



**Procesos fisiológicos
relacionados con el
almacenamiento prolongado
de espermatozoides
en murciélagos hembras**

**MBRA Angie Carolina Campos Rentería
Dr. Ahiezer Rodríguez Tobón
Dr. Arturo Salame Méndez
Dr. Miguel Ángel León Galván
M. en C. Jorge Armando Haro Castellanos
Dra. Edith Arenas Ríos**

**Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa**

Resumen

El almacenamiento prolongado de espermatozoides es una estrategia que algunos vertebrados (reptiles, anfibios, mamíferos) presentan. En mamíferos, esta característica se reduce casi por completo a murciélagos vespertiliónidos y está presente en aquellos quirópteros con algún tipo de letargo, aunque también se ha reportado en especies de zonas tropicales. Cuando las hembras son inseminadas, los ovocitos aún no están disponibles en los oviductos, y los espermatozoides tienen que permanecer en el tracto reproductor femenino por periodos prolongados de tiempo. La unión útero-tubárica es el sitio universal de almacenamiento de los espermatozoides en la mayoría de los murciélagos vespertiliónidos, participando integralmente en el almacenamiento de las células, proporcionando “nutrientes” para su supervivencia. El objetivo de esta revisión fue recopilar información acerca de los mecanismos involucrados en el mantenimiento de la viabilidad de los espermatozoides durante su estancia prolongada en el aparato reproductor femenino de murciélagos.

Palabras clave

Almacenamiento prolongado, espermatozoides, Murciélagos.

Abstract

The prolonged sperm storage is a strategy that some vertebrates (reptiles, amphibians, mammals) present. In mammals, this characteristic is almost completely reduced to vespertilionid bats and it is present in some chiropterans with a type of torpor, although it has also been reported in tropical species. When the females are inseminated, and the oocytes are not yet available in the oviducts, the sperm have to remain in the female reproductive tract for long periods

of time. The utero-tubal junction is the universal storage site for sperm in most of vespertilionid bats, participating integrally in the storage of cells, providing “nutrients” for their survival. The objective of this review was to collect information about the mechanisms involved in maintaining the viability of sperm during their prolonged storage in the female reproductive tract of bats.

Key words

Bats, prolonged storage, sperm.

Almacenamiento prolongado de espermatozoides

El almacenamiento prolongado de espermatozoides es una estrategia que algunos vertebrados (reptiles, anfibios, mamíferos) han desarrollado como adaptación a diferentes presiones de selección. Éste se define como la permanencia de los espermatozoides viables, en machos o hembras, que va más allá de sólo algunos días como ocurre en la mayoría de los animales mamíferos. En machos, una vez que los espermatozoides abandonan el testículo, no han adquirido la capacidad fertilizante por lo que tienen que pasar al epidídimo, órgano adosado al testículo, que será donde los espermatozoides adquieren la capacidad fertilizante. El epidídimo, además de tener una función de maduración también tiene un papel como reservorio de estos gametos; por otro lado, en hembras el almacenamiento se puede presentar a nivel de vagina, oviducto y en la unión útero-tubárica (Crichton y Krutzsch, 2000).

En mamíferos, esta característica se reduce casi por completo a murciélagos vespertiliónidos y está presente en aquellos quirópteros con algún tipo de letargo, aun-

que también se puede presentar en algunas especies de zonas tropicales (Crichton & Krutzsch, 2000). Lo anterior se debe a que existe un desfase entre los eventos gametogénicos masculinos y femeninos, por lo que, cuando llegan las cópulas y las hembras son inseminadas, los ovocitos aún no están disponibles en los oviductos, y los espermatozoides tienen que permanecer en el tracto reproductor femenino por periodos prolongados de tiempo. La unión útero-tubárica es el sitio universal de almacenamiento de los espermatozoides en la mayoría de los murciélagos vespertilionidos (figura 1) (Krishna & Bhatnagar, 2011).

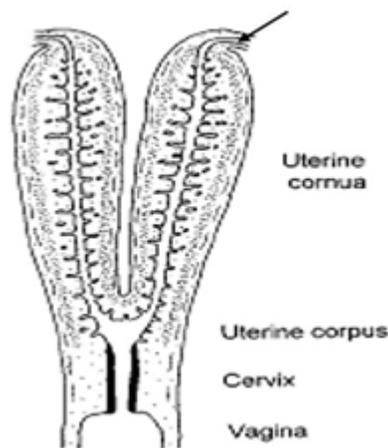


Figura 1. Esquema del aparato reproductor femenino en murciélagos de zonas templadas (vespertilionidae). Útero bicornue. La flecha indica la región útero-tubárica, sitio universal de almacenamiento espermático (Crichton y Krutzsch, 2000).

