


original article | UDC 612:636.4 | doi: 10.31210/visnyk2022.01.16

INFLUENCE ON PROOXIDANT-ANTIOXIDANT HOMEOSTASIS OF SPERM PRODUCTION IN BOARS DURING HEAT STRESS

I. V. Pavlova

 ORCID  [0000-0002-8905-8879](https://orcid.org/0000-0002-8905-8879)

 Poltava State Agrarian University, Skovorody Str., 1/3, Poltava, 36003, Ukraine
 E-mail: inga17pavlova@gmail.com

How to Cite

 Pavlova, I. V. (2022). Influence on prooxidant-antioxidant homeostasis of sperm production in boars during heat stress. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, (1), 126–133. doi: 10.31210/visnyk2022.01.16

In current conditions, in the conditions sharp change of climate, the main factor of growth productivity on revealing of adaptive properties an organism under the influence of thermal stresses. The aim of the study was to determine on prooxidant- antioxidant homeostasis of sperm of boars of different breeds during heat stress. The experiment used adult boars of two breeds of Poltava meat (PM) and red and white meat (RWB), analogues in age, live weight and quality of sperm produced, during heat stress. It is established that in the period of thermal stress in the semen of boars prooxidant-antioxidant homeostasis is shifted towards the acceleration of peroxidation: stable growth in the semen of PM rocks of the number of dienes . conjugates and TBA-active complexes; RWB breed had a negative effect up to 30 days of the experiment with the subsequent development of an adaptive response. Such changes were accompanied by a decrease in superoxide dismutase activity in PM ($p < 0.01$) and the content of reduced glutathione and ascorbic acid with a parallel increase in catalase activity. The unequal influence of heat stress on the formation of prooxidant-antioxidant homeostasis in the semen of boars of different breeds was revealed. It was found that inactivation (SOD activity) of reactive oxygen species has significantly higher functional activity ($p < 0.01$) in representatives of the RWB compared to PM. The level of saturation of this tissue with reduced glutathione and DAC was higher in animals of PM breed. It was found that in the period of the experiment with increasing intensity of oxidative processes, there was a manifestation of adaptation to the adverse effects of ultra-high temperatures on the 70th day of the experiment. Thus, compared with RWB breeds, PM animals had a more effective effect of feed additives, which was manifested in the rapid recovery of glutathione, ascorbic acid, as well as in the reduction of diene conjugates and TBA-active complexes, which indicates an earlier activation of the adaptive processes of the organism of the second genotype under heat stress.

Key words: sperm, heat stress, prooxidation-antioxidant homeostasis, boars.

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПРООКСИДАНТНО-АНТИОКСИДАНТНОГО ГОМЕОСТАЗУ У СПЕРМІ КНУРІВ-ПЛІДНИКІВ ЗА ДІЇ ТЕПЛОВОГО СТРЕСУ

I. B. Павлова

Полтавський державний аграрний університет, м. Полтава, Україна

Теплові навантаження на тварин в літній період представляють суттєву загрозу для отримання не тільки якісної спермопродукції, але й загалом спричиняє падіння продуктивних властивостей. Метою дослідження було визначити дію теплового стресу на прооксидантно-антиоксидантний гомеостаз в спермі кнурів-плідників різних порід. У досліді використовували кнурів-плідників двох порід полтавської м'ясної (ПМ) та червоно-білої м'ясної (ЧБП), аналогів за віком, живою масою та якістю спермопродукції. Встановлено, що в період теплового стресу в спермі кнурів-плідників прооксидантно-антиоксидантний гомеостаз зміщується в бік прискорення процесів пероксидного

окислення: стабільне зростання в спермі ПМ породи кількості дієних кон'югатів і ТБК-активних сполук; ЧБП породи мав негативний ефект до 40 днів експерименту з подальшим розвитком адаптаційної реакції. Такі зміни супроводжувалися зниженням активності супероксиддисмутази в ПМ ($p < 0,01$) і вмісту відновленого глутатіону та аскорбінової кислоти з одночасним підвищенням рівня каталази. Виявлений неоднаковий вплив теплового стресу на формування прооксидантно-антиоксидантного гомеостазу у спермі тварин різних порід. Встановлено, що інактивація (активність СОД) активних форм Оксигену має вірогідно вищу функціональну активність сперматозоїдів ($p < 0,01$) у представників ЧБП порівняно із ПМ породами. При цьому рівень насиченості відновленим глутатіоном і дегідроаскорбіновою кислотою у спермі був вищим у тварин ПМ породи. Встановлено, що у представників породи ЧБП в період дослідження із збільшенням інтенсивності перебігу окисних процесів, спостерігався прояв адаптації до несприятливого впливу надвисоких температур на 70-ту добу.

