

도롱뇽 (*Hynobius leechii*) 정충의  
미세구조 (Amphibia, Urodela)

김 구 환 · 박 원 학\* · 이 영 환

Ultrastructure of Spermatozoa in Urodeles,  
*Hynobius leechii* (Amphibia: Urodela)

Kim, Kgu Hwan, Won Hark Park\* and Young Hwan Lee

(Received March 9, 1995)

ABSTRACT

The ultrastructure of spermatozoa in *Hynobius leechii* was examined with transmission electron microscope and compared with those of other urodeles and anurans. The perforatorium and the tail show most of the common feature of urodeles. However, there were several ultrastructural characteristics in an acrosome, nucleus, neck, axial rod and mitochondria related to the nucleus. The acrosome was trifoliate in transverse sections and the perforatorium consisted of two different concentric parts with a fine sharp point in a subacrosomal lumen. The nucleus consisted of two different regions of chromatin area and nuclear ridge. The nuclear ridge was composed of several bundles of five to ten minute tubular subunits of 19 nm diameter in this species, while in higher urodeles it was well developed in multilayers. The protoplasmic bead was separated by a cytoplasmic canal except the connection with only the distal portion of the nucleus. The neck was a short cylinder and contained pericentriolar material with transverse striations. In *Hynobius* the ring was not elongated to the tail and the mitochondria were distributed only in the protoplasmic bead around the nucleus as in *Cryptobranchus*, while in higher groups of urodeles it elongates to the length of the middle piece and the mitochondria follow the ring. The ring elongation may be related to the distribution of mitochondria. *Hynobiidae* and *Cryptobranchidae* are closely related based on structure of neck, the axial rod and location of mitochondria, although they are different in the composition of the axial rod.

---

본 연구는 대구대 기초과학연구소의 일부 재정 지원에 의하여 수행되었음.

대구대학교 사범대학 생물교육과, \*영남대학교 이과대학 생물학과

Department of Biology Education, Taegu University, Kyungsan 713-714, Korea

\*Department of Biology, Yeungnam University, Kyungsan 712-749, Korea

## 서 론

양서류 유미목 정자는 긴 침체와 perforatorium, 잘 발달된 경부, ring 및 marginal filament의 미세구조적 특징을 가지고 있어서 무미목과 구별되고 있다.

유미류는 분류군에 따라 경부와 ring의 발달정도가 현저한 차이를 나타내고 있는데, 진화된 분류군에서는 그들의 구조가 신장된 양상을 보여주고 있으나(Baker, 1966; Barker & Beisele, 1967; Picheral, 1979) *Hynobius*를 포함한 대체로 하등한 분류군(Baker, 1963; Barker & Baker, 1970)에서는 그 길이가 신장되어 있지 않는 것으로 나타난다.

유미목은 4아목으로 분류되며 각 아목의 여러 종에서 정자형성과 정자의 미세구조에 대해 연구되어 왔으나(Baker, 1966; Barker & Biesele, 1967; Baker & Baker, 1970; Picheral, 1979) 현재까지 여러 분류군에서 부분적으로만 밝혀져 있어 유미류 및 무미류 정자의 계통연구를 위한 기초자료가 매우 부족한 실정이다. 그 중에서도 *Hynobius*는 도롱뇽과에 속하며 유미목중 조상군으로 분류되어 양서류 정자의 계통 및 진화 연구에 중요한 종으로 여겨지고 있다.

따라서 본 연구는 한국에 서식하고 있는 *Hynobius leechii*를 재료로 하여 정자의 핵, 침체, protoplasmic bead, nuclear ridge, ring, 경부 및 꼬리의 미세구조를 밝히고 그 특징을 중심으로 유미목 및 하등 무미목의 분류군들과 비교하고자 한다.

## 재료 및 방법

본 실험에 사용된 재료는 경상북도 일원에서 채집한 유미목의 도롱뇽과에 속하는 도롱뇽(*Hynobius leechii*)의 수컷 성체를 이용하였다.

위상차현미경 관찰을 위해서는 0.8% 생리식염수 용액에서 정소를 적출하여 slide glass에 도포, cover glass로 덮고 Carl Zeiss 광학현미경으로 검경하였다.