Los espermatozoides y el tracto reproductor femenino

Una vez que los espermatozoides llegan a la región útero-tubárica, éstos orientan sus cabezas hacia el epitelio, el cual abunda en el aparato genital de las hembras (figura 2), incluyendo aquellas hembras de murciélagos, con la característica antes mencionada

que, almacenan espermatozoides en el tracto reproductor femenino, lo cual sugirió que este tejido participa integralmente en el almacenamiento de las células (Krishna, 1997) proporcionando “nutrientes” para su supervivencia.

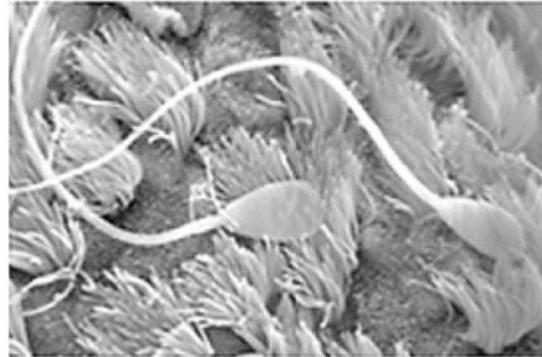


Figura 2. Microfotografía de espermatozoides de cerdo adheridos al epitelio ciliado en la región de almacenamiento.

Lo anterior fue confirmado en una investigación realizada por Roy & Krishna (2010), donde proporcionaron evidencias del almacenamiento prolongado de espermatozoides en las hembras de *Scotophilus heathii*. En este murciélago, los espermatozoides se almacenan entre enero y marzo en la unión utero-tubárica con las cabezas ancladas íntimamente al epitelio.

Se ha propuesto que el mantenimiento de la viabilidad de los espermatozoides, podría estar regulada por algún mecanismo metabólico a cargo de las hormonas esteroides, ya que, en un estudio realizado en hembras de murciélagos pipistrellidos, con almacenamiento espermático durante el invierno, al ser ovariectomizadas, fue disminuida la viabilidad espermática en comparación con el grupo control (Roy y Krishna, 2010). Lo anterior sugirió que las hormonas esteroides producidas por

el ovario, juegan un papel crucial en la supervivencia de los gametos en algunas especies de murciélagos, aunque aún se desconoce el mecanismo de acción.

Tomando en cuenta lo anterior, Roy & Krishna (2011) realizaron una investigación en hembras de *Scotophilus heathii* donde se observó un aumento en los niveles de testosterona durante el período de almacenamiento espermático. Administraron flutamida (un antagonista o inhibidor de andrógenos) durante este periodo; ocasionando una disminución significativa en los niveles circulantes de testosterona y androstendiona en comparación de los murciélagos control, ya que la flutamida suprime la síntesis de andrógenos por medio de la inhibición de la de la enzima alfa hidroxilasa del citocromo P450 17. Así mismo, el suministro de este compuesto mostró cambios degenerativos en el almacenamiento de los gametos. Esos datos respaldaron un estudio previo, hecho por ellos mismos, donde sugieren que la mayoría de vespertiliónidos que muestran el fenómeno de almacenamiento prolongado de espermatozoides, requieren un alto nivel circulante de andrógenos (Roy & Krishna, 2010).

Roy & Krishna (2010), probaron que el tratamiento *in vitro* con testosterona ocasionó aumentos de fosforilación de MAP cinasas en la región útero-tubárica, lo cual sugiere la posible relación entre el aumento en los niveles de andrógenos durante el almacenamiento prolongado y la activación de cascadas de autorregulación; ya se sabe que esta ruta de señales de transducción (MAP cinasas) están presentes en la fisiología espermática durante *la capacitación de espermatozoides* (Aitken, 2017), evento que termina con la adquisición de la capa-

cidad fértil de los espermatozoides, en el tracto reproductor femenino (Figura 3).

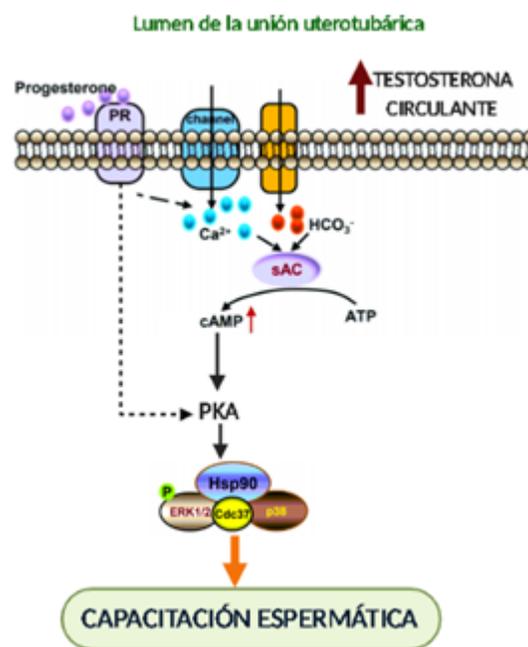


Figura 3. Capacitación espermática a través de las rutas de Erk1/2. Posteriormente, el incremento de AMPc activa la proteína cinasa A (PKA) que activa proteínas Diana como Hsp90 y su co-chaperona específica de cinasa Cdc37, forma un complejo proteico con Erk1 / 2, que estabiliza Erk1 / 2 y mantiene su fosforilación. Erk1 / 2 fosforilado se activa y promueve la capacitación, hiperactivación y la reacción acrosomal (modificado de Sun *et al.*, 2021).

