

캥거루우(Allied Rock Wallaby, *Petrogale assimilus*)의 精子完成과 精子에 관한 電子顯微鏡的 研究

金鍾旭 · H.R. Harding* · C.D. Shorey**

Electron-Microscopic Studies on the Spermiogenesis and Spermatozoa of the Allied Rock Wallaby(*Petrogale assimilus*)

Kim, J.-W., H.R. Harding* and C.D. Shorey**

(Received March 28, 1987)

Abstract

Testes from the allied rock wallaby(*Petrogale assimilus*) have been examined by the electron microscopy in thin sections in order to examine spermiogenesis and structure of spermatozoa. The spermiogenesis can be divided into nine stages: early Golgi, late Golgi, collapsing, nuclear protrusion, condensation and flattening, nuclear shaping, rotation, nuclear ring contraction, and maturation.

The acrosome has been abruptly formed following the collapse of expanded acrosomal vesicle without the cap stage described in the eutheria. The flatly condensed nucleus rotates obliquely to the axis of the axial filament complex and the folded acrosome covers the anterior third of the dorsal nuclear surface forming a wide subacrosomal space as the nuclear ring has contracted. The Sertoli cell reaction and spur are prominent during the nuclear protrusion and rotation stages.

A mature spermatozoon has S-shape head which has an extended part reaching to the vicinity of the middle piece.

緒 論

흔히 캥거루우(kangaroo)라고 불리는 것은 濠洲와 뉴우기니에 살고 있는 有袋類中 長脚科(macropodidae)에 속하는 것으로 約 47種이 있으며, 크기

는 全長 15~230 cm, 무게는 0.3~85 kg(Archer, 1985)에 걸쳐 多樣하다. 이 中 중간 크기의 것을 wallaby라고 한다.

供試動物인 allied rock wallaby (*Petrogale assimilus*)는 바위가 많은 곳에 사는 rock wallaby

忠北大學校 畜産學科, 淸州市 310

Dept. of Animal Science, Chungbuk National University, Cheongju 310, Korea

*Dept. of General Studies and School of Zoology, Univ. of New South Wales, Kensington, N.S.W., Australia

**Dept. of Histology and Embryology, University of Sydney, N.S.W., Australia

이 研究는 1986年度 文教部 學術研究助成費에 의하여 연구되었음.

의 一 種으로, 濠洲의 東쪽 沿岸인 Queensland洲의 北쪽에서 灌木의 삭이나 잎을 뜯어 먹고 사는 全長·약 51 cm, 무게 4~5 kg인 有袋類이다.

캥거루우의 精子完成에 대하여는 光學 현미경을 이용한 Fürst(1887)의 연구 이래 van Korff(1902), Benda(1906), Jordan(1911), Duesberg(1920), Binder(1927), Cleland(1956, 1964), Guraya(1971 a, b) 등의 연구가 있다. 또한 電子현미경을 이용한 것은 de Lamater와 Biggers(1964), Sapsford들(1966, 1967, 1969a, b, 1970), Sapsford와 Rae(1969), Phillips(1970a, b), Rattner(1972), Harding들(1976 a, b, 1982, 1984, 1987)과 Harding(1977)의 연구가 있으나, 이들은 모두 작은 크기의 bandicoot, wooley opossum, bush-tailed possum, honey possum에 대한 것일뿐 중간 크기의 wallaby에 관한 것은 없다.

이에 wallaby의 一 種인 allied rock wallaby의 精子完成過程을 관찰하여 다른 有袋類 및 眞獸類와 비교하고자 한다.

材料 및 方法

Queensland 北쪽에서 잡은 두 마리의 成熟한 allied rock wallaby(*P. assimilus*)의 精巢를 떼어낸 다음 皮膜을 잘라 細精管을 잘라 내어 피크린酸을 첨가한 Karnovsky의 固定液에 室溫에서 30分 내지 60分間 담그면서 細切한 다음 cacodylate/sucrose buffer로 밤새 세척하고, osmium tetroxide/cacodylate/glucose에 5°C로 60分間 後固定한 다음 uranyl acetate에 30분간 染色하여 脫水·包埋·硬化시켜 超薄片을 만들어 JEOL 100S 電子顯微鏡으로 관찰하였다.

結 果

관찰한 중요한 事項은 Fig. 1의 模式圖에 要約되어 있다. 精子細胞안의 여러가지 小器官의 모양과 위치에 따라 allied rock wallaby의 精子完成過程은 9期로 나눌 수 있다. 새로운 術語의 도입으로 인한 혼란을 막기 위해 古典的인 Leblond과 Clermont(1952)의 精子完成過程 細分法에 準하여 有袋類에 특이한 것은 Sapsford들(1967, 1969a, b)

의 報告를 參考하면, (1) 골지체가 뚜렷하게 나타나고 尖體小胞(acrosomal vacuole)가 核에 접근하여 커졌다가 터지는 골지段階를 前·後·崩壞의 3期로, (2) 核이 세포막으로 近接하고 manchette가 나타나며 染色質(chromatin)이 농축하는 尖體단계를 核突出·濃縮扁平化·核成形·轉換 및 核輪收縮의 5期로, (3) manchette가 없어지며 미토콘드리아가 軸索(axial filament complex) 주위에 모여드는 成熟期로 나누어진다.

1. 골지前期(early Golgi stage)

球形세포의 중앙에 있는 球形의 核 주위에 골지체에 밀리듯이 침체세포가 接近한다(Fig. 2). 염색질은 不均一하게 분산되어 있다.

2. 골지 後期(late Golgi stage)

침체세포가 커지면서 핵에 陷入하고 침체세포가 핵과 접한 부분에는 尖體顆粒(acrosomal granule)이 층을 이루어 모여 있다(Fig. 3). 골지체가 핵의 反對쪽 極으로 移動을 시작하나 아직 침체세포가 가까이 있다.

3. 崩壞期(collapsing stage)

한껏 커졌던 침체세포가 붕괴한다(Fig. 4). 붕괴된 침체세포 안에는 드문드문 과립물질이 있고 침체세포 주위에 아직도 골지체가 있다. 핵 주위는 전자를 통과시키지 않는 진한 물질이 둘러싸고 있고 염색질은 아직 不均一한 상태로 분산되어 있다.

4. 核突出期(nuclear protrusion stage)

핵이 정자세포막쪽으로 突出하여 세포막을 경계로 하여 Sertoli 세포와 접하게 된다(Fig. 5). 핵의 한쪽에 尖體(acrosome)가 형성되고 manchette가 나타나며, 침체와 접한 Sertoli세포 안에 여러가지 모양의 電子를 통과시키지 않는 진한 Sertoli細胞反應(Sapsford들, 1969a)이 생긴다. 염색질이 모여들어 여러 개의 덩어리를 만들고, 침체의 反對쪽에 軸索이 핵에 접한다.

