

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 28/03/2021



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de São José do Rio Preto

Manuela Tosi Comelis Martins

Análise estrutural e funcional do pênis e da próstata de
espécies de morcegos neotropicais

São José do Rio Preto
2019

Análise estrutural e funcional do pênis e da próstata de espécies de morcegos neotropicais

Manuela Tosi Comelis Martins

DOUTORADO

PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

Biologia
Estrutural



Manuela Tosi Comelis Martins

Análise estrutural e funcional do pênis e da próstata de espécies de morcegos neotropicais

Tese a ser apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: FAPESP- Proc. 2015/ 06923-9.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Eliana Morielle Versute

Co-orientadora: Prof^a. Dr^a. Rejane Maíra Góes

São José do Rio Preto
2019

M386a Martins, Manuela Tosi Comelis

Análise estrutural e funcional do pênis e da próstata de espécies de morcegos neotropicais / Manuela Tosi Comelis Martins. -- São José do Rio Preto, 2019

128 f. : il., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientadora: Eliana Morielle Versute

Coorientadora: Rejane Maíra Góes

1. Biologia da reprodução.. 2. Morfologia (Animais).. 3. Sistema genital masculino.. 4. Próstata.. 5. Pênis.. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Manuela Tosi Comelis Martins

Análise estrutural e funcional do pênis e da próstata de espécies de morcegos neotropicais

Tese a ser apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: FAPESP- Proc. 2015/ 06923-9.

Banca examinadora:

Prof^ª. Dr^ª. Eliana Morielle Versute – UNESP – São José do Rio Preto
(Orientadora)

Prof. Dr. Mateus Rodrigues Beguelini – UFOB – Barreiras

Prof^ª. Dr^ª. Danielle Barbosa Moraes – UFRN – Natal

Prof^ª. Dr^ª. Fernanda Cristina Alcântara dos Santos – UFG – Goiânia

Prof^ª. Dr^ª. Patricia Simone Leite Vilamaior – UNESP – São José do Rio Preto

São José do Rio Preto
28 Março 2019

À minha avó Lou

AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente a Deus, por estar sempre à frente do meu caminho indicando sempre o melhor a seguir.

Aos meus pais por todas as oportunidades, pelo apoio e torcida, e por sempre me darem bons exemplos a seguir.

A minha orientadora Prof^a Dr^a Eliana Morielle Versute, por compartilhar seus conhecimentos e forma de trabalho. Pela orientação ao longo desses anos e pela paciência sempre. E, finalmente, pelo exemplo de profissional que sempre me deu.

Pela co-orientação da Prof^a Dr^a Rejane Máira Góes, que teve grande importância para o desenvolvimento do trabalho.

Ao suporte técnico concedido por Luiz Roberto Falleiros Jr. e Jorge Buchdid.

Ao Prof. Dr. Sebastião Roberto Taboga pela colaboração e disponibilização dos recursos de seu laboratório.

Pela ajuda do pessoal do LMM que sempre estiveram dispostos a solucionar minhas dúvidas.

As meninas do lab, Lari, Di e Fer, pelo companheirismo, coletas, ajudas bat coffes e almoços japoneses. Por tornarem o ambiente de trabalho um lugar mais leve e divertido.

Ao meu marido Vinícius, pela parceria e paciência sempre, mesmo nas coletas.

Aos meus amigos da Física e de Mirassol por todo suporte, amizade e ajuda.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal e a todos os professores do curso de Ciências Biológicas, que tão importantes foram na minha formação.

Agradeço à FAPESP pela concessão da bolsa de pesquisa, sob o processo nº 2015/06923-9, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)

***O sucesso nada mais é que ir de
fracasso em fracasso sem que se perca o
entusiasmo***

(Winston Churchill).

