

ESPERMATOGÊNESE EM UMA VISÃO MICROSCÓPICA

(Spermatogenesis in a microscopic view)

Matheus Arruda TAVARES^{1*}; Gabriele Maria Oliveira UCHÔA¹; Marília Sousa MACHADO¹; Leonardo dos Santos FARRAPO¹; Sara Barbosa COSTA¹; Ricardo TONIOLLI²

¹Faculdade de Veterinária da Universidade Estadual do Ceará (UECE). Av. Doutor Silas Munguba, 1700, Campus do Itaperi, Fortaleza/CE. CEP: 60.714-903; ²Laboratório de Reprodução Suína e Tecnologia de Sêmen da FAVET / UECE. *E-mail: matheus.contato.arruda@gmail.com

RESUMO

A espermatogênese é um processo complexo e altamente regulado que ocorre nos túbulos seminíferos dos testículos, sendo essencial para a produção de espermatozoides viáveis e, conseqüentemente, para a reprodução. Esse processo envolve três fases principais: a espermatocitogênese, caracterizada por divisões mitóticas das espermatogônias; a fase meiótica, na qual os espermatócitos primários e secundários sofrem divisões meióticas para formar espermátides haplóides; e a espermiogênese, etapa final de diferenciação das espermátides em espermatozoides maduros, sem ocorrência de divisões celulares. As células de Sertoli desempenham papel fundamental ao fornecer suporte estrutural e nutricional às células germinativas em desenvolvimento, além de formar a barreira hematotesticular que protege as células germinativas de possíveis agressões imunológicas. A compreensão detalhada da espermatogênese é crucial para o entendimento da fisiologia reprodutiva e para o diagnóstico de distúrbios da fertilidade masculina. Além disso, técnicas histológicas avançadas, como a microscopia de fluorescência, têm sido empregadas para visualizar e analisar as diferentes fases da espermatogênese, permitindo a identificação de alterações morfológicas e funcionais nas células germinativas. Estudos utilizando microscopia confocal, por exemplo, possibilitam a observação tridimensional das estruturas testiculares, contribuindo para uma análise mais precisa do processo espermatogênico.

Palavras-chave: Sistema reprodutor, túbulos seminíferos, células germinativas, microscopia.

ABSTRACT

Spermatogenesis is a complex and highly regulated process that takes place in the seminiferous tubules of the testes and is essential for the production of viable spermatozoa and, consequently, for reproduction. This process involves three main phases: spermatocytogenesis, characterized by mitotic divisions of spermatogonia; the meiotic phase, during which primary and secondary spermatocytes undergo meiotic divisions to form haploid spermatids; and spermiogenesis, the final stage in which spermatids differentiate into mature spermatozoa without any further cell division. Sertoli cells play a fundamental role by providing structural and nutritional support to the developing germ cells, as well as forming the blood-testis barrier, which protects germ cells from potential immunological threats. A detailed understanding of spermatogenesis is crucial for comprehending reproductive physiology and diagnosing male fertility disorders. Moreover, advanced histological techniques, such as fluorescence microscopy, have been used to visualize and analyze the different stages of spermatogenesis, allowing for the identification of morphological and functional changes in germ cells. Studies using confocal microscopy, for instance, enable three-dimensional observation of testicular structures, contributing to a more accurate analysis of the spermatogenic process.

Keywords: Reproductive system, seminiferous tubules, germ cells, microscopy.

INTRODUÇÃO

O sistema reprodutivo do macho é constituído pelos testículos, epidídimos, ductos deferentes, uretra, glândulas genitais acessórias e pênis (EURELL e FRAPPIER, 2012), estando esses órgãos envolvidos no desenvolvimento, amadurecimento, transporte e armazenamento dos espermatozoides (KÖNIG e LIEBICH, 2016). Os testículos apresentam

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

duas funções principais: a esteroidogênese, referente à síntese dos hormônios esteroides, e a espermatogênese, responsável pela produção dos espermatozoides, que acontece devido a interação entre vários tipos celulares, como as células de Sertoli e as da linhagem espermatogênica (MURTA *et al.*, 2013).

Conhecer o processo da espermatogênese é fundamental para o entendimento da reprodução, visto que ela possui um mecanismo altamente especializado, responsável pela produção de células espermáticas viáveis. Inicialmente, as células germinativas primordiais dão origem às espermatogônias, que passam por um processo de diferenciação, dando origem às espermatídes, que já são células haploides, com redução do número de cromossomos. Posteriormente, as espermatídes passam pela fase de espermiogênese, na qual sofrem modificações morfológicas que culmina na produção dos espermatozoides (STAUB e JOHNSON, 2018). A regulação deste processo envolve complexas interações hormonais e a atuação das células de Sertoli (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

A espermatogênese, cujo objetivo é desenvolver e transformar as células germinativas, é subdividida em 3 fases: A primeira denominada de espermatocitogênese, consiste na divisão mitótica das várias gerações de espermatogônias do tipo B, promovendo renovação contínua do sistema celular. A segunda é a das meiose que envolve os espermatócitos, com a produção de células haploides denominadas espermatídes. Já a terceira é denominada de espermiogênese ou diferenciação, na qual as espermatídes se diferenciam em espermatozoides, que posteriormente são liberados para os túbulos seminíferos pelo processo de espermiação (STOUT, 2005).

A meiose é iniciada somente na puberdade, com a formação de gametas haploides necessários para a fertilização (FENG *et al.*, 2014), sendo importante se conhecer a duração do ciclo do epitélio seminífero, visto que ela é variável entre as espécies animais (STAUB e JOHNSON, 2018). Em cães, a duração da espermatogênese é em torno de 60 dias, até a liberação no lúmen do túbulo seminífero do espermatozoide (MASCARENHAS *et al.*, 2015).

Em touros, o ciclo do epitélio seminífero, que se traduz pelo intervalo de tempo necessário para que um conjunto de células germinativas passe por estágios específicos de maturação histológica dentro dos túbulos seminíferos, dura cerca de 13,5 dias. Entretanto, para que uma espermatogônia do tipo A evolua até a formação de um espermatozoide maduro, esse ciclo precisa se repetir aproximadamente 4,5 vezes, o que equivale a 61 dias de espermatogênese total. Tal repetição ocorre pois diferentes gerações celulares se sobrepõem temporalmente dentro dos túbulos, resultando em um processo contínuo de produção de espermatozoides (STAUB e JOHNSON, 2018).

No carneiro, esse ciclo é dividido em 8 fases para completar a espermatogênese e são necessários de 4 a 5 ciclos para a liberação dos espermatozoides no lúmen do túbulo seminífero (SOUSA, 2010). Verifica-se um padrão de associação celular que se repete a cada 9 dias no cachaço, 10 dias no carneiro, 12 dias no garanhão e 14 dias no touro (SANTOS *et al.*, 2011).

Na reprodução de camundongos o início do processo ocorre muito rápido, com agrupamento de células a cada 8,6 dias, durante os quais uma série de associações celulares repetidas dão origem aos 12 estágios do ciclo do epitélio seminífero. O ciclo do epitélio seminífero é encontrado em formas semelhantes nos testículos de todas as espécies de mamíferos (KLUIN *et al.*, 1982). A duração da espermatogênese em humanos é de 74 dias, enquanto um ciclo do epitélio seminífero é de 16 dias e o 12 é o número de estágios discerníveis (MUCIACCIA *et al.*, 2013).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

A célula é a menor unidade presente em um organismo vivo e o entendimento do seu funcionamento, junto com as organelas, é fundamental para estudos nas áreas de imunologia, fisiologia e patologia (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013). A microscopia óptica, proporciona a observação das estruturas celulares (EURELL e FRAPIER, 2012). No caso de estruturas muito pequenas, recomenda-se o uso do microscópio eletrônico (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013). O objetivo desta revisão foi abordar a espermatogênese sob uma visão microscópica, enfatizando as etapas deste processo e as modificações celulares envolvidas.

DESENVOLVIMENTO

Técnicas microscópicas para estudo da espermatogênese

A coloração dos tecidos é indispensável na histologia, já que a maioria das células e componentes extracelulares são incolores e invisíveis ao microscópio óptico sem o uso de corantes, que tem por função tornar os diversos componentes teciduais visíveis e distinguíveis entre si. Componentes com carga negativa, como os ácidos nucleicos, têm afinidade por corantes básicos e são denominados basofílicos. Os componentes catiônicos, como as proteínas, coram-se mais com corantes ácidos e são chamados acidofílicos (MESCHER, 2018).

Os corantes mais usados são a hematoxilina/eosina. A eosina cora os componentes básicos em tons do rosa ao vermelho. A hematoxilina cora os componentes ácidos em cor azulada ou arroxeada (GARTNER e HIATT, 2017). Esses corantes são empregados em estudos da morfologia, permitindo a observação das estruturas e a identificação de características morfológicas (SILVA *et al.*, 2009), além da identificação de células no epitélio seminífero (NUNES *et al.*, 2013). São usados na análise das alterações histológicas e morfométricas, em gafanhotos, devido a variações no ambiente luminoso (FERREIRA *et al.*, 2006).

Outras técnicas são empregadas para identificar alterações morfológicas nos túbulos seminíferos. A reação do ácido periódico de Schiff (PAS), utiliza estruturas ricas em carboidratos, corando essas macromoléculas com uma tonalidade púrpura ou rocha avermelhada. Essa técnica é particularmente útil na avaliação da espermatogênese (SAWHNEY *et al.*, 2005). Segundo Haschek *et al.* (2009) a classificação do ciclo espermatogênico em ratos, utiliza o PAS para visualizar o desenvolvimento da morfologia do acrossomo das espermátides.

A microscopia óptica é uma ferramenta essencial na análise histológica, baseada em um sistema de lentes que proporciona grande aumento e boa resolução (GARTNER e HIATT, 2017). Ela contempla métodos especializados, como a microscopia confocal e a de polarização, que se baseiam na interação da luz com os componentes teciduais para revelar e estudar diversas características estruturais dos tecidos. A microscopia de contraste de fase emprega um sistema de lentes que gera imagens visíveis de objetos transparentes, sendo particularmente útil para a observação de células vivas em cultura (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

A microscopia de fluorescência baseia-se na excitação de fluorocromos que, ao absorverem luz em um comprimento de onda específico, emitem luz em um comprimento de onda maior, permitindo a identificação precisa de estruturas celulares. Essa abordagem é amplamente utilizada para identificar e localizar proteínas, ácidos nucleicos e outras biomoléculas, sendo essencial para estudos de expressão gênica, interações moleculares e dinâmica celular (STOCKERT e BLÁZQUEZ-CASTRO, 2017).

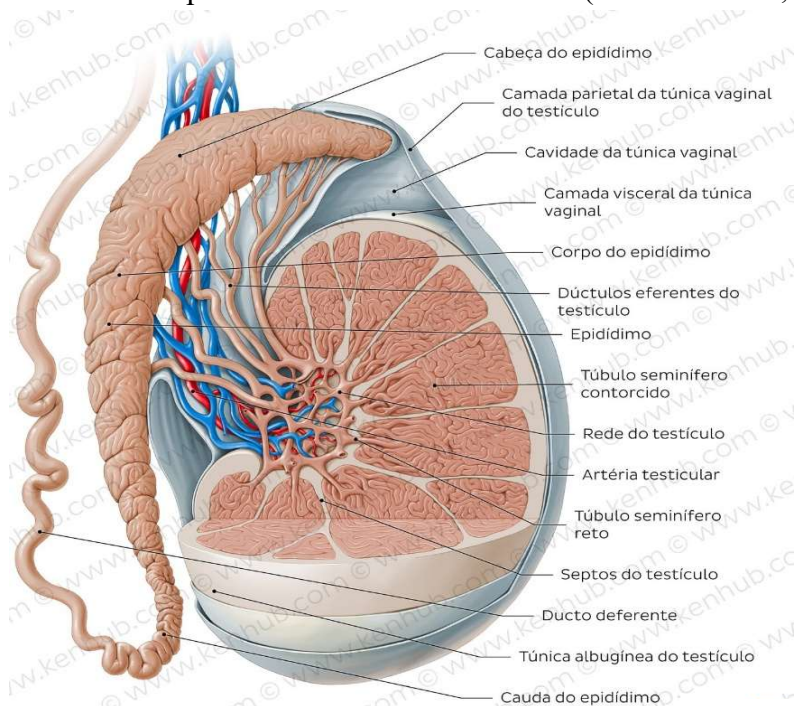
A microscopia eletrônica utiliza feixes de elétrons, com altíssima resolução, focalizados por lentes eletromagnéticas e revela detalhes estruturais com precisão (GARTNER e HIATT, 2017). O microscópio eletrônico de transmissão (MET) atinge resoluções de até 0,2nm, ideal para observar organelas em cortes ultrafinos contrastados com metais pesados (CRESPILHO *et al.*, 2006). Já o microscópio eletrônico de varredura (MEV) fornece imagens tridimensionais da superfície das amostras com resolução de 10nm (MESCHER, 2018), podendo acompanhar o desenvolvimento da espermatogênese, com imagens tridimensionais da superfície dos túbulos seminíferos (SIMÕES *et al.*, 2016).

