

제주땃쥐(*Crocidura dsinezumi*)의 세정관 상피주기

정 승 돈 · 이 정 훈[†]

경남대학교 자연과학대학 생명과학부

Seminiferous Epithelium Cycle of *Crocidura dsinezumi*

Seung-Don Jeong and Jung Hun Lee[†]

Division of Life Sciences, College of Natural Sciences, Kyungnam University, Kyungnam 631-701, Korea

ABSTRACT : The cycle of the seminiferous epithelium and morphological features of spermatids in *Crocidura dsinezumi* were studied by light microscopy. The cycle of the seminiferous epithelium was divided into 12 stages. The dark type of spermatogonium(Ad) is appeared in all stages, and intermediate(In) in stage IV and B spermatogonium in stage V and VI were observed. The development of the acrosomal system, and changes in nuclear morphology of spermatids were divided into 14 steps. The Golgi, cap, acrosomal, maturation and spermiation phases were observed during steps 1~2, steps 3~6, steps 7~10, steps 11~13, and step 14, respectively. Our results provide the foundation for future studies of the spermiogenesis of *Crocidura dsinezumis*.

Key words : Spermatogenesis, *Crocidura dsinezumi*.

요 약 : 제주땃쥐(*Crocidura dsinezumi*)의 세정관 상피 주기와 정자세포의 형태적인 특징을 알아보기 위하여 조사하였다. 제주땃쥐의 세정관 상피 주기는 12 stages로 구분되어졌다. Ad형 정원세포는 모든 단계에서 관찰되었으며, In형 정원세포는 IV단계에서, B형 정원세포는 V단계와 VI단계에서 관찰되었다. 정자세포의 첨체 발달과 핵의 형태적 변화는 14 steps로 구분되어졌다. 골지, 두모, 첨체, 성숙 및 이탈단계는 각각 1~2, 3~6, 7~10, 11~14 및 14 step으로 구분되어 나타났다. 이러한 우리의 결과들은 제주땃쥐의 정자 변태 과정에 대한 금후의 연구에 대한 기초를 제공해준다.

서 론

정자 형성은 배수체 세포로부터 고도로 분화된 반수체 생식세포를 얻기 위해 복잡한 세포의 성숙 및 분화를 포함하는 것으로 매우 정확하고 주기적이며 잘 통합된 일련의 과정이다(Franca *et al.*, 1999; Weinbauer & Wessels, 1999). 이러한 주기는 세정관의 어떤 한 주어진 영역에서 나타나는 완전하고 고도로 조직화된 성공적인 세포연합 연속물 즉, “단계(stages)”로 구성되어지며 인체에서 가장 생산적인 자가 재생 시스템이다(Leblond & Clermont, 1952; Clermont, 1972; van Haaster & de Rooij, 1993; Paula *et al.*, 1999; Franca *et al.*, 1999; Mizukami *et al.*, 2001).

세정관 상피의 단계별 구분은 정원세포의 재생 방식, 생식세포 발달의 구조적, 세포화학적 분석, 정자 형성 동안의 세

포 분화에 작용하는 다양한 요인들에 대한 연구에 유용한 도구로 이용되며(Clermont, 1972), 뿐만 아니라 정자 형성 세대의 수와 종류 및 다양한 단계에서 존재하는 생식세포의 형태는 종 특성을 나타냄으로 종 분류에도 도움을 제공해준다(Franca *et al.*, 1999).

지금까지 많은 수의 포유류를 대상으로 세정관 상피의 단계 구분은 두 가지 방식에 의해 수행되어져 왔는데, 첫째로 정자세포 핵의 모양, 정자세포와 정자의 위치, 감수분열상과 이탈에 근거한 방법(Swierstra & Foote, 1963; Foote *et al.*, 1972; Kennelly, 1972; Swierstra *et al.*, 1974; Grocock & Clarke, 1975; Schuler & Gier, 1976; Tait & Johnson, 1982; Franca & Cardoso, 1998; Paula *et al.*, 1999; Franca *et al.*, 1999; Garcia-Gil *et al.*, 2002), 그리고 정자세포 첨체의 형태적 변화에 근거한 방법이 있다(Clermont & Antar, 1973; Oud & de Rooij, 1977; Orsi & Ferreira, 1978; Kurohmaru *et al.*, 1988; Patil & Saidapur, 1991; van Haaster & de Rooij, 1993; Muñoz *et al.*, 1998; Millar *et al.*, 2000; Morigaki *et al.*, 2001; Segatelli *et al.*, 2002; Jung & Lee, 2004).

한편, 포유류 식충목(Insectivora) 설치류에 대한 세정관 상

본 연구는 2005년도 경남대학교 학술논문공개 연구비 지원에 의해서 이루어졌음.