Los estudios derivados del almacenamiento prolongado de espermatozoides han resultado tan importantes que sugieren que la capacitación es andrógeno-dependiente. También se reportó un incremento en la síntesis de proteínas Bcl2 en esta misma región de almacenamiento espermático en *S. heathii*. Esta proteína participa en la vía intrínseca de la apoptosis. Se encarga de inhibir la formación del poro en la membrana y evitar que se libere el citocromo C, para que no ocurra muerte celular.

Por otro lado, se ha reportado que el estado REDOX de los espermatozoides y el medio en el que se encuentren (en machos o hembras) también participa manteniendo la viabilidad de los espermatozoides (Arenas-Ríos *et al.*, 2016).

Regulación REDOX en el almacenamiento prolongado de espermatozoides

Es de suma importancia mencionar que uno de los problemas a los que los espermatozoides se enfrentan en los diferentes ambientes en los que interactúan, es el daño por radicales libres (oxidación) que puede comprometer la viabilidad del gameto masculino. En estas moléculas uno de los átomos puede presentar un orbital con un solo electrón. Por naturaleza, estos electrones tienden a aparearse con electrones ubicados en orbitales de otras moléculas para estabilizarse mediante un “apareamiento” y ésta es la razón por la cual los radicales libres son muy reactivos.

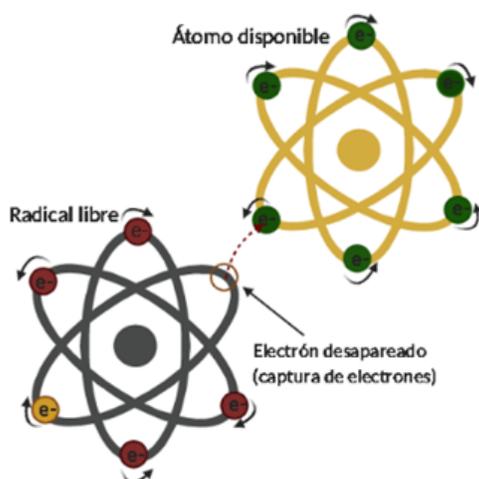


Figura 4. Representación del radical libre.

Los radicales libres suelen ser muy inestables, ya que el (los) electrón(es) desapareado(s), tienden con avidez completar el par electrónico en su orbital a partir de

“capturar”. La captura de electrones ubicados en los otros átomos de otras moléculas y así dar lugar a la formación de nuevos radicales libres (Konigsberg-Fainstein y Aguilar-Maldonado, 2008). El oxígeno tiene la capacidad de generar metabolitos con esta característica oxidante y son denominados especies reactivas de oxígeno (ERO), el anión superóxido (O_2^-), el peróxido de hidrógeno (H_2O_2) y el ión hidroxilo (OH^-).

En las células, tanto somáticas como sexuales, estas moléculas se producen principalmente en la mitocondria derivadas del transporte de electrones en los diferentes complejos mitocondriales de la cadena respiratoria, provenientes del NADH (Producido durante el ciclo de los ácidos carboxílicos). También, en la membrana de los espermatozoides existe un complejo multiprotéico que se encarga de la producción de O_2^- , denominado NADPH oxidasa.

Cuando la producción de ERO no es regulada, puede generar daños irreversibles en los espermatozoides, oxidando ácidos grasos de las membranas, grupos Tiol de las proteínas, carbohidratos y también el ADN. Esta condición puede llevar a la célula a la muerte (figura 5).

En animales con almacenamiento prolongado, las reacciones REDOX están estrictamente controladas y los espermatozoides que permanecen en el aparato reproductor de las hembras por largos periodos de tiempo, son vulnerables a daños ocasionados por las ERO.

Aunque anteriormente se consideraba que las ERO únicamente causaban daño a la célula, se ha reportado que también tienen un efecto positivo, siendo fun-

damentales para que distintos procesos fisiológicos se completen exitosamente y el espermatozoide adquiera su capacidad fertilizante, que se describirá a detalle más adelante. Para que exista este equilibrio, la célula cuenta con un sistema compuesto de diferentes agentes reductores encargados del control de las ERO, denominado enzimas antioxidantes constituido por la superóxido dismutasa (SOD), que se encarga de la dismutación del O_2^- ; la glutatión peroxidasa (GPX), encargada de la eliminación del H_2O_2 y catalasa (CAT), que también elimina H_2O_2 (Arenas-Ríos *et al.*, 2016; Königsberg Fainstein & Aguilar-Maldonado, 2008).

