

Seminiferous Epithelium Cycle and Developmental Stages of Spermatids in the *Apodemus agrarius coreae*

Jung-Hun Lee[†]

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

The cycle of the seminiferous epithelium and the development of spermatids of *Apodemus agrarius coreae* were observed using a light microscope. The cycle of the seminiferous epithelium was divided into 10 stages, and developing spermatids were subdivided into 10 steps. The Golgi phases occurs the first two steps (St₁, St₂), and the cap phases had the next two consecutive steps (St₃ and St₄). The acrosomal phases consisted of steps 5~8 (St₅ - St₈), and the remaining two steps consisted the maturation (St₉) and spermiation (St₁₀) phases, respectively. Type Ad spermatogonia are appeared in all stages (I-X). Type Ap spermatogonia appeared from stage I and II, In spermatogonia from stage III, IV and V, and B spermatogonia from stages VI. The leptotene spermatocytes appeared from stage VII, zygotene from stages I, II, VIII, IX and X, pachytene from stage III to VIII, diplotene in stage IX, and meiotic figures and secondary spermatocytes in stage X. These data are considered in relation to interspecific differences in sperm morphology.

Key Words: Seminiferous epithelium cycle, Sperm, *Apodemus agrarius coreae*

서 론

세정관 상피주기는 정자형성세포의 증식과 분화의 연속된 단계로서, 정모세포발생 (spermatocytogenesis), 감수분열 (meiosis), 정자변태 (spermiogenesis)의 중요한 3가지 단계를 통해 완성된다 (Lee and Mōri, 2004). 즉 정원세포의 증식은 적절한 수의 정원세포를 생산함과 동시에 재생을 통해 줄기 세포 (stem cell)의 수를 유지시키기 위한 "감수분열 이전 과정 (정모세포발생 단계)"과 제1정모세포가 연속된 분화단계를 거쳐 그 결과 제2정모세포를 만들고, 두 번째 감수분열을 통하여 4개의 반수체 정자세포를 생산하는 과정인 "감수분열 과정", 그리고 구형의 정자세포가 핵과 세포질의 변화를 통해 정자가 되는 정자변태과정인 "감수분열 이후 과정"으로 완성된다.

세정관내 정자형성세포의 분화는 동일한 유형의 세포들이 같은 시간 간격을 유지하면서 주기적인 동시성을 갖는 경우 (Lee et al., 1993; Kang and Lee, 2004; Lee and Mōri, 2004) 이외에도 한 세정관내 단계 (stage)가 서로 다른 유형의 세포들이 같은 시간 간격을 유지하면서 조절되어 지는데, 이러한 조절

메커니즘은 정해진 단계에서 정원세포의 출현과 동시성을 용이하게 해주는 세포간 다리, 세르톨리 세포 (Sertoli cell)와 생식세포 사이의 상호작용 그리고 세르톨리 세포의 기능 조절자로서 역할을 하는 잉여체가 작동함으로써 이루어진다 (de Rooij and Grootegoed, 1998; Weinbauer and Wessels, 1999; Garcia-Gil et al., 2002). 포유류의 세정관 상피의 단계 구분은 정자변태과정 중에 일어나는 정자세포의 형태적 변화의 특징 (정자세포 핵의 모양, 정자세포와 정자의 위치 등, 그리고 감수분열 상과 세르톨리 세포 (Sertoli cell)로 부터 정자세포가 이탈하는 과정을 기초로 한 방법 (Tait and Johnson, 1982; Franca and Cardoso, 1998; Franca et al., 1999; Paula et al., 1999; Garcia-Gil et al., 2002), 그리고 정자세포 침체의 형태적 변화에 근거한 방법이 있다 (Kurohmaru et al., 1988; Patil and Saidapur, 1991; van Haaster and de Rooij, 1993; Muñoz et al., 1998; Millar et al., 2000; Morigaki et al., 2001; Segatelli et al., 2002; Jung and Lee, 2004). 전자의 방법은 간단한 방법이지만 하나 단계의 구분이 명확하지 않고 한 단계에서 나타나는 주요사건의 시작과 완성이 다른 단계와 겹치는 결과를 초래하고 (Franca et al., 1999; Paula et al., 1999; Garcia-Gil et al., 2002), 후자의 경우는 세정관 상피의 형태를 상세히 분류하는데 유용한 방법이지만 하나 (Kurohmaru et al., 1988; Adachi et al., 1992; van Haaster and de Rooij, 1993) 연구자의 견해에 따라 차이가 있으므로 본 연구에서는 이들 2가지 방법을 토대로 하여 세정관 상피의 주기를 논하고자 한다.

