

## FISIOLOGIA DO MOVIMENTO ESPERMÁTICO

*(Sperm movement physiology)*

Sueane Filipe AGUIAR<sup>1\*</sup>; Ana Paula Rocha JOVENTINO<sup>1</sup>; Gabrielly Aparecida de Morais LIMA<sup>1</sup>; Ingrid da Silva SOUSA<sup>1</sup>; Larissa Linhares TEIXEIRA<sup>1</sup>; Ricardo TONIOLLI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculdade de Veterinária da Universidade Estadual do Ceará (UECE). Av. Doutor Silas Munguba, 1700, Campus do Itaperi, Fortaleza/CE. CEP: 60.714-903.; <sup>2</sup>Laboratório de Reprodução Suína e Tecnologia de Sêmen da FAVET / UECE. \*E-mail: [sueane.aguiar@aluno.uece.br](mailto:sueane.aguiar@aluno.uece.br)

### RESUMO

A motilidade espermática é o fator chave para a qualidade do sêmen e um preditor confiável para fertilização bem sucedida, apresentando uma relação direta com a fertilidade. Trata-se de um processo complexo que envolve várias estruturas presentes, principalmente, no flagelo, de forma que faz-se necessário o conhecimento de fatores estruturais e fisiológicos deste componente espermático. Desta forma, essa revisão resume aspectos celulares e fisiológicos da motilidade espermática. A identificação e as funções dos elementos que compõem o flagelo, a síntese de energia e os substratos para tanto utilizados, e os tipos de movimentos espermáticos foram revisadas dentro da literatura atual.

**Palavras-chaves:** Motilidade espermática, espermatozoides, flagelo.

### ABSTRACT

*Sperm motility is a key factor in semen quality and a reliable predictor of successful fertilization, presenting a direct relation with fertility. It is a complex process that involves several structures found, mostly, in the flagellum, so it is necessary to know the structural and physiological aspects of this sperm component. Thus, this review summarizes the cellular and physiological aspects of sperm motility. The identification and the functions of the flagellum composing elements, the energy synthesis and the substrates used for this purpose, and the sperm movement types were reviewed within the current literature.*

**Keywords:** *Sperm motility, spermatozoa, flagellum.*

### INTRODUÇÃO

Os espermatozoides são células altamente especializadas e os processos celulares envolvidos no desenvolvimento da motilidade espermática estão intimamente ligados à estrutura fundamental da célula. Embora haja variações específicas entre as espécies, os espermatozoides de mamíferos compartilham de uma estrutura fundamental básica comum, composta por uma cabeça, uma peça intermediária e uma cauda (MORTIMER e MAXWELL, 2004; THOMPSON *et al.*, 2018).

A principal característica da cabeça do espermatozoide é o seu núcleo oval e achatado, composto principalmente de ácido desoxirribonucléico, altamente compactado. Essa cromatina associa-se a uma classe especial de proteínas básicas chamadas protaminas espermáticas, formando um complexo (CUNHA, 2019).

A cauda do gameta masculino é constituída pelo colo, peça intermediária, principal e terminal. No segmento intermediário, microtúbulos são envolvidos por grossas e densas fibras que se conectam ao axonema. Essas fibras estão associadas ao segmento intermediário e rodeados por várias mitocôndrias. A camada mitocondrial, organizada em uma disposição

helicoidal ao redor das fibras longitudinais da cauda, é responsável pela produção da energia necessária para o movimento dos espermatozoides (HAFEZ e HAFEZ, 2004; CUNHA, 2019).

Para que um espermatozoide seja considerado viável, em termos de qualidade e potencialmente capaz de fertilização, é imprescindível que suas características incluam morfologia normal, atividade metabólica adequada e integridade das membranas plasmáticas. A manutenção das membranas íntegras é essencial para a ocorrência de eventos relacionados ao processo de fertilização, como a capacitação espermática e a penetração nos revestimentos do oócito (SALMAZZO e FERRARI, 2019).

Além disso, para se obter bons resultados de fertilidade, é importante que os espermatozoides apresentem boa motilidade. Se um animal tiver um ejaculado com baixa motilidade espermática, isso pode resultar em dificuldades para a procriação. Durante a espermiogênese, o espermatozoide passa por um processo no qual perde uma grande massa citoplasmática, resultando em uma célula menor e mais leve, com uma forma final afilada e com um flagelo. Esse processo permite que ele adquira maior capacidade de movimentação, facilitando sua locomoção (TURNER, 2003; HENRY e ECHEVERRI, 2013; GOMES *et al.*, 2022). Assim o objetivo deste trabalho é abordar a fisiologia do movimento espermático.

## DESENVOLVIMENTO

### Morfologia espermática

A morfologia espermática é um critério fundamental para avaliar a fertilidade de machos aptos ao manejo reprodutivo. Além disso, desempenha um papel fundamental no diagnóstico e tratamento de infertilidade, pois a qualidade do sêmen está relacionada à integridade e ao funcionamento correto de todos os componentes da célula espermática (CELEGHINI *et al.*, 2017; SOARES e NEVES, 2020; ALMEIDA e SEVERO, 2022).

Os espermatozoides são produzidos nos túbulos seminíferos dos testículos a partir da multiplicação e diferenciação de células germinativas, que posteriormente se tornarão os gametas masculinos. Esse processo é conhecido como espermatogênese e ocorre em três fases: a espermatocitogênese, na qual há renovação das células germinativas por mitose e redução do número de cromossomos por meiose, a espermiogênese, etapa de diferenciação das espermátides redondas em espermatozoides, e a espermição, com a liberação das células no lúmen do túbulo seminífero (MONTEIRO *et al.*, 2010; STAUB e JOHNSON, 2018; ALMEIDA e SEVERO, 2022).

Os espermatozoides possuem duas estruturas anatômicas principais: a cabeça, onde o núcleo se localiza, e a cauda ou flagelo, responsável pela motilidade celular (HAFEZ e HAFEZ, 2004; STAUB e JOHNSON, 2018; ALMEIDA e SEVERO, 2022). A morfologia dos espermatozoides está diretamente relacionada com sua função e pode ser determinante para seu movimento progressivo (GILLIES *et al.*, 2009; SANTOS *et al.*, 2017).

### Cabeça

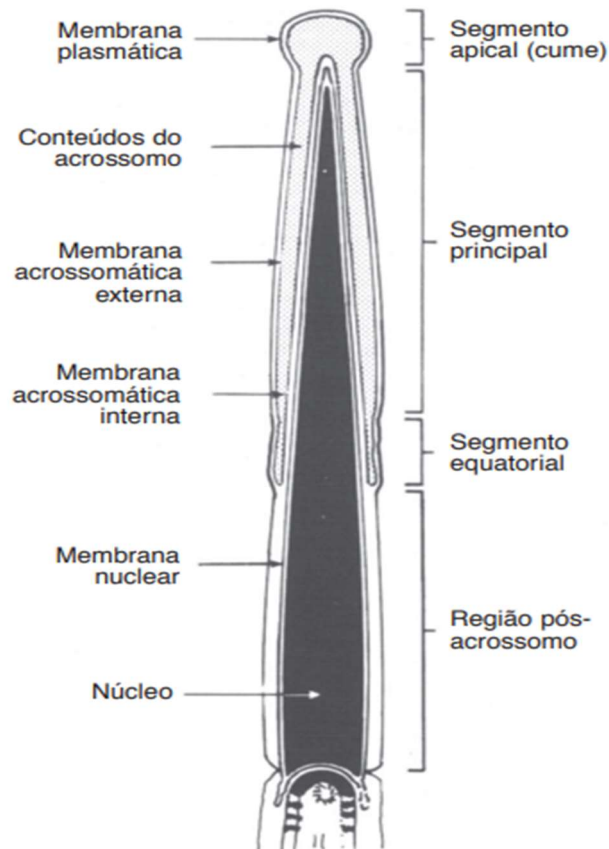
A cabeça do espermatozoide apresenta uma forma oval e achatada, contendo um núcleo haploide com cromatina sexual altamente condensada, composta por ácido desoxirribonucleico (DNA). Essa cromatina forma um complexo com uma classe especial de

proteínas denominadas de protaminas (GADELLA e LUNA, 2014; MENEZES, 2014; GOMES *et al.*, 2022). O DNA no núcleo é inativo e compactado, para reduzir seu volume e facilitar a movimentação do espermatozoide pelo trato genital feminino (HENRY e ECHEVERRI, 2013).

Durante a espermiogênese, ocorre a condensação da cromatina. Ela possui em sua estrutura proteínas nucleares básicas, denominadas histonas, que são responsáveis por empacotar o DNA. Durante o processo de maturação espermática, as histonas são substituídas pelas protaminas, que são ricas em arginina e cisteína oxidada e promovem a alta compactação do material genético (SOUZA, 2014; GADELLA e LUNA, 2014).

Para proteger o complexo de DNA, o núcleo é envolvido pelo acrossoma, que corresponde a uma dupla camada de membranas na porção anterior da cabeça (Fig. 01) (MENEZES, 2014; GOMES *et al.*, 2022). O acrossoma possui três seguimentos: apical, principal e equatorial, onde estão localizadas enzimas hidrolíticas, com funções essenciais para a fecundação (GADELLA e LUNA, 2014; COWART *et al.*, 2022; GOMES *et al.*, 2022).

Quando o espermatozoide alcança o óvulo, ele se liga à glicoproteína três da zona pelúcida (ZP3) do oócito, iniciando a reação acrossômica. A membrana acrossomal externa e a membrana plasmática da cabeça espermática se fundem, liberando as enzimas do acrossoma, hialuronidase e acrosina. Essas enzimas são responsáveis por auxiliar na penetração do espermatozoide na zona pelúcida, possibilitando que o gameta masculino se funda com a membrana plasmática do oócito (BANDEIRA, 2019).