A imunohistoquímica emprega a interação específica entre antígenos e anticorpos para detectar proteínas específicas, possibilitando as análises teciduais. Existem métodos diretos, nos quais o anticorpo já vem marcado, e métodos indiretos, que envolvem um anticorpo primário não marcado e um anticorpo secundário conjugado a um marcador (MESCHER, 2018). Os métodos indiretos permitem marcar simultaneamente várias proteínas, facilitando a identificação de subtipos de espermatogônias e alterações celulares (NIEDENBERGER e GEYER (2018).

A combinação de critérios morfológicos com a coloração imunohistoquímica também tem sido fundamental na avaliação da maturação das células de Sertoli e na análise da espermatogênese em contextos clínicos. Essa técnica é especialmente útil para estudar o desenvolvimento inicial das células germinativas masculinas (MAYMON *et al.*, 2002).

Estrutura microscópica dos testículos e dos túbulos seminíferos

As gônadas masculinas, os testículos (Fig. 01), são órgãos pares localizados na bolsa escrotal. Embriologicamente, originam-se do primórdio gonadal e, durante o desenvolvimento embrionário, ocorre a descida testicular, caracterizado pela migração dos testículos da parede posterior da cavidade peritoneal até a bolsa escrotal (MOORE *et al.*, 2016).



(Fonte: <https://www.kenhub.com/pt/library/anatomia/epididimo>)

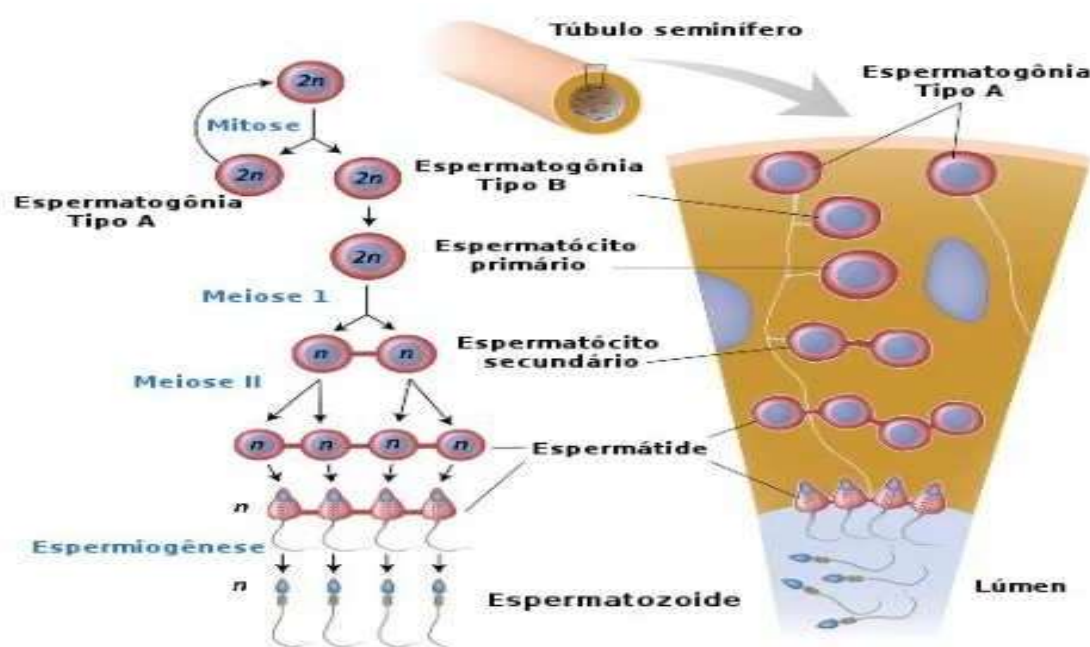
Figura 01: Ilustração esquemática de um testículo, epidídimo, ducto deferente e cordão espermático de um bovino.

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Vale ressaltar que esse deslocamento é crucial, visto que a temperatura mais baixa do escroto é indispensável para o desenrolar da espermatogênese e a produção adequada dos espermatozoides (KÖNIG e LIEBICH, 2016). Acredita-se que a impossibilidade de descida de um ou ambos os testículos do animal, condição conhecida como criptorquidismo, seja hereditária (BERGH e SÖDER, 2007). É importante salientar que, em mamíferos, a variação no volume do parênquima testicular constitui um dos principais fatores determinantes das diferenças observadas na eficiência de todo o processo da espermatogênese entre as diferentes espécies (FRANÇA e GODINHO, 2003).

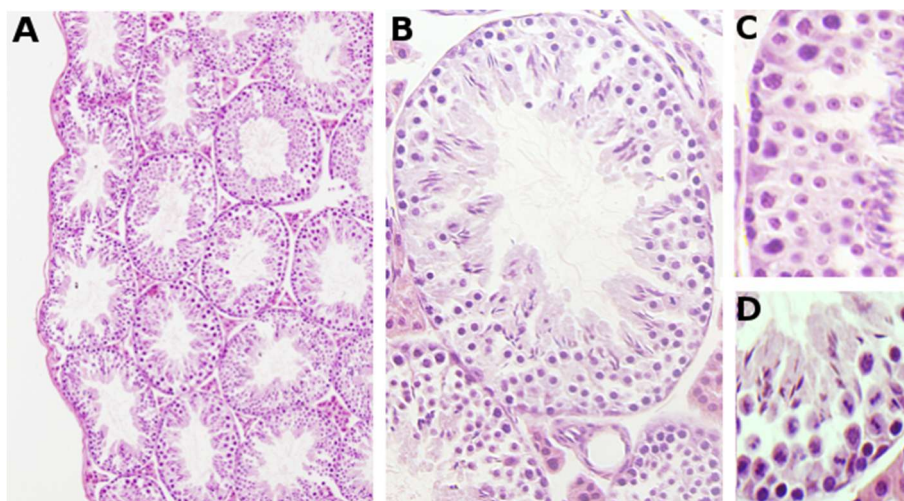
Sabe-se que, para a produção de células haploides, é necessário que ocorra a meiose. Neste processo, uma única célula germinativa diploide origina quatro células-filhas, ou gametas, haploides. Em machos, essas células germinativas passam por desenvolvimentos morfológicos distintos e por fim, originam o espermatozoide (Fig. 02) (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).



(Fonte: MESTRE, 2012)

Figura 02: Diferentes etapas da espermatogênese.

É válido compreender que os testículos são subdivididos em dois compartimentos, baseando-se tanto em suas características morfológicas quanto funcionais. O parênquima testicular de mamíferos eutérios sexualmente maduros é constituído, principalmente, pelo parênquima tubular, variando de 70 a 90% entre as espécies existentes (FRANÇA e GODINHO, 2003). Animais eutérios são mamíferos vivíparos com placentas, que garante o total desenvolvimento do novo indivíduo, no seu organismo dentro do útero (SOUZA, 2019). Este compartimento é envolto pela túnica própria e formado pelos túbulos seminíferos (Fig. 03), também denominados de cordões testiculares (FRANÇA e GODINHO, 2003).

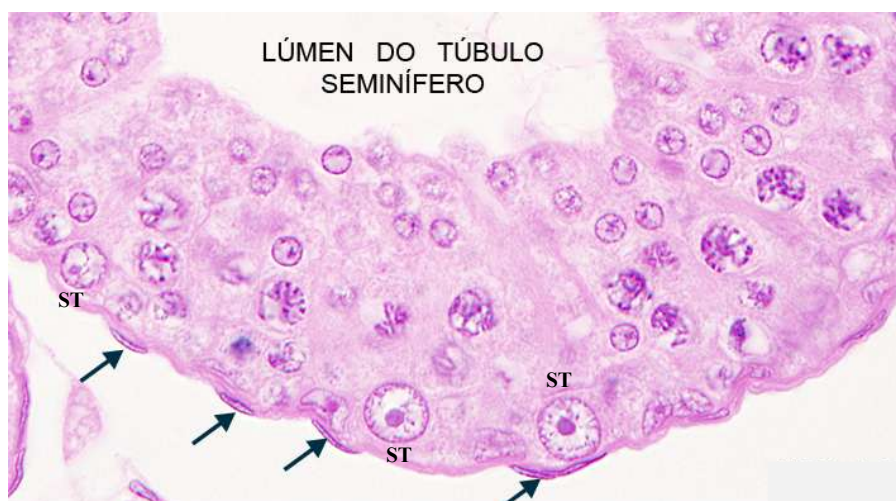


(Fonte: <https://mmegias.webs.uvigo.es/02-english/2-organos-a/imagenes-grandes/reproductor-tubulos.php>)

Figura 03: Túbulos seminíferos e tecidos intertubulares, no testículo do camundongo. (H&E)

O compartimento intertubular, é composto pelas células de Leydig, vasos sanguíneos e linfáticos, nervos e fibras conjuntivas. Entre as diferentes espécies de mamíferos domésticos, há grande variabilidade quanto à proporção volumétrica dos constituintes deste compartimento, cujo elemento em maior proporção são as células de Leydig (MURTA *et al.*, 2013), responsáveis pela produção de esteroides, sobretudo a testosterona. Alguns fatores influenciam na quantidade dessas células presentes, como a quantidade de hormônio luteinizante (LH) disponível e o número de receptores desse hormônio em cada célula (NAVARRO *et al.*, 2004).

A extremidade dos túbulos seminíferos é seguida pelos túbulos retos, cuja função é conectar os túbulos seminíferos à rede testicular no mediastino do testículo, a qual possui um revestimento composto por epitélio simples pavimentoso ou cúbico. Inicialmente, os túbulos retos são constituídos pelas células de Sertoli (Fig. 04) (GENEDY *et al.*, 2019), que além da regulação da espermatogênese, evitam o refluxo do fluido testicular (MONTANARI, 2015).



