

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**  
**Кафедра физиологии человека и животных**

# **СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК**

**Методические указания**  
**по курсу «Биология индивидуального развития»**  
**для студентов биологического факультета**  
**специальности Н.04.01.00 «Биология»**

**МИНСК**  
**2001**

УДК 611.06  
ББК 28.706  
С 86

**Авторы - составители:**  
**Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров**

Рецензент  
кандидат биологических наук, доцент *С. В. Глушен*

Рекомендовано Ученым советом  
биологического факультета БГУ  
22 июня 2001 г., протокол № 10

**Строение** и развитие мужских половых клеток: Метод. указания / Авт.-сост. Г. Т. Маслова, А. В. Сидоров. – Мн.: БГУ, 2001. – 14 с.

В данном издании изложены методические указания по курсу «Биология индивидуального развития». Предназначено для студентов биологического факультета.

**УДК 611.06**  
**ББК 28.706**

© БГУ, 2001

## ИСТОРИЯ ВОПРОСА

Существование **спермиев** было открыто в 1678 г. микроскопистами А. ван Левенгуком и Н. Хартсекером. Левенгук первоначально считал их паразитическими животными, живущими в сперме (отсюда происходит название *сперматозоиды* (sperma – семя, зерно; zoos – животные), т.е. животные спермы). Позднее оба автора пришли к мысли, что каждый спермий содержит преформированное животное, а самка только предоставляет «питательную почву» для его развития. Однако, несмотря на все старания, ни Левенгуку, ни Хартсекеру не удалось найти в спермии преформированного человечка – «гомункюлюса». Следует отметить, что представление, согласно которому в спермии содержится целый зародыш, никогда не имело множества приверженцев, так как оно подразумевает огромное и бессмысленное растрачивание потенциальной жизни. Роль, выполняемая спермием в процессе оплодотворения, была выяснена только в XIX столетии.

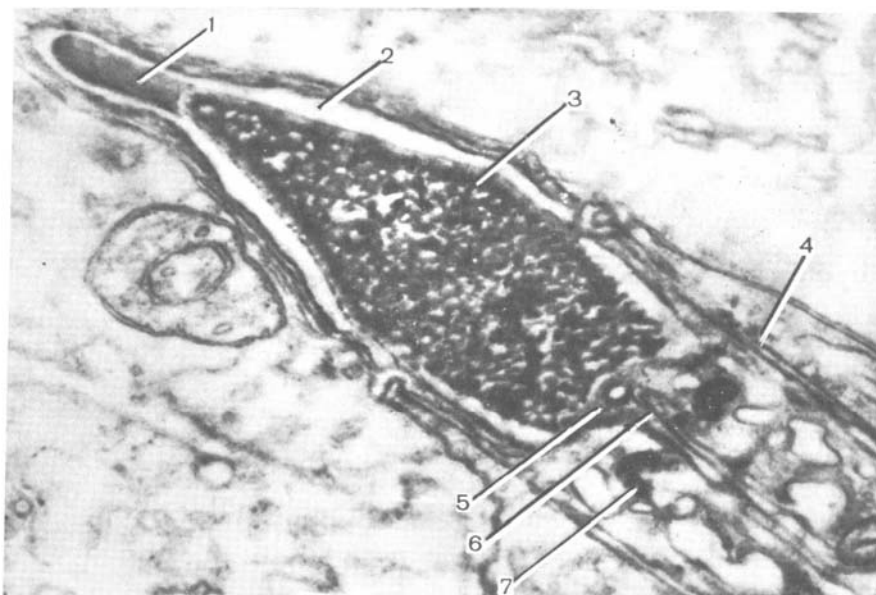
В конце 1700-х годов Л. Спалланцани показал, что профильтрованная сперма жабы, из которой удалены спермии, не оплодотворяет яиц. Однако он заключил, что действующим началом в оплодотворении является вязкая жидкость, задерживаемая фильтровальной бумагой, а не спермии. Последние по-прежнему считались не чем иным, как паразитическими животными. В 1824 году Ж. Прево и Ж. Дюма установили неизменное присутствие спермиев у половозрелых самцов и их отсутствие у не достигших зрелости или старых особей. Это, в сочетании с известным фактом отсутствия спермиев у стерильных мулов, позволило данным ученым заявить, что спермии – не паразиты, а активные участники оплодотворения. В 1840-х годах А. фон Кёлликер описал образование спермиев из клеток семенника. Тем не менее он считал, что спермий побуждает яйцо к развитию без наличия между ними физического контакта.