RESUMO

Os morcegos têm entre os mamíferos, a maior distribuição geográfica, o que influencia diretamente suas estratégias reprodutivas. Por esta razão a morfologia dos órgãos reprodutores, a fisiologia e o comportamento reprodutivo de Chiroptera são altamente complexos e diversos. Apesar dessa grande variedade ainda se sabe muito pouco sobre os aspectos reprodutivos dos diferentes táxons. Assim, foi objetivo do presente estudo avaliar estrutural e funcionalmente o pênis e a próstata de espécies de morcegos neotropicais. Foram feitas análises morfológicas e imuno-histoquímicas para próstata de *Molossus molossus* e *Eptesicus furinalis*, e do pênis de *Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Platyrrhinus lineatus*, *Sturnira lilium*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* e *Phyllostomus discolor*, de Phyllostomidae. As análises das próstatas revelaram um padrão diferente quando comparadas as espécies, tanto na morfologia quanto na atividade sazonal. *E. furinalis* possui próstata com região dorsal bilobulada e ventral única e compacta, enquanto a próstata de *M. molossus* possui região dorsal tetralobulada e ventral única. As análises anuais mostraram um padrão diferente em ambas às espécies, sendo a próstata de *E. furinalis* influenciada pelo processo de regressão testicular. A próstata de *M. molossus* mostrou sincronia com os picos reprodutivos anteriormente descritos para a espécie, apresentando períodos de baixa atividade, porém sem influência da regressão testicular, visto que a espécie não apresenta esse comportamento. As análises do pênis mostram a ausência de báculo em espécies de morcegos filostomídeos. A constituição histológica do pênis é essencialmente vascular, apresentando todos os corpos eréteis tradicionais, bem como o tecido cavernoso acessório. Os tecidos eréteis variaram em número e quantidade, estando sempre presentes na região da glândula. O prepúcio apresentou tecido adiposo e grande quantidade de pigmento, bem como musculatura estriada nas espécies *C. perspicillata* e *G. soricina*. Esta última ainda não referida para as espécies de morcegos já analisadas e aqui observadas. Outra característica única foi observada na glândula das espécies de *Artibeus*, que possui tecido cavernoso acessório recoberto por túnica na região ventral do prepúcio. Assim, os resultados mostram a variação na morfologia da próstata decorrente das variações anuais nas espécies *E. furinalis* e *M. molossus*, bem como a descrição do pênis e da glândula peniana nas espécies de Phyllostomidae.

Palavras-chave: Baculum, Chiroptera, morfologia peniana, próstata, regressão testicular.

ABSTRACT

Bats have the largest geographical distribution among mammals, which directly influence their reproductive strategies. For this reason, the morphology of the reproductive organs, the physiology and the reproductive behavior of Chiroptera are highly complex and diverse. Despite this great variety, very little is known about the reproductive aspects of the different taxa. Thus, the aim of the present study was to evaluate structurally and functionally the penis and prostate of neotropical bats species. Immunohistochemical and morphological analyses were performed for the prostate of *Molossus molossus* and *Eptesicus furinalis*, and the penis of *Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Platyrrhinus lineatus*, *Sturnira lilium*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* e *Phyllostomus discolor* of *Phyllostomidae*. Analyses of prostates revealed a different pattern when compared the two species, both in morphology and in seasonal activity. *Eptesicus furinalis* has bilobed dorsal prostate and a single, compact ventral prostate, whereas the *M. molossus* prostate has a single, compact ventral prostate and a tetralobular dorsal prostate. Annual analyses showed a different pattern in both species, with the prostate of *E. furinalis* being influenced by the testicular regression process. The *M. molossus* prostate showed synchrony with the reproductive peaks previously described for the species, presenting periods of regression, but without an influence of the testicular regression, since the species does not present this behavior. The analysis of the penis shows the absence of a baculum in species of phyllostomid bats. The histological constitution of the penis is essentially vascular, presenting all the traditional erectile tissues as well as the accessory cavernous tissue. The erectile tissues varied in number and quantity, being always present in the glans region. The prepuce presented adipose tissue and a great amount of pigment, as well as striated musculature in the species *C. perspicillata* and *G. soricina*. This last one is not yet mentioned for the species of bats already analyzed and here observed. Another unique characteristic was observed in the glans of *Artibeus* species, which has accessory cavernous tissue covered by tunic in the ventral region of the prepuce. The results show the variation in prostate morphology due to seasonal variations in the species *E. furinalis* and *M. molossus*, as well as the description of penile and penile glans in *Phyllostomidae* species.