Ключові слова: сперма, тепловий стрес, прооксидантно-антиоксидантний гомеостаз, кнури-плідники.

Вступ

Функціональний стан сім'яника обумовлює нормальний перебіг процесів відтворення, зокрема сперматогенезу. У ссавців температура у сім'яниках є лабільною будучи на 2–8 °С нижче температури тіла, щоб забезпечує успішний сперматогенез та життєздатність сперміїв [1]. Більш низька температура підтримується системою охолодження, що включає мошонку, сплетення та м'язи [1]. Більш високі температури у цьому органі призводять до посилення метаболізму без відповідного збільшення кровопостачання, що обумовлює локальну гіпоксію та шкідливим вплив на тканини [2–4]. Цей процес описаний у дослідженнях де пригнічення функції сім'яників при тепловому стресі призводило до зниження фертильності у тварин [5–7] та людей [8]. Такі зміни викликаються окисним стресом - спричиненим тепловим фактором.

Окислювальний стрес визначається як пошкодження, спричинене біомолекулами через дисбаланс між прооксидантними молекулами, антиоксидантними молекулами [9]. Збільшення активних форм Оксигену (АФО) або зниження рівня антиоксидантів відбувається після теплового стресу, однак точний механізм досі невідомий.

Сперматозоїди дуже чутливі до окисного пошкодження через високий рівень поліненасичених жирних кислот у їх плазматичній мембрані [11]. Крім того, редукована цитоплазма обмежує рівні внутрішньоклітинних антиоксидантів у цих гаметах [11] та ставить під загрозу запліднення [12]. Так, втрата цілісності мембран викликає зниження рухливості сперматозоїдів і порушує злиття сперматозоїдів з ооцитами [13, 14]. АФО впливають не тільки на мембрану сперматозоїдів, оскільки високі рівні у плазмі негативно впливають на їх рухливість та спричиняють фрагментацію ДНК сперматозоїдів [15]. Сперматозоїди кнурів продукують високі рівні перекису гідрогену, особливо через велику кількість поліненасичених та насичених жирних кислот і низького вмісту холестерину та фосфоліпідів у плазматичній мембрані [16]. Відбуваються пошкодження у присутності АФО та наступна втрата цілісності мембрани і акросоми [16]. Різні ферментативні та неферментативні антиоксиданти, присутні в плазмі, дозволяють нейтралізувати АФО. Дійсно, дослідження перекисного окиснення ліпідів та антиоксидантних ферментів у фертильних та безплідних тварин показали збільшення активності супероксиддисмутази (СОД) [17].

Придаток сім'яника є важливим джерелом вмісту антиоксидантів у спермальній плазмі, що захищають сперматозоїд від окисного пошкодження під час теплових навантажень [18]. У цьому контексті вивчення антиоксидантної активності в епідермальному середовищі може дати інформацію про механізми захисту від окисного стресу, спричиненого тепловим навантаженням. Взаємозв'язок між властивостями сперматозоїдів та системою антиоксидантного захисту, присутньою у спермальній плазмі в умовах окисного стресу, є недостатньо описаним у кнурів.

Антиоксидантна відповідь на стресову подію може включати негайну відповідь у гострих ситуаціях, що здійснюється в основному за рахунок активації білків. З іншої сторони, важлива і довготривала відповідь, яка вимагатиме активації генів та трансляції нових білків [19, 20]. У цьому контексті актуальним дослідження є із оцінки впливу теплового стресу, вплив на якість еякулятів та ферментативну антиоксидантну активність протягом кількох тижнів поспіль в літній період.

Надмірно висока температура у приміщеннях в літній період в елеверах де утримуються кнури-плідники порушує їх відтворювальну функцію. Найчастіше це проявляється у зниженні статевої активності тварин,

СІЛЬСЬКЕ ГОСПОДАРСТВО. ТВАРИННИЦТВО

концентрації спермій в еякуляті та їх біологічної повноцінності [21, 22], також збільшує відсоток їх аномальних форм [24–26]. В основі порушення цих процесів лежить інтенсивне окиснення ненасичених жирних кислот мембран спермій та зміни прооксидантно-антиоксидантного гомеостазу [23].

Мета досліджень – встановити вплив дії теплового стресу на прооксидантно-антиоксидантний гомеостаз у спермі кнурів-плідників різних порід.