전자현미경적 관찰을 위해서는 2.5% glutaraldehyde(0.1 M sodium cacodylate buffer, pH 7.0) 용액으로 4°C에서 4시간 전고정하고 같은 buffer 용액으로 10분간 2회 수세한 후 1% osmium tetroxide(0.1M sodium cacodylate butter, pH 7.0) 용액에서 90분간 후고정하고 같은 buffer 용액으로 10분간 2회 수세하였

다. 그 후 ethanol과 propylene oxide 계열로 완전히 탈수한 다음 Epon 812에 포매하였으며, 포매된 조직은 LKB ultramicrotome으로 초박절편을 만들어 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색하여 Hitachi H-600 전자현미경(75 Kv)으로 검경하였다.

## 결 과

도롱뇽(*Hynobius leechii*)의 정자는 사상형으로 전체 길이가 약 291.81  $\mu\text{m}$ 이었다. 도롱뇽 정자의 미세구조는 유미류 꼬리의 일반적 특징인 축사, 파동막, axial rod와 ring 물질을 가지는 반면 미토콘드리아는 핵주위에 분포해 있었다. 정자의 두부는 기부에서 말단부로 가면서 가늘어지며 길이는 122.06  $\mu\text{m}$ 이고 최대 직경이 5.20  $\mu\text{m}$ 이었다(Fig. 1).

침체는 핵의 앞쪽으로 길게 신장되어 그 길이는 약 20.50  $\mu\text{m}$ 이며(Fig. 2), 횡단면은 전자밀도가 균일한 크로바 모양을 하고 있고(Fig. 3) 침체의막은 전 길이를 따라 원형질막에 밀착되어 있으며 정자의 원형질막의 외면에 횡문구조가 규칙적으로 나 있었다(Fig. 4).

Perforatorium은 두 부위로 구별되며 안쪽 부위는 핵의 선단부에서 endonuclear canal 내부로 분포해 있으며 바깥부위는 안쪽 부위와 핵의 앞쪽 부위를 둘러싸고 있는(Fig. 4) 동심원적 구성을 하고 있었다(Fig. 5).

핵은 길이가 약 101.56  $\mu\text{m}$ 이고 직경이 1.02~1.15  $\mu\text{m}$ 이며 말단부에서 점차 가늘어졌다. 핵의 선단부에서는 핵막이 핵 길이의 3분의 1정도 깊이까지 중심부를 관통하여 관을 형성하며(Fig. 6) 그 함입관 내부에는 perforatorium으로 채워져 rod 모양을 형성하였다(Figs. 5, 7). 핵은 염색질 부위와 nuclear ridge의 두 부분으로 구성되어 있으며 염색질은 고도로 농축되어 전자밀도가 높게 나타났다. Nuclear ridge 부위는 직경이 19 nm인 소관들이 한층으로 염색질 부위를 둘러싸고 있으며 5~10개의 소관이 모여 다발을 형성하고 있었다(Fig. 8).

Protoplasmic bead는 핵을 따라 위치해 있으나 핵의 기부에서 원형질막이 핵막과 bead 사이로 함입된 좁은 세포질관이 있어서 protoplasmic bead의 작은 부분만이 핵과 연결되어 나타났고(Fig. 9) 대부분은 좁은 세포질관에 의해 핵 부위와 분리되어 있었다(Figs. 9~10). 이러한 bead는 각 정자에 따라 위치가 다르게 나타났으

