

식용 왕달팽이 (*Achatina fulica*) 정자의 축사형성 (Axoneme formation)에 관한 미세구조

장 남 섭
목원대학교 이공대학 생물학과

A Ultrastructural Study on the Axoneme Formation in the Spermatozoa of the Edible Giant Snail, *Achatina fulica*

Chang, Nam Sub
Department of Biology, Mokwon University, Taejon 301-729, Korea
(Received October 16, 1998; revised November 21, 1998)

ABSTRACT

The spermatogenetic process in the edible giant snail is similar to those in the other snails, except for the axoneme formation process. In this study, the axoneme formation process in the giant snail was mainly examined by means of electron microscopy.

The tail portion of a spermatozoon is about 160 μm long, and extends straight to the rear, surrounded by two large and long mitochondria in spiral forms. A number of glycogen particles (40~70 nm) are found in the swollen matrix of the mitochondria.

The axoneme which composes the tail of a spermatozoon is surrounded by 7~10 lamella-form fibrous sheaths of about 0.2 μm in thickness.

Most of the mature spermatozoa are found to be clustered into a group of 5~7 ea in syncytial bridges formed by cytoplasmic processes.

Sertoli cells contain glycogen particles, endoplasmic reticulum, a lot of mitochondria, and lipids in their cytoplasm. They protrude their filiform pseudopodia and phagocytize abnormal spermatids or spermatozoa.

Key words : Spermatogenesis, Axoneme, *Achatina fulica*

서 론

병안목 달팽이류의 정자형성에 관한 전자현미경적 연구는 1952년 Hansen의 *viviparus*를 대상으로 한 정자의 미세구조를 위시해서 많이 보고되고 있다

(Gall, 1961; Azevedo and Corral, 1985; Angulo and Moya, 1989; Cuezco, 1994; Griffond *et al.*, 1991; Healy와 Jamieson, 1989).

Fawcett (1975)와 Jong-Brink 등 (1977, 1981)이 활면소포체와 결합된 지방은 정자가 성숙되고 방출되는데 필요한 스테로이드 호르몬을 형성하는데 관여한

다고 보고한 이래, 정소속의 nurse cell은 미성숙 또는 발육부전의 난자(Renault, 1965; Takashima, 1968; Cummings and King, 1970)를 위시해서, 무핵 또는 무염색체성 정자(Reinke, 1912; Linke, 1933; Serra and Koshman, 1967; Panivar, 1980, 1981; Buckland-Nicks *et al.*, 1982; Buckland-Nicks and Chia, 1986; Dohmen, 1983)까지도 포함한다는 연구결과도 있었다.

정자형성시 중심소체는 정자핵의 기저부에서 형성되는데, 편모축사는 원위중심소체에서 대부분 형성되고, 근위중심소체는 원위중심소체보다 그 크기도 비교적 작다고 하였다.

달팽이의 편모축사도 원위중심소체에서 형성되는데 그들의 구조는 여러 가지 형태인 것으로 알려졌다. 특히 편모축사를 나선형으로 감고 있는 크고 긴 미토콘드리아와 이들에 의해 감긴 편모축사의 관계는 달팽이인 경우 매우 다양해서(Bayne, 1970; Brackenbush and Appleton, 1991; Chang, 1996) 중에 따라 각각 특이한 모습을 하고 있어, 종을 분류하는 중요한 단서가 되는 것으로 알려져 있다.

특히 본 실험의 *Achatina fulica*는 고급식품으로 이용되는 식용달팽이로 널리 사육되고 있으나 생식기관 전반에 걸친 미세구조적 연구는 매우 미진한 실정이다. 이에 본 연구에서는 식용달팽이의 번식과 양식에 도움을 주고자 그 기초가 되는 생식기관 전반에 대한 연구(온도와외 관계도 포함)를 수행해 오던 중, 정자형성의 꼬리 형성과정에서 2개의 큰 미토콘드리아와 편모축사의 구조적 상관관계가 매우 특이하여, 지금까지 알려져 있는 사실과 다른점이 발견되어 이를 상세히 관찰하여 보고하고자 본 연구가 시도되었다.

