

文章编号: 1000-0615(2005)03-0289-07

二倍体和三倍体皱纹盘鲍精子发生过程的超微结构

阎松^{1,2,3}, 李霞³, 张国范¹

(1. 中国科学院海洋研究所, 山东 青岛 266071; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;
3. 大连水产学院生命科学与技术学院, 辽宁 大连 116023)

摘要: 比较了二倍体和三倍体皱纹盘鲍精子发生过程中细胞和细胞器的超微结构变化。结果表明, 二倍体皱纹盘鲍的精子发生经历了精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精子细胞和精子5个阶段。其形态结构发生了一系列变化, 主要包括: 核染色质浓缩、线粒体的发达与融合、顶体形成和胞质的减少。三倍体皱纹盘鲍各种生精细胞的直径和核径均大于二倍体, 精原细胞结构与二倍体相似; 初级、次级精母细胞的胞质中, 除溶酶体外, 线粒体、内质网等细胞器少于二倍体, 线粒体大小与二倍体没有差别, 但形态不典型, 层状嵴不发达; 三倍体皱纹盘鲍的精子发生停滞在精子细胞阶段, 表现出各种畸形状态, 很多趋于解体, 没有发现成熟精子。

关键词: 皱纹盘鲍; 二倍体; 三倍体; 精子发生; 超微结构

中图分类号: S917 文献标识码: A

Ultrastructure of diploid and triploid abalones, *Haliotis discus hannai* during spermatogenesis

YAN Song^{1,2,3}, LI Xia³, ZHANG Guo-fan¹

(1. Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, China;

2. Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China;

3. Life Science and Technology Institute, Dalian Fisheries College, Dalian 116023, China)

Abstract: A comparative study of ultrastructural changes of cells and organelles was conducted on diploid and triploid abalones, *Haliotis discus hannai*, during their spermatogenesis. The results showed that spermatogenesis in diploid abalone could be divided into five stages: spermatogonium, primary spermatocyte, secondary spermatocyte, spermatid and spermatozoon. A series of changes occurred in morphology and structure, including chromatin condensation, development and fusion of mitochondria, acrosome formation and cytoplasmic diminution. Compared with diploid abalones, the size of the cells and nucleus in the triploid abalone was significantly increased in all levels of spermatogenic cells. Similar spermatogonia structure was found between triploid and diploid abalones. Except for lysosomes, the number of mitochondria, endoplasmic reticulum and other organelles in the primary and secondary spermatocytes was decreased in triploid abalone. No significant difference was found in the size of mitochondria between diploid and triploid spermatocytes. However, the latter did not have a typical shape and lacked developed cristae. The spermatogenesis of triploid abalone was retarded at the spermatid stage. Various abnormal formations and collapsed cells were observed, and no sperm was detected.

Key words: *Haliotis discus hannai*; diploid; triploid; spermatogenesis; ultrastructure

近年对三倍体贝类的细胞遗传学研究, 主要集中在诱导培育方面, 性腺发育的组织学观察也较多, 如三倍体僧帽牡蛎(*Ostrea cucullata*)^[1]、太

平洋牡蛎(*Crassostrea gigas*)^[2]、合浦珠母贝(*Pinctada martensii*)^[3]、华贵栉孔扇贝(*Chlamys nobilis*)^[4]、九孔鲍(*Haliotis diversicolor*

收稿日期: 2003-12-01

资助项目: 国家自然科学基金资助(39870700)

作者简介: 阎松(1974-), 女, 辽宁大连人, 博士研究生, 主要从事细胞和分子生物学方面的研究。Tel: 0532-2898893, E-mail:

yangsong24@sohu.com

通讯作者: 张国范, E-mail: gzfzhang@ms.qdio.ac.cn

diversicolor)^[5]和悉尼岩牡蛎(*Ostrea commercialis*)^[6]等的配子发生均有报道。有关三倍体皱纹盘鲍的诱导方法^[7]和生长^[8]的研究已有报道,但尚未有关于超微结构水平系统观察三倍体鲍的精子发生过程的报道。本文比较研究了二倍体和三倍体皱纹盘鲍精子发生中的超微结构变化,以期为多倍体贝类的繁殖生物学研究提供资料。