5. 濃縮扁平化期(condensation and flattening stage)

핵질이 농축되면서 핵의 모양은 上下가 좁아지고 左右가 넓어지는 扁平化가 일어나고, 농축된 핵질은 엉글지만 均一하게 퍼지며, manchette의

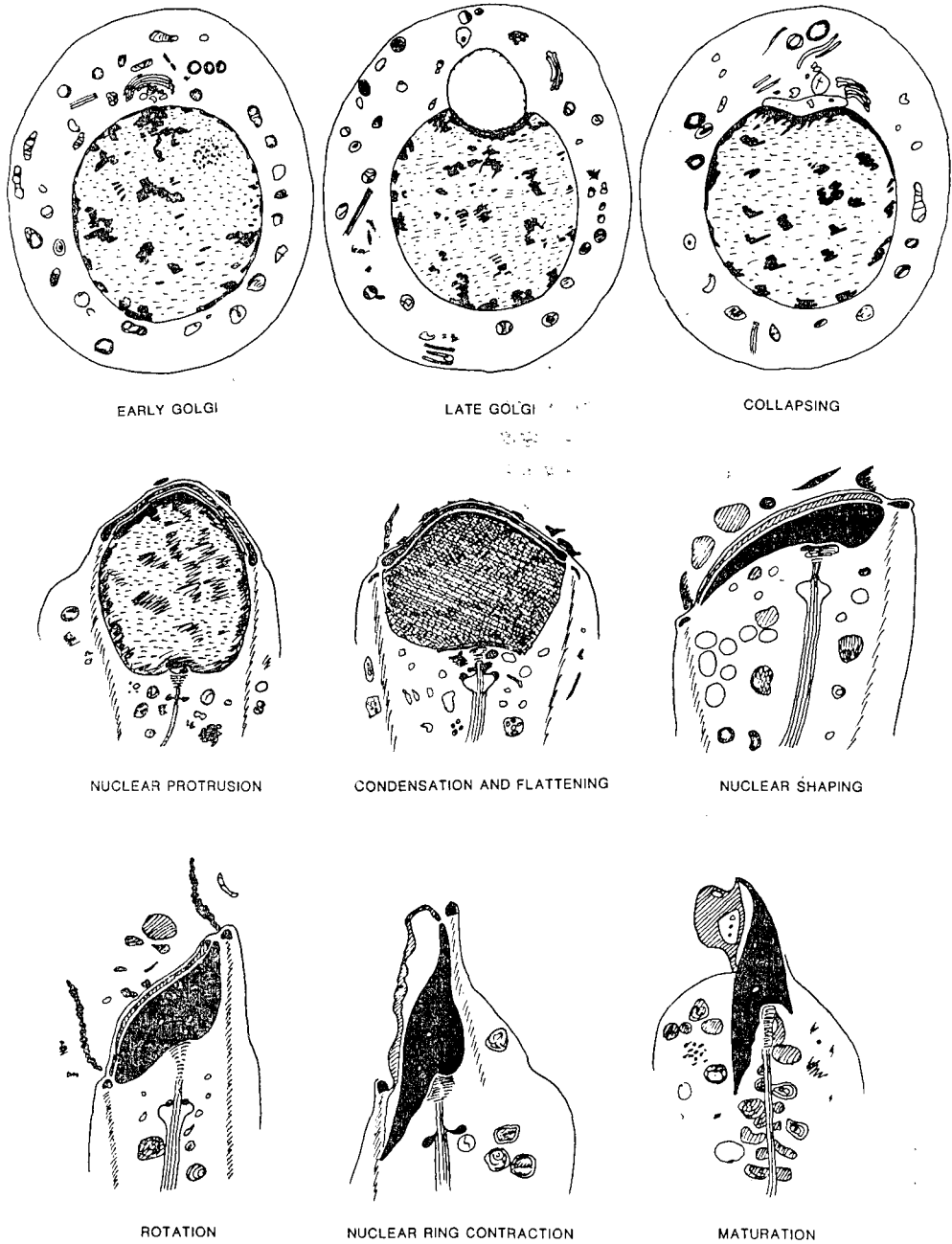


Fig. 1. Schematic drawings summarizing the major stages during spermiogenesis in the allied rock wallaby (*Petrogale assimilus*)

起始部에 핵輪(nuclear ring)이 생긴다(Fig. 6). 핵륜에 접한 Sertoli세포 안에는 기다란 Sertoli세포突出物(Sertoli cell spur, Sapsford 등, 1969a)이 manchette와 반대방향에 나타난다.

6. 핵成形成期(nuclear shaping stage)

농축 및 편평화가 진행되면 핵은 성숙정자의 모양과 같이 되나, 핵의 長軸은 정자세포의 장축과 거의 直角을 이룬다(Fig. 7).

7. 轉換期(rotation stage)

핵의 長軸이 軸索의 방향과 斜線이 되게 핵이 전환되고 핵의 모양이 重厚하게 된다(Fig. 8). 핵막(nuclear membrane), 첨체막(acrosomal membrane), 정자세포막(spermatid membrane) 및 Sertoli 세포막(Sertoli cell membrane)은 서로 密接해 있고, Sertoli세포막 밖에 생긴 Sertoli세포반응물질은 小胞體(endoplasmic reticulum)에 둘러싸여 있다(Fig. 9).

8. 핵輪收縮期(nuclear ring contraction stage)

핵의 上端面을 전체적으로 균일하게 덮고 있던 尖體가 한쪽 가에 있는 핵륜이 안쪽으로 이동함에 따라 접치면서 핵상단면의 約 半만을 덮게 된다(Fig. 10). 이때 첨체가 핵에서 떨어져 尖體下空間(subacrosomal space)을 만들고, Sertoli細胞反應이나 突出物은 없어진다.

9. 成熟期(maturation stage)

미토콘드리아가 軸索의 주위에 螺旋狀으로 모여 미토콘드리아螺旋(mitochondria helix)을 이루어 中片部(middle piece)를 만들고, 첨체가 핵의 상단면의 약 1/3을 덮는다(Fig. 11). 핵륜과 manchette가 없어지고(Fig. 11), 완성된 정자는 原形質滴(cytoplasmic droplet)에 싸여 있다(Fig. 12).

