

НАУЧНЫЕ ОБЗОРЫ

14.01.23 – Урология (медицинские науки)

УДК 616.153.96:591.463.1

DOI 10.17021/2020.1.2.6.15

©А. А. Николаев, С. В. Выборнов, 2020

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПРОТЕОГЛИКАНОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В ОПЛОДОТВОРЕНИИ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Николаев Александр Аркадьевич, доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой химии, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный медицинский университет» Минздрава России, Россия, 414000, г. Астрахань, ул. Бакинская, д. 121, тел.: 8-927-555-51-44, e-mail: chimnik@mail.ru.

Выборнов Сергей Владимирович, кандидат медицинских наук, ассистент кафедры урологии, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный медицинский университет» Минздрава России, Россия, 414000, г. Астрахань, ул. Бакинская, д. 121, тел.: (8512) 21-01-75, e-mail: agma@astranet.ru.

Представлен обзор современного состояния знаний о строении и свойствах группы секреторных белков, синтезируемых в репродуктивных органах самцов млекопитающих и получивших название «спермадгезины». Рассмотрены вопросы аминокислотного состава, углеводных компонентов, принадлежности их к протеогликанам. Обобщены знания о функциональной роли спермадгезинов – связывание сперматозоидов с овидуктальным эпителием (покрытые спермадгезином сперматозоиды имеют на это исключительное «право»), регулирование процесса капацитации, сорбирование на себя молекул маннозы, галактозы и их производных. Кроме того, спермадгезины создают анкерную площадку овидуктального хранилища спермы. Описаны особенности спермадгезинов различных животных (быка, хряка, барана) и человека.

Ключевые слова: протеогликаны, гликозаминогликаны, спермадгезины, оплодотворение, капацитация, интерполимерное взаимодействие.

STRUCTURE AND FUNCTIONS OF PROTEOGLYCANS PARTICIPATING IN FERTILIZATION (REVIEW OF LITERATURE)

Nikolaev Aleksandr A., Dr. Sci. (Med.), Professor, Head of Department, Astrakhan State Medical University, 121 Bakinskaya St., Astrakhan, 414000, Russia, tel.: 8-927-555-51-44, e-mail: chimnik@mail.ru.

Vybornov Sergey V., Cand. Sci. (Med.), Assistant, Astrakhan State Medical University, 121 Bakinskaya St., Astrakhan, 414000, Russia, tel.: (8512) 21-01-75, e-mail: agma@astranet.ru.

Review of the current state of knowledge about the structure, properties of a group of secretory proteins synthesized in the reproductive organs of mammalian males and called spermadgesins. Questions of amino acid composition, carbohydrate components, their belonging to proteoglycans are considered. The features of spermadgesins of various animals - bull, boar and human boar are described. Generalized knowledge of the functional role of spermadgesins. It is shown that spermadgesin promotes the binding of spermatozoa to the oviductal epithelium. Spermadgesins regulate the process of capation. Spermadgesins interact with both oligomannic and galactose derivatives. With the oviductal epithelium, only spermatozoa covered with spermidine are optimally linked and this proteoglycan forms the "anchor" base of the sperm oviductal storage.

Key words: proteoglycans, glycosaminoglycans, spermadgesins, fertilization, capacitation, interpolymer interaction.

Группа протеогликанов (ПГ), получивших название «спермадгезины», синтезируется в репродуктивных органах самцов многих млекопитающих (свиньи, лошади, быка). Они секретируются в семенную плазму. Эти ПГ содержат бета-галактозил-(1-3)-ацетилгалактозамин и бета-галактозил-(1-4)-ацетилгалактозамин, все гликозаминогликаны в составе спермадгезинов сульфатированы. Спермадгезины участвуют в процессе оплодотворения на разных стадиях [50]. Например, они подавляют преждевременную акросомальную реакцию [2, 3, 50]. В узнавании сперматозоидом яйцеклетки спермадгезины также участвуют. Их аминокислотная последовательность не имеет сходства с первичной структурой других ПГ [52, 56].

В спермальной плазме быков обнаружен спермадгезин [50], представленный димером. Его субъединицы имеют молекулярную массу 13KD и соединены двумя дисульфидными связями. Благодаря

молекулярной массе субъединиц спермадгезин получил название Z13. Первичная структура Z13 гомологична более чем на 80 % с фибромодулином.

Еще один ПГ, названный тестиканом, выделен из репродуктивных органов самцов крупного рогатого скота [4, 8]. Включает в себя несколько полипептидных фрагментов, идентичных по аминокислотной последовательности с фактором миграции Б, фактором роста нервов, фибромодулином и остеонектином, которые в нем перемешаны в мозаичном порядке. Уникален для тестикана полипептид, в котором каждая третья аминокислота – триптофан. A.D. Bradshaw [8] считает тестикан предшественником спермадгезина Z13.

При исследовании семенной плазмы быков был обнаружен ПГ, который содержал белковое ядро кислого характера с молекулярной массой 12,9 KD, названное aSFP. По аналогии последовательности аминокислот с ранее описанным коровым белком BSP 30 aSFP причислили к семейству спермадгезинов [40].

Также из семенной плазмы быков методом аффинной хроматографии на гепарине выделено несколько белков, которые при электрофорезе разделились на 9 фракций с массой от 18 до 78 килодальтон [16]. В пенетрационном тесте наибольшую активность показали сперматозоиды, инкубированные именно с выделенными на гепарине протеинами [27, 36, 49]. В первой публикации, посвященной участию гепарин-связывающих (ГС) ПГ в оплодотворении, D. Millers соавторами установили характерную особенность этих ПГ по взаимодействию только с теми сперматозоидами, которые прошли эякуляцию [36]. Сперматозоиды, полученные пункцией придатка яичка, не взаимодействовали с ГС компонентами ПГ [36]. Как подтверждение этого наблюдения продемонстрирована реакция капацитации, инициированная отдельными фракциями ГС ПГ [27].

У мужчин, как и у других млекопитающих, в семенной плазме найден спермадгезин [16, 17]. Сочетанием современных хроматографических методов ГС ПГ фракционированы на 12 компонентов (НВ1-НВ12). N-концевая последовательность Глицил-аспарагил-изолейцил фракции НВ2 совпадает со своей аминокислотной последовательности со спермадгезином.

Инулин, гликоген, D-фруктоза и D-глюкоза подавляют комплиментарное взаимодействие спермадгезина с гепарином. Декстран и манан эту реакцию не подавляют. Группа ученых из Аризоны очистила из семенной плазмы быка два низкомолекулярных ГС белка [33]. Один из них обладал ДНКазной активностью, а другой тормозил активность тканевой металлопротеиназы. Методом иммунофлюоресценции установлены места их синтеза. Синтез ингибитора металлопротеиназы осуществляется только в секреторном эпителии простаты. В клетках Сертоли яичек идет синтез ДНК-азы. В семенной плазме человека найден аналогичный ингибитор.

Группой исследователей из Скандинавии проведено масштабное изучение роли этих ПГ в процессе репродукции [18]. Вопросы о пусковых сигналах и последовательности реакций, ведущих к запуску процесса движения сперматозоидов, сохранения их жизнеспособности, капацитации и пенетрации яйцеклетки, остаются нерешенными. Полное понимание механизмов оплодотворения невозможно без учета функции спермадгезинов.