1 材料与方法

1.1 材料

实验用皱纹盘鲍于2001年7-10月取自大连碧龙湾珍品有限公司,三倍体皱纹盘鲍是1998年春用咖啡因抑制第一极体排放产生的,在海上用笼养方式养殖,壳长 5.15 ± 0.07 cm,二倍体为未经诱导的同龄皱纹盘鲍,壳长 5.68 ± 0.07 cm。

1.2 电镜样品制备

活体解剖获取精巢,将其切成 0.3 cm \times 0.3 cm \times 0.3 cm 小块,3%戊二醛预固定,1%锇酸后固定,各级酒精脱水,EPON 812环氧树脂包埋,LKB超薄切片机制片,醋酸铀和柠檬酸铅双重染色,JEM-1200型透射电镜观察和拍照。

2 结果

2.1 二倍体鲍精巢中各种生精细胞的超微结构

精原细胞 位于各种生精细胞外层,个体最大。细胞核很大,核内染色质均匀分布,电子密度较低。胞质中细胞器不发达(图版I-1)。

初级精母细胞 由精原细胞分裂转化而成。较精原细胞小,卵圆形。核基质电子密度增高。胞质中核糖体数量增加,线粒体、粗面内质网小泡亦增多(图版I-2)。

次级精母细胞 由初级精母细胞经过一次减数分裂形成。核内染色质凝缩。核膜附近可见高尔基体,周围有由其分泌的电子致密的顶体物质聚集(图版I-3),线粒体、溶酶体、内质网等细胞器丰富,有线粒体融合现象(图版I-4),并出现由特化内质网形成的包有颗粒物的环形片层结构(图版I-5)。

精子细胞 次级精母细胞完成成熟分裂形成精子细胞。核内染色质进一步浓缩。胞质内顶体逐步形成,线粒体数量减少,体积增大,细胞质、细胞器均减少。

2.2 二倍体鲍精子变态过程

皱纹盘鲍精子形成主要是细胞核与细胞器的变化过程。早期精子细胞核圆球形或卵圆形。核内染色质成块状相互联结,并有低电子密度的泡状区域。很多溶酶体聚集在胞核的一侧,线粒体逐步向胞核的另一侧迁移(图版I-6)。之后核内染色质聚集成大的团块。具高密度均质内含物的前顶体形成并紧贴于核膜外层,线粒体融合、增大、嵴发达,几个膨大的球形线粒体移到精细胞核后端,溶酶体大幅减少,内质网等细胞器亦减少(图版I-7)。随后精细胞核进一步浓缩,核开始变长,最终变成长柱形。顶体由圆形变为近核一端凹陷的弹头状覆盖在核的顶端,顶体内含物集中于前端,后端内凹与细胞核凹陷间形成顶体下腔,内有微丝束结构。体积增大的球形线粒体与中心粒一起排列在精子核后部(图版I-8、9)。最后,整个细胞质向后包裹,形成由顶体、细胞核、中段和鞭毛组成的成熟精子^[9]。顶体呈弹头状,细胞核长柱形,在顶体凹陷和细胞核凹陷之间为顶体下腔(图版I-8),中段包括5或6个线粒体及1对中心粒(图版I-9)。

