

Н.Н.Шевлюк¹, Ф.Г.Каюмов², Т.Ж.Умбетов³, Е.В.Блинова¹, А.Г.Суербаева⁴,
М.Ф.Рыскулов⁴, Е.Е.Елина⁴, Е.А.Ленёва⁴

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННИКОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ОТРЯДОВ КЛАССА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

¹ Кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии (зав. — проф. А.А.Стадников), ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный медицинский университет» Минздрава РФ; ² лаборатория новых пород и типов скота, ГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт мясного скотоводства», г. Оренбург; ³ кафедра гистологии (зав. — канд. мед. наук Р.Е.Егембердиева), Западно-Казахстанский государственный медицинский университет им. М.Оспанова, Казахстан, г. Актобе; ⁴ кафедра зоологии и физиологии человека и животных (зав. — канд. биол. наук А.В.Давыгора), ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный педагогический университет»

С использованием обзорных гистологических, иммуноцитохимических, электронно-микроскопических и морфометрических методов исследованы семенники представителей 21 вида различных отрядов класса млекопитающих (насекомоядные, рукокрылые, грызуны, зайцеобразные, парнокопытные). Показано, что индекс семенников у исследованных видов в период репродуктивной активности колеблется в пределах 0,0005–0,001. Представлены особенности организации структурных компонентов гематотестикулярного барьера, определены видовые особенности структуры извитых семенных канальцев и интерстициальной ткани органа. Выявлено, что большей вариабельностью отличается структура интерстиция органа в сравнении с извитыми семенными канальцами. Дана морфометрическая характеристика извитых семенных канальцев и интерстициальной ткани органа в условиях репродуктивной активности и репродуктивного покоя животных.

Ключевые слова: семенник, извитые семенные канальцы, сперматогенный эпителий, гематотестикулярный барьер, интерстициальные эндокриноциты (клетки Лейдига)

Морфофункциональные характеристики органов репродуктивной системы являются ведущими критериями при оценке состояния популяций млекопитающих (как естественных биоценозов, так и сельскохозяйственных животных) [2, 4–7, 11, 21–23, 25–26]. Публикации по вопросам влияния на мужские гонады различных негативных факторов среды многочисленны [1, 3, 11, 12, 17–20]. Однако по многим аспектам морфофункциональных особенностей семенников млекопитающих естественных экосистем сведения фрагментарны либо противоречивы. Так, например, недостаточно освещены вопросы гистологической структуры семенников большинства мелких млекопитающих — многих насекомоядных, грызунов, рукокрылых [8–10, 13, 17]. Мало сведений о сезонной динамике герминативных и эндо-

кринных структур гонад животных, залегающих в зимнюю спячку [15–18, 22].

Цель настоящего исследования — определение закономерностей структурно-функциональной организации эндокринных и герминативных структур семенников представителей различных отрядов класса млекопитающих, обитающих в экологически благополучных экосистемах.

Материал и методы. В период с апреля по ноябрь сезонов 2001–2016 гг. исследованы семенники половозрелых животных — представителей различных отрядов класса млекопитающих (табл. 1–3). Материал от мелких млекопитающих естественных экосистем был взят в экологически благополучных регионах Оренбургской области, а материал от домашних животных — в хозяйствах Оренбургской области и Ставропольского края.

Для световой микроскопии материал фиксировали в 12% водном растворе нейтрального формалина, спирт-формоле, жидкости Буэна. Парафиновые срезы толщиной 5–7 мкм

Сведения об авторах:

Шевлюк Николай Николаевич (e-mail: k_histology@orgma.ru), Блинова Елена Владиславовна, кафедра гистологии, цитологии и эмбриологии, ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный медицинский университет» Минздрава РФ, 460000, г. Оренбург, ул. Советская, 6

Каюмов Фоат Галимович (e-mail: vniims.or@mail.ru), лаборатория новых пород и типов скота, ГНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт мясного скотоводства», 460000, г. Оренбург, ул. 9 Января, 29

Суербаева Айнагуль Губайдулловна (e-mail: kaf_zoology@ospu.su), Рыскулов Марат Фирдатович, Елина Елена Евгеньевна (e-mail: kaf_biology@ospu.su), Ленёва Елена Александровна, кафедра зоологии и физиологии человека и животных, ФГБОУ ВО «Оренбургский государственный педагогический университет», 460014, г. Оренбург, ул. Советская, 19

Умбетов Туракбай Жетенович (e-mail: asemaika@mail.ru), кафедра гистологии, Западно-Казахстанский государственный медицинский университет им. М.Оспанова, 030019, Казахстан, г. Актобе, ул. Маресьева, 70