재료 및 방법

98년 5월경 경기도 근교의 사육장에서 식용 왕달팽이(*Achatina fulica*)를 실험실로 옮긴 후 실험재료로 사용하였다.

왕달팽이를 30% ethyl alcohol로 마취시킨 다음 개봉하여 난정소를 적출하였으며 실험에 사용할 수 있도록 적당한 크기로 잘라낸 후, 2.5% paraformaldehyde-3% glutaraldehyde로 1시간 30분 전고정하고,

이어서 OsO₄로 2시간 후고정하였다. 고정이 끝난 재료는 0.2M phosphate buffer (pH 7.3)로 3회 세척하고, ethanol 농도순으로 탈수시킨 후, 통상법에 의하여 Epon 812로 포매하였으며 60°C 파라핀 오븐에서 40시간 경화시켰다.

Epon블럭은 LKB-V ultramicrotome을 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 100 CX-II 투과전자현미경(80 KV)으로 관찰하였다.

결 과

1. 정원세포 (spermatogonia)

정원세포는 대부분 원주형세포로서 전체적으로 전자밀도가 낮아서 비교적 밝게 관찰되었다.

핵은 큰 타원형으로 밝은 핵질 속에 과립상의 이질염색체들이 고르게 분포하였으며 둥근 인도 관찰되었다. 핵을 둘러싸고 있는 세포질 속에는 1 μm 정도 크기인 다수의 미토콘드리아와 소포체 등이 관찰되었다(Fig. 1).

2. 제1차 정모세포 (primary spermatocyte)

제1차 정모세포는 타원형의 세포로서 정원세포에 비해 전자밀도가 높게 나타났으며 세포질에 비해 큰 타원형의 핵을 소지하고 있었다.

전자밀도가 비교적 밝은 핵질 속에는 약간 큰 과립상의 이질염색체들이 고르게 분포하였으며 타원형의 인이 핵막 가까이 인접해 있었다.

핵을 둘러싸고 있는 비교적 전자밀도가 높게 나타난 세포질 속에는 많은 수의 미토콘드리아와 핵을 여러점으로 둘러싸고 있는 과립성 소포체들이 관찰되었다(Fig. 2).

3. 정세포 (spermatid)

왕달팽이(*Achatina fulica*)의 정세포는 성숙된 정자가 되기까지 대략 4단계의 정세포 시기를 가졌다

(Stage I~Stage IV).

1) 제 1기 (Stage I)

제 1차 정모세포는 2차 정모세포가 되면서 큰 타원형의 핵이, 소형의 둥근 핵으로 변모하였으며 핵은 세포질의 상단으로 이동하였다.

특이하게도 핵막의 상단부 핵막강(perinuclear space) 내에는 전자밀도가 높은 물질로 채워져 있는 반면, 하단부 핵막강은 밝게 관찰되었다.

핵을 제외한 세포질 속에는 여러개의 골지체와 타원형 또는 원형의 미토콘드리아가 발달해 있었는데, 이들은 핵의 하단부로 무리지어 이동하였으며, 수평으로 발달한 미토콘드리아 내습(mitochondria cristae)들을 갖추고 있었다.

반면 과립성 소포체들은 주로 핵의 상단부위를 여러겹으로 둘러싸고 있고, 늘어난 내강 속에는 전자밀도가 낮은 물질로 채워져 있었다(Fig. 3).

2) 제 2기 (Stage II)

이 시기의 정세포는 핵막의 하단부위가 함입되면서 중심소체가 핵의 중앙을 관통하기 시작한 반면, 세포질 하단부는 축사가 다양한 크기의 집단을 이룬 다수의 미토콘드리아 사이를 헤집고 길게 뒤로 뺀기 시작하였다.

정세포의 중단면은 핵이 버섯 모양을 하고 있는 반면, 횡단면은 중심소체가 핵의-중앙에 위치한 특이한 도우넛(doughnet) 형태를 하고 있었는데, 이들은 핵질이 농축되면서 층판상의 구조를 나타내었다(Fig. 4).