2.3 三倍体鲍精巢中各种生精细胞的超微结构

精原细胞 细胞核大,卵圆形,核基质电子密度低,染色质颗粒状分布。胞质中可见少量线粒体,圆形或椭圆形,嵴稀少,集中分布于胞质一端(图版II-1)。

初级精母细胞 卵圆形,核内电子密度增高,染色质呈丝状,少数聚集成颗粒。溶酶体出现,线粒体形态模糊,层状嵴不发达,内质网小泡少于二倍体(图版II-2)。

次级精母细胞 比初级精母细胞略小,可见到胞核分裂为二而胞质尚未完全分离的双核细胞(图版II-3)。核卵圆形,染色质浓缩成团块状,贴于核内膜或分布于核基质中。胞质中核糖体颗粒散布其中,溶酶体较多,线粒体较少,大小与同期二倍体相近(平均长径约 0.44 μ m),但结构不典型,嵴稀少(图版II-4),亦发现有环形片层结构存在(图版II-5)。

精子细胞 形状不规则。早期核内充满电子密度高的染色质,并有许多空泡状的电子密度疏松区域,已有解体倾向。胞质中存在电子致密的圆形顶体物质,少量线粒体向与其相对的一端集中(图版II-6)。精子细胞进一步演变,胞质中

除单层膜包围的溶酶体外, 其余细胞器很少, 且表现出各种畸形形态, 有的胞质位于核物质的一侧, 胞核多边形; 有些精细胞核明显固缩, 直至部分或完全解体消失; 有的细胞质退化, 胞核拉长呈上窄

下宽的长柱形, 中央有空泡, 细胞处于崩溃状态 (图版 II-7、8)。没发现帽状前顶体及玫瑰花样排列的膨大圆形线粒体, 且始终没找到成熟精子。三倍体与二倍体鲍生精细胞大小比较见表 1。

表 1 三倍体与二倍体皱纹盘鲍精子发生中细胞大小比较

Tab. 1 Comparison of cell size between triploid and diploid *Haliotis discus hannai* in spermatogenesis μm

倍性 ploidy	测定项目 item	精原细胞 spermatogonium		初级精母细胞 primary spermatocyte		次级精母细胞 secondary spermatocyte	
		长径 length	短径 width	长径 length	短径 width	长径 length	短径 width
3N	胞径 cell diameter	13.4 ± 0.09	9.2 ± 0.06	9.3 ± 0.07	7.1 ± 0.04	8.4 ± 0.05	6.7 ± 0.03
	核径 nuclear diameter	8.8 ± 0.07	6.2 ± 0.04	6.9 ± 0.06	5.3 ± 0.04	5.5 ± 0.04	4.8 ± 0.02
2N	胞径 cell diameter	11.6 ± 0.07	8.5 ± 0.06	8.0 ± 0.06	6.2 ± 0.05	6.7 ± 0.06	6.2 ± 0.02
	核径 nuclear diameter	7.3 ± 0.06	5.7 ± 0.04	5.9 ± 0.06	4.5 ± 0.03	5.0 ± 0.03	4.5 ± 0.02
胞径比(3N: 2N) ratio of cell diameter		1.16	1.08	1.16	1.15	1.25	1.08
核径比(3N: 2N) ratio of nuclear diameter		1.21	1.09	1.17	1.18	1.30	1.07

3 讨论

3.1 二倍体鲍精子发生中细胞器的变化

线粒体 从精原细胞到次级精母细胞, 二倍体鲍胞质中的线粒体数量逐渐增多, 嵴变发达。随精子细胞发育, 移向核后端的线粒体间相互融合, 有的解体, 使线粒体数目减少, 体积增大, 最后形成 5 或 6 个球状的线粒体。皱纹盘鲍线粒体在精子发生中的这种变化与褶纹冠蚌 (*Cristaria plicata*)、长江华溪蟹 (*Sinopotamon yangtsiense*) 等很多动物类似^[10-12]。其形态及数量的变化, 反映了生精细胞生理活动的旺盛程度。精原细胞代谢活动弱, 线粒体少。随生精细胞分化, 需要大量能量, 线粒体数量增多, 嵴充分发育。至精子细胞后期, 线粒体融合, 最终保留 5 或 6 个膨大的线粒体, 为精子活动提供能量。