[†] 교신저자: 경남 마산시 월영동 449번지, 경남대학교 자연과학대학 생명과학부. (우) 631-701, (전) 055-249-2243, (팩) 055-244-6504, E-mail:jhlee@kyungnam.ac.kr

피 주기는 *Watase's shrew*(Adachi *et al.*, 1992), *Musk shrew* (Kurohmaru *et al.*, 1994), *Spanish mole* (Sanchez *et al.*, 1995), *Greater Japanese shrew mole*(Mizukami *et al.*, 2001), *Lesser white-toothed shrew*(Jeong & Lee, 2005) 등이 보고된 바 있으나 제주의 고유종인 제주땃쥐(*Crocidura dsinezumi*)에 관한 연구는 아직 보고된 바가 없다. 따라서 본 연구에서는 제주땃쥐의 세정관 상피 주기를 알아보기 위하여 정자형성 단계(stages)와 그 하위 단계인 정자세포 발달 단계(steps)를 통하여 세포 분화의 단계별 특성을 알아보고, 다른 설치류 종과의 차이점을 모색하는데 있다.

재료 및 방법

본 연구의 재료로는 성숙기인 4월과 7월에 제주도 남제주군 남원읍 위미리 종남천과 태흥리 하천 부근에서 Sherman 트랩으로 채집한 제주땃쥐 수컷 성체 5마리 (2004년 4월 30일: 수컷 3개체 2004년 7월 31일: 수컷 2개체)를 사용하였다. 이들 재료는 채집 즉시 제주대학교 실험실로 운반하여 ethyl ether로 마취시킨 후 각 개체의 정소 조직을 적출하였다. 적출된 정소 조직은 즉시 얼음으로 채워진 보온병 속의 밀폐된 작은 용기에 3% Glutaraldehyde(pH 7.4, Millong's buffer) 수용액을 넣은 상태로 경남대학교 실험실로 운반하여 실험하였다. 에테르 마취 후 즉시 정소를 적출하여 3% Glutaraldehyde(pH 7.4, Millong's buffer) 수용액에 2시간 침적시킨 후 해부현미경하에 정소의 백막을 제거시킨 후 세절한다음, 3시간 정도 고정한 후 동일한 완충액(pH 7.4, Millong's buffer)으로 3회 세척하였다. 세척 후 1.33% OsO₄(pH 7.4, Millong's buffer)로 2시간 후 고정하였다. 고정이 끝난 조직편들은 동일한 완충액으로 세척한 다음 acetone 농도 상승순(60~100%)으로 탈수하였고, 탈수가 끝난 조직은 Epon 812 혼합액으로 포매하였다. 포매가 끝난 조직편들은 Ultramicrotome(MT-6000, Sorvall, Dupont)을 사용하여 400nm로 연속절편을 얻어 0.5%-Toluidine blue로 염색한 후 광학현미경으로 세정관 상피의 각 단계를 조사하였다.

결 과

제주땃쥐(*Crocidura dsinezumi*) 세정관 상피 주기는 정자세포의 침체 변화, 핵의 모양, 감수 분열상의 출현, 정자세포의 위치, 이탈시기에 근거하여 12 stage로 나누어졌으며(Figs. 1~12), Ad형(dark type A) 정원세포는 모든 단계(stage)에서 출현하였다. 정자세포의 발달은 광학현미경상으로 14

step으로 나누어졌는데 1~2 step은 골지기, 3~6 step은 두모기, 7~10 step은 침체기, 11~13 step은 성숙기, 14 step은 이탈기로 구분되었다(Figs. 1~13).

1. Stage I

기저막을 따라서 두 세대의 정원세포 즉, Ad형(dark type)과 Ad형으로부터 분화된 Ap형(pale type) 정원세포가 관찰되었다. 기저막에 인접한 Ad형 정원세포는 긴 타원형 핵과 1~2개의 인을 가지고 있었다. Ap형 정원세포는 핵질과 세포질이 Ad형에 비해 아주 밝게 나타났다. 한편, 제1감수분열 전기 단계(prophase) 중 후사기(P; Pachytene)의 정모세포가 정원세포 가까이에 존재하고 있었다. 뿐만 아니라 반수체 정자세포는 두 세대, 즉 초기 등근 정자세포(St_i; step 1)와 성숙한 정자세포(St₁₁; step 11)가 각각 출현하였다. I 단계를 특징짓는 등근 정자세포(St_i)의 핵은 제2정모세포에 비해 작고 밝았으며, 성숙중의 정자세포(St₁₁)들은 세르톨리 세포의 세포질 내에 박혀져 있었다(Fig. 1).

2. Stage II

잘 발달된 골지기의 정자세포(St₂; step 2)가 특징적으로 관찰되었으며, 다른 세포들의 유형은 Stage I에서와 동일한 양상을 나타내었다. 반면에 성숙중의 정자세포(St₁₁; step 11)는 Stage I의 정자세포에 비해 핵내 염색질 과립이 다소 응축되어져 있었다(Fig. 2).

3. Stage III

A형 정원세포(Ad, Ap)를 비롯하여 후사기의 정모세포가 여전히 존재하고 있었다. 분화중의 정자세포(St₃; step 3)는 크고 작은 침체세포가 핵에 부착되어져 있었으며, 성숙중의 정자세포(St₁₂; step 12)들이 서톨리 세포질로부터 서서히 이탈하고 있었다. 이때 정자세포의 세포질의 체적은 Stage I, II의 정자세포(St₁₁)보다도 더 적었다(Fig. 3).

