한국전자현미경학회지 제 26 권 제 1 호 1996
Korean J. Electron Microscopy 26(1), 33~45(1996)

한국산 산민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*) 정자형성에 관한 미세구조적인 연구

장 남 섭
목원대학교 이공대학 생물학과

Ultrastructural Study on the Spermatogenesis of Korean Slug *Incilaria fruhstorferi*

Chang, Nam Sub
Mokwon Univ., Dept. of Biology, Taejon, Korea
(Received November 28, 1995)

ABSTRACT

The spermatogenesis of Korean slug, *Incilaria fruhstorferi* are observed by electron micr-oscope. The results are as follows:

The spermatogenesis of Korean slug, *Incilaria fruhstorferi*, is processed through the five stages; Spermatogonia, primary spermatocyte, secondary spematocyte, spermatid and spermatozoon. The spermiogenesis, the differentiation of the spermatid, is also processed through the five stages.

In stage 1, the numerous and round mitochomdria in the cytoplasm are moved around the nucleus of spermatid. In stage 2, the nucleus of spermatid transformed into the oval shape, and the oval nucleus is surrounded by many rough endoplasmic reticulum. In stage 3, the oval nucleus of spermatid is changed to be curved as an arrow, and then two centrioles appeared behind nucleus. The centriole is sucked into the cytoplasm. and almost all the chromatins are changed into heterochromatins. In stage 4, the nucleus of spermatid are transformed into the oval shape, when the lamella plate chromatin of spermatid form in the nucleoplasm. In stage 5, the oval nucleus is then transformed into the stream-line shape when the lamella plate chromatin of spematid gradually concentrated in the nucleus, and long axoneme (65 μm in length) form from the distal centriole.

Two long mitochondria in the middle piece and the main piece of spermatozoon array spirally along a long axoneme, and the mitochondria matrix is gradually filled with electron-dense glycogen particles (0.1 μm in size). The axoneme of spermatozoon consists of typical 9+2 microtubular pattern.

Key words : Spermatogenesis, Korean Slug, Ultrastructure

서 론

연체동물 병안목 (Stylommatophorida) 달팽이류의 정자형성에 관한 광학현미경적 연구는 Retzius(1906)를 필두로 하여 많은 연구 (Tuzet, 1930; Ankel, 1936; Nath, 1956; Franzen, 1955, 1970)가 있으며 전자현미경적 연구는 1952년 Hanson 등을 위시해서 여러 연구 (Gall, 1961; Walker and MacFregor, 1968; Garreau de Loubresse, 1971)가 있다.

편모축사를 형성하는 연체동물의 중심소체 연구에서 Nath와 Franzen (1955, 1970)은 ring centriole의 위치가 꼬리와 중편사이에 위치하고 있음을 관찰했으며, Fawcett (1958, 1965, 1971)도 ring centriole이 조류, 어류, 파충류, 양서류 등의 정자 꼬리와 중편사이에서도 존재하고 있어 이를 annulus라고 칭한 바 있다. Rosati 등 (1970)도 거미류 (*Pholcus phalungoiders*)에서, *Littorina*에서 관찰된 것과 거의 동일한 중심소체 복합체 (centriolar complex)를 발견한 바 있다. 이어 Longo와 Anderson (1970)은 거미류 (Pholus) 정자의 중심소체 복합체가 연체동물 두족강 *Octopus bimaculatus*의 것과 거의 비슷하다는 흥미 있는 사실을 관찰함으로써 동물의 정자 쪽에 있는 ring centriole이 종에 따른 특이성이 없음을 입증하였다.

정핵물질의 농축과정에 관한 연구에서 Rebhun (1957)은 정핵물질의 lamellaplate 형성에 관해서 보고한 바 있고, Grassè 등 (1956)과 Idelman (1961)은 섬유성 물질의 형성에 관해서 보고한 바 있으며, Kaye (1969)는 정핵물질의 농축에는 lamella plate 형성에 앞서 fibrous strand 현상이 먼저 일어난다고 보고하였다.

또한 Potswald (1967)와 Reger (1967)는 환형동물에서도 연체동물인 *Littorina*에서 관찰된 것과 비슷한 핵물질 농축과정을 관찰한 흥미 있는 사실도 보고한 바 있다. 그러나 산민달팽이 (Incilaria fruhstorferi)를 재료로 하여 정자형성에 관한 전 과정을 상세히 연구한 논문은 매우 드믄 실정이다.

이에 본 연구에서는 한국산 산민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*)를 재료로 하여 이들의 정자형성과정을 전자현미경을 통하여 상세히 관찰하였기에 이를 보고하고자 한다.

재료 및 방법

1. 실험재료

한국산 산민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*)를 95년 6, 7월경 충남 공주군 반포면 동학사 계곡에서 포획하였으며 실험실로 옮긴 후 실험재료로 사용하였다.

2. 실험방법

산민달팽이를 30% ethyl alcohol로 마취시킨 후 개복하여 난정소를 적출하였으며 실험에 사용할 수 있도록 적당한 크기로 잘라낸 후, 2.5% paraformaldehyde-3% glutaraldehyde로 1시간 30분 전고정을 하고, 이어서 OsO_4로 2시간 후고정을 하였다. 고정이 끝난 재료를 0.2 M phosphate buffer (pH 7.3)로 3회 세척을 하고, ethanol 농도순으로 탈수시킨 후 통상 사용하는 방법에 의하여 Epon 812로 포매하였으며 60°C 파라핀오븐에서 40시간 중합시켰다.

Epon블럭은 LKB-V 초박절편기를 사용하여 1 μm두께의 박절편을 만들고 이를 methylene blue로 단일염색한 후 광학현미경하에서 정확한 부위를 확인한 다음 초박절편을 만들었다. 초박절편을 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색을 한 다음, JEM 100CX-II 투과전자현미경 (80 KV)으로 관찰하였다.

결 과

연체동물, 병안목, 산민달팽이 생식기관인 난정소 (ovotestis)는 종에 따라 그 크기가 다양하다. 산민달팽이인 경우 직경이 6×4 mm 정도였고 회색을 띄고 있었다. 이들의 표면은 굴곡져 있고 내면은 많은 선엽으로 구성되어 있었다. 선엽속에는 정원세포, 제1차 정모세포, 제2차 정모세포 그리고 다양한 형태를 거치는 정세포와 성숙된 정자들이 서로 밀접되어 있거나 지지세포속에 머리를 박고 있었는데, 다른 동물의 생식소와는 달리 난자와 정자가 동일한 생식소에서 형성되고 혼재되어 있어 난정소란 이름이 붙게 되었다.