León-Galvan y colaboradores (1999), proporcionaron evidencias de la participación del fluido genital femenino del murciélago *Corynorhinus mexicanus*, en el mantenimiento de la viabilidad espermática. Incubaron espermatozoides epididimarios de *C. mexicanus*, así como, espermatozoides de cerdo; con el fluido genital de hembras de *C. mexicanus*. Al agregarlo, demostraron que se produce una inhibición de la lipoperoxidación (LPX) en espermatozoides de ambas especies. Por lo que se sugiere que el fluido genital femenino de este murciélago, contiene algo que inhibe la lipoperoxidación de los espermatozoides, durante el periodo de almacenamiento espermático.

En 2021 Campos-Rentería y colaboradores determinaron la actividad de las enzimas antioxidantes: SOD, GPX y CAT en el fluido genital femenino de esta misma especie de quiróptero, encontrando un incremento en la actividad específica de GPX y CAT durante los meses de almacenamiento prolongado de espermatozoides (noviembre y diciembre), con respecto al

control negativo (octubre sin almacenamiento espermático). GPX aumentó hasta un 47% y CAT hasta 85.7%. En el caso de la actividad específica de SOD no se observaron diferencias, lo cual indica un mecanismo protector evitando la formación de H_2O_2 , siendo este último una de las ERO más peligrosas, debido a su capacidad de atravesar membranas biológicas y al mismo tiempo, poder generar a la más peligrosa de las ERO: OH^- , causante principal de la lipoperoxidación de las membranas (Königsberg Fainstein & Aguilar-Maldonado, 2008). La conclusión del presente trabajo es que: las enzimas anti-ERO desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento de la viabilidad de los espermatozoides en el tracto reproductor de las hembras, regulando la eliminación de ERO y pudiendo ser la causa de la inhibición de la lipoperoxidación de los espermatozoides durante su estancia prolongada en el aparato reproductor femenino (figura 5).

En otros modelos animales se ha reportado que las células epiteliales secretoras y ciliadas del oviducto son la fuente de producción de los antioxidantes enzimáticos.

Arenas-Ríos y colaboradores (2016) realizaron una investigación en murciélagos machos de la especie *Corynorhinus mexicanus*. Este quiróptero presenta la característica de almacenar los espermatozoides por periodos prolongados de tiempo, tanto en machos como en hembras. El estudio consistió en evaluar la concentración de ERO en *caput* y *cauda* de epidídimo, durante los meses de almacenamiento prolongado correspondiente a los meses de agosto a octubre. Se Observó que en la cauda epididimaria hubo un incremento significativo en la concentración de ERO en el mes de octubre que además coincidió con