4. Stage IV

이 단계에서 처음으로 In형(Intermediate type) 정원세포가 세정관 기저부에서 관찰되었다. 이 세포는 A형 정원세포에 비해 어두웠고 난형의 핵을 가지고 있었다. 후사기 정모세포는 핵과 세포질이 점점 커져가는 양상을 나타내었다. 두모 단계의 정자세포(St₄; step 4)는 침체세포내 침체과립이 점차 응축되어가는 모습을 하고 있었으며, 성숙중의 정자세포(St₁₂; step 12)가 여전히 세정관내에 존재하고 있었다(Fig. 4).



Fig. 1. Stage I shows type Ad and Ap spermatogonia(Ad and Ap): pachytene spermatocytes (P); early Golgi phase spermatids(St₁) and maturation phase spermatids(St₁₁).

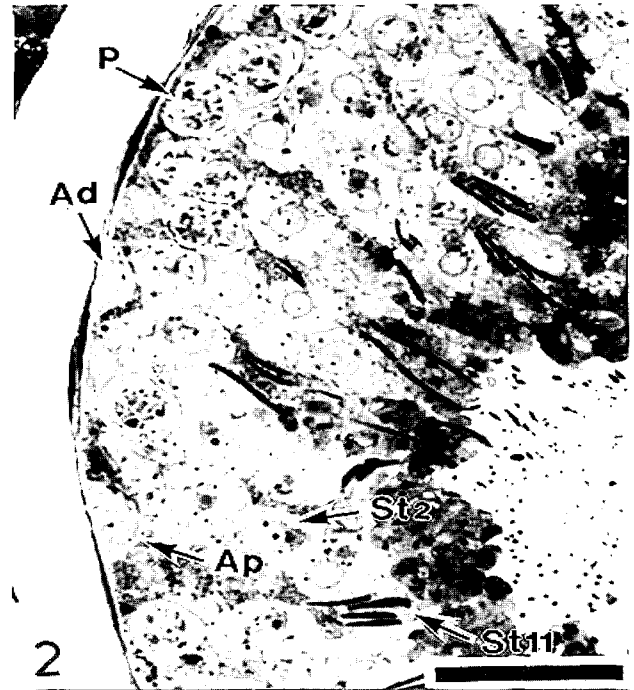


Fig. 2. Stage II shows type Ad and Ap spermatogonia (Ad and Ap): pachytene spermatocytes (P); late Golgi phase spermatids(St₂) and maturation phase spermatids(St₁₁).



Fig. 3. Stage III shows type Ad and Ap spermatogonia (Ad and Ap): pachytene spermatocytes (P); cap phase spermatids(St₃) and maturation phase spermatids(St₁₂).



Fig. 4. Stage shows type Ad and Intermediate spermatogonia(Ad and In): pachytene spermatocytes (P); cap phase spermatids(St₄) and maturation phase spermatids(St₁₂).



Fig. 5. Stage V shows type Ad and B spermatogonia (Ad and B); pachytene spermatocytes(P); cap phase spermatids(St_5) and maturation phase spermatids(St_{13}).



Fig. 6. Stage VI shows type Ad and B spermatogonia (Ad and B); pachytene spermatocytes(P); cap phase spermatids(St_6) and spermiation phase spermatids(St_{14}).

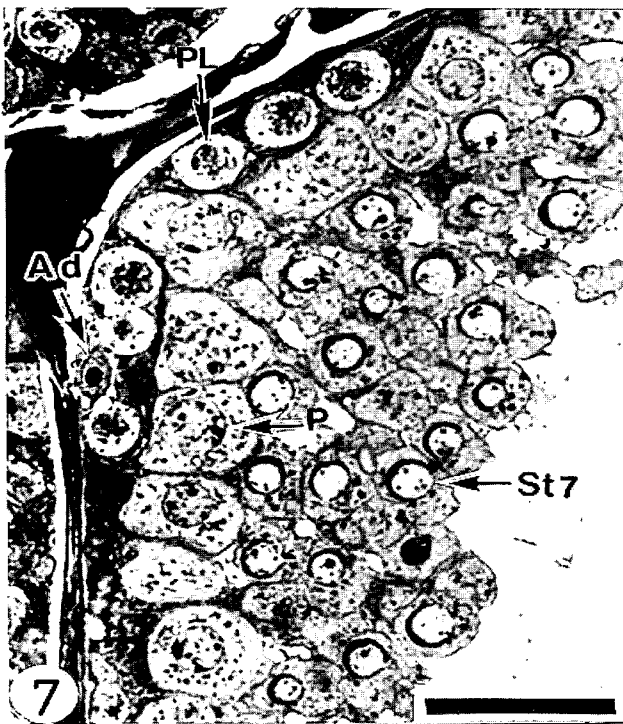


Fig. 7. Stage VII shows type Ad spermatogonia (Ad); preleptotene(Pl) and pachytene spermatocytes (P); acrosomal phase spermatids(St_7).