Только в 1876 г. О. Гертвиг наглядно продемонстрировал проникновение спермия в яйцо и соединение их ядер. В определенной степени решению этого вопроса способствовал выбор объекта исследований: морского ежа (*Toxopneustes lividus*), яйца которого были доступны в большом числе и были достаточно прозрачны для наблюдений даже при больших увеличениях. Помимо проникновения спермия в яйцо и слияния их ядер, Гертвиг заметил, что в каждое яйцо проникает только один спермий и все ядра зародыша являются потомками ядра, возникшего в результате слияния ядер спермия и яйца при оплодотворении. Наблюдения Гертвига были дополнены Г. Фолем, де-

тально проследившим механизм проникновения спермия. Соединение гамет у морского ежа до сих пор остается наиболее изученным примером оплодотворения.

## СТРОЕНИЕ СПЕРМИЯ

Каждый спермий содержит: гаплоидное ядро; двигательную систему, обеспечивающую перемещение ядра и пузырек, заполненный ферментами, необходимыми для проникновения ядра в яйцо (рис. 1). Большая часть цитоплазмы спермия элиминируется при его созревании. Сохраняются только некоторые органеллы, видоизмененные для выполнения своей функции. В период созревания спермия его гаплоидное ядро приобретает обтекаемую форму, а ДНК уплотняется.



*Рис. 1.* Строение головки спермия (по Алмазов, Сутулов, 1978):  
1 — акросома; 2 — головной колпачок; 3 — ядро; 4 — цитоплазма; 5 — проксимальная центриоль; 6 — осевые нити; 7 — дистальная центриоль

Впереди от такого конденсированного гаплоидного ядра лежит акросомный пузырек, происшедший из аппарата Гольджи и содержащий ферменты, которые переваривают белки и полисахариды. Запас ферментов в акросомном пузырьке служит для проникновения спермия через наружные покровы яйца. У морских ежей между ядром и акросомным пузырьком находится область, содержащая глобулярный актин. Он используется для образования пальцеобразного выроста. У таких видов молекулы на поверхности акросомного выроста участву-

ют в узнавании спермием и яйцом друг друга. Акросома и ядро образуют вместе головку спермия. **Акросома**, производное аппарата Гольджи, имеет свою мембрану, в которой выделяют следующие части: наружную, промежуточную, внутреннюю (прилежащую к ядру), в последней выделяют инвагинационные трубочки, их 15. Внутри акросомы находится акросомальная гранула, она не имеет своей мембраны. Внутри акросомы есть ферменты: гиалуронидаза и трипсин. Они воздействуют на оболочку яйцеклетки: гиалуронидаза растворяет блестящую оболочку яйцеклетки, трипсин разобщает целостность фолликулярной оболочки.

У большинства видов спермии способны передвигаться на большие расстояния благодаря биению своих жгутиков (рис.2).

Главная двигательная основа жгутика – **аксонема**. Она берет начало от дистальной центриоли, которая находится в шейке. Осевая нить проходит через весь вставочный отдел и через весь хвостик. Во вставочном отделе вокруг аксонемы находится спиральная структура, которая образуется 12–15 витками митохондрий. Стержень аксонемы состоит из 2-х центральных одиночных микротрубочек, окруженных