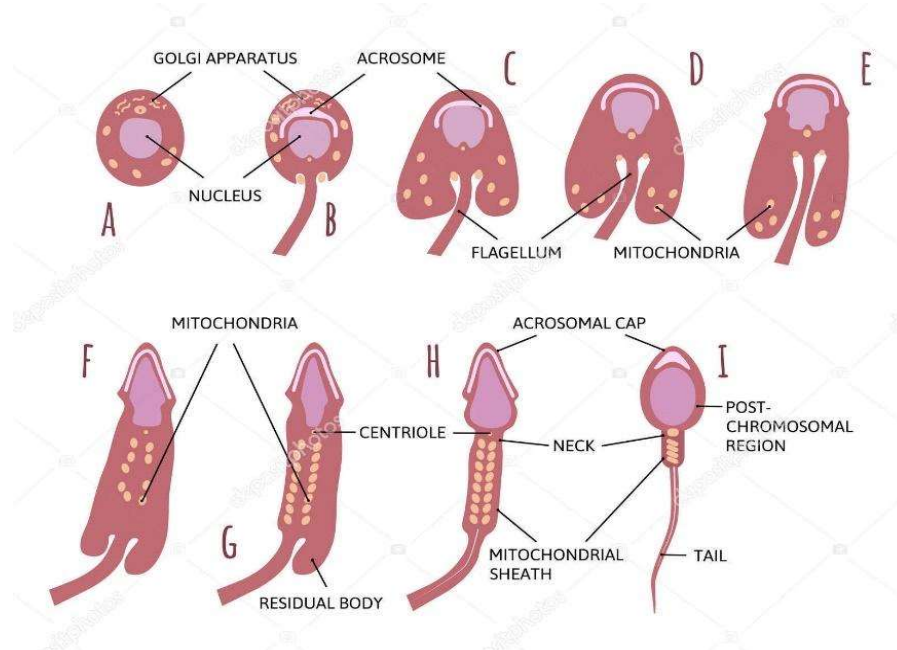


(Fonte: Hafez e Hafez, 2004)

**Figura 01:** Seo sagital da cabea espermtica de bovino mostrando as vrias subdivises morfolgicas.

## Cauda

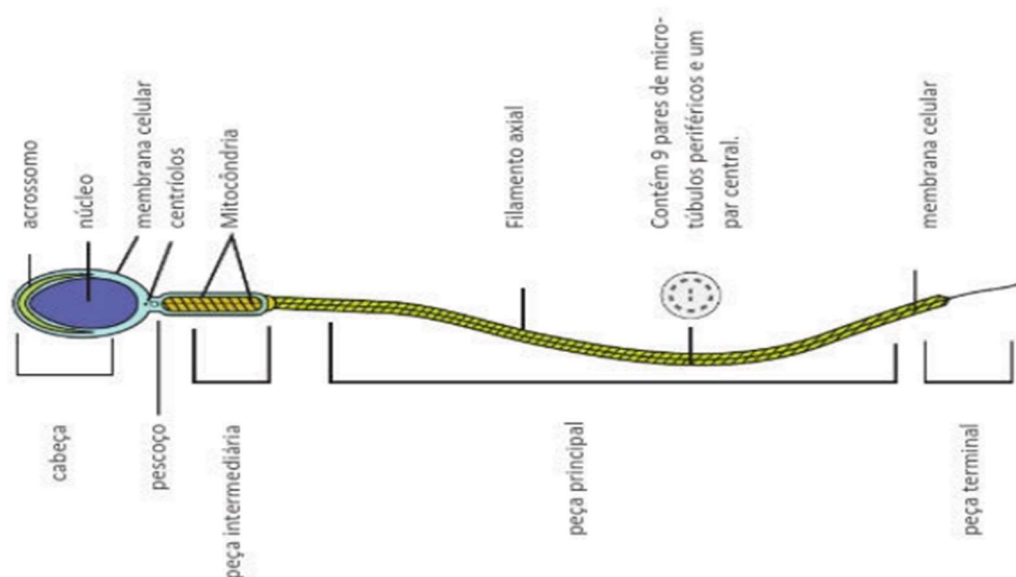
Durante a espermiogênese, ocorre a diferenciação e formação de uma cauda ou flagelo, a partir de dois centríolos presentes nas espermátides (Fig. 02).



(Fonte: <https://depositphotos.com/br/vector/summary-stages-spermiogenesis-spermatid-spermatozoon-marked-lines-centriole-mitochondria-anatomy-372294000.html>)

**Figura 02:** Transformações morfológicas na formação do espermatozoide, durante a espermiogênese.

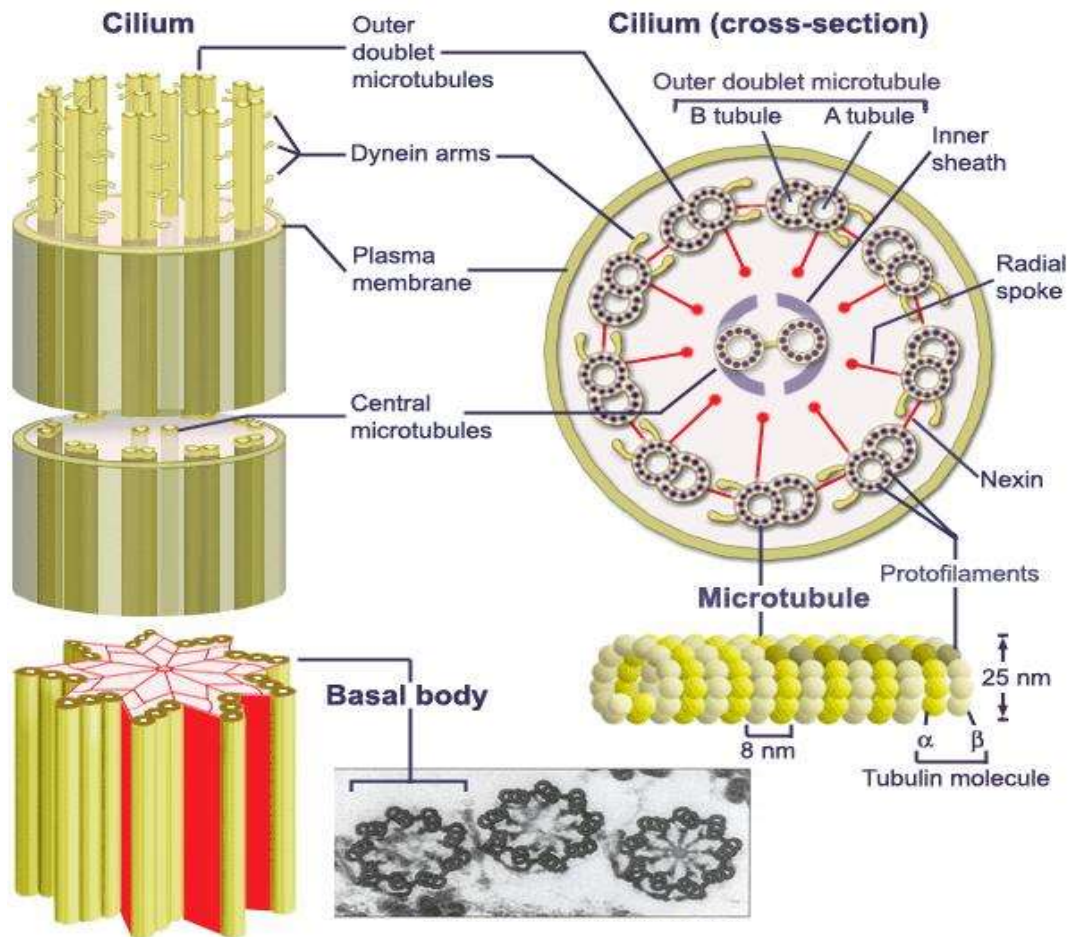
A cauda é subdividida em colo e peças intermediária, principal e terminal (Fig. 03). O colo é a região de inserção da cauda na cabeça do espermatozoide, sendo formado por uma placa basal situada em uma depressão na porção posterior do núcleo (HAFEZ e HAFEZ, 2004; HENRY e ECHEVERRI, 2013; GOMES *et al.*, 2022).



(Fonte: Henry e Echeverri, 2013).

**Figura 03:** Detalhamento das diferentes partes do espermatozoide.

A peça intermediária (PI) (Fig. 04) está localizada entre o colo e uma estrutura em formato de anel chamada “*annulus*”, que se conecta à peça principal da cauda. A PI é constituída pelo axonema, que possui nove pares de microtúbulos periféricos e um par central. Ao redor desse arranjo de microtúbulos, existem nove fibras densas. O complexo axonemal é responsável pelo movimento espermático (FAUSTINO, 2014; DIRAMI *et al.*, 2015).



(Fonte: <https://docplayer.es/57142306-Biologia-molecular-y-celular.html>)

**Figura 04:** Corte transversal da peça intermediária de um espermatozoide.

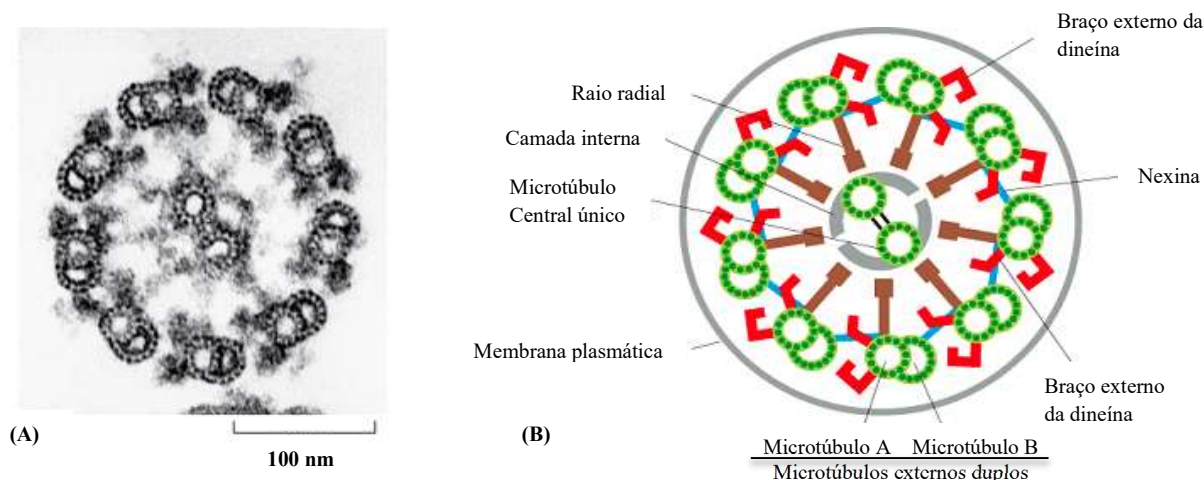
Durante a espermiogênese, as mitocôndrias migram para a porção da cauda, denominada de peça intermediária. Elas envolvem perifericamente o axonema e suas fibras densas (DÍAZ-MIRANDA *et al.*, 2018). A bainha mitocondrial formada apresenta formato helicoidal e é responsável pela produção de energia necessária para a motilidade do espermatozoide (GADELLA e LUNA, 2014; GOMES *et al.*, 2022).