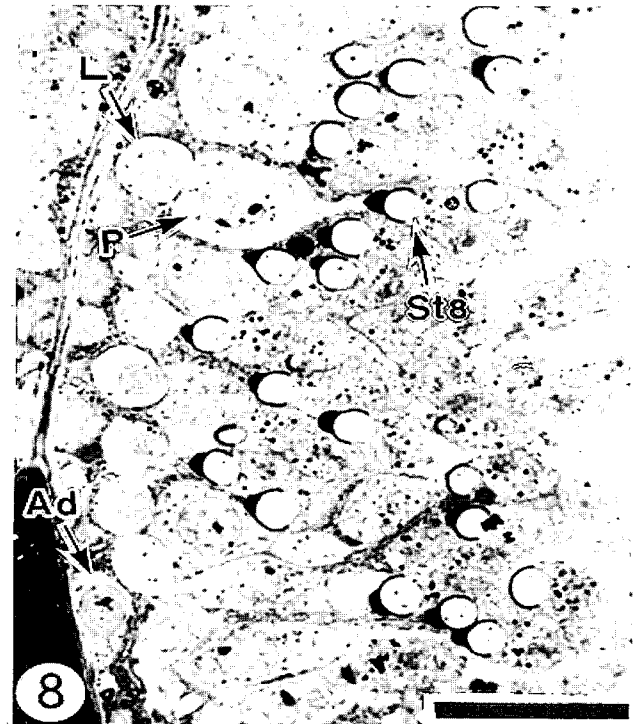


Fig. 8. Stage VIII shows type Ad spermatogonia (Ad); leptotene(L) and pachytene spermatocytes (P); acrosomal phase spermatids(St_8).



Fig. 9. Stage IX shows type Ad spermatogonia (Ad); zygotene(Z) and pachytene spermatocytes (P); acrosomal phase spermatids(St₉).

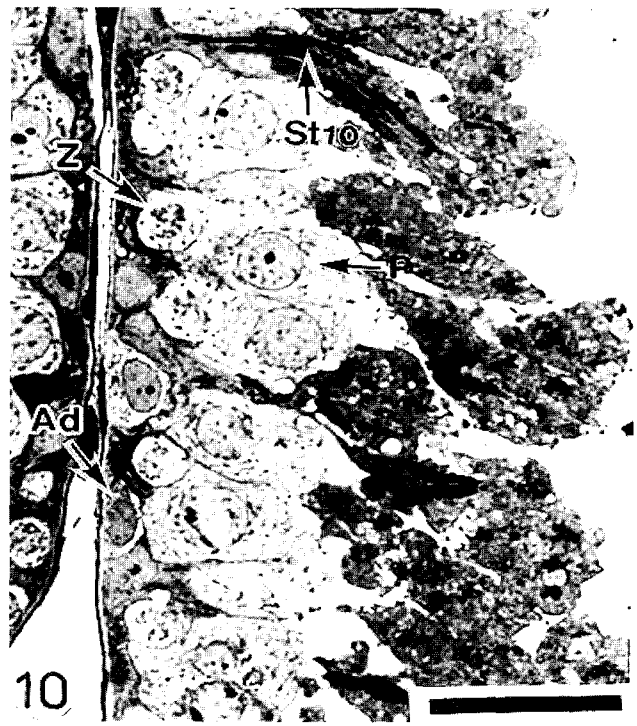


Fig. 10. Stage X shows type Ad spermatogonia (Ad); zygotene(Z) and pachytene spermatocytes (P); acrosomal phase spermatids(St₁₀).

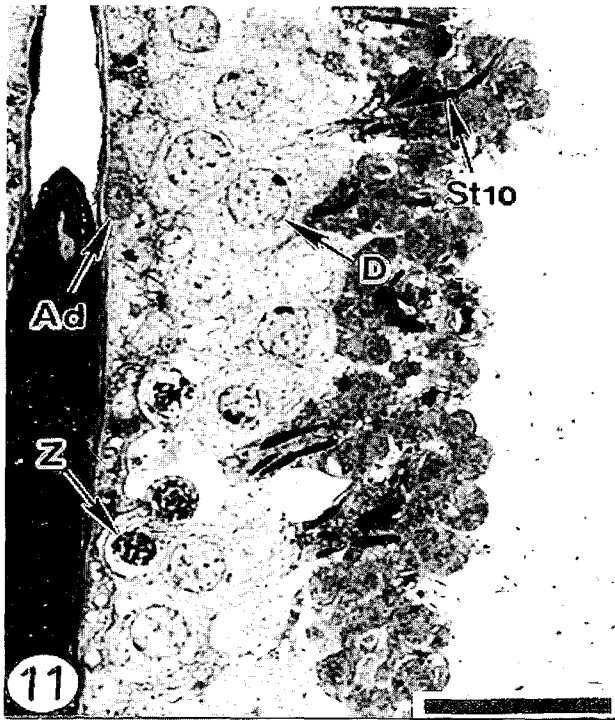


Fig. 11. Stage XI shows type Ad spermatogonia (Ad); zygotene(Z) and diplotene spermatocytes (D); acrosomal phase spermatids(St₁₀).