1) 정원세포 (spermatogonia)

이 세포는 타원형의 형태를 하고 있고, 핵도 또한 타원형으로 세포질에 비해 매우 컸다. 핵질은 비교적 밝고

작은 염색질 과립들이 고르게 분포하였으며 1.5 μm 정도 크기의 둥근 인도 관찰되었다. 핵막은 이중막의 형태를 하고 있으며 0.18 μm 간격의 핵막조가 관찰되고 그 주위에서 1~2개의 과립성내형질세망이 관찰되었지만, 세포질은 비교적 단순하였다. 세포질 내에서 다양한 크기의 막대형 미토콘드리아 집단도 관찰되었다 (Fig. 1).

2) 제1차 정모세포 (primary spermatocyte)

제1차 정모세포는 정원세포에 비해 비교적 둥글고 핵도 둥근 형태였지만 핵막의 윤곽은 뚜렷하지 않았다. 핵은 세포질에 비해 크고, 밝은 핵질내에 가는 염색립들이 고르게 분포하였으며 0.16 μm 크기의 둥근 인도 관찰되었다. 세포질은 비교적 단순하였지만, 정원세포에 비해 불규칙하고 습곡이 발달된 많은 미토콘드리아를 소지하고 있었다. 원형질막 주위에는 약간의 과립성내형질세망과 유리 리보솜도 관찰되었다 (Fig. 2).

3) 제2차 정모세포 (secondary spermatocyte)

이 세포는 정원세포에 비해 둥글고 그 크기는 비슷하였다. 둥근 핵은 핵막이 뚜렷하지 않고 역시 세포질에 비해 매우 컸으며 (핵의 직경 8 μm), 많은 과립상의 염색립들을 소지하고 있는 특징을 보였다. 세포질은 단순하였지만, 핵의 우측하단에는 능선이 뚜렷한 0.75×0.6 μm 정도 크기의 미토콘드리아 집단이 관찰되기도 하였다 (Fig. 3).

4) 정세포 (spermatid)

① 제1기 (stage 1)

제2차 정모세포는 제1기 정세포가 되면서 세포의 형태는 타원형으로 변모하였으며, 핵은 이중막이 뚜렷한 둥근 형태로서 밝은 핵질내 작은 염색립이 고르게 분포하였다. 세포질의 상단에 있던 많은 미토콘드리아들은 세포질과 더불어 세포의 하단으로 이동하였으며 세포는 서서히 방추형으로 변모하고 있었다 (Fig. 4).

② 제2기 (stage 2)

제2기 정세포는 더욱 신장되어 긴 방추형으로 되었으며 핵막은 앞 부위와 뒤 부위가 점점 두터워 지면서 타원형으로 변모하였다. 특히 핵막의 앞부위 외측에는 3~4층의 과립성내형질세망이 둘러싸고 있으며, 내형질세망조는 전자밀도가 낮은 물질로 충만되어 있었다. 특히 핵의 후부에는 다양한 크기의 미토콘드리아 집단이 보였다 (Fig. 5).

③ 제3기 (stage 3)

제3기에는 핵막의 후부가 함입하기 시작하여 활처럼 휘었으며 그 밑으로 9+2형 미세소관으로 구성된 중심소체가 출현하였다. 핵질은 농축되기 시작하여 과립상 염색질로 충만되었으며 중심소체 주위 세포질에는 변형된 형태의 많은 미토콘드리아들이 무리 지어 나타났다 (Fig. 6).

④ 제4기 (stage 4)

정세포의 제4기에는 핵이 타원형으로 변모되면서 중심소체가 핵질내로 흡입되었다. 핵막은 핵의 후부로부터 점차 두터워지고 과립상의 염색질은 점차 형태변화를 일으키면서 판상형의 염색질로 변모하였는데 핵의 후부로부터 전단부를 향해서 이루어지고 있었다. 또한 미토콘드리아도 그 수가 급격히 감소하여 4~5개가 관찰되었으며, 미토콘드리아 기질은 밝게 관찰되었다 (Figs. 7, 8).

⑤ 제5기 (stage 5)

제5기에는 핵의 크기가 현저히 줄어들면서 장타원형으로 변모하였다. 핵질은 더욱 농축되고 부위별로 농축이 덜 된 곳은 아직도 판상형 구조물들이 관찰되었다. 이들은 글리코겐 입자가 풍부하게 저장되어 있는 영양세포에 머리를 고착시키고 있었다 (Fig. 9).

5) 정자 (spermatozoa)

완전 성숙된 정자는 몸 전체의 길이가 약 65 μm 정도로 나타났는데, 그 중 머리가 5 μm (Figs. 10, 11), 꼬리는 60 μm 정도였다 (Fig. 13). 머리의 앞 부위에는 1.3×0.2 μm 정도 크기의 뾰족한 첨단체가 있었으며, 핵의 길이는 4×1.3 μm로 축소되어 나타났다 (Fig. 11). 특히 성숙된 정자는 첨단체와 머리를 글리코겐 입자가 풍부하게 저장되어 있는 영양세포에 고착시키고 있으며 머리 밑으로 한 개의 원위중심소체 (Fig. 10)로부터 형성된 긴 축사와 축사를 나선형으로 감싸고 있는 2개의 긴 미토콘드리아가 중편과 꼬리의 주편 부위를 형성하고 있었는데 (Figs. 12, 14), 특이하게도 이들 미토콘드리아는 정세포 시기에는 그들 내부에 전자 밀도가 매우 높은 0.1 μm 정도 크기의 둥근 과립들을 2~3개씩 소지하다가 (Figs. 15, 19), 정자로 성숙되면서 거의 이 과립들로 충만되어 검게 관찰되는 현상을 보였다 (Figs. 17, 18, 20). 대개 미토콘드리아의 기질 속에는 칼슘이 주성분이거나, 글리코겐 입자로 되어 있는 기질과립들이 존재하고 있고 그 수는 소량이거나 고르게 분포하고 있는