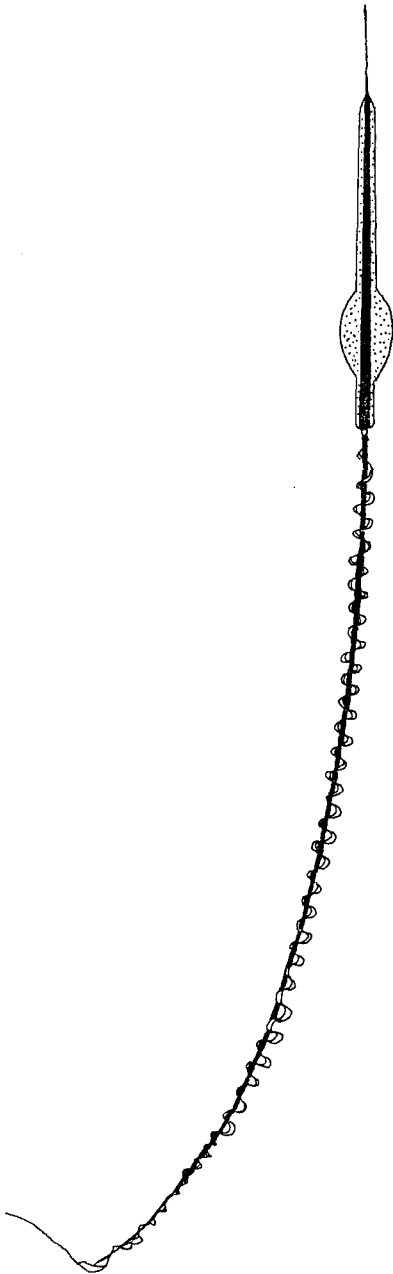


Fig. 1. Mature sperm of *Hynobius leechii* from a phase contrast micrograph.

며 그 내부에는 많은 수의 미토콘드리아를 함유하고 있었다(Figs. 8~10).

경부는 기부중심립과 말단중심립이 45° 각도로 배열되어 있고 그 주위에 pericentriolar material, axial rod의 앞쪽 부위와 ring 물질로 구성되어 있었다.

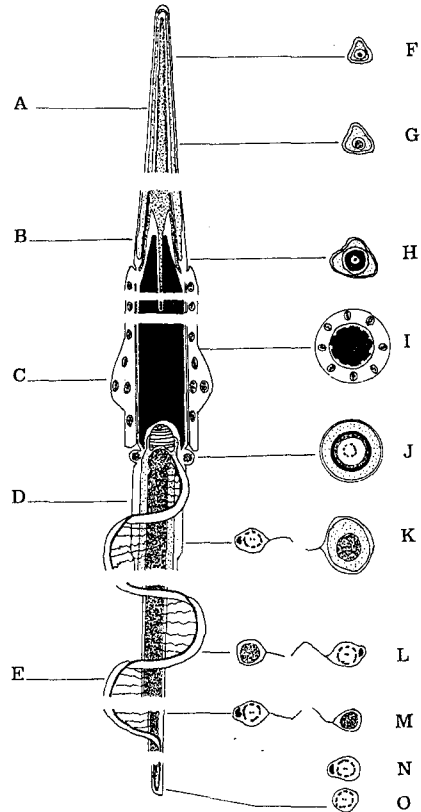


Fig. 18. Schematic diagram of the spermatozoon of *Hynobius leechii* in different regions.

A~E. Longitudinal sections of the spermatozoon.

- A. the anterior acrosome.
- B. the anterior part of the head with an acrosome, perforatorium and nucleus.
- C. the posterior part of the head with the nucleus and the protoplasmic bead at this level.
- D. the anterior part of the tail.
- E. the posterior part of the tail.

F~O. Transverse sections of the spermatozoon.

- F-G. the anterior parts of the acrosome.
- H. the anterior part of the nucleus.
- I. the posterior part of the head with the nucleus and the protoplasmic bead.
- J. the posterior part of the head and the neck region.
- K-M. transverse sections through the principal piece.
- N-O. transverse sections through the end piece.

Pericentriolar material에는 14개의 규칙적인 횡문이 관찰되는데, 그 폭은 17 nm로 나타나며 횡문간의 간격은 26 nm이었다(Fig. 12). Ring 물질은 과립상태로 경부 주위를 둘러싸고 있으며 꼬리를 따라 신장되어 있지 않았다(Figs. 12, 13).

꼬리는 axial rod, 축사, marginal filament와 파동막으로 구성되어 있으며(Figs. 14, 15) 꼬리의 위치에 따라 각 구성성분의 차이를 보여주었다(Figs. 15, 16). Axial rod의 기부는 안쪽 부위와 바깥쪽 부위의 두 부분으로 구분되며(Fig. 14) 안쪽 부위의 전자밀도가 더 높고 점차 가늘게 되면서 종부까지 신장되어 있는 반면 바깥쪽 부위는 꼬리의 말단부로 내려가면서 없어졌다(Fig. 16).