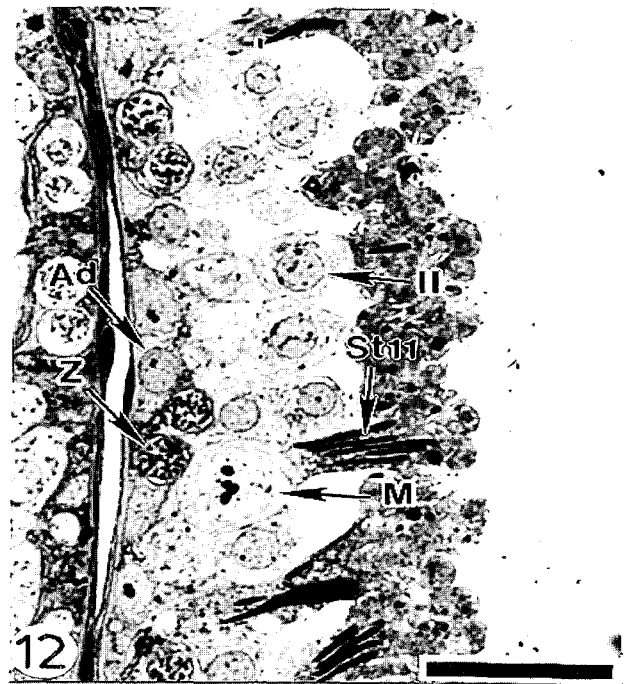


Fig. 12. Stage XII shows type Ad spermatogonia (Ad); zygotene(Z) and metaphase figure of meiosis (M); secondary spermatocytes (II); maturation phase spermatids(St₁₁).

Figs. 1~12. Stages I-XII of the seminiferous epithelium cycle of *Crocidura dsinizumi* based on the morphological feature of spermatids, in particular their nucleus and acrosomic system. All scale bars = 20 μ m. Ad (dark type), Ap (pale type), In (intermediate) and B are spermatogonia. Pl (pre-leptotene), L (leptotene), Z (zygotene), P (pachytene), D (diplotene) and M (metaphase figure of meiosis) are primary spermatocytes. II, secondary spermatocyte; St₁ and St₂ are round spermatids of Golgi phases; From St₃ to St₆ are spermatids of cap phases, St₇, St₈, St₉, and St₁₀ are spermatids of acrosomal phases; St₁₁, St₁₂ and St₁₃ are spermatids of maturation phases; St₁₄, spermatozoa of the spermiation phase.

5. Stage V

이 단계에서는 둥근 핵을 갖는 B형의 정원세포가 기저막 가까이에 출현하였으며, 후사기 정모세포도 관찰되었다. 정자세포(St₅; step 5)의 첨체소포는 핵의 1/3정도를 덮고 있으며, 성숙중의 정자세포(St₁₃; step 13)의 세포질은 step 12 정자세포의 세포질보다 더 줄어든 모습을 나타내었다(Fig. 5).

6. Stage VI

기저막 가까이의 B형 정원세포를 비롯하여 분화중인 정자세포(St₆; step 6)가 관찰되었으며, 이들 정자세포는 첨체과립이 핵의 첨단부에 나타났으며, 첨체소포는 핵의 1/2정도를 덮고 있었다. 성숙한 정자세포(St₁₄; step 14)는 세정관의 서틀리 세포로부터 이탈했거나 이탈 중이었다(Fig. 6).

7. Stage VII

B형 정원세포로부터 분화된 전세사기(PL; Preleptotene)의 정모세포가 관찰되었다. 이 시기의 후사기 정모세포는 앞 단계의 후사기 정모세포보다 세포질이 넓어지고 핵의 크기가 더 커졌다. 이 단계의 정자세포(St₇; step 7)는 첨체소포내 첨체과립이 완전히 응축되어져 있었으며 첨체의 첨단부가 기저막 쪽으로 향하고 있었다(Fig. 7).

8. Stage VIII

전세사기의 정모세포로부터 분화된 세사기(L; Leptotene)의 정모세포가 관찰되었다. 이 세포는 다소 둥근 모양을 취하고 있었으며, 핵질은 마치 가는 실 모양의 형태(염색사)를 취하고 있었다. 한편, 후사기 정모세포는 Stage VII보다 핵과 세포질의 크기가 증가되었다. 이 시기의 정자세포(St₈; step 8)의 첨체는 핵의 전방부 쪽으로 돌출되어져 있었다(Fig. 8).

9. Stage IX

다수의 접사기(Z; Zygotene)의 정모세포를 비롯하여, 후사기의 정모세포 및 정자세포(St₉; step 9)들이 관찰되었는데, 이들 정자세포는 첨체와 핵의 모양이 길게 신장되어져 있었다(Fig. 9).

10. Stage X

접사기와 후사기 정모세포를 비롯한 정자세포(St₁₀; step 10)들이 관찰되었으며, 이 단계의 정자세포는 핵질이 응축되어져 있었고 첨체는 더욱 가늘어지고 길이는 최대로 신장되어졌다(Fig. 10).

11. Stage XI

접사기 정모세포를 비롯하여 복사기(D; Diplotene)의 정모세포가 관찰되었다. 또한 첨체 후기의 정자세포(St₁₀; step 10)도 관찰되었다(Fig. 11).