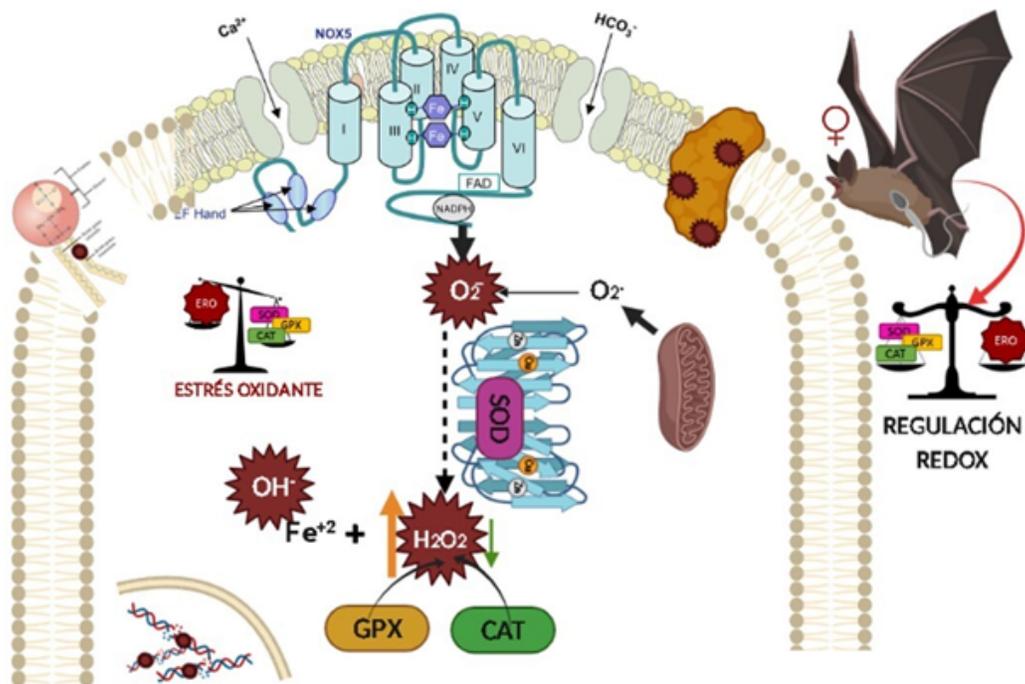


Figura 5. Participación de las enzimas antioxidantes SOD, GPX y CAT en la regulación REDOX. Cuando hay una sobreproducción de ERO que superan el sistema de defensa antioxidante enzimático, la célula llega a un estado de estrés oxidante. Las ERO se asocian a moléculas susceptibles a la oxidación como los ácidos grasos insaturados de las membranas, los grupos Tiol de los residuos de cisteína de las proteínas y pueden ocasionar daño al ADN, comprometiendo fácilmente la viabilidad de la célula. Durante el almacenamiento prolongado espermático en hembras de algunas especies de murciélagos vespertilionidos, la actividad enzimática antioxidante es muy eficiente en la regulación ERO/anti-ERO participando en el mantenimiento de la viabilidad de los espermatozoides hasta la singamia.

un decremento significativo en la actividad enzimática antioxidante de SOD, GPX y CAT.

Las enzimas antioxidantes funcionan como importantes agentes reductores y protectores para que el espermatozoide se mantenga viable. Para apoyar este planteamiento, también se evaluó la concentración de malonaldehído (producto final en la lipoperoxidación) en espermatozoides incubados con el fluido epididimario y en espermatozoides que no estaban incubados con dicho fluido. El resultado señaló que aquellos gametos incubados con fluido epididimario presentaban una concentración de malonaldehído significativamente menor en comparación con los no incubados.

Producción de ero por el espermatozoide

Los espermatozoides que se encuentran almacenados no están inertes; su actividad metabólica continúa. La cadena respiratoria mitocondrial contiene varios centros REDOX en diferentes complejos que tomarán electrones del oxígeno, constituyendo así la fuente principal de O_2^- en la mayoría de los tejidos (Konigsberg Fainstein & Aguilar-Maldonado, 2008). De forma natural, en el eyaculado se encuentran diferentes tipos de células, incluidos espermatozoides maduros y leucocitos. Actualmente se sabe que las fuentes más comunes de ERO, en el semen son los espermatozoides anómalos y los leucocitos (Konigsberg Fainstein & Aguilar-Maldonado, 2008). También se ha sugerido que las células de Sertoli participan en la producción de ERO, mediada por la actividad mitocondrial de dichas células, esto se probó en un estudio con ratas de 18 días de edad donde se evaluaron los niveles de ERO en células de Sertoli y se inhibieron a través del tratamiento con estrógenos J811

y J861, lo que sugiere que la participación de ERO en la espermatogénesis está dada por células de Sertoli. De igual forma, en otras investigaciones se ha confirmado que la fuente principal de producción de ERO por espermatozoides está a cargo del exceso de glucosa 6-fosfato deshidrogenasa, una enzima crucial en la vía de las pentosas fosfato, que permite la producción de grandes cantidades de NADPH, y que éstas, por acción de NADPH oxidasa, presente en la membrana de los espermatozoides, promoverá la formación de O_2^- , y por dismutación, “Desproporciónación”, de éste al H_2O_2 (figura 6) (Aitken & Fisher, 1994).

Se ha propuesto la relación de la generación de ERO y el citoplasma residual de los gametos masculinos esto a través de la actividad de enzimas citoplasmáticas, como la creatina quinasa (CK) y la glucosa-6-fosfato deshidrogenasa (G-6-PDH). Se ha demostrado que las mitocondrias del espermatozoide son las responsables, principalmente de una generación excesiva de ERO, en la cadena respiratoria a través del Complejo NADH deshidrogenasa y el Complejo citocromo bc1 durante el traslado de electrones de un complejo a otro, hay fuga de electrones que se asocian con O_2 que entra por difusión en la membrana formando O_2^- . También se sabe que la nicotinamida adenina dinucleótido fosfato (NADPH) oxidasa 5 (NOX5), también está involucrada en la generación de anión superóxido (Konigsberg Fainstein & Aguilar-Maldonado, 2008).

En el caso de los leucocitos, células generadoras de ERO, ya está bien documentado que esta producción es a través de mecanismos potenciales. Los glóbulos blancos contienen granulocitos polimorfonucleares (PMN) (50–60 %) y macrófagos /

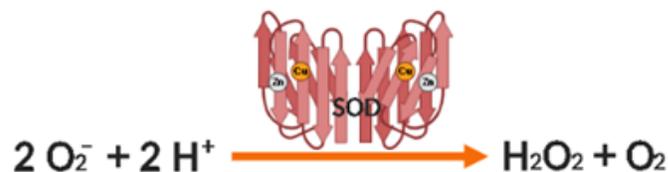


Figura 6. Mecanismo de reacción de la SOD a partir de sus centros catalíticos de metal. Dismutación del anión superóxido (O_2^- a H_2O_2 y O_2).