(Fonte: <https://mol.icb.usp.br/index.php/21-2-aparelho-reprodutor-masculino/>)

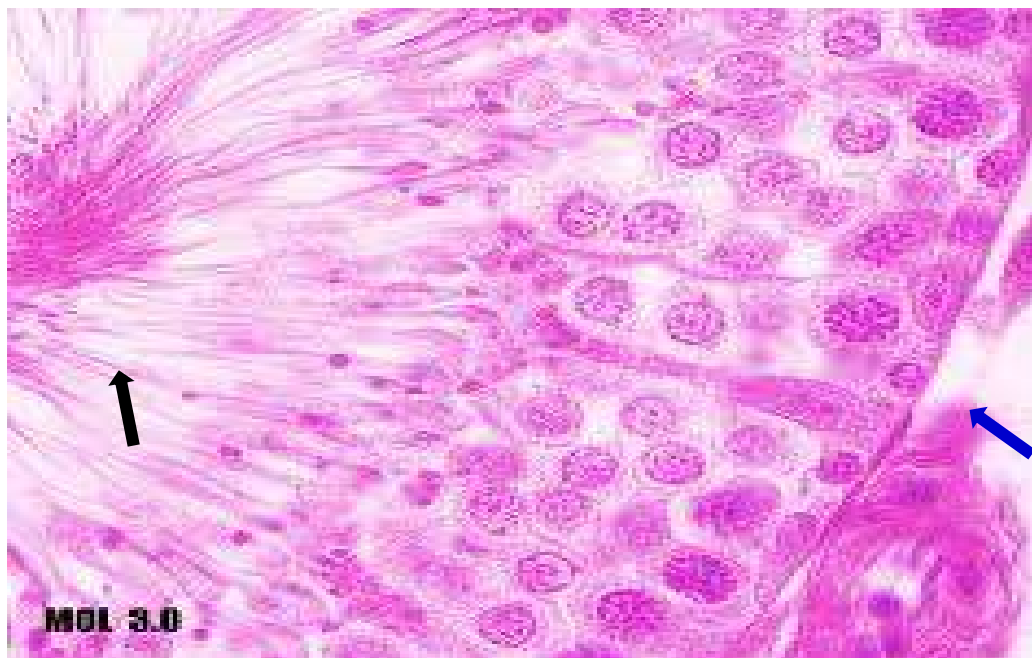
Figura 04: Fotomicrografia, mostrando os núcleos das células de Sertoli (ST), na membrana basal dos túbulos seminíferos. (H&E, aumento médio)

Obs.: Setas = núcleos das células mióides da lâmina basal do túbulo seminífero

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Conforme descrito por Junqueira e Carneiro (2013), as células que constituem a linhagem espermatogênica (Fig. 05) também estão presentes no epitélio seminífero e se dispõem em até 8 camadas para produzirem os espermatozoides. Durante a vida embrionária, estas células se originam do saco vitelínico e aproximadamente no 5 mês de vida fetal as espermatogônias são produzidas, visto que ocorre a migração das células germinativas primordiais do saco vitelínico para a gônada em desenvolvimento.



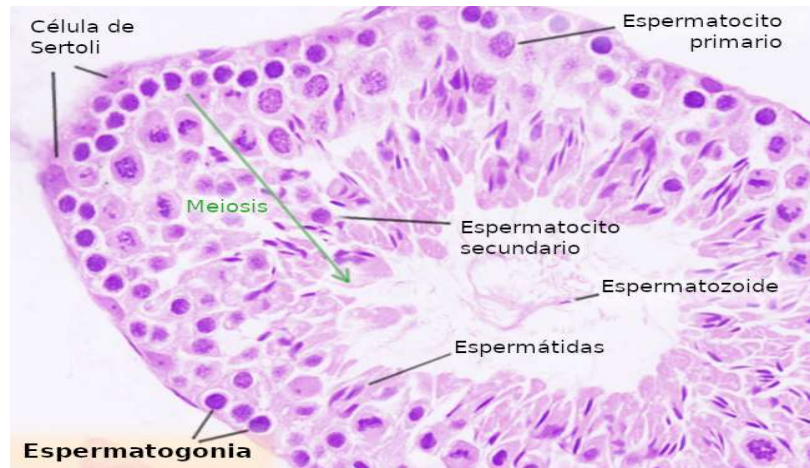
(Fonte: <https://mol.icb.usp.br/index.php/21-4-aparelho-reprodutor-masculino/>)

Figura 05: Fotomicrografia, mostrando as células da linhagem espermatogênica da lâmina basal (seta azul) até o lúmen do túbulo seminífero (seta preta). (H&E, aumento médio)

Em camundongos, a espermatogênese é uniforme e suas espermatogônias primitivas estão dispostas ao longo das paredes dos túbulos seminíferos. Essas células iniciam a espermatogênese em pontos distribuídos de forma uniforme e com espaçamentos entre as células, fator que contribui para a produção regular de espermatozoides. Diferentemente de outras células de mamíferos, como os espermatozoides e os neutrófilos, as espermatogônias não são células móveis, apesar de se deslocarem progressivamente em direção à borda luminal do epitélio seminífero (CHIARINI-GARCIA *et al.*, 2001).

Durante a puberdade, estas células sofrem sucessivas divisões mitóticas, as quais apresentam dois destinos: origem de espermatogônias do tipo A, continuam atuando como células-tronco e são responsáveis pela origem de outras espermatogônias (Fig. 06), e espermatogônias do tipo B, que originam espermatócitos primários após passarem por alguns ciclos mitóticos (JUNQUEIRA e CARNEIRO 2013).

Os espermatócitos primários possuem 46 cromossomos, visto que são capazes de duplicar seu DNA e seus cromossomos homólogos são separados durante a anáfase da primeira divisão meiótica. Como resultado desta divisão, originam-se os espermatócitos secundários, que são células menores, com metade dos cromossomos e a mesma quantidade de DNA das células somáticas (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

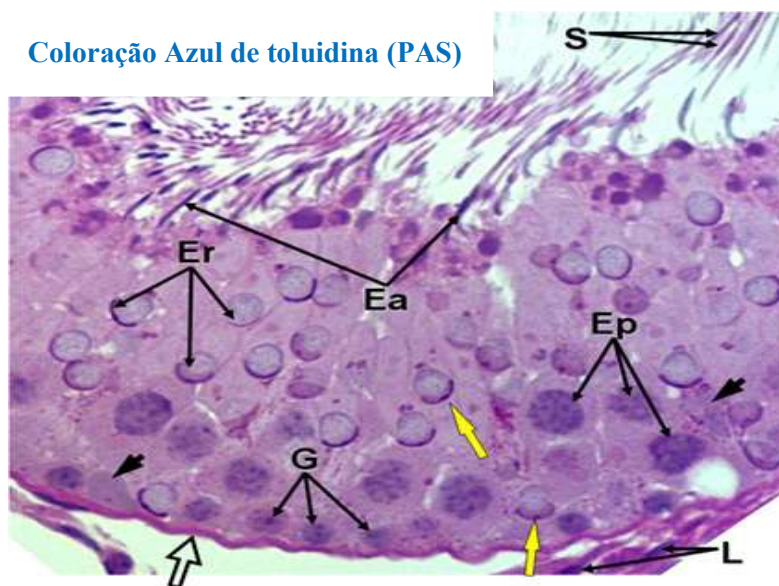


(Fonte: <https://mmegias.webs.uvigo.es/8-tipos-celulares/espermatogonia.php>)

Figura 06: Fotomicrografia mostrando as espermatogônias e outras células da linhagem espermatogênica. (H&E)

Obs.: Flecha verde = progresso de diferentes estádios da meiose, desde espermatócito primário até espermátides.

Ao entrarem na segunda divisão meiótica, os espermatócitos secundários originam duas espermátides, células haploides com 23 cromossomos (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013) (Fig. 07).



(Fonte: <https://www.ufrgs.br/biologiabelularatlas/smeiose1.htm>)

Figura 07: Fotomicrografia de corte semifino de um túbulo seminífero no rato, local da gametogênese.

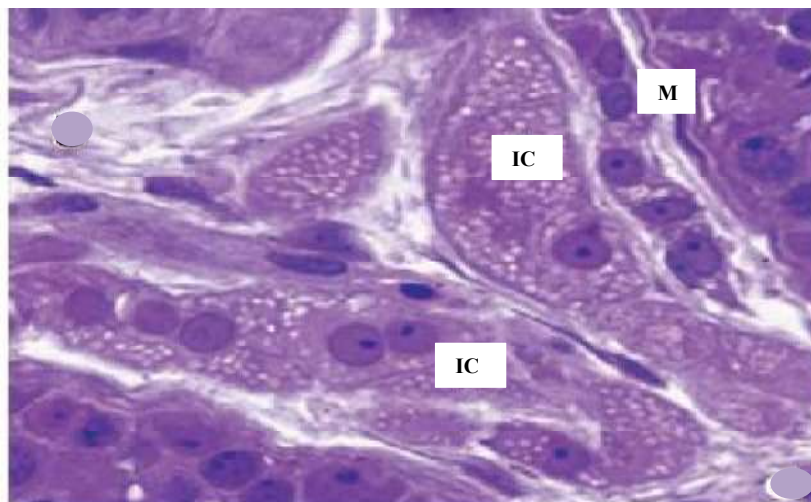
Obs.: G = espermatogônias tipo A e B; Ep = espermatócitos 1^{ários} e acima ou entre eles as espermátides; S = espermatozoides; Er = espermatócito redondo, precoce; Ea = espermatócito alongado, mais; Seta vazada = cél. Sertoli; Seta amarela = capuz acrossômico, diferentes estágios; Cabeça de seta = núcleo basal no epitélio; L = cél. Leydig.

A parede dos túbulos seminíferos é formada pelo epitélio germinativo, com várias camadas e é envolto pela lâmina basal e bainha de tecido conjuntivo. É importante ressaltar que as células de Leydig (Fig. 08) estão situadas neste tecido conjuntivo e, além delas, existem os fibroblastos e as células mioídes, semelhantes a células musculares lisas, estando envolvidas no transporte de espermatozoides no fluido do túbulo seminífero (MONTANARI, 2016).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

As células de Leydig são predominantes no espaço intertubular, com retículo endoplasmático liso e mitocôndrias abundantes, fator responsável pela sua eosinofilia citoplasmática (MONTANARI, 2016). Estas células são poliédricas, apresentam núcleo ovóide ou esférico, secretam testosterona, estimulada pelo hormônio luteinizante (LH) e tem ação sobre a produção de fatores de crescimento e hormônios esteróides (YANG *et al.*, 2020).

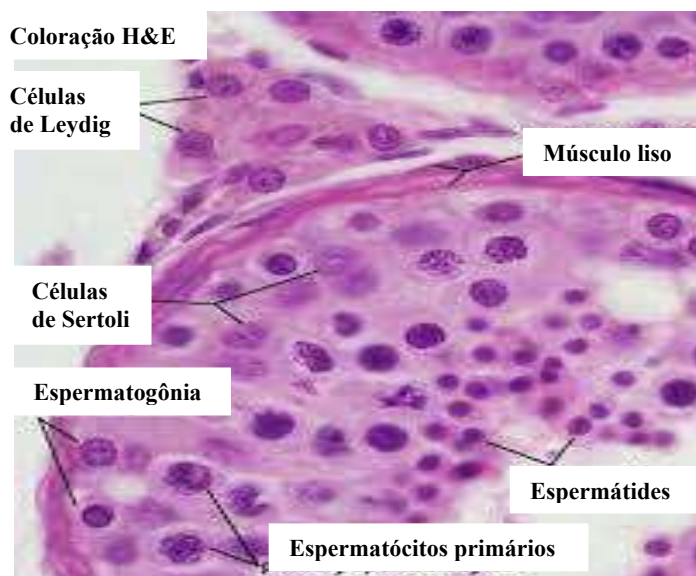


(Fonte: MESCHER, 2018)

Figura 08: Gotículas lipídicas preenchendo o citoplasma das células de Leydig (IC), agrupadas no tecido conjuntivo entre os túbulos. (Coloração: ácido Periódico de Schiff)

Obs.: O epitélio de um túbulo seminífero próximo é rodeado por células mioides (M),

Sabe-se que o revestimento dos túbulos seminíferos é formado pelas células de Sertoli (Fig. 09), as quais repousam sobre a membrana basal tubular e com uma complexa ramificação citoplasmática estendem-se até o lúmen. Durante a gestação, a membrana basal é responsável por estimular tanto a proliferação quanto o desenvolvimento das células de Sertoli, que ocupam cerca de 40% dos túbulos seminíferos (SHARMA e AGARWAL, 2011).