12. Stage XII

접사기의 정모세포를 비롯하여 이 시기에는 감수분열의 중기상(M; metaphase figures of meiosis)과 제2정모세포(II; secondary spermatocyte)가 함께 나타났다. 감수분열상 세포의 크기는 후사기 세포에 비해 작으며, 제2정모세포의 핵질은 제1정모세포의 핵질보다 더욱 균질해졌다. 정자세포(St₁₁; step 11)는 세정관 내강쪽으로 이동하여 일렬로 나타났는데, 핵은 응축되기 시작하였고, 핵과 첨체를 합한 길이는 step 10에 비해 대폭 줄어들었다(Fig. 12).

고 찰

정자형성 세포의 분화단계는 한 세정관의 횡단면에서 두 단계 이상이 비대칭적으로 존재하는 영장류를 제외하고 (Franca & Cardoso, 1998) 대부분의 포유류에서는 한 세정관에서 한 단계(stage)가 관찰되는데 (Franca *et al.*, 1999; Paula *et al.*, 1999), 한 단계내의 서로 다른 유형의 세포들이 같은 시간 간격을 유지하기 위해서는 4가지 메카니즘에 의해 조절된다. 즉, (1) 정해진 단계에서 정원세포의 출현, (2) 동시성을 용이하게 해주는 세포간 다리, (3) 서틀리 세포와 생식세포 사이의 상호 작용, (4) 서틀리 세포의 기능 조절자로서 역할을 하는 잉여체가 작동한다 (de Rooij & Grootegoed, 1998; Weinbauer & Wessels, 1999; Garcia-Gil *et al.*, 2002). 이러한 단계는 주기적으로 반복되며, 정자 형성 주기

는 세포 증식과 분화의 연속된 3과정으로서 즉, (i) 감수분열 이전 과정: 정원세포의 막대한 증식은 정모세포로 이어지는 적절한 수의 정원세포를 생산하는데 기여함과 동시에 재생을 통해 줄기세포의 수를 유지시킨다. (ii) 감수분열 과정: 제 1정모세포는 연속된 긴 전기 단계를 거쳐 첫 번째 감수분열을 일으키고 그 결과 제 2정모세포가 형성되는데, 두 번째 감수분열은 4개의 반수체 등근 정자세포를 생산한다. (iii) 감수분열 이후 과정: 정자변태라고 불리는 과정으로 점차 등근 정자세포는 정자로 변한다. 이러한 정자 형성 주기에 있어서, 감수분열 이전 및 이후의 과정은 종 특성을 갖는 반면 두 번째 과정인 감수분열 과정은 거의 모든 포유종의 형태학적 특징이 비슷하다 (Clermont, 1972; de Rooij & Grootegoed, 1998; Franca *et al.*, 1999; Paula *et al.*, 1999).

본 연구에서 세정관 상피주기는 위에서 언급한 연속된 3가지 과정(감수분열 이전, 감수분열기 및 감수분열 이후)을 기초로 하여 나타내었고, 정자 변태 과정의 각 단계는 정자세포 침체의 형태적 변화에 근거한 방식 (Kurohmaru *et al.*, 1988; Adachi *et al.*, 1992; van Haaster & de Rooij, 1993)에 의해 나타내었다.

본 연구에서는 세정관 상피 주기의 12단계 모두에서 Ad형

정원세포가 출현하였는데, 이미 보고된 *Crocidura watasei* (Adachi *et al.*, 1992), *Suncus murinus* (Kurohmaru *et al.*, 1994) 및 *Crocidura shantungensis*(Jeong & Lee, 2005)에서와 동일한 결과를 나타나는 것으로 미루어 보아 땃쥐류는 다른 포유종과는 달리 공통적인 특징을 가지는 것으로 사료된다. 반면에, In형의 경우 *S. murinus*는 13 stages 중 stage I에서(Kurohmaru *et al.*, 1994), *C. watasei*는 12 stages 중 stage III(Adachi *et al.*, 1992))에서, *C. shantungensis*는 14 stages 중 stage III에서(Jeong & Lee, 2005), 그리고 본 연구에서는 12 stages 중 stage IV에서 나타났는데 이러한 결과는 일본산 왓타세 땃쥐와 매우 유사한 경향을 나타내었다. 한편, 제1감수분열 전기 동안의(전세사기~복사기) 정모세포 출현은 *S. murinus*는 stage V~VII, *C. shantungensis*는 stage VII~VIII, 그리고 *C. watasei*와 본 연구 중에서는 stage VII~XI에서 나타났다. 그리고 감수분열상과 제2정모세포는 모두 한 단계에서 출현하는데 *S. murinus*는 stage XIII에서, *C. shantungensis*는 stage XIV에서 그리고 *C. watasei*와 *C. dsinezumi*는 stage XII에서 나타났다.