성숙한 allied rock wallaby의 정자의 모양은 S字狀의 頭部에 尾部가 頭部の 長軸과 같은 방향으로 接하며 頸部가 介在하되(Fig. 11), 頭部の 아래 한쪽 끝은 頸部를 뒤덮어 중편부에까지 이르고, 尖體가 핵의 上端面의 약 1/3을 덮는다. 尾部는 軸索의 주위를 미토콘드리아가 나선상으로 감아 中片部를 만들고(Fig. 12, 14), 本片部는 軸索을 纖維鞘(fibrous sheath)만이 둘러싸고 있다(Fig. 15).

頭部の 길이는 약 3.6 μ m이고 나비는 약 1.7 μ m이며, 中片部の 길이는 약 11.5 μ m이다.

考 察

중간 크기의 캥거루우인 wallaby의 一種인 allied rock wallaby의 精子完成과정은 정자세포 안의 小器官의 발달에 따라 9期로 나누어진다. Leblond과 Clermont(1952)의 분류에 따르면 眞獸類는 골지·頭帽(cap)·尖體·成熟의 4段階로 분명히 나누어지나(사람, Holstein과 Roosen-Runge, 1981; 소, 裴와 金, 1984; 염소, 裴와 金, 1985; 돼지, 金, 1986; 토끼, Plöen, 1971; 청여우, Andersen, 1978; 狒狒, Afzelius들, 1982), 이 실험에서는 다른 段階는 모두 인정되나 頭帽段階는 찾아볼 수 없었다.

첨체과립이 頭帽를 형성한 다음 尖體를 만드는 眞獸類와 달리, 有袋類는 골지後期에서 한껏 커졌던 첨체세포가 붕괴된 다음 두모단계는 거치지 않고 곧 첨체가 만들어지는 자세한 과정은 이번 관찰만으로는 알기 어렵다. 사실상 붕괴기 자체를 관찰하기도 쉽지 않았다. 그러나 짧은 붕괴과정중 첨체세포 안에 있던 첨체과립의 濃縮化가 빨리 이루어져 尖體를 형성한 것이 아닌가 추측된다.

有袋類의 尖體형성의 초기단계가 眞獸類와 다르다는 것은 初期의 광학현미경에 의한 연구(von Korff, 1902; Benda, 1906; Jordan, 1911)에 의하여 밝혀졌고, 近來 광학현미경(Cleland, 1956; Guraya, 1971a)과 전자현미경(Sapsford들, 1967, 1969a; Harding들, 1976a)에 의해 有袋類가 眞獸類와 현저히 다르다는 것이 확인되었다.

Allied rock wallaby는 진수류 같이 많은 尖體顆粒이 뭉치어 頭帽를 만들지 않지만 골지後期の 핵과 접한 첨체세포 안에는 첨체세포과립이 층을 이루었고, 붕괴기의 첨체세포 안에도 핵과 접한 부분에 과립이 散在되어 있었다. 이와 같이 첨체세포는 크게 발달되지만 尖體顆粒이 뚜렷하지 않다는 것은 Burgos(1974)가 brush-tailed possum(*Trichosurus vulpecula*)을 포함한 有袋類에서, Sapsford들(1967)이 bandicoot(*Perameles nasuta*)에서, Harding들(1976a)이 brush-tailed possum에서 확

인한 결과와 비슷하다. 그러나 뚜렷한 침체과립이 koala(*Phascolarctos*, Benda, 1906)와 *Caluromys philander*에서 관찰된 점으로 보아, 이것이 없다는 것이 有袋類의 특징이라고 하기는 어렵다. Guraya(1971a)는 조직 화학적 비교 연구를 통하여 침체과립이 卵子 피복물질의 두께와 화학적 조성에 어느 정도 관계가 있지 않겠느냐고 推論하였다.

尖體가 형성되고 핵이 세포막쪽으로 突出되면서 염색질이 덩어리를 이룬 다음, 濃縮 扁平化期에는 핵질이 上下가 좁아지고, 左右가 넓게 扁平히 농축화된 다음, 성숙한 핵의 모양으로 진하게 농축된 後, 핵의 長軸이 축색의 방향과 斜線을 이루게 轉換된 다음, 核輪이 수축하여 尖體가 核의 上端面의 一部를 덮게 되는 尖體段階는 眞獸類와 다르다. 특히, 核質이 상하로 농축되어 핵의 長軸이 軸索과 直角을 이루었다가 轉換하여 斜角을 이룬 다음 核輪收縮을 통하여 尖體가 核上端面의 一部에만 존재하는 것은 注目할만 하다.

그런데 이들 과정은 이미 有袋類에 대하여 기술한 Sapsford들(1967, 1969a; bandicoot), Phillips(1970a, b; woolly opossum), Rattner(1972; American opossum), Harding들(1976a; brush-tailed possum)의 관찰내용과 비슷한 점으로 보아 有袋類에 속한 동물의 공통된 특징으로 보인다. 그러나 核輪의 수축, 뚜렷한 尖體下 空間의 생성과 이에 따라 침체물질이 겹쳐지는 것은 Harding들(1976a)이 brush-tailed possum에서 관찰한 것과 비슷하지만, Sapsford들(1969a)이 bandicoot에 대하여 보고한 것과는 尖體의 겹쳐진 모양이 다르다. Bandicoot에 있어서는 尖體가 최종단계에서 겹쳐진 것이 퍼져 核表面을 균일하게 덮지만, brush-tailed possum이나 이 觀察에서는 尖體가 겹쳐진 채로 있어 尖體下 空間이 남아 있다.

核輪의 수축에 관하여는 Harding들(1976a)과 Sapsford들(1969a)의 보고가 있을 뿐 美國產 有袋類를 대상으로 한 Phillips(1970a, b)와 Rattner(1972)의 보고에서는 言及되지 않았다. 핵륜과의 관계는 밝히지 못하였지만 尖體가 겹쳐진다는 것은 von Korff(1902)에 의해 possum에서, Binder(19

27)에 의해 灰色 캥거루우(*Macropus giganteus*)에서 광학 현미경으로 확인되었다.

尖體下 空間이 核의 농축이 끝날 무렵 생긴다는 것은 쥐(Brökelmann, 1963)와 햄스터(Franklin과 Fusseil, 1972)에서도 확인되었지만 尖體의 발달 과정이 有袋類와 매우 다르기 때문에 眞獸類와의 類似性を 강조하기는 어렵다.