축사는 2개의 중심미세소관, 9개의 이중미세소관으로 구성된 전형적인 9+2의 구조로 나타났다. 중심미세소관은 중심초로 둘러싸여져 있고 이중미세소관은 연결사에 의해 중심초와 연결되어 있으며 반달 모양의 marginal filament는 7번과 8번 이중미세소관과 인접되어 있었다(Fig. 15).

꼬리의 말단부를 향하여 꼬리를 이루는 구성성분중 axial rod가 먼저 없어지고, 파동막은 점차 짧아져 axial rod가 있었던 쪽으로 남아 있다가 결국 없어지게 되며(Fig. 16), marginal filament도 사라져 말단부에서는 축사만이 관찰되었다(Fig. 17).

그림 18은 도롱뇽 정자의 구조를 상기의 결과에 따라 모식화하여 나타내었다.

## 고 찰

도롱뇽(*Hynobius leechii*) 정충은 대부분의 유미류에서와 같이 긴 사상의 첨체, 신장되고 농축된 핵, perforatorium, 경부, ring 물질 및 파동막으로 구성되어 있다.

첨체는 그 횡단면이 크로바 모양을 이루고 있는데, 이러한 구조는 *H. nebulosus*에서도 보고되었다(Picheral, 1979). 이와같은 첨체의 구조적 특징은 *Hynobius*에서만 관찰되고 있어 도롱뇽속의 특징으로 생각된다. 일반적으로 유미류의 첨체는 그 횡단면이 구형으로 되어 있으며 무미류는 고리형으로 되어 있고 유미류에 비해 작은 것으로 보고되어 있다(Lee & Jamieson, 1992; Kwon & Lee, 1993).

Perforatorium은 대부분의 유미류에서 endonuclear

canal 내부에 분포한 endonuclear perforatorium과 핵의 앞쪽부분에 돌출해 분포한 extranuclear perforatorium을 가지는 것으로 보고되어 있으며(Picheral, 1979), 무미류에서는 하등한 분류군인 Ascaphidae(Jamieson, *et al.*, 1993)와 무당개구리과(Discoglossidae)만이 유미류에서 볼 수 있는 endonuclear perforatorium을 가진다(Kwon & Lee, 1992). 그러므로 endonuclear perforatorium은 양서류의 조상형질로 인정되며 이러한 결과는 Ascaphidae와 무당개구리과의 계통학적 위치에 있어서 핵형분석과 해부학적 견지에서도 무미류중 원시군으로 분류되는 것과 일치한다. Baccetti 등(1991)은 endonuclear perforatorium이 하등한 척추동물의 특징이라고 주장하였다. *Pleurodele waltlii*에서의 perforatorium의 돌출부분은 그 횡단면이 3층의 동심원적 구조를 하고 있으나(Picheral, 1979), 도롱뇽에서는 2층의 동심원적 구조를 하고 있었다.

핵은 염색질과 nuclear ridge의 두 부분으로 구성되어 있으며 그 형태와 분포양상에 따라 3가지 형으로 구분어진다. 첫째, nuclear ridge 부분이 몇 개의 소관다발들에 의해 한층으로 염색질을 둘러싸고 있는 구조로 도롱뇽을 포함한 *H. nebulosus*와 *Euproctus asper*, *Salamandra salamandra*(Picheral, 1979) 등의 대체로 하등유미류에서 볼 수 있다.

둘째, nuclear ridge는 하나의 소관다발을 형성하며 염색질의 한쪽 부분에 분포해 있는데 *Pleurodele waltlii*(Picheral, 1971), *Ambystoma opacum*(Sever & Kloepfer, 1993)에서 이러한 양상이 보고되어 있다. 셋째, nuclear ridge 부분이 염색질의 크기만큼 잘 발달되어 있는 구조로 *Triturus palmatus*(Picheral, 1979)에서 볼 수 있다. 이상의 결과에 의하면 유미류 중에서 고등한 분류군으로 갈수록 nuclear ridge가 잘 발달되어 있음을 알 수 있었으며 이러한 구조적 발달 양상은 유미류 정충의 계통분석을 위한 좋은 형질로 생각된다.