한편, 포유동물의 세정관 상피주기에 관한 연구는 다수

*논문 접수: 2007년 2월 10일

수정재접수: 2007년 3월 14일

[†]교신저자: 이정훈, (우) 631-701 경남 마산시 월영동 449,

경남대학교 자연과학대학 자연과학부

Tel: 055-249-2243, Fax: 055-224-6504

e-mail: jhlee@kyungnam.ac.kr

보고되어져 있으나 (Adachi et al., 1992; Lee et al., 1993; Kurohmaru et al., 1994; Sanchez et al., 1995; Millar et al., 2000; Mizukami et al., 2001; Morigaki et al., 2001; Garcia-Gil et al., 2002; Segatelli et al., 2002; Jung and Lee, 2004; Kang and Lee, 2004; Lee and Mōri, 2004; Jeong and Lee, 2005; Jeong and Lee, 2006) 등줄쥐 (*Apodemus agrarius coreae*)의 세정관 상피주기에 관한 연구는 아직 보고된 바가 없다. 따라서 본 연구에서는 등줄쥐 (*A. agrarius coreae*)의 세정관 상피주기를 알아보기 위하여 정자형성단계와 그 하위단계인 정자세포발달 단계를 통하여 세포분화의 단계별 특성을 알아보고, 다른 설치류 종과의 차이점을 알아보려고 한다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 등줄쥐 (*A. agrarius coreae*)는 2004년 5, 6, 7, 9월에 걸쳐 경남 일원에서 수컷 10마리를 채집하여 사용하였다. 각 개체들은 채집 즉시 실험실로 운반하여 ether로 마취한 후 즉시 정소를 적출한 다음 3%-glutaraldehyde (4°C, pH 7.4, Millonig's Buffer) 수용액에 24시간 담기둔 후 동일한 완충액으로 수세하여 세절하였다. 세절 후 다시 3%-glutaraldehyde (4°C, pH 7.4, Millonig's Buffer) 수용액으로 2시간 전 고정하였고, 전 고정이 끝난 조직편들은 완충액으로 2~3회 수세한 다음 1.33%-OsO₄ 용액에 2시간 후 고정하였다. 고정이 끝난 조직편들은 다시 동일한 완충액으로 2~3회 수세한 다음 알코올 농도 상승 순 (60, 70, 80, 90, 95, 99, 100%)으로 탈수하였고, 최종 propylene oxide로 치환한 다음 Epon 812로 포매하여 굳혔다. 포매가 끝난 조직편들은 ultramicrotome (MT 6000; Sorvall, Dupont)을 이용하여 세정관 상피의 분화와 주기를 알아보기 위하여 이들 조직편들을 400 nm의 두께로 절편을 제작한 다음 0.5% toluidine 용액으로 염색 후 광학현미경으로 정자형성세포의 분화단계를 조사하였다.