核突出期로부터 轉換期 사이에 尖體를 둘러싸고 있는 Sertoli세포의 세포질이 變形된다는 것은 Sapsford들(1969a)이 처음 言及하고 Harding들(1976a)도 이를 확인하였다. Sapsford들(1969a)은 Sertoli세포반응이 眞獸類의 外套(mantle)에 상당하는 것으로 포유동물의 정자완성의 後期에 흔히 나타난다고 하였다. 그러나 眞獸類에 있어서는 길어진 精子細胞의 尖體를 둘러싸고 있는 비교적 좁은 Sertoli세포의 세포질은 세포막 바로 밑에 糸狀體(filament) 다발을 가지고 있어, 나머지 세포질과 분리된다(Burgos와 Fawcett, 1955; Brökelmann, 1963; Nagano, 1966; Flickinger와 Fawcett, 1967; Nicaner, 1967; Fawcett과 Phillips, 1969; Fawcett들, 1971; Doohar와 Bennett, 1973). 有袋類에 있어서 Sertoli세포의 세포질 안에 電子濃도가 높은 물질이 세포막으로부터 멀리 떨어진 데까지 뚜렷하게 나타나고, 이것이 小胞體로 둘러 싸여진 것은 眞獸類와 다른 점이다. 이와같은 Sertoli세포 變形物은 다른 有袋類에서도 모두 관찰되었다(Sapsford들 1967, 1969a; Sapsford와 Rae, 1969; Phillips, 1970a; Rattner, 1972). Sertoli 세포 變形物이 核突出期에 나타나 射精 直前に 없어지는 것은 이 觀察에서 뿐 아니라 Sapsford들(1967, 1969a)과 Harding들(1976a)에 의해서도 확인되었다.

Sertoli세포의 세포질 變形物은 眞獸類(Nicaner, 1967; Fawcett들, 1971)에 있어서나 有袋類(Sapsford들, 1969a)에 있어서 Sertoli세포와 정자세포의 連結物로 생각되어 왔다. Sapsford들(1969a)의 bandicoot나, Harding들(1976a)의 brush-tailed possum이나 이 실험에서 Sertoli 세포반응과 小胞體가 핵륜의 이동과 관계가 있는 것으로 보아 위와 같은 추측이 합당한 것으로 생각된다.

Allied rock wallaby의 정자완성과정의 마지막 단계의 특징은 尖體物質이 收縮되어 핵의 上端面의 약 1/3을 덮는 것이다. 이와 같은 사실은 Sapsford들(1967, 1969a)이나 Harding들(1976a)에 의하여도 확인되었지만, Harding들(1976a)의 brush-tailed possum과 달리 이 실험의 allied rock wallaby에서는 핵륜수축기에 尖體物質이 핵 上端面의 半 이상을 덮고 있다가 성숙기에는 결국 brush-tailed possum같이 약 1/3만을 덮게 된다.

結 論

성숙한 allied rock wallaby(*Petrogale assimilus*)의 精巢 組織을 떼어 내어 전자현미경으로 精子完成過程과 精子의 형태를 관찰한 결과는 다음과 같다.

1. 세포 구조물의 일시적 및 영구적 형태에 따라 정자완성과정은 골지·尖體·성숙 段階의 3단계로 구분되며, 이 중 골지단계는 前·後·崩壞의 3기로, 침체단계는 核突出·濃縮扁平化·核形成·轉換·核輪收縮의 5기로 세분하여 全過程을 9기로 나눌 수 있다.
2. 尖體 顆粒이 모여 頭帽를 형성하는 頭帽期가 없이 골지 前·後期 다음에 崩壞期를 거쳐 尖體가 직접 형성되는 것이 有袋類의 특징으로 고찰되었다.
3. 핵의 모양은 濃縮化되는 과정에서 먼저 扁平하게 되었다가 轉換되어 핵의 長軸과 軸索의 角度가 성숙된 정자와 비슷하게 되었다.
4. 突出期에 尖體를 둘러싸고 있는 Sertoli세포의 세포질이 變形되어 생긴 Sertoli세포 反應과 突出物이 小胞體에 둘러싸여 있던 것이 成熟期에는 없어졌다.
5. 핵輪의 수축에 따라 尖體物質이 접히면서 尖體下 空間을 만들고 침체가 핵 上端面의 半程度를 덮었다가 성숙단계에는 약 1/3만을 덮었다.
6. 성숙된 精子의 모양은, S字狀의 頭部の 한 쪽이 길게 늘어져 꼬리의 中片部에까지 이르고 접혀진 尖體가 핵 上端面의 약 1/3을 덮었다.

謝 辭

이 실험을 실시할 수 있도록 機資材의 사용과 제반 편의를 제공하여 준 Sydney대학 組織學 및 發生學科長 K. Cleland교수, 공시 동물을 마련해 준 Macquarie대학의 R. Close박사, 전자현미경용 試料를 만들어 준 Sydney대학의 L.Manning양 및 R. Armstrong양, 寫眞을 제작해준 R. Smith氏에게 감사한다.

References

Afzelius, B.A., R.E. Johnsonbaugh, J.-W. Kim, L. Plöen and E.M. Ritzén. 1982. Spermiogenesis and testicular spermatozoa of the olive baboon (*Papio anubis*). J. Submicrosc. Cytol. 14, 627~639.

Andersen, K. 1978. Fine structure of developing spermatids used as a basis for staging of the spermateleosis in the blue fox (*Alopex lagopus*). Zbl. Vet. Med. C. Anat. Histol. Embryol. 7, 164~181.

Archer, M. 1985. The Kangaroo. Weldon Pty., Sydney.

Bae, D.S. and J.-W. Kim. 1984. Electron microscopic studies on the spermiogenesis of the Korean cattle. Korean J. Anim. Reprod. 8, 70~78.

Bae, D.S. and J.-W. Kim. 1985. Electron microscopic studies on the spermiogenesis of the Korean goat. Korean J. Anim. Reprod. 9, 46~56.

Benda, C. 1906. Die Spermiogenese der Marsupialier. Denkschr. med.-naturw. Ges. Jena 6, 441~458.

Binder, S. 1927. Spermatogenese von *Macropus giganteus* mit Berücksichtigung einiger allgemeiner Fragen der Säugerspermatogenese. Z. Zellforsch. 5, 293~346.