Keywords: Baculum, Chiroptera, glans penis morphology, prostate, testicular regression.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	- 8 -
OBJETIVOS	- 14 -
RESULTADOS	- 15 -
CAPÍTULO I	- 16 -
"Variação morfológica no complexo prostático de <i>Eptesicus furinalis</i> (Chiroptera: Mammalia) no processo de regressão testicular".	
CAPÍTULO 2	- 46 -
"Alterações anuais da morfofisiologia da próstata de <i>Molossus molossus</i> (Chiroptera: Molossidae)".	
CAPÍTULO 3	- 78 -
"Histomorphology of the glans penis in Vespertilionidae and Phyllostomidae species (Chiroptera, Mammalia)".	
CONSIDERAÇÕES FINAIS	- 122 -
REFERÊNCIAS	- 124 -

INTRODUÇÃO GERAL

A ordem Chiroptera é uma das mais características e diversas ordens de Mammalia (SIMMONS, 2015). Ela inclui os únicos mamíferos voadores e apresenta aproximadamente 1300 espécies agrupadas em 20 famílias (FENTON & SIMMONS, 2014; VOIGHT & KINGSTON, 2016). No Brasil estão presentes 178 espécies reunidas em 68 gêneros e nove famílias. Destas, destacam-se por possuir maior número de espécies as famílias Phyllostomidae (92), Molossidae (29) e Vespertilionidae (28) (NOGUEIRA *et al.*, 2014). As famílias Vespertilionidae e Molossidae incluem morcegos exclusivamente insetívoros (REIS *et al.*, 2007) e apresentam ampla distribuição mundial (LAVAL & FITCH, 1977; BARCLAY & BRIGHAM, 1991; WILSON & REEDER, 2005). Já a família Phyllostomidae é endêmica do novo mundo sendo considerada a família de mamíferos com a maior diversidade de hábitos alimentares (KUNZ & FENTON, 2003).

Os morcegos são o grupo com maior distribuição geográfica dentro dos mamíferos, estando ausentes apenas na Antártica e algumas ilhas oceânicas (NOWAK, 1999). O sucesso do grupo deve-se principalmente a capacidade de voar e a ecolocalização, características que permitiram que os Chiroptera se dispersassem por todo o globo. Como consequência dessa presença em diferentes habitats, os morcegos desenvolveram uma grande variedade de hábitos alimentares, apresentando a maior variação dentre todos os mamíferos, podendo ser carnívoros, insetívoros, frugívoros, nectarívoros e até mesmo hematófagos (FENTON, 1992).

A ampla distribuição geográfica do grupo também influencia diretamente na sua reprodução, sendo considerada a ordem com maior diversidade de estratégias reprodutivas dentre todas as ordens de Mammalia (CRICHTON & KRUTZSCH, 2000). Tanto as estratégias reprodutivas, quanto a morfologia e a fisiologia da reprodução de Chiroptera são altamente complexas e diversas, apresentando variações em relação à latitude, bem como variações

taxonômicas, dentro da família, gênero ou até mesmo, espécie (CRICHTON & KRTUZZSCH, 2000).

As estratégias reprodutivas sofrem influência de fatores fisiológicos e ambientais, como clima e disponibilidade de alimento (FLEMING *et al.*, 1972; RACEY & ENTWISE, 2000) e podem ser detectadas através de avaliação comportamental ou funcional das gônadas e glândulas acessórias (SWAMI & LALL, 1982; BEGUELINI *et al.*, 2013; MORAIS *et al.*, 2013; MARTINS *et al.*, 2015, 2016).

Os morcegos desenvolveram algumas características reprodutivas distintas em resposta aos diversos fatores que influenciam os padrões reprodutivos. Os machos das espécies de regiões temperadas, por exemplo, podem apresentar regressão testicular, armazenamento prolongado de espermatozoides na cauda do epidídimo e, assincronia entre a espermatogênese e a cópula, já as fêmeas podem apresentar armazenamento prolongado de espermatozoides no corno uterino e atraso na ovulação, fertilização e implantação do embrião no trato reprodutivo (GUSTAFSON, 1979; KRUTZSCH, 1979; CRICHTON & KRUTZSCH, 2000; BEGUELINI *et al.*, 2009, 2011; BUENO *et al.*, 2014). Essas características aumentam o interesse nos estudos sobre os morcegos de regiões temperadas em relação aos de regiões tropicais.