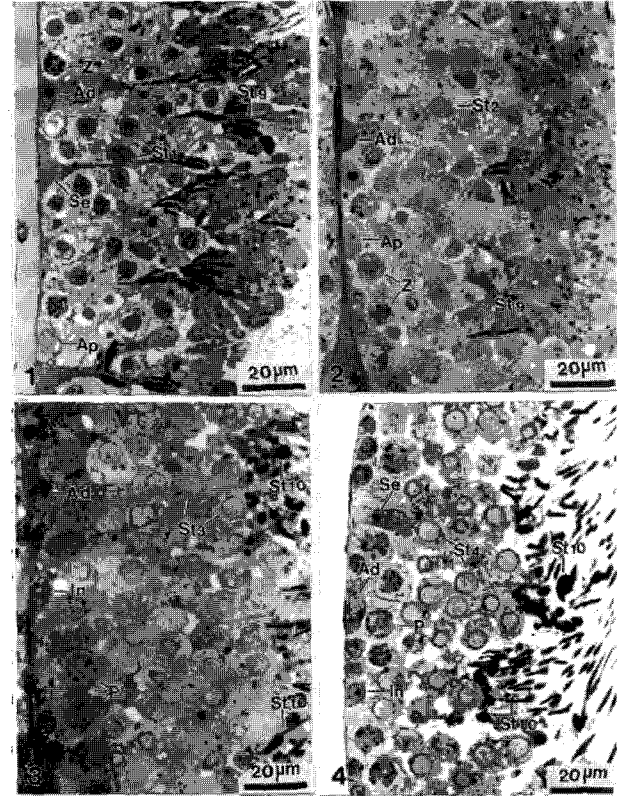
결 과

등줄쥐 (*A. agrarius coreae*)의 세정관 상피주기는 정자변태 과정 중에 일어나는 정자세포의 형태적 변화의 특징 (정자세포 핵의 모양, 정자세포와 정자의 위치 등), 그리고 감수분열상과 세르톨리 세포 (Sertoli cell)로부터 정자세포가 이탈하는 과정을 기초로 한 방법과 정자세포의 침체의 형태적 변화에 근거한 방법을 토대로 하여 10 stages로 나누어졌다. 정자세포의 발달은 광학현미경 상을 근거로 하여 10 steps로 나누어졌는데 1~2 step은 골지기, 3~4 step은 두모기, 5~8 step은 침체기, 9 step은 성숙기, 10 step은 이탈기로 구분되었다 (Figs. 1~11). 특히 Ad형 (dark type A) 정원세포는 모든 단계

(stage)에서 출현하였다.

Stage I

2종류 (Ad형, Ap형)의 정원세포 (dark and pale types of spermatogonia)가 기저막에 인접되어 나타났으며, 쌍사기 (Zygotene)의 제1정모세포를 비롯하여 다수의 초기 골지단계



Figs. 1-10. Light micrographs showing stages of spermatogenic cells in the seminiferous tubule of *Apodemus agrarius coreae*. All scale bars=20 μm. Ad (dark), Ap (pale), In (intermediate) and B spermatogonia; L (leptotene), Z (zygotene), P (pachytene) and D (diplotene) spermatocytes; M, metaphase of second meiotic division; II, secondary spermatocytes; St₁ and St₂, round spermatids of Golgi phases; St₃ and St₄, spermatids of cap phases; St₅, St₆, St₇ and St₈, spermatids of acrosomal phases; St₉, spermatids of maturation phases; St₁₀, spermatids of the spermiation phases.

Fig. 1. Stage I shows type Ad (dark) and Ap (pale) spermatogonia; Z, zygotene spermatocytes; St₁, spermatids of the early Golgi phase; St₉, spermatids of the late maturation phase.

Fig. 2. Stage II contains zygotene (Z) spermatocytes including type Ad and Ap spermatogonia; St₂, spermatids of the late Golgi phase; St₉, spermatids of the late maturation phase.

Fig. 3. Stage III presents intermediate (In) type of spermatogonia; P, pachytene; St₃, spermatids of the early cap phase; St₁₀, spermatids of spermiation phase.

Fig. 4. Stage IV shows Ad and intermediate (In) spermatogonia; P, pachytene spermatocytes; St₄, spermatids of the late cap phase; St₁₀, spermatids of spermiation phase.

의 정자세포 (S₁; step 1)와 성숙단계의 정자세포 (S₉; step 9)들이 관찰되었다 (Fig. 1).

Stage II

세정관내에는 Stage I과 마찬가지로 기저막 가까이 Ad 및 Ap형의 정원세포 및 쌍사기의 제1정모세포가 나타났으며, 후기 골지단계의 정자세포 (S₂; step 2) 및 성숙 중의 정자세포 (S₉; step 9)가 관찰되었다 (Fig. 2).