Матеріали і методи досліджень

Експерименти були проведені в умовах Інституту свинарства і агропромислового виробництва НААН. У досліді використано кнурів-плідників полтавської м'ясної (ПМ) і червоно-білопоясої м'ясної (ЧБП) порід 10 голів відібраних за методом аналогів (вік, жива маса, якість спермопродукції). Після цього сформовано дві групи кнурів-плідників по 5 голів у кожній. Годівля кнурів-плідників здійснювалась згідно з нормами ІСв і АПВ НААН. Дослідження проводилися методом груп-періодів. Тривалість експерименту становила 100 діб, зокрема: 1 період – підготовчий 30 діб, 2 період – основний 40 діб та 3 період – завершальний 30 діб.

У досліджуваних зразках сперми кнурів-плідників визначали показники стану ПАГ. Для оцінки рівня перебігу пероксидного окиснення визначали: концентрацію дієнових кон'югатів – спектрофотометрично [27] і ТБК-активних сполук (альдегіди і кетони) – фотоелектроколориметрично [28]. Рівень антиоксидантного захисту визначали за активностями супероксиддисмутази (СОД) – фотометрично [29] і каталази (КТ) – за методикою з використанням ванадій-молібдатної реакції [30]; вмістом відновленої форми глутатіона – фотоелектроколориметрично з реактивом Елмана [31]; концентрацією аскорбінової (АК) і дегідроаскорбінової (ДАК) кислот – за кількістю озонів, модифікованим методом [32].

Отриманий цифровий матеріал статистично опрацьовували за допомогою програми Statistica для WindowsXP. При порівнянні досліджуваних показників та міжгрупових різниць використовували t-критерій Ст'юдента, а результат вважали вірогідним за $p \leq 0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

Аналіз отриманих даних досліджень свідчить про те що, інтенсивність перебігу процесів пероксидації у спермі кнурів-плідників істотно залежала від дії теплового навантаження (табл. 1, 2). Установлено, що вплив теплового навантаження на тварин істотно залежить рівень бета- та пребета-ліпопротеїдів та прямує до зниження в основний період на 33,6 % ($p < 0,001$) у тварин ПМ породи та на 21,1 % ($p < 0,001$) в ЧБП, відповідно. На завершальному етапі у кнурів-плідників ЧБП породи цей показник становив на 68,7 % ($p < 0,05$) нижче від початкового періоду. Зафіксована міжпородна різниця за рівнем бета- та пребета – ліпопротеїдів, де на момент завершення експерименту у тварин породи ПМ на 77,5 % ($p < 0,001$) цей показник був вищим в порівнянні із тваринами породи ЧБП.

На тлі зменшення концентрації бета- та пребета-ліпопротеїдів у період розвитку теплового стресу встановлено стабільне зростання вмісту первинних продуктів пероксидації – ДК у спермі кнурів-плідників ПМ породи від початку на 38,4 % ($p < 0,001$) (40-ва доба) та незначне падіння показника при прояві адаптаційних механізмів організму на 9,1 % ($p < 0,001$) в завершальний період. У представників ЧБП породи протягом експерименту спостерігалася стабільна тенденція до зростання ДК у спермі на 44,7 % ($p < 0,001$) (40-ва доба) та 5,8 % ($p < 0,001$) (70-та доба) порівняно із тваринами породи ПМ.

1. Інтенсивність перебігу процесів пероксидації у спермі кнурів-плідників Полтавської м'ясної породи, $M \pm m$, $n=5$

Періоди	БЕТА та пре-БЕТА-ліпопротеїн, ммоль/л	Дієнові кон'юганти, ммоль/л	ТБК-активні комплекси, мкмоль/л	
			до інкубації	після інкубації
1	2,98±0,45	1,14±0,17	25,04±3,86	27,26±2,69
2	2,23±0,27***	1,85±0,25***	32,18±2,72	29,34±2,45
3	2,84±0,20*	1,68±0,22***	54,06±3,19	60,13±1,81

Примітки: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ – порівняно з початковим періодом; 1 – підготовчий період; 2 – основний; 3 – завершальний.

Розвиток теплового стресу супроводжувався різною інтенсивністю накопичення ТБК-активних комплексів в еякулятах тварин обох порід. Встановлено, що кількість ТБК-активних комплексів у кнурів-плідників ПМ породи була вищою на 32,8 % ($p < 0,001$) (70-та доба) відносно тварин ЧБП

СІЛЬСЬКЕ ГОСПОДАРСТВО. ТВАРИННИЦТВО

породи. Відповідно виявлена вірогідна міжпородна різниця за впливу теплового навантаження на інтенсивність утворення ТБК-активних комплексів.