A peça terminal cuja estrutura é composta pelo axonema e suas densas fibras, estendendo-se até a porção terminal da cauda. Além disso, uma bainha fibrosa reveste essa estrutura, fornecendo estabilidade às partes contráteis da cauda. A peça terminal é formada apenas pelo axonema recoberto por membrana plasmática (HAFEZ e HAFEZ, 2004; GOMES *et al.*, 2022).

## ESTRUTURAS DO MOVIMENTO ESPERMÁTICO

### Axonema

O axonema estende-se ao longo de todo o flagelo e corresponde a mais de 90% do comprimento do espermatozoide, sendo considerado o “motor” do movimento espermático. A ultraestrutura do flagelo de mamíferos é altamente conservada e composta por elementos do citoesqueleto, cuja junção é essencial para a motilidade. A motilidade do flagelo resulta de movimentos ondulatórios que se propagam de trás para frente, criando um impulso propulsor ao longo do eixo do flagelo. O axonema é constituído por um arranjo altamente estável de nove microtúbulos localizados em volta de um par de microtúbulos posicionados centralmente. Além disso, a proteína dineína desempenha um papel fundamental, transformando energia química em mecânica (Fig. 05) (TURNER, 2003; HENRY e ECHEVERRI, 2013; GOMES *et al.*, 2022).



(Fonte: <https://embrionhands.uff.br/2013/08/01/axonema-e-dineinas/>)

**Figura 05:** Estrutura do axonema espermático, em corte transversal, mostrando os feixes de microtúbulos e proteínas associadas.

**Obs.:** A = imagem de microscopia eletrônica; B = esquema desenhado.

### Filamentos, microtúbulos e centríolos

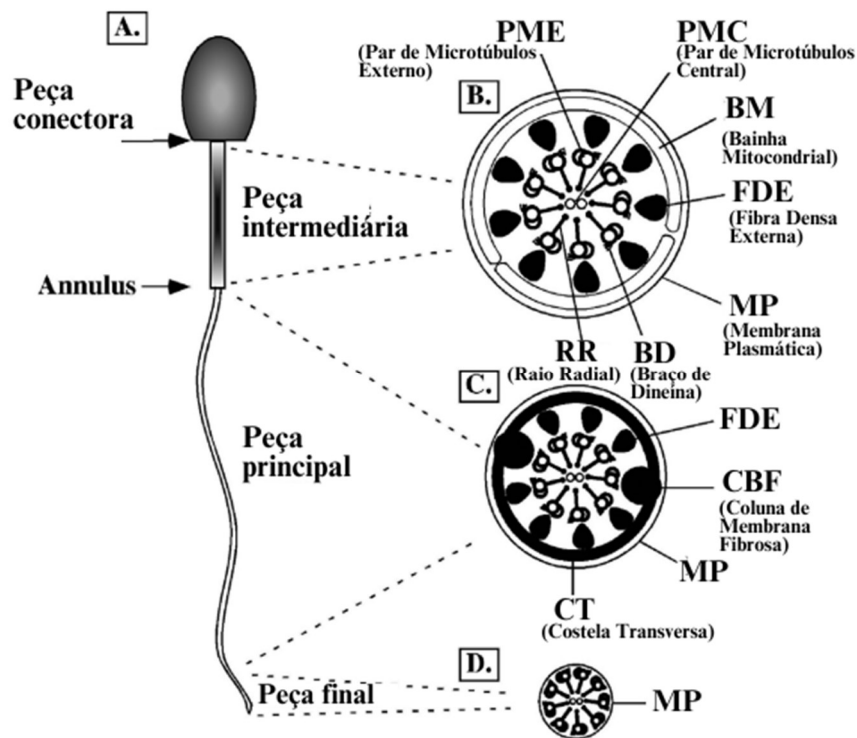
Os filamentos dos microtúbulos são formados por uma grande quantidade de proteínas denominadas como alfa e beta-tubulinas, já os microtúbulos e axonemas das células ciliadas são compostos por proteínas tubulinas organizadas na forma de um canudo, apresentando duas subunidades,  $\alpha$ -tubulina e  $\beta$ -tubulina. Proteínas se ligam por toda extensão do túbulo, formando pares conhecidas como dineínas, que correspondendo a um braço interno e um externo. Esses braços dineína se projetam dos pares de microtúbulos (FREITAS *et al.*, 2017).

As dineínas são grandes complexos protéicos compostos por várias cadeias pesadas, intermediárias e leves (KOBAYASHI e TAKEDA, 2012). Outras proteínas também se ligam aos microtúbulos, conectando o par central a cada um dos nove pares concêntricos, originando raios e resultando em uma estrutura de nove pares de túbulos interligados ao par central (MARSHALL e NONAKA, 2006; MITCHISON e MITCHISON, 2010).

Cada raio radial se origina de um dos 9 pares de microtúbulos externos (PME) e projeta-se para dentro na direção do par central de microtúbulos, em um modelo helicoidal. A peça intermediária (PI), localizada entre a peça conectora e o *annulus* (Fig. 06A), é caracterizada

pela presença de 9 fibras densas externas (FDE), que ficam entre cada par de PME e a bainha de mitocôndrias. O *Annulus* ou anel de Jensen, é uma estrutura firmemente aderida à membrana plasmática do flagelo (Fig. 06B) (TURNER, 2003; KOBAYASHI e TAKEDA, 2012).

Na peça principal (PP), não há mais bainha mitocondrial e as FDE associadas aos PME 3 e 8 são substituídas por 2 colunas longitudinais de bainha fibrosa (CBF) (Fig. 06C). O comprimento das CBF é igual ao da peça principal e apresentam costelas circunferenciais estilizadas. Em resumo, a PP é caracterizada pelas CBF e por 7 pares de PME, que se afunilam na parte mais distal deste segmento. Na região final do flagelo, encontramos apenas o axonema envolvido por membrana plasmática (Fig. 06D) (TURNER, 2003).



(Fonte: TURNER, 2003)

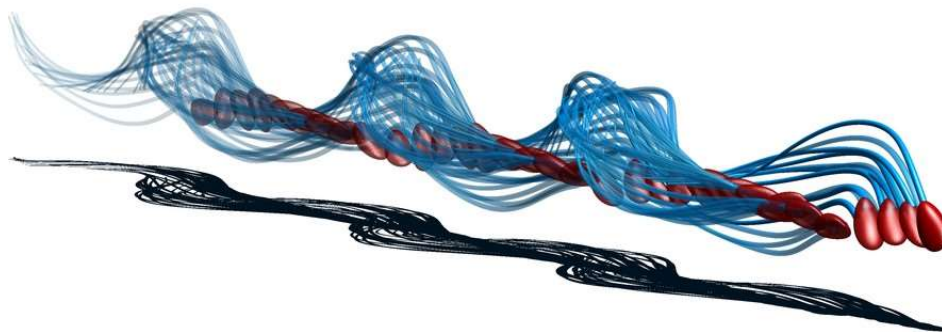
**Figura 06:** Representação esquemática do espermatozóide de mamífero e da ultraestrutura do flagelo.

Centríolos são estruturas subcelulares eucarióticas que produzem e regulam superestruturas maciças do citoesqueleto. Eles formam centrossomas e cílios, regulam a formação de novos centríolos, fixam os cílios à célula e regulam a sua função. Durante as primeiras divisões espermatogênicas, os centríolos dão origem ao flagelo, conectando a cabeça e a cauda do espermatozóide. Além disso, eles controlam o batimento da cauda e organizam o citoesqueleto do zigoto pós-fertilização. Existem dois modelos para o movimento do flagelo: o clássico e o basal. Dependendo da extensão em que se aplicam, os defeitos centriolares podem afetar a motilidade dos espermatozóides de diferentes maneiras (AVIDOR-REISS *et al.*, 2020).

Descobriu-se que o espermatozóide humano bate assimetricamente, e o movimento progressivo é alcançado pela rotação do espermatozóide em torno do seu eixo (SMITH e YANG, 2004). O modelo clássico do movimento flagelar representa um deslizamento ativo dos microtúbulos do axonema, restrito em sua base pelo centríolo. Este modelo é consistente com

a estrutura firme do centríolo, onde várias estruturas estabilizam a sua parede. Um modelo alternativo denominado deslizamento basal, foi proposto em mamíferos para esse movimento. Neste modelo, a base do flagelo é dinâmica e permite deslizamento limitado para modular o padrão de batimento da cauda, no entanto, nenhuma evidência direta mostrando deslizamento na base do axonema dos microtúbulos foi identificada (AVIDOR-REISS *et al.*, 2020).