Stage III

이 단계에서는 Ad형 정원세포를 비롯하여 중간단계의 정원세포 (In형, Intermediate spermatogonia)가 나타났으며, 다수의 제1정모세포의 후사기 (P; Pachytene)를 비롯하여 초기

두모단계의 정자세포 (S₃; step 3) 및 이탈단계의 정자세포 (S₁₀; step 10)가 관찰되었다 (Fig. 3).

Stage IV

Stage III과 마찬가지로 Ad형 및 In형의 정원세포를 비롯하여 후사기의 제1정모세포와 후기 두모 단계의 정자세포 (S₄; step 4)가 다수 관찰되었으며, 이탈 단계의 정자세포 (S₁₀; step 10)들이 관찰되었다 (Fig. 4).

Stage V

이 단계에서는 3, 4단계와 마찬가지로 Ad 및 In형의 정원세포 및 후사기의 제1정모세포들이 관찰되었다. 그리고 초기 침체단계의 정자세포 (S₅; step 5)가 다수 관찰되었다 (Fig. 5).

Stage VI

이 단계에서부터 B형 (B type of spermatogonia) 정원세포가 관찰되었다. 그리고 후사기의 제1정모세포를 비롯하여 침체 중기단계의 정자세포 (S₆; step 6)들이 다수 관찰되었다 (Fig. 6).

Stage VII

Ad형 정원세포를 비롯하여 세사기 (L; leptotene) 및 후사기의 제1정모세포들이 관찰되었으며, 침체 중기단계의 정자세포 (S₇; step 7)가 다수 관찰되었다 (Fig. 7).

Stage VIII

Ad형 정원세포와 쌍사기 및 후사기의 제1정모세포들이 관찰되어졌으며, 7단계와 마찬가지로 침체 후기 단계의 정

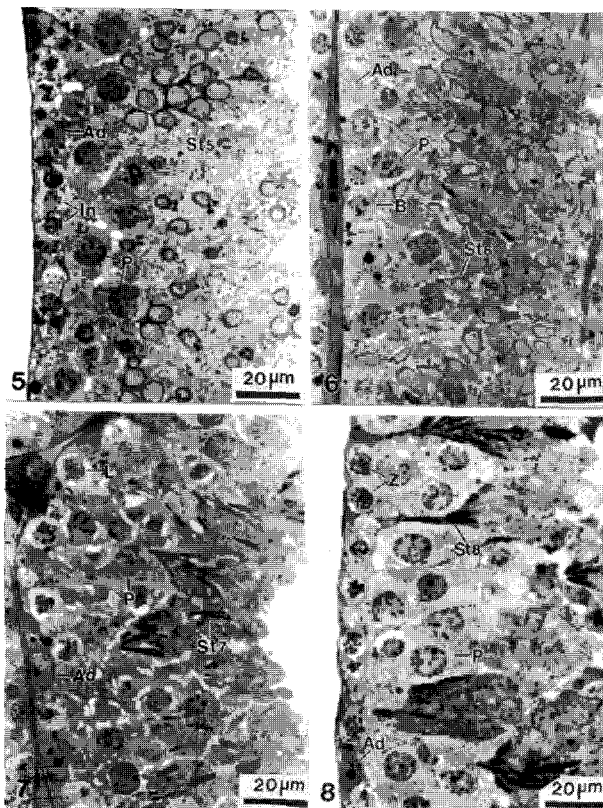


Fig. 5. Stage V shows type Ad and intermediate (In) spermatogonia; P, pachytene spermatocytes; St₅, spermatids of the early acrosomal phase.

Fig. 6. Stage VI presents Ad and B spermatogonia; P, pachytene spermatocytes; St₆, spermatids of the mid acrosomal phase.

Fig. 7. Stage VII contains Ad spermatogonia; L, leptotene spermatocytes; P, pachytene spermatocytes; St₇, spermatids of the mid acrosomal phase.

Fig. 8. Stage VIII shows Ad spermatogonia; Z, zygotene spermatocytes; P, pachytene spermatocytes; St₈, spermatids of the late acrosomal phase.