A reprodução dos morcegos de regiões tropicais sofre influência dos fatores abióticos, tais como temperatura, precipitação, fotoperíodo e disponibilidade de alimentos (FLEMING *et al.*, 1972; TADDEI, 1976). Assim, também há uma grande diversidade de estratégias reprodutivas nessas espécies, como, por exemplo, presença de padrões monoéstricos, poliéstricos e reprodução contínua ao longo do ano (TADDEI, 1980; FAZZOLARI-CORRÊA, 1995; ZORTÉA, 2003). Alguns casos de regressão testicular, onde o testículo volta a apresentar características pré-puberes, sendo visualizadas apenas células de Sertoli e espermatogônias, podem ser encontrados em espécies como *Scotophilus heathi* (KRISHNA & SINGH, 1997), *Pipistrellus*

rusticus (VAN DER MERWE & RAUTENBACH, 1990), e *Lasiurus ega* (MYERS, 1977) entre outros, mesmo estas não hibernando (BEGUELINI *et al.*, 2013, 2015; BUENO *et al.*, 2014). *Eptesicus furinalis* e *Myotis nigricans* compartilham essa característica de regressão testicular apesar de não serem espécies hibernantes, apresentando dois, e não apenas um período de regressão testicular no ciclo reprodutivo anual, fato único dentre as espécies tropicais até então analisadas (BEGUELINI *et al.*, 2013; NEGRIN *et al.*, 2014; BUENO *et al.*, 2014).

No geral o aparelho reprodutor masculino dos mamíferos eutérios consiste em um par de testículos, um par de epidídimos, o pênis, e as glândulas reprodutivas acessórias (GRAs) (POUGH, 2008). Nos testículos ocorre a espermatogênese, processo de divisão e diferenciação celular que ocorre nos túbulos seminíferos, no qual as espermatogônias se diferenciam em espermatozoides (MATSUMOTO, 1996). Já no epidídimo ocorre a maturação, armazenamento e o transporte dos espermatozoides. As glândulas reprodutivas acessórias masculinas, por sua vez, secretam produtos que irão garantir a sobrevivência, viabilidade e a motilidade dos espermatozoides (ROCHEL *et al.*, 2007).

Apesar da produção de espermatozoides e seu controle hormonal serem conservados entre os mamíferos (CLERMONT, 1972), os táxons podem exibir diferenças morfológicas no aparelho reprodutivo em si, como variações penianas e das GRAs (RYAN, 1991 a,b; PUGA *et al.*, 2012; BEGUELINI *et al.*, 2015; MARTINS *et al.*, 2016; COMELIS *et al.*, 2018).

Em morcegos as estruturas reprodutivas seguem o padrão de mamíferos, com variações especialmente na morfologia e tamanho das estruturas principais, e na presença, morfologia e tamanho das GRAs (próstata, vesículas seminais, glândulas ampulares e glândulas bulbouretrais) que podem ou não estar presentes (CRINCHTON & KRUTZCH, 2000).

O desenvolvimento normal, a diferenciação e a manutenção da integridade funcional e estrutural da próstata e demais glândulas reprodutivas

acessórias é diretamente ligado aos níveis séricos de andrógenos, que são produzidos pelos testículos e pelas glândulas adrenais; ocorrendo por meio de interações entre o estroma e o epitélio (PRICE, 1963; DOUNJACOUR & CUNHA, 1988; AUMULLER & SEITZ, 1990; COOKE *et al.*, 1991; CUNHA *et al.*, 1996; ROSAI, 1996; HAYWARD *et al.*, 1997).

A morfologia da próstata varia entre os animais sendo reconhecidos três tipos: disseminada ou difusa, compacta e mista. No primeiro caso os componentes glandulares estão distribuídos no estroma da uretra. Esse tipo de próstata é encontrado nas ovelhas e gambá. O segundo tipo forma uma glândula compacta ao redor da uretra, onde os ácinos formam um corpo externo, que pode ou não ser lobulado; como encontrado no homem e no rato. Já o terceiro tipo é uma combinação dos dois primeiros, como no touro onde há um corpo externo que é contínuo com uma região disseminada (PRICE, 1963).

É usualmente descrito que a próstata dos morcegos pertence ao segundo tipo sendo, portanto, compacta e normalmente lobulada, porém, ainda há pouca informação acerca da estrutura no grupo. Além dos poucos dados disponíveis a maioria dos estudos tem como alvo morcegos de clima temperado (KRUTZSCH *et al.*, 1976; LEÓN-GALVÁN *et al.*, 2005). Estudos como os de Negrin *et al.* (2014), Cristante *et al.* (2013), Puga *et al.* (2014) e Miotti *et al.* (2017), mostram que mesmo sem as mudanças climáticas existentes nas regiões temperadas os morcegos de zonas tropicais apresentam grande variação na estrutura prostática, apresentando maior ou menor quantidade de lobos, possuindo ou não estereocílios, entre outras. Esses fatos ressaltam a importância da análise do complexo prostático em espécies tropicais.