monocitos (20–30 %) en la eyaculación humana. Los PMN positivos para peroxidasa son la fuente dominante de ERO. Así mismo se sabe que los neutrófilos y los macrófagos son factores importantes en el daño por oxidación al ADN lo cual puede contribuir en problemas de infertilidad y disfunción de los espermatozoides. Este fenómeno se da posiblemente debido a la activación de la cascada de señales del factor nuclear kappa B (NF- κ B) que promueve la activación de la síntesis de óxido nítrico y la producción de óxido nítrico, una molécula altamente oxidante y dañina para las células (Galli *et al.*, 2011). Debido a todos estos factores oxidantes en los distintos ambientes en los que el espermatozoide se encuentra, posiblemente el potente y complejo sistema antioxidante debería ser un mediador importantísimo para evitar que las células lleguen a un estado de estrés oxidante e incluso llegar a la muerte, y que pueda llevar a cabo la oxidación fisiológica para la regulación de procesos importantes para el espermatozoide.

Capacitación espermática

Las ERO son fundamentales para que el espermatozoide se capacite y adquiera su capacidad fertilizante, siendo importante resaltar que en los murciélagos que

presentan almacenamiento prolongado de espermatozoides existe un retraso en este evento de maduración del tracto genital femenino (Krishna & Bhatnagar, 2011). Rodríguez-Tobón y colaboradores (2016), obtuvieron espermatozoides epididimarios de *caput*, *corpus* y *cauda*, evaluaron la fosforilación de tirosinas como evidencia de maduración y reportaron que, a diferencia de la generalidad de los mamíferos, la maduración en este murciélago concluye en la *cauda* epididimaria. También Indujeron la capacitación de espermatozoides epididimarios de *Corynorhinus mexicanus* en fechas de almacenamiento prolongado y observaron que menos del 50 % de los gametos lograban capacitarse. En adición a este reporte, en 2020 Rojas Martínez y colaboradores realizaron un estudio donde observaron una baja fosforilación de tirosinas en espermatozoides obtenidos del aparato reproductor de las hembras de *C. mexicanus*, que son almacenados por tres meses. El estudio sugirió que en el aparato reproductor femenino ocurre un proceso de maduración espermática independiente de la capacitación.

La capacitación en mamíferos está regulada, entre otros factores, por reacciones de óxido-reducción y el grupo de De Lamirande

& Gagnon (1995), realizó una investigación relacionado con la capacitación espermática y la participación de las ERO, concluyendo que el H_2O_2 y el O_2^- tienen un papel fundamental en la regulación positiva en los niveles de AMPc a través de la oxidación de la adenilato ciclasa a nivel de los grupos Tiol de la cisteína que contiene. Por otra parte, se ha visto que las ERO participan en la inhibición de la tirosina fosfatasa y por lo tanto hay un aumento en los niveles de fosforilación de tirosinas que acompañan las señales de transducción en la capacitación. Esta inhibición se da a través los residuos de cisteína que posee, ya que para que la enzima esté activa requiere encontrarse en un estado reducido.

El H_2O_2 producido por el metabolismo del espermatozoide es capaz de ocasionar la oxidación en los residuos de cisteína inactivando la actividad tirosina fosfatasa. Por otro lado, las ERO también participan en un mecanismo activador. La adenilato ciclasa es oxidada por el O_2^- , en los grupos Tiol de los residuos de cisteína. Esta activación incrementa los niveles de AMPc en la célula que promueve que se lleve a cabo la actividad de la tirosina cinasa creando una cascada autorregulada que involucra la generación de las ERO, la adenilato ciclasa junto con la activación y fosforilación de tirosinas para que, finalmente, el espermatozoide se capacite (Aitken, 2017) y ocurra la reacción del acrosomal.

Finalmente, se ha propuesto que las ERO también participan en los procesos necesarios de óxido-reducción (REDOX) en la quimiotaxis de gametos y la fusión de los mismos (Chen *et al.*, 2013).

Como se mencionó anteriormente, aquellos murciélagos que presentan almacenamiento

prolongado de espermatozoide en hembras, como es el caso de muchos quirópteros vespertiliónidos, parece existir un retraso en la capacitación espermática (Krishna & Bhatnagar, 2011), y existen otros reportes sobre evidencias de un evento de maduración espermática en el aparato reproductor femenino independiente a la capacitación (Rojas-Martínez, 2021). En cualquier planteamiento se sugiere que la relación ERO/anti-ERO debe mantenerse “en equilibrio” ya que al haber un incremento en la producción de ERO se podrían activar cascadas de señalización autorreguladas que promuevan que el espermatozoide se capacite, hiperactivo o presente reacción acrosomal prematura, es decir antes de que el ovocito esté disponible, ya que en murciélagos que almacenan espermatozoides normalmente viene acompañado de otro fenómeno denominado ovulación postergada, e inevitablemente la célula moriría. Por otro lado, si las ERO siguen incrementando podrían ocasionar estrés oxidante en los gametos y provocar la muerte. Además, es importante resaltar que la alta actividad enzimática antioxidante en murciélagos con almacenamiento prolongado necesita también de una alta producción de ERO para poder autorregularse, de otra forma si existiera una alta concentración y actividad antioxidante, y una baja concentración de ERO los antioxidantes podrían actuar como pro-oxidantes, teniendo un efecto negativo.