溶酶体 溶酶体是在粗糙内质网上合成, 再运到高尔基复合体上加工修饰后分拣包装产生。许多动物精子的顶体中, 含有酸性磷酸酶等多种水解酶类, 相当于特化的溶酶体^[13]。作者通过观察认为, 皱纹盘鲍顶体物质由高尔基体演变而来, 并有部分溶酶体参与了精子顶体的形成。杨万喜等^[14] 对日本沼虾 (*Macrobrachium*

nipponense) 的研究中发现生精细胞内的溶酶体可分为两部分, 一部分参与形成顶体复合体的顶帽及棘突部分, 另一部分参与形成了顶体内含物。皱纹盘鲍从精母细胞开始, 溶酶体数量增多, 并在精子细胞向精子变态过程中大幅减少。可以推测, 二倍体皱纹盘鲍精子细胞演变时, 溶酶体不仅清除部分胞质及细胞器, 使精子细胞体积减小, 而且因参与精子顶体的形成而数量减少。

内质网 二倍体皱纹盘鲍的精母细胞和精子细胞中, 都有泡状的光滑型内质网出现, 并可见相当数量的粗面内质网小泡。内质网与蛋白质、脂类等物质的合成、加工、运输有关^[13]。而且某些贝类的精子顶体即起源于内质网^[15]。精母细胞中还发现了内质网的特化类型——环状片层结构。赵云龙等^[16] 在对日本沼虾精子发生的研究中观察到类似结构, 称之为内质网聚合体, 并认为一些小泡内含的致密物质为前顶体颗粒。皱纹盘鲍精子发生中的片层结构可能与顶体物质合成有关, 但它的确切功能还有待于进一步探讨。

3.2 三倍体鲍精子发生中超微结构变化及与二倍体的比较

三倍体皱纹盘鲍由于增加了一套染色体, 表现出各类生精细胞的直径和核径均大于二倍体。

精原细胞结构与二倍体相似。初级、次级精母细胞的胞质中,除溶酶体外,线粒体、内质网等细胞器均少于二倍体,线粒体大小与二倍体没有差别,但数量少于同期二倍体,且结构不典型,嵴稀少,很少看到线粒体融合现象,也没发现玫瑰花样排列的膨大的球形线粒体。三倍体鲍精子发生滞育在精子细胞阶段,表现出各种畸形现象,很多趋于解体,不能形成结构正常的成熟精子。

三倍体鲍精子发生中细胞器形态、数量与二倍体的差异说明其代谢活动不活跃。因为线粒体是主要的供能细胞器,嵴和内膜分布了许多酶系和运转载体,在能量转换方面起主要作用^[13]。三倍体线粒体少,嵴不发达,就不能保证细胞分化的顺利进行。至于三倍体鲍精母细胞的线粒体大小与二倍体相近,没有象生精细胞那样大于二倍体,可能因为线粒体是半自主性细胞器,其生长增殖受核基因组和线粒体基因组两套遗传系统的共同控制,而大小主要是由线粒体 DNA 调控的。对三倍体太平洋牡蛎^[17]精子的线粒体直径的测量,也得到类似结果。三倍体内质网少,会影响精子生成所需蛋白质的合成,使顶体的形成受到影响。精子发生中,三倍体细胞中的溶酶体始终存在,精子细胞开始败育时,可能主要执行消化作用,使细胞内物质解体或消失。

3.3 三倍体皱纹盘鲍雄性的不育

对三倍体贝类雄体育性的研究,大体可分为3种情况:(1)没有成熟精子形成,如悉尼岩牡蛎^[6];(2)能产生少量精子,且能完成受精作用,但胚胎不能正常发育,如合浦珠母贝^[3];(3)有精子形成,与二倍体杂交获得了可存活的个体,如太平洋牡蛎^[2]。三倍体皱纹盘鲍精子发生属第一种情况,为雄性不育。