Para que ocorra o movimento da cauda (Fig. 07), é necessário que ela se dobre para ambos os lados, ocorrendo a ativação da ligação e contração dos braços de dineína, em toda extensão de uma porção da cauda, correspondente ao lado da dobra. No lado oposto, os braços de dineína permanecem em repouso. Para que a cauda volte à posição de repouso é necessário que a ligação entre os braços e os microtúbulos adjacentes dessa porção da cauda se dobre. Após atingir a posição de repouso ocorre a ligação e contração dos braços de dineína no lado oposto, resultando um movimento inidirecional, chamado de “movimento ativo”. A movimentação hiperativa ocorre quando as hemipartes da cauda se contraem e relaxam de forma desordenada e intensa, promovendo assim um movimento sem simetria e com alto grau de amplitude (HENRY e ECHEVERRI, 2013). A rigidez da contração do axonema se faz de forma finita, ou seja, possui um limite para sua contração, sendo esta modulada pela própria célula (GILPIN *et al.*, 2020).



(Fonte: <https://profjacbagis.wordpress.com/2020/08/01/espermatozoides-nadam-com-giro-de-piao-e-nao-com-movimentos-paralelos-aponta-cientista-brasileiro/>)

**Figura 07:** Esquema mostrando o movimento da cauda do espermatozoide.

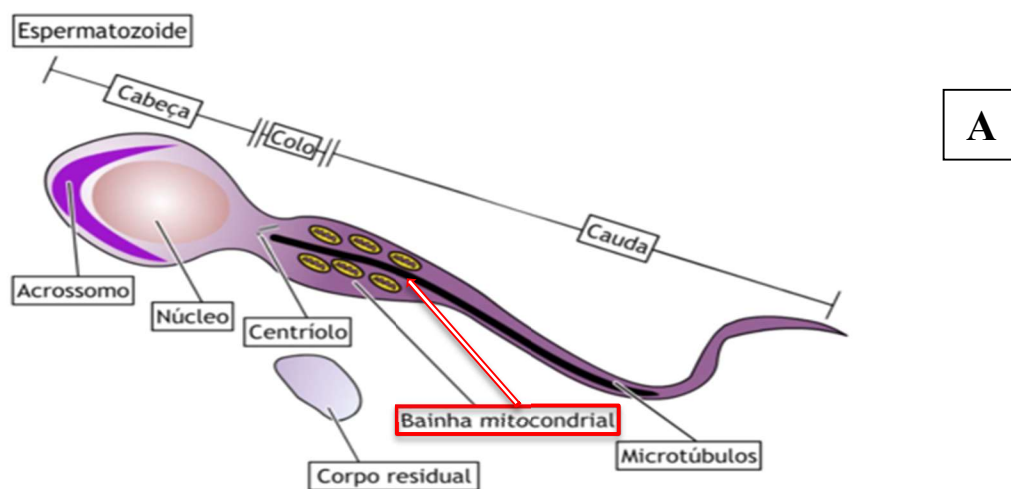
O espermatozoide apresenta um movimento espiralado e giratório em todas as direções, semelhante ao movimento de um “saca rolha”. Embora o flagelo bata de maneira assimétrica apenas para um lado, a célula gradualmente executa movimentos rotacionais, anulando sua assimetria. Assim, o espermatozoide cria uma simetria através da assimetria. É quase como se o espermatozoide tivesse dois movimentos rotatórios atravessando o fluido de uma maneira elegante e harmoniosa, porque ele se mostra aparentemente simétrico (GADELHA, 2020; GADELHA *et al.*, 2021).

A fosforilação da dineína parece ser o ponto crítico de regulação para o início do batimento flagelar. A enzima dineína ATPase converte o ATP em energia mecânica, causando o deslizamento dos pares de microtúbulos externos adjacentes, resultando nas flexões flagelares (TURNER, 2003).



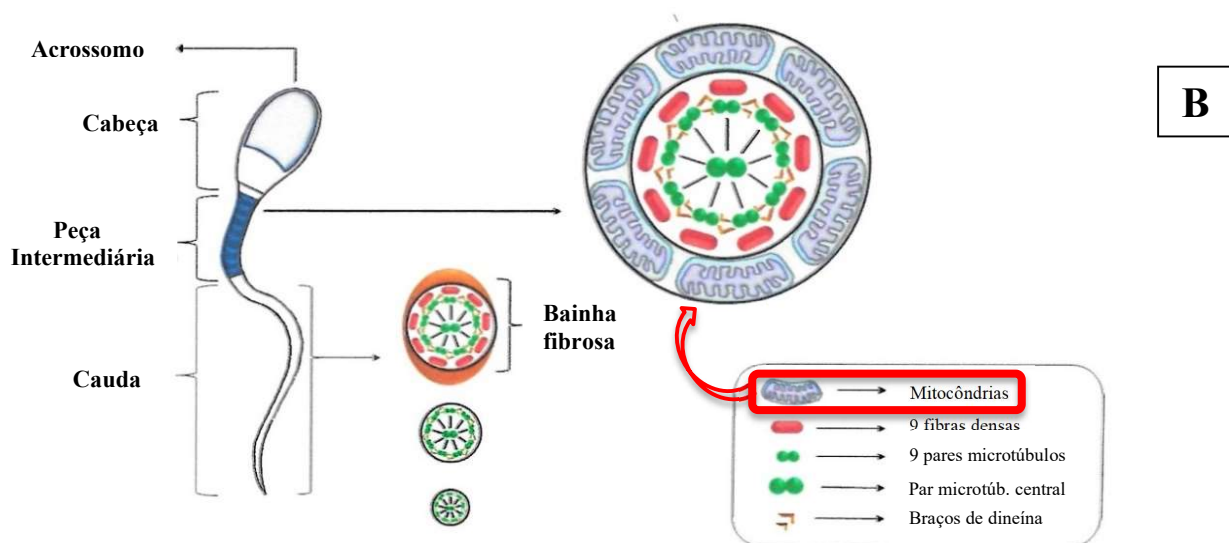
### Bainha Mitocondrial

As mitocôndrias são pequenas organelas responsáveis pelo suprimento de energia celular, a partir do metabolismo anaeróbico. Elas se alinham em formato de hélice na primeira porção da cauda, formando a PI (Fig. 08A e 08B). A energia utilizada para a contração das estruturas do axonema é obtida a partir do ATP e regenerada pela glicólise e oxidação mitocondrial do ciclo de Krebs. Esses processos ocorrem em sítios específicos na cauda, como as colunas e bainhas fibrosas, promovem a conversão da energia química em batimento mecânico pelas dineínas. A glicose é importante, mas a adenosina monofosfato cíclica, proteína quinase A e os canais de cálcio, são os principais moduladores da motilidade espermática. O cálcio desempenha papel crucial na regulação, ou seja, quanto maior a sua concentração, maior a produção e ativação de tais mecanismos (HENRY e ECHEVERRI, 2013).



(Fonte: <https://quizlet.com/br/414101266/capitulo-2-espermatogenese-animacao-flash-cards/>)

**Figura 08-A:** Esquema mostrando a bainha mitocondrial, em um corte longitudinal do espermatozoide.



(Fonte: ARAÚJO *et al.*, 2017)

**Figura 08-B:** Esquema mostrando a bainha mitocondrial, em um corte transversal da peça intermediária do espermatozoide.

As dineínas presentes na estrutura do axonema têm um alto requerimento de ATP como fonte de energia. No entanto, devido à localização restrita das mitocôndrias na peça intermediária, o ATP precisaria ser transportado por uma longa distância até chegar às dineínas localizadas na porção mais distal do flagelo. Existem teorias que sugerem outras regiões no flagelo onde também há produção de ATP, ou um outro mecanismo de transporte alternativo que leve o ATP da bainha mitocondrial a outras partes do flagelo (TURNER, 2003).

### **Moléculas da superfície do espermatozoide**

A comunicação celular ocorre entre células vizinhas devido às proteínas de superfície que permitem interações diretas. Existem várias formas de comunicação celular, incluindo mensageiros químicos que são proteínas ou outras moléculas produzidas por uma célula emissora, e que são secretados na célula e liberados no espaço extracelular; através de *gap junctions* (canais que ligam duas células vizinhas, permitindo a troca de moléculas entre elas) e através das interações célula-célula (FARDILHA *et al.*, 2012; CAVAROCCHI *et al.*, 2023).

Durante a capacitação espermática no trato reprodutor feminino, referente à remoção de proteínas/glicoproteínas do plasma seminal, e essas modificações são adsorvidas na superfície dos espermatozoides. Essas células sofrem alterações em sua superfície à medida que passam pelo trato reprodutor feminino, resultando na modificação da membrana plasmática destas células (FREITAS *et al.*, 2017).

A reação acrossômica é desencadeada quando o receptor do espermatozoide se liga a receptores específicos da zona pelúcida. Isso libera o conteúdo enzimático presente na vesícula acrossômica, permitindo que os espermatozoides atravessem a zona pelúcida e se fundam com a membrana plasmática do oócito (BITTENCOURT *et al.*, 2006). A exocitose de enzimas existentes no acrossoma permite que os receptores da membrana plasmática da cabeça do espermatozoide sejam reconhecidos por receptores específicos na membrana do oócito, permitindo a sua penetração. Essa interação entre as membranas culmina na fusão das duas células, ocorrendo a fecundação, e posteriormente, formação do ovo ou zigoto (MOREIRA, 2014).

## **ENERGIA PARA O MOVIMENTO ESPERMÁTICO**

### **Produção de energia e substratos**

A motilidade requer energia, sendo essencial para o sucesso na fertilização. O principal carreador de energia química nos seres vivos, é o ATP (adenosina trifosfato). Essa quebra ocorre através de uma reação de hidrólise, produzindo íons fosfato inorgânico, adenosina difosfato (ADP) e energia. A dineína ATPase do flagelo e as modificações de proteínas ativas do espermatozoide precisam do ATP como combustível (FREITAS, 2017).

O movimento espermático que tem origem em seu flagelo, ocorre por meio de ondas transversais que geram impulso. Essa movimentação depende do ATP, sendo importante a compreensão de suas fontes (PAOLI *et al.*, 2011). Aparentemente, os espermatozoides de mamíferos alternam vias metabólicas com base na disponibilidade de oxigênio e nas concentrações de glicose, piruvato, lactato, sorbitol, glicerol e frutose no fluido em que estão presentes (FREITAS, 2017).