Реакция капацитации количественно тормозится отдельными молекулами спермадгезинов. В половых путях самки реакция капацитации инициируется молекулами, продуцируемыми эндотелием маточных труб. Длительность реакции капацитации у различных млекопитающих различна: у крысы 2–3 ч, у кролика 5–6 ч, у коровы 7–9 ч. Активация этой реакции сопровождается шеддингом ингибиторов ферментов акросомы [18, 19].

Сперматозоиды располагаются до наступления овуляции на перешейке маточных труб, сохраняя жизнеспособность, но не активируя начало капацитации. Контакт между сперматозоидом и овидуктальным эпителием происходит с помощью углеводов-белковых взаимодействий. В этом участвуют и спермадгезины. У свиньи система «узнавания» сперматозоидов состоит из олигоманнозных звеньев (манноза- α 1-3(Манноза- α 1-6). Сайты узнавания маннозы находятся на головке сперматозоида [57]. Спермадгезин из семенной плазмы хряков не очень специфичен и связывает молекулы маннозного и галактозного ряда. Связывание головки сперматозоида со спермадгезином является непременным условием для прикрепления сперматозоида к овидуктальному эпителию и формирования овидуктального хранилища спермы [19].

В процессе эволюционного развития у млекопитающих сформировалась особая парадигма размножения – до наступления овуляции сперматозоиды «складируются» в особых отделах половых путей самок. Сформировались специализирующиеся на сохранении фертильности сперматозоидов органы. У низших позвоночных оплодотворение возможно в течение 8–10 овуляций без дополнительных спариваний [37]. У млекопитающих сперматозоиды сохраняют фертильность в половых путях всего

несколько дней. У высших млекопитающих отсутствует специальный орган хранения сперматозоидов, но возникла уникальная реакция адгезии к эпителию половых путей. Десорбция спермиев происходит под действием определенных сигнальных молекул и порционно [6].

При прохождении через половые пути самки спермии теряют моторную, ферментативную и агрегативную способность [22]. Только 2–5 % зрелых сперматозоидов адсорбируется в краевых участках перешейка. Здесь осуществляется хранение фертильных сперматозоидов до наступления овуляции. Несколько принципиально важных для оплодотворения процессов происходит на этом участке половых путей. Во-первых, именно здесь селективируются фертильные сперматозоиды. Во-вторых, на перешейке в адсорбированных после селекции сперматозоидах запускается реакция капацитации. В-третьих, во избежание оплодотворения одновременно несколькими сперматозоидами происходит перманентная десорбция сперматозоидов в дозированных количествах [20, 31]. Ряд экспериментальных исследований обнаружил, что клетки овидуктального эпителия могут взаимодействовать со сперматозоидами. Механизм этой реакции аналогичен взаимодействию лектинов с гетеросахаридами. В результате этой реакции из-за стереохимических ограничений ингибируется капацитация. Интенсивность активации реакции капацитации имеет отрицательную корреляцию с числом сохранивших жизнеспособность сперматозоидов, сорбированных на овидуктальном эпителии [23, 58]. К настоящему времени мало известно о существовании и функциях активаторов и ингибиторов, действующих в овидуктальном пространстве на сперматозоиды. Нет информации о том, какие сигналы получают сперматозоиды с началом овуляции. На роль сигнализаторов предлагают среднемолекулярные пептиды из фолликулярной жидкости, а также биологически активные короткие полинуклеотиды. Также неизвестно, как запускается механизм десорбции сперматозоидов с овидуктального эпителия, позволяющий клеткам спермы продолжать движение к яйцеклетке [51]. Существует гипотеза о том, что некие регуляторные молекулы, предположительно продукты созревшего фолликула, соединяясь с рецепторами эпителиальных клеток яйцевода, включают в них синтез молекул сахаров, способных конкурентно вытеснить спермадгезины, освободить сперматозоиды от связи с овидуктальным эпителием и активировать их [58].

Взаимодействие между сперматозоидами и эпителиальными клетками овидуктального тракта происходит подобно связыванию лектинов с углеводами. Причем в роли лектинов выступают мембран-связанные белки сперматозоидов [47]. ПГ овидуктального эпителия захватывают сперматозоиды и удерживают их в яйцеводе [48].

Экспериментальное исследование R.P. Demott и соавторов показало, что реакция торможения связывания сперматозоидов овидуктальными эпителиальными клетками носит видоспецифический характер. У хомяка, например, эту реакцию тормозят N-ацетилнейраминавая кислота и ее производные [15]. У крыс ту же функцию выполняет N-гликолилнейраминавая кислота [12]. Трисахарид n-ацетил-4-о-альфа-1-фукозил-3-о-бета-d-галактозил-глюкозамин приводит к разобщению реакции узнавания сперматозоидов крупного рогатого скота и овидуктального эпителия коров [25]. Сперматозоиды хряка блокируются от взаимодействия с клетками овидуктального эпителия маннозосодержащими тетрасахаридами, причем манноза стоит в этих олигосахаридах в первом и третьем положениях [55].

Известны случаи, когда в роли лектинов выступали мембранные белки овидуктального эпителия, которые взаимодействуют с протеогликанами поверхности сперматозоидов [26]. Существуют наблюдения двойного взаимодействия, когда на поверхности сперматозоида представлены и протеогликаны и углевод-связывающие протеины. Такие же аффинные сперматозоидам пары обнаружены на эпителии яйцеводов женщин [7]. Обработка культуры клеток овидуктального эпителия человека гликозил-гидролазами, в частности фукозидазой, приводит к торможению связывания сперматозоидов. Описан и специфический, связывающий фукозу протеин PDC-109, служащий посредником, облегчающим пространственную доступность сперматозоидов к эпителиальным клеткам яйцеводов [21]. Этот связывающий фукозу протеин является фрагментом более известного ГС белка семенной плазмы быков (BSP). После эякуляции BSP адсорбируется на мембране сперматозоидов и участвует в запуске реакции капацитации [32]. В семенной плазме баранов недавно обнаружен и детально охарактеризован низкомолекулярный белок SPD2, который также способен абсорбироваться на сперматозоидах, связываясь с маннозоспецифическими доменами мембраны, активировать реакцию капацитации, но значительно меньше гепарин-связывающего белка семенной плазмы быков и обладать повышенной термостабильностью [10, 11].

В серии работ параллельно изучена роль гепарин-связанного спермадгезина и свободного спермадгезина на функциональные и биохимические характеристики сперматозоидов. Исследовали скорость движения, время сохранения подвижности и митохондриальную активность сперматозоидов

борова. Внесение в среду содержания сперматозоидов гепарин-связанного спермадгезина снижало скорость движения сперматозоидов на 24 %. Время сохранения подвижности снижалось с 75 до 4 % относительно контроля, которым служило содержание сперматозоидов в физиологическом растворе. Контролем служила инкубация сперматозоидов в физиологическом растворе. Свободный спермадгезин увеличивал время сохранения подвижности сперматозоидов на 63%, а скорость возрастала на 18% по сравнению с контролем. В случае свободного спермадгезина эффект носил дозозависимый характер, самый высокий результат наблюдался при концентрации 1,5 мкг/мл.