三倍体贝类表现出育性差,通常认为与三倍体减数分裂时同源染色无法联会配对、不能形成整倍体配子有关。研究三倍体染色体联会配对机理时对卵子的观察为多。Guo 等^[2]发现三价体是三倍体太平洋牡蛎卵子联会染色体的主要形式。桂建芳等^[18]观察了卵巢发育阻滞的人工三倍体鱼减数分裂时染色体配对情况,发现粗线期细胞主要由二价体和单价体组成。并推测,染色体结构上的显著差异造成的紊乱现象影响了细胞的继续发育和生长,从而导致发育阻滞。三倍体皱纹盘鲍精子发生停滞在精子细胞阶段,主要是减数

分裂时染色体配对和分离紊乱所致。但同样是三倍体贝类,有些种类却能形成正常发育的精子。三倍体太平洋牡蛎^[2]、美洲牡蛎 (*Crassostrea virginica*)^[19]和侏儒蛤 (*Mulinia lateralis*)^[20]的精子中, DNA 含量为二倍体产生的精子的 1.5 n。那么在精子发生期间,它们的染色体可能是通过类似于普通减数分裂的方式分为两组的。三倍体高体 (*Rhodeus ocellatus ocellatus*)^[21]精子发生中,观察到很多不正常的精子细胞,但有少量精子产生,且大部分为畸形。其 DNA 含量变化很大,而 1.5n 的精子受精成功的可能性最大。由此可见,三倍体减数分裂时染色体的联会、配对是个很复杂的过程,许多问题需要探讨。三倍体皱纹盘鲍精子发生中,在精子细胞之前的精母细胞阶段,细胞器数量或形态就已不同于正常二倍体。是否是三倍体本身对原始生殖细胞的分裂、分化产生影响,还应进一步做细胞遗传学方面的研究。

对大连碧龙海珍品有限公司总经理王琦、刘明清部长,大连医科大学电镜室高传舟老师及中科院海洋研究所林秀坤、尤锋老师表示感谢!

参考文献

- [1] 曾志南,林琪,吴建绍,等.三倍体僧帽牡蛎生殖腺发育观察[J].水产学报,1998,22(2):97-105.
- [2] Guo X, Allen S K Jr. Reproductive potential and genetics of triploid Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg)[J]. Biol Bull, 1994, 187: 309-318.
- [3] 何毛贤,林岳光,姜卫国.三倍体合浦珠母贝不育性研究[J].热带海洋,1996,15(2):17-21.
- [4] Komaru A, Wada K T. Gametogenesis and growth of induced triploid scallops, *Chlamys nobilis*[J]. Bull Jap Soc Sci Fish, 1989, 55(3): 447-452.
- [5] 工藤真弘,荒井克俊,木本巧,等.フヌテ人为三倍体の生残、生长および成熟[J].水产増殖,1994,42(4):605-613.
- [6] Cox E S, Smith M S R, Nell J A, et al. Studies on triploid oysters in Australia: VI. Gonad development in diploid and triploid Sydney rock oysters *Ostrea commerialis* (Iredale and Roughley)[J]. J Exp Mar Biol Ecol, 1996, 197: 101-120.
- [7] 毛连菊,王子臣,刘相全,等.咖啡因加热休克诱导皱纹盘鲍多倍体的研究[J].遗传学报,2000,27(11):959-965.
- [8] 孙振兴,宋志乐,李诺,等.皱纹盘鲍三倍体生长的初步研究[J].海洋湖沼通报,1992,(4):70-75.
- [9] 包振民,胡景杰,姜明,等.皱纹盘鲍精子的超微结构[J].青岛海洋大学学报,1998,28(2):283-287.
- [10] 邓道贵,谈奇坤.褶纹冠蚌精子发生的研究[J].水生生物学学报,2000,24(1):63-66.
- [11] 王兰,堵南山,赖伟.长江华溪蟹精子发生过程线粒体的超微结构研究[J].动物学报,2000,43(2):113-118.
- [12] Healy J M, Schaefer K, Haszprunar G. Spermatozoa and spermatogenesis in a monoplacophoran mollusc, *Laevipilina antarctica*: ultrastructure and comparison with other Mollusca [J]. Mar Biol, 1995, 122: 53-65.