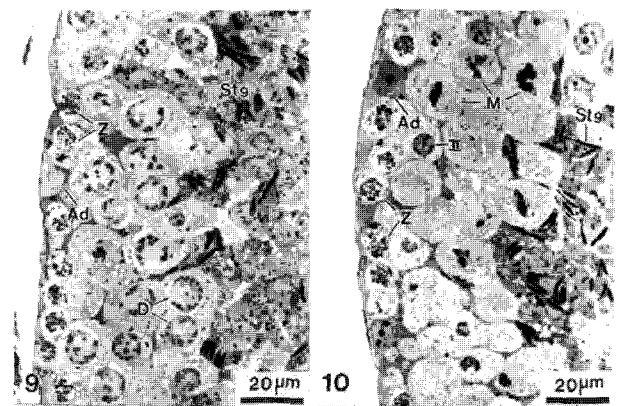


Fig. 9. Stage IX shows type Ad spermatogonia; Z, zygotene spermatocytes; D, diplotene spermatocytes; St₉, spermatids of the early maturation phase.

Fig. 10. Stage X shows Ad spermatogonia; Z, zygotene spermatocytes; M, metaphase of second meiotic division; II, secondary spermatocytes; St₉, spermatids of the early maturation phase.

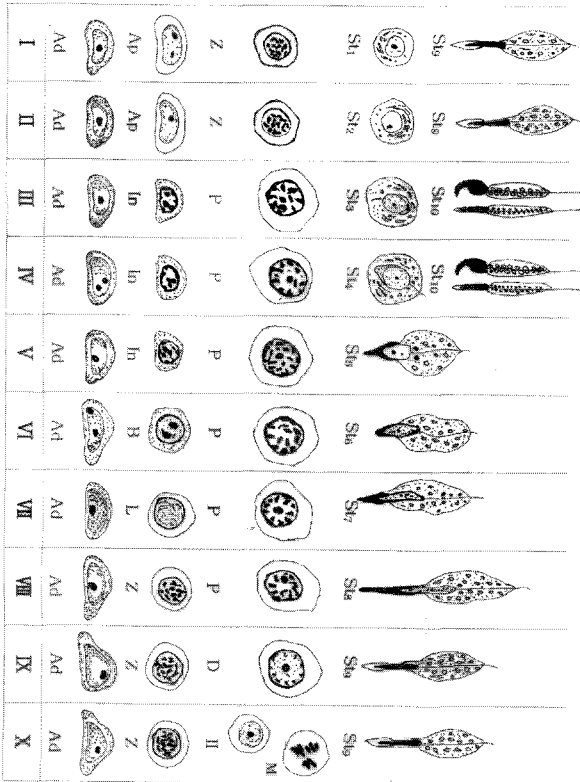


Fig. 11. Schematic illustration of 10 stages in the cycle of the seminiferous epithelium in the *A. agrarius coreae*. Roman numerals indicate each stage. Ad (dark), Ap (pale), In (intermediate) and B (B) types of spermatogonia; L (leptotene), Z (zygotene), P (pachytene) and D (diplotene) spermatocytes; M, metaphase of second meiotic division; II, secondary spermatocytes; St₁ - St₂, spermatids of Golgi phases; St₃ - St₄, spermatids of cap phases; St₅ - St₈, spermatids of acrosomal phases; St₉, spermatid of maturation phase; St₁₀, spermatid of the spermiation phase.

자세포 (S₈; step 8)들이 세르톨리 세포 (Sertoli cell)의 세포질에 깊숙이 머리를 박고 있으며, 가늘고 길게 뻗은 침체는 이 시기에 최대로 신장되었으며, 핵은 더욱더 응축되어졌다 (Fig. 8).

Stage IX

8단계와 마찬가지로 Ad형 정원세포와 쌍사기 및 이동기의 정모세포들이 관찰되었으며, 또한 성숙단계의 정자세포 (S₉; step 9)들이 다수 관찰되었다. 특히 이 단계의 정자세포의 핵질은 완전하게 응축되어져 있었다 (Fig. 9).

Stage X

Ad형 정원세포를 비롯하여 쌍사기의 제1정모세포와 두 번의 감수분열의 결과로서 염색체가 세포 중앙에 모여 있는 감수분열 중기 상과 핵질이 균질해진 제2정모세포가 함께 나타났으며, 다수의 성숙 중의 정자세포들이 관찰되었다 (Fig. 10).