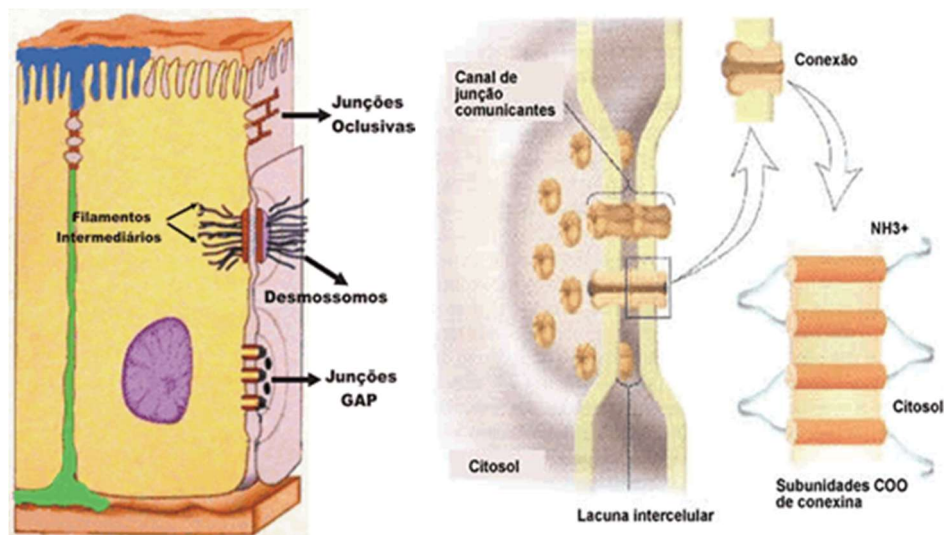
(Fonte: <https://in.pinterest.com/pin/625015254569334950/>)

Figura 09: Fotomicrografia túbulo seminífero mostrando os núcleos das células de Sertoli.

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

As células de Sertoli tem formato piramidal e seu citoplasma se estende por meio de ramificações, formando criptas que envolvem as células germinativas. Estas células formam as junções GAP ou Nexus (Fig. 10), que são junções comunicantes com conexinas, que são proteínas que se conectam às células vizinhas, para que funcionem de modo coordenado e harmônico HENRY e ECHEVERRI, 2013).



(Fonte: <https://www.sobiologia.com.br/conteudos/Histologia/epitelio9.php>)

Figura 10: Esquema de uma conexão GAP ou Nexus entre duas células de Sertoli.

As junções GAP permitem o movimento de moléculas e íons, diretamente do citosol de uma célula para outra, regulando o trânsito entre os dois compartimentos e funciona também como uma barreira protetora contra células agressoras (HENRY e ECHEVERRI, 2013).

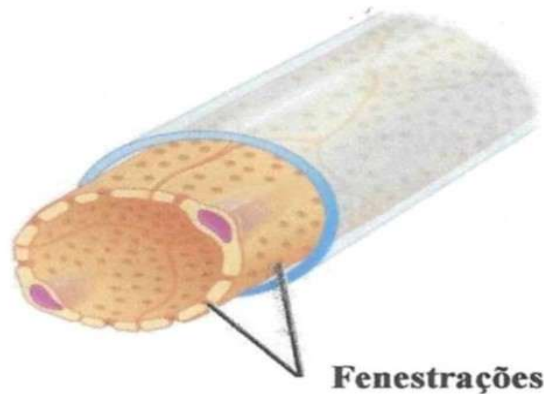
As células de Sertoli dão suporte às células da linhagem germinativa, cujos estágios de desenvolvimento diferem entre si, fornecendo suporte metabólico, funcional e estrutural. Ejas participam da fagocitose e são indispensáveis para uma boa espermatogênese. Essas células possuem receptores de membrana para o hormônio folículo-estimulante (FSH), o qual estimula a síntese da proteína de ligação a andrógenos (ABP), que tem a função de fazer acoplagem com a testosterona, sendo inativa na corrente sanguínea, serve de reserva do hormônio e permite que a testosterona passe pela barreira hematotesticular e aumentem suas concentrações dentro do túbulo seminífero estimulando a espermatogênese (SHARMA e AGARWAL, 2011).

O hormônio anti-Mulleriano (AMH), exerce papel fundamental na diferenciação do genital masculino e também é produzido pelas células de Sertoli. O AMH sinaliza, por meio de receptores serina/treonina quinase transmembrana e regula a regressão dos ductos de Müller em fetos masculinos e o recrutamento folicular em fêmeas adultas (SÊDES *et al.*, 2013). As células de Sertoli também são responsáveis pela secreção de inibina, macromolécula que participa da regulação do FSH na hipófise (SHARMA e AGARWAL, 2011).

Os capilares sanguíneos presentes nos testículos são classificados como fenestrados (Fig. 11), ou seja, possuem aberturas em seu endotélio repletas de fibrilas, as quais são responsáveis pelo rápido movimento de entrada ou saída de macromoléculas. No entanto, não há grandes quantidades de substâncias no fluido testicular, vindas do sangue, devido a uma barreira entre o sangue e os túbulos seminíferos (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

Recebido: abr./2025.

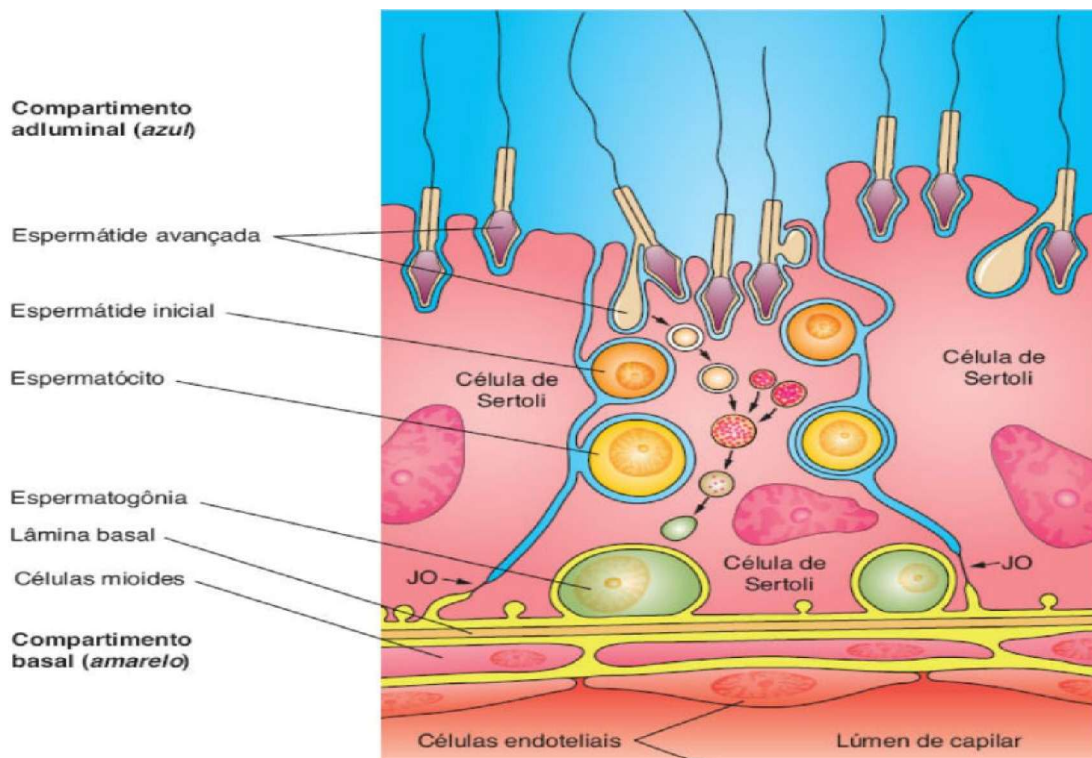
Publicado: dez./2025.



(Fonte: <https://www.lecturio.com/pt/concepts/capilares-histologia/>)

Figura 11: Capilar do tipo fenestrado presente nos testículos.

A barreira hematotesticular (BHE) localizada próxima à membrana basal do túbulo seminífero, divide o epitélio nos compartimentos basal e adluminal (MRUK e CHENG, 2015). Estruturalmente, a sua principal constituição (Fig. 12) são as junções oclusivas, cuja ampla disseminação forma selos paracelulares próximos à membrana basal (PELLETIER, 2011).



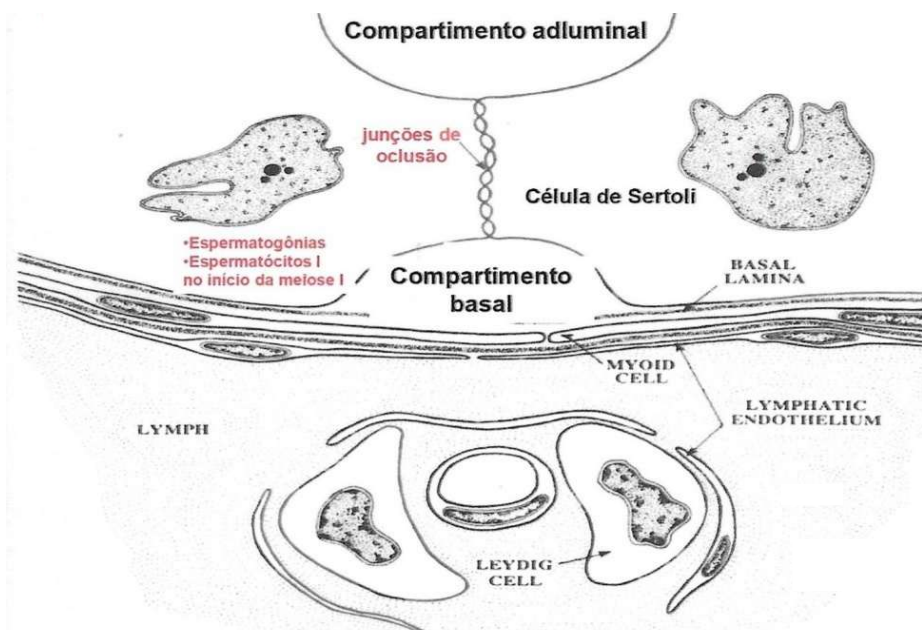
(Fonte: JUNQUEIRA E CARNEIRO, 2013)

Figura 12: Barreira hematotesticular formada pelas células de Sertoli.

A BHE tem como função o fornecimento de um microambiente privilegiado imunologicamente para que seja possível a conclusão da meiose e, conseqüentemente, formação dos espermatozoides. As células presentes no compartimento basal estão expostas ao sistema linfático e circulatório, enquanto aquelas localizadas no compartimento adluminal (Fig. 13) são sequestradas pela BHE em conjunto com a imunossupressão local (MRUK e CHENG, 2015).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.



(Fonte: <https://www1.ibb.unesp.br/Home/Departamentos/Morfologia/espermatogenese.pdf>)

Figura 13: Barreira hematotesticular formada pelas células de Sertoli, mostrando as junções oclusivas e o compartimento adluminal.

No compartimento adluminal da BHE ocorrem processos importantes da meiose e da espermiogênese, sendo também atribuída a BHE a função de impedir a ocorrência de reações autoimunes contra as células germinativas que passaram por estes processos, uma vez que elas já não são mais reconhecidas como próprias do organismo, evitando assim sua rejeição (EURELL e FRAPPIER, 2012).

A função da barreira hemato-testicular sofre influência das células mioides peritubulares, que formam uma camada de suporte estrutural ao longo dos túbulos seminíferos e das células de Sertoli, responsáveis pela regulação da permeabilidade. Além disso, essas células mioides secretam fatores parácrinos essenciais a modulação das células de Sertoli e, dessa forma, ocorre uma comunicação complexa entre elas, que garante proteção imunológica e plasticidade necessárias para que a espermatogênese ocorra (MRUK e CHENG, 2015).