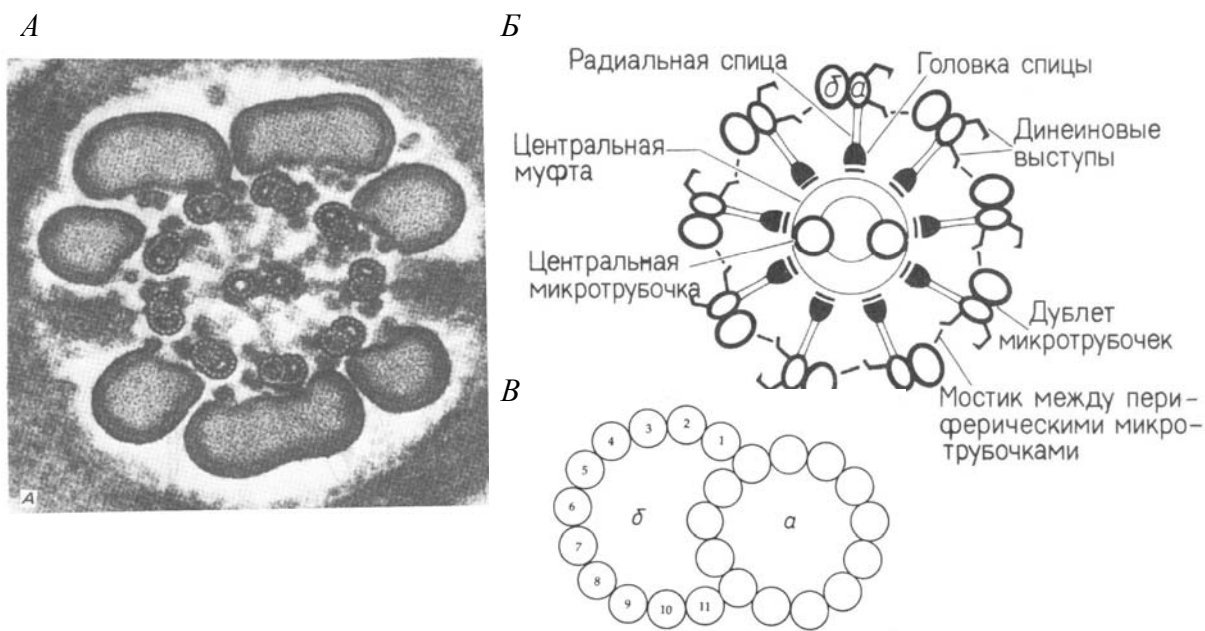


Рис. 2. Строение хвостика сперматозоида (по Гилберт, 1993):

**А.** Поперечный срез жгутика млекопитающего. Видны центрально расположенная аксонема и наружные волокна. **Б.** Схема строения аксонемы. Комплекс микротрубочек «9+2», радиальные спицы, динеиновые выступы и др. **В.** Расположение микрофиламентов тубулина в дуплете микротрубочек. Часть дуплета  $\alpha$  является нормальной микротрубочкой, содержащей 13 микрофиламентов.

Часть  $\delta$  содержит только 11 (иногда 10) микрофиламентов

кольцом из девяти двойных микротрубочек (дуплетов). При этом только одна микротрубочка каждого дуплета имеет законченное строение и содержит 13 протофиламентов, тогда как вторая состоит из 11 протофиламентов димерного белка **тубулина**. С микротрубочками связан белок **динеин**. С его помощью гидролизуются молекулы АТФ и преобразуется выделившаяся при этом химическая энергия в механическую, за счет которой осуществляется движение спермиев. Мужчины с генетическим синдромом отсутствия динеина во всех клетках, обладающих ресничками и жгутиками, характеризуются следующим (триада Картедженера): они стерильны (из-за неподвижности спермиев), подвержены респираторным инфекциям (из-за неподвижности ресничек мерцательного эпителия, выстилающего дыхательные пути), у них в 50 % случаев сердце располагается с правой стороны.

На поперечном срезе через аксонему видны фибриллы – в центре 2 центральные фибриллы, по периферии 9 пар периферических субфибрилл, всего их 20, они связаны между собой структурами, которые называются спицами. Центральные субфибриллы выполняют функцию проведения, периферические – сокращения. Так как во вставочном отделе имеются митохондрии, сперматозоиды способны к самостоятельным движениям. Скорость движения составляет 2–5 мм/мин. Движение сперматозоидов против тока секрета носит название реотаксиса. Направление движения: вперед вверх или вперед вниз, вращение вокруг собственной оси. Размеры сперматозоидов составляют: морской свинки – 100 мкм, быка 65 мкм, воробья – 200 мкм, крокодила 20 мкм, человека – 60 мкм. Для обеспечения оплодотворения необходимо чтобы в 1 мл спермы человека содержалось около 60 млн сперматозоидов.

## РАЗВИТИЕ И СОЗРЕВАНИЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ

Осуществляется в мужских половых железах – семенниках, в извитых семенных канальцах (рис. 3).