본 연구에서 세정관 주기를 연속된 3가지 과정 (감수분열 이전, 감수분열기 및 감수분열 이후)에 기초로 하였고, 정자 변태과정의 각 단계는 정자세포의 침체 형태 변화에 근거한 방식 (Kurohmaru et al., 1988; Adachi et al., 1992; van Haaster and de Rooij, 1993)에 기초하여 관찰한 결과, 세정관 상피주기의 10 stages, 정자세포의 발달단계는 10 step으로 구분되어졌다. 정자세포 분화의 각 단계별 구분은 1~2 step은 골지기 (Golgi phage), 3~4 step은 두모기 (cap phase), 5~8 step은 침체기 (acrosomal phase), 9 step은 성숙기 (maturation phase), 10 step은 이탈기 (spermiation phase)로 각각 구분되어졌다 (Fig. 11).

본 연구에서 Ad형 (dark type A) 정원세포는 모든 단계 (stage)에서 출현하였는데, 이는 몇몇의 식충목 (Order Insectivira) 관박쥐과 (Family Rhinolophidae)의 관박쥐 (Lee et al., 1993), 애기박쥐과 (Family Vespertilionidae)의 긴날개 박쥐 (Kang and Lee, 2004), 큰발윗수염박쥐 (Lee and Mōri, 2004), 침서과 (Family Soricidae) 뿔쥐속 (Genus Crocidura)의 와타세뿔쥐 (Adachi et al., 1992), 사향뿔쥐 (Kurohmaru et al., 1994), 작은뿔쥐 (Jeong and Lee, 2005)와 제주뿔쥐 (Jeong and Lee, 2006), 두더쥐과 (Family Talpidae)의 두더쥐 (Mizukami et al., 2001), 그리고 설치목 (Order Rodentia) 청설모과 (Family Sciuridae) 다람쥐속 (Genus *Tamias*)의 다람쥐 (Jung and Lee, 2004), 햄스터 (Van Haaster and De Poool, 1993), 인도산 주머니쥐 (Worawittayawong et al., 2005)와 동일한 결과를 나타내는 것으로 미루어 보아 식충목과 설치목에 속하는 종들은 기본적으로 모든 단계에서 공통적으로 Ad형의 정원세포를 가지는 것으로 여겨진다. 그러나 하위 레벨상의 과 (Family) 단위에서는 세정관 상피의 주기가 저마다 조금씩 차이를 보이는데 (Adachi et al., 1992; Kurohmaru et al., 1994; Mizukami et al., 2001; Sanchez et al., 1995) 이러한 단계적 차이는 번식기와 관련이 있는 바 정자완성의 기간과도 밀접한 관련이 있으리라 여겨진다.

In형 정원세포에 있어서, 일본산 두더쥐 (Mizukami et al., 2001)는 I단계 (stage)에서만 나타난 반면에, 인도산 주머니쥐 (Worawittayawong et al., 2005)와 일본산 사향뿔쥐 (Kurohmaru et al., 1994)는 I, II단계에서, 한국산 다람쥐 (Jung and Lee, 2004)와 울릉도 작은뿔쥐 (Jeong and Lee, 2005)의 경우는 III단계에서만 나타났다. 햄스터와 일본산 와타세뿔쥐 (Adachi et al., 1992)는 III, IV단계에서, 제주뿔쥐 (Jeong and Lee, 2006)는 IV단계에서 나타났으며, 본 연구에서는 III단계부터 V단계까지 나타났다 (Table 1).