### **Fosforilação oxidativa**

A fosforilação oxidativa ocorre nas mitocôndrias do espermatozoide (NASCIMENTO *et al.*, 2008) e é mais eficiente na geração de ATP do que a glicólise, gerando até quinze vezes mais energia (ALBERTS *et al.*, 2002). As mitocôndrias desempenham um papel fundamental nesse processo. Elas estão localizadas na bainha mitocondrial, na região intermediária do espermatozoide, com cerca de 80 unidades de mitocôndrias, que ocupam cerca de 15% do volume celular (TURNER, 2003; RAJENDER *et al.*, 2010). No entanto, essas organelas não estão presentes por todo comprimento do flagelo, uma vez que seu peso molecular poderia interferir mecanicamente no movimento de batimento flagelar (KAMP *et al.*, 2007).

Apesar da grande importância das mitocôndrias na geração de energia através do processo de fosforilação oxidativa, ainda há discussões sobre como essa energia se difunde dos locais de produção até a porção distal da cauda (ALBERTS *et al.*, 2002; TURNER, 2003). Além disso, as mitocôndrias espermáticas diferem morfológicamente e funcionalmente diferenciadas, das que estão presentes em células somáticas, modificações estas causadas pela baixa disponibilidade de espaço no interior do gameta masculino (RAMALHO-SANTOS, 2009). Elas também possuem diferentes proteínas e isoenzimas em relação às mitocôndrias somáticas (HUTTEMANN, 2003).

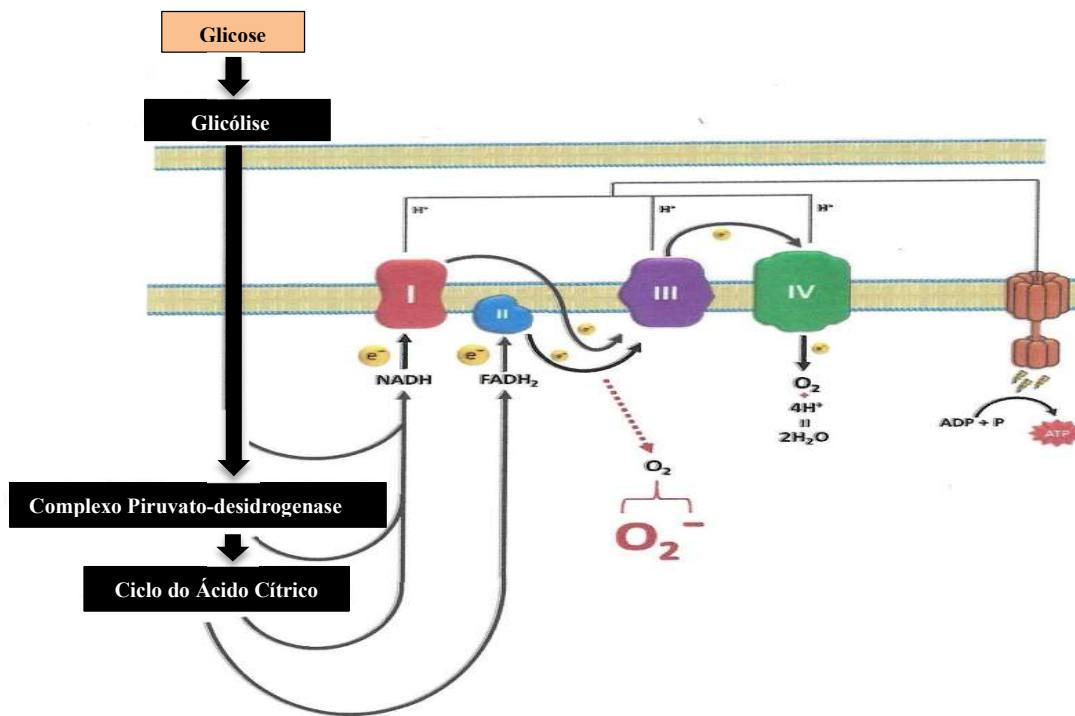
Adicionalmente, a fosforilação oxidativa envolve o poro de transição de permeabilidade mitocondrial, um complexo proteico presente nas membranas intra e extra-celulares, que utilizam a cadeia respiratória e ATP sintetase (FANG *et al.*, 2020). Este processo resulta na produção de trinta moléculas de ATP/molécula de glicose oxidada e é regulado pela disponibilidade de ADP, um produto dessa reação de geração de energia. A diferenciação e a maturação do espermatozoide dependem desse processo de fosforilação oxidativa (DU PLESSIS *et al.*, 2015).

### **Glicólise aeróbica e anaeróbica**

A cabeça do espermatozoide e a peça principal do flagelo são regiões desprovidas de enzimas respiratórias, devido à baixa disponibilidade de espaço na cabeça e ao potencial impacto mecânico nos movimentos flagelares. A produção de energia (ATP) ocorre pela quebra de glicólise. O processo de glicólise desempenha uma função fundamental de produção de energia espermática (DU PLESSIS *et al.*, 2015).

A glicólise envolve a quebra de seis monossacarídeos de carbono através de reações catalisadas por enzimas, cada molécula de glicose oxidada produz duas moléculas de ATP. Um produto dessa reação é o ácido pirúvico, composto orgânico que se dissocia em ânion piruvato. Após a oxidação do ânion piruvato e perda de carboxila dos compostos monossacarídeos envolvidos no processo, é possível a produção do grupo acetil presente na acetil-coenzima A, o qual é oxidado em CO<sub>2</sub> no ciclo do ácido cítrico, formando NADH e FADH<sub>2</sub> (DU PLESSIS *et al.*, 2015).

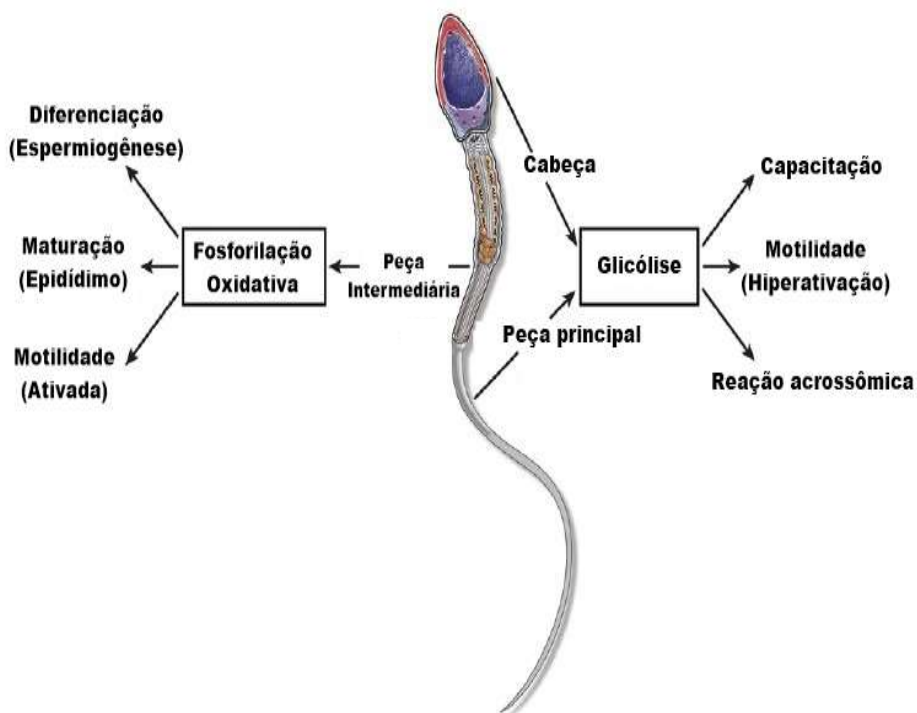
Esses compostos, juntamente com a glicólise e a oxidação dos ácidos graxos (Fig. 09) contribuem para a produção de energia. Por fim, quando há um fluxo contrário de prótons através da ATP sintase, o ATP é sintetizado (DU PLESSIS *et al.*, 2015).



(Fonte: ARAÚJO *et al.*, 2017)

**Figura 09:** Cadeia de transporte de elétrons e seu trajeto durante o metabolismo, da glicólise até a fosforilação oxidativa, com a síntese da adenosina trifosfato (ATP).

Comprovando-se a importância da glicólise como fonte de energia para o movimento espermático (Fig. 10). Mesmo em meio contendo glicose, a frequência de batimento do flagelo espermático não é reduzida, mesmo na presença de inibidores da cadeia de transporte de elétrons (MUKAI e OKUNO, 2004).