경우가 대부분인데 비해, 본 실험의 산민달팽이인 경우에는 특이한 현상을 보여준 바 있는데 이 물질이 과연 칼슘성분인지 또는 글리코겐 성분인지는 앞으로 성분분석을 하기 위한 상세한 실험이 이루어져야 할 것으로 사료된다. 또한 2개의 긴 미토콘드리아와 축사를 형성하고 있는 섬유성 물질처럼 보이는 물체 역시 미토콘드리아로서 편모축사의 일정부위에 밀착되어 있으면서 그 내부에 2개의 약간 굴곡된 주름을 소지하고 있었는데, 이는 미토콘드리아 능선인 것으로 사료되었다 (Fig. 20). 성숙한 정자의 축사부위 횡단면에서는 축사와 미토콘드리아를 감싸는 만세트 (manchette)가 뚜렷이 관찰되었는데, 이 만세트를 구성하는 미세소관은 그 간격이 18 nm를 이루고 있었다 (Fig. 16). 또한 정자 꼬리의 말편은 편모 축사로만 구성되었는데, 이들은 9+2형의 전형적 축사 구조를 보여 주었다.

고 찰

연체동물 병안목 달팽이류의 정자형성과정은 정원세포에서 정모세포가 되는 과정은 비교적 단순한 과정이지만, 정세포에서 정자로 발전하는 과정은 5단계의 비교적 복잡한 과정을 거치었다. 산민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*)를 재료로 한 본 실험에서는 정세포가 5단계를 거쳐 정자로 성숙하고 있어, 해양달팽이 (*Littorina sitkana*; Buckland-Nicks *et al.*, 1972)에서의 정세포 성숙 5단계와 같은 결과를 보였다.

정세포의 성숙과정은 핵물질의 농축 및 핵의 축소, 첨단체 형성, 중심소체로부터의 편모축사의 형성, 미토콘드리아수의 감소와 증대 등 여러 단계가 있는데 그 중 핵의 농축과정을 보면 Adiyodi 등 (1983)은 염색질의 과립화, 염색질의 섬유화, 이어서 염색질의 층판화 등 3단계를 거친다고 하였다. Arnoid와 williams-Arnold (1978) 그리고 Galangau (1969)는 연체동물, *Nautilus*와 *Octopus vulgaris*에서 각각 핵의 신장과 염색질의 층판화가 거의 동시에 또는 약간 시차를 가지고 일어난다고 보고하고 이때 정핵의 형태는 축소되면서 유선형으로 되는데 *Mytilus*, *Gibbula*, *Dreissenia*, *Crassostrea*에서는 정핵의 길이와 넓이가 각각 2:1이지만 *Patella*와 *Cephalopoda*에서는 6:1로 된다고 했다. 본 실험에서는 성숙된 정자인 경우 3:1정도로 나타나서 종에 따른 많은 차이가 있음을 확인하였다.

Buckland-Nicks 등 (1972)도 해양민달팽이의 정세포에서 핵의 농축과정을 관찰한 바 있는데 정세포 제2기에는 핵질속에 과립성 염색질이 나타나기 시작하여 제3기에는 염색질의 층판화가 일어나기 시작하였으며 이어 제4기에는 층판상의 염색질이 동심원 또는 약간 불규칙하게 축사를 감싸고 있었다. 산민달팽이를 재료로 한 본 실험에서도 정세포 제2기에 과립성 염색질이 나타나기 시작하여 제3기에 매우 발달하였으며 제4기에는 과립성 염색질이 서서히 층판상으로 변하면서 핵의 기저부로부터 첨단체가 형성되는 상단부를 향해서 평행으로 뻗쳐 있었다. 제3기와 제4기에는 원형의 핵은 타원형으로 변형이 되고 핵질의 농축현상이 수반되었으며 제5기에는 핵질의 농축이 심화되고 핵의 용량까지도 현저히 축소됨으로서 Buckland-Nicks 등 (1972)의 연구내용과 거의 같았으나 층판상 염색질이 달리는 방향은 해양달팽이와 현저히 달랐다.

달팽이류에서 첨단체 형성은 다양하게 이루어지고 있었던 바 Garreau (1971)는 Pulmonate (*Nerita senegalensis*)에서 첨단체형성시 골지복합체의 도움없이 이루어진다고 하였고 Buckland-Nicks 등 (1971)은 골지복합체에서 형성된다고 하였는데 본 실험에서는 첨단체형성에 관여한 골지복합체의 출현을 관찰할 수 없었다.

중심소체 형성에 관해서는 많은 연구가 있다 (Nath, 1956; Franzen, 1955, 1970; Thompson, 1966). Fawcett (1971)는 정자의 현미경적 연구에서 편모축사는 원위중심소체에서 만들어진다고 하였으며, 그 이외 많은 학자들 (Summers, 1970; Burnett *et al.*, 1966; Lunger, 1971; Afzelius and Franzen, 1971)은 정자핵의 기저부에 근위중심소체와 원위중심소체가 형성되고 이들 사이의 각은 45°~90°로 나타나서 종에 따른 다양성을 설명한 바 있다. 이어 Fawcett (1958, 1965, 1971)는 두 중심소체 중 편모축사는 원위중심소체에서 대부분 형성되고 근위중심소체는 원위중심소체보다 그 크기도 약간 작게 관찰된 바 있다고 보고하였다 (Summers, 1972).

무척추동물에서는 대부분 핵의 기저부에서 2개의 중심소체가 관찰되는 경우가 많았지만, 복족강에서는 특이하게도 한 개의 원위중심소체만이 형성되고 이들로부터 편모가 형성되는 현상이 관찰된다고 하여 (Hanson *et al.*,

1952; Gall, 1961; Walker and MacGregor, 1968; Walker, 1970; Garreau de Loubresse, 1971), 산민달팽이를 재료로 한 본 실험과도 일치하였다.

정자의 중편 및 주편에 위치하고 있으며 정자운동의 중요한 역할을 담당하고 있는 미토콘드리아의 연구는 곤충의 정자형성 과정에서 가장 광범위하게 취급되어 왔다. 이들은 이른 정세포시에 미토콘드리아수가 급격히 줄어들면서 핵의 기저부 중심소체 하단으로 이동되고 서로 융합하여 한개 또는 두개의 큰 미토콘드리아집단 (Nebenken)을 형성하고, 편모축사 (axoneme)의 발달에도 관여한다고 하였다 (Warner, 1971).