Conclusión

La mayoría de los murciélagos son animales monótopos, es decir sólo tienen una cría. Aún con ello, los quirópteros son el segundo orden más diverso de la mastofauna, después de los roedores, contando con aproximadamente 1300 especies a nivel mundial (Siu Estrada *et al.*, 2018). Ésto

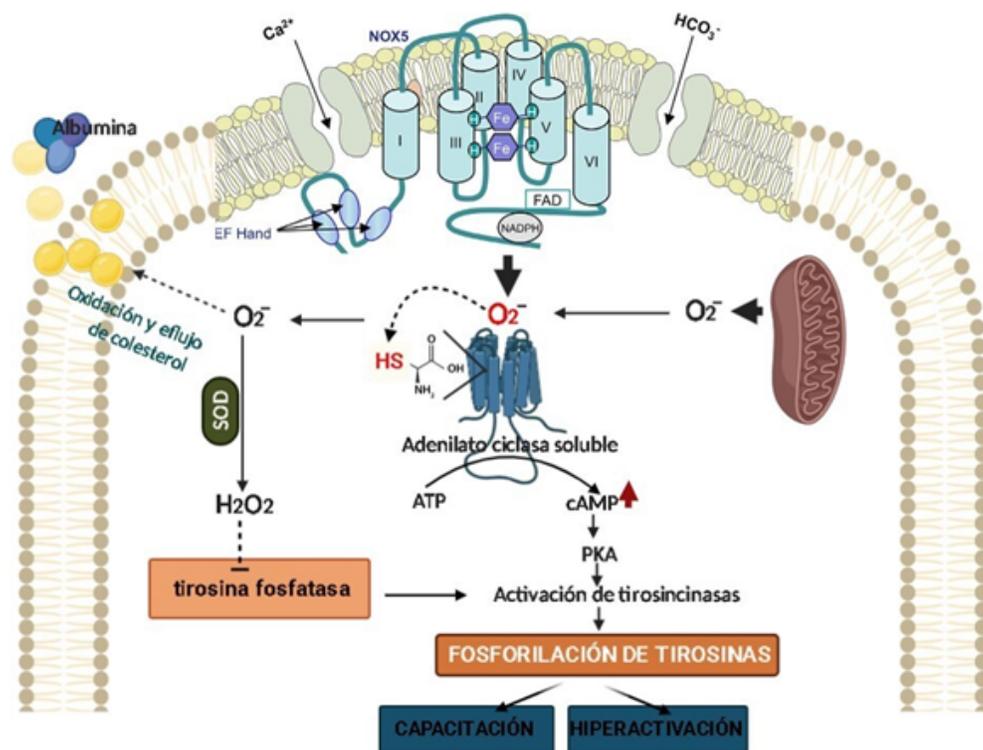


Figura 7. Vías propuestas de la regulación REDOX de la capacitación espermática. La fuente principal de O_2^- en los espermatozoides de mamíferos son las mitocondrias que se encuentran en la pieza media, generan un nivel bajo de ERO durante la respiración. A su vez, los espermatozoides de mamíferos generalmente poseen NADPH oxidasas que son capaces de generar también O_2^- . En el caso de los espermatozoides humanos, la oxidasa principal es la NOX5, que se caracteriza por la posesión de un brazo EF que hace que esta enzima sea sensible a la activación por calcio. El O_2^- generado a partir de estas fuentes se combina con NO^- producido por la óxido nítrico sintasa (NOS), dando como resultado el $ONOO^-$ (molécula altamente oxidante), que medía la oxidación del colesterol a oxisteroles. Estos oxisteroles son menos estables y son removidos por la albúmina, aumentando la fluidez de la membrana. Como resultado de la acción de la SOD se produce H_2O_2 , por la dismutación del O_2^- , que inhibe la actividad de la tirosina fosfatasa. El O_2^- disponible activa a la adenilato ciclasa soluble, estimulando el incremento de AMPc y la activación de la proteína cinasa A (PKA), lo que permite la autoregulación de la fosforilación de tirosinas que caracteriza el estado capacitado de los espermatozoides (modificado de Aitken, 2017).

ha sido posible gracias distintas adaptaciones reproductivas que el grupo presenta, entre ellas el almacenamiento prolongado de espermatozoides, una estrategia que permite que durante el invierno los espermatozoides permanezcan en la región utero-tubárica hasta el momento de la ovulación y fertilización del ovocito, y que los alumbramientos se den en la época “más favorable del año”, con mayor disponibilidad de alimento, temperatura más cálida, etc. Sin embargo, uno de los problemas a los que los espermatozoides se enfrentan en los distintos medios en los que interactúan es el daño por moléculas altamente reactivas, que llegan a comprometer la viabilidad de los gametos, como las ERO. Se han realizado algunas investigaciones sobre los posibles mecanismos que participan en el mantenimiento de la viabilidad de los espermatozoides por periodos prolongados entre ellos la testosterona, el incremento de proteínas antiapoptóticas como Bcl2 en el sitio de almacenamiento, y agentes reductores encargados de la regulación REDOX como las enzimas antioxidantes SOD, CAT y GPX, que controlan los niveles de ERO para asegurar que participen positivamente en procesos fisiológicos del espermatozoide fundamentales para adquirir la capacidad fertilizante, como la capacitación.