Outras estruturas reprodutivas que apresentam grande variação em morcegos e vêm ganhando espaço nas pesquisas atuais são a glândula peniana e o báculo (osso peniano) que, se presente, ocupa grande parte do seu interior. Em mamíferos há muita variação na morfologia externa e interna da glândula e do báculo, e dados anteriores para morcegos apontam uma grande variedade

de formas presente nessas estruturas para o grupo Chiroptera (RYAN, 1991 a,b; HOSKEN *et al.*, 2001; HERDINA *et al.*, 2010; ORR & BRENNAN, 2016; COMELIS *et al.*, 2015, 2018). Dados sobre a morfologia peniana e do báculo são importantes para estudos reprodutivos e sobre a evolução genital, além de poderem ser utilizados na taxonomia do grupo (HAMILTON JR., 1949; BROWN *et al.*, 1971; ALBAYRAK & ASAN, 2001; HERDINA *et al.*, 2015; COMELIS *et al.*, 2015, 2018)

A glânde peniana varia tanto em sua morfologia externa quanto interna, podendo ou não apresentar projeções epidérmicas, morfologia complexa, tecido cavernoso acessório, báculo, entre outras (COMELIS *et al.*, 2015, 2018). Essa complexidade evidenciada para a glânde levou Matthews (1937, 1942) a reconhecer dois tipos de glânde para Chiroptera, o primeiro agrupa glândes com morfologia complexa, maior em tamanho, com prepúcio fino e retrátil; já o segundo tipo agrupa as glândes menores, com morfologia simples, prepúcio espesso e altamente vascularizado. Como exemplo de espécies que possuem o primeiro tipo de glânde podemos citar as pertencentes à família Molossidae, e para o segundo tipo as pertencentes à família Vespertilionidae.

Atualmente as principais famílias que se tem conhecimento sobre a morfologia peniana são Vespertilionidae (HERDINA *et al.*, 2010; COMELIS *et al.*, 2015,) e Molossidae (RYAN, 1991 a,b; COMELIS *et al.*, 2018). Dados para as demais famílias ainda são escassos, o que inclui a Phyllostomidae onde a diversidade morfológica dos táxons é evidente. O conhecimento sobre a morfologia da glânde peniana nas espécies da família limita-se a ausência de báculo ou osso peniano em algumas espécies (BROWN, *et al.*, 1971; HOSKEN *et al.*, 2001).

Acredita-se que a ausência de báculo seja uma característica derivada dentro do clado dos Chiroptera (SMITH & MADKOUR, 1980; RYAN, 1991 a,b), o que entra em acordo com a posição de Phyllostomidae na filogenia do grupo (SIMMONS, 2005). O fato é que apesar do maior interesse atual sobre a glânde peniana e o báculo, pouco se sabe sobre a sua real função durante a

cópula e o porquê de sua ausência em determinadas espécies, como é o caso de Phyllostomidae. Na família Molossidae, por exemplo, as espécies que não apresentam báculo possuem maior quantidade de tecido cavernoso acessório e uma localização diferenciada do tecido cavernoso propriamente dito (COMELIS *et al.*, 2018). Em outro caso na mesma família, espécimes de *Eumops perotis* podem apresentar ou não o osso peniano, indicando uma inconstância da presença da estrutura na espécie.

Com base nas características descritas acima conclui-se que novos estudos compreendendo as estruturas reprodutivas no grupo dos Chiroptera, tanto as GRAs quanto características penianas são necessários, de maneira a melhor compreender a reprodução nesse grupo com características tão peculiares dentro de Mammalia.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nos resultados apresentados são considerações deste trabalho:

- A próstata de *Eptesicus furinalis* possui padrão semi-lobado, com duas regiões distintas: uma dorsal bilobulada e uma ventral única. Ambas apresentam constituição histológica e secreções diferentes.
- A região ventral é holócrina, de maneira similar a observada em outras espécies de morcego. O que mostra que esta característica única do grupo é bem conservada entre as espécies.
- O processo de regressão testicular presente na espécie *Eptesicus furinalis* interfere na morfologia da próstata, de modo que esta apresente mudanças significativas na quantidade de seus componentes (epitélio, lúmen e estroma), na presença de receptores de andrógenos e na taxa de proliferação celular. Todos variaram de modo sincrônico com a variação apresentada pelo estado reprodutivo do testículo.
- A próstata de *Molossus molossus* também possui um padrão semi-lobado, com duas regiões: uma dorsal tetralobulada e uma ventral única. Ambas apresentam constituição histológica e secreções diferentes.
- Assim como observado para *E. furinalis*, a próstata de *M. molossus* mantém a natureza holócrina da região ventral, enfatizando a conservação dessa característica no grupo.
- As avaliações mensais em *M. molossus* mostraram que apesar da espécie não apresentar períodos de regressão testicular a atividade prostática está maior nos dois picos reprodutivos descritos para a espécie (março e novembro), principalmente para o segundo pico.