2. Інтенсивність перебігу процесів пероксидації у спермі кнурів-плідників Червоно-білопоясої м'ясної породи, $M \pm t$, $n=5$

Періоди	БЕТА та пре-БЕТА-ліпопротеїн, ммоль/л	Дієнові кон'юганти, ммоль/л	ТБК-активні комплекси, мкмоль/л	
			до інкубації	після інкубації
1	2,70±0,22□□	1,23±0,13□	30,18±1,64□□□	32,47±2,83□□□
2	2,23±0,34***	1,78±0,14***□	34,25±2,88□□□	41,26±2,15□
3	1,60±0,27*□□□	1,89±0,11***□□	40,70±3,07*□□□	53,18±2,96

Примітки: I – це кнури контрольної групи; II – кнури дослідної групи, які отримували препарат гумінової природи. * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ – порівняно з початковим періодом; □ – $p < 0,05$ □□ – $p < 0,01$; □□□ – $p < 0,001$ – порівняно з кнурами полтавської м'ясної породи.

Стан антиоксидантного захисту (табл. 3, 4) виявив активацію адаптивних властивостей організму тварин в основний період експерименту. Встановлено, що активність СОД протягом експерименту в ПМ зросла на 36,1 % ($p < 0,001$) (40-ва доба) та зниження на 22,2 % ($p < 0,001$) (70-та доба), відповідно. В той час у тварин ЧБП на 7,7 % ($p < 0,001$) (70-та доба) спостерігалось зменшення активності СОД. Зафіксована міжпородна різниця, де у тварин породи ПМ за дії теплового стресу рівень СОД на 38,5 % ($p < 0,001$) (40-ва доба) та на 16,6 % ($p < 0,001$) (70-та доба), активніше порівняно з тваринами породи ЧБП.

3. Стан системи антиоксидантного захисту у спермі кнурів-плідників Полтавської м'ясної породи, $M \pm t$, $n=5$

Періоди	СОД, уо/а	Каталаза +H ² O ² , ммоль/л	Активність глутатионпероксидази, ммоль/л	Аскорбінова кислота, ммоль/л	Дегідроаскорбінова кислота, ммоль/л
1	0,23±0,04	19,76±3,16	0,23±0,05	21,16±1,56	16,76±2,04
2	0,36±0,07***	20,20±1,88	0,18±0,03***	13,03±1,28*	22,27±1,82*
3	0,28±0,05***	23,41±2,56	0,20±0,03***	15,73±1,52***	26,18±1,71*

Примітки: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ – порівняно з початковим періодом; 1 – підготовчий період; 2 – основний; 3 – завершальний.

Із збільшенням терміну дії теплового фактору інтенсивність утворення пероксиду гідрогену зростала, що проявлялось у збільшенні активності КТ у тварин ПМ на 15,9 % (70-та доба). У тварин ЧБП вміст КТ найвищого рівня сягнув в основний період на 46,6 % ($p < 0,001$) в порівнянні із початковим періодом.

На тлі теплового стресу спостерігалось інтенсивне використання АК і ДАК кислот. У породи ПМ кількість відновленої форми кислоти зменшувалась на 62,4 % ($p < 0,05$) в основний період, а окислена форма на 24,7 % ($p < 0,05$). При цьому у кнурів породи ЧБП кількість АК знижувалась на 20,5 %, а ДАК на 27,6 % ($p < 0,05$).

4. Стан системи антиоксидантного захисту у спермі кнурів-плідників Червоно-білопоясої м'ясної породи, $M \pm t$, $n=5$

Періоди	СОД, уо/а	Каталаза+H ² O ² , ммоль/л	Активність глутатион-пероксидази, ммоль/л	Аскорбінова кислота, ммоль/л	Дегідроаскорбінова кислота, ммоль/л
1	0,25±0,06□□□	16,25±1,92	0,21±0,05	12,74±1,97	14,79±2,01□□□
2	0,26±0,04***□□□	23,70±1,40***	0,20±0,04***□□□	10,12±1,65	20,43±1,80*□□□
3	0,24±0,03***□□□	26,11±1,85***	0,23±0,03	15,24±1,52	18,72±1,72□□□

Примітки: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$ – порівняно з початковим періодом; □ – $p < 0,05$ □□ – $p < 0,01$; □□□ – $p < 0,001$ – порівняно з кнурами полтавської м'ясної породи; 1 – підготовчий період; 2 – основний; 3 – завершальний.

За дії теплового стресу спостерігалось інтенсивне використання АК і ДАК кислот у тварин. У породі ПМ кількість відновленої форми кислоти зросла на 9,7 % в основний період та поступовою адаптацією до завершального періоду. Аналогічна тенденція, тільки з незначною різницею концентрації кислот.

Таким чином, розвиток теплового стресу в спермі кнурів-плідників супроводжується прискоренням процесів пероксидного окислення та зниженням рівня системи антиоксидантного захисту. При чому представники ЧБП породи були менш чутливими до дії даного фактору.