Наблюдения показали, что гепарин-связанный спермадгезин и свободный спермадгезин – антагонисты по их регуляторному воздействию на жизнеспособность сперматозоидов кабана, что позволяет предложить спермадгезин в качестве спермапротектора [9,14].

Изучено участие системы протеасом убиквитина (UPS) в высвобождении спермадгезина во время инкапсуляции *in vitro* сперматозоидов домашних хряков. При эякуляции сперматозоиды хряка приобретают низкомолекулярные (8–16 кДа) семенные белки плазмы, преимущественно спермадгезины, агрегирующие на поверхности сперматозоидов. *In vivo* отделение спермадгезинов с поверхности сперматозоидов связано с выделением сперматозоидов из овидуктального резервуара. Добавление ингибитора протеасомы (100 мкМ MG132) во время инкапсуляции значительно снижало интенсивность флуоресценции всех исследованных белков ($p < 0,05$) по сравнению с контрольной инкапсуляцией носителя. Вестерн-блот-электрофорез спермадгезинов не подтвердил их удержание во время инкапсуляции с протеасомным ингибированием ($p > 0,99$), но показал накопление DQN ($p < 0,03$) по сравнению с контролем. Другими словами, выявлено, что система протеасом убиквитина участвует в деагрегации спермадгезинов и белка DQN с поверхности сперматозоидов во время конденсирования, с возможным вовлечением в отрыв сперматозоидов от овидуктального резервуара сперматозоидов [59].

ПГ поверхности сперматозоидов выполняют функцию противорецепторов для олигосахаридных ветвей гликопротеинов *zona pellucida* ооцитов. Исследование белка AQN-1 показало, что этот полипептид имеет массу всего 12 кДа и содержит домены, идентичные доменам спермадгезинов семенной плазмы мужчин, быков и жеребцов. По этому признаку AQN-1 можно отнести к спермадгезинам. Но этот белок обладает отличной от других спермадгезинов функцией, он способен взаимодействовать с прозрачной оболочкой ооцитов. N-концевой терминал AQN-1 связывается с акросомальной частью головки сперматозоида, а гликилированным доменом, расположенным на C-терминале, связывается с яйцеклеткой [42].

Жизнеспособность предварительно замороженных сперматозоидов кабана способен повысить спермадгезин. В его присутствии сперматозоиды сохраняли подвижность на 600 мин дольше, чем в контроле. Для проявления этого эффекта необходима доза спермадгезина 0,015 мкг на 1 млн сперматозоидов [13]. При увеличении концентрации спермадгезина происходит самопроизвольная его димеризация и тетрамеризация, что приводит к утрате его способности повышать жизнеспособность сперматозоидов и участвовать в связывании сперматозоидов с яйцеклеткой [29, 30].

В последнее время изменились взгляды на роль углеводных компонентов протеогликанов семенной плазмы в репродукции [53], при добавлении в сперму хондроитинсульфата резко увеличивалась эффективность оплодотворения свиней.

Подобное исследование проведено на сперматозоидах человека. В тесте деконденсации хроматина сравнивали влияние гепарина, O-сульфата гепарина, N- и O-сульфатов-гепарина [41]. Показано, что различие в активности перечисленных сахаров зависит не от размера их молекул, а от удельной концентрации сульфогрупп в молекуле. Концентрация гепарина в семенной плазме достоверно влияет на число подвижных сперматозоидов, осмотическую устойчивость спермиев, акросомальную реакцию [39].

На поверхности сперматозоидов у инфертильных мужчин на 47–49% связывается меньше [³H]-меченного гепарина, чем у фертильных [35]. Сперматозоиды человека, связавшие больше гепарина, активнее и в реакции пенетрации ооцитов [28]. Число пенетраций на 1,0 млн сперматозоидов достоверно ($p < 0,001$) коррелирует с числом молекул гепарина на поверхности одного сперматозоида. Эти данные легли в основу гепарин-глютатинового теста для подсчета количества молекул гепарина на поверхности сперматозоида. Авторы предлагают данный тест как дополнительный критерий отбора сперматозоидов для интрацитоплазматической инъекции спермы [54].

Существует и другая точка зрения. K. Merckies и соавторы [34] не подтвердили зависимость сперматозоидов к оплодотворению от концентрации гепарина на их поверхности. Они отрицают способность гепарина влиять на деконденсацию хроматина и подвижность сперматозоидов.

Несколько перспективных исследований связано с оценкой роли гиалуроновой кислоты.

Исследован эффект добавления в сперму кабана различных концентраций гиалуроната до замораживания на характеристики спермы после оттаивания. Внесение гиалуроновой кислоты в дозах от 500 до 1 000 мкг/мл спермы улучшили параметры подвижности ($p < 0,05$ до $p < 0,001$) и уменьшили процент гиперактивированных сперматозоидов ($p < 0,05$). Образцы с добавлением гиалуроната содержали больше сперматозоидов, демонстрирующих высокую стабильность липидной мембраны [38]. Гиалуроно-вая кислота показала высокий протективный эффект при заморозке спермы, добавление гиалуроно-вой кислоты в дозе 0,0 мг/мл приводит к достоверному увеличению числа оплодотворенных ооцитов [44].

Из свиного яичка сочетанием методов хроматографии были очищены две фракции гликозаминогликанов PT-GAG-1.5 и PT-GAG-16 [53]. Первая фракция (PT-GAG-1.5) обладала преимущественно иммуномодулирующими свойствами, а вторая (PT-GAG-16) подавляла активность тромбоцитов. Из мембран овидуктального эпителия выделены гликозаминогликаны, имеющие высокое сродство к мембранным белкам сперматозоидов. Газохроматографический анализ показал, что это преимущественно маннан- и гепарансульфаты [46].

Исследование спермы, обогащенной гиалуроновой кислотой, показало активирующую роль этого метаболита на реакцию капацитации, подвижность и скорость движения только эякулированных сперматозоидов, но не клеток сперматогенеза [24].

В развитии вспомогательных репродуктивных технологий может оказаться полезным применение гиалуроновой кислоты. Увеличение процента активноподвижных сперматозоидов и продление сроков их активности может способствовать повышению эффективности оплодотворения. Повышенная подвижность упростит выбор эффективного спермия. Использование гиалуроновой кислоты не вызовет этических проблем, так как она содержится и в женских, и мужских половых путях [1, 43, 45].

Молекулярные механизмы репродуктивных процессов, в частности оплодотворения, настолько сложны и многообразны, включают в себя столь многочисленные биохимические процессы, что многочисленные, но пока разрозненные и противоречивые данные о кооперации спермадгезинов, их белковых и углеводных компонентов со сперматозоидами и другими клетками репродуктивной системы нельзя осветить в одном обзоре. Так, например, роль различных сигнальных молекул (цитокинов) в реализации функций спермадгезинов только начинает исследоваться [5]. Признано существование нескольких групп белков, участников процесса оплодотворения. Лучше других изучено одно семейство – спермадгезины. Но это не значит, что роль других белковых факторов менее значима. Кооперация многофункциональных молекул (таких как цитокины, факторы роста со специфическими участниками репродуктивных процессов) может открыть новые знания о процессе оплодотворения и помочь в создании общей картины ферментативных реакций и межмолекулярных взаимодействий в ходе регуляции сперматогенеза и оплодотворения.