3) 제 3기 (Stage III)

횡단면 정세포의 핵은 1.7 μm 정도 크기의 둥근 원판형으로 핵질은 더욱 농축되어 stage I에 비해 전자 밀도가 어둡게 나타났고, 그 중앙에는 직경 0.2 μm 정도의 중심 소체가 내포되어 있어 검은 도우넛처럼 보였다. 핵은 전자밀도가 중등도인 약간의 세포질로 둘러싸였으며, 이들의 세포질속은 약간의 소포체와 전자밀도가 낮은 다양한 크기의 사립체들로 점유되어 있었다.

한편 중단면의 정자핵은 4 \times 2 μm 크기의 타원형체로 변모되고 염색질은 층판상을 이루면서 더욱 농

축되었다(Figs. 5, 6).

4) 제 4기 (Stage IV)

제 3기 정세포 타원형체의 핵은 장타원형체로 변모되고, 계속해서 4.2 \times 1.3 μm 정도까지 늘어나 올챙이 모습을 하고 있었는데, 핵질은 층판상의 염색사가 더욱 밀집 농축되어 검게 보였지만, 전체적으로 핵질 농축이 덜된 부위도 있었다.

또한 농축된 핵질 사이를 뚫고 편모축사는 위로 뻗어 있었고 아래로는 축사의 최외층에 외농축섬유(outer dense fiber)가 뚜렷이 관찰되었다. 정자핵을 둘러싼 2중 원형질막은 특이하게도 매우 굴곡져 있었으며, 그 사이에서 40 nm 정도의 핵막강이 관찰되었다.

정세포의 핵은 Sertoli세포에 머리를 박고 있었는데, 머리 주변에는 다양한 크기의 많은 사립체와 글리코겐 입자들이 흩어져 있고, 머리의 하단 세포질 속에는 여러겹의 소포체가 층으로 뻗어 있었다(Figs. 7, 8).

4. 성숙정자 (Spermatozoa)

1) 머리 부위

성숙 정자의 머리는 작은 올챙이 모습으로 5 \times 1 μm 정도 크기를 보였으나 첨체가 연결된 부위는 0.4 μm 정도까지 가늘어져 있었다. 첨체는 첨체간(acrosomal rod)을 형성하면서 Sertoli세포에 일체히 머리를 박고 있었는데, 다양한 크기의 사립체와 글리코겐 입자들이 그 주위를 둘러싸고 있었다(Fig. 9).

2) 종편 및 꼬리 부위

이들의 꼬리는 길이가 155 μm 정도로, 5 μm 정도 길이의 머리부위와 합쳐 160 μm 정도의 길이를 나타내었다.

꼬리는 미세소관이 발달된 직경 0.2 μm 정도 크기의 축사(axoneme)가 길게 길이로 뻗어 있었고 그 주위에는 여러층의 원통형 섬유초가 둘러싸고 있어 마치 동선을 둘러싸고 있는 전기선과도 같았다.

정자의 종편 단면에서 관찰된 원통형 섬유초는 7~10개로서 층판상구조를 하고 있었으며, 그 두께는 0.2 μm 정도로서 거의 중심소체의 직경과 같았

다 (Fig. 12). 이들 중편의 최외층은 10 nm 정도의 직경을 갖는 만체트 (manchette)가 40~45개 정도로 둘러 싸여 있고, 그 내측으로는 두터운 원형질막과 두 층의 섬유초가 둘러싸고 있었다 (Fig. 13).

총판상의 섬유초로 둘러싸인 축사와 원형질막 사이에는 전자밀도가 높은 0.1 μm 두께의 사립체가 둘러싸고 있었으며 미토콘드리아 내습이 비교적 잘 발달해 있었다. 미토콘드리아 내습들은 일부 크게 늘어나 1 \times 0.8 μm 정도 크기의 방울 형성하면서 20~40개의 글리코겐 입자들로 충만되어 있는 특이한 모습을 보였는데 (Fig. 11), 이들은 곧게 뻗은 축사 주위를 3 μm 간격의 주기로 회전하는 나선구조를 하고 있었다 (Fig. 10).

왕달팽이 (*Achatina fulica*)의 꼬리는 하단부위로 내려가면서 횡단면의 직경이 1.4 μm 정도에서 0.2 μm 정도까지 점차 감소되었고, 축사를 둘러싼 섬유초 (fibrous sheath)의 수도 3개 정도로 줄어 있었다.