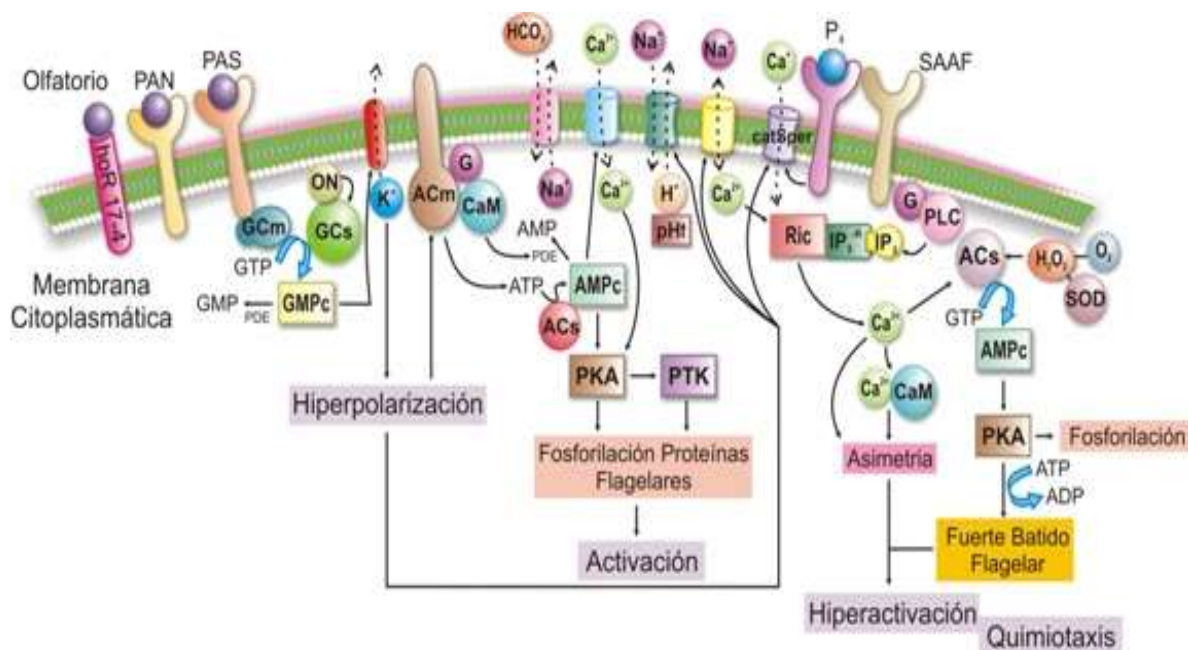
(Fonte: DU PLESSIS *et al.*, 2015)

**Figura 10:** Representação esquemática da compartimentalização dos diferentes modos de geração de energia (Adaptada).

## Íons cálcio e bicarbonato

Os espermatozoides possuem altos níveis de calmodulina, uma proteína ligadora de cálcio, estrategicamente localizada para desempenhar função fisiológica essenciais durante a capacitação e a indução da reação acrossômica. Portanto, o aumento da concentração de cálcio na célula é muito importante para que ocorra a capacitação espermática, visto que, ele exerce o seu efeito através das interações com a calmodulina e com outras proteínas de ligação ao cálcio (ALBERTS *et al.*, 2002).

O ATP é precursor da motilidade do flagelo espermático. Ele é regenerado pela degradação da glicose ou da frutose em lactato, ocorrendo tanto na glicólise quanto na oxidação mitocondrial de substratos derivados do ciclo de krebs. Os canais de cálcio, a adenosina monofosfato cíclica (AMPc) e a proteína kinase (PKA), são os principais reguladores da motilidade espermática, que para ocorrer corretamente, necessita do bicarbonato de cálcio. Ele estimula uma forma solúvel de adenilciclase (AC), resultando no aumento dos níveis de AMPc. O AMPc por sua vez, ativa uma proteína quinase A (PKA) que induz a fosforilação de tirosina de vários substratos. Esse processo visa tornar o espermatozoide mais ativado e hiperativado (Fig. 11) (FLESCH e GADELLA, 2000; GADELLA e COLENBRANDER, 2003).



(Fonte: OLIVEIRA *et al.*, 2006)

**Figura 11:** Sequência de eventos moleculares que induzem a ativação e hiperativação do espermatozoide.

O bicarbonato na cauda espermática, promove a fosforilação da tirosina, induzindo a hipermotilidade, que se caracteriza pelo aumento da amplitude do batimento flagelar, devido a maior flexibilidade, principalmente na peça intermediária, e mudança do movimento progressivo que se torna circular, devido a não rotação da cabeça do espermatozoide. Além disso, o bicarbonato contribui significativamente para a manutenção do pH dos diversos fluidos ao longo do trato reprodutor masculino (GADELLA e COLENBRANDER, 2003).

## TIPOS DE MOVIMENTOS DOS ESPERMATOZOIDES

A motilidade espermática é controlada por complexos mecanismos de sinalização estrutural e molecular. O axonema é coberto por várias estruturas acessórias, incluindo as fibras densas, a bainha fibrosa e a bainha mitocondrial. A peça principal é responsável pela forma e flexibilidade do flagelo, além de fornecer espaço para proteínas sinalizadoras que regulam a motilidade e para aquelas envolvidas na capacitação e hiperativação (DCUNHA *et al.*, 2020).

A maioria dos espermatozoides de mamíferos apresenta dois tipos de motilidade fisiológica: a ativada, característica de espermatozoide recém ejaculado e a hiperativada, que ocorre quando os espermatozoides já estão no genital feminino (SATI e HUSZAR, 2015). O movimento espermático resulta da propagação de ondas transversais pelo flagelo no sentido proximal-distal, seguido de um impulso hidrodinâmico que impulsiona o espermatozoide através do genital feminino, até penetrar o *cumulus oophorus* e a zona pelúcida do oócito (PAOLI *et al.*, 2011).

A flexão flagelar resulta do deslizamento assimétrico dos componentes do axonema, entretanto, o mecanismo exato não esteja totalmente esclarecido. As fibras densas externas interagem funcionalmente com os pares do axonema e com a peça intermediária são essenciais para o movimento espermático e desempenhando um papel mais ativo na capacitação espermática. Dentro das fibras densas externas, há uma isoforma da enzima, adenilato ciclase, que cataliza o ADP para fornecer energia. A capacitação e a hiperativação da motilidade espermática no trato reprodutor feminino dependem da função correta das fibras densas externas (LEHTI e SIRONEN, 2017).

A bainha fibrosa (BF), outra estrutura acessória do flagelo, provê energia para a motilidade por meio de glicólise, conforme comprova a localização de enzimas glicolíticas nessa estrutura. A lactato desidrogenase específica do espermatozoide (LDHC) também está localizada no BF e a ruptura direcionada do gene demonstrou que ela é necessária para a capacitação, motilidade e capacidade de fertilização dos espermatozoides (LEHTI e SIRONEN, 2017).

### Movimento Ativo

Em mamíferos, os espermatozoides são ativados durante seu trajeto pelo epidídimo, e após a ejaculação, a maioria está móvel. A indução da motilidade no epidídimo está ligada à transição gradual das atividades fosfatase para quinase, resultando na fosforilação gradual das proteínas. No entanto, altas concentrações de cálcio suprimem a motilidade (NOWICKA-BAUER e SZYMCZAK-CENDLAK, 2021).

A capacitação espermática é concluída no genital feminino (SATI e HUSZAR, 2015; FREITAS *et al.*, 2017). Nesse estágio, o espermatozoide adquire motilidade progressiva hiperativada, caracterizada por uma onda simétrica e de baixa amplitude (TURNER, 2003), que pode ter trajetória linear ou circular ampla, independente da velocidade linear (SATI e HUSZAR, 2015). O objetivo da motilidade ativada é impulsionar o espermatozoide pelo trato genital feminino até chegar ao óvulo (TURNER, 2003).

A ativação e manutenção da motilidade espermática, em todos os animais, depende do potencial de membrana ( $V_m$ ), do pH intracelular ( $pH_i$ ) e do equilíbrio adequado de íons intracelulares. Todos esses fatores estão intimamente interligados e sua cooperação efetiva fornece sinais celulares necessários para uma motilidade espermática suficiente. Entre todos os

íons envolvidos, o mais importante é o  $\text{Ca}^{2+}$ . Baixas concentrações intracelulares de  $\text{Ca}^{2+}$  ( $[\text{Ca}^{2+}]_i$ ) (10–40 nM) desencadeiam batimento simétrico do flagelo, caracterizando a ativação espermática (NOWICKA-BAUER e SZYMCZAK-CENDLAK, 2021).

### **Movimento Hiperativo**

O espermatozoide já capacitado, adquire motilidade hiperativa quando chega no oviduto (SATI e HUSZAR, 2015). Na maioria das espécies mamíferas, os espermatozoides hiperativados apresentam movimento flagelar assimétrico e de maior amplitude, resultando em trajetórias circulares ou em forma de oito (ISHIJIMA *et al.*, 2002).

O objetivo da motilidade hiperativada é ajudar o espermatozoide a se desprender do epitélio uterino, chegar ao local de fertilização e penetrar na zona pelúcida (TURNER, 2003). A propagação de uma onda induzida pelo cálcio, produzida a partir da abertura de canais de cálcio por todo o flagelo, é uma etapa necessária para a maturação espermática e para a motilidade hiperativa (MILLER *et al.*, 2015). Durante a hiperativação, ocorre o aumento da frequência do batimento flagelar, permitindo que os espermatozoides penetrem no muco denso, se desprendam do epitélio do oviduto e alcancem um oócito. A hiperativação faz parte da capacitação espermática, que envolve uma série de alterações fisiológicas que permitem ao espermatozoide fertilizar um ovócito (NOWICKA-BAUER e SZYMCZAK-CENDLAK, 2021).

A proteína espermática tirosina, localizada no flagelo, está ligada com a motilidade hiperativada e estimula a capacitação espermática. A manutenção dessa ligação, espermatozoide-zona pelúcida é fundamental para a reação acrossômica (SATI *et al.*, 2014).

Alem disso, a bainha fibrosa desempenha um importante papel na sinalização de cálcio, pois contém proteínas dos canais iônico e catiônico do esperma (CatSper), além da proteína regulada pela fosforilação da tirosina, ligadora de cálcio (CABYR). A sinalização de cálcio controla a hiperativação do espermatozoide no genital feminino e o principal canal iônico que controla os níveis de cálcio é o complexo CatSper, que são os principais reguladores da sinalização de cálcio, e portanto, da hipermotilidade. Para fertilizar o ovócito, o espermatozoide enfrenta obstáculos químicos e fisiológicos complexos e para superá-los ele precisa captar os sinais do ambiente e modificar seu estilo de movimentação, sendo possível através de canais iônicos. Canais iônicos adicionais, que regulam a atividade do CatSper, são cruciais para a manutenção das condições fisiológicas dos espermatozoides (LEHTI e SIRONEN, 2017).