**Семенник** – парный дольчатый орган, который разделен на дольки за счет ответвлений, отходящих от белковой оболочки семенников (рис. 3а). В каждом яичке от 250 до 300 долек, в каждой дольке 3–4 извитых канальца, в которых и происходит развитие сперматозоидов – сперматогенез.

Семенники расположены вне брюшной полости, в мошонке. Спермии развиваются при температуре, которая на 2–3 °С ниже температуры внутренних областей тела. Более низкая температура мо-

шонки частично определяется ее положением, а частично – сосудистым сплетением, образуемым артерией и веной семенника и действующим как противоточный теплообменник. Температура в мошонке поддерживается на уровне оптимальном для образования спермы за счет сокращения особых мышц, способных перемещать семенники ближе либо дальше от тела. При крипторхизме (состояние, когда семенники не опустились в мошонку из брюшной полости) мужчина, достигший половой зрелости, остается стерильным. У ряда млекопитающих (киты, слоны) семенники всю жизнь находятся в брюшной полости.

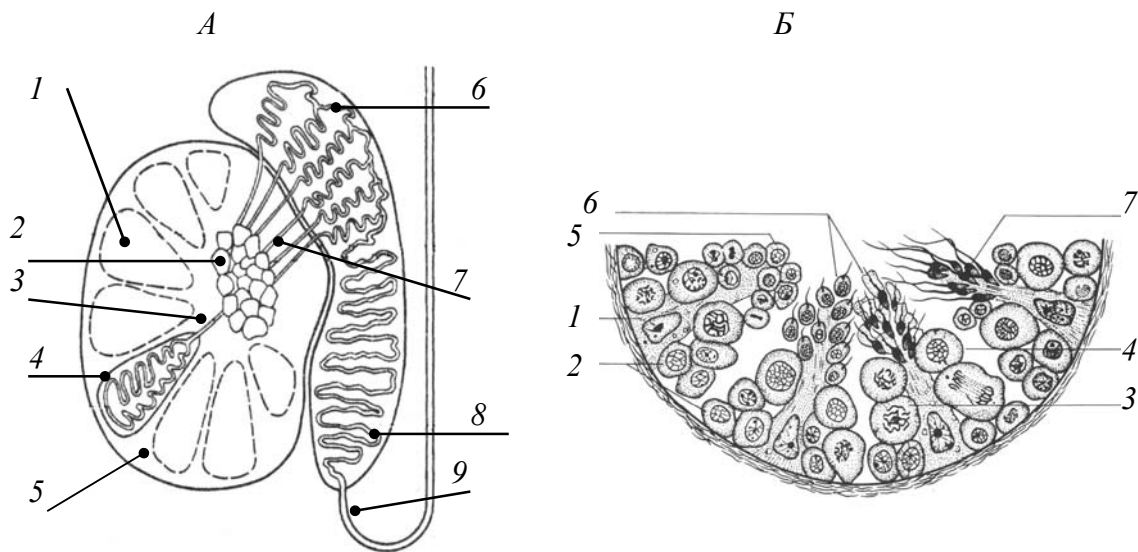


Рис. 3. Строение мужских половых желез:

- А. Упрощенная схема строения семенника (по Грину и др., 1992): 1 – долька яичка; 2 – сеть яичка (gene testis); 3 – прямой семенной каналец; 4 – семенной каналец; 5 – белочная оболочка; 6 – головка придатка; 7 – выносящие канальцы; 8 – основание придатка; 9 – семявыносящий проток.
- Б. Поперечный разрез семенного канальца (по Алмазову и Сутулову, 1978): 1 – фолликулярная клетка (клетка Сертоли); 2 – сперматогонии; 3 – сперматоциты I порядка; 4 – сперматоциты II порядка; 5 – сперматиды; 6 – последовательные стадии формирования спермиев; 7 – спермии

Семенные канальцы достигают в длину 50 см и 200 мкм в диаметре и расположены в **дольках** семенника. Оба конца канальцев соединяются с центральной областью семенника – **сетью семенника** (gene testis) короткими **прямыми семенными канальцами**. Сперма собирается в 10–20 выносящих канальцах и по ним переносится в головку **придатка**, где концентрируется в результате обратного всасывания жидкости, выделяемой семенными канальцами. В головке придатка спермии созревают и по извитому 5-метровому выносящему канальцу попадают в основание придатка. Здесь они остаются в течение короткого времени, а затем переносятся в **семявыносящий проток**,

переноса спермы в мочеиспускательный канал, а оттуда наружу (в половые пути женщины). Процесс образования спермия у человека занимает примерно 70 дней. На 1 г веса яичка образуется  $10^7$  спермиев в сутки. Спермии сохраняют жизнеспособность в женских половых путях в течение 24–72 ч, но остаются высокофертильными лишь 12–24 ч. Сперматозоид способен оплодотворить ооцит только после того, как он проведет в половых путях несколько часов, претерпевая процесс капацитации.