Список литературы

1. Луцкий, Д. Л. Белковый спектр эякулятов различной фертильности / Д. Л. Луцкий, А. А. Николаев, Л. В. Ложкина // Урология и нефрология. – 1998. – Т. 75, № 2. – С. 48–52.
2. Николаев, А. А. Биохимические исследования в андрологии. Методическое пособие / А. А. Николаев, О. В. Бойко // Астрахань: Астраханский государственный медицинский университет, 2013. – 280 с.
3. Николаев, А. А. Участие свободных радикалов в функции сперматозоидов / А. А. Николаев, П. В. Логинов, Р. В. Ветошкин // Астраханский медицинский журнал. – 2014. – Т. 9, № 1. – С. 23–29.
4. Allel, P. M. Testicen, un protéoglycane testiculaire multidomain ressemblant à des modulateurs du comportement social cellulaire / P. M. Alliel, J-P. Perin, P. Jolles, F J. Bonnet // Eur. J. Biochem. – 2003. – Vol. 224, № 2. – P. 347–350.
5. Barranco, I. The Seminal Plasma of the Boar is Rich in Cytokines, with Significant Individual and Intra-Ejaculate Variation / I. Barranco, M. Rubér, C. Perez-Patiño, M. Atikuzzaman, E. A. Martinez, J. Roca, H. Rodriguez-Martinez // American Journal of Reproductive Immunology. – 2015. – Vol. 74, № 6. – P. 523–532.
6. Bernfield, M. Functions of cell surface heparan sulfate proteoglycans / M. Bernfield, M. Gotte, P. W. Park, O. Reizes, M. L. Fitzgerald, J. Lincecum, M. Zako // Annual Review of Biochemistry. – 1999. – Vol. 68, № 3. – P. 729–757.
7. Biermann, L. Neoglycoprotein-binding sites (endogenous lectins) in the Fallopian tube, uterus and blastocyst of the rabbit during the preimplantation phase and implantation / L. Biermann, H. J. Gabius, H. W. Denker // Acta Anat. – 1997. – Vol. 160, № 3. – P. 159–171.
8. Bradshaw, A. D. Diverses fonctions biologiques de la famille de protéines SPARC / A. D. Bradshaw // Int. J. Biochem Cell Biol. – 2018. – Vol. 44, № 3. – P. 480–488.
9. Caballero, I. Does Seminal Plasma PSP-I/PSP-II Spermaadhesin Modulate the Ability of Boar Spermatozoa to Penetrate Homologous Oocytes In Vitro / I. Caballero, J. M. Vazquez, M. A. Gil, J. J. Calvete, J. Roca, L. Sanz,

- I. Parrilla, E. M. Garcia, H. Rodriguez-Martinez, E. A. Martinez // *J. Andrology*. – 2004. – Vol. 25, № 6. – P. 1004–1012.
10. Condessa, V. Purification, caractrisation structurale et biophysique de la principale protine plasmatique sminale de bliers Texel / V. Condessa, AL. Pimentel, AC.Martinez // *Anim Reprod Sci*. – 2017. – Vol. 189, № 1. – P. 11–18.
11. Condessa, V. Purificación, caracterización estructural y biofísica de la proteína plasmática seminal principal de carneros Texel / V. Condessa, A. L. Pimentel, F. A Vicente Seixas, A. C. Martinez // *Anim Sci*. – 2019. – Vol. 191, № 2. – P. 89–92.
12. Cortes, P. P. Uniyn de esperma a clulas epiteliales oviductoras en la rata: papel de los residuos de ácido silico en la superficie epitelial y sitios de uniyn de cido silico en la superficie del esperma / P. P. Cortes, P. A. Orihuela, L. M. Zunigan, L. A. Velasquez, H. B. Corxatto // *J. Biol. Reprod*. – 2014. – Vol. 71, № 4. – P. 1262–1269.
13. Daskalova, D., Protein analysis of boar seminal plasma proteins with protective effect during low-temperature storage of spermatozoa / D. Daskalova, A. Kukov, I. Kirilova, M. Ivanova-Kic // *Biotech. Biotechnologic Equipment*. – 2014. – Vol. 28, № 4. – P. 716–720.
14. Defaus, S. Identification of Protines De Surface Du Sperme Bovin Impliques Dans Les Interactions De La Fertilisation Par Les Carbohydrates / Defaus S., Avils M., Andreu D., Gutierrez-Gallego R. // *J. Mol Proteomics*. – 2016. – Vol. 15, № 7. – P. 2236–2251. [HTTPS://doi: 10.1074/mcp.m115.057703](https://doi.org/10.1074/mcp.m115.057703).
15. DeMott, R. P., Carbohydrates mediar la adherencia de los espermatozoides de hmster al epitelio oviductal / R. P. DeMott, R. Lefebvre, S. S. Suarez // *Biol Reprod*. – 1995. – Vol. 52, № 6. – P. 1395–1403.
16. Ding, Z. Identifizierung von sparmastigen Proteinen mit weit entfernter Mottilität in menschlichem Samen-Placma / Z. Ding, F. Qu, W. Guo, X. Ying, M. Wu // *China J.Molecular reproduction and development* / 2010. – Vol. 74, № 9. – P. 1124–1131.
17. Ding, Z. Identificación de proteínas relacionadas con la motilidad hacia adelante de los espermatozoides en plasma seminal humano / Z. Ding, F. Qu, W. Guo, X.Ying, M.Wu // *China J.Molecular reproduction and development*. – 2017. – Vol. 84, № 4. – P. 1134–1141.
18. Ekhlesi-Hundrieser, M. Spermadhesin AQN1 is a candidate receptor molecule involved in the formation of the oviductal sperm reservoir in the pig / M. Ekhlesi-Hundrieser, K. Gohr, A. Wagner, E. Topfer-Petersen // *Biology Of Reproduction*. – 2011. – Vol. 79, № 3. – P. 536–545.
19. Ekhlesi-Hundrieser, M. La espermadhesina AQN1 es una molcula receptora candidata involucrada en la formaciyn del reservorio espermítico oviductal en el cerdo / M. Ekhlesi-Hundrieser, K. Gohr, A. Wagner, E. Topfer-Petersen // *Eur. J. Biology of Reproduction*. – 2015. – Vol. 83, № 4 – P. 636–640.
20. Gualtieri, R. Selection of highly fertilization-competent bovine spermatozoa xthtp adhesion to the Fallopian tube epithelium in vitro / R. Gualtieri, R. Talevi // *Reproduction*. – 2018. – Vol. 141, № 6. – P. 2276–2278.
21. Gwathmey, T. M. PDC-109 (BSP-A1 / A2) promueve la uniyn de esperma de toro al epitelio oviductal in vitro y puede estar involucrado en la formaciyn del reservorio de esperma oviductal / T. M. Gwathmey, G. G. Ignatz, S. S. Suarez // *Biol. Reprod*. – 2009. – Vol. 69, № 4. – P. 609–615.
22. Hunter, R. H. Capacitation of mammalian spermatozoa in vivo, with a specific focus on events in the Fallopian tubes / R. H. Hunter, H. Rodriguez-Martinez // *Molecular Reproduction & Development*. – 2004. – Vol. 67, № 2. – P. 243–250.
23. Hunter, R. H. Vital aspects of Fallopian tube physiology in pigs / R.H.Hunter // *Reprod Domest animals*. – 2007. – Vol. 37, № 4. – P. 186–190.
24. Huszar, G. Hyaluronsyre miker vesentlig fastholdelsen av bevegelighet i kryokonserverte / tine humane spermatozoa / G. Huszar, C. C. Ozenci, S. Cayli, Z. Zavaczki, E. Hansch, L. Vigue // *Fertil Steril J*. – 2012. – Vol. 79, № 3. – P. 1616–1624.
25. Ignatz, G. G. Characterization de una proteńna de uniyn a fucosa de esperma de toro y plasma seminal que puede ser responsable de la formaciyn del depysito espermítico oviductal / G. G. Ignatz, M. C. Lo, C. L. Perez, T. M. Gwathmey, S. S. Suarez // *Biol. Reprod. Spain*. – 2011. – Vol. 64, № 6. – P. 1608–1612.
26. Kirchhoff, C. New ideas about the origin, structure and role of CD52: a major component of mammalian sperm glycocalix / C. Kirchhoff, S. Schroter // *Cells Tissues Organs*. – 2001. – Vol. 168, № 3. – P. 193–204.
27. Kraus, M. Heparin Proteine des menschlichen Samenplasmas, homolog mit Eberspermadhesinen / M. Kraus, M. Ticha, V.Jonakova // *Deutsch. J. Reprod*. – 2011. – Vol. 51, № 3. – P. 131–144.
28. Lalich, R. A. Penetration of sperm. Identifying male molecules and infertility / R. A. Lalich // *Wisconsin Veterinary J*. – 2004. – Vol. 103, № 1. – P. 21–34.
29. Lauer, M. E. Irreversible heavy chain transfer to chondroitin / M. E. Lauer, V. C.Hascall, D. E. Green, L. DeAngelis, A. Calabro // *J. Biol Chem*. – 2014. –Vol. 289, № 9. – P. 29171–29179.
30. Liberda, J. D-fructose-binding proteins in bull seminal plasma: isolation and characterization / J. Liberda, M. Kraus, H. Ryslava, M. Vlasakova, V. Jonakova, M. Ticha // *Folia Anim. Biol (Praha)*. – 2016. – Vol. 53, № 4. – P. 123–129.
31. Liu, M. Capacitation-Associated Glycocomponents of Mammalian Sperm / M.Liu // *Reprod Sci.Fr*. – 2018. – Vol. 23, № 5. – P. 572–594, doi: 10.1177/1933719115602760.
32. Manjunath P. Role of seminal plasma phospholipid-binding proteins in sperm membrane lipid modification that occurs during capacitation / P. Manjunath, I. Therien // *J Reprod Immun*. – 2002. –Vol. 53, № 2. – P. 109–119.