Таблица 1

**Морфометрические параметры семенников у млекопитающих естественных экосистем
в период репродуктивной активности**

Отряды и семейства исследованных животных	Исследованные виды	Число исследованных особей	Морфометрические показатели семенников		
			Масса семенника (г)	Диаметр извитых семенных канальцев (мкм)	Относительная площадь интерсти- циальной ткани (%)
Отряд насекомоядные (Insectivora)	Обыкновенная бурозубка (<i>Sorex araneus</i> Linnaeus, 1758)	18	0,087±0,10	156±7	4,20±0,20
	Малая бурозубка (<i>Sorex minu- tus</i> Linnaeus, 1766)	15	0,063±0,10	150±6	4,50±0,20
Отряд рукокрылые (Chiroptera)	Двухцветный кожан (<i>Vespertilio murinus</i> Linnaeus, 1758)	16	0,032±0,005	140±8	6,1±0,3
	Малая вечерница (<i>Nyctalus leisleri</i> , Kuhl, 1817)	9	0,036±0,004	147±10	5,9±0,3
	Рыжая вечерница (<i>Nyctalus pocula</i>)	12	0,045±0,010	142±7	5,1±0,4
Отряд грызуны (Rodentia)					
Семейство беличьи (Sciuridae)	Суслик малый (<i>Spermophilus pygmaeus</i> Pallas, 1778)	48	1,05±0,10	145±6	8,1±0,5
	Суслик рыжеватый (<i>Spermophilus major</i> Pallas, 1779)	35	1,26±0,10	158,±5	6,7±0,4
	Сурок байбак (<i>Marmota bobac</i> , Muller, 1776)	18	4,00±0,20	162±7	21,4±1,9
Семейство мышиные (Muridae)	Полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771)	28	0,16±0,12	166±5	8,2±1,0
	Малая лесная мышь (<i>Apodemus uralensis</i> Pallas, 1811)	121	0,145±0,10	189±5	6,4±0,7
	Домовая мышь (<i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758)	44	0,156±0,07	183,8±8,2	7,1±0,7
	Серая крыса (<i>Rattus norvegicus</i> Berkenhout, 1769)	12	1,32±0,15	198,5±6,1	6,4±0,8
Семейство хомяковые (Cricetidae)	Обыкновенная полевка (<i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1778)	18	0,168±0,12	165,3±8,1	7,5±0,6
	Рыжая полевка (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780)	36	0,145±0,1	167,0±5,2	7,1±1,0
	Обыкновенная слепушонка (<i>Ellobius talpinus</i> Pallas, 1770)	40	0,05±0,01	151,3±7,0	3,90±0,20
	Степная пеструшка (<i>Lagurus</i> <i>lagurus</i> Pallas, 1773)	26	0,162±0,14	202,4±10,8	4,3±0,3

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: между исследованными показателями различия значимы при $P < 0,05$.

окрашивали гематоксилином Майера — эозином, перйодатом калия и реактивом Шиффа по Мак-Манусу. С использованием иммуноцитохимических методов в семенниках рыжей полевки и малой лесной мыши (наборы реактивов фирмы DakoCytomation, США) определяли выраженность экспрессии белков, являющихся маркерами про- и антиапоптотической активности (P53 и bcl2), а также маркера пролиферативной активности белка Ki-67. На 1000 клеток в случайно выбранных полях зрения подсчитывали количество клеток, дающих соответствующую позитивную иммуноцитохимическую реакцию. Результаты подсчета выражали в процентах. Для электронной микроскопии материал последовательно

фиксировали в 2,5% растворе глутаральдегида и 1% растворе четырёхокси осмия, обезжизняли в ацетоне возрастающей концентрации и заливали в эпон-812. Ультратонкие срезы, изготовленные на ультратоме LKB-5 (LKB, Швеция), подвергали двойному контрастированию растворами уранил-ацетата и цитрата свинца. Исследование ультратонких срезов и их фотографирование производили в электронном микроскопе ЭМБ 100 АК (Украина) при ув. 4500–40 000.

На гистологических препаратах определяли площади, занимаемые извитыми семенными канальцами и интерстициальной соединительной тканью, измеряли диаметр извитых семенных канальцев, объёмы интерстициальных эндокрино-

Таблица 2

**Морфометрические параметры семенников у лабораторных и домашних млекопитающих
(в период наблюдения в извитых семенных канальцах отмечался активный сперматогенез)**

Отряды и семейства исследованных животных	Исследованные виды	Число исследованных особей	Масса семенника (г)	Диаметр извитых семенных канальцев (мкм)	Относительная площадь интерстициальной ткани (%)
Отряд зайцеобразные (Lagomorpha Brandt, 1855)	Кролик домашний (<i>Oryctolagus cuniculus</i> Linnaeus, 1758)	12	1,8±0,3	178±12	6,1±0,4
Отряд хищные (Carnivora) Семейство псовые (Canidae)	Собака домашняя (<i>Canis familiaris</i>)	10	8,5±0,9	197±8	15,8±1,3
Отряд парнокопытные (Artiodactyla) Семейство свиньи (Suidae)	Свинья домашняя крупной белой породы (<i>Sus scrofa domestica</i> Linnaeus, 1758)	6	310±21	240±12	24,3±2,1
Семейство полорогие (Bovidae)	Козел оренбургской пухо- вой породы, коза домашняя (<i>Capra hircus</i> Linnaeus, 1758)	18	113±14	218±8	12,9±2,3
	Бык:				
	казахской белоголовой породы	12	355±24	206±12	12,8±1,3
	калмыцкой породы	12	390±25	200±13	13,1±2,0
	красной степной породы	12	362±26	24±10	14,8±1,5