Стенки канальцев состоят из соединительно-тканной основы и слоя сертолиевых клеток с включенными в него половыми клетками на различных стадиях развития (рис. 3б). В центре канальца имеется просвет. По периферии располагаются самые молодые, недифференцированные мужские половые клетки – сперматогонии. **Сперматогонии** имеют округлую форму, относительно большое ядро и большое количество цитоплазмы. В результате серии митотических делений количество сперматогоний может стать очень большим. Особенности сперматогониальных делений заключаются в том, что в их ходе цитогенез не доходит до конца и в результате незавершенных делений формируется синцитий, в котором клетки сообщаются друг с другом посредством цитоплазматических мостиков (образуются клоны взаимосвязанных клеток). Так как большинство сперматогониев находятся на той или иной стадии митотического деления, то на окрашенных гематоксилином препаратах многие из них темные в силу интенсивного окрашивания хроматина и хромосом. Встречающиеся клетки Сертоли имеют неправильную грушевидную форму. Ближе к центру канальца расположены **сперматоциты I порядка**, затем **сперматоциты II порядка**, еще ближе к центру находятся овальной формы **сперматиды**, около самого просвета канальца сперматозоиды (хвост смотрит в просвет канальца). Сперматоциты II порядка вдвое, а сперматиды вчетверо мельче по объему сперматоцитов I порядка и расположены еще ближе к просвету семенного канальца. На препаратах они отличаются от сперматогониев более светлой окраской и имеют большее количество цитоплазмы. Находящиеся в семенном канальце **клетки Сертоли** выполняют поддерживающую и трофическую функции. Между соседними извитыми канальцами расположена рыхлая соединительная ткань, кровеносные сосуды, нервные волокна и интерстициальные **клетки Лейдига**, вырабатывающие мужской половой гормон тестостерон. Сперматозоиды, находясь в составе извитого канальца, не способны к оплодотворению и не обладают подвижностью. Подвиж-



ность они приобретают тогда, когда смешаются с секретом мужских половых желез (предстательная железа, семенные пузырьки, бульбоуретральная железа).

## СТАДИИ СПЕРМАТОГЕНЕЗА

Стадии сперматогенеза представлены на рис. 4.

*Стадия размножения.* Первичные половые клетки (ППК) позвоночных, оказавшись в половом гребне мужских зародышей, включаются в состав половых тяжей. Здесь они остаются до созревания, к этому времени в половых тяжах формируются полости и тяж перемещается в семенные каналцы, эпителий которых дифференцируется в клетки Сертоли, в углублениях поверхности которых происходит сперматогенез. По достижении гонады ППК делятся и образуют сперматогонии А1. Эти клетки характеризуются меньшими по сравнению с ППК размерами и овальным ядром, хроматин которого соединен с ядерной мембраной. Каждый сперматогоний типа А1 является стволовой клеткой, способной как к самопроизводству, так и к образованию клетки нового типа – бледнее окрашивающейся сперматогонии А2. А2 делятся, давая начало сперматогониям А3, которые в свою очередь дают начало сперматогониям типа А4, а эти последние – промежуточным сперматогониям. Промежуточные сперматогонии делятся, формируя сперматогонии типа В, их деление называют сперматогониальным. Сперматогониальные деления постоянно происходят у половозрелых самцов, число делений отдельного сперматогония невелико (1–14) и строго генетически определено. Большое количество сперматозоидов обеспечивается за счет деления стволовых клеток. После определенного числа делений сперматогоний передвигается ближе к просвету каналца и вступает в период роста.