B형 정원세포의 출현의 경우, 일본산 두더쥐는 II단계에서

Table 2. Comparison of cell types and stage of appearance of spermatocytes in the seminiferous tubules of mammals

Cell types		Stages														Authors	
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV		
Sc	PL				■	■										(2)	
						■	■									(4)	
							■	■									(3)
								■	■								(5, 8)
	L						■	■									(1, 7)
							■	■									(4)
							■	■	■	■							(2)
								■	■	■	■						†
								■	■	■	■	■					(3)
								■	■	■	■	■	■				(6)
									■	■	■	■	■	■			(5, 8)
									■	■	■	■	■	■			(1)
	Ps	Z		■	■												†
				■	■												
								■	■	■	■						†
								■	■	■	■	■					(2, 5)
								■	■	■	■	■	■				(3, 8)
									■	■	■	■	■	■			(1, 6)
	P																(7)
			■	■	■	■	■	■	■	■	■						(2)
			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■					(1)
			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■				(3, 6, 8)
			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			(4)
			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			(5, 7)
				■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			†
								■	■	■	■	■	■	■			(2)
	D																†
																	(1)
																(3, 5, 6, 8)	
																(4)	
Ss	M/II																(7)
																	(2)
																	†
																	(1, 3, 5, 6, 8)
																	(4)

D, diplotene spermatocyte; L, leptotene spermatocyte; M, metaphase of second meiotic division; P, pachytene spermatocyte; PL, pre-leptotene spermatocyte; Ps primary spermatocytes; Sc, spermatocytes; Ss, secondary spermatocytes; Z; zygotene spermatocyte; II, secondary spermatocytes.

- 1) Djungarian hamster, *Phodopus sungorus sungorus* (Van Haaster and De Pooij, 1993)
- 2) Bandicoot rat, *Bandicota indica* (Worawittayawong et al., 2005)
- 3) Japanese shrew mole, *Urotrichus talpoides* (Mizukami et al., 2001)
- 4) Musk shrew, *Suncus murinus* (Kurohmaru et al., 1994)
- 5) Watase's shrew, *Crocidura watasei* (Adachi et al., 1992)
- 6) Korea squirrel, *Tamias sibiricus* (Jung and Lee, 2004)
- 7) *Crocidura shantungensis* (Jeong and Lee, 2005)
- 8) *Crocidura dsinezumi* (Jeong and Lee, 2006)
- †) *Apodemus agrarius coreae* (Present studies)

감사의 글

본 연구는 2006년도 경남대학교 학술진흥 연구비 지원에 의해서 이루어졌습니다.