Таблица 3

**Морфометрические показатели массы тела и семенников у сусликов малого и рыжеватого и сурка байбака
в течение весенне-летнего сезона ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)**

Исследованные животные	Время отлова и участие животных в размножении	Количество особей	Масса животных (г)	Средняя масса семенников (г)	Диаметр извитых семенных канальцев (мкм)	Относительная площадь интерстициальной ткани (%)
Рыжеватый суслик (<i>Spermophilus</i> <i>major</i>)	1-я половина апреля (репродуктивная активность)	35	396±12	1,26±0,10	158±5	6,7±0,4
	Июнь (репродуктивный покой)	30	496±28*	0,41±0,10*	68±3*	15,6±0,9*
Малый суслик (<i>Spermophilus</i> <i>pygmaeus</i>)	1-я половина апреля (репродуктивная активность)	48	198±10	1,05±0,10	145±6	8,1±0,5
	Июнь (репродуктивный покой)	33	221±12*	0,14±0,08*	54±4*	16,9±0,8*
Сурок байбак (<i>Marmota bobac</i>)	1-я половина апреля (репродуктивная активность)	18	4700±0,4	4,0±0,20	162±6	21,4±1,9
	Июнь (репродуктивный покой)	9	5800±0,5*	1,20±0,15*	59±6*	49,9±2,4*

цитов (клеток Лейдига) их ядер, подсчитывали количество функционально активных форм этих клеток в популяции [14], к которым относили клетки, имеющие значительные объёмы ядра и цитоплазмы (не менее 2/3 от средних показателей).

На электронных микрофотографиях интерстициальных эндокриноцитов определяли объёмы митохондрий и агра-

нулярной эндоплазматической сети (АЭС). Их относительный объём определяли с использованием точечной сетки (Pt=480), накладываемой на электронные микрофотографии при стандартном увеличении.

Полученные цифровые данные обрабатывали на компьютере с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.) и критериев оценки значимости результатов по Стьюденту,

с учётом вариабельности первичных измеряемых объектов и индивидуальной изменчивости.

Результаты исследования. По срокам репродуктивной активности исследованные виды разделяли на несколько групп. У ряда видов (суслики, сурки) период репродуктивной активности был коротким и приходился на ранний весенний период. После этого наступало угнетение репродуктивной активности гонад, проявляющееся уменьшением их массы, диаметра извитых семенных канальцев и остановкой сперматогенеза на ранних стадиях. В летние и осенние месяцы извитые семенные канальцы этих особей мало чем отличались от таковых в период позднего эмбриогенеза. У исследованных домашних животных сезонность в репродукции была не выражена (за исключением козлов, у которых она приходилась на осень), причём, последующее угнетение репродуктивной активности после сезона репродукции было незначительным. У большинства мелких млекопитающих пик репродуктивной активности приходился на весенне-летний период, однако, при нахождении особей в условиях достаточного количества пищевых ресурсов репродукция могла происходить и в холодный период года (например, при обитании этих животных в жилищах человека, в складских помещениях, на предприятиях пищевой промышленности). Исходя из сказанного, их мужские гонады были исследованы в период репродуктивной активности, а у видов с мало выраженной сезонной динамикой репродукции — на пике размножения. Так, у самцов домашних животных сезонность в репродукции была слабо выражена, пик репродуктивной активности у коз приходился на осень, а у коров — на весну и лето.

Масса гонад исследованных животных существенно различалась в зависимости от видовой принадлежности (см. табл. 1, 2). Так, у представителей мелких млекопитающих масса семенника составляла от нескольких десятков миллиграммов до нескольких граммов, а у копытных — несколько сотен граммов. Однако отношение семенники : масса тела не столь различалось, было довольно близким у исследованных видов и в период репродуктивной активности особи у большинства из них колебалось в пределах 0,0005–0,001.

Основной объём семенников в период репродуктивной активности занимали извитые семенные канальцы. Доля интерстициальной соединительной ткани существенно варьировала (прежде всего, в связи с видовыми особенностями животных) (см. табл. 1, 2). По состоянию сперматогенного пласта у каждого из исследованных

видов животных в сезон размножения можно было выделить 2 группы. К 1-й группе относились животные, в семенниках которых отмечался активный сперматогенез. У исследованных видов доля таких животных составляла от 60 до 85%. У них в период репродуктивной активности относительное содержание канальцев с деструкцией сперматогенного пласта было невелико и колебалось в пределах 2–3%. 2-ю группу составляли животные, которые по состоянию сперматогенного пласта не могли участвовать в репродукции. У животных этой группы в большинстве извитых семенных канальцев либо наблюдались грубые деструктивные изменения сперматогенных клеток, либо они по своей структуре ничем не отличались от эмбриональных извитых семенных канальцев, в которых выявлялись только sustentocytes (клетки Сертоли) и сперматогонии.

Структура извитых семенных канальцев у всех способных к репродукции животных исследованных видов имела сходное строение. Сперматогенный пласт был многослойный, в нем обнаруживались клетки всех стадий сперматогенеза от сперматогоний до сперматозоидов (рис. 1).