*Bivalves*와 *Archaeogustropods*에서도 이른 정세포의 세포질 속에 흐트러져 있던 많은 미토콘드리아가 핵의 농축이 시작되면서 핵의 후부로 이동하고 서로 융합하여 그 수가 4~5개로 감소하였으며, 미토콘드리아 기질내 능선의 발달도 현저하게 관찰되어 본 실험의 내용과 일치하였다.

산민달팽이에서 미토콘드리아는 특이한 형태를 하고 있었는데, 이들은 정핵의 후부로 이동하였으며 그 수도 차츰 감소하고 중심소체로부터 형성된 축사를 나선상으로 감싸고 있었다. 정세포 후기에는 미토콘드리아내 전자밀도가 낮은 동질성의 기질이 관찰된 데 비해, 차츰 전자밀도가 높은 과립들이 1~2개 정도 형성되기 시작하여 많은 과립들로 기질내가 충만되기 시작했는데, Maxwell (1974, 1977)은 *Arion hortensis*에서 이를 글리코겐 입자라고 보고하였다. 또한 *Arion hortensis*에서는 변형된 형태의 소위 "crystalline derivative mitochondria"가 관찰되었다. 이들은 13~17 nm간격으로 이루어진 층판상의 환상구조물 형태로서, 편모축사를 감싸고 있어 본 실험과도 같은 결과를 보여주었다.

정자의 미세구조물 중 하나인 만세트는 정자가 성숙하는 시기에 정자를 둘러싸는 투명한 등근 미세소관의 총칭이다. 이러한 만세트는 *Cephalopoda*와 *Euthyneura*의 늦은 정세포 속에 존재하고 있으며 이들은 염색질이 흩어져 있거나 과립상일 때에는 존재하지 않고 다만 핵이 길게 신장되는 늦은 정세포 이후, 염색질 농축이 이루어질 때 염색질의 가까이에 나타난다고 하였다 (Maxwell, 1974).

Octopoda, *Decapoda*, *Euthyneura*에서는 만세트가 하나의 환상고리형인데 비해, *Nautilus*에서는 3, 4줄의 복합 ring으로 관찰된 바 있어 종에 따른 만세트의 다양성을 이해할 수 있었는데 이들은 염색질 농축에 있어 중요한 역할을 수행하고 있을 것으로 알려졌다. 산민달팽이를 대상으로 한 본 실험에서도 늦은 정세포 내에서 하나의 환상고리형의 만세트가 관찰되었는데 미세소관 사이의 간격은 18 nm로 확인되었다. 성숙정자의 축사는 그 구조가 9+2, 9+1, 9+0형 등 동물에 따라 매우 다양한데 본 실험에서는 전형적인 9+2 축사형으로 나타났다.

결 론

한국산 산민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*)의 정자형성과정을 전자현미경을 통하여 관찰한 결과는 다음과 같다.

한국산 산민달팽이의 정자형성과정은 정원세포, 제1차 및 제2차 정모세포, 정세포 (제1기 정세포로부터 제5기 정세포까지 5단계로 그 변형과정이 진행됨) 그리고 성숙정자로 나눌 수 있었다.

제1기 정세포는 세포와 핵이 둥글고 많은 미토콘드리아가 핵의 후부로 이동하였다. 제2기 정세포는 핵이 타원형으로 변하고 과립성내형질세망이 핵의 전단부를 둘러싸고 있었다. 제3기 정세포는 타원형 핵의 하단부가 활처럼 만곡되고 중심소체가 출현하였다. 중심소체는 타원형의 핵속으로 깊숙이 흡입되었으며 핵질은 과립상의 염색질로 변하였다. 제4기 정세포의 핵질속에 층판상의 염색질이 형성되면서 핵은 장타원형으로 변모하였다. 제5기 정세포 및 성숙된 정자는 층판상의 염색질이 점차 농축되면서 용적이 작은 ($1.3 \times 0.2\ \mu m$) 유선형의 정핵으로 변모되고 이들의 후부에서 형성된 원위중심소체로부터 $60\ \mu m$ 정도의 긴 축사가 형성되었다.

정자의 중편과 축사의 주편에는 2개의 긴 미토콘드리아가 축사와 더불어 나선형을 이루고 있었으며, 미토콘드리아의 기질내에는 전자밀도가 높은 $0.1\ \mu m$ 정도 크기의 글리코겐 입자들로 서서히 충만되었다. 정자의 편모축사는 전형적인 9+2형이었다.

참 고 문 헌

Adiyodi KG, Adiyodi RG, 1983. Reproductive biology of Invertebrate Vol. II, John Wiley and

Sons co. New York, pp.275-319

Afzelius BA, Franzen A, 1971. The spermatozoan of the jelly fish Nausithöe, J. Ultrastruct. Res. 37, 186-199

Ankel WE, 1936. Prosobranchia, Tierwelt D. Nord-u. Ostsee, Teil 9 B, pp.1-240

Arnold JM, Williams-Arnold LD, 1978. 'Spermiogenesis of *Nautilus pompilius*. I. General survey', J. Exp. Zool. 205, 13-26

Buckland-Nicks JA, Chia FS, Behrens S, 1972. Oviposition and development of two intertidal snails, *Littorina Sitkana* and *Littorina scutulata*, Canad. J. Zool. 51, 359-365

Burnett AL, Davis LE, Ruffing FE, 1966. A histological and ultrastructural study of germinal differentiation of interstitial cells arising from gland cells in *Hydra viridis*, J. Morph. 120, 1-8

Fawcett DW, 1958. The structure of the mammalian spermatozoon, Int. Rev. Cytol. 7, 195-235

Fawcett DW, 1965. The anatomy of the mammalian spermatozoa with particular reference to the guinea pig, Z. Zellforsch. 67, 279-296

Fawcett DW, 1971. Observations on cell differentiation and organelie continuity in spermatogenesis, Int. Proc. Int. Symp : The genetics of the spermatozoon (Beatty, R.A., Glucksolm-Waelsch, S., eds.), Edinburgh and New York. pp.37-68

Franzen A, 1955. Comparative morphological investigations into the spermiogenesis among Mollusca Zool, Bidrag. Uppsala 30, 399-456

Franzen A, 1970. Phylogenetic aspects of the morphology of spermatozoa and spermiogenesis, Int. Comparative spermatology (Baccetti, B., ed.). New York; Academic Press. pp.29-46

Galangau V, 1969. 'Etude en microscopie electronique de la gamétogenèse de Milax gagates Drapernaud 1801 (Gastéropodes-Pulmonés-Limacidae); Evolution des ultrastructures au cours de la spermatogenèse chez different types de mollusques', Doctoral thesis, University of Montpelier, Faculty of Science.