Тепловий стрес пов'язаний зі зниженням рухливості, концентрації та життєздатності сперматозоїдів у мишей [33], бугаїв [34–36], чоловіків [37] та баранів [38, 39], свиней [40]. У дослідженні спостерігали зниження рухливості, виживаності, а також збільшення відсотка клітин із дефектами аж до п'ятого експериментального тижня [41]. Аналогічні результати спостерігалися при тепловому стресі баранів протягом 14 чи 28 днів [42]. Крім того, у дослідженнях спостерігалось пошкодження акросоми та плазматичної мембрани сперматозоїдів з еякуляту після індукованого теплового стресу. В цьому випадку тепловий стрес погіршив якість сперми приблизно на 1 цикл сперми (47 днів). Це очевидно обумовлюється інтенсивним окисленням ліпідів.

Ліпіди, а саме ПНЖК, структурних молекул у плазматичних мембранах сперматозоїдів [43]. Перекисне окиснення ПНЖК вважається основною причиною зниження рухливості сперматозоїдів через збільшення концентрації АФО [44–47]. Збільшення АФО також було пов'язане з морфологічними змінами сперматозоїдів та тератоспермією [47, 48]. Ступінь пошкодження залежить від природи та кількості залучених АФО, тривалості впливу та позаклітинних факторів, таких як температура [44].

Паскуалотто та ін. [49] повідомили про зв'язок між високими рівнями АФО в спермальній плазмі та зниженням кількості сперматозоїдів та рухливості. Під час теплового стресу антиоксидантний захист репродуктивної системи слабшає та викликає окислювальний стрес [50], який може погіршити функцію яєчка та негативно вплинути на характеристики сперми [51]. Тканина сім'яника стає однією з мішеней для окислювального стресу через високий вміст поліненасичених ліпідів мембран [52]. При цьому встановлено позитивну кореляцію між рухливістю сперматозоїдів та активністю аргінази в спермальній плазмі та сперматозоїдах [52, 53]. Даний ензим регулює концентрації оксиду Нітрогену (NO) [54], який призводить до збільшення рухливості сперматозоїдів [55].

Висновки

1. Розвиток теплового стресу в спермі кнурів-плідників супроводжується прискоренням процесів пероксидного окислення та зниженням рівня системи антиоксидантного захисту. При чому представники ЧБП породи були менш чутливими до дії даного фактору.

2. Встановлено міжпорідні особливості формування прооксидантно-антиоксидантного гомеостазу у спермі, де у кнурів-плідників полтавської м'ясної породи характеризуються високим вмістом бета- та пребета-ліпопротеїдів ($p < 0,001$), аскорбінової кислоти, активності СОД ($p < 0,001$) та загальною смністю антиоксидантної системи.

References

1. Senger, P. L. (2003). The organization and function of the male reproductive system. In Senger, P. L. (Ed.). *Pathways to Pregnancy and Parturition* 4th edition (pp. 44–79). Pullman: Current Conceptions, pp. 44–79, 4th edition, 2003.
2. Aitken, R. J., & Roman, S. D. (2008). Antioxidant Systems and Oxidative Stress in the Testes. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 1 (1), 15–24. doi: 10.4161/oxim.1.1.6843
3. Reyes, J. G., Farias, J. G., Henríquez-Olavarrieta, S., Madrid, E., Parraga, M., Zepeda, A. B., & Moreno, R. D. (2012). The Hypoxic Testicle: Physiology and Pathophysiology. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2012, 1–15. doi: 10.1155/2012/929285
4. Hou, W., Dong, Y., Zhang, J., Yin, Z., Wen, H., Xiong, L., & Li, W. (2012). Hypoxia-Induced Deacetylation Is Required for Tetraploid Differentiation in Response to Testicular Ischemia-Reperfusion (IR) Injury. *Journal of Andrology*, 33 (6), 1379–1386. doi: 10.2164/jandrol.112.016584
5. Nichi, M., Bols, P. E. J., Zügel, R. M., Barnabe, V. H., Goovaerts, I. G. F., Barnabe, R. C., & Cortada, C. N. M. (2006). Seasonal variation in semen quality in *Bos indicus* and *Bos taurus* bulls raised under tropical conditions. *Theriogenology*, 66 (4), 822–828. doi: 10.1016/j.theriogenology.2006.01.056