Protoplasmic bead는 도롱뇽에서 핵막과 대부분 분리되어 있고 핵이 끝나는 매우 제한된 부위에서만 핵막과 연결되어 있으며 그 위치도 정자에 따라 일정하게 나타나지 않았다. 도롱뇽에서 bead의 위치가 일정하게 나타나지 않는 것은 bead와 핵막사이의 연결양상과 연관을 가지는 것으로 사료된다.

경부는 유미류에서 그 길이가 다양하게 나타나서 종을 구별하는데 중요한 형질로 이용되어 왔다. *Necturus*

*maculosus* (Baker, 1963), *Pleurodele waltlii* (Picheral, 1979), *Amphiuma tridactylum* (Barker & Biesele, 1967) 등의 고등유미류에서의 경부는 길게 나타났으며 특히 *Necturus maculosus*는 40~45  $\mu\text{m}$ 에 달했다. 반면, 도롱뇽을 포함한 *H. nebulosus* (Picheral, 1979)와 *Cryptobranchus alleganiensis* (Baker, 1963) 등의 하등유미류에서는 짧은 것으로 보고되어 있어 유미류의 고등분류군으로 갈수록 그 길이가 발달되었음을 알 수 있다.

기부중심립과 말단중심립의 배열이 대부분의 척추동물에서 수직을 이루는 것과는 달리 45°로 배열되었다. 무미류의 경우 하등분류군은 유미류에서와 같이 90° 미만이나 고등분류군은 90° 이상을 하고 있다(Kwon & Lee, 1993).

Pericentriolar material에 일정한 간격으로 나있는 횡문구조는 *Salamandra salamandra*와 *Triturus alpestris* (Werner, 1969)에서도 관찰되었으나 도롱뇽에서는 경부전체를 둘러싸는 반면 전자의 두 종에서는 경부의 바깥쪽에서만 관찰되었다. Nicander(1971)는 이러한 횡문구조가 포유류와 조류에서의 connecting piece 물질과 유사한 것이라고 제시하였으나 그 기능에 관해서는 지금까지 밝혀진 바 없다.

Ring 구조는 모든 유미류에서 관찰되며 axial rod를 따라서 신장된 것과 신장되지 않은 것의 2가지 양상을 볼 수 있었다. 신장된 ring 구조는 *Triturus viridescens viridescens*, *Taricha granulosa*, *Cynops pyrrhogaster* (Baker, 1966), *Amphiuma tridactylum*, *Amphiuma means* (Barker & Biesele, 1967), *Pleurodele waltlii* (Picheral, 1979) 등의 고등유미류에서 관찰된 반면, 신장되지 않은 ring 구조는 도롱뇽을 포함한 *Cryptobranchus alleganiensis bishopi* (Baker, 1963) 등의 대체로 하등유미류에서 보고되어 있는데 ring 구조도 경부와 마찬가지로 유미류의 고등분류군으로 갈수록 잘 발달되어 나타났다.

Baker(1966)는 ring의 길이와 미토콘드리아 위치 사이의 상호관계를 제시하면서 ring이 신장하지 않은 종에 있어서는 미토콘드리아의 위치가 중편부에 있지 않고 핵 주위에 머물러 있다고 했는데, 도롱뇽의 경우에서도 ring은 신장되어 있지 않고 미토콘드리아는 핵과 연관되어 분포해 있으며 *H. nebulosus* (Picheral, 1979)와 *Cryptobranchus alleganiensis bishopi* (Baker, 1963)에서도 역시 같은 양상을 나타내었다.

미토콘드리아는 대부분의 유미류에서 꼬리기부를 둘

러싸고 있는 구조로 관찰되었으며 특히 *Necturus* (Baker, 1963)에서의 미토콘드리아는 axial rod의 전 길이에 분포되어 있는 반면 *Hynobius*와 *Cryptobranchus*의 미토콘드리아는 핵 주위에 있는 protoplasmic bead내에 분포하는데 이러한 양상은 두 속에서만 보여지는 큰 특징으로 사료된다.