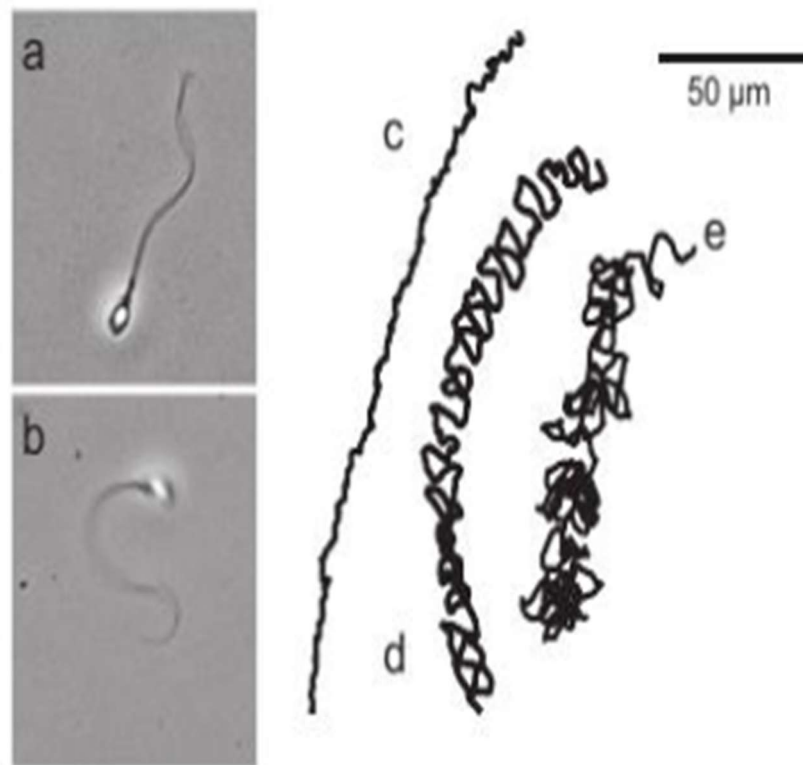
### **Movimentos da cabeça do espermatozoide**

Em mamíferos espermatozoides recém-ejaculados se deslocam com uma batida flagelar simétrica e de baixa amplitude, que gera um movimento progressivo e permite seu progresso pelo plasma seminal e a penetração no muco cervical. No genital feminino, eles apresentam a motilidade ativada e um outro tipo diferente de movimento, chamado de “chicote”, denominado de hiperativada (JONGE e BARRAT, 2017).

No trato reprodutor feminino, a cabeça do espermatozoide capacitado se move de um lado a outro, perfazendo um ângulo de  $180^\circ$ , durante cada batimento flagelar (Fig. 12) (MILLER, 2021). Nesse sentido, a amplitude do deslocamento lateral da cabeça (ALH) descreve o deslocamento lateral máximo de uma cabeça espermática em torno de sua trajetória

média espacial, e é um dos componentes da velocidade de deslocamento da cabeça (VCL) (SLOTTER *et al*, 2006).

A progressão do espermatozoide no genital feminino, varia em suas exigências mecânicas e fisiológicas, mas são todas essenciais para a fertilização, fazendo com que os padrões de motilidade mudem de acordo com a necessidade. O espermatozoide detecta e responde aos sinais do genital e do *cumulus-oophorus*, mudando seu padrão, visando atingir o local de fertilização (JONGE e BARRAT, 2017).



**Figura 12:** Trajetória da cabeça espermática, dentro do movimento do espermatozoide.

## PATOLOGIA DO MOVIMENTO ESPERMÁTICO

### Astenozoospermia

Astenozoospermia é uma condição patológica do espermatozoide, sendo uma condição do macho que pode causar um grande problema de fertilidade. Ela se caracteriza pela redução ou ausência de motilidade dos espermatozoides no ejaculado de um macho, impedindo que alcancem o óvulo. Geralmente, está associada a defeitos espermáticos quantitativos e/ou morfológicos, chamados oligoastenozoospermia (diminuição do número e da motilidade) ou astenoteratozoospermia (porcentagem de espermatozoides móveis e morfolologicamente normais abaixo dos limites fisiológicos inferiores), respectivamente. A maioria das causas genéticas identificadas está relacionada à astenoteratozoospermia provocadas por defeitos morfológicos no flagelo e classificados de moderados a severos (CAVAROCCHI *et al.*, 2022).



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A motilidade espermática desempenha um papel crucial na fertilidade do macho. A capacidade dos espermatozoides se movimentarem de forma adequada facilita o encontro com o gameta feminino. Dessa forma, o conhecimento acerca das diferentes estruturas envolvidas e de suas reações bioquímicas, contribui para o entendimento do movimento espermático, visto que estão diretamente relacionados. Dessa forma, o conhecimento da morfologia permite a classificação dos defeitos espermáticos que influenciam no movimento. É preciso uma análise minuciosa, pois é de fundamental importância para a avaliação da fertilidade do reprodutor. Ademais, os diferentes processos de produção de energia são essenciais para o pleno funcionamento do batimento flagelar, visto que são funcionais em partes distintas da célula, visando um trabalho conjunto de transferência de energia e movimento.

## REFERÊNCIAS

- ALBERTS, B.; JOHNSON, A.; LEWIS, J.; RAFF, M.; ROBERTS, K.; WALTER, P. Energy conversion: Mitochondria and chloroplasts. 4. ed., New York: Garland Science, 2002.
- ALMEIDA, S.; SEVERO, N. Morfologia espermática em touros: quais os principais defeitos e o porquê ocorrem. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.46, n.2, p.102-110, 2022.
- ARAÚJO, E.A.B.; SILVA, L.F.M.C.; OLIVEIRA, S.N.; DALANEZI, F.M.; ANDRADE JUNIOR, L.R.P.; SOUZA, F.F. Ação das espécies reativas de oxigênio nos espermatozoides. **Veterinária e Zootecnia**, v.24, n.1, p.70-83, 2017.
- AVIDOR-REISS, T.; CARR, A.; FISHMAN, E.L. The sperm centrioles. **Molecular and Cellular Endocrinology**, v.518, n.21, p.e110987, 2020,
- BANDEIRA, R.S. **Adição de piruvato e coenzima Q10 ao diluente à base de leite desnatado para refrigeração do sêmen equino**, 2019. 45p. (Dissertação de Mestrado em Biotecnologia Animal). Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2019.
- BITTENCOURT, R.H.F.P.M.; SILVA, M.C.; RIBEIRO, H.F.L. Mecanismo da fertilização. **Revista Ciência Agrária**, v.45, p.309-330, 2006.
- CAVAROCCHI, E.; WHITFIELD, M.; SAEZ, F.; TOURÉ, A. Sperm ion transporters and channels in human asthenozoospermia: genetic etiology, lessons from animals models, and clinical perspectives. **International Journal of Molecular Sciences**, v.23, n.7, p.3926, 2023. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8999829/>. Acesso em: 13 abr. 2024.
- CELEGHINI, E.C.C.; ARRUDA, R.P.; FLOREZ-RODRIGUEZ, S.A.; SANTOS, F.B.; ALVES, M.B.R.; OLIVEIRA, B.M.M. Impacto da qualidade do sêmen sobre a fertilidade a campo em bovinos. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.41, n.1, p.40-45, 2017.
- COWART, J.R.; COLLINS, D.M.; STANTON, D.L.; VAN DER HORST, G.; LARKIN, I.V. Morphometric and structural analysis of Florida manatee spermatozoa. **The Anatomical Record**, v.305, n.2, p.446-461, 2022.

CUNHA, A.T.M. Caracterização morfológica de espermatozoides do epidídimo e estabelecimento de protocolo para seu uso na produção in vitro de embriões bovinos, 2019. 114p. (Tese de Doutorado em Biologia Animal). Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília, 2019.

DCUNHA, R.; HUSSEIN, R.S.; ANANDA, H.; KUMARI, S.; ADIGA, S.K.; KANNAN, N.; ZHAO, Y.; KALTHUR, G. Latest Updates in Sperm Motility and Associated Applications in Assisted Reproduction. **Reproductive Sciences**, v.29, n.1, p.7-25, 2020.

DÍAZ-MIRANDA, E.A.; MACHADO, T.P.; PENITENTE FILHO, J.M.; OKANO, D.S.; MAITAN, P.P.; NEVES, M.M.; GUIMARÃES, S.E.F.; GUIMARÃES, J.D. Peça intermediária de espermatozoides bovinos: Funções e anormalidades. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, Belo Horizonte, v.42, n.1, p.30-35, 2018.

DIRAMI, T.; RODE, B.; WOLF, J.P.; GACON, G.; DULIOUST, E.; TOURÉ, A.; Assessment of the frequency of sperm annulus defects in a large cohort of patients presenting asthenozoospermia. **Basic and Clinical Andrology**, v.25, n.10, p.2-7, 2015.

DU PLESSIS, S.; AGARWAL, A.; MOHANTY, G.; VAN DER LINDE, M. Oxidative phosphorylation versus glycolysis: what fuel do spermatozoa use? **Asian Journal of Andrology**, v.17, n.2, p.230-235, 2015.

FANG, Y.; ZHAO, C.; XIANG, H.; ZHAO, X.; ZHONG, R. Melatonin inhibits formation of mitochondrial permeability transition pores and improves oxidative phosphorylation of frozen-thawed ram sperm. **Frontiers in endocrinology**, v.10, art.896, 2020.

FARDILHA, M.; DA CRUZ, E.; SILVA, O.B.; CONDE, M. **O essencial em Sinalização Celular**. 1. ed., Edições Afrontamento, 2012.

FAUSTINO, F. **Parâmetros seminais, ultraestruturais, criopreservação e androgênese de espécies do gênero Brycon ameaçadas de extinção**, 2014. 150p. (Tese de Doutorado em Aquicultura). Centro de Aquicultura, Universidade Estadual Paulista, 2014.

FLESCH, F.M.; GADELLA, B.M. Dynamics of the mammalian sperm plasma membrane in the process of fertilization. **Biochimica et Biophysica Acta**, v.1469, n.3, p.197-235, 2000.

FREITAS, M.J.; VIJAYARAGHAVAN, S.; FARDILHA, M. Signaling mechanism in mammalian sperm motility. **Biology of Reproduction**, v.96, n.1, p.2-12, 2017.