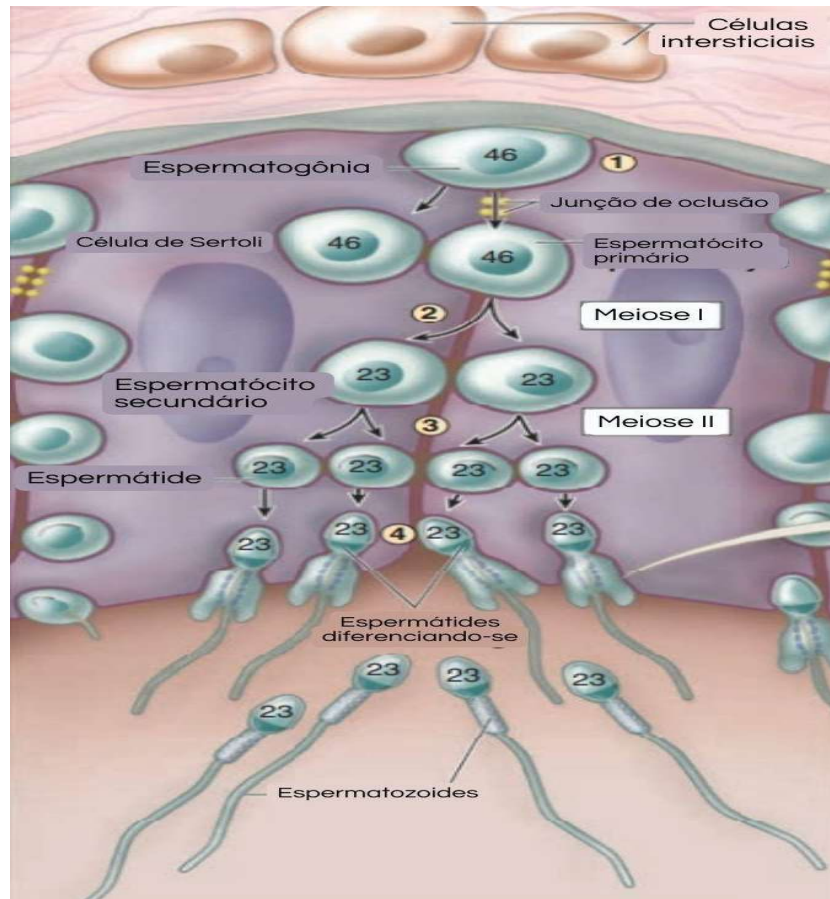
Estudos microscópicos foram fundamentais para a compreensão da composição celular e das associações no epitélio seminífero (FRANÇA *et al.*, 2016). Além disso, ao perfundir substâncias específicas pela artéria testicular, notou-se que o compartimento adluminal permanece poupado (PELLETIER, 2011) devido às células de Sertoli, que isolam este compartimento por meio de interconexões particulares. Sabe-se que as moléculas de adesão que constituem a BHE são capazes de se rearranjar durante a fase ativa da espermatogênese e este fato ocorre para que seja possível a passagem de células germinativas diferenciadas (MRUK e CHENG, 2015).

Fases da espermatogênese e suas características microscópicas

A espermatogênese é o processo biológico pelo qual as células germinativas primordiais, que migraram para as gônadas durante o desenvolvimento embrionário, passarão por várias fases de divisão e maturação até a formação e liberação de gametas masculinos (espermatozoides) no lúmen dos túbulos seminíferos (Fig. 14) (MESCHER, 2018).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.



(Fonte: MESCHER, 2018)

Figura 14: Esquema do processo de espermatogênese, ilustrando espermatogônias, células de Sertoli, espermatócito primário, espermatócito secundário, espermátide e espermatozoides.

Durante esse processo a espermatogônia, célula diploide, da origem ao espermatozoide, célula haploide. Esse processo envolve diferentes mecanismos para que ocorra e é de fundamental importância para a perpetuação das espécies (XIAO *et al.*, 2014).

A maturação final do espermatozoide ocorre durante a passagem dessas células pelas vias espermáticas e a capacidade de fertilizar um óvulo é adquirida após o processo de capacitação, que acontece no trato reprodutor feminino. A espermatogênese sofre regulação hormonal e pode ser dividida em espermatocitogênese (fase proliferativa e fase meiótica) e espermiogênese (fase de diferenciação) (LIEBICH, 2019).

Espermatocitogênese

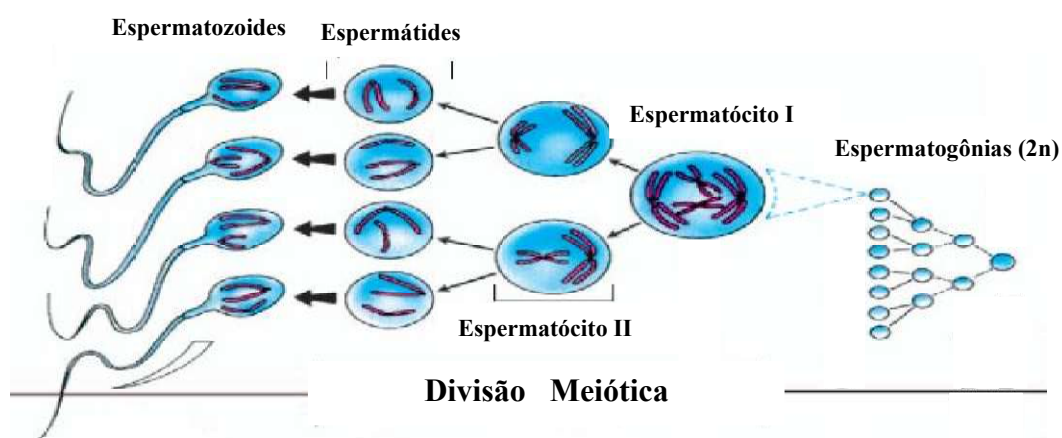
Fase Mitótica: É a fase proliferativa, também chamada de fase espermatogonial, na qual a espermatogônia é a célula mais primitiva encontrada no compartimento basal do epitélio dos túbulos seminíferos (STOUT, 2005). Estas células germinativas-tronco proliferam por meio de sucessivas divisões mitóticas (GRISWOLD, 2016). Existem três tipos principais de espermatogônias: 1) Tipo A; 2) Tipo I; 3) Tipo B. O processo de mitose garante tanto a manutenção da população de células-tronco (tipo A), que passa por diversas divisões mitóticas, progredindo de A1 até A4, quanto a produção de células para o processo de diferenciação (tipo B), que darão origem aos espermatócitos primários (STOUT, 2005; GRISWOLD, 2016).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Na segunda fase, meiótica, ocorre uma redução do número de cromossomos, fazendo com que a célula se torne haploide. Os espermatócitos primários após sua formação, sofrem divisões para que os espermatócitos secundários sejam formados (HENRY e ECHEVERRI, 2013). Na terceira fase, diversas mudanças acontecem nas espermátides esféricas, que passam por eventos complexos, formando os espermatozoides. Entretanto, nenhuma divisão celular ocorre durante essa fase. Dentre as mudanças ocorridas, pode ser visto o núcleo que fica mais condensado e a formação do acrosoma (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

Fase Meiótica - Formação de Espermátides: A fase meiótica da espermatogênese (Fig. 15) tem início quando os espermatócitos primários ($2n$), migram da base do epitélio seminífero em direção à região adluminal e entram na meiose I, durante a qual ocorre o pareamento cromossômico, o crossing-over e a separação dos homólogos, culminando na formação de dois espermatócitos secundários haploides (LUETJENS *et al.*, 2005).



(Fonte: <https://pontobiologia.com.br/gametogenese-reproducao-humana/>)

Figura 15: Divisão meiótica durante a espermatogênese.

Os espermatócitos primários passam pela fase de **pré-leptóteno**, na qual apresentam distribuição em fileiras próxima à membrana basal e seus núcleos são arredondados, contendo grânulos de cromatina (MURTA *et al.*, 2013). Como a **meiose I** é bastante prolongada, é possível identificar espermatócitos primários em cortes histológicos pelas características do núcleo contendo pequenas barras, que são segmentos de cromossomos, representando a divisão meiótica. Contudo, os espermatócitos secundários são dificilmente vistos, por que passam rapidamente pela segunda etapa da meiose (SHARMA e AGARWAL, 2011).

Abaixo as fases da meiose I e suas sub-divisões:

(https://brasilecola.uol.com.br/biologia/meiose.htm#:~:text=Na%20meiose%20I%2C%20temos%20as,an%C3%A1fase%20II%20e%20tel%C3%B3fase%20II:)):

1. Prófase I: É a fase mais longa e complexa, com subfases próprias:

Leptóteno: Os cromossomos começam a se condensar e se tornam visíveis.

Zigóteno: Os cromossomos homólogos se pareiam, formando as tétrades (bivalentes).

Paquíteno: Ocorre o crossing-over, troca de material genético entre os cromossomos homólogos.

Diplóteno: Cromossomos homólogos se separam e permanecem unidos pelos quiasmas (locais onde ocorreu o crossing-over).

Diacinese: Os cromossomos atingem a máxima condensação e a membrana nuclear se desintegra.

2. Metáfase I: As tétrades se alinham na placa equatorial da célula, com cada par de cromossomos homólogos ligado a fibras do fuso em polos opostos.

3. Anáfase I: Os cromossomos homólogos de cada tétrade se separam e migram para os polos opostos da célula.

4. Telófase I: Os cromossomos chegam aos polos, a membrana nuclear se reconstitui e a citocinese (divisão do citoplasma) ocorre, resultando em duas células haploides (n), os espermatócitos secundários.

Ao final da meiose I, os espermatócitos primários (2n) originam dois espermatócitos secundários (n), cada um com metade do número de cromossomos do espermatócito primário e que seguem para a meiose II.

A meiose II é extremamente semelhante à mitose, com a formação de células haploides a partir de outras haploides, possível porque ocorre nessa fase a separação das cromátides que formam as díades. Cada cromátide de uma díade dirige-se para um polo diferente e já pode ser chamada de cromossomo-irmão. Os espermatócitos secundários passam rapidamente pela meiose II, uma divisão equacional que separa as cromátides-irmãs, originando quatro espermátides redondas e haplóides (n), geneticamente distintas. Com isso, seguem-se as fases da meiose II e seus eventos: 1) **Zigóteno:** separação dos cromossomos homólogos; 2) **Paquíteno:** formação de filamentos devido à compactação cromossômica; 3) **Diplóteno:** dispersão e separação parcial dos cromossomos. Após todos estes eventos, acontece a primeira divisão meiótica, formando-se os espermatócitos secundários, cujos núcleos são menores que os espermatócitos primários em sua segunda fase (SHARMA e AGARWAL, 2011).

As fases da meiose II são as seguintes (<https://www.todamateria.com.br/meiose/>):

Prófase II: Ocorre a condensação dos cromossomos e a duplicação dos centríolos. O nucléolo e a carioteca voltam a desaparecer.

Metáfase II: Os centríolos estão prontos para serem duplicados e os cromossomos organizam-se na região equatorial.

Anáfase II: As cromátides-irmãs separam-se e migram para cada um dos polos da célula, puxadas pelas fibras do fuso.

Telófase II: As fibras do fuso desaparecem e os cromossomos já se encontram nos polos da célula. A carioteca surge novamente e o nucléolo se reorganiza. Por fim, ocorre a citocinese e o surgimento de 4 células-filhas haploides.

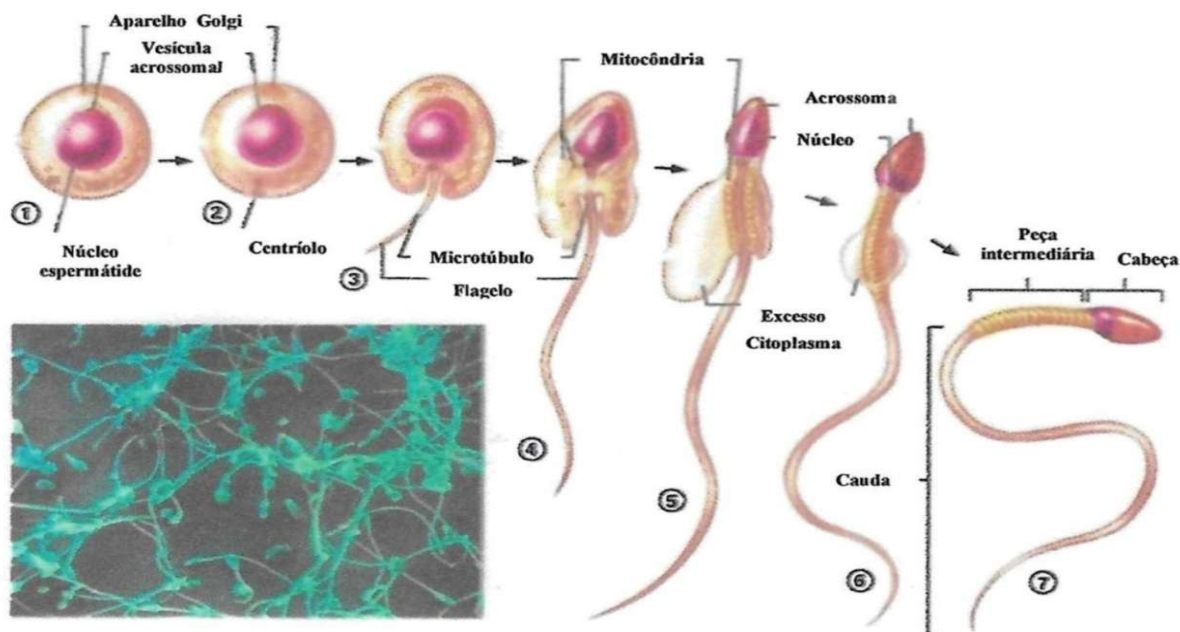
Espermio gênese: Fase de Diferenciação

A espermiogênese é a fase terminal da espermatogênese, caracterizada pela transformação espermátides haploides em espermatozoides morfologicamente diferenciados. Durante esse processo, ocorrem transformações significativas na estrutura do núcleo, aparelho

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

de Golgi e centríolos, acompanhadas por interações com as células de Sertoli. Essas células fornecem suporte físico e metabólico, além de envolver e estabilizar as cabeças das espermátides, enquanto suas caudas se projetam em forma de feixe em direção ao lúmen do túbulo. Esse processo de maturação envolve o núcleo e o citoplasma (Fig. 16) e pode ser dividido em: 1) Fase de Golgi; 2) Fase gap; 3) Fase acrossomal; 4) Fase de maturação (LIEBICH, 2019).