정자 변태 과정(spermiogenesis)의 단계를 보면, 뒤쥐아과(Soricinae)에 속하는 *Sorex minutus gracillimus*는 10 단계로 나타났는데(Heo & Lee, 2001), 땃쥐아과에 속하는 *S. murinus*(Kurohmaru *et al.*, 1994)와 *C. watasei*(Adachi *et al.*, 1992)는 13 단계, *C. shantungensis*(Jeong & Lee, 2005)는 15 단계 그리고 본 연구에서는 14 단계로 구분되어졌다. 따라서 뒤쥐아과에 비해 땃쥐아과에 속하는 종들이 더 많은 단계를 가지는 것으로 미루어 보아 정자 형성에 걸리는 시간이 더 길다는 것을 암시해 준다. 뿐만 아니라 정자 변태 과정의 각 단계를 비교해 보면, *S. murinus*는 골지단계는 1~3 step, 두모기는 4~5 step, 침체기는 6~11 step, 성숙기는 12~13 step으로 각각 구분되었고, *C. watasei*의 경우 골지기와 두모 단계는 *S. murinus*와 동일하지만, 침체기는 다소 짧은 6~10 step, 그리고 성숙 단계는 오히려 다소 긴 11~13 step 이었다. *C. shantungensis*와 본 연구에서는 골지 단계(1~2 step)와 두모 단계(3~6 step)는 각각 동일하였으나, 침체기부터 이탈 단계까지는 다소 차이를 나타내었다. 즉 *C. shantungensis*의 침체 단계는 7~12 step, 성숙기는 13~14 step, 이탈기는 15 step으로 각각 구분된 반면에, 본 연구에서는 침체 단계는 7~10 step, 성숙 단계는 11~13 step, 이탈기는 14 step으로 각각 나타났다. 이는 제주땃쥐(*C. dsinezumi*)가 울릉도의 작은 땃쥐(*C. shantungensis*)보다도 침체 형성 단계부터 이탈 단계까지 빨리 일어난다는 사실은 보여주는 것으로 아마도 정자 성숙 조건에 따른 온도의 영향에 기인하는 바 크며, 또한

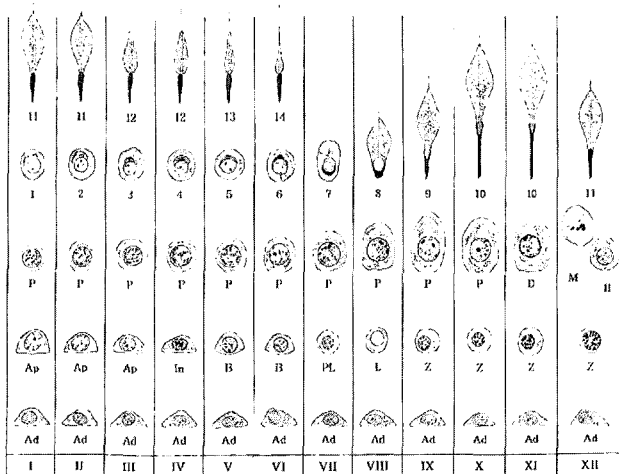


Fig. 13. Schematic drawing of the cycle of the seminiferous epithelium of *Crocidura dsinezumi*. Roman numerals represent each stage. Arabic numerals beneath each spermatid show each step during spermiogenesis. Ad(dark type), Ap(pale type), In(intermediate type) and B are spermatogonia. Pl(preleptotene), L(leptotene), Z(zygotene), P(pachytene), D(diplotene) and M(metaphase figure of meiosis) are primary spermatocytes. II, secondary spermatocytes.

이것은 이들 종의 서식지가 위도상으로 보아 제주땃쥐가 올룽도 작은땃쥐에 비해 더 따뜻한 지리적 여건에 서식함으로써 정자의 성숙기간이 빠르다는 것을 암시해 주고 있다. 이와는 반대로 뒤쥐아과의 *Sorex minutus gracillimus*의 경우, 골지기는 1~3 step, 두모기는 4~6 step, 침체기는 7~8 step, 성숙기는 9 step, 이탈기는 10 step으로서 매우 짧은 기간 동안에 정자가 만들어짐을 알 수가 있었다. 이와 같이 침서과 또는 침서과 동일 속(genus)에서도 정자 형성 단계(stages), 세대별 정원세포의 분화 단계(stage), 유형별 제1정모세포의 출현 단계(stage), 제2정모세포의 분화 단계(stage), 정자 변태 전과정의 단계(phase)별 및 하위 단계(step)별 구분이 다르게 나타나는 것은 이것이 종간에서도 구별되는 하나의 특성을 암시해준다.