Brökelmann, J. 1963. Fine structure of germ cells and Sertoli cells during the cycle of the

- seminiferous epithelium in the rat. *Z. Zellforsch.* 59, 820~850.
- Burgos, M.H. 1974. Ultrastructure of the mammalian sperm head during differentiation and maturation. pp.209~225. In: E.M. Coutinho and F. Fuchs (eds.), Physiology and genetics of reproduction, Part A. Plenum Press, New York.
- Burgos, M.H. and D.W. Fawcett. 1955. Studies on the fine structure of the mammalian testis. I. Differentiation of the spermatids in the cat (*Felis domestica*). *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 1, 287~300.
- Cleland, K.W. 1956. Acrosome formation in bandicoot spermiogenesis. *Nature(Lond.)*. 177, 387~388.
- Cleland, K.W. 1964. History of the centrioles in bandicoot(*Perameles*) spermiogenesis. *J. Anat. (Lond.)*. 98, 487.
- de Lamater, E.D. and J.D. Biggers. 1964. Spermatogenesis (and spermateliosis) in the opossum, *Didelphys marsupialis*, by histochemical and electron microscopical methods. *J. Histochem. Cytochem.* 12, 35~36.
- Dooher, G.B. and D. Bennett. 1973. Fine structural observations on the development of the sperm head in the mouse. *Amer. J. Anat.* 136, 339~362.
- Duesberg, J. 1920. Cytoplasmic structures in the seminal epithelium of the opossum. *Conti. Embryol.* 9, 47~84.
- Fawcett, D.W. and D.W. Phillips. 1969. Observations on the release of spermatozoa and on changes in the head during passage through the epididymis. *J. Reprod. Fertil. Suppl.* 6, 405~418.
- Fawcett, D.W., W.A. Anderson and D.M. Phillips. 1971. Morphogenetic factors influencing the shape of the sperm head. *Develop. Biol.* 26, 220~251.
- Flickinger, C. and D.W. Fawcett. 1967. The junctional specializations of Sertoli cells in the seminiferous epithelium. *Anat. Rec.* 158, 207~222.
- Franklin, L.E. and E.N. Fussell. 1972. Evolution of the apical body in golden hamster spermatids with some references to primates. *Biol. Reprod.* 7, 194~206.
- Fürst, B. 1887. Über die Entwicklung der Samenkörperche bei der Beutelherrerein. *Arch. Mikr. Anat.* 30, 336~365.
- Guraya, S.S. 1971a. Comparative histochemical observations on the contributions of the acrosomal vesicle and granule to the acrosomal cap in the spermatozoa of mammals. *Z. Zellforsch.* 114, 321~330.
- Guraya, S.S. 1971b. Morphological and histochemical changes in the mitochondria during spermiogenesis in the opossum. *Acta Anat.* 79, 120~125.
- Harding, H.R., F.N. Carrick and C.D. Shorey. 1976a. Spermiogenesis in the brush-tailed possum, *Trichosurus vulpecula*(Marsupialia):The development of the acrosome. *Cell Tiss. Res.* 171, 75~90.
- Harding, H.R., F.N. Carrick and C.D. Shorey. 1976b. Ultrastructural changes in spermatozoa of brush-tailed possum, *Trichosurus vulpecula* (Marsupialia), during epididymal transit. Part II. The acrosome. *Cell Tiss. Res.* 171, 61~73.
- Harding, H.R. 1977. Reproduction in male marsupials: a critique, with additional observations on sperm development and structure. Ph. D. Thesis. University of New South Wales.
- Harding, H.R., P.A. Woolley, C.D. Shorey, and F.N. Carrick. 1982. Sperm ultrastructure, spermiogenesis and epididymal sperm maturation in *Dasyurid marsupials*: Phylogenetic implications. pp.659~673. In: M. Archer (ed.), Carnivorous marsupials. *Roy. Zool. Soc. New*