(Fonte: <https://www1.ibb.unesp.br/Home/Departamentos/Morfologia/espermatogenese.pdf>)

Figura 16: Modificações morfológicas sofridas pela espermátide na fase da espermiogênese.

Inicialmente, na fase de Golgi, os grânulos proacrossômicos se fundem no complexo de Golgi em um grânulo acrossômico, originando a vesícula acrossômica. Ao mesmo tempo, os centríolos migram para o polo oposto da célula e iniciam a formação do axonema, estrutura do futuro flagelo. Na fase cap (“capuz”), a vesícula se molda sobre o núcleo em condensação, formando o acrossoma primitivo e o citoplasma e as organelas se vão para a região distal, junto aos centríolos (LIEBICH, 2019).

Na fase acrossomal, o núcleo fica mais alongado, achatado e denso, e o espaço entre as membranas é preenchido por material glicoproteico, formando o acrossoma definitivo. O flagelo se alonga e as mitocôndrias se organizam em espiral formando a peça intermediária (PI). A cauda é orientada para o lúmen do túbulo, ainda envolto pelas células de Sertoli. Por fim, o núcleo atinge sua forma final e o acrossoma cobre dois terços de sua superfície. O flagelo está formado, com a PI e principal definidas. O excesso de citoplasma é eliminado como corpo residual e fagocitado pelas células de Sertoli (LIEBICH, 2019).

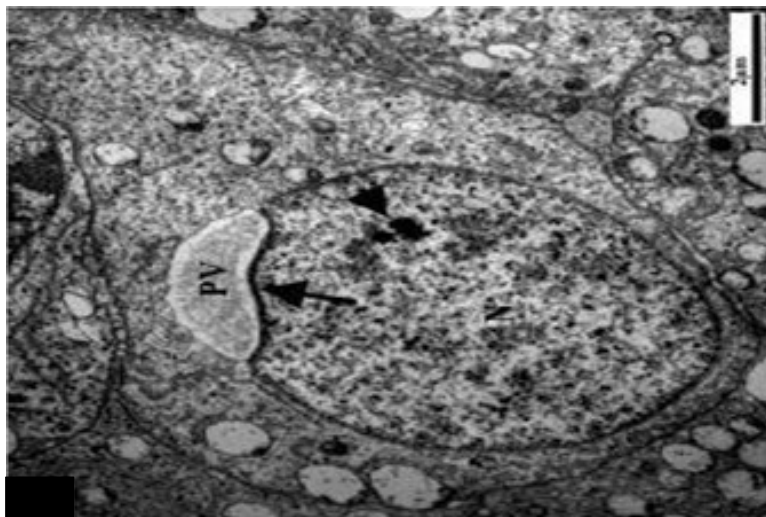
Características ultraestruturais das células na espermiogênese

O processo de formação do espermatozoide, compreende alterações ultraestruturais e funcionais significativas nas espermátides, como a condensação da cromatina, a formação do acrossoma, o desenvolvimento do flagelo e a eliminação do citoplasma excedente. Cada uma dessas mudanças desempenha um papel fundamental na otimização da célula para motilidade e transporte do material genético (HENRY e ECHEVERRI, 2013).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Núcleo e Condensação da cromatina: Durante a condensação da cromatina, as histonas nucleossômicas são substituídas abruptamente por protaminas, um tipo de proteína alcalina que aumenta a compactação do DNA (Fig. 17). Essa reorganização cria um núcleo denso e alongado, protegendo o material genético contra danos ao longo do trato reprodutivo masculino e feminino. Essa compactação também reduz o tamanho do núcleo, permitindo uma maior eficiência na locomoção do espermatozoide (NOAKES *et al.*, 2019).



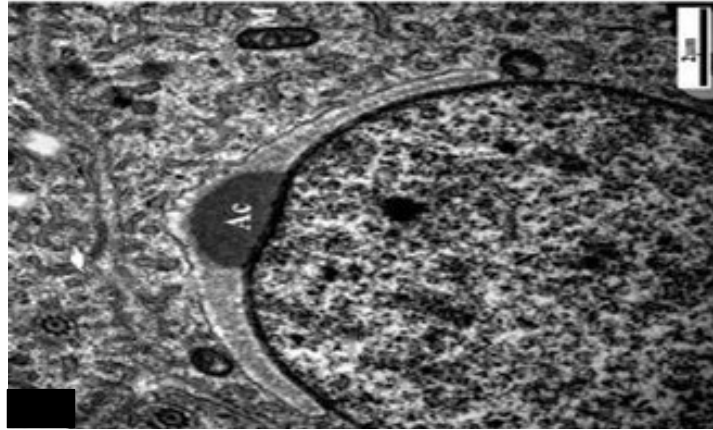
(Fonte: BANGUELINE *et al.*, 2012)

Figura 17: Micrografia eletrônica de uma espermátide de Morcego-de-cauda-grossa.

Obs.: Início da condensação da cromatina (setas); vesícula pré-acrossomal (PV) conectada ao envelope nuclear.

Formação do Acrossoma: A formação do acrossoma é um processo altamente coordenado que se inicia com o desenvolvimento do complexo de Golgi, organela importante na diferenciação das espermátides. Inicialmente, ele sintetiza vesículas pré-acrossômicas contendo grânulos eletrondensos que se fundem gradualmente, formando um vacúolo pré-acrossômico maior. Este vacúolo se posiciona próximo à membrana nuclear, induzindo a formação de uma concavidade no núcleo. A íntima associação entre o vacúolo e o núcleo é visível por uma densidade eletrônica elevada nas áreas de contato, refletindo a preparação para o estabelecimento do acrossoma funcional. Durante esse estágio, o complexo de Golgi continua a gerar vesículas adicionais, que se unem à estrutura em formação, expandindo progressivamente a área do acrossoma (BANGUELINE *et al.*, 2012).

No decorrer do processo, o vacúolo proacrossômico se expande lateralmente e se fixa à superfície nuclear, passando a se espalhar lateralmente para formar o capuz acrossômico. Observa-se uma diferenciação clara entre os componentes internos do vacúolo, com regiões eletrodensas centrais em contato direto com a membrana nuclear e áreas periféricas mais claras (Fig. 18). Essa organização é essencial para garantir a formação de um acrossoma funcional, que desempenha um papel fundamental na interação com o ovócito. Simultaneamente, outros eventos celulares ocorrem, como a migração dos centríolos em direção ao pólo oposto da célula, preparando o desenvolvimento do flagelo (LINDEMANN e LESICH, 2016).

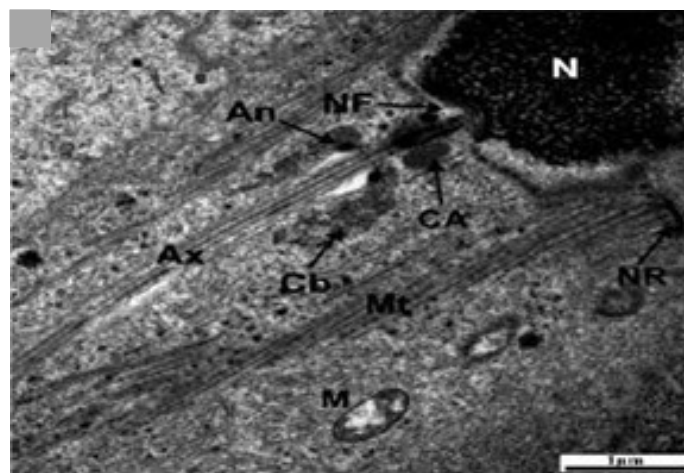


(Fonte: BANGUELINE *et al.*, 2012)

Figura 18: Micrografia eletrônica de uma espermátide de Morcego-de-cauda-grossa (*Molossus molossus*) com capuz acrosssomal (AC) intimamente relacionado ao envelope nuclear.

Desenvolvimento do flagelo: O desenvolvimento do flagelo ocorre em etapas e depende de uma coordenação precisa entre os centríolos, os microtúbulos e estruturas peri-axonemais, como as fibras densas externas, que fornecem resistência mecânica; a bainha mitocondrial, que envolve helicoidalmente o segmento intermediário para suprir energia; e a bainha fibrosa, presente no segmento principal, que oferece suporte, elasticidade e organiza componentes metabólicos essenciais para a motilidade espermática (Fig. 19) (LINDEMANN e LESICH, 2016).

O centríolo distal é um centro organizador do axonema, inicia a formação do filamento axial e garante sua ancoragem na parte intermediária. O axonema segue o padrão 9+2 típico dos flagelos e é composto por um par central e nove pares periféricos de microtúbulos. Durante a espermiogênese, proteínas motoras como a dineína, essencial para o deslizamento dos microtúbulos e geração do movimento flagelar, juntamente com proteínas como a cinesina, que participa do transporte intracelular durante a montagem do flagelo, e a tektina, que estabiliza a arquitetura dos microtúbulos axonemais, são integradas ao sistema de microtúbulos, permitindo o deslizamento entre os elementos estruturais e, conseqüentemente, a motilidade (NOAKES *et al.*, 2019).



(Fonte: BANGUELINE *et al.*, 2012)

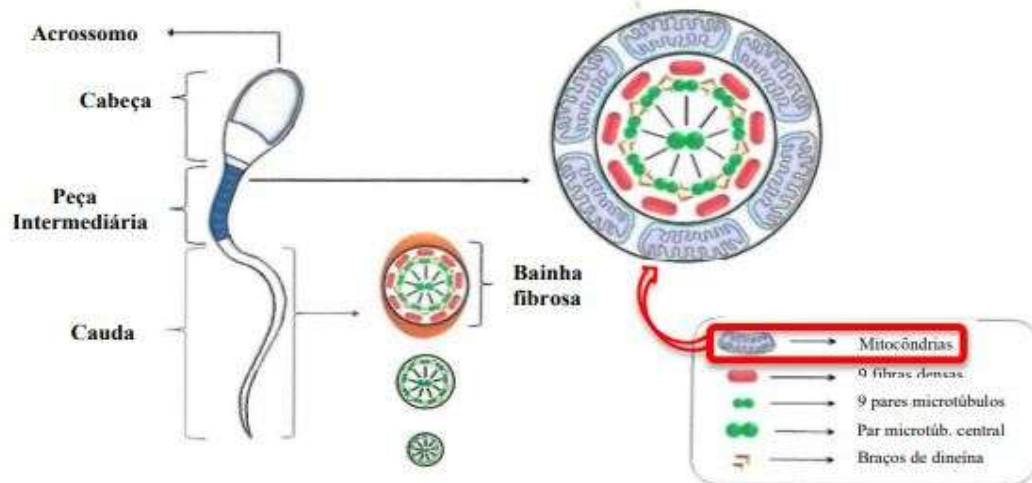
Figura 19: Micrografia eletrônica de uma espermátide de Morcego-de-cauda-grossa (*Molossus molossus*) em processo de desenvolvimento do flagelo.