33. McCauley, T. C. Identification of a heparin-binding protein in bovine seminal fluid as a tissue inhibitor of metalloproteinases-2 / T. C. McCauley, H. M. Zhang, M. E. Bellin, R. L. Ax // *Mol Reprod Ind.* – 2019. – Vol. 62, № 3. – P. 433–438.
34. Merckies, K. Ferhällandet mellan heparinbindning till spermatozoa och fertiliteten hos mejeritjurar / K. Merckies, B. Larsson, L. Kjellen, B. Zhang, M. Buhr, H. Rodriguez-Martinez // *Theriogenology.* – 2000. – Vol. 54. – № 8. – P. 1249–1256.
35. Miller, D. J. Isolierung und Charakterisierung von Samenflüssigkeitsproteinen, die Heparin binden / D. J. Miller, N. First, R. Ax // *Adv Deutsch Exp. Biol.* – 2017. – Vol. 219, № 2. – P. 597–601.
36. Miller, D. Training of seminal plasma modulation of heparin-binding proteins by heparin / D. J. Miller // *Biol Reprod.* – 2009. – Vol. 44, № 9. – P. 654–663.
37. Neubaum, D. Wise, victorious or funny? Mechanismen der Samenspeicherung bei weiblichen Tieren / D. Neubaum, M. Wolfner // *Curr Top Dev Biol.* – 2018. – Vol. 41, № 1. – P. 67–97.
38. Pena, F. Effect of hyaluronan supplementation on worm sperm motility and status of membrane lipid architecture after cryopreservation / F. Pena, A. Johannisson, M. Wallgren, H. Rodriguez-Martinez // *Theriogenology.* – 2004. – Vol. 61, № 1. – P. 63–70.
39. Pereira, R. J., Tuli R. K., Wallenhorst S., Holtz W. The effect of heparin, caffeine and calcium ionophore A23187 on in vitro induction of the acrosome reaction in frozen-thawed bovine and caprine spermatozoa / R. J. Pereira, R. K. Tuli, S. Wallenhorst, W. Holtz // *Theriogenology (Praha).* – 2006. – Vol. 54, № 2. – P. 185–192, <https://doi.org/10.1016/j.apjr.2016.01.012>
40. Romão, M. J. Kristallstruktur des sauren Samenflüssigkeitsproteins (aSFP) bei 1,9 Å Auflösung: ein Rinderpolypeptid der Spermadhesinfamilie / M. J. Romão, I. Kölln, J. M. Dias, A. L. Carvalho, A. Romero, P. F. Varela, L. Sanz, E. Töpfer-Petersen, J. J. Calvete // *Mol Biol.* 2002. – Vol. 274, № 12. – P. 650–660.
41. Romanato, M. Heparan sulphate: un agent de dcondensation putatif pour les spermatozondes humains in vivo / M. Romanato, M. S. Cameo, G. Bertolesi, C. Baldini, J. C. Calvo // *Hum Reprod.* – 2008, Vol. 18, № 9. – P. 1868–1873.
42. Sanz, B. Protein zona pellucida-protein protein air a sgaradh bho torc spermatozoa / B. Sanz, K. Mann, N. N. Schfer, W. Amselgruber, F. Sinowatz, M. Ehrhard // *Bav. Biochem. Biotechn J.* – 2016. – Vol. 218, № 3. – P. 645–652.
43. Saylan, A. Wirksamkeit von Hyaluronsäure bei der Selektion menschlicher Spermien mit intakter DNA nach der Swim-up-Methode / A. Saylan, S. Duman // *Cell J.* – 2016. – Vol. 18, № 1. – P. 83–88, [HTTPS://doi:10.22074/cellj.2016.3990](https://doi.org/10.22074/cellj.2016.3990).
44. Shamsuddin, M. Fertilizing capacidad de espermatozoides bovinos seleccionados despues de nadar en medio que contiene cido hialurynico / M. Shamsuddin, H. Rodriguez-Martinez, B. Larsson // *Reprod Fertil Dev.* – 2003 –Vol. 5, № 3. – P. 307–315.
45. Simopoulou, M. Syst Improving ICSI: A review from the spermatozoon perspective./ M. Simopoulou, L. Gkoles, P. Bakas, P. Giannelou, T. Kalampokas, K. Pantos, M. Koutsilieris. // *Systems Biology in Reproductive Medicine.* – 2016. – Vol. 62, № 6. – P. 359–371.
46. Sostaric, E. Dynamics of carbohydrate affinities at the cell surface of capacitating bovine sperm cells / E. Sostaric, C. H. van de Lest, B. Colenbrander, B.M. Gadella // *Systems Biology in Reproductive Medicine.* – 2015 – Vol. 72, № 2. – P. 346–357. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.029330>
47. Suarez, S. S. Formation induite par les glucides du rservoir de spermatozondes de l'oviducte chez les mammifères // *Cells Tissues Organs.* – 2007. – Vol. 168. – № 1. – P. 105–112.
48. Suarez, S. S. Formation d'un rservoir de sperme dans l'oviducte. *Reprod Domest Anim.* – 2012. – Vol. 45, № 1. – P. 140–148.
49. Svingh, M. Proteína seminal PDC-109 frente al contenido de colesterol y la friicabilidad de los espermatozoides de búfalo./ M. Svingh, SK. Ghush, J.K. Prasad, A. Kymar, R.P. Trypathy, SK. Bhure, N. Srivastava // *Anim Reprod Sci.* – 2014. – Vol. 144, № 1. – P. 22–29.
50. Tedeschi, G. Purification et structure primaire d'un nouveau bébé dhesin de sperme./ G. Tedeschi, E. Oungre, M. Mortarino, A. Negri, G. Maffeo // *Eur J Biochem.* – 2019. – Vol. 267, № 20. – P. 6175–6179.
51. Tienthai, P. Sperm capacitiyn en el oviducto porcino / P. Tienthai, A. Johannisson, H. Rodriguez-Martinez // *Anim Reprod Sci.* – 2004. – Vol. 80, № 1. – P. 131–146.
52. Töpfer-Petersen, E. Spermadhesins: une nouvelle famille de protéines. Faits, hypothèses et perspectives / E. Töpfer-Petersen, A. Romero, P. F. Varela, M. Ekhlesi-Hundrieser, Z. Dostalova // *Andrologia.* – 1998. – Vol. 30, № 4- P. 217–224
53. Van den Berg, B. M. W. TRIXcell, un nouveau prolongateur de sperme de sanglier a long terme contenant des protines de lactosum ayant une capacite de conservation et une taille de porte supérieures / B. M. Van den Berg, J. Reesink, W. Reesink // *Open Vet J.* – 2014. – Vol. 4, № 1. – P. 20–25.
54. Vendrell, F. J. The heparin-glutathione test: an alternative to the hypo-osmotic swelling test to select viable sperm for intracytoplasmic sperm injection / F. J. Vendrell, C. Rubio, J. J. Tarin // *Fertil Steril.* – 1998. –Vol. 70. – № 6. – P. 1166–1171.
55. Wagner, A. Interactions glucidiques des tudes de formation de rservoirs de spermatozondes oviductaux chez le porc. / A. Wagner, M. Ekhlesi-Hundrieser, C. Hettel, A. Petrnkina, D. Wabrski, M. Nimtz, E. Topfer-Petersen // *Mol Reprod Dev.* – 2006. – Vol. 64, № 2. – P. 449–457.