Axial rod의 principal piece의 횡단면은 유미류에서 매우 다양한 구조를 하고 있는데 도롱뇽과는 모두 원형이고, 도롱뇽아목에 속하는 *Cryptobranchus alleganiensis bishopi* (Barker & Baker, 1970)는 거의 원형에 가까우며, 암비스토마아목의 *Ambystoma maculatum* (Barker & Baker, 1970; Sever & Kloepfer, 1993)에서는 닳모양으로 나타나고 영원아목에 속하는 *Cynops*, *Taricha*, *Triturus* (Baker, 1966), *Desmognathus*, *Pleurodele*, *Amphiuma* (Barker & Baker, 1970) 속에서는 반달, 크로바, 닳 등 여러가지 형태를 보여주며, 프루테우스아목의 *Necturus maculatus* (Barker & Baker, 1970)에서는 반원형으로 나타난다. 이상의 결과에서 보면 하등 분류군에서는 원형으로 나타나고 고등 분류군으로 갈수록 점차 그 형태가 반원형으로 변화되며 중간 단계에서는 다양한 형태를 보여주고 있음을 알 수 있었다. 이러한 특징은 상기 기술한 침체의 형태, nuclear ridge의 분포양상에서도 이와 유사한 결과를 나타내었다.

파동막과 axial rod는 무미류의 경우 주부의 말단부위에서부터 함께 없어지게 되는데(Kwon & Lee, 1993) 도롱뇽에서는 axial rod가 없는 부위에서도 파동막은 일부 남아있었다.

본 연구결과 도롱뇽 정충의 미세구조에서 침체의 횡단면의 구조, protoplasmic bead의 위치, nuclear ridge의 배열, 경부의 발달정도, 꼬리의 구성 및 구조에 있어서 특징적인 양상을 보여주었으며 이러한 특징은 *H. nebulosus*에서도 같은 양상을 보여주고 있어서 *Hynobius* 속의 특징으로 사료되나 *H. nebulosus*에서는 ring의 구조가 없는 점이 큰 차이로 나타났다. 그리고 *Hynobius*의 특징을 근접 분류군에 속하는 *Cryptobranchus*와 비교했을 때 protoplasmic bead, 경부의 길이 및 axial rod의 형태에 있어서 매우 유사한 반면, 침체의 형태, pericentriole material과 axial rod의 구성에 있어서는 차이가 있었다.

## 결 론

한국산 유미류중 도롱뇽 (*Hynobius*) 정충의 미세구조를 밝히고 유미류의 다른 분류군 및 하등무미류 정충의 미세구조적 형질과 비교하였다. 도롱뇽은 대부분의 유미류의 특징인 perforatorium, 파동막과 axial rod로 구성된 꼬리를 지나 침체와 핵, 경부 및 axial rod의 구조와 미토콘드리아의 분포에 있어서 특징적인 양상을 나타내었다.

침체는 길게 신장된 동질성의 침체물질을 가지며 그 횡단면의 구조는 크로바 모양을 하고 있었다. 침체가강에는 이질성의 perforatorium이 채워져 있고 안쪽 perforatorium은 핵의 중앙을 관통하는 핵막의 함입부인 endonuclear canal에서도 관찰되었다. Endonuclear canal은 핵의 말단부에서 시작하여 핵 전체 길이의 약 1/3을 차지하였다.

핵은 완전히 농축된 염색질 부위와 nuclear ridge 부위로 구성되며 nuclear ridge 부위는 19 nm의 작은 소관들이 5~10개의 다발로 단층을 형성하고 있는데 유미류의 고등분류군으로 갈수록 nuclear ridge 부위가 더 발달되어 다층으로 배열되어 나타난다.

미토콘드리아는 대부분의 양서류에서 중편부에 분포되어 있는 것과는 달리 protoplasmic bead내에 포함되어 있으며 그 위치는 핵과 연관되어 있었다. Protoplasmic bead는 매우 제한된 부위 즉 핵의 상단부에서만 핵부위와 연결되어 있고 대부분은 cytoplasmic canal에 의해 분리되어 있음이 본 논문에서 밝혀졌는데 이러한 관계는 bead의 위치가 일정하게 나타나지 않는 것과 연관되어 있다고 생각된다.