*Стадия роста.* Во время данной стадии в ядрах клетки осуществляется профаза мейоза, и она (клетка) называется сперматоцит I порядка. Сперматоциты растут, увеличиваясь в размерах в 4 и более раз. Они отличаются от сперматогониев положением в стенке каналцев (ближе к просвету), более крупной величиной и более светлой окраской. В этот период они готовятся к делениям созревания, в ядрах идет редупликация ДНК, вместо диад образуются тетрады хромосом.

*Стадия созревания.* Период созревания заключается в двух последовательных делениях мейоза. В результате первого деления из сперматоцита I порядка образуются 2 сперматоцита II порядка. Из них в результате второго деления образуются 4 сперматиды. В спермато-

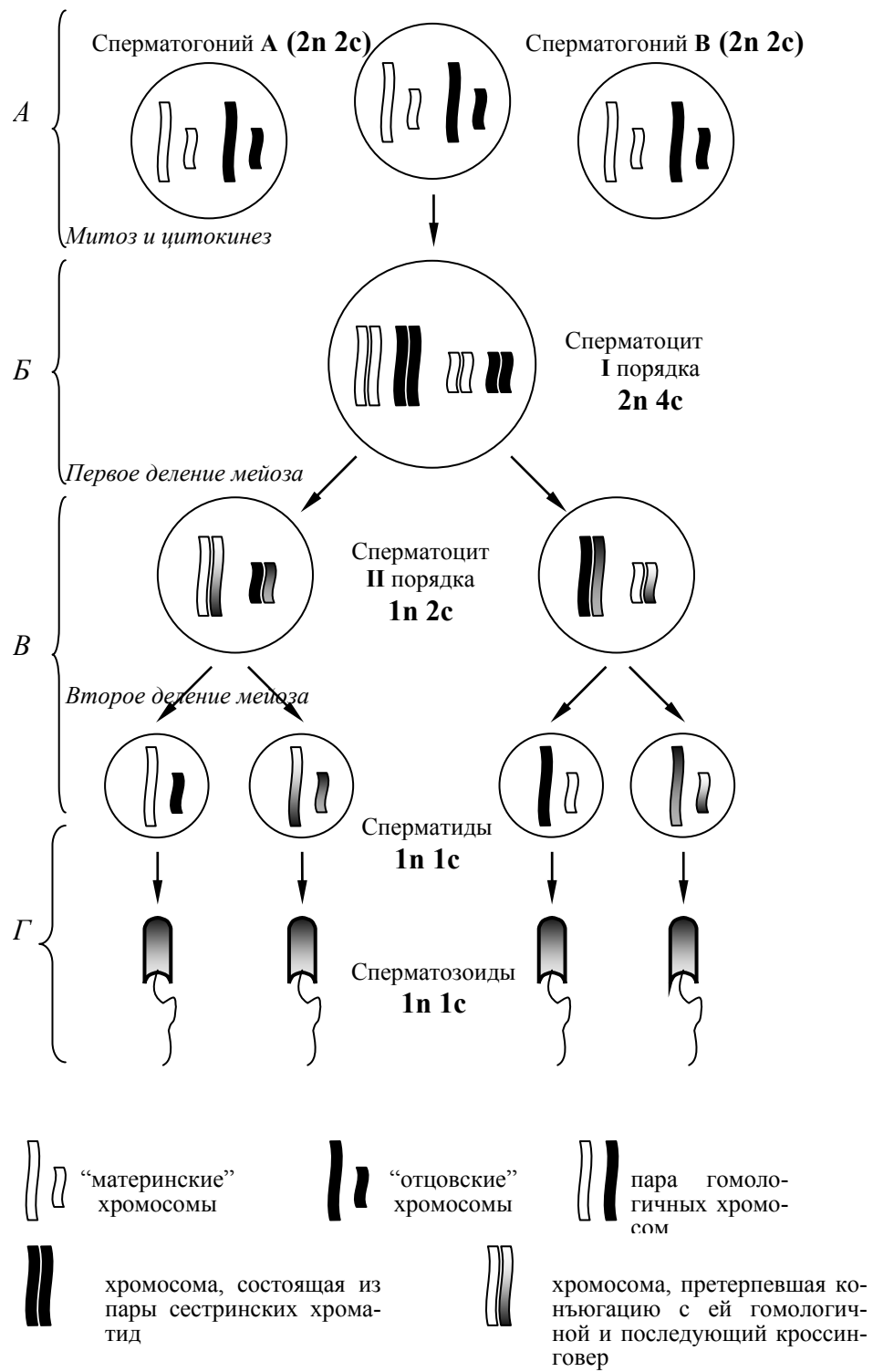


Рис. 4. Схема процесса сперматогенеза

А. Стадия размножения; Б. Стадия роста;  
 В. Стадия созревания; Г. Стадия формирования

гониях и сперматоцитах I порядка диплоидное число хромосом, в сперматиде число хромосом гаплоидное. При оплодотворении происходит соединение ядерного материала мужской и женской половых клеток. В результате зигота имеет диплоидный набор хромосом.