Как показали электронно-микроскопические исследования, одной из особенностей стенки гематотестикулярного барьера в семенниках исследованных видов явилось разнообразие в строении базальной мембраны, на которой расположены sustentocytes. Так, например, у представителей семейств беличьих и мышинных расположение фибриллярных структур в базальной мембране войлокообразное, а у быков фибриллярные структуры располагались параллельно (рис. 2), причём, на разных уровнях базальной мембраны фибриллярные компоненты шли в разных направлениях, т. е. в расположении фибрилл в базальной мембране наблюдалась многослойность (5–6 слоёв).

У размножающихся особей клеточные компоненты стенки извитого семенного канальца, входящие в состав гематотестикулярного барьера, характеризовались наличием большого числа механических контактов, тогда как в сезон размножения у неразмножавшихся животных связь между клеточными компонентами, формирующими гематотестикулярный барьер: sustentocytes — sustentocytes, миоидная клетка — миоидная клетка, фибробластоподобная клетка — фибробластоподобная клетка, резко нарушалась. В период снижения репродуктивной активности доля канальцев с деструкцией сперматогенного пласта у всех представителей видов с сезонным характером репродукции существенно возрастала.

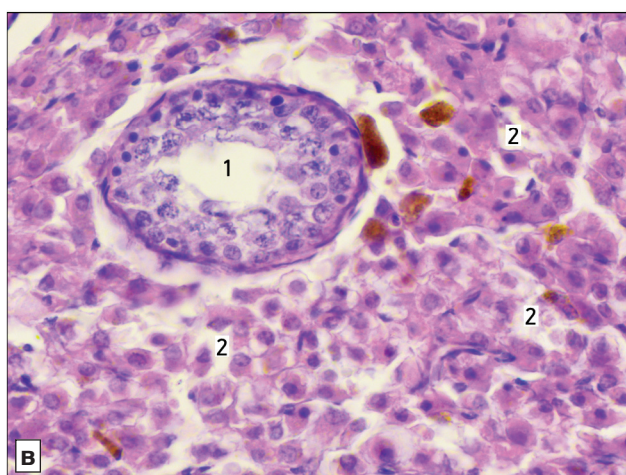
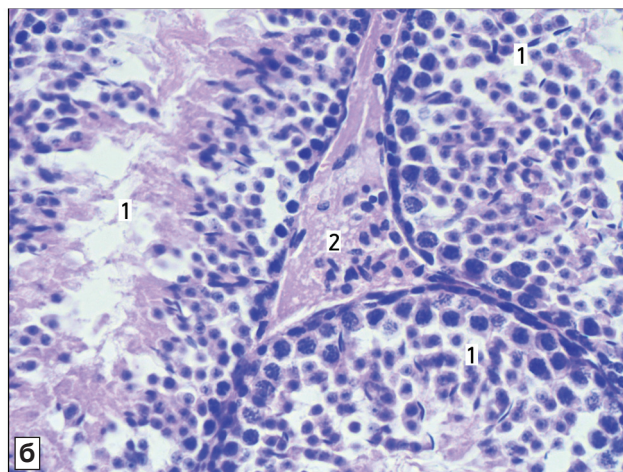
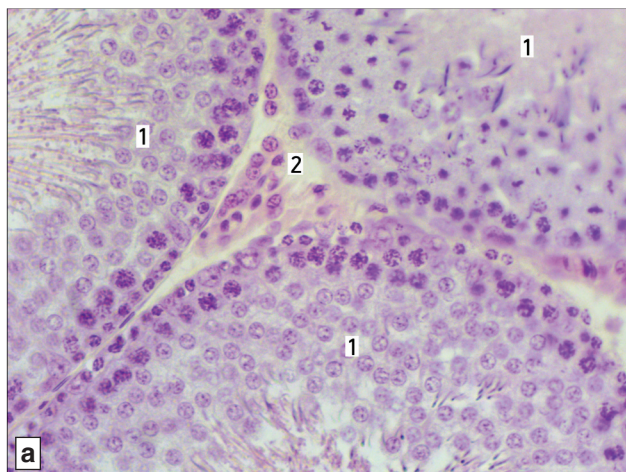


Рис. 1. Семенник серой крысы *Rattus norvegicus* (а), половозрелой домовый мыши *Mus musculus* L (б), сурка байбака *Marmotta bobac* в период репродуктивного покоя (июнь) (в).

а — в извитых семенных канальцах (1) активный сперматогенез; доля интерстициальной ткани (2) невелика; б — активный сперматогенез; доля интерстициальной ткани невелика; в — глубокое угнетение активности сперматогенеза. Окраска гематоксилином Майера — эозином

У животных с наличием сезонности в репродукции происходило изменение диаметра извитых семенных канальцев и активности сперматогенеза в них. Из исследованных видов наиболее отчетливо сезонная динамика репродуктивной активности проявлялась у представителей семейства беличьих. Диаметр извитых семенных канальцев у них в период репродуктивной активности (он приходится у этих животных на март — начало апреля) представлен в табл. 1. В период наибольшего угнетения репродуктивной активности (в июне) диаметр извитых семенных канальцев обоих видов сусликов и сурка байбака снижался более чем в 2 раза (см. табл. 3). Извитой семенной каналец сурка байбака в период сезонного угнетения репродуктивной активности был сходен по строению с таковым в период эмбриогенеза. Перед залеганием животных в зимнюю спячку (конец августа — начало сентября) он снова возрастал у этих животных до 80–90 мкм.