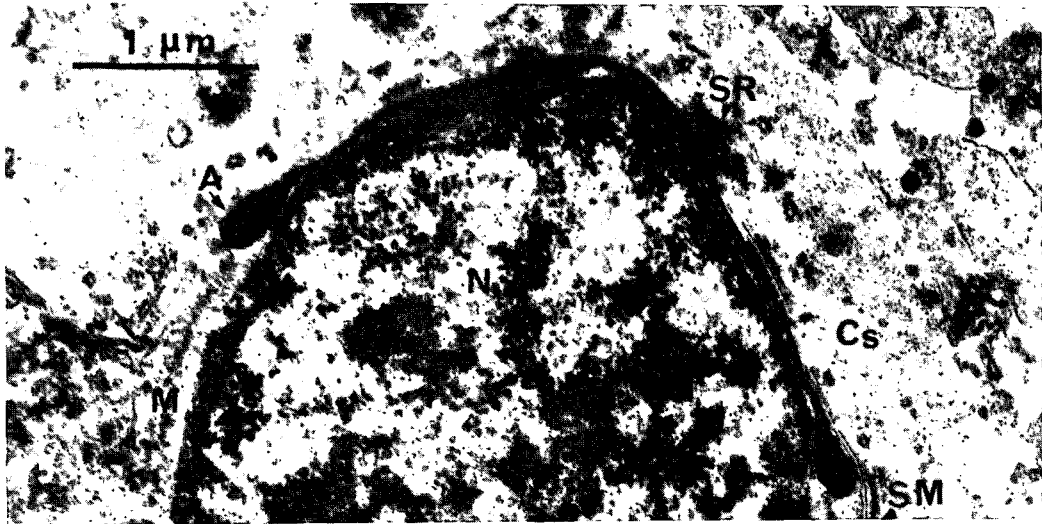
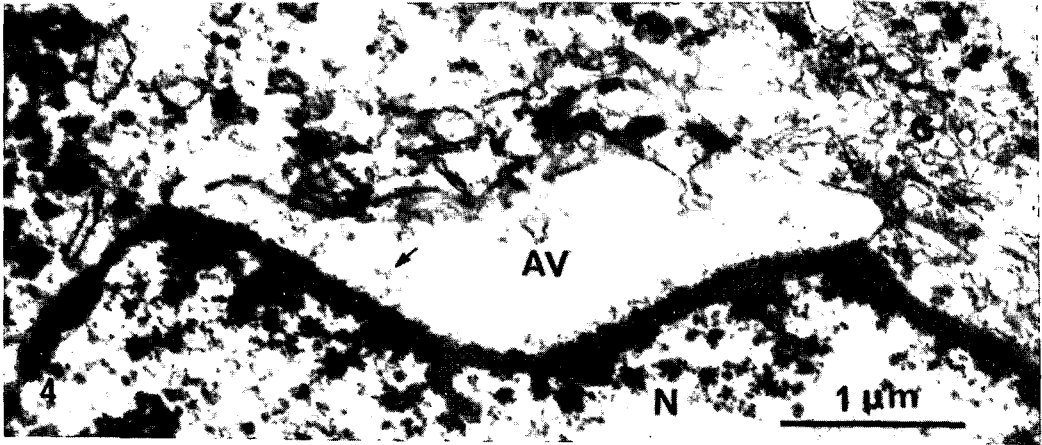
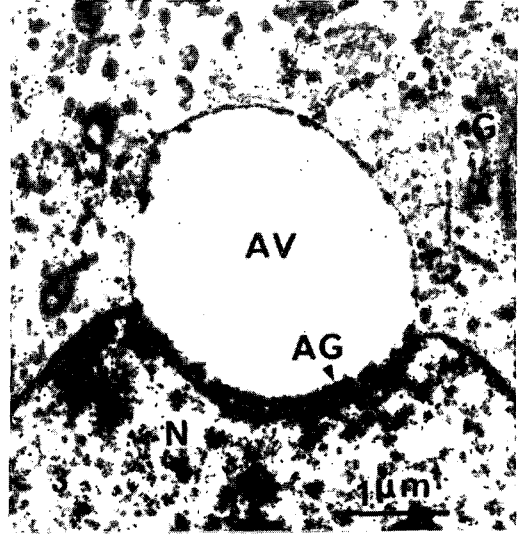
- South Wales, Sydney.
- Harding, H.R., F.N. Carrick and C.D. Shorey. 1984. Sperm ultrastructure and development in the honey possum, *Tarsipes rostratus*. pp. 451~461. In: A.P. Smith and I.D. Hume(eds.), Possums and gliders. Australian Mammal Society, Sydney.
- Harding, H.R., F.N. Carrick and C.D. Shorey. 1987. The affinities of the koala, *Phascolarctos cinereus*(Marsupialia), on the basis of sperm ultrastructure and development. In: M. Archer (ed.), Possums and opossums: Studies in evolution. Roy. Zool. Soc. New South Wales, Sydney (in press).
- Holstein, A.F. and E.C. Roosen-Runge. 1981. Atlas of human spermatogenesis. Grosse Verlag, Berlin.
- Jordan, H.E. 1911. The spermatogenesis of the opossum(*Didelphys virginiana*) with special reference to the accessory chromosome and the chondriosomes. Arch. Zellforsch. 7, 41~86.
- Kim, J.-W. 1986. Electron microscopic studies on the spermiogenesis of the swine. Korean J. Electron Microsc. 16(1), 1~13.
- von Korff, K. 1902. Zur Histogenese der Spermien von *Phalangista vulpina*. Arch. Mikr. Anat. 60, 232~260.
- Leblond, C.P. and Y. Clermont. 1952. Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat. Ann. N.Y. Acad. Sci. 55, 548~573.
- Nagano, T. 1966. Some observations on the fine structure of the Sertoli cell in the human testis. Z. Zellforsch. 73, 89~106.
- Nicančar, L. 1967. An electron microscopical study of cell contacts in the seminiferous tubules of some mammals. Z. Zellforsch. 83, 375~397.
- Phillips, D.M. 1970a. Shaping of sperm heads in the woolly opossum, *Caluremys*. J. Cell Biol. 47, 158a.
- Phillips, D.M. 1970b. Development of spermatozoa in the woolly opossum with special reference to the shaping of the sperm head. J. Ultrastruct. Res. 33, 369~380.
- Plöen, L. 1971. A scheme of rabbit spermatogenesis base upon electron microscopical observations. Z. Zellforsch. 115, 553~564.
- Rattner, J.B. 1972. Nuclear shaping in marsupial spermatids. J. Ultrastruct. Res. 40, 498~512.
- Sapsford, C.S., C.A. Rae and K.W. Cleland. 1966. The development of the principal piece sheath of the bandicoot spermatozoon: an electron microscope study. J. Anat.(Lond.) 100, 950.
- Sapsford, C.S., C.A. Rae and K.W. Cleland. 1967. Ultrastructural studies on spermatids and Sertoli cells during early spermiogenesis in the bandicoot, *Perameles nasuta* Geoffroy (Marsupialia). Aust. J. Zool. 15, 881~909.
- Sapsford, C.S. and C.A. Rae. 1969. Ultrastructural studies on Sertoli cells and spermatids in the bandicoot and ram during the movement of mature spermatids into the lumen of the seminiferous tubule. Aust. J. Zool. 17, 415~445.
- Sapsford, C.S., C.A. Rae and K.W. Cleland. 1969a. Ultrastructural studies on maturing spermatids and on Sertoli cells in the bandicoot, *Perameles nasuta* Geoffroy (Marsupialia). Aust. J. Zool. 17, 195~292.
- Sapsford, C.S., C.A. Rae and K.W. Cleland. 1969b. The fate of the residual bodies and degenerating germ cells in the bandicoot, *Perameles nasuta* (Marsupialia). Aust. J. Zool. 17, 729~753.
- Sapsford, C.S., C.A. Rae and K.W. Cleland. 1970. Ultrastructural studies on the develop-

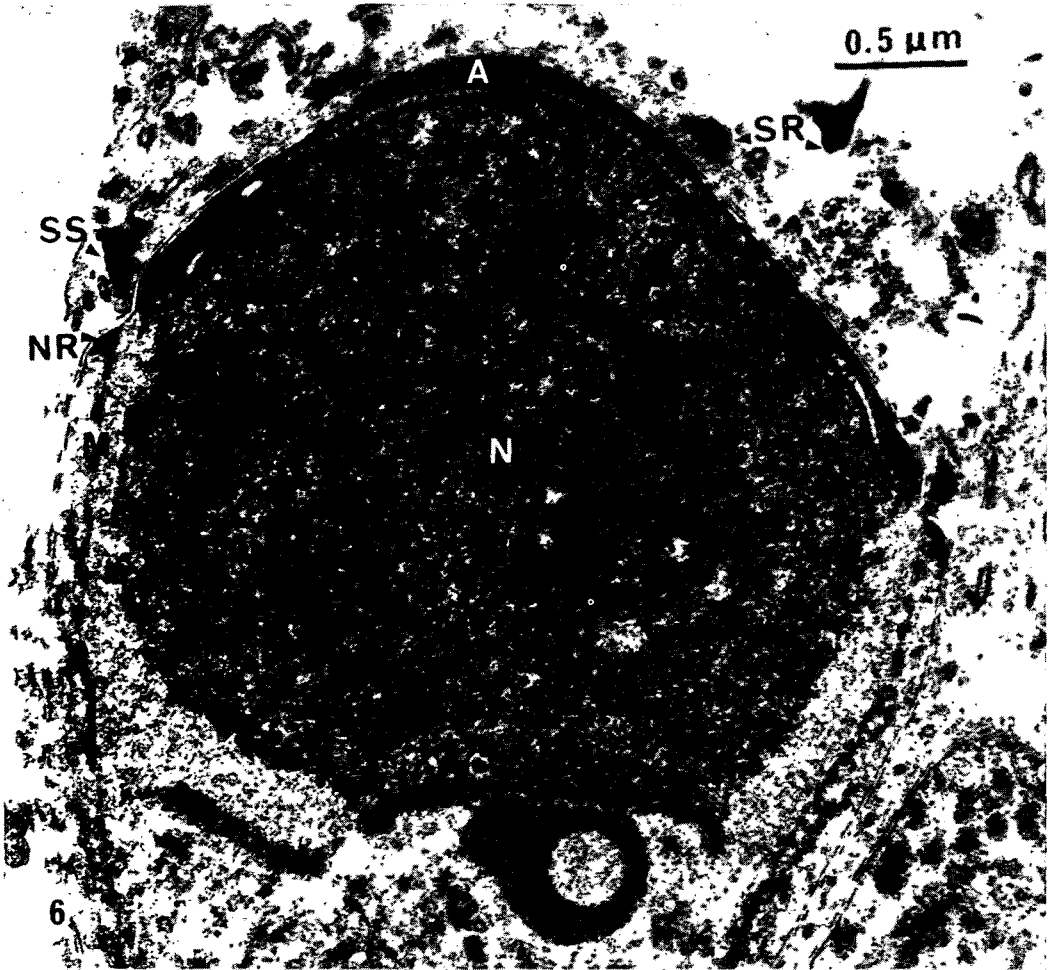
ment and form of the principal piece sheath 18, 21~48.
of the banicoot spermatozoon. Aust. J. Zool.