꼬리의 중간 부위에서는 미토콘드리아 내습 속의 글리코겐 입자들이 그 수가 10개 정도로 감소되다가 꼬리의 하단부위에서는 거의 관찰되지 않았다 (Fig. 13). 이들 축사 속의 미세소관은 9+2형 구조를 나타내었다 (Fig. 14).

왕달팽이 정소 내 Sertoli세포들은 대부분 기저막과 내강 사이에 위치한 원주형 또는 불규칙한 형태의 세포로서 세포질 속에는 다양한 크기의 미토콘드리아가 집단을 형성하면서 관찰되었으며 (Fig. 15), 많은 수의 글리코겐 입자와 지방입자 그리고 소포체들이 관찰되었다. 또한 이들은 세포질 돌기를 통하여 5~7개의 정자들을 한데 묶는 결체성 다리 (syncytial bridge)를 형성하였는데 (Fig. 12), 그 속에서 많은 수의 글리코겐 입자들이 관찰되었다. 이들은 가는 위족 (pseudopoda)을 내어 성숙과정에 있는 비정상적인 정세포나 정자들을 포식하고 있음을 관찰하였다 (Fig. 16).

고 찰

정세포가 정자로 성숙되어 가는 중에 핵의 농축과 축소 및 타원형화되는 시기가 있는데, Adiyodi와

Adiyodi (1983)은 정세포가 염색질의 과립화, 섬유화, 총판화 등 3단계를 거쳐 염색질이 농축된다고 하였으며, Buckland-Nicks와 Chia (1976)는 정세포가 stage-B시기에 염색질의 농축이 시작되어 stage-D에는 총판화 과정이 완전히 끝난다고 하였다. 또한 Arnold와 Williams-Arnold (1978) 그리고 Galangau (1969)도 연체동물 *Nautilus*와 *Octopus Vulgaris*에서 핵의 신장과 염색질의 총판화가 동시에 또는 시차를 가지고 일어나며, 정자핵도 그 크기가 축소되면서 차츰 유선형으로 변모된다고 하였다.

*Incilaria fruhstorferi*를 재료로 한 Chang (1996)의 실험에서도 정세포가 stage-III에서 농축이 시작되고 stage-IV에서는 과립화와 총판화를 거친 후 농축이 심화된다고 하였다.

*Achatina fulica*를 재료로 한 본 실험에서도 정세포는 stage-II에서 농축이 시작되고 stage-IV에서는 총판화가 거의 끝난 상태였다. 이로 미루어 달팽이는 종에 따라 각각 염색질의 농축과 총판화 시기가 조금씩 차이가 있는 것으로 사료되지만, 본 실험에서도 농축과 총판화 과정이 비교적 빠르게 진행되는 것으로 보였다. 그러나 총판화 현상에서 염색질의 달리는 방향이 종에 따라 다양성 있게 보였는데, 본 실험의 결과는 Chang (1996)의 결과와 거의 일치하였다.

정세포의 침체형성시 *Nerita Senegalensis* (Garreau, 1971)인 경우 침체형성이 골지체의 도움 없이도 이루어진다고 하였으나, Buckand-Nicks (1976)는 침체가 골지체에서 형성된다고 하였다.

Chang (1996)도 민달팽이 (*Incilaria fruhstorferi*)에서 침체형성시 이에 관여하는 골지체를 관찰한 바 없다고 하였는데, 본 실험에서도 Garreau (1971)나 Chang (1996)의 결과처럼 침체형성시 골지체의 출현이 감지되지 않았고 다만 성숙된 정자인 경우 침체의 크기와 형태는 Chang (1996)의 경우와 거의 같았으며 침체간 (acrosomal rod)도 관찰할 수 있었다.