В интерстиции выделяют эндокринные, стромальные, сосудистые и нервные компоненты. Эндокринную функцию в интерстициальной соединительной ткани выполняют интерстициальные эндокриноциты семенников (клетки Лейдига).

Интерстициальной соединительной ткани семенников различных млекопитающих присущи сходные черты морфофункциональной организации. Содержание интерстициальной ткани в органе, а также её структура и состав в семенниках половозрелых представителей исследованных млекопитающих варьируют в широких пределах (см. табл. 1).

Основываясь на диапазоне колебаний содержания интерстициальных элементов в семенниках, исследованных животных можно подразделить на 2 группы. К 1-й группе следует отнести животных, в семенниках которых не выражены (или слабо выражены) сезонные колебания репродуктивной активности (из исследованных нами животных это крыса, все изученные виды мышей, кролик, полевки, пеструшка, свинья, быки, козёл). У половозрелых представителей этих животных содержание интерстициальной ткани в семенниках мало изменялось в течение 1 года. У разных видов позвоночных этой группы доля интерстиция в семеннике различается и весьма значительно. Так, у большинства видов 1-й группы (крыса, мыши, полевки, пеструшка, кролик) интерстиций в органе развит слабо, на его долю приходится не более 10% от площади срезов органа, а у собак и быков доля интерстиция в органе примерно в 2 раза больше, чем у перечисленных выше животных. Наибольшее содержание интерстициальной соединительной ткани у животных

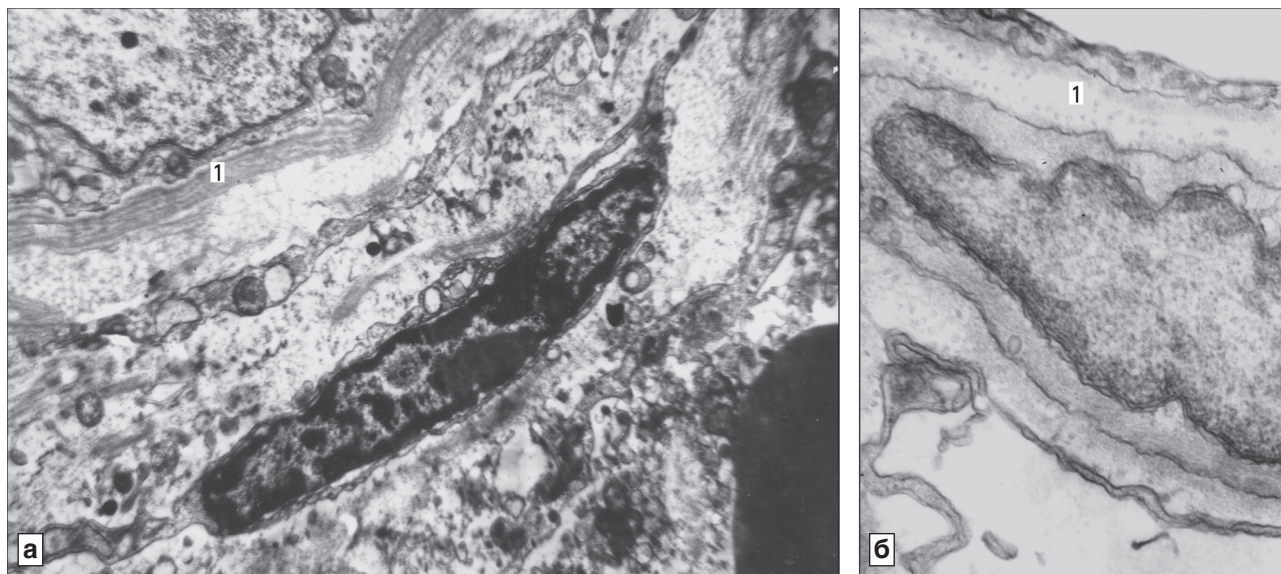


Рис. 2. Ультраструктура стенки извитого семенного канальца половозрелого быка красной степной породы (а) и половозрелой белой беспородной крысы (б).

1 — базальная мембрана. Ув.: а — 14 000; б — 40 000

1-й группы наблюдалось в семенниках свиней (20–35%, в среднем $24,4 \pm 2,1$).

Ко 2-й группе относятся животные с резко выраженными сезонными колебаниями репродуктивной активности (сурок, суслики, малая и рыжая вечерницы, козел оренбургской пуховой породы). У этих животных отмечались значительные колебания объема интерстициальной соединительной ткани в органе. В период репродуктивной активности ее содержание было наименьшим, а в период репродуктивного покоя оно возрастало в 2 раза и более. Среди этой группы животных также наблюдались видовые различия количества интерстициальной соединительной ткани в органе. Так, у сурков её содержание было наибольшим.