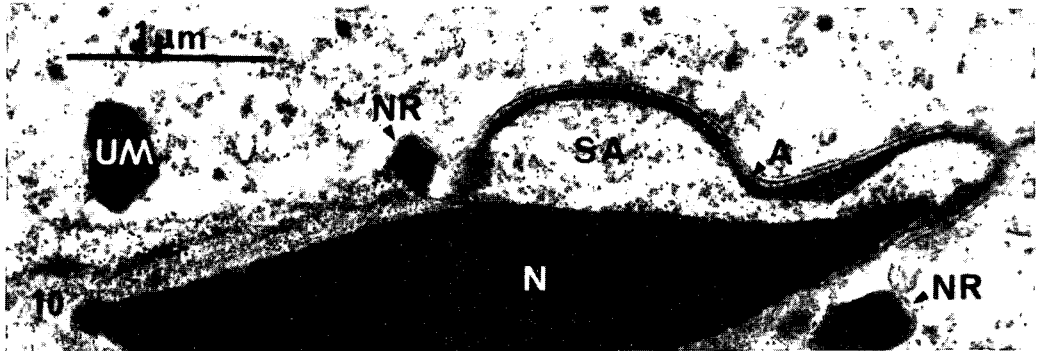
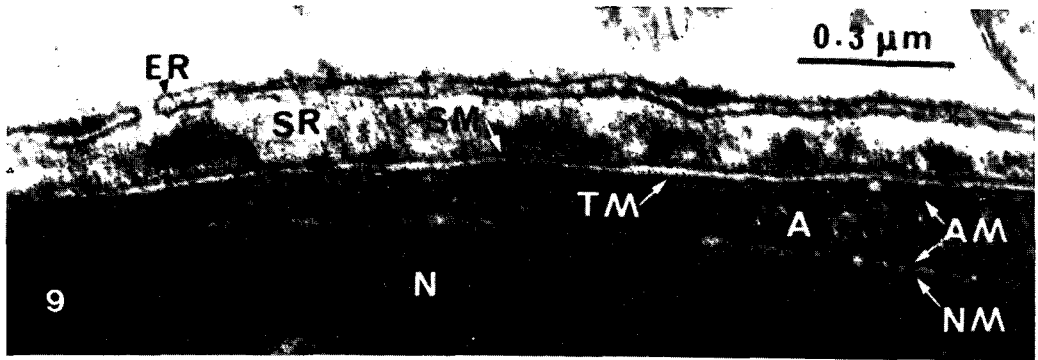
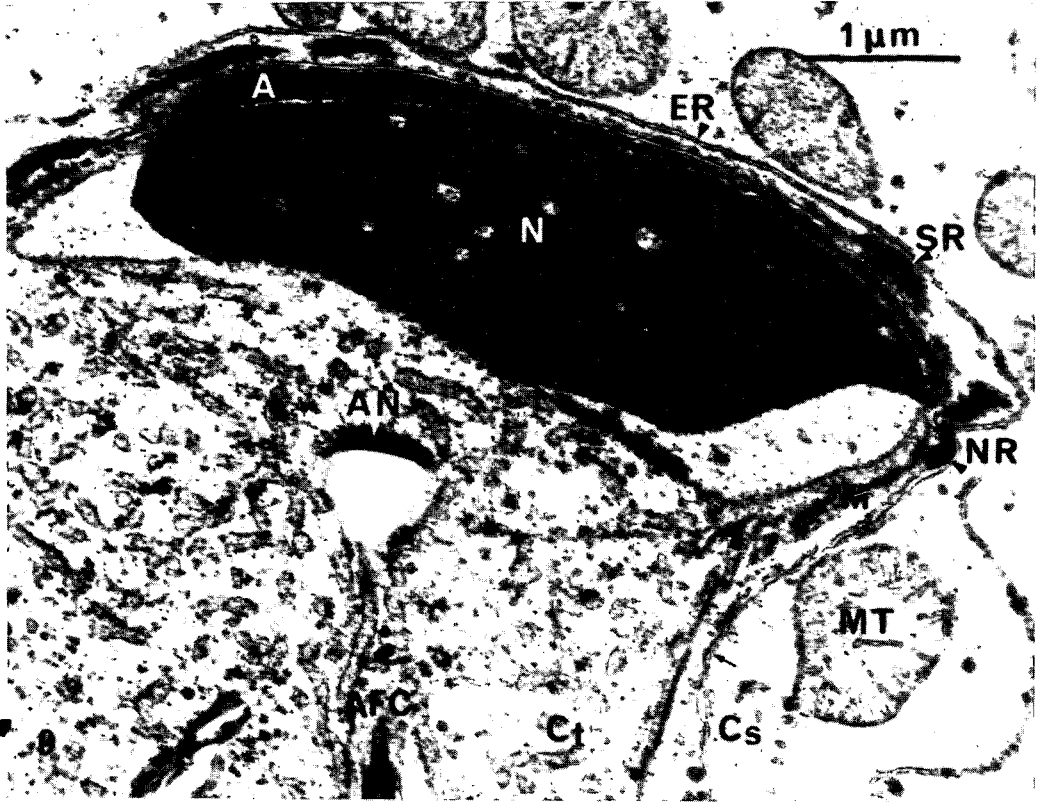
Figure Legends