Obs.: N = núcleo; NF = fossa nuclear; AN = anel; CA = adjunto centriolar; Ax = axonema; Cb = corpo cromatóide; Mt = Microtúbulo; M = Mitocôndria; NR = anel nuclear.

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Além da organização do axonema, estruturas periféricas como as fibras densas externas, são incorporadas ao flagelo para conferir maior rigidez e resistência mecânica. Essas fibras são ancoradas na peça de conexão, localizada na base do flagelo, e servem como canais de transmissão de forças geradas pelos motores de dineína. Diferentemente dos flagelos convencionais, os espermatozoides de mamíferos apresentam modificações estruturais que aumentam a eficiência da locomoção, incluindo a bainha mitocondrial na peça intermediária e a bainha fibrosa na peça principal (Fig. 20), que atuam como suportes mecânicos e pontos de regulação energética (LINDEMANN e LESICH, 2016).



(Fonte: ARAÚJO *et al.*, 2017)

Figura 20: Desenho esquemático mostrando a bainha mitocondrial, em um corte transversal da peça intermediária do espermatozoide.

A bainha mitocondrial reveste a peça intermediária do flagelo e contém mitocôndrias dispostas em uma organização helicoidal. Essas mitocôndrias são responsáveis pela produção de adenosina trifosfato (ATP) por meio da fosforilação oxidativa, fornecendo a energia necessária para a motilidade sustentada. Essa disposição helicoidal permite um suprimento contínuo de energia, essencial para manter o deslocamento do espermatozoide (BANGUELINE *et al.*, 2012).

Na peça principal do flagelo, a bainha fibrosa substitui a bainha mitocondrial e funciona como um elemento de estabilização estrutural, limitando oscilações excessivas e regulando a amplitude das ondas geradas pelos motores de dineína. A presença dessas bainhas influencia diretamente a capacidade do espermatozoide de manter um padrão de natação progressiva e de responder a estímulos químicos no ambiente reprodutivo (BANGUELINE *et al.*, 2012).

A bainha mitocondrial reveste a peça intermediária do flagelo e contém mitocôndrias dispostas em uma organização helicoidal. Essas mitocôndrias são responsáveis pela produção de adenosina trifosfato (ATP) por meio da fosforilação oxidativa, fornecendo a energia necessária para a motilidade sustentada. Essa disposição helicoidal permite um suprimento contínuo de energia, essencial para manter o deslocamento do espermatozoide (BANGUELINE *et al.*, 2012).

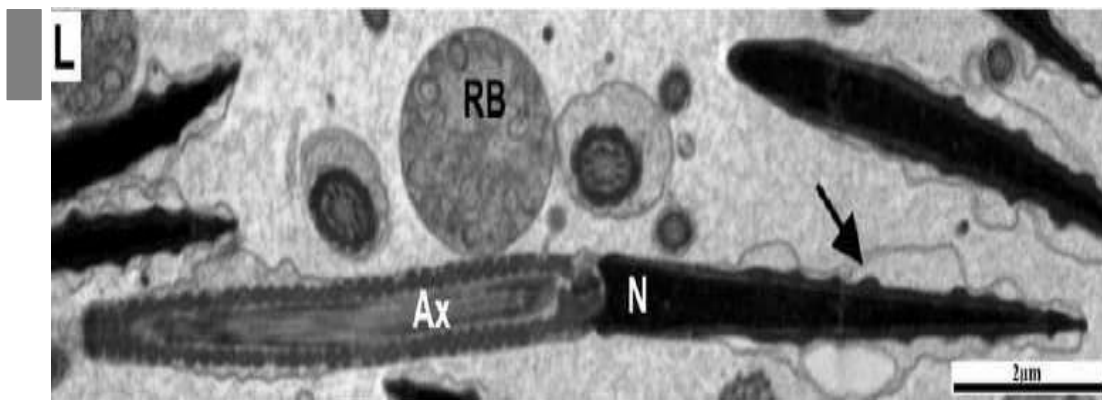
Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Na peça principal do flagelo, a bainha fibrosa substitui a bainha mitocondrial e funciona como um elemento de estabilização estrutural, limitando oscilações excessivas e regulando a amplitude das ondas geradas pelos motores de dineína. A presença dessas bainhas influencia diretamente a capacidade do espermatozoide de manter um padrão de natação progressiva e de responder a estímulos químicos no ambiente reprodutivo (BANGUELINE *et al.*, 2012).

A peça de conexão, localizada na região do colo espermático, entre o núcleo da cabeça e o segmento intermediário do flagelo, desempenha um papel na transmissão das forças geradas ao longo do flagelo. Ela se origina da modificação do centríolo proximal, que se ancora ao envelope nuclear, e do centríolo distal, que dá origem ao axonema do flagelo, atuando como um ponto de ancoragem para as fibras densas externas, conectando-as aos microtúbulos do axonema. Em espermatozoides de mamíferos, a ausência de um corpo basal convencional, faz com que a peça de conexão seja responsável por redistribuir as tensões mecânicas geradas pela atividade da dineína. A rigidez dessa estrutura influencia diretamente o padrão de movimento do flagelo, determinando a eficiência da propulsão e a capacidade de adaptação do espermatozoide às condições do ambiente reprodutivo (LINDEMANN e LESICH, 2016).

Eliminação do citoplasma excedente: A eliminação do citoplasma excedente é mediada pelas células de Sertoli, que fagocitam os restos citoplasmáticos e ajudam a refinar a estrutura do espermatozoide, otimizando a célula para o transporte eficiente do material genético. Após esse processo, ocorre então a espermição, processo final da espermiogênese, onde o espermatozoide é liberado das criptas da célula de Sertoli na luz dos túbulos seminíferos (Fig. 21) e encerram seu processo de maturação no epidídimo (HENRY e ECHEVERRI, 2013).



(Fonte: BANGUELINE *et al.*, 2012)

Figura 21: Espermatíde de *Molossus molossus* atingindo o formato básico de um espermatozoide com organelas não incluídas no gameta.

Obs.: Cabeça plissada (seta); Eliminação de corpos residuais (RB); N = Núcleo; Ax = Axonema.

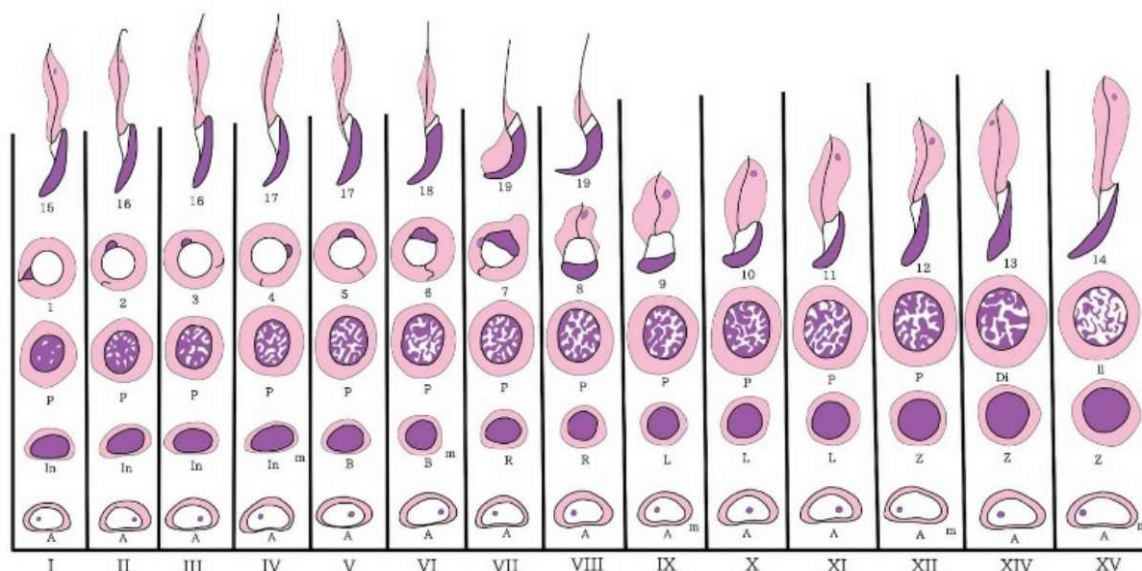
Ciclo do epitélio seminífero e a organização temporal da espermatogênese

A espermatogênese ocorre de forma assíncrona nos diferentes túbulos seminíferos e ao longo de um mesmo túbulo, assim não há uma uniformidade temporal no desenvolvimento das células germinativas entre as distintas regiões do epitélio seminífero. Cada segmento da parede tubular apresenta um estágio específico do processo espermatogênico, independentemente dos segmentos adjacentes (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

Como consequência, distintas secções transversais de túbulos mostram populações celulares em diferentes fases do desenvolvimento germinativo, o que justifica a presença de espermatozoides maduros no lúmen de alguns túbulos, enquanto outros contêm apenas espermátides ou espermátócitos. Essa variação espacial e temporal é regida pelo ciclo do epitélio seminífero (Fig. 22), um mecanismo fisiológico que garante a produção contínua de espermatozoides ao longo do tempo, mantendo a eficiência reprodutiva do testículo (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2013).



(Fonte: <https://reproduccionanimalesdomesticos.fmvz.unam.mx/libro/capitulo3/espermatogenesis.html>)

Figura 22: Ciclo do epitélio seminífero com as combinações celulares das XV fases do ciclo.

O “ciclo” representa as associações celulares recorrentes em um ponto do epitélio seminífero ao longo do tempo. Entretanto, cada estágio do ciclo ocupa um segmento linear ao longo do túbulo, e não apenas um ponto, representando áreas com associações celulares semelhantes. Ao longo das secções do epitélio seminífero, as células organizam-se em estágios diferentes e sequenciais de maturação, o que caracteriza a onda do epitélio seminífero. Como resultado, a entrada no ciclo e a liberação de espermatozoides ocorrem continuamente ao longo dos túbulos, característica essencial da fertilidade masculina em mamíferos. Nos humanos, essa organização pode ser multifásica, com múltiplos estágios do ciclo coexistindo em uma mesma secção transversal, o que difere de outras espécies com organização unifásica (GRISWOLD, 2016).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A espermatogênese é um processo altamente especializado e dinâmico, além de ser essencial para a manutenção da fertilidade nos mamíferos domésticos. A compreensão detalhada dos aspectos morfológicos, citológicos e hormonais envolvidos nesse processo é indispensável para a identificação de distúrbios andrológicos, assim como para o aprimoramento de técnicas de reprodução assistida. Alterações em qualquer uma das fases da espermatogênese podem comprometer a qualidade espermática e, consequentemente, a capacidade reprodutiva dos animais. Assim, o aprofundamento no conhecimento microscópico

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

desse processo contribui significativamente para a atuação do Médico Veterinário na reprodução animal, permitindo diagnósticos mais precisos, tratamentos direcionados e estratégias eficazes de manejo reprodutivo.

