutrición en las «guarderías». La disminución del número de hembras reproductoras en la colonia impide en ocasiones que la cría culmine con éxito, por la falta de una termorregulación adecuada y el exceso de gasto energético en este sentido. Estos factores, unidos a la alta susceptibilidad de los murciélagos a posibles molestias humanas, tanto en este periodo como en el de hibernación, hacen necesaria la máxima prudencia y respeto hacia sus refugios y áreas de campeo.

REFERENCIAS

- ALTRINGHAM, J. D. (1996). *Bats, Biology and behaviour*. Oxford University press. 262 pp.
- BLANCO, J. C. Y J. L. GONZÁLEZ (ed.) (1992). *Libro rojo de los vertebrados de España*. ICONA. 714 pp.
- GRASSE, P. P. (1955). *Traité de Zoologie*. Tome 17: *Mammíferes*. Ed Masson.
- FRAZER, J. F. D. (1969). *Los ciclos sexuales de los vertebrados*. Ed. Labor. Barcelona. 141 pp.
- HILL, J. E. Y D. SMITH (1984). *Bats, A Natural History*. British Museum. London.
- HOAR, W. S. (1978). *Fisiología general y comparada*. Ed. Omega. Barcelona. 855 pp.
- KOLB, E. (Ed.) (1971). *Fisiología veterinaria*. Ed. Acribia. Zaragoza.
- KOWALSKI, K. (1981). *Mamíferos. Manual de teriología*. Ed. Blume. Madrid. 532 pp.
- PAZ, O. DE (1985). Contribución al estudio eco-etológico de los murciélagos cavernícolas de la cueva de la Canaleja. Abanades. (Guadalajara). *Bol. Est. Cent. Ecol.*, 14(27): 77-87.
- ROMER, A. S. Y T. S. PARSONS (1978). *Anatomía comparada*. Ed. Interamericana. 428 pp.
- SCHOBER, W. Y E. GRIMMBERGER (1989). *A guide to bats of Britain and Europe*. Hamlyn. 224 pp.
- STEBBINGS, R. E. (1988). *Conservation of European Bats*. Christopher Helm (publishers). London. 246 pp.