Количество интерстициальной соединительной ткани в семенниках разных видов значительно варьировало. Она, например, почти отсутствовала у рукокрылых, ряда грызунов (крыс, мышей) и у собак образовывала мощные перегородки между семенными канальцами, изолируя их и, по-видимому, усиливая прочность гематотестикулярного барьера.

У исследованных нами млекопитающих интерстициальная соединительная ткань в целом и эндокринные структуры семенников в частности были равномерно распределены в пределах органа. Концентрации эндокриноцитов в определенных участках органа ни у одного из исследованных видов не выявлено.

Содержание интерстициальных эндокриноцитов в семенниках различных млекопитающих значительно колебалось. Среди сельскохозяйственных животных в наибольшем количестве интерстициальные эндокриноциты содержались в семенниках свиней, быков и собак. Эти клетки в семенниках у исследованных видов имели разнообразную форму (шаровидную, эллипсоидную, полигональную, отростчатую, грушевидную, веретеновидную). Как у размножавшихся в наблюдаемый сезон особей, так и неразмножавшихся, больше половины клеток из популяции эндокриноцитов представляли собой клетки с высокой функциональной активностью, характеризовавшиеся шаровидной, эллипсоидной, грушевидной и полигональной формой, а также большими размерами цитоплазмы и ядер. Так, объёмы ядер интерстициальных эндокриноцитов у мелких млекопитающих в период репродуктивной активности колебались в пределах $65\text{--}75\text{ мкм}^2$, у собаки — $85\text{--}95\text{ мкм}^2$. Наиболее крупные размеры ядер имели интерстициальные эндокриноциты у свиньи ($100\text{--}110\text{ мкм}^2$).

У всех исследованных видов в половозрелом состоянии в семенниках не наблюдалось размножения интерстициальных эндокриноцитов (табл. 4).

Ультраструктурные характеристики интерстициальных эндокриноцитов исследованных видов различались несущественно. В состоянии функциональной активности АЭС была равномерно распределена по всему объёму цитоплазмы,

Таблица 4

Экспрессия белков, являющихся маркерами про- и антиапоптотической активности (P53 и bcl2), а также маркера пролиферативной активности белка Ki-67 в семенниках рыжей полевки и домовый мыши в условиях репродуктивной активности

Вид животного	Ki-67		P53		bcl2	
	Извитые семенные каналы	Интерстициальная ткань	Извитые семенные каналы	Интерстициальная ткань	Извитые семенные каналы	Интерстициальная ткань
Рыжая полевка (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780)	6,6±0,9	0,20±0,05	1,1±0,1	0,20±0,05	3,1±0,2	0,30±0,05
Домовая мышь (<i>Mus musculus</i> Linnaeu, 1758)	7,6±1,0	0,20±0,05	1,80±0,20	0,20±0,05	2,10±0,20	0,20±0,05

Примечание. Различия между показателями в интерстициальной ткани и семенных каналах значимы при $P < 0,05$.

при этом наблюдался везикулярный, тубулярный либо везикулотубулярный характер организации эндоплазматической сети. Митохондрии были многочисленны, их матрикс имел умеренную электронную плотность. На поверхности отдельных клеток наблюдались различной формы выпячивания плазмолеммы. Часто обнаруживались контакты отростков интерстициальных эндокриноцитов с кровеносными и лимфатическими капиллярами. В этих местах в поверхностном слое цитоплазмы эндокриноцитов содержалось много экзоцитозных пузырьков. В клетках выявлялось различное количество липидных включений от умеренной до высокой электронной плотности. Содержание лизосом было невысокое. Ядра клеток имели округлую либо овальную форму. В период изменения репродуктивной активности объём цитоплазмы интерстициальных эндокриноцитов снижался, степень снижения у разных видов значительно варьировала.

Анализ про- и антиапоптотической активности структур семенников (судя по экспрессии белков P53 и bcl2) показал низкую выраженность апоптоза в интерстициальных эндокриноцитах гонад в период репродуктивной активности (см. табл. 4). В сперматогенном пласте выраженность апоптоза была более высокой, чем в популяции интерстициальных эндокриноцитов. У исследованных грызунов в ходе сезонного угнетения сперматогенеза наблюдался либо апоптоз, либо аутоиммунное повреждение сперматогенных клеток, которое наиболее выраженным было у этих животных на заключительных этапах их онтогенеза (при осеннем угнетении сперматогенеза у перезимовавших мышей и полёвок, участвовавших в размножении только на следующий год после рождения, а также у размножав-

шихся в сезон рождения сеголеток). У долгоживущих видов грызунов, продолжительность жизни которых достигает 6–8 лет, а половозрелость наступает на 2-й год жизни (сурки, суслики, обыкновенная слепушонка), ежегодное сезонное угнетение сперматогенеза происходило путём апоптоза без аутоиммунного повреждения сперматогенных клеток.