경부는 유미류의 다른 종에 비해 핵막의 함입부위가 짧고 pericentriolar material에 횡문이 잘 발달되어 있었다. 기부 중심립과 말단 중심립은 직각을 이루는 대부분의 경우와는 달리 45°로 배열되어 나타났다.

Ring은 신장되어 있지 않고 미토콘드리아가 핵 주위에 분포되어 있는데 이러한 양상은 하등유미류인 *Cryptobranchus*에서도 볼 수 있으며, 신장된 ring을 가진 다른 고등유미류의 정자에서는 미토콘드리아가 중편부에 배열되어 있어서 ring이 미토콘드리아의 분포에 영향을 주는 것으로 생각된다.

꼬리는 축사, axial rod와 파동막으로 구성되어 있으며 하등무미류에서도 이러한 구성성분을 유지하나 무미

류의 고등분류군에서는 axial rod와 파동막이 점차 없어지게 됨으로써 이러한 구성성분은 양서류의 원시적 형질로 간주된다.

상기 도롱뇽 정충의 미세구조적 형질을 인접분류군인 Cryptobranchidae와 비교해 볼 때 axial rod 구성에서 차이점이 있으나, protoplasmic bead, 경부 및 axial rod의 형태에서 매우 유사하여 유미류중 Hynobiidae와 Cryptobranchidae의 두 과에서 가장 많은 공통구조를 나타내었다.

## 참 고 문 헌

- Baccetti, B., A.G. Burrini and E. Falchetti, 1991. Spermatozoa and relationships in Palaeognath birds. *Biol. Cell* 71 : 209-216.
- Baker, C.L., 1962. Spermatozoa of *Amphiumae*: spermateleosis, helical motility and reversibility. *J. Tenn. Acad. Sci.* 37 : 23-39.
- Baker, C.L., 1963. Spermatozoa and spermateleosis in *Cryptobranchus* and *Necturus*. *J. Tenn. Acad. Sci.* 38 : 1-11.
- Baker, C.L., 1966. Spermatozoa and spermateleosis in the Salamandridae with electron microscopy of *Diemictylus*. *J. Tenn. Acad. Sci.* 41 : 2-25.
- Baker, K.R. and C.L. Baker, 1970. Urodele spermateleosis: A comparative electron microscope study. In B. Baccetti (ed.), *Comparative Spermatology*. Academic Press, New York, pp. 81-87.
- Baker, K.R. and J.J. Bieseke, 1967. Spermateleosis of a salamander *Amphiuma tridactylum cuvier*. *La Cellule* 67 : 91-118.
- Jamieson, B.G.M., S.Y. Lee and K. Long, 1993. Ultrastructure of the spermatozoon of the internally fertilizing frog *Ascaphus truei* (Ascaphidae, Anura, Amphibia) with phylogenetic considerations. *J. Herpetol.* 49(1) : 52-65.
- Kwon, A.S. and Y.H. Lee, 1992. The fine structure of spermatozoa in *Bombina orientalis* (Anura, Amphibia). *Nature and Life* 22(1) : 15-22.
- Kwon, A.S. and Y.H. Lee, 1993. Ultrastructure of anuran spermatozoa with phylogenetic considerations. Ph. D. Diss., Taegu University.