Bibliografía

Aitken, J., & Fisher, H. Reactive oxygen species generation and human spermatozoa: the balance of benefit and risk. *Bioessays*, 16(4), pp. 259–267, 1994.

Aitken, Robert J. Reactive oxygen species as mediators of sperm capacitation and pathological damage. *Molecular Reproduction and Development*, 84(10), pp. 1039–1052, 2017.

Arenas -Ríos E., Adolfo, R. G., Edith, C. B., Mina, K., Marcela, A. S., Ahiezer, R. T., Gisela, F. M., & Angel, L. G. M. Reactive oxygen species production and antioxidant enzyme activity during epididymal sperm maturation in *Corynorhinus mexicanus* bats. *Reproductive Biology*, 16(1), pp. 78–86, 2016.

Campos-Rentería, A. C. Participación de las enzimas antioxidantes durante el almacenamiento prolongado de espermatozoides, en el aparato reproductor femenino de *Corynorhinus mexicanus*. *Universidad Autónoma Metropolitana México*. Tesis de Maestría, 2021.

Chen, S., Allam, J.-P., Duan, Y., & Haidl, G. Influence of reactive oxygen species on human sperm functions and fertilizing capacity including therapeutical approaches. *Archives of Gynecology and Obstetrics*, 288(1), pp. 191–199, 2013.

Crichton, E. G., & Krutzsch, P. H. *Reproductive biology of bats*. Academic Press, 2000.

De Lamirande, E., & Gagnon, C. Impact of reactive oxygen species on spermatozoa: a balancing act between beneficial and detrimental effects. *Human Reproduction*, 10(1), pp. 15–21, 1995.

Galli, S. J., Borregaard, N., & Wynn, T. A. Phenotypic and functional plasticity of cells of innate immunity: macrophages, mast cells and neutrophils. *Nature Immunology*, 12(11), pp. 1035, 2011.

Konigsberg Fainstein, M., & Aguilar-Maldonado, B. *Radicales libres y estrés oxidativo: aplicaciones médicas*, 2008 pp. 3-487.

- Krishna, A. The relationship between spermatozoa and epithelium of the female genital tract during sperm storage in the greater yellow bats (*Scotophilus heathi*): the light and electronmicroscopic observations. *Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life Sciences*, 21(1), pp. 31–36, 1997.
- Krishna, A., & Bhatnagar, K. P. Hormones and Reproductive Cycles in Bats. In *Hormones and Reproduction of Vertebrates*, Elsevier, 2011, pp. 241-289.
- León-Galvan, M. A., Fonseca, T., López-Wilchis, R., & Rosado, A. Prolonged storage of spermatozoa in the genital tract of female Mexican big-eared bats (*Corynorhinus mexicanus*): the role of lipid peroxidation. *Canadian Journal of Zoology*, 77(1), pp. 7–12, 1999.
- Morales, S. U. Sobre átomos y moléculas. *Revista Experimenta*, 2, 2014.
- Rodríguez-Tobón, A., Fierro, R., León-Galván, M. A., Rosado, A., Cortés-Barberena, E., & Arenas-Ríos, E. Tyrosine phosphorylation as evidence of epididymal cauda participation in the sperm maturation process of *Corynorhinus mexicanus* bat. *Acta Zoologica*, 97(3), pp. 310–318, 2016.
- Rojas-Martínez, I. Evidencias de maduración espermática durante el almacenamiento prolongado en hembras del murciélago *Corynorhinus mexicanus*. *Universidad Autónoma Metropolitana México*. Tesis de Maestría, 2021.
- Roy, V. K., & Krishna, A. Evidence of androgen-dependent sperm storage in female reproductive tract of *Scotophilus heathi*. *General and Comparative Endocrinology*, 165(1), pp. 120–126, 2010.
- Roy, V. K., & Krishna, A. Sperm storage in the female reproductive tract of *Scotophilus heathii*: role of androgen. *Molecular Reproduction and Development*, 78(7), pp. 477–487, 2011.
- Sun, P., Wang, Y., Gao, T., Li, K., Zheng, D., Liu, A., & Ni, Y. Hsp90 modulates human sperm capacitation via the Erk1/2 and p38 MAPK signaling pathways. *Reproductive Biology and Endocrinology*, 19(1), pp. 1-11, 2021.