Обсуждение полученных данных. Извитые семенные каналы всех исследованных видов млекопитающих построены по единому плану и различаются только некоторыми деталями. Это может свидетельствовать о том, что сформированная в процессе эволюции системная организация семенников обеспечивает в значительно меняющихся условиях среды возможности адаптации органов репродуктивной системы в связи с требованиями репродуктивной стратегии видов [15, 22].

Структура интерстициальной ткани существенно различается у разных видов (по степени развития, содержанию стромальных и эндокринных элементов, кровеносных и лимфатических сосудов).

Согласно нашим данным, наибольшее содержание стромальных элементов в интерстиции наблюдается в семенниках у свиней, у самцов которых доля указанных структур превышает 15%. Умеренное либо значительное содержание стромальных элементов выявлено в семенниках собак и быков, а у большинства грызунов оно умеренное либо низкое.

По степени развития эндокринной части в семенниках первое место из исследованных нами позвоночных занимают сурки. Доля эндокриноцитов в интерстиции их семенников доходит до 20%, а в период репродуктивного покоя занима-

ет более половины объёма органа при чрезвычайно низком содержании стромальных элементов в гонадах этих животных. У остальных исследованных млекопитающих содержание эндокринных структур в органе низкое либо умеренное (2–10%) и, вероятно, является видоспецифичным.

Функциональная активность интерстициальных эндокриноцитов в меньшей степени подвержена сезонным колебаниям по сравнению с герминативной частью, что, очевидно, связано с ее участием не только в обеспечении регуляции репродукции, но и в регуляции других важных функций организма [15, 17, 22, 24].

Наши морфофункциональные данные об эндокринных и герминативных структурах гонад крупного и мелкого рогатого скота согласуются со сведениями, полученными на примере этих животных из Южного полушария (с той лишь разницей, что пик репродукции у них приходится на другие месяцы, так как в Южном и Северном полушариях зима и лето приходятся на разные месяцы) [22, 23].

Сравнительный светооптический и ультраструктурный анализ интерстициальной ткани семенников позвоночных показал, что, как правило, в участках интерстиция, в которых отчётливо выражены фибриллярные компоненты соединительной ткани, эндокринные структуры либо отсутствуют, либо имеются в небольшом количестве. Это позволяет говорить о том, что между стромальными и эндокринными компонентами интерстициальной ткани существуют взаимоотношения, сходные с конкурентными. Наличие такой зависимости косвенно подтверждает повышение доли стромальных компонентов в интерстиции многих позвоночных во время регрессивной стадии и стадии репродуктивного покоя мужских гонад. В то же время имеются и исключения из этой закономерности: так, в интерстициальной ткани семенников сурков как в период репродуктивной активности, так и в период репродуктивного покоя доля стромальных компонентов остаётся невысокой.

ЛИТЕРАТУРА

- Байtimiрова Е.А., Мамина В.П., Жигальский О.А. Размножение европейской рыжей полёвки (*Myodes glareolus*: Rodentia) в условиях естественных геохимических аномалий // Журн. общей биологии. 2010. Т. 71, № 2. С. 176–186.
- Бороздин Э.К. Спермиогенез и цикл семенного эпителия у северного оленя // Арх. анат. 1964. Т. 46, вып. 5. С. 33–39.
- Володина В.В., Грушко М.П., Фёдорова Н.Н. Характеристика репродуктивных органов каспийского тюленя (*Phoca caspica*, Gmelin, 1788) в условиях антропогенного прессинга // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11, № 3. С. 129–139.
- Каюмов Ф.Г., Шевлюк Н.Н., Сурундаева Л.Г. и др. Морфофункциональная характеристика извитых семенных канальцев семенников крупного рогатого скота // Морфология. 2016. Т. 149, вып. 3. С. 100.
- Котарев В.И., Ульянов А.Г., Торгун П.М. Кариометрические исследования суспензий, интерстициальных эндокриноцитов и сперматогенных клеток яичек у баранов в различные сезоны года // Журн. анат. и гистопатол. 2015. Т. 4, № 1 (13). С. 45–49.
- Котарев В.И., Ульянов А.Г., Торгун П.М. Морфофункциональные изменения гипофиза и семенников у баранов русской длинношерстной породы в различные сезоны года // Овцы, козы, шерстяное дело. 2015. № 1. С. 39–42.
- Кудряшова И.В. Динамика состояния сперматогенного эпителия марала в течение годового цикла // Изв. Алтайск. гос. ун-та. 2010. № 3–1. С. 33–37.
- Ленёва Е.А., Шевлюк Н.Н. Морфофункциональная характеристика органов мужской половой системы у рукокрылых Южного Урала // Морфология. 2013. Т. 144, вып. 5. С. 90–91.
- Мамина В.П. Морфофункциональный анализ семенников и сперматозоидов в оценке репродуктивного успеха самцов рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) // Изв. РАН. Серия биол. 2012. № 5. С. 554–562.
- Мамина В.П., Жигальский О.А. Репродуктивные потери у мелких млекопитающих: роль самок и самцов // Докл. АН. 2009. Т. 425, № 4. С. 1–3.
- Мамина В.П., Шейко Л.Д. Оценка функционального состояния семенников и яичников у крыс, подвергнутых действию шестивалентного хрома в малых дозах // Проблемы репродукции. 2017. Т. 23, № 1. С. 25–28.
- Никитин А.И. Вредные факторы среды и репродуктивная система человека (ответственность перед будущими поколениями). СПб.: ЭЛБИ-СПб, 2005.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л. Мелкие млекопитающие садов трёх городов разного географического ранга // Докл. АН. 2010. Т. 435, № 6. С. 842–845.
- Ухов Ю.И., Астраханцев А.Ф. Морфометрические методы в оценке функционального состояния семенников // Арх. анат. 1983. Т. 84, вып. 3. С. 66–72.
- Шевлюк Н.Н. Сравнительная морфофункциональная характеристика эндокриноцитов семенников позвоночных (онтогенез, сезонные изменения, действие экстремальных факторов): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1997.
- Шевлюк Н.Н. Основные принципы и закономерности структурно-функциональной организации эндокринных и герминативных структур семенников позвоночных // Морфология. 2003. Т. 121, вып. 2–3. С. 179–180.
- Шевлюк Н.Н., Бекмухамбетов Е.Ж., Мамырбаев А.А. и др. Биология размножения, стратегия выживания и механизмы адаптации позвоночных антропогенных ландшафтов. Оренбург: Изд-во ОГМУ, 2016.
- Шевлюк Н.Н., Елина Е.Е. Биология размножения обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus*. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2008.