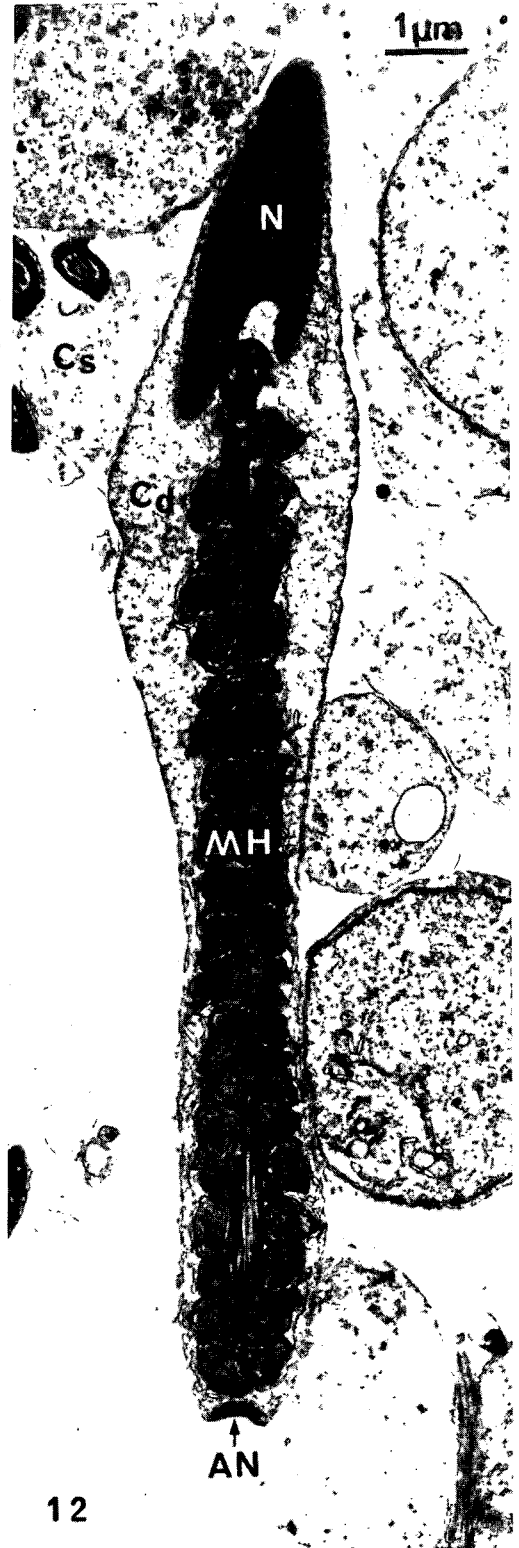
- Fig. 2.** In the early Golgi stage large acrosomal vesicles(AV) surrounded by a Golgi apparatus(G) have approached to the nucleus(N). A mitochondrion(MT) is seen near the Golgi apparatus.
- Fig. 3.** An expanded acrosomal vesicle(AV) indents the adjacent nuclear surface in the late Golgi stage. Acrosomal granules(AG) are accumulated in the acrosomal vesicle forming a narrow layer in contact with that section of the acrosomal membrane apposed to the nucleus(N). There is a Golgi apparatus(G) at the side of the acrosomal vesicle on the way to the opposite pole of the nucleus.
- Fig. 4.** In the collapsing stage a maximized acrosomal vesicle(AV) has collapsed. There are sparse granular materials(arrowed) in the acrosomal vesicle. The Golgi apparatus(G) is still seen near the acrosomal vesicle.
- Fig. 5.** The nucleus(N) with newly formed acrosome(A) protrudes to the spermatid cell membrane which is closely contacted with the Sertoli cell membrane(SM) in the nuclear protrusion stage. There are Sertoli cell reactions(SR) in the Sertoli cell cytoplasm(Cs) adjacent to the acrosome. The manchette(M) has emerged near the margin of the acrosome.
- Fig. 6.** In the condensation and flattening stage the form of the nucleus(N) has been flattened dorso-ventrally and the chromatin condensed to be evenly distributed in the nucleus. The crescent shape of nuclear ring(NR) has formed at the proximal end of the manchette(M) and the Sertoli cell spur(SS) is seen in the Sertoli cell cytoplasm adjacent to the nuclear ring. A: acrosome, SR: Sertoli cell reaction.
- Fig. 7.** In the nuclear shaping stage condensed chromatin forms the shape of matured nucleus(N). The long axes of the nucleus and the spermatid are perpendicular each other. The annulus (AN) is apparent in the spermatid cytoplasm(Ct). A: acrosome, Cs: Sertoli cell cytoplasm, M: manchette, NR: nuclear ring, SR: Sertoli cell reaction, SS: Sertoli cell spur.
- Fig. 8.** The long axis of the nucleus(N) forms an oblique line with the direction of the axial filament complex(AFC) in the rotation stage. There are the endoplasmic reticulum(ER) surrounding the Sertoli cell reaction(SR) and the cell membrane(arrowed) between spermatid cytoplasm(Ct) and Sertoli cell cytoplasm(Cs). A: acrosome, AN: annulus, M: manchette, MT: mitochondrion, NR: nuclear ring.
- Fig. 9.** In the rotation stage the nuclear membrane(NM), acrosomal membrane(AM), spermatid membrane(TM), and Sertoli cell membrane(SM) are closely associated with each other. The Sertoli cell reactions(SR) are surrounded by the endoplasmic reticulum(ER). A: acrosome, N: nucleus.
- Fig. 10.** In the nuclear ring contraction stage the nuclear ring(NR) located at one side of the acrosome(A) has moved inward to form the folded acrosome and a wide subacrosomal space(SA) and to cover about half of the dorsal nuclear surface(N). Unidentified material(UM) is seen near the nucleus.

- Fig. 11.** The acrosome(A) covers anterior third of the dorsal nuclear surface(N) and mitochondria (MT) are gathering around the axial filament complex(AFC) to form the mitochondria helix in the maturation stage. Cs: Sertoli cell cytoplasm, Ct: spermatid cytoplasm, UM: unidentified material.
- Fig. 12.** A spermatozoon with completed mitochondria helix(MH) surrounded by a cytoplasmic droplet(Cd) is ready to be expelled. AN: annulus, Cs: Sertoli cell cytoplasm, N: nucleus.
- Fig. 13.** In the maturation stage the neck region shows striated columns(SC) connected with dense fibers(DF) which are surrounded by a mitochondrion(MT). N: nucleus.
- Fig. 14.** The shape of the annulus(AN) located between the middle piece(MP) and the principal piece(PP) is half-moon in the maturation stage. The fiber network(FN) surrounds the fibrous sheath(FS) of the principal piece. AFC: axial filament complex, MT: mitochondrion.
- Fig. 15.** As the principal piece(PP) stretches from the middle piece, the diameter of the principal piece has become smaller. The black numbers show the order of distances from the middle piece and the white numbers designate the numbers of double microtubules. FS: fibrous sheath.









11

12