- Há alterações nos componentes prostáticos em todos os meses avaliados, sendo os maiores parâmetros observados próximos aos picos reprodutivos da espécie e os menores nos meses finais e iniciais do ano (dezembro a abril)
- A próstata ventral apresenta atraso em relação ao primeiro pico reprodutivo, sendo sua atividade mais representativa no segundo pico.
- O pênis das espécies de filostomídeos analisados apresenta todos os elementos do pênis vascular de mamíferos (tecidos eréteis).
- Há variação na quantidade e localização dos tecidos eréteis nas glândulas.
- Nenhuma das espécies de filostomídeos apresenta báculo.
- O prepúcio nas espécies é altamente pigmentado, podendo apresentar tecido adiposo, tecido muscular e tecido cavernoso acessório com túnica em algumas espécies.

Com esses resultados, mostramos a complexidade da morfofisiologia da próstata nos machos de *E. furinalis* e *M. molossus* bem como a variação na morfologia peniana entre diferentes espécies de morcegos filostomídeos, descrevendo algumas características inéditas para o pênis de morcegos.

REFERÊNCIAS

- ALBAYRAK, I.; ASAN, N. The structure of the baculum in *Myotis myotis* and *Myotis blythi* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, v. 25, p. 229-233, 2001.
- AUMULLER, G., SEITZ, J. Protein secretion and secretory process in male accessory sex glands. *International Review of Cytology*, v. 121, p. 127-231, 1990.
- BARCLAY, R. M. R.; BRIGHAM, R. M. Prey detection, dietary niche breadth and body size in bats: why are aerial insectivorous bats so small. *The American Naturalist*, v.137, p. 693-703, 1991.
- BEGUELINI, M.R. et al. Morphological characterization of the testicular cells and seminiferous epithelium cycle in six species of Neotropical bats. *Journal of Morphology*, v. 270, p. 943-953, 2009.
- BEGUELINI, M. R. et al. Morphological features and morphometric analysis of the epididymis of two neotropical bats, *Eumops glaucinus* and *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). *Chiroptera Neotropical*, v.16, p. 769-779, 2010.
- BEGUELINI, M.R. et al. Two periods of total testicular regression are peculiar events of the annual reproductive cycle of the black *Myotis* bat, *Myotis nigricans* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Reproduction, Fertility and Development*, v. 26(6),p. 834-846, 2013.
- BEGUELINI, M.R. et al. Impact of the Processes of Total Testicular Regression and Recrudescence on the Epididymal Physiology of the Bat *Myotis nigricans* (Chiroptera: Vespertilionidae). *PlosOne*, v.10(6), e0128484, 2015.
- BUENO, L.M. et al. Ultrastructure of spermatogenesis, spermatozoon and processes of testicular regression and recrudescence in *Eptesicus furinalis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Animal Reproduction Science*, v. 148, p. 228-244, 2014.
- BROWN, R. E.; GENOWAYS, H. H.; JONES Jr, J. K. *Bacula of some neotropical bats*. Museum, University of Nebraska State. 1971.
- CHRISTANTE, C. M. et al. Structure, histochemistry and seasonal variations of the male reproductive accessory glands in the Pallas's mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). *Reproduction, Fertility and Development*, v. 27(2), p. 313-22, 2013.
- CLERMONT, Y. Kinetics of spermatogenesis in mammals: seminiferous epithelium cycle and spermatogonial renewal. *Physiological Reviews*, v. 52, p. 198-236, 1972.
- COMELIS, M. T., et al. Penile histomorphology of the neotropical bat *Eptesicus furinalis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Zoologischer Anzeiger*, v. 258,p. 92-98, 2015
- COMELIS, M. T. et al. Morphological and histological characters of penile organization in eleven species of molossid bats. *Zoology*, v.127, p. 70-83, 2018.
- CRICHTON, E.G.; KRUTSCH, P.H. *Reproductive biology of bats*. (Academic Press: London). 2000.
- COOKE, O. S.; YOUNG, P.; CUNHA, G. R. Androgen receptor expression in developing male reproductive organs. *Endocrinology*, v. 128, p. 2867-2873, 1991.