GADELLA, B.M.; COLENBRANDER, B. Bicarbonate dependent capacitation of mammalian sperm cells: a comparative overview. In: Proceedings of a Work Shop on Transporting Gametes and Embryos, v.12, Brewster, Massachusetts, p.43-48, 2003.

GADELLA, B.M.; LUNA, C. Cell biology and functional dynamics of the mammalian sperm surface. **Theriogenology**, v.81, n.1, p.74-84, 2014.

GADÊLHA, H. Espermatozoides nadam com 'giro de pião', e não com movimentos paralelos, 2020. **G1**. Disponível em: <https://g1.globo.com/ciencia-e-saude/noticia/2020/08/01/espermatozoides-nadam-com-giro-de-piao-e-nao-com-movimentos-paralelos-aponta-cientista-brasileiro.ghtml>. Acessado em: 29 abr. 2024.

- GADÊLHA, H.; HERNÁNDEZ-HERRERA, P.; MONTOYA, F.; DARSZON, A.; CORKIDI, G. Human sperm uses asymmetric and anisotropic flagellar controls to regulate swimming symmetry and cell steer. **Science Advances**, v.6, n.31, p.1-15, 2021.
- GILLIES, E.A.; CANNON, R.M.; GREEN, R.B.; PACEY, E.E. Hydrodynamic propulsion of human sperm. **Journal of Fluid Mechanics**, v.625, p.445-474, 2009.
- GILPIN, W.; BULL, M.S.; PRAKASH, M. The multiscale physics of cilia and flagella. **Nature Reviews Physics**, v.2, n.11, p.74-88, 2020.
- GOMES, I.P.; OLIVEIRA JUNIOR, J.S.; NOGUEIRA, E. Relação entre o comprimento da bainha mitocondrial da cauda do espermatozoide, fertilidade e características produtivas em touros utilizados em inseminação artificial. **Revista Ibero-Americana de Humanidades, Ciências e Educação**, São Paulo, v.8, n.10, p.4163-4182, 2022.
- HAFEZ, E.S.E.; HAFEZ, B. **Reprodução Animal**. 7. ed., Barueri: Manole, 2004.
- HENRY, M.; ECHEVERRI, A.M.L. Anatomia do espermatozoide e fisiologia do movimento. In: HENRY, M.; ECHEVERRI, A.M.L. **Andrologia Veterinária Básica** (CAED-UFMG), Belo Horizonte, cap.5, 2013. p.72-79.
- HÜTTEMANN, M.; JARADAT, S.; GROSSMAN, L.I. Cytochrome c oxidase of mammals contains a testes-specific isoform of subunit VIIb - The counterpart to testes-specific cytochrome c? **Molecular Reproduction and Development**, v.66, n.1, p.8-16, 2003.
- ISHIJIMA, S.; BABA, S.A.; MOHRI, H.; SUAREZ, S.S. Quantitative analysis of flagellar movement in hyperactivated and acrosome-reacted golden hamster spermatozoa. **Molecular Reproduction and Development**, v.61, n.3, p.376-384, 2002.
- JONGE, C.J.; BARRAT, C.L.C. The sperm cell. In: PUBLICOVER, S. **Regulation of sperm behaviour**. 2. ed., Cambridge University Press. cap.8, 2017. p.126-142.
- KAMP, G.; SCHMIDT, H.; STYPA, H.; FEIDEN, S.; MAHLING, C. Regulatory properties of 6-phosphofructokinase and control of glycolysis in boar spermatozoa. **Reproduction**, v.133, n.1, p.29-40, 2007.
- KOBAYASHI, D.; TAKEDA, H. Ciliary motility: the components and cytoplasmic preassembly mechanism of the axonemal dyneins. **International Society of Differentiation**, v.83, n.2, p.23-9, 2012.
- LEHTI, M.S.; SIRONEN, A. Formation and function of sperm tail structures in association with sperm motility defects. **Biology of Reproduction**, v.97, n.4, p.522-536, 2017.
- MARSHALL, W.F.; NONAKA, S. Cilia: tuning in to the cell's antenna. **Current Biology**, v.16, n.15, p.604-614, 2006.
- MENEZES, E.S.B. **Estudos sobre as interações das proteínas seminais com as células espermáticas e componentes dos diluidores usados na criopreservação do sêmen e sobre marcadores moleculares de parâmetros do sêmen em animais de produção**, 2014. 176p. (Tese de Doutorado em Zootecnia em Reprodução Animal). Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2014.

MILLER, M.; MANSELL, S.A.; MEYERS, S.A.; LISHKO, P.V. Flagellar ion channels of sperm: similarities and differences between species. **Cell Calcium**, v.58, p.105-113, 2015.

MILLER, D.J. Sperm movement, storage, and release from the oviduct - an epic journey. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.45, n.4, p.590-599, 2021.

MITCHISON, T.; MITCHISON, H. Cell biology: How cilia beat. **Nature**, v.463, n.7279, p.308-309, 2010.

MONTEIRO, C.D.; BICUDO, S.D.; TOMA, H.S. O papel das células de Sertoli na espermatogênese. **PUBVET**, Londrina, v.4, n.21, p.850-857, 2010.

MOREIRA, C. Reação Acrossômica. **Revista Ciência Elementar**, v.2, n.1, p.1-7, 2014.

MORTIMER, S.T.; MAXWELL, W.M.C. Effects of medium on the kinematics of frozen-thawed ram spermatozoa. **Reproduction**, v.127, p.285-291, 2004.

MUKAI, C.; OKUNO, M. Glycolysis plays a major role for adenosine triphosphate supplementation in mouse sperm flagellar movement. **Biology of Reproduction**, v.71, n.2, p.540-547, 2004.

NASCIMENTO, J.M.; SHI, L.Z.; TAM, J.; CHANDSAWANGBHUWANA, C.; DURRANT, B.; BOTVINICK, E.L.; BERNS, M.W. Comparison of glycolysis and oxidative phosphorylation as energy sources for mammalian sperm motility, using the combination of fluorescence imaging, laser tweezers, and real-time automated tracking and trapping. **Journal of Cellular Physiology**, v.217, n.3, p.745-751, 2008.

NOWICKA-BAUER, K.; SZYMCAK-CENDLAK. Structure and Function of Ion Channels Regulating Sperm Motility: An Overview. **International Journal of Molecular Science**, v.22, n.6, p.3259, 2021. Disponível em: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC8004680/>. Acesso em: 13 abr. 2024.

OLIVERA, M.; RUIZ, T.; TARAZONA, A.; GIRALDO, C. El espermatozoide, desde la eyaculación hasta la fertilización. **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, v.19, n.4, p.1-10, 2006.

PAOLI, D.; GALLO, M.; RIZZO, F.; BALDI, E. Mitochondrial membrane potential and its correlation with increasing sperm motility. **Fertility and Sterility**, v.95, n.7, p.2315-2319, 2011.

RAJENDER, S.; RAHUL, P.; MAHDI, A.A. Mitochondria, spermatogenesis and male infertility. **Mitochondrion**, v.10, n.5, p.419-428, 2010.

RAMALHO-SANTOS, J.; VARUM, S.; AMARAL, S.; MOTA, P.C.; SOUSA, A.P. Mitochondrial functionality in reproduction: from gonads and gametes to embryos and embryonic stem cells. **Human Reproduction Update**, v.15, n.5, p.553-572, 2009.

SALMAZZO, A., FERRARI, S. Exame do sistema genital dos animais. **Brazilian Journal of Natural Sciences**, v.2, n.3, p.202-209, 2019.

SANTOS, F.C.C. **Sêmen da cauda do epidídimo de garanhões submetido à centrifugação com colóide**, 2017. 98p. (Tese de Doutorado em Medicina Animal). Faculdade de Medicina Veterinária, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2017.

SATI, L.; CAYLI, S.; DELPIANO, E.; SAKKAS, D.; HUSZAR, G. The pattern of tyrosine phosphorylation in human sperm in response to binding to zona pellucida or hyaluronic acid. **Reproductive Sciences**, v.21, n.5, p.578-583, 2014.

SATI, L.; HUSZAR, G. Sperm motility and viability: overview of the cellular and physiological aspects that support these functions. *Reproductive Health*. **European Medical Journal**, v.1, n.1, p.74-80, 2015.

SLOTTER, E.; SCHMID, T.E.; MARCHETTI, F.; ESKENAZI, B.; NATH, J.; WYROBEK, A.J. Quantitative effects of male age on sperm motion. **Human Reproduction**, v.21, n.11, p.2868-2875, 2006.

SMITH, E.F.; YANG, P. The radial spokes and central apparatus: mechano-chemical transducers that regulate flagellar motility. **Cell Motility and the Cytoskeleton**, v.57, n.1, p.8-17, 2004.

STAUB, C.; JOHNSON, L. Spermatogenesis in the bull. **Animal**, v.12, n.s1, p.1-9, 2018.

SOARES, C.M.T.; NEVES, M.M. O papel da gota citoplasmática na funcionalidade de espermatozoides em mamíferos: uma revisão atualizada. **Revista Brasileira de Reprodução Animal**, v.44, n.3, p.83-88, 2020.

SOUZA, E.T. **Localização de alterações cromatínicas em espermatozoides de touro e sua relação com a marcação imunocitoquímica de protamina**, 2014. 41p. (Dissertação de Mestrado em Biologia Celular Estrutural e Aplicadas). Universidade Federal de Uberlândia, 2014.

THOMPSON, S.K.; KUTCHY, N.A.; KWOK, S.A.; ROSYADA, Z.N.A.; IMUMORIN, I.G.; PURWANTARA, B.; MEMILI, E. Sperm: comparative morphology and function related to altered reproductive strategies and fertility in mammals. **The Professional Animal Scientist**, v.34, n.6, p.558-565, 2018.

TURNER, R. Tales from the tail: what do we really know about sperm motility? **Journal of Andrology**, v.24, n.6, p.790-803, 2003.