Мейоз создает возможности для возникновения в гаметах новых генных комбинаций. Это приводит к изменениям в генотипе и фенотипе потомства, получаемого в результате слияния гамет.

Механизмы мейоза, участвующие в создании изменчивости, сводятся к следующему:

1. Уменьшение числа хромосом от диплоидного до гаплоидного сопровождается расхождением (разделением) аллелей, так что каждая гамета несет только один аллель по данному локусу.

2. Расположение бивалентов в экваториальной пластине веретена в метафазе I и хромосом в метафазе II определяется случайным образом. Последующее их разделение в анафазах I и II соответственно, создает новые комбинации аллелей в гаметах. **Независимое распределение** приводит к случайному распределению материнских и отцовских хромосом между дочерними ядрами. Оно лежит в основе 2 закона Менделя.

3. В результате образования хиазм между гомологичными хромосомами в профазе I происходит кроссинговер, ведущий к возникновению новых комбинаций аллелей в хромосомах половых клеток.

*Стадия формирования.* Следующая стадия сперматогенеза – спермиогенез, или стадия формирования, в результате которой сперматиды преобразуются в сперматозоиды (рис. 5). На этой стадии ядро уплотняется, хроматин конденсируется и становится генетически совершенно инертным. Происходит перемещение органелл клетки: аппарат Гольджи уплотняется, прижимается к ядру и формирует акросому, смещаясь на апикальный конец, центриоли смещаются на противоположный полюс и располагаются одна ближе к ядру, другая дальше. Из дистальной центриоли начинает расти жгутик, вокруг основания жгутика в виде спиралей располагаются митохондрии. Проксимальная участвует в формировании веретена деления. Почти вся цитоплазма отторгается, зрелый сперматозоид практически ее лишен.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Строение сперматозоида.
2. Субмикроскопическое строение головки сперматозоида.
3. Субмикроскопическое строение хвостика сперматозоида.
4. Стадии сперматогенеза.
5. Формирование зрелого сперматозоида из сперматиды.