- CUNHA, G. R. et al. The endocrinology and developmental biology of the prostate. *Endocrine Reviews*, v. 8, p. 338-362, 1996.
- DOUNJACOUR, A. A.; CUNHA, G. R. The effect of androgen deprivation on branching morphogenesis in the mouse prostate. *Developmental Biology*, v.128, p. 1-14, 1988.
- FAZZOLARI-CORRÊA, S. *Aspectos sistemáticos, ecológicos e reprodutivos de morcegos na Mata Atlântica*. 158 f. Tese (Doutorado em Zoologia)- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, 1995.
- FENTON, M.B. *Bats*. New York: Facts on File, Inc., 1992.
- FENTON, M.B.; SIMMONS, N.B. *Bats: a world of Science and mystery*. Chicago: The University of Chicago Press, 2014.
- FLEMING, T.H.; HOOPER, E.T.; WILSON, D.E. Three central American bat communities: structure, reproductive cycles and movement patterns. *Ecology*, v. 53, p. 555-569, 1972.
- GUSTAFSON, A.W. Male reproductive patterns in hibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, v. 56, p. 317-331, 1979.
- HAYWARD, S. W.; ROSEN, M. A; CUNHA, G. R. Stromal-epithelial interactions in the normal and neoplastic prostate. *British Journal of Urology*, v. 79, p. 18-26, 1997.
- HERDINA, A.N. et al. Histomorphology of the penis bone (baculum) in the gray long-eared bat *Plecotus austriacus* (Chiroptera, Vespertilionidae). *Anatomical Records*, v. 293, p. 1248–1258, 2010.
- HERDINA, A. N. et al. Correlative 3D-imaging of *Pipistrellus* penis micromorphology: validating quantitative microCT images with undecalcified serial ground section histomorphology. *Journal of Morphology*, v. 276, p.695–706, 2015.
- KRUTZSCH, P. H. Reproduction of the canyon bat, *Pipistrellus hesperus*, in Southwestern United States. *American Journal of Anatomy*, v. 143, p. 163-200, 1975.
- KRUTZSCH, P.H. Male reproductive patterns in nonhibernating bats. *Journal of Reproduction and Fertility*, v. 56, p. 333-344, 1979.
- KUNZ T. H.; FENTON, M. B. *Bat ecology*. Chicago: The University of Chicago Press, 2003.
- LAVAL, R. K.; FITCH, H. S. Structure, movements and reproduction in three Costa Rican bats communities. *Ocasional Papers of the Museum Zoology*, v. 6, p. 1-28, 1977.
- LEÓN-GALVÁN, M. A. et al. Male reproductive cycle of Mexican big-eared bats, *Corynorhinus mexicanus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Southwest Nature*, v. 50, p. 453-460, 2005.
- MARTINS, F. F. et al. Comparative analysis of the male reproductive accessory glands of bat species from the five Brazilian subfamilies of the family Phyllostomidae (Chiroptera). *Journal of Morphology*, v. 276, p. 470–480, 2015.
- MARTINS, F. F. et al. Morphophysiology and ultrastructure of the male reproductive accessory glands of the bats *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* and *Phyllostomus discolor* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Histochemica*, v. 118(6), p. 640–651, 2016.