56. Yadav, V. K. Protines de liaison a l'hparine et a l'hparine: pertinence potentielle pour la physiologie de la re-production / V. K. Yadav, M. Saraswat, N. Chhkara, S. Singh, S. Yadav // *Curr Protein Pept Sci.* – 2018. – Vol. 14, № 1. – P. 61–69.
57. Yoo, Y. C. Immunomodulating and anticoagulant activity of glycosaminoglycans derived from porcine testis / Y. C. Yoo, Y. S. Kim, K. S. Song, E. H. Moon, K. B. Lee // *Arch.Ind. Pharm Res.* – 2009. – Vol. 25, № 3. – P. 669–677.
58. Zheon, Y. P. Impact de glicosilaciyn en las funciones intactas de los espermatozoides / Y. P. Zheon, C. H. Kim // *Clin Exp Reprod Med.* – 2015. – Vol. 42, № 3. – P. 77–85.
59. Zigo, M. Ubiquitin-proteasome system participates in the de-aggregation of spermadhesin and DQH protein during boar sperm capacitation / M. Zigo, V. Jonakova, P. Manaskova-Postlerova, K. Kerns, P. Sutovsky // *Reproduction.* – 2019. – Vol. 157, № 3. – P. 283–295.

References

1. Lutskiy D. L., Nikolaev A. A., Lozhkina L. V. Belkovyy spektr eyakulyatov razlichnoy fertil'nosti [Protein spectrum of ejaculates of different fertility]. *Urologiya i nefrologiya [Urology and Nephrology]*, 1998, vol. 2, no. 1, pp. 48–52.
2. Nikolaev A. A., Boyko O.V. Biokhimicheskie issledovaniya v andrologii Metodicheskoe posobie. – [Biochemical research in andrology, Toolkit] – Astrakhan. – 2013 – 280 p.
3. Nikolaev A.A., Uchastie svobodnykh radikalov v funktsii spermatozoidov / A.A.Nikolaev, P.V.Loginov, R.V. Vetoshkin // [Astrakhan Medical Journal, 2014, vol. 9, no. 1, pp. 23–29.
4. Allel P. M. Perin J-P., Jolles P., Bonnet F J. Testicen, un protéoglycane testiculaire multidomain ressemblant à des modulateurs du comportement social cellulaire. *Eur. J. Biochem.* – 2003, vol. 224, no. 2, pp. 347–350.
5. Barranco I. M., Rubér C., Perez-Patiño M., Atikuzzaman E. A., Martinez, Roca J., Rodriguez-Martinez H. The Seminal Plasma of the Boar is Rich in Cytokines, with Significant Individual and Intra-Ejaculate Variation *Am J. Reprod Immunol.* – 2015, vol. 74, no. 6, pp. 523–532.
6. Bernfield M. Gotte M., Park P. W., Reizes O., Fitzgerald M. L., Lincecum J., Zako M. Functions of cell surface heparan sulfate proteoglycans. *Ann. Rev. Biochem.* – 1999, vol. 68, no. 3, pp. 729–757.
7. Biermann L. Gabius H. J., Denker H. W. Neoglycoprotein-binding sites (endogenous lectins) in the Fallopian tube, uterus and blastocyst of the rabbit during the preimplantation phase and implantation. *Acta Anat.* – 1997, vol. 160, no. 3, pp. 159–171.
8. Bradshaw AD. Diverses fonctions biologiques de la famille de protéines SPARC. *Int J Biochem Cell Biol.* – 2018, vol. 44, no. 3, pp. 480–488.
9. Caballero I. Vazquez J. M., Gil M., Calvete J. J., Roca J., Sanz L., Parrilla I., Garcia E. M., Rodriguez-Martinez H., Martinez E. A. Does Seminal Plasma PSP-I/PSP-II Spermadhesin Modulate the Ability of Boar Spermatozoa to Penetrate Homologous Oocytes In Vitro. *J. Andrology.* – 2004, vol. 25, no. 6, pp. 1004–1012.
10. Condessa V. Pimentel A. L., Martinez AC. Purification, caractrisation structurale et biophysique de la principale protine plasmatique sminale de bliers Texel. *Anim Reprod Sci.* – 2017, vol. 189, no. 1, pp. 11–18.
11. Condessa V. Pimentel A.L., Vicente F. A., Seixas A. C., Martinez G. A. Purificación, caracterización estructural y biofísica de la proteína plasmática seminal principal de carneros Texel // *Anim Reprod Sci.* – 2018, vol. 190, no. 1, pp. 41–48.
12. Cortes P. P. Orihuela P. A., Zunigan L. M, Velasquez L. A., Corxatto H. B. Uniyn de esperma a clulas epiteliales oviductoras en la rata: papel de los residuos de cido silico en la superficie epitelial y sitios de uniyn de cido silico en la superficie del esperma. *J. Biol. Reprod.* – 2014, vol. 71, no. 4, pp. 1262–1269.
13. Daskalova D. Kukov A., Kirilova I., Ivanova-Kic M. Protein analysis of boar seminal plasma proteins with protective effect during low-temperature storage of spermatozoa. *Biotech. Biotechnologic Equipment.* – 2014, vol. 28, no. 4, pp. 716–720.
14. Defaus S. M. Avils, D. Andreu, R. Gutierrez-Gallego. Identification of Protines De Surface Du Sperme Bovin Impliques Dans Les Interactions De La Fertilisation Par Les Carbohydrates. *J. Mol Proteomics.* – 2016, vol. 15, no. 7, pp. 2236–2251. [HTTPS://doi: 10.1074/mcp.m115.057703](https://doi.org/10.1074/mcp.m115.057703)
15. DeMott R.P., Lefebvre R., Suarez S.S. Carbohydrates mediar la adherencia de los espermatozoides de hmster al epitelio oviductal. *Biol Reprod.* – 1995, vol. 52, no. 6, pp. 1395–1403.
16. Ding Z. Qu F., Guo W., Ying X., Wu M. Identifizierung von sparmastigen Proteinen mit weit entfernter Motilität in menschlichem Samen-Placma. *China J. Molecular reproduction and development.* 2010, vol. 74, no. 9, pp. 1124–1131.
17. Ding Z., Wu M. Guo W., Ying X., Identificación de proteínas relacionadas con la motilidad hacia adelante de los espermatozoides en plasma seminal humano. *China J. Molecular reproduction and development.* 2017, vol. 84, no. 4, pp. 1134–1141.
18. Ekhlasi-Hundrieser M., Gohr K., Wagner A., Topfer-Petersen E. Spermadhesin AQN1 is a candidate receptor molecule involved in the formation of the oviductal sperm reservoir in the pig. *Biology Of Reproduction.* 2011, vol. 79, no. 3, pp. 536–545
19. Ekhlasi-Hundrieser M., Topfer-Petersen E., Wagner A., Gohr K. La espermadhesina AQN1 es una molcula receptora candidata involucrada en la formaciyn del reservorio espermico oviductal en el cerdo *Eur. J. Biology of Reproduction.* 2015, vol. 83, no. 4, pp. 636–640