Gall JB, 1961. Centriole replication. A study of spermatogenesis in the snail. Viviparus, J. biophys. biochem. Cytol. 10, 163-193

Garreau de Loubresse N, 1971. Spermiogenése d'un gasteropode prosobranche Nerita senegalensis. Evolution du canal intranucléaire. J. Microscopie 12, 425-440

Grassé PP, Carasso N, Favard P, 1956. les ultrastructures cellulaires au cour de la spermatogennèse de l'escargot (*Helix pomatia* L.). Evolution des chromosomes. du chondriome de l'appareil de Golgi, Ann. Sci. nat. Zool. 18, 339-380

Hanson J, Randall JT, Bayley ST, 1952. The microstructure of the spermatozoa of the snail Viviparus, Exp. Cell Res. 3, 65-78

Idelman S, 1961. Evolution de la spermatogenèse chez un mollusque Prosobranche; *Turritella communis*. Proc. Reg. Conf. E.M.(Houwink. A.L., Spit, B.J., eds.). Netherlands; De Nederiandse vereniging voor electronen microscopische. Delft. 2, 942-946

Kaye JS, 1969. The ultrastructure of chromatin in nuclei of interphase cells and in spermatids. *In* : Handbook of molecular cytology (de Farina, L., ed.), Amsterdam: North Holland Publ. Co. pp.362-380

Longo FJ, Anderson E, 1970. Structural and cytochemical features of the sperm of the cephalopod, *Octopus bimaculatus*, J. Ultrastruct. Res. 32, 94-106

Lunger PD, 1971. Early stages of spermatozoan development in the colonial hydroid *Campanularia flexulosa*, Z. Zellforsch. 116, 37-51

Maxwell WL, 1974. 'Studies of spermiogenesis of molluscs', Ph.D. thesis, University of Bristol, England.

Maxwell WL, 1977. 'Development of the acrosome during spermiogenesis in Arion *hortensis Ferussac* (Stylommatophora, Pulmonata)', 35th Ann. Proc. Electron Microsc. Soc. Amer., Boston, Mass., 1977 (Ed. G.W. Bailey), Claitor's Publishing Division, Baton Rouge (Louisiana) pp.614-615

Nath V, 1956. Cytology of spermatogenesis, Int. Rev. Cytol. pp.395-454

Potswald HE, 1967. An electron microscope study of spermiogenesis in Spirorbis (Laeospira) mörchi Levinsen (Polychaeta), Z. Zellforsch. 83, 231-248

Rebhun LI, 1957. Nuclear changes during spermiogenesis in a pulmonate snail, J. biophys. Biochem. Cytol. 3, 509-524

Reger JF, 1967. A study on the fine structure of developing spermatozoa from the oligochaete *Enchytraeus albidus*, Z. Zellforsch. 82, 257-269

Retzius G, 1906. Die Spermien der Gastropoden, Biol.Unters. 13, Nr.1-36

Rosati F, Baccetti B, Dallai R, 1970. The spermatozoon of Arthropoda. X. Araneids and the lowest myriapods. *In* : Comparative spermatology (Baccetti, B., ed.), New York; Academic Press. pp.247-255

Summers RG, 1970. The fine structure of the spermatozoon of *Pennaria tiarella* (Coelenterata), J. Morph. 131, 117-130

Summers RG, 1972. An ultrastructural study of the spermatozoon of *Eudendrium ramosum*, Z. Zellforsch. 132, 117-130

Thompson TE, 1966. Studies on the reproduction of *Archidoris pseudoargus* Rapp.(Gastropoda : Opisthobranchia) Phil, Trans. B 250, 343-375

Tuzet O, 1930. Recherches sur la spermatogenèse des Prosobranches, Arch. Zool. exp. gen. 70, 95-229

Walker MH, 1970. Some unusual features of the sperm of *Nucella lapillus*. *In* : Comparative spermatology (Baccetti, B., ed.), New York; Academic Press. pp.383-391

Walker M, MacGregor HC, 1968. Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus* L, J. Cell. Sci. 3, 95-104

Warner FD, 1971. 'Spermatid differentiation in the blowfly *Sarcophaga bullata* with particular reference to flagellar morphogesis', J. Ultrastr. Res. 35, 210-232

FIGURE LEGENDS

Figs. 1, 2, 3. Electron micrographs showing the spermatogonia, primary spermatocyte and secondary spermatocyte. Sg, spermatogonia; SC1, primary spermatocyte; SC2, secondary spermatocyte; Nu, nucleolus; Ch, chrmatin. Scale bar=1 μm.

Fig. 4. Electron micrograph showing the spermaitd maturing in stage 1. M, mitochondria; N, nucleus. Scale bar=1 μm.

Fig. 5. Cross section through the spermatid maturing in stage 2. G, Golgi complex; M, mitochondria; N, nucleus. Scale bar=1 μm.

Fig. 6. Cross section through the spermatid maturing in stage 3. C, centriole; N, nucleus; M, mitochondria. Scale bar=1 μm.

Figs. 7, 8. Electron micrographs showing the spermatid maturing in stage 4. arrow, chromatin of lamella plate; C, centriole; N, nucleus. Scale bar= 1 μm.

Fig. 9. Electron micrograph showing the spermatid maturing in stage 5. Ne, nutritive cell; N, nucleus; g, glycogen particle. Scale bar=1 μm.