Diante das informações supracitadas, é inegável que o estudo da espermatogênese é de extrema importância para a compreensão da eficiência reprodutiva e, consequentemente, avaliação da produtividade em sistemas de criação e rebanhos. Além disso, tal tema revela-se fundamental para a formulação de estratégias reprodutivas cada vez mais sensatas e alinhadas com os avanços do melhoramento genético.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, E.A.B.; SILVA, L.F.M.C.; OLIVEIRA, S.N.; DALANEZI, F.M.; ANDRADE JUNIOR, L.R.P.; SOUZA, F.F. Ação das espécies reativas de oxigênio nos espermatozoides. **Veterinária e Zootecnia**, v.24, n.1, p.70-83, 2017.
- BANGUELINE, M.R.; TABOGA, S.R.; MORIELLE-VERSUTE, E. Ultrastructural characteristics of spermatogenesis in Pallas's mastiff bat, *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). **Microscopy Research and Technique**, v.75, n.7, p.856-868, 2012.
- BERGH, A.; SÖDER, O. Studies of cryptorchidism in experimental animal models. **Acta paediatrica (Oslo, Norway: 1992)**, v.96, n.5, p.617-621, 2007.
- CHIARINI-GARCIA, H.; HORNICK, J.R.; GRISWOLD, M.D.; RUSSELL, L.D. Distribution of type A spermatogonia in the mouse is not random. **Biology of reproduction**, v.65, n.4, p.179-1185, 2001.
- CRESPILHO, A.M.; LANDIM-ALVARENGA, F.C.; PAPA, F.O. Infertilidade associada a defeito microtubular dos espermatozoides de jumento (*Equus asinus*) avaliados por microscopia eletrônica de transmissão. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.36, n.5, p.1507-1510, 2006.
- FENG, C.W.; BOWLES, J.; KOOPMAN, P. Controle da entrada de células germinativas de mamíferos na meiose. **Molecular Cell Endocrinology**, v.382, n.1, p.488-497, 2014.
- FERREIRA, A.V.S.; WANDERLEY-TEIXEIRA, V.; SANTOS, F.A.B.; VEIGA, A.F.S.L.; TEIXEIRA, A.A.C. Histologia do aparelho reprodutor masculino e morfometria da população celular dos folículos testiculares de *Chromacris speciosa* (Thunberg, 1824) (Orthoptera: Romaleidae) submetido a três fotoperíodos. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v.28, n.4, p.431-438, 2006.
- FRANÇA, L.R.; GODINHO, C.C. Testis morphometry seminiferous epithelium cycle length and daily sperm production in domestic cats. **Biology of Reproduction**, v.68, n.5, p.1554-1561, 2003.
- FRANÇA, L.R.; HESS, R.A.; DUFOUR, J.M.; HOFMANN, M.C.; GRISWOLD, M.D. The Sertoli cell: one hundred fifty years of beauty and plasticity. **Andrology**, v.4, n.2, p.189-212, 2016.
- GARTNER, L.P.; HIATT, J.L. **Tratado de Histologia**. 5. ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2017.

GENEDY, T.M.; HADAD, S.S.; EL-RAZEK, E.M.A. Ultrasonographic, morphometric and histological study of testicular parameters in Egyptian water buffalo bulls (*Bubalus bubalis*). **Journal of Advanced Veterinary Research**, v.9, n.3, p.117–122, 2019.

GRISWOLD, M.D. Spermatogenesis: The commitment to meiosis. **Physiology Review**, v.96, n.1, p.1-17, 2016.

HASCHEK, W.M.; ROUSSEAU, C.G.; WALLIG, M.A. **Handbook of Toxicologic Pathology**. 2. ed., San Diego: Academic Press, 2009.

HENRY, M.; ECHEVERRI, A.M.L. **Andrologia Veterinária Básica: Curso de Andrologia Veterinária Básica**. 1 ed., Belo Horizonte: CAED-UFMG, 2013.

JUNQUEIRA, L.C.; CARNEIRO, J.G. **Histologia básica: texto e atlas**. 12 ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2013.

KLUIN, P.M.; KRAMER, M.F.; DE ROOIJ, D.G. A espermatogênese em camundongos imaturos ocorre mais rapidamente do que em adultos. **International Journal of Andrology**, v.5, p.282–294, 1982.

KÖNIG, H.E.; LIEBICH, H.G. **Anatomia dos animais domésticos: texto e atlas colorido**. 6. ed., Porto Alegre: Artmed, 2016.

LIEBICH, H.G. **Veterinary Histology of Domestic Mammals and Birds: Textbook and Colour Atlas**. 5. ed., Sheffield: 5m Books Ltd, 2019.

LINDEMANN, C.B.; LESICH, K.A. Functional Anatomy of the Mammalian Sperm Flagellum. **Cytoskeleton (Hoboken)**, Estados Unidos, v.73, n.11, p.652-669, 2016.

LUETJENS, C.M.; WEINBAUER, G.F.; NIESCHLAG, E. Functional Assessment of Spermatogenesis and Sperm Maturation. In: NIESCHLAG, E.; BEHRE, H.M. **Andrology: Male Reproductive Health and Dysfunction**. 3. ed., Springer, 2005, p.79–92.

MASCARENHAS, R.M.; DE PAULA, T.A.R.; JÚNIOR, M.C.; RIBEIRO, E.C.S.; BORBOLETA, L.R.; DA MATTA, S.L.P. Efeitos da biópsia incisional testicular sobre o rendimento intrínseco da espermatogênese e índices de células de Sertoli em cães. **Revista Ceres**, v.53, n.305, p.107-112, 2015.

MAYMON B.B.; YAVETZ, H.; SCHREIBER, L.; PAZ, G. Immunohistochemistry in the evaluation of spermatogenesis and Sertoli cell's maturation status. **Clinical chemistry and laboratory medicine**, v.40, n.3, p.217–220, 2002.

MESCHER, A.L. **Junqueira's Basic Histology: Text and Atlas**. 15. ed., New York: McGraw-Hill Education, 2018.

MESTRE, C. **Nueva solución a la infertilidad: un testículo artificial**. Reproducción Asistida ORG, 2012. Disponível: <https://www.reproduccionasistida.org/nueva-solucion-a-la-infertilidad-un-testiculo-artificial/>. Acesso em 21 abr. 2025.

MONTANARI, T. Sistema reprodutor. In: MONTANARI, T. (Org.). **Atlas digital de Biologia celular e tecidual**. 1. ed., Porto Alegre: cap.12, 2015. p.124. Disponível: <https://www.ufrgs.br/atlasbiocel/pdfs/12Repr.pdf>. Acesso em: 17 abr. 2025.

MOORE, K.L.; PERSAUD, T.V.N.; TORCHIA, M.G. **Embriologia Clínica**. 10. ed., Rio de Janeiro: Elsevier, 2016.

MUCIACCIA, B.; BOITANI, C.; BERLOCO, B.P.; NUDO, F.; SPADETTA, G.; STEFANINI, M.; DE ROOIJ, D.G.; VICINI, E. Nova classificação de estágios da espermatogênese humana com base no desenvolvimento acrossômico. **Biology of Reproduction**, v.89, p.60-67, 2013

MRUK, D.D.; CHENG, C.Y. The mammalian blood-testis barrier: Its biology and regulation. **Endocrine Reviews**, v.36, n.5, p.564–591, 2015.

MURTA, D.V.F.; GOMES, V.C.L.; MARTINEZ, L.C.R. Cellular organization of mammalian testicles. **Revista Científica Eletrônica De Medicina Veterinária**, v.11, n.20, p.1-12, 2013.

NAVARRO, R.D.; DE PAULA, T.A.R.; DA MATTA, S.L.P.; FONSECA, C.C.; DAS NEVES, M.T.D. Efeito da exposição pré e pós-natal ao ultra-som de baixa intensidade sobre a célula de Leydig e demais componentes do espaço intertubular do testículo de camundongos adultos. **Revista Ceres**, v.51, n.296, p.445-455, 2004.

NIEDENBERGER, B.A.; GEYER, C.B. Advanced immunostaining approaches to study early male germ cell development. **Stem Cell Research**, v.27, n.1, p.162–168, 2018.

NOAKES, D.E.; PARKINSON, T.J.; ENGLAND, G.C.W. **Veterinary Reproduction and Obstetrics**. 10. ed., China: Elsevier, 2019.

NUNES, A.K.R.; GOUVEIA, B.B.; MATOS, M.H.T.; PIRES, I.C.; FRANZO, V.S.; FARIA, M.D.; GRADELA, A. Análise morfológica e funcional do processo espermatogênico em cobaios (*Cavia porcellus*) da pré-puberdade até a pós-puberdade. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v.33, supl.1, p.1-7, 2013.

PELLETIER, R.M. The blood-testis barrier: The junctional permeability, the proteins and the lipids. **Progress in Histochemistry and Cytochemistry**, v.46, n.2, p.49–127, 2011.

SANTOS, P.R.; CARRARA, T.V.; SILVA, L.C.S.; SILVA, A.R.; OLIVEIRA, M.F.; ASSIS NETO, A.C. Caracterização morfológica e frequência dos estádios do ciclo do epitélio seminífero em preás (*Galea spixii* Wagler, 1831) criados em cativeiro. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v.31, supl. 1, p.18-24, 2011.

SAWHNEY,P.; GIAMMONA, C.J.; MEISTRICH, M.L.; RICHBURG, J.H. Cisplatin-induced long-term failure of spermatogenesis in adult C57/Bl/6J mice. **Journal of Andrology**, v.26, n.1, p.136–145, 2005.

SÈDES, L.; LECLERC, A.; MOINDJIE, H.; CATE, R.L.; PICARD, J.Y.; CLEMENTE N.; JAMIN, S. P. Anti-Müllerian Hormone Recruits BMPR-IA in Immature Granulosa Cells. **PloS One**, San Francisco, v.8, n.11, p.e81551, 2013. Disponível: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24312319/>. Acesso em: 21 mar. 2025

SHARMA, R.; AGARWAL, A. Spermatogenesis: An Overview. In: ZINI, A.; AGARWAL, A. (eds.). **Sperm Chromatin: Biological and Clinical Applications in Male Infertility and Assisted Reproduction**. 1. ed., New York: Springer, 2011. p.23-24. Disponível: https://doi.org/10.1007/978-1-4419-6857-9_2. Acesso em: 21 abr. 2025.

SILVA, C.A.O.; PERRI, S.H.V.; KOIVISTO, M.B.; SILVA, A.M.; CARVALHO, R.G.; MONTEIRO, C.M.R. Aspectos histológicos e morfométricos dos testículos de gatos domésticos (*Felis catus*). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v.29, n.4, p.312-316, 2009.

Recebido: abr./2025.

Publicado: dez./2025.

SIMÕES, L.S.; RICCI, R.E.G.; FAVARON, P.O.; SASAHARA, T.H.DE C.; BARRETO, R.S.N.; BORGHESI, J.; MIGLINO, M.A. Ultrastructural analysis of the spermatogenesis in the guinea pig (*Cavia porcellus*). **Pesquisa Veterinária Brasileira** v.87, supl. 1, p.89–94, 2016. <https://doi.org/10.1590/S0100-736X2016001300013>.

SOUSA, F.M.L. **Estudo das características do aparelho reprodutivo, epitélio seminífero e mapas eletroforéticos bidimensionais do plasma seminal de carneiros Morada Nova**, 2010. 92p. (Dissertação de Mestrado em Reprodução Animal). Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. Universidade Federal do Ceará. Ceará, 2010. Disponível em: https://repositorio.ufc.br/bitstream/riufc/15671/1/2010_dis_fmilsousa.pdf. Acesso em: 10 dez. 2024.

SOUZA, E.B. Eutérios. **Toda Biologia.com**, 2019. Disponível em: <https://www.todabiologia.com/zoologia/euterios.htm>. Acessado em: 21 mai. 2025.

STAUB, C.; JOHNSON, L. Review: Spermatogenesis in the bull. **Animal**, Cambridge, v.12, n.1, p.27-35, 2018. Disponível: <https://doi.org/10.1017/S1751731118000435>.

STOCKERT, J.C.; BLÁZQUEZ-CASTRO, A. **Fluorescence Microscopy in Life Sciences**. Sharjah: Bentham Science Publishers, 2017. <https://doi.org/10.2174/97816810851801170101>.

STOUT, T.A. Modulating reproductive activity in stallions: a review. **Animal Reproduction Science**, v.89, n.1/4, p.93-103, 2005.

XIAO, X.; MRUK, D.D.; WONG C.K.; CHENG C.Y. Germ cell transport across the seminiferous epithelium during spermatogenesis. **Fisiologia (Bethesda, Md.)**, v.29, n.4, p.286–298, 2014.

YANG, Y.; ZHOU, C.; ZHANG, T; LI, Q.; MEI, J.; LIANG, J.LI, Z.; LI, H.; XIANG, Q.; ZHANG, Q.; ZHANG, L; HUANG, Y. Conversion of Fibroblast into Functional Leydig-like Cell Using Defined Small Molecules. **Stem Cell Reports**, v.15, n.2, p.408–423, 2020.