REFERENCES

- Adachi Y, Kurohmaru MA, Hattori S, Hayashi Y. Spermatogenesis in the watase's Shrew (*Crocidura watasei*): A light and electron microscopic study. *Exp Anim*. 1992. 41: 295-303.
- Clermont Y. Kinetics of spermatogenesis in mammals: Seminiferous epithelium cycle and spermatogonial renewal. *Physiological reviews*. 1972. 52: 198-236.
- de Rooij DG, Grootegoed JA. Spermatogonial stem cells. *Cell Biol*. 1998. 10: 694-701.
- Franca LR, Becker-Silva SC, Chiarini-Garcia H. The length of the cycle of seminiferous epithelium in goat (*Capra hircus*). *Tissue Cell* 1999. 31: 274-280.
- Franca LR, Cardoso FM. Duration of spermatogenesis and sperm transit time through the epididymis in the Piau boar. *Tissue Cell* 1998. 30: 573-582.
- Garcia-Gil N, Pinart E, Sancho S, Badia E, Bassols J, Kádár E, Briz M, Bonet S. The cycle of the seminiferous epithelium in Landrace boars. *Animal Reprod Sci*. 2002. 73: 211-225.
- Heo JC, Lee JH. Spermiogenesis in the Saghalien pygmy shrew, *Sorex minutus gracillimus*. *Korean J Electr Micros*. 2001. 31: 129-141.
- Jung TD, Lee JH, 2004. Seminiferous epithelium cycle in the Korea squirrel, *Tamias sibiricus*. *J Exp Biomed Sci*. 2004. 10: 275-283.
- Jeong SD, Lee JH. Seminiferous epithelium cycle of *Crocidura shantungensis*. *J Exp Biomed Sci*. 2005. 11: 545-553.
- Jeong SD, Lee JH. Seminiferous Epithelium Cycle of *Crocidura dsinezumi*. *Develop Reprod*. 2006. 10: 9-17.
- Kang MS, Lee JH. Annual Cycle of the Seminiferous Epithelium of *Miniopterus schreibersi fuliginosus*. *Korean J Biomed Labor Sci*. 2004. 10: 435-445.
- Kurohmaru M, Tiba T, Nishida N, Hayashi Y. Spermatogenesis and ultrastructural changes of spermatids during spermiogenesis in the cotton rat (*Sigmodon hispidus*). *Okajimas Folia Anat Jpn*. 1988. 65: 203-220.
- Kurohmaru M, Kobayashi H, Hattori S, Nishida T, Hayashi Y. Spermatogenesis and ultrastructure of a peculiar acrosomal formation in the musk shrew, *Suncus murinus*. *J Anat*. 1994. 185: 503-509.
- Leblond CP, Clermont Y. Definition of the stages of the cycle of the seminiferous epithelium in the rat. *Annal New York Acad Sci*. 1952. 55: 548-573.
- Lee JH, Mōri T. Annual cycle of the seminiferous epithelium of *Myotis macrodactylus*. *J Fac Agr Kyushu Univ*. 2004. 49: 355-365.
- Lee JH, Son SW, Mōri T, Shiraishi S. Studies on the reproductive pattern in the male of Korean greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum korai*. I. The cycle of seminiferous epithelium and histological changes of testis. *Korean J Zool*. 1993. 36: 36-50.
- Millar MR, Sharpe RM, Weinbauer GF, Fraser HM, Saunders PTK. Marmoset spermatogenesis: organizational similarities to the human. *Int J Androl*. 2000. 23: 266-277.
- Mizukami T, Kuwahara S, Ohmura M, Iinuma Y, Izumikubo J, Hagiwara M, Kurohmaru M, Hayashi Y, Nishida T. The cycle of the seminiferous epithelium in the greater Japanese shrew mole, *Urotrichus talpoides*. *J Vet Med Sci*. 2001. 63: 31-35.
- Morigaki T, Kurohmaru M, Kanai Y, Mukohyama M, Hondo E, Yamada J, Agungprijono S, Hayashi Y. Cycle of the seminiferous epithelium in the Java fruit bat (*Pteropus vampyrus*) and the Japanese lesser horseshoe bat (*Rhinolophus cornutus*). *J Vet Med Sci*. 2001. 63: 773-779.
- Muñoz EM, Fogal T, Dominguez S, Scardapane L, Guzmán J, Cavicchia JC, Piezzi RS. Stages of the cycle of the seminiferous epithelium of the Viscacha (*lagostomus maximus maximus*). *Anat Record* 1998. 252: 8-16.
- Patil SB, Saidapur SK. Kinetics of spermatogenesis in the wild squirrel (*Funambulus palmarum* Linnaeus). *Acta Anat*. 1991. 141: 352-363.
- Paula TAR, Chiarini-Garcia H, Franca LR. Seminiferous epithelium cycle and its duration in capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*). *Tissue Cell* 1999. 31: 327-334.
- Sanchez A, Stamatopoulos C, Redi CA. Descriptive kinetics of the seminiferous epithelium cycle and genome size in the mole (*Talpa occidentalis*, Insectivora). *J Exp Zool*. 1995. 273: 51-58.
- Segatelli TM, Almedia CCD, Pinheiro PFF, Martinez M, Padovani CR, Martinez FE. Kinetics of spermatogenesis in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Tissue Cell* 2002. 34: 7-13.
- Tait AJ, Johnson E. Spermatogenesis in the grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) and changes during sexual regression. *J Reprod Fert*. 1982. 65: 53-58.
- van Haaster LH, de Rooij DG. Cycle of the seminiferous epithe-

lium in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus*). Biol Reprod 1993. 48: 515-521.

Weinbauer GF, Wessels J. 'Paracrine' control of spermatogenesis. Andrologia 1999. 31: 249-262.

Worawittayawong P, leigh CM, Cozens G, Peirce EJ, Setchell BP,

Sretarugsa P, Dharmarajan A, Breed WG. Unusual germ cell organization in the seminiferous epithelium of a murid rodent from Southern Asia, the greater bandicoot rat, *Bandicota indica*. Int J Androl. 2005. 28: 180-188.