20. Gualtieri R., Talevi R. Selection of highly fertilization-competent bovine spermatozoa xthtp adhesion to the Fallopian tube epithelium in vitro / R .Gualtieri // *Reproduction*. 2018, vol. 141, no. 6, pp. 2276–2278.
21. Gwathmey T. M., Ignatz G. G., Suarez S. S. PDC-109 (BSP-A1 / A2) promueve la uniyn de esperma de toro al epitelio oviductal in vitro y puede estar involucrado en la formaciyn del reservorio de esperma oviductal. *Biol Reprod*. 2009, vol. 69, no. 4, pp. 609–615.
22. Hunter R. H., Rodriguez-Martinez. Capacitation of mammalian spermatozoa in vivo, with a specific focus on events in the Fallopian tubes. *Molecular Reproduction & Development*. 2004, vol. 67, no. 2, pp. 243–250.
23. Hunter R. H. Vital aspects of Fallopian tube physiology in pigs. *Reprod Domest animals*. 2007, vol. 37, no. 4, pp. 186–190.
24. Huszar G., Ozenci C. C., Cayli S., Zavaczki Z., Hansch E., Vigue L. Hyaluronsyre mker vesentlig fastholdelsen av bevegelighet i kryokonserverte / tine humane spermatozoa. *Fertil Steril J*. 2012, vol.79, no. 3, pp. 1616–1624.
25. Ignatz G. G. Characterization de una proteyna de uniyn a fucosa de esperma de toro y plasma seminal que puede ser responsable de la formaciyn del depysito espermtico oviductal / Ignatz GG, Lo MC, Perez CL, Gwathmey TM, Suarez SS // *Biol Reprod Spain*. 2011, vol. 64, no. 6, pp. 1608–1612.
26. Kirchhoff C. New ideas about the origin, structure and role of CD52: a major component of mammalian sperm glyco calix / C. Kirchhoff, S. Schroter. // *Cells Tissues Organs*. 2001, vol. 168, no. 3, pp. 193–204.
27. Kraus M. HeparinProteine des menschlichen Samenplasmas, homolog mit Eberspermadhesinen / M. Kraus, M. Ticha, V. Jonakova // *Deutsch. J Reprod*. 2011, vol. 51, no. 2, pp. 131–144.
28. Lalich R.A. Penetration of sperm. Identifying male molecules and infertility / R. A. Lalich // *Wisconsin Veterinary J*. 2004, vol. 103, no. 1, pp. 21–34.
29. Lauer M. E. Irreversible heavy chain transfer to chondroitin / M. E. Lauer, V. C. Hascall, D. E. Green, L. DeAngelis , A. Calabro // *J Biol Chem*. 2014, vol. 289, pp. 29171–29179.
30. Liberda J. D-fructose-binding proteins in bull seminal plasma: isolation and characterization / J. Liberda, M. Kraus, H. Ryslava, M. Vlasakova, V. Jonakova, M. Ticha // *Folia Anim. Biol (Praha)*. 2016, vol. 53, no. 4, pp. 123–129.
31. Liu M. Capacitation-Associated Glyco components of Mammalian Sperm / M.Liu // *Reprod Sci.Fr*. 2018, vol. 23, no. 5, pp. 572–594. doi: 10.1177/1933719115602760.
32. Manjunath P. Role of seminal plasma phospholipid-binding proteins in sperm membrane lipid modification that occurs during capacitation / P. Manjunath, I. Therien // *J Reprod Immun*. 2002, vol. 53, no. 2, pp. 109–119.
33. McCauley T. C. Identification of a heparin-binding protein in bovine seminal fluid as a tissue inhibitor of metalloproteinases-2 / McCauley T. C., Zhang H. M., Bellin M. E., Ax R. L. // *Mol Reprod Ind*. 2019, vol. 62, no. 3, pp. 433–438
34. Merckies K. Ferhallandet mellan heparinbindning till spermatozoa och fertiliteten hos mejeritjurar / K. Merckies, B. Larsson, L. Kjellen, B. Zhang, M. Buhr, H. Rodriguez-Martinez // *Theriogenology*. 2000, vol. 54, no. 8, pp. 1249–1256.
35. Miller DJ. Isolierung und Charakterisierung von Samenflussigkeits proteinen, die Heparin binden / DJ. Miller, N.First, R.Ax // *Adv Deutsch Exp. Biol*. 2017, vol. 219, no. 2, pp. 597–601.
36. Miller D. Training of seminal plasma modulation of heparin-binding proteins by heparin / D.Miller, M.Winer, R.Ax // *Biol Reprod*. 2009, vol. 44, no. 9, pp. 654–663.
37. Neubaum D. Wise, victorious or funny? Mechanismen der Samenspeicherung bei weiblichen Tieren / D. Neubaum, M. Wolfner // *Curr Top Dev Biol*. 2018, vol. 41, no. 1, pp. 67–97.
38. Pena F. Effect of hyaluronan supplementation on worm sperm motility and status of membrane lipid architecture after cryopreservation / F. Pena, A. Johannisson, M. Wallgren, H. Rodriguez-Martinez // *Theriogenology*. 2004, vol. 61, no. 1, pp. 63–70.
39. Pereira R. J., Tuli R. K., Wallenhorst S., Holtz W. The effect of heparin, caffeine and calcium ionophore A23187 on in vitro induction of the acrosome reaction in frozen-thawed bovine and caprine spermatozoa / R.J. Pereira, R.K. Tuli, S.Wallenhorst, W.Holtz // *Theriogenology (Praha)*. 2006, vol. 54, no. 2, pp. 185–192, <https://doi.org/10.1016/j.apjr.2016.01.012>.
40. Romão M. J. Kristallstruktur des sauren Samenflussigkeitsproteins (aSFP) bei 1,9 A Auflösung: ein Rinderpolypeptid der Spermadhesinfamilie / M. J. Romão, I. Kölln, J. M. Dias, A. L. Carvalho, A. Romero, P. F. Varela, L. Sanz, E. Töpfer-Petersen, J.J.J. Calvete // *Mol Biol*. 2002, vol. 274, no. 12, pp. 650–660.
41. Romanato M. Heparan sulphate: un agent de dcondensation putatif pour les spermatozondes humains in vivo/ M. Romanato, M. S. Cameo, G. Bertolesi, C. Baldini, J. C. Calvo // *Hum Reprod*. 2008, vol. 18, no. 9, pp. 1868–1873.
42. Sanz B. Protein zona pellucida-protein protein air a sgaradh bho torc spermatozoa./ B. Sanz, K. Mann, N. N. Schdfer, W. Amselgruber, F. Sinowatz, M. Ehrhard // *Bav. Biochem. Biotechn J*. 2016, vol. 218, no. 3, pp. 645–652.
43. Saylan A. Wirksamkeit von Hyaluronsäure bei der Selektion menschlicher Spermien mit intakter DNA nach der Swim-up-Methode /A. Saylan, S. Duman // *Cell J*. 2016, vol. 18, no. 1, pp. 83–88, [HTTPS://doi: 10.22074/cellj.2016.3990](https://doi.org/10.22074/cellj.2016.3990).
44. Shamsuddin M. Fertilizing capacidad de espermatozoides bovinos seleccionados despues de nadar en medio que contiene cido hialurynico / M. Shamsuddin, H. Rodriguez-Martinez, B. Larsson // *Reprod Fertil Dev*. 2003, vol. 5, no. 3, pp. 307–315.
45. Simopoulou M. Syst Improving ICSI: A review from the spermatozoon perspective./ M.Simopoulou, L. Gkoles, P. Bakas, P. Giannelou, T. Kalampokas, K. Pantos, M. Koutsilieris // *Biol. Reprod. Med*. 2016, vol. 62, no. 6, pp. 359–371.