6. Fleming, J. S., Yu, F., McDonald, R. M., Meyers, S. A., Montgomery, G. W., Smith, J. F., & Nicholson, H. D. (2004). Effects of scrotal heating on sperm surface protein PH-20 expression in sheep. *Molecular Reproduction and Development*, 68 (1), 103–114. doi: 10.1002/mrd.20049
7. Paul, C., Teng, S., & Saunders, P. T. K. (2009). A Single, Mild, Transient Scrotal Heat Stress Causes Hypoxia and Oxidative Stress in Mouse Testes, Which Induces Germ Cell Death1. *Biology of Reproduction*, 80 (5), 913–919. doi: 10.1095/biolreprod.108.071779
8. Blumer, C. G., Fariello, R. M., Restelli, A. E., Spaine, D. M., Bertolla, R. P., & Cedenho, A. P. (2008). Sperm nuclear DNA fragmentation and mitochondrial activity in men with varicocele. *Fertility and Sterility*, 90 (5), 1716–1722. doi: 10.1016/j.fertnstert.2007.09.007
9. Halliwell, B., & Gutteridge, J. M. C. (2015). Oxidative stress and redox regulation: adaptation, damage, repair, senescence, and death. *Free Radicals in Biology and Medicine*, 199–283. doi: 10.1093/acprof:oso/9780198717478.003.0005
10. Schibler, L., Vaiman, D., Oustry, A., Giraud-Delville, C., & Cribiu, E. P. (1998). Comparative Gene Mapping: A Fine-Scale Survey of Chromosome Rearrangements between Ruminants and Humans. *Genome Research*, 8 (9), 901–915. doi: 10.1101/gr.8.9.901
11. Vernet, P., Aitken, R., & Drevet, J. (2004). Antioxidant strategies in the epididymis. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 216 (1-2), 31–39. doi: 10.1016/j.mce.2003.10.069
12. Flesch, F. M., & Gadella, B. M. (2000). Dynamics of the mammalian sperm plasma membrane in the process of fertilization. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Reviews on Biomembranes*, 1469 (3), 197–235. doi: 10.1016/s0304-4157(00)00018-6
13. Jones, R., & Mann, T. (1977). Damage to ram spermatozoa by peroxidation of endogenous phospholipids. *Reproduction*, 50 (2), 261–268. doi: 10.1530/jrf.0.0500261
14. Koppers, A. J., De Iuliis, G. N., Finnie, J. M., McLaughlin, E. A., & Aitken, R. J. (2008). Significance of Mitochondrial Reactive Oxygen Species in the Generation of Oxidative Stress in Spermatozoa. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 93(8), 3199–3207. doi: 10.1210/jc.2007-2616
15. Mahfouz, R., Sharma, R., Thiyagarajan, A., Kale, V., Gupta, S., Sabanegh, E., & Agarwal, A. (2010). Semen characteristics and sperm DNA fragmentation in infertile men with low and high levels of seminal reactive oxygen species. *Fertility and Sterility*, 94 (6), 2141–2146. doi: 10.1016/j.fertnstert.2009.12.030
16. Alvarez, J. G., & Storey, B. T. (1992). Evidence for increased lipid peroxidative damage and loss of superoxide dismutase activity as a mode of sublethal cryodamage to human sperm during cryopreservation. *Journal of Andrology*, 13 (3), 232–241.
17. Dandekar, S. P., Nadkarni, G. D., Kulkarni, V. S., & Punekar, S. (2002). Lipid peroxidation and antioxidant enzymes in male infertility. *Journal of Postgraduate Medicine*, 48 (3), 186–190.
18. Potts, R. J., Jefferies, T. M., & Notarianni, L. J. (1999). Antioxidant capacity of the epididymis. *Human Reproduction*, 14 (10), 2513–2516. doi: 10.1093/humrep/14.10.2513
19. Djordjevic, J., Djordjevic, A., Adzic, M., Niciforovic, A., & Radojic, M. B. (2010). Chronic stress differentially affects antioxidant enzymes and modifies the acute stress response in liver of Wistar rats. *Physiological Research*, 59 (5), 729–736. doi: 10.33549/physiolres.931862
20. Rahal, A., Kumar, A., Singh, V., Yadav, B., Tiwari, R., Chakraborty, S., & Dhama, K. (2014). Oxidative Stress, Prooxidants, and Antioxidants: *The Interplay*. *BioMed Research International*, 2014, 1–19. doi: 10.1155/2014/761264
21. Kunowska-Słórsarz, M., & Makowska, A. (2011): Effect of breed and season on the boars semen characteristics. *Animal Science*, 49, 77–86.
22. Bajena, M., Kondracki, S., Iwanina, M., Wysokinska, A., & Adamiak, A. (2016). Physical characteristics of ejaculates produced by insemination boars depending on the interval between successive ejaculate collections. *Journal of Central European Agriculture*, 17 (2), 260–271. doi: 10.5513/jcea01/17.2.1699
23. Buchko, O. M. (2013). Vilnoradykalni protsesy v orhanizmi porosiat za dii huminovoi dobavky. *Bioloģiia Tvaryn*, 15 (1), 27–33. [In Ukrainian].
24. Gyria, V. M., Usachova, V. Y., Myronenko, O. I., & Slynko, V. G. (2019). Thermal comfort and productivity of pigs. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, (2), 105–112. doi: 10.31210/visnyk2019.02.13
25. Kondracki, S., Wysokińska, A., Kowalewski, D., Muczyńska, E., Adamiak, A. (2009). Season's influence on the properties of male domestic pig semen. *Studia Ekonomiczne i Regionalne*, 3 (1), 177–187.