정세포의 성숙과정에서 나타나는 편모축사는 일반적으로 중심소체에서 형성되는 것으로 알려져 있는데 특히 Fawcett (1958, 1965, 1971)는 두 중심소체 중 편모축사는 원위중심소체에서 대부분 형성되고, 근위중심소체는 원위중심소체보다 그 크기도 약간

작게 관찰된 바 있다고 하였다. 그러나 Hansen 등 (1952), Gall (1961), Walker와 MacGregor (1968), Walker (1970), Garreau (1971) 그리고 Chang (1996) 등은 무척추동물에서는 대부분 2개의 중심소체가 관찰되지만, 복족강에서는 특이하게도 한 개의 중심소체가 형성되고 이들로 부터 축사가 형성된다고 하였는데, 본 실험에서도 정세포의 핵하단부에서 원위중심소체가 형성된 후 이들로 부터 축사가 발생하였다.

Warner (1971)는 달팽이가 정세포의 말기에 미토콘드리아 수가 급격히 감소되면서 이들은 핵의 기저부 중심소체 하단으로 이동되고, 이어 서로 융합되어 두 개의 큰 미토콘드리아(네벤켄)을 형성하고 계속해서 편모축사의 발달에도 관여한다고 하였다. 편모축사와 두 개의 미토콘드리아사이의 밀접한 형태에 관해서는 여러 종류의 달팽이를 대상으로 한 비교 실험한 논문도 있었다 (Thompson, 1973; Buckland-Nicks *et al.*, 1990).

Chang (1996)은 *Incilaria fruhstorferi*에서도 특이한 형태의 많은 수의 미토콘드리아가 정자핵의 후부로 이동되고 그 수도 차츰 감소되면서 두 개의 큰 미토콘드리아를 형성한 후 편모 축사를 나선형으로 감으면서 축사와 더불어 회전한다고 하였으나, 본 실험의 *Achatina fulica*에서는 두 개의 미토콘드리아가 편모축사를 나선형으로 감고는 있었지만 축사는 회전함이 없이 곧게 뒤로 뻗어 있는 것이 서로 달랐다. 그러나 정세포의 미토콘드리아 수가 감소되고 두 개의 큰 미토콘드리아를 형성하는 과정은 Chang (1996)의 실험 결과와 일치하였다.

그 이외에도 *Incilaria fruhstorferi* (Chang, 1996)에서는 미토콘드리아의 밑으로 축사를 감고 있는 섬유초가 3~4개인데 비해, 본 실험에서는 7~10개가 관찰되어 그 두께도 0.2 μm 에 이르러 매우 두터운 환상 무늬의 축사를 이루고 있었다.

Incilaria fruhstorferi (Chang, 1996)인 경우 두 개의 큰 미토콘드리아 기질 속에서 많은 수의 글리코겐 입자가 관찰된 바 있는데, 이들에 관해서는 Maxwell (1974, 1977)이 *Arion hortensis*에서 이미 언급한 바 있으며, 본 실험의 *Achatina fulica*에서도 확인되었다.

정자의 미세구조 중 하나인 만철티(manchette)는 *Cephalopoda*나 *Euthyneura*인 경우 핵이 길게 신장되는 늦은 정세포 이후 염색질의 농축이 일어날 때 핵의 주위에서 나타나며, *Nautilus*에서는 3~4줄의 복합환까지도 관찰된 바 있다고 하였다 (Maxwell, 1974).

그러나 민달팽이 *Incilaria fruhstorferi* (Chang, 1996)에서는 늦은 정세포 이후에 한줄의 환상고리의 만철티가 관찰되어 본 실험의 결과와 일치하였다.

복족강 prosobranch인 경우 Sertoli세포는 기저막에 닿아 있으면서 정소 내강까지 세포의 자유면이 열려져 있고, 이들의 세포질 돌기는 가는 위축을 내어 쇠퇴한 정자나 세포 부스러기 등을 포식하는 청소기관으로, 정소 속에 넓게 퍼져 있는 소화기계에 해당된다는 보고가 있었는데 (Buckland-Nicks and Chia, 1986), 본 실험에서도 정세포의 포식작용이 확인된 바 있다.

일찌기 Reinke (1912)는 정소속 Sertoli세포를 영양보급세포(nurse cell)라 칭하였으며, Yasuzumi (1974)와 Yasuzumi 등(1960)은 영양세포(nutritive cell), Nishiwaki (1964)는 자유세포(free cell)라고 칭한 바 있어 매우 다양하게 호칭되어 왔다. 그러나 지금까지의 이와같은 호칭은 전부 잘못된 것이며, Sertoli (1865) 이후 대부분의 척추동물에서 이 세포를 Sertoli세포로 불리운 것처럼, 연체동물인 달팽이에 있어서도 Sertoli라 부르는 것이 합당할 것이라는 보고도 있었다 (Buckland-Nicks and Chia, 1986).