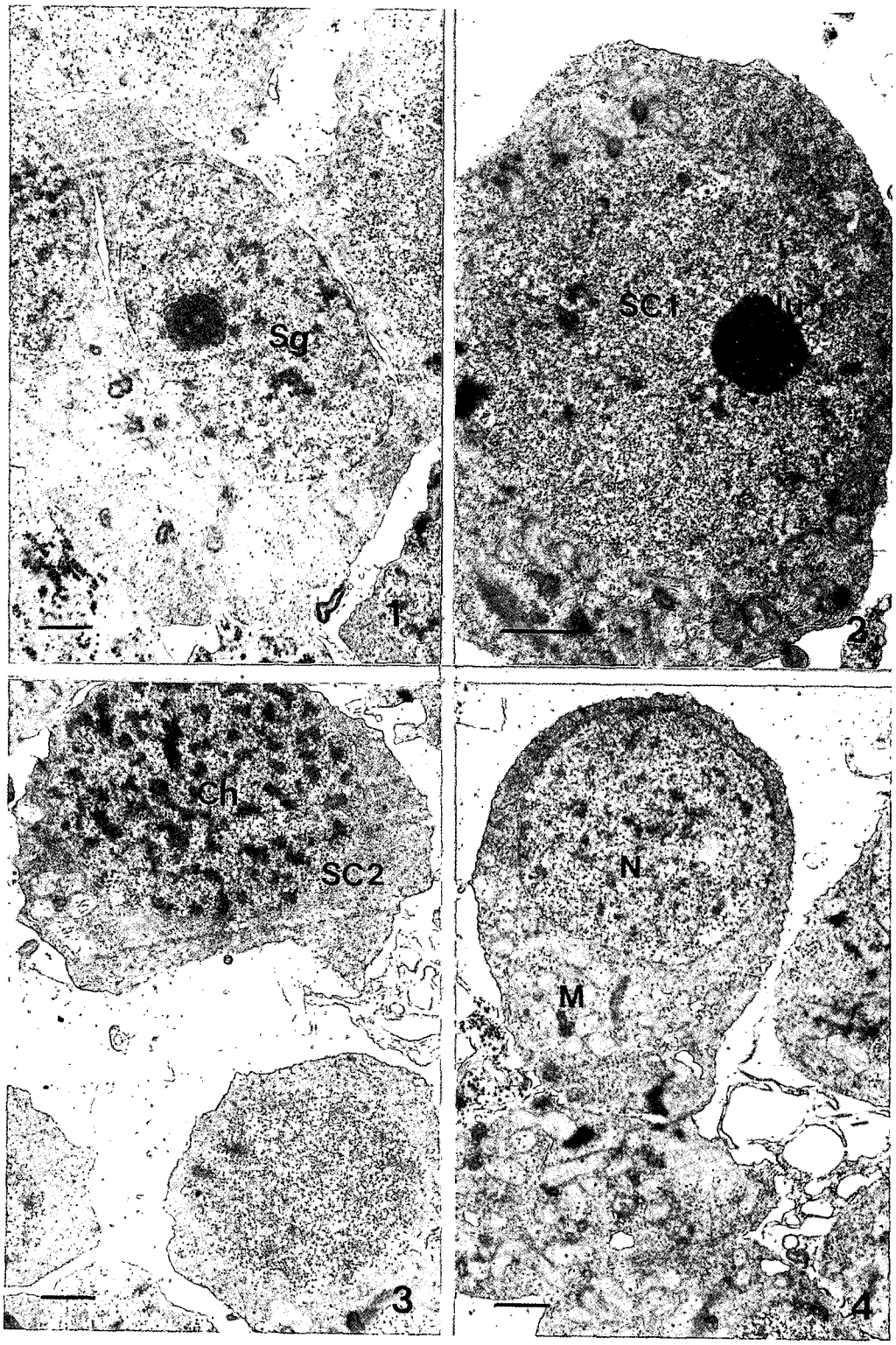
Figs. 10, 11, 12. Longitudinal sections through the matured spermatozoa. A, acrosome; N, nucleus; Ne, nutritive cell; g, glycogen particle; AX, axoneme; C, centriole. Scale bar=1 μm.

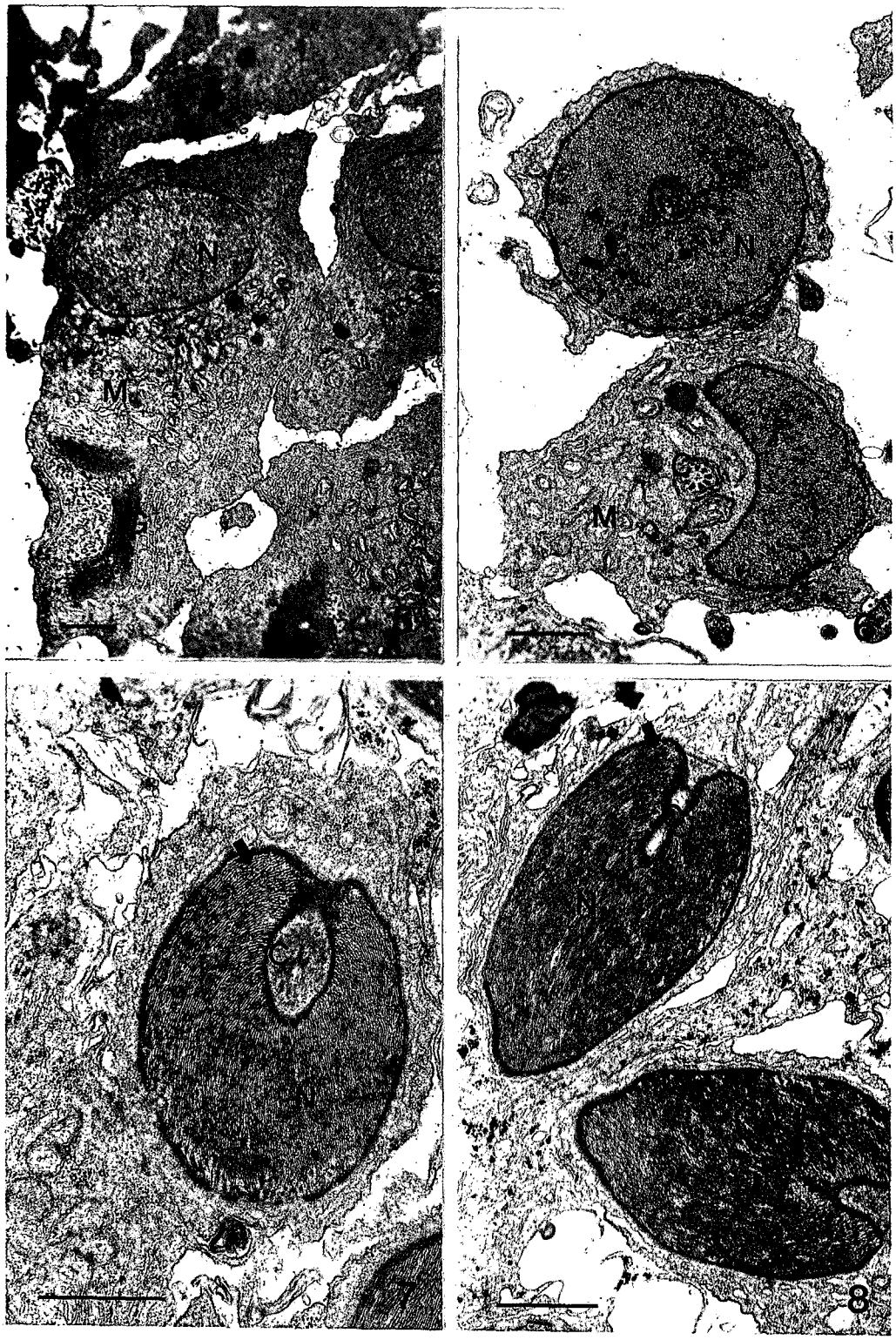
Fig. 13. Light micrograph showing the matured sperms. arrow, head; arrow-head, tail; Ne, nutritive cell. Scale bar=5 μm.