26. Strzeżek, J., Korda, W., Glogowski, J., Wysocki, P., & Borkowski, K. (1995). Influence of semen-collection frequency on sperm quality in boars, with special reference to biochemical markers. *Reproduction in Domestic Animals*, 30 (2), 85–94. doi: 10.1111/j.1439-0531.1995.tb00609.x
27. Shabunyn, S. V. (2010). Metodicheskiye polozheniya po yzucheniyu protsessov svobodnoradykalnoho okysleniya v systeme antyoksydantnoi zashchyty orhanyzma. Voronezh [In Russian].
28. Rybalka, V. P. (Red.). (2005). *Suchasni metody doslidzhen u svynarstvi*. Poltava [In Ukrainian].
29. Kaidashev, I. P. (1996). *Posibnyk z eksperymentalno-klinichnykh doslidzhen z biologii ta medytsyny*. Poltava [In Ukrainian].
30. Koroliuk, M. A., Yvanova, L. Y., Maiorova, Y. H., & Tokarev, E. V. (1988). Metod opredeleniya aktyvnosti katalazu. *Laboratornoe Delo*, 1, 16–19. [In Russian].
31. Shabunyn, S. V. (2010). *Metodicheskiye polozheniya po yzucheniyu protsessov svobodnoradykalnoho okysleniya v systeme antyoksydantnoi zashchyty orhanyzma*. Voronezh [In Russian].
32. Kovalenko, V. F., Shostia, A. M., & Usenko, S. O. (2004). Patent Ukrainy № 67054A. Kyiv: Derzhavne patentne vidomstvo Ukrainy [In Ukrainian].
33. Pérez-Crespo, M., Pintado, B., & Gutiérrez-Adán, A. (2008). Scrotal heat stress effects on sperm viability, sperm DNA integrity, and the offspring sex ratio in mice. *Molecular Reproduction and Development*, 75 (1), 40–47. doi: 10.1002/mrd.20759
34. Fields, M. J., Burns, W. C., & Warnick, A. C. (1979). Age, season and breed effects on testicular volume and semen traits in young beef bulls. *Journal of Animal Science*, 48 (6), 1299–1304. doi: 10.2527/jas1979.4861299x
35. Barros, C. M., Pegorer, M. F., Vasconcelos, J. L., Eberhardt, B. G., & Monteiro, F. M. (2006). Importance of sperm genotype (indicus versus taurus) for fertility and embryonic development at elevated temperatures. *Theriogenology*, 65 (1), 210–218. doi: 10.1016
36. Rahman, M. B., Vandaele, L., Rijsselaere, T., Maes, D., Hoogewijs, M., Frijters, A., Noordman, J., Granados, A., Dernelle, E., Shamsuddin, M., Parrish, J. J., & Van Soom, A. (2011). Scrotal insulation and its relationship to abnormal morphology, chromatin protamination and nuclear shape of spermatozoa in Holstein-Friesian and Belgian Blue bulls. *Theriogenology*, 76 (7), 1246–1257. doi: 10.1016/j.theriogenology.2011.05.031
37. Thonneau, P., Bujan, L., Multigner, L., & Mieusset, R. (1998). Occupational heat exposure and male fertility: a review. *Human Reproduction (Oxford, England)*, 13 (8), 2122–2125. doi: 10.1093/humrep/13.8.2122
38. Voglmayr, J. K., Setchell, B. P., & White, I. G. (1971). The effects of heat on the metabolism and ultrastructure of ram testicular spermatozoa. *Reproduction*, 24 (1), 71–80. doi: 10.1530/jrf.0.0240071
39. Williamson, P. (1974). The fine structure of ejaculated ram spermatozoa following scrotal heating. *Journal of Reproduction and Fertility*, 40 (1), 191–195. doi: 10.1530/jrf.0.0400191
40. Stepchenko, L., Galyzina, L., Pavlova, I., Shostya, A., Kravchenko, O., & Maslak, M. (2019). The influence of humic nature substances on the quality of sperm production in breeding boars during heat stress. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, (4), 141–146. doi: 10.31210/visnyk2019.04.17
41. Byers, S. W. (1984). Effect of scrotal insulation on the ability of ram testes to produce testosterone in vitro. *Journal of Reproduction and Fertility*, 71 (1), 17–21. doi: 10.1530/jrf.0.0710017
42. Byers, S. W., & Glover, T. D. (1984). Effect of scrotal insulation on the pituitary-testicular axis of the ram. *Journal of Reproduction and Fertility*, 71 (1), 23–31. doi: 10.1530/jrf.0.0710023
43. Walczak-Jedrzejowska, R., Wolski, J. K., & Slowikowska-Hilczer, J. (2013). The role of oxidative stress and antioxidants in male fertility. *Central European Journal of Urology*, 65, 60–67. doi: 10.5173/ceju.2013.01.art19
44. Suleiman, S. A., Ali, M. E., Zaki, Z. M., el-Malik, E. M., & Nasr, M. A. (1996). Lipid peroxidation and human sperm motility: protective role of vitamin E. *Journal of andrology*, 17 (5), 530–537.
45. Peris, S. I., Bilodeau, J. F., Dufour, M., & Bailey, J. L. (2007). Impact of cryopreservation and reactive oxygen species on DNA integrity, lipid peroxidation, and functional parameters in ram sperm. *Molecular Reproduction and Development*, 74 (7), 878–892. doi: 10.1002/mrd.20686
46. Ferramosca, A., Pinto Provenzano, S., Montagna, D. D., Coppola, L., & Zara, V. (2013). Oxidative stress negatively affects human sperm mitochondrial respiration. *Urology*, 82 (1), 78–83. doi: 10.1016/j.urology.2013.03.058