이들이 달팽이의 정소에서 Sertoli세포라고 부르는 것에는, 무핵 정자와 비정상적인 형태의 정자, 발육 부전의 난자 등 까지도 포함하고 있었다. 본 실험에서도 정자형성 과정 중 나타난 많은 비정상적인 정모 세포, 정세포, 정자 등이 거의 정상적으로 발육하고 있는 생식세포 수만큼 나타나는 특이성을 관찰할 수 있었는데, Buckland-Nicks와 Chia (1986)도 3종류의 해양 달팽이류를 대상으로한 실험에서도 같은 결과를 보고한 바 있다.

결 론

식용 왕달팽이(*Achatina fulica*)의 정자형성 과정

은 다른 달팽이류의 것과 거의 같았으나, 편모촉사 형성 과정에 몇 가지 다른 점이 있어 이를 밝히고자 한다.

왕달팽이 정자의 꼬리는 길이가 160 μm 정도로 길고, 뒤로 곧게 뻗어 있었는데, 이들은 2개의 크고 긴 미토콘드리아에 의해 나선상으로 둘러싸여 있는 특징을 보였다. 이들 미토콘드리아의 팽창된 기질속에는 많은 수의 글리코겐 입자들(40~70 nm)이 관찰되었다.

정자의 꼬리를 형성하고 있는 촉사는 7~10개의 층판상의 섬유초에 의해 둘러싸여 있는 특징을 보였으며, 그 두께는 0.2 μm 정도였다.

성숙된 정자들은 대부분 세포질돌기에 의해 형성된 결체성 다리(syncytial bridge) 속에 5~6개씩 무리지어 관찰되었다.

Sertoli세포는 글리코겐 입자, 소포체 그리고 많은 수의 미토콘드리아와 지방 등을 내포하고 있으며, 가는 위축을 내어 비정상적인 정세포나 정자 등을 포식하였다.

감사의 글

본 연구를 위하여 식용왕달팽이를 지원해 주신 화성농산의 이천형 집사님께 감사를 드립니다.

참고 문헌

- Adiyodi KG, Adiyodi RG, 1983. Reproductive Biology of Invertebrate Vol. II, John Wiley and Sons Co. New York, 275-319
- Angulo E, Moya J, 1989. The ultrastructure of the epicardial epithelium of the slug *Arion ater* (Linnaeus, 1758). *Folia Histochem. Cytobiol.* 27, 113-120
- Arnold JM, Williams-Arnold LD, 1978. Spermiogenesis of *Nautilus pompilius*. I. General survey, *J. Exp. Zool.* 205, 13-26
- Azevedo C, Corral L, 1985. The fine structure of the spermatozoa of *Siphonaria algesirae* (Gastropoda, Pulmonata). *J. Morphol.* 186, 107-117
- Bayne CJ, 1970. Organization of the spermatozoon of *Agriolimax reticulatus*, the grey field slug (Pulmonata, Stylommatophora). *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 103, 75-89
- Brackenburg TD, Appleton CC, 1991. Morphology of the mature spermatozoon of *Bulinus tropicus* (Krauss, 1848) (Gastropoda: Planorbidae). *Malacologia* 33, 273-280
- Buckland-Nicks JA, Chia F-S, 1976. Spermatogenesis of marine snail, *Littorina Sitkana*. *Cell Tissue Res.* 170, 455-475
- Buckland-Nicks JA, Williams D, Chia F-S, Fontaine A, 1982. Studies on the polymorphic spermatozoa of a marine snail. I. Genesis of the apyrene sperm. *Biol Cell.* 44, 305-314
- Buckland-Nicks JA, Chia F-S, 1986. Fine structure of Sertoli cells in three marine snails with a discussion on the functional morphology of Sertoli cells in general. *Cell Tissue Res.* 245, 305-313
- Buckland-Nicks JA, Chia F-S, Koss R, 1990. Spermiogenesis in Polyplacophora, with special reference to acrosome formation. *Zoomorphology* 109, 179-188
- Chang NS, 1996. Ultrastructural study on the spermatogenesis of Korean Slug, *Inciliaria frukstorferi*. *Korean J. Electron Microscopy* 26(1), 33-45
- Cuezzo MG, 1994. Ultrastructure of mature spermatozoa of the land snail *Epiphragmophora tucumanensis* (Doering, 1874) (Gastropoda: Helicoidea). *J. Moll. Stud.* 61, 1-7
- Cummings MR, King RC, 1970. Ultrastructural changes in nurse and follicle cells during late stages of oogenesis in *Drosophila melanogaster*. *Z. Zellforsch* 110, 1-8
- Dohmen MR, 1983. Gametogenesis. In: Wilbur KM, Verdonk NH, van der Bigglaer JAM, Tompa AS (eds) *The Mollusca*, Chapter 1. Academic Press, New York, London, pp. 1-40
- 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 differen-