46. Sostaric E. Dynamics of carbohydrate affinities at the cell surface of capacitating bovine sperm cells. / E. Sostaric, C.H.van de Lest, B. Colenbrander, B. M. Gadella // *Biol Reprod.* 2015, vol. 72, no. 2, pp. 346–357. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.029330>.
47. Suarez S. S. Formation induite par les glucides du rservoir de spermatozondes de l'oviducte chez les mammifères.// *Cells Tissues Organs.* 2007, vol. 168, no. 1, pp. 105–112.
48. Suarez S. S. Formation d'un rservoir de sperme dans l'oviducte. *Reprod Domest Anim.* 2012, vol. 45, no. 1, pp. 140–148.
49. Svingh M. Proteína seminal PDC-109 frente al contenido de colesterol y la fricabilidad de los espermatozoides de búfalo / M. Svingh , S. K. Ghush , J. K. Prasad , A. Kymar , R. P. Trypathy , S. K. Bhure, N. Srivastava // *Anim Reprod Sci.* 2014, vol. 144, no. 1, pp. 22–29.
50. Tedeschi G. Purification et structure primaire d'un nouveau bébé dhesin de sperme / G. Tedeschi, E. Oungre, M. Mortarino, A. Negri, G. Maffeo // *Eur J Biochem.* 2019, vol. 267, no. 20, pp. 6175–6179.
51. Tienthai P. Sperm capacitiyn en el oviducto porcino / P. Tienthai, A. Johannisson, H. Rodriguez-Martinez. // *Anim Reprod Sci.* 2004, vol. 80, no. 1, pp.131–146.
52. Töpfer-Petersen E. Spermadhesins: une nouvelle famille de protéines. Faits, hypothèses et perspectives / E. Töpfer-Petersen, A. Romero, PF. Varela, M. Ekhlasi-Hundrieser, Z.Dostalova // *Andrologia-1998-vol. 30 no.4 pp.217-224*
53. Van den Berg B.M. W. TRIXcell +, un nouveau prolongateur de sperme de sanglier a long terme contenant des protines de lactosum ayant une capacite de conservation et une taille de porte suprieures./ B.M.Van den Berg, J.Reesink, W Reesink // *Open Vet J.* 2014, vol. 4 no. 1, pp. 20–25.
54. Vendrell F. J. The heparin-glutathione test: an alternative to the hypo-osmotic swelling test to select viable sperm for intracytoplasmic sperm injection. / F. J. Vendrell, C. Rubio, J. J. Tarin // *Fertil Steril.* 1998, vol. 70, no. 6, pp. 1166–1171.
55. Wagner A. Interactions glucidiques des tudes de formation de rservoirs de spermatozondes oviductaux chez le porc / A. Wagner, M. Ekhlasi-Hundrieser, C. Hettel, A. Petrnikina, D. Wabrski, M. Nimitz, E. Topfer-Petersen // *Mol Reprod Dev.*2006, vol. 64, no. 2, pp. 449–457.
56. Yadav V. K. Protines de liaison a l'hpaline et a l'hpaline: pertinence potentielle pour la physiologie de la reproduction / V. K. Yadav, M. Saraswat, N. Chhikara, S. Singh, S. Yadav // *Curr Protein Pept Sci.* 2018, vol. 14, no. 1, pp. 61–69.
57. Yoo Y. C. Immunomodulating and anticoagulant activity of glycosaminoglycans derived from porcine testis. / Y. C.Yoo, Y. S. Kim, K. S. Song, E. H. Moon, K. B. Lee // *Arch.Ind. Pharm Res.* 2009, vol. 25, no. 3, pp. 669–677.
58. Zheon Y. P. Impact de glicosilaciyn en las funciones intactas de los espermatozoides / Y. P. Zheon , C. H. Kim // *Clin Exp Reprod Med.* 2015, vol. 42, no. 3, pp. 77–85.
59. Zigo M., Jonakova V., Manaskova-Postlerova P., Kerns K., Sutovsky P. Ubiquitin-proteasome system participates in the de-aggregation of spermadhesin and DQH protein during boar sperm capacitation / M.Zigo, *Reproduction.* 2019, vol. 157, no. 3, pp. 283–295.