47. Agarwal, A., Tvrda, E., & Sharma, R. (2014). Relationship amongst teratozoospermia, seminal oxidative stress and male infertility. *Reproductive Biology and Endocrinology : RB&E*, 12, 45. doi: 10.1186/1477-7827-12-45
48. Pavlova, I. V. (2020). Morphological and physiological peculiarities of different breed boars' spermatozoa under the action of heat stress. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*, (3), 189–195. doi: 10.31210/visnyk2020.03.21
49. Pasqualotto, F. F., Sharma, R. K., Nelson, D. R., Thomas, A. J., & Agarwal, A. (2000). Relationship between oxidative stress, semen characteristics, and clinical diagnosis in men undergoing infertility investigation. *Fertility and Sterility*, 73 (3), 459–464. doi: 10.1016/s0015-0282(99)00567-1
50. Potts, J. M., & Pasqualotto, F. F. (2003). Seminal oxidative stress in patients with chronic prostatitis. *Andrologia*, 35 (5), 304–308.
51. O'Bryan, M. K., Schlatt, S., Phillips, D. J., de Kretser, D. M., & Hedger, M. P. (2000). Bacterial lipopolysaccharide-induced inflammation compromises testicular function at multiple levels in vivo. *Endocrinology*, 141 (1), 238–246. doi: 10.1210/endo.141.1.7240
52. Mishra, M., & Acharya, U. R. (2004). Protective action of vitamins on the spermatogenesis in lead-treated Swiss mice. *Journal of trace elements in medicine and biology : organ of the Society for Minerals and Trace Elements (GMS)*, 18 (2), 173–178. doi: 10.1016/j.jtemb.2004.03.007
53. Elgün, S., Kaçmaz, M., Sen, I., & Durak, I. (2000). Seminal arginase activity in infertility. *Urological Research*, 28 (1), 20–23. doi: 10.1007/s002400050004
54. Eskiocak, S., Gozen, A. S., Taskiran, A., Kilic, A. S., Eskiocak, M., & Gulen, S. (2006). Effect of psychological stress on the L-arginine-nitric oxide pathway and semen quality. *Brazilian Journal of Medical and Biological Research = Revista Brasileira de Pesquisas Medicas e Biologicas*, 39 (5), 581–588. doi: 10.1590/s0100-879x2006000500003
55. Nathan, C. (1997). Inducible nitric oxide synthase: what difference does it make? *Journal of Clinical Investigation*, 100 (10), 2417–2423. doi: 10.1172/jci119782

Стаття надійшла до редакції: 26.01.2022 р.

Бібліографічний опис для цитування:

Павлова І. В. Особливості формування прооксидантно-антиоксидантного гомеостазу у спермі кнурів-плідників за дії теплового стресу. *Вісник ПДАА*. 2022. № 1. С. 126–133.

© Павлова Інга Володимирівна, 2022