- tiation and organelle continuity in spermatogenesis. Int. Proc. Int. Symp: The genetics of the spermatozoon (Beatty, R.A., Glucksolm-Waelsch, S., eds.), Edinburgh and New York. 37-68
- Fawcett DW, 1975. Ultrastructure and function of the Sertoli cell. In: Hamilton DW, Greep RO (eds) Male reproductive system, Section 7. Handbook of Physiology. Vol V. Washington DC, American Physiology Society. pp. 21-55
- Galangau V, 1969. Etude en microscopie électronique de la gamétogenèse de *Milax gagates* Draparnaud 1801 (Gastéropodes--Pulmonés--Limacidae); Evolution des ultrastructures au cours de la spermatogenèse chez différents types de mollusques', Doctoral thesis, University of Montpellier, 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. Spermiogenèse d'un gastéropode prosobranch *Nerita senegalensis*. Evolution du canal intranucléaire. J. Microscopie 12, 425-440
- Griffond B, Dadkhah-Teherani Z, Medina A, Bride M, 1991. Ultrastructure of *Helix aspersa* spermatogenesis: Scanning and transmission electron microscopical contributions. J. Mollusc. Stud. 57, 277-287
- Hansen J, Randall, JT, Bayley ST, 1952. The microstructure of the spermatozoa of the snail *Viviparus*. Exp. Cell Res. 3, 65-78
- Healy JM, Jamieson BGM, 1989. An ultrastructural study of spermatozoa of *Helix aspersa* and *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata). J. Mollusc. Stud. 55, 389-404
- Jong-Brink M de, Boer HH, Hommes TG, Kodde A, 1977. Spermatogenesis and the role of the Sertoli cells in the freshwater snail *Biomphalaria glabrata*. Cell Tissue Res. 181, 37-58
- Jong-Brink M de, Schot LPC, Schoenmakers HJN, Bergamin-Sassen MJM, 1981. A biochemical and quantitative electron microscope study on steroidogenesis in ovotestis and digestive gland of the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis*. Gen Comp Endocrinol 45, 30-38
- Linke O, 1933. Morphologie und Physiologie des Genitalapparates des Nordsee *Littorin*. Helgol Wiss Meeresunters 19, 1-60
- 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), 614-615
- Nishiwaki S. 1964. Phylogenetical study on the type of the dimorphic spermatozoa in Prosobranchia. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigu 11, 237-275
- Parivar K, 1980. Differentiation of Sertoli cells and postreproductive epithelial cells in the hermaphrodite gland of *Arion ater* (L.) (Mollusca, Pulmonata). J. Mollusc. Stud. 46, 139-147
- Parivar K, 1981. Spermatogenesis and sperm dimorphism in land slug *Arion ater* L. (Pulmonata, Mollusca). Z. Mikrosk. Anat. Forsch. 95, 81-92
- Reinke EE, 1912. A preliminary account of the development of apyrene sperm in *Strombus* and of nurse cells in *Littorina*. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 22, 319-327
- Renault L, 1965. Observations sur l'ovogenèse et sur les cellules nourricières chez *Lamellaria perspicua* (L.) (Mollusque: Prosobranchie). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 37, 282-284
- Serra JA, Koshman RW, 1967. Nuclear changes of treptional nature in the differentiation of sperm nurse cells in snails. Can. J. Genet. Cytol. 9, 23-30
- Sertoli E, 1865. Dell'èistenga di particolari cellule ramificate nei canalicoli seminiferi del testicolo umano. Morgagni 7, 31-40