Fig. 14. Longitudinal section through the spiral form of tails of spermatozoa. AX, axoneme; M, mitochondria; g, glycogen particle. Scale bar=1 μm.

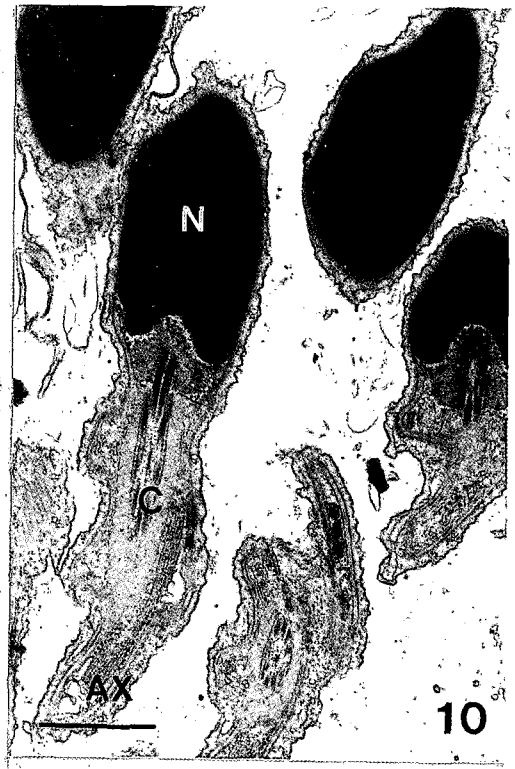
Figs. 15, 16. Cross sections through the middle pieces of spermatozoa. arrow, axoneme; arrowhead, mitochondria. Scale bar=1 μm.

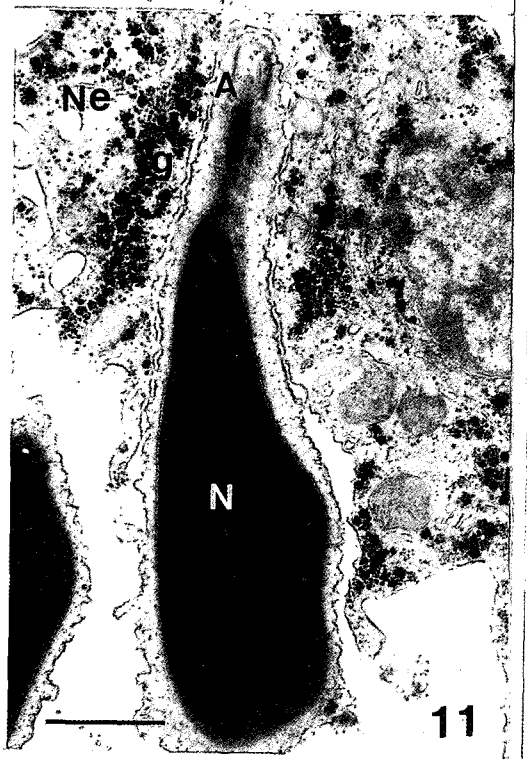
Figs. 17, 18, 19, 20. Cross sections through the middle pieces and tails of spermatozoa. arrow, axoneme; M, mitochondria; g, glycogen particle; two arrowhead, tail.
Scale bar=1 μm, 1 μm, 1 μm, 0.5 μm.