19. Baker P., Ansell R., Dodds P. et al. Factor affecting the distribution of small mammals in an urban area // *Mammal. Rev.* 2003. Vol. 33, № 1. P. 95–100.
20. Damek-Poprava M., Sawicka-Kapusta K. Histopathological changes in the liver, kidneys and testis of bank voles environmentally exposed to heavy metal emissions from the steelworks and zinc smelter in Poland // *Environ Res.* 2004. Vol. 96, № 1. P. 72–78.
21. Gofur M.R., Khan M.Z.I., Karim M.R., Islam Bangl M.N. Histomorphology and histochemistry of testis of indigenous bull (*Bos indicus*) of Bangladesh // *J. Vet. Med.* 2008. Vol. 6, № 1. P. 67–74.
22. Lincoln G.A. Seasonal aspects of testicular function // *The testis*. N.Y.: Raven press, 1981. P. 255–302.
23. Lincoln G.A., Lincoln C.E., Mc Neilly A.S. Seasonal cycles in the blood plasma concentration of FSH, inhibin and testosterone and testicular size in rams of wild, feral and domesticated breeds of sheep // *J. Reprod. Fertil.* 1990. Vol. 88, № 2. P. 623–633.
24. Stefan V., Steimer T. The Leydig cell of a hypogonadic rodent (*Ellobius lutescens*, Th.): correlation between ultrastructure and biosynthetic activity // *Biol. Reprod.* 1978. Vol. 19, № 5. P. 913–921.
25. Wrobel K.H. The postnatal development of the bovine Leydig cell population // *Zuchthygiene.* 1990. Vol. 25, № 2. P. 51–60.
26. Wrobel K.H., Dostal S., Schimmel M. Postnatal development of the tubular lamina propria and intertubular tissue in the bovine testis // *Cell Tiss. Res.* 1988. Vol. 252, № 3. P. 639–653.

Поступила в редакцию 14.04.2017
Получена после доработки 30.05.2017

COMPARATIVE MORPHO-FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF THE TESTES IN THE REPRESENTATIVES OF VARIOUS ORDERS OF THE MAMMALIAN CLASS

N.N. Shevlyuk¹, F.G. Kayumov², T.Zh. Umbetov³, Ye. V. Blinova¹, A.G. Suerbayeva⁴, M.F. Ryskulov⁴, Ye. Ye. Yelina⁴, Ye. A. Lenyova⁴

Using general histological, electron microscopic, immunocytochemical and morphometric methods, the testes were studied in the representatives of 21 species of various orders of the mammalian class (insectivores, bats, rodents, lagomorphs, and artiodactyls). It was shown that the testes index in the species examined during the period of reproductive activity varied from 0.0005 to 0.001. The peculiarities of the organization of structural components of the blood-testis barrier are presented. Species-related features of the structure of convoluted seminiferous tubules and interstitial tissue of the organ are determined. It was found that the structure of the organ interstitium was more variable as compared to that of the convoluted seminiferous tubules. The morphometric characteristics of convoluted seminiferous tubules and the interstitial tissue in the periods of animal reproductive activity and reproductive quiescence are presented.

Key words: *testis, convoluted seminiferous tubules, spermatogenic epithelium, blood-testis barrier, interstitial endocrinocytes (Leydig cells)*

¹ Department of Histology, Cytology and Embryology, Orenburg State Medical University; ² State Scientific Institution All-Russian Research Institute of Beef Cattle Breeding; ³ Department of Histology, West Kazakhstan M. Ospanov State Medical University, Oktobe, Kazakhstan; ⁴ Department of Zoology and Human and Animal Physiology, Orenburg State Pedagogical University