- Takashima Y, 1968. Electron microscopic observations on the nurse cells in sea urchin ovary. Med. J. Osaka Univ. 19, 113-126
- Thompson TE, 1973. Euthyneuran and other molluscan spermatozoa. Malacologia 14, 167-206
- Walker M, MacGregor HC, 1968. Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus* L. J. Cell. Sci. 3, 95-104
- 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
- Warner FD, 1971. Spermatid differentiation in the blowfly *Sarcophaga bullata* with particular reference to flagellar morphogenesis. J. Ultrastr. Res. 35, 210-232
- Yasuzumi G, Tanaka H, Tezuka O, 1960. Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VIII. Relation between the nutritive cells and the developing spermatids in a pond snail, *Cipangulopaludina malleata* Reeve. J. Biophys. Biochem. Cytol. 7, 499-504
- Yasuzumi G, 1974. Electron microscope studies on spermiogenesis in various animal species. Int. Rev. Cytol. 37, 53-119

FIGURE LEGENDS

- Fig. 1.** Electron micrography showing the spermatogonia. arrow, ER; arrowhead, mitochondria; N, nucleus; Nu, nucleolus, Bar=4 μ m
- Fig. 2.** Electron micrography showing the primary spermatocyte. arrow, mitochondria; N, nucleus; Nu, nucleolus. Bar=4 μ m
- Fig. 3.** Electron micrography showing the stage-I of spermatid. arrow, ER; arrowhead, Golgi body; M, mitochondria. Bar=4 μ m
- Fig. 4.** Cross (C) and longitudinal (L) section through the nuclei of stage-II of spermatids. arrow, axoneme; arrowhead, centriole; M, mitochondria, Bar=3 μ m
- Fig. 5.** Cross section through the nucleus (N) of the stage-III of spermatid. arrow, nuclear envelope; arrowhead, mitochondria; open arrow, glycogen; L, lipid; S, Sertoli cell, Bar=2 μ m
- Fig. 6.** Longitudinal section through the nucleus (N) of the stage-III of spermatids. arrow, nuclear envelope; open arrow, centriole; Ly, lysosome; M, mitochondria, Bar=2 μ m
- Figs. 7, 8.** Longitudinal section through the nucleus (N) of the stage-IV of spermatids. arrow, nuclear envelope; arrowhead, outer dense fiber; open arrow, mitochondria, Bars=1 μ m
- Fig. 9.** Longitudinal section through the heads of the matured spermatozoons. arrow, acrosomal rod; arrowhead, mitochondria; S, Sertoli cell, Bar=2 μ m
- Fig. 10.** Longitudinal section through the tails of the spermatozoons. arrow, cytoplasm of syncytial bridge; asterisk, swelling cristae of mitochondria. Bar=2 μ m
- Fig. 11.** High magnification of Fig. 10. arrow, glycogen in the swelling cristae of mitochondria; arrowhead, mitochondria; Ax, axoneme; F, fibrous sheath, Bar=1 μ m
- Fig. 12.** Cross section through the mid pieces of spermatozoons in the syncytial bridge (S). arrow, glycogens in the swelling cristae of mitochondria; arrowhead, lamella of fibrous sheath; open arrow, centriole. Bar=1 μ m
- Fig. 13.** Cross section through the end pieces of spermatozoons in the syncytial bridge (S). arrow, manchette; open arrow, distended ER; asterisk, swelling cristae of mitochondria, Bar=0.5 μ m
- Fig. 14.** Cross section through the tail of spermatozoons. Bar=0.5 μ m
- Figs. 15, 16.** Electron micrograph showing the Sertoli cell (S) in the lumen of ovotestis. arrow, spermatid; arrowhead, filiform pseudopodia of Sertoli cell; open arrow, glycogen. Bars=0.5 μ m, 1 μ m