- MATTHEWS, L.H. The form of the penis in the British rhinolophid bats, compared with that of the vespertilionid bats. *Transactions of the Zoological Society of London*, v. 23, p. 213–223, 1937.
- MATTHEWS, L.H. Notes on the genitalia and reproduction of some African bats. *Proceedings of the Zoological Society of London*, v. 3, p. 289–346, 1941.
- MATSUMOTO, A.M. *Spermatogenesis. Reproductive Endocrinology, Surgery and Technology*. Philadelphia: Lippincott-Raven Publishers, 1996.
- MIOTTI, M. D.; MOLLERACH, M. I.; BARQUEZ, R. M. Anatomy and histology of the prostate and glands of Cowper in three species of neotropical bats. *Journal of morphology*, v. 279, p. 294–301, 2017.
- MORAIS, D. B. et al. Cycle of the seminiferous epithelium of the bat *Molossus molossus*, characterized by tubular morphology and acrosomal development. *Asian Pacific Journal of Reproduction*, v. 1, p. 303–307, 2012.
- MORAIS, D. B. et al. Organization and Seasonal Quantification of the Intertubular Compartment in the Bat *Molossus molossus* (Pallas, 1776) Testis. *Microscopy Research and Technique*, v. 76, p. 94–101, 2013.
- NEGRIN, A. C. et al. Structure, histochemistry, ultrastructure and seasonal variations of the male prostatic complex in the black *Myotis* bat, *Myotis nigricans* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Reproduction, Fertility and Development*, v. 26, p.1188–97, 2014.
- NOGUEIRA, M.R. et al. Checklist of Brazilian bats, with comments on original records. *Check List*, v. 10, p. 808–821, 2014
- NOWAK, R.M. *Walker's bats of the world*. Baltimore: Johns Hopkin University Press, 1999.
- ORR, T. J., BRENNAN, P. L. R. All features great and small – the potential roles of the baculum and penile spines in mammals. *Integrative and Comparative Biology*, v. 56, p. 635–643, 2016.
- POUGH, F.H. *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Atheneu Editora São Paulo, 2008.
- PRICE, D. Comparative aspects of the development and structure in the prostate. *National Cancer Institute Monographs*, v. 12, p. 1–27, 1963.
- PUGA, C. C. I. et al. Structure, histochemistry and ultrastructure of the male reproductive accessory glands in the neotropical flat-faced fruit-eating bat *Artibeus planirostris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Reproduction, Fertility and Development*, v. 25, p. 558–569, 2013.
- PUGA, C. C. I. et al. Seasonal changes in the prostatic complex of *Artibeus planirostris* (Chiroptera: Phyllostomidae). *General and Comparative Endocrinology*, v. 197, p.33–42, 2014.
- RACEY, P. A.; ENTWISTLE, A. C. Life-history and reproductive strategies of bats. In: CRICHTON, E.G.;KRUTZSCH, P. H. (Eds.). *Reproductive Biology of Bats*. London: Academic Press, 2000. p. 363–414.
- REIS, N.L. et al. *Morcegos do Brasil*. Londrina: Universidade Estadual de Londrina, 2007.
- ROCHEL, S. S. et al. Lobe Identity in the Mongolian gerbil prostatic vomplex: a new rodent model for prostate study. *The Anatomical Records*, v. 290, p. 1233–1247, 2007.

ROSAI, J. Male reproductive system. In: Rosai, J.; Ackerman's Surgical Pathology. 8ed., eds. Mosby-Year, St. Louis-USA, v.1, p. 1221-1256, 1996.

RYAN, J. M. Comparative morphology of the glans penis in *Molossus*, *Promops* and *Eumops* (Chiroptera: Molossidae) Contributions to mammalogy in honor of Karl F. Koopman. Bull. Am. Mus. Nat. Hist, v. 206, p. 122–137, 1991a.

RYAN, J. M. Morphology of the glans penis in four genera of molossid bats (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, v. 72, p. 658–668, 1991b.

SMITH, J. D.; MADKOUR, G. Penial morphology and the question of Chiroptera phylogeny. *Proceedings of the Fifth International Bat Research Conference*. p. 347–365, 1980.

SIMMONS, N.B. Order Chiroptera. In: Wilson, D.E.; Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. p. 312–529,

SWAMI, D. R.; LALL, S. B. Histoenzymological comparison of the prostate gland of sexually 'quiescent' and 'active' *Taphozous melanopogon melanopogon* Temmnick (Microchiroptera: Mammalia). *Acta Anatomica*, v. 113, p.128-34. 1982.

TADDEI, V. A. The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the State of São Paulo. *Boletim de Zoologia de Universidade de São Paulo*, v. 1 313-330, 1976.

TADDEI, V.A. Biologia reprodutiva de Chiroptera: perspectivas e problemas. *Interfaces*, v. 6, p. 1-18, 1980.

VOIGHT, C.C.; KINGSTON, T. *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. [S.l]: Springer, 2016.

ZORTÉA, M. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian cerrado. *Brazilian Journal of Biology*, v. 63, p. 159-168, 2003.

WILSON, D.E.; REEDER, D.M. *Mammals species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: John Hopkins University Press, 2005.