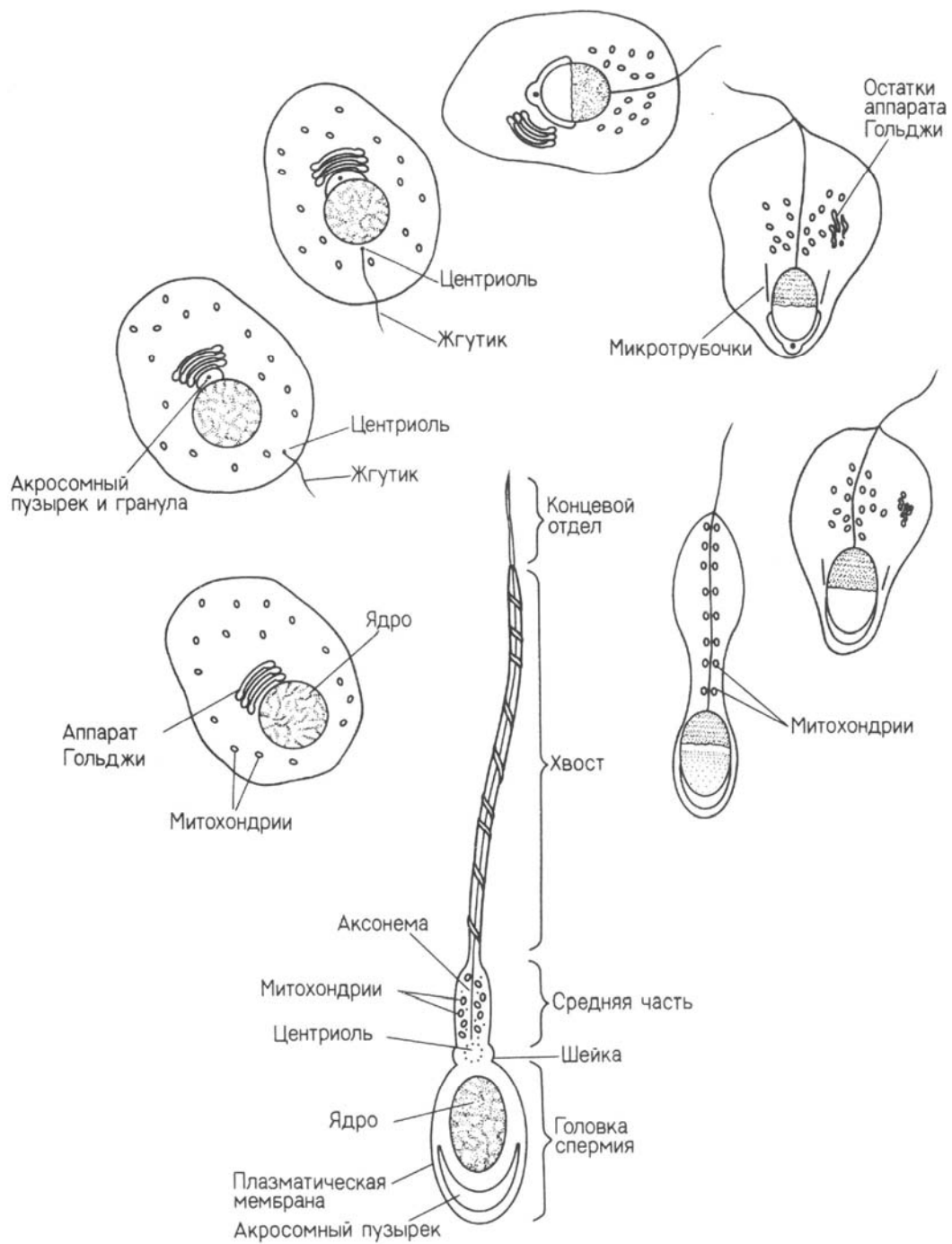


Рис. 5. Формирование сперматозоида и его строение (по Гилберту, 1993).  
 Размер зрелого спермия увеличен по отношению к другим рисункам.

## **Литература:**

### *Основная:*

1. Белоусов Л. В. Введение в эмбриологию. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 24–52.
2. Токин Б. П. Общая эмбриология. М.: Высш. школа, 1987. С. 18–55.

### *Дополнительная:*

3. Габер Е. С. и др. Сперматогенез и его регуляция. М.: Наука, 1983.
4. Гилберт С. Биология развития. Т. 1. М.: Мир, 1993.
5. Карлсон Б. М. Основы эмбриологии по Пэттену. Т. 1. М.: Мир, 1983.
6. Кноррэ А. Г. Краткий очерк эмбриологии человека. М.: Медицина, 1967.

## СОДЕРЖАНИЕ

История вопроса.....	3
Строение спермия.....	4
Развитие и созревание сперматозоидов.....	6
Стадии сперматогенеза.....	9
Контрольные вопросы.....	11
Литература.....	13

Учебное издание

**Маслова Галина Трофимовна**  
**Сидоров Александр Викторович**

**СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ**  
**МУЖСКИХ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК**

**Методические указания**  
**по курсу «Биология индивидуального развития»**  
**для студентов биологического факультета**  
**специальности Н.04.01.00 «Биология»**

В авторской редакции

Технический редактор *Т. К. Раманович*  
Корректор *П. М. Бирюкова*

Ответственный за выпуск *Г. Т. Маслова*

Подписано в печать 30.11.2001. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Гарнитура Таймс  
Печать офсетная. Усл. печ. л. 0,93. Уч.-изд. л. 0,4. Тираж 50 экз. Зак.

Налоговая льгота – Общегосударственный классификатор  
Республики Беларусь ОКРБ 007-98, ч. 1; 22.11.20.600.

Белорусский государственный университет.  
Лицензия ЛВ № 315 от 14.07.98.  
220050, Минск, проспект Франциска Скорины, 4

Отпечатано на копировально-множительной технике  
биологического факультета БГУ.  
220050, Минск, ул. Курчатова, 10.