Sg
T
1
SC1
2
Ch
SC2
3
N
M
4

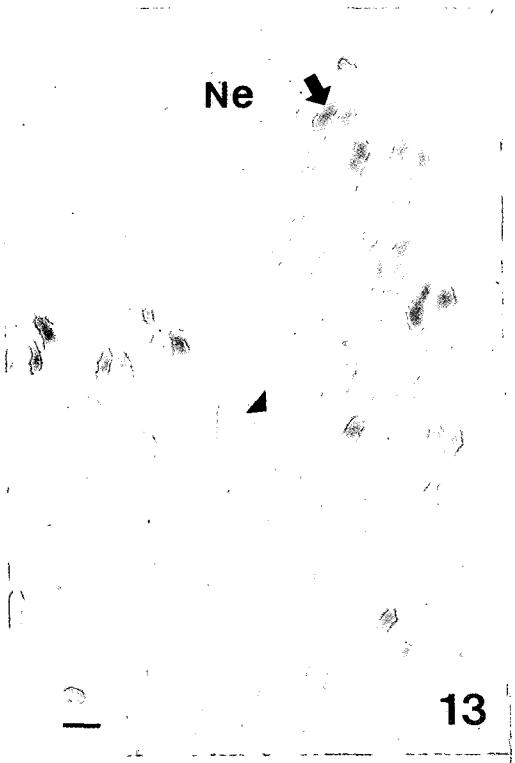

N
M
N
M
8

Ne
N
g
g

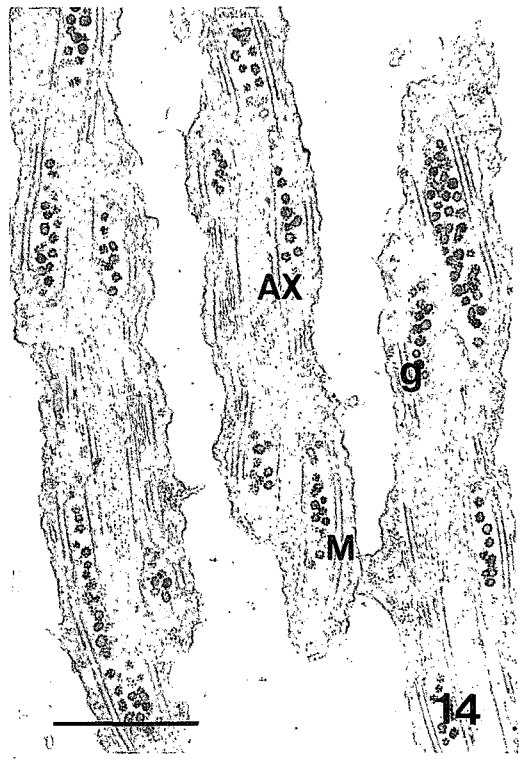

N
C
AX
10


Ne
A
g
N
11

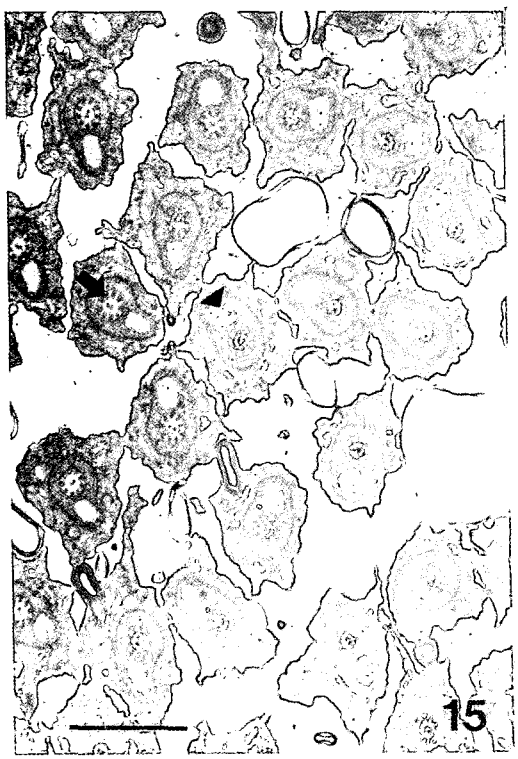
N
Ne



13

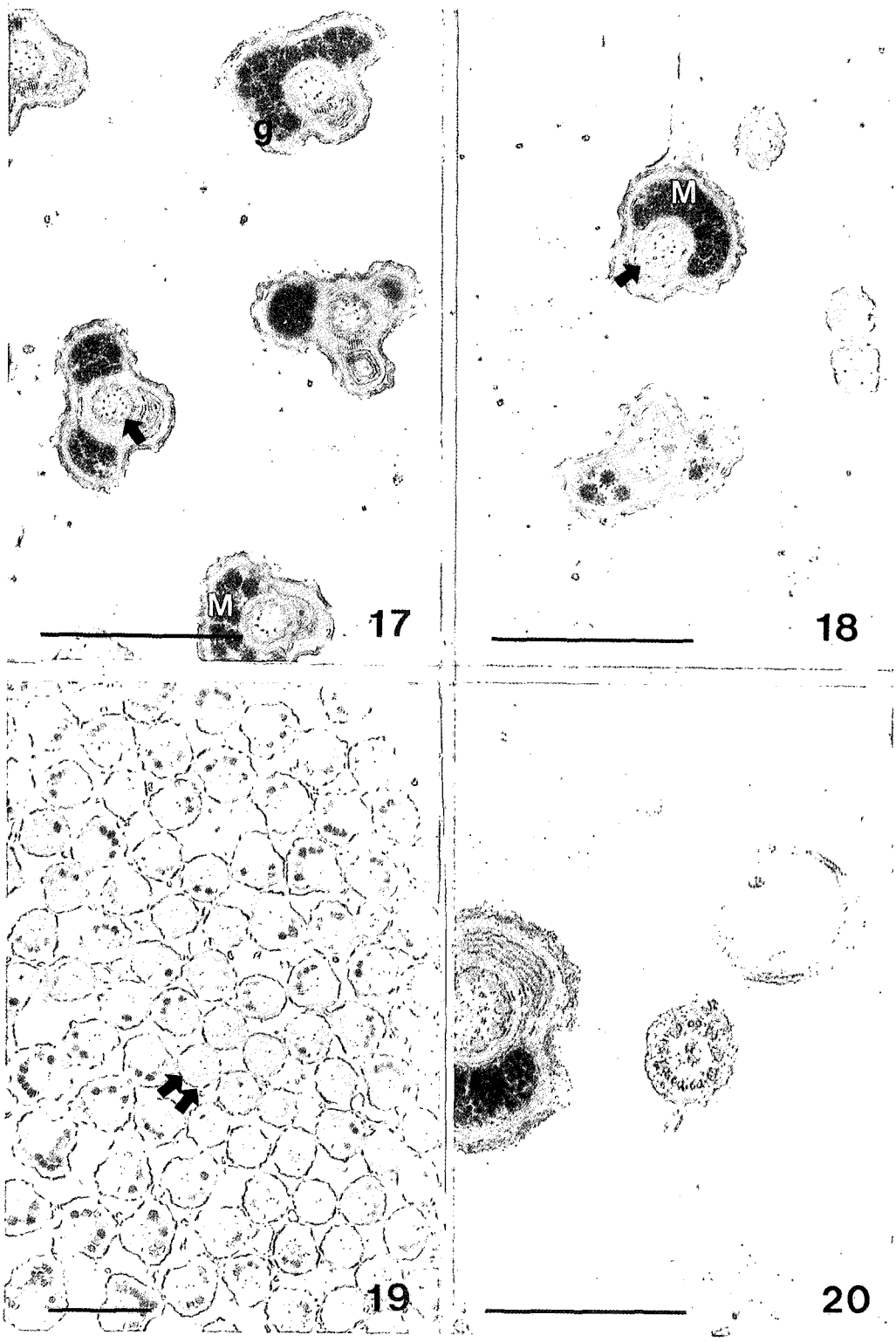


14



15

16


9
M
17
M
18
19
20