인용문헌

- Adachi Y, Kurohmaru M, Hattori S, Hayashi Y (1992) Spermatogenesis in the Watase's shrew, *Crocidura watasei* a light electron microscopic study. *Jikken Dobutsu* 41:295-303.
- Clermont Y (1972) Kinetics of spermatogenesis in mammals: Seminiferous epithelium cycle and spermatogonial renewal. *Physiol Rev* 52:198-236.
- Clermont Y, Antar M (1973) Duration of the cycle of the seminiferous epithelium and the spermatogonial renewal in the monkey *Macaca arctoides*. *Am J Anat* 136:153-166.
- de Rooij DG, Grootegoed JA (1998) Spermatogonial stem cells. *Cell Biol* 10: 694-701.
- Foote RH, Swierstra EE, Hunt WL (1972) Spermatogenesis in the dog. *J Anat* 73:341-352.
- França LR, Becker-Silva SC, Chiarini-Garcia H (1999) The length of the cycle of seminiferous epithelium in goat (*Capra hircus*). *Tissue & Cell* 31:274-280.
- França LR, Cardoso FM (1998) Duration of spermatogenesis and sperm transit time through the epididymis in the Piau boar. *Tissue & Cell* 30:573-582.
- Garcia-Gil N, Pinart E, Sancho S, Badia E, Bassols J, Kádár E, Briz M, Bonet S (2002) The cycle of the seminiferous epithelium in Landrace boars. *Animal Reprod Sci* 73:211-225.
- Grocock CA, Clarke JR (1975) Spermatogenesis in mature and regressed testes of the Vole(*Microtus agrestis*). *J Reprod Fert* 43:461-470.
- Heo JC, Lee JH (2001) Spermiogenesis in the Saghalian pygmy shrew, *Sorex minutus gracillimus*. *Korean J Elect Microsc* 31:129-141.
- Jeong SD, Lee JH (2005) Seminiferous epithelium cycle of *Crocidura shantungensis*. *J Exp Biomed Sci* 11:545-553.
- Jung TD, Lee JH (2004) Seminiferous epithelium cycle in the Korea squirrel, *Tamias sibiricus*. *J Exp Biomed Sci* 10:275-283.
- Kennelly JJ (1972) Coyote reproduction (I) The duration of the spermatogenic cycle and epididymal sperm transport. *J Reprod Fert* 31:163-170.
- Kurohmaru M, Kobayashi H, Hattori S, Nishida T, Hayashi Y (1994) Spermatogenesis and ultrastructure of a peculiar acrosomal formation in the musk shrew, *Suncus murinus*. *J Anat* 185:503-509.
- Kurohmaru M, Tiba T, Nishida N, Hayashi Y (1988) Spermatogenesis and ultrastructural changes of spermatids during spermiogenesis in the cotton rat, *Sigmodon hispidus*. *Okajimas Folia Anat Jpn* 65:203-220.
- Leblond CP, Clermont Y (1952) Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat. *Annal New York Acad Sci* 55:548-573.
- Millar MR, Sharpe RM, Weinbauer GF, Fraser HM, Saunders PTK (2000) Marmoset spermatogenesis: organizational similarities to the human. *Inter J Androl* 23:266-277.
- Mizukami T, Kuwahara S, Ohmura M, Linuma Y, Izumikubo J, Hagiwara M, Kurohmaru M, Hayashi Y (2001) The cycle of the seminiferous epithelium in the greater Japanese shrew mole, *Urotrichus talpoides*. *J Vet Med Sci* 63:31-35.
- Morigaki T, Kurohmaru M, Kanai Y, Mukohyama M, Hondo E, Yamada J, Agungpriyono S, Hayashi Y (2001) Cycle of the seminiferous epithelium in the Java fruit bat (*Pteropus vampyrus*) and the Japanese lesser horseshoe bat (*Rhinolophus cornutus*). *J Vet Med Sci* 63:773-779.
- Muñoz EM, Fogal T, Dominguez S, Scardapane L, Guzman J, Cavicchia J, Piezzi R (1998) Stage of the cycle of the seminiferous epithelium of the Viscacha(*Lagostomus maximus maximus*). *Anat Record* 252:8-16.

- Orsi AM, Ferreira AL (1978) Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium of the opossum (*Didelphis azarae*). *Acta Anat* 100:153-160.
- Oud JL, de Rooij DG (1977) Spermatogenesis in the Chinese hamster. *Anat Rec* 187:113-124.
- Patil SB, Saidapur SK (1991) Kinetics of spermatogenesis in the wild squirrel *Funambulus palmarum*(Linnaeus). *Acta Anat* 141:352-363.
- Paula TAR, Chiarini-Garcia H, Franca LR (1999) Seminiferous epithelium cycle and its duration in capybaras(*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Tissue & Cell* 31:327-334.
- Sanches A, Stamatopoulos C, Redi CA (1995) Discriptive kinetics of the seminiferous epithelium cycle and genome size in the mole *Talpa occidentalis*(Insectivora). *J Exp Zool* 273:51-58.
- Schuler HM, Gier HT (1976) Duration of the cycle of the seminiferous epithelium in the prairie vole(*Microtus ochrogaster*). *J Exp Zool* 197:1-12.
- Segatelli TM, Almeida CCD, Pinheiro PFF, Martinez M, Padovani CR, Martinez FE (2002) Kinetics of spermatogenesis in the Mongolian gerbil(*Meriones unguiculatus*). *Tissue & Cell* 34:7-13.
- Swierstra EE, Foote RH (1963) Cytology and kinetics of spermatogenesis in the rabbit. *J Reprod Fert* 5:309-322.
- Swierstra EE, Gebauer MR, Pickett BW (1974) Reproductive physiology of the stallion (I) Spermatogenesis and testis composition. *J Reprod Fert* 40:113-123.
- Tait AJ, Johnson E (1982) Spermatogenesis in the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) and changes during sexual regression. *J Reprod Fert* 65:53-58.
- van Haaster LH, de Rooij DG (1993) Cycle of the Seminiferous Epithelium in the Djungarian Hamster(*Phodopus sungorus sungorus*). *Biol Reprod* 48: 515-521.
- Weinbauer GF, Wessels J (1999) 'Paracrine' control of spermatogenesis. *Andrologia* 31:249-262.