- Lee, M.S.Y. and B.G.M. Jamieson, 1992. The ultrastructure of the spermatozoa of three species of Myobatrachid frogs (Anura, Amphibia) with phylogenetic considerations. *Acta Zoologica* 73 : 213-222.
- Nicander, L., 1970. Comparative studies on the fine structure of vertebrate spermatozoa. In B. Baccetti (ed.), *Comparative Spermatology*. Academic Press, New York, pp. 47-56.
- Picheral, B., 1971. Ultrastructure du Noyau en Rapport avec L'évolution des Protéines Basiques Nucléaires au cours de la spermiogenèse du Triton *Pleurodeles waltlii* Michah. *J. Microsc.* 12 : 107-132.
- Picheral, B., 1979. Structural, comparative and functional aspects of spermatozoa in urodeles. In D.W. Fawcett and J.M. Bedford (eds.), *The spermatozoon*. Urban and Schwarzenberg, Inc. Baltimore-Munich, pp. 267-287.
- Sever, D.M. and N.M. Kloepfer, 1993. Spermatothecal cytology of *Ambystoma opacum* (Amphibia: Ambystomatidae) and the phylogeny of sperm storage organs in female Salamanders. *J. Morph.* 217 : 115-127.
- Werner, G., 1969. On the development and structure of the neck in urodele sperm. In B. Baccetti (ed.), *Comparative Spermatology*. Academic Press, New York, pp. 85-91.

### ABBREVIATIONS

A	: acrosome
AR	: axial rod
Ax	: axoneme
C	: centrioles
M	: mitochondria
MF	: marginal filament
N	: nucleus
P	: perforatorium
PB	: protoplasmic bead
R	: ring
UM	: undulating membrane

### FIGURE LEGENDS

- Fig. 2.** Longitudinal section of the acrosome and the anterior part of the nucleus.  $\times 7,500$ .
- Fig. 3.** Transverse section of the anterior part of the head containing the outer trifoliate acrosome and the perforatorium.  $\times 51,000$ .
- Fig. 4.** Longitudinal section of the anterior head showing an acrosome, perforatorium and the nucleus. Note that brush-like structure (arrowheads) holds the Sertoli cell.  $\times 50,000$ .
- Fig. 5.** Transverse section of the anterior head showing the relationship of the acrosome, the perforatorium (arrows) and the nucleus. Note the perforatorium in the endonuclear canal.  $\times 50,000$ .
- Fig. 6.** Longitudinal section of the sperm nucleus showing an endonuclear canal (arrow) and a protoplasmic bead around the nucleus.  $\times 10,000$ .
- Fig. 7.** Transverse section of the anterior nucleus showing the endonuclear perforatorium (arrow) and extranuclear perforatorium.  $\times 50,000$ .
- Fig. 8.** Transverse section of the nucleus showing the nuclear ridge area (arrowheads) containing many bundles of minute tubules and the chromatin area. Note that the nuclear membrane (arrow) surrounds the nuclear ridge area.  $\times 34,000$ .
- Fig. 9.** Longitudinal section of the anterior head showing the nucleus and the protoplasmic bead. The cytoplasmic bridge (large arrowhead) connects the sperm nucleus and the protoplasmic bead and the cytoplasmic canal forms a space between the nuclear membrane and the protoplasmic bead. Note the nuclear ridge area (small arrowheads) within the nuclear envelope (arrow).  $\times 40,000$ .
- Fig. 10.** Longitudinal section of the anterior nucleus showing the cytoplasmic canal (arrow) between the nucleus and

the protoplasmic bead.  $\times 10,800$ .

- Fig. 11.** Longitudinal section of the posterior part of head showing the cytoplasmic canal (arrows).  $\times 10,000$ .
- Fig. 12.** Longitudinal section through the neck region showing the ring material (arrows) surrounding the posterior nucleus and pericentriolar material with transverse striations (arrowheads). Note the centrioles forming an angle of  $45^\circ$  and the axoneme extending from the distal centriole.  $\times 37,500$ .
- Fig. 13.** Transverse section of the ring surrounding the neck region containing the centrioles.  $\times 30,600$ .
- Fig. 14.** Longitudinal section of the proximal tail showing the axial rod with two different region of electron density.  $\times 24,000$ .
- Fig. 15.** Transverse section of the anterior part of tail showing the axial rod, undulating membrane and marginal filament related to the axoneme.  $\times 50,000$ .
- Fig. 16.** Transverse section through the posterior part of tail showing the arrangement of axial rod, undulating membrane, axoneme and marginal filament. Note that the axial rod becomes smaller and finally disappears and that the undulating membrane becomes shorter and then also disappears toward the end piece.  $\times 70,000$ .
- Fig. 17.** Transverse section through the endpiece of tail showing an axoneme.  $\times 96,000$ .