- [13] 韩贻仁 分子细胞生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [14] 杨万喜. 日本沼虾三种细胞器在精子发生过程中变化的研究[J]. 应用与环境生物学报, 1998, 4(1): 49-54.
- [15] Ekan M, Sousa M. Fine structural study of the spermatogenic cycle in *Pitar rudis* and *Chamelea gallina* (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) [J]. Tissue and Cell, 2002, 34(4): 262-272.
- [16] 赵云龙, 堵南山, 赖伟. 日本沼虾精子发生的研究[J]. 动物学报, 1997, 43(3): 243-248.
- [17] Komaru A, Konishi K, Wada K T. Ultrastructure of spermatozoa from induced triploid Pacific oyster, *Crassostrea gigas* [J]. Aquac, 1994, 123: 217-222.
- [18] 桂建芳, 陈丽, 梁绍昌, 等. 卵巢发育阻滞的人工三倍体鱼减数分裂染色体配对的光镜观察[J]. 水生生物学报, 1995, 19(3): 223-226.
- [19] Hu Y P, Allen S K Jr. Cytological and cytogenetic examination of gametogenesis in triploid *Crassostrea virginica* and *Crassostrea gigas* [J]. Shellfish Res, 1993, 12(1): 109.
- [20] Guo X, Allen S K Jr. Sex determination and polyploid gigantism in the dwarf surf clam (*Mulinia lateralis* Say) [J]. Genetics, 1994, 138: 1199-1206.
- [21] Kawamura K, Ueda T, Aoki K, et al. Spermatozoa in triploids of the rosy bitterling *Rhodeus ocellatus ocellatus* [J]. J Fish Biol, 1999, 55: 420-432.

图版说明 Explanation of Plates

图版 I Plate I

1. 二倍体精原细胞, $\times 6\ 000$; 2. 二倍体初级精母细胞, 示核糖体、线粒体和粗面内质网, $\times 40\ 000$; 3. 二倍体次级精母细胞, 示高尔基体, $\times 25\ 000$; 4. 二倍体次级精母细胞, 示线粒体融合, $\times 40\ 000$; 5. 二倍体次级精母细胞, 示环形片层结构, $\times 15\ 000$; 6. 二倍体早期精子细胞, 溶酶体及线粒体分别向细胞的两端迁移, $\times 10\ 000$; 7. 二倍体中期精子细胞, 示前顶体及线粒体, $\times 12\ 000$; 8. 二倍体精子纵切, 示顶体、细胞核、顶体凹陷及细胞核凹陷, $\times 10\ 000$; 9. 二倍体精子中段横切, 示线粒体和中心粒, $\times 25\ 000$

1. spermatogonium of diploids, $\times 6\ 000$; 2. primary spermatocyte of diploids, showing ribosome, mitochondria and rough endoplasmic reticulum, $\times 40\ 000$; 3. secondary spermatocyte of diploids, showing Golgi body, $\times 25\ 000$; 4. secondary spermatocyte of diploids, showing the fusion of mitochondria, $\times 40\ 000$; 5. secondary spermatocyte of diploids, showing the circular lamellar structure, $\times 15\ 000$; 6. spermatid of diploids in early stage, lysosomes and mitochondria moved towards two ends of the cell, $\times 10\ 000$; 7. spermatid of diploids in middle stage, showing the proacrosome and mitochondria, $\times 12\ 000$; 8. sagittal section of diploid sperm, showing acrosome, nucleus, acrosomal fossa and nuclear fossa, $\times 10\ 000$; 9. cross section of diploid midpiece, showing mitochondria and centriole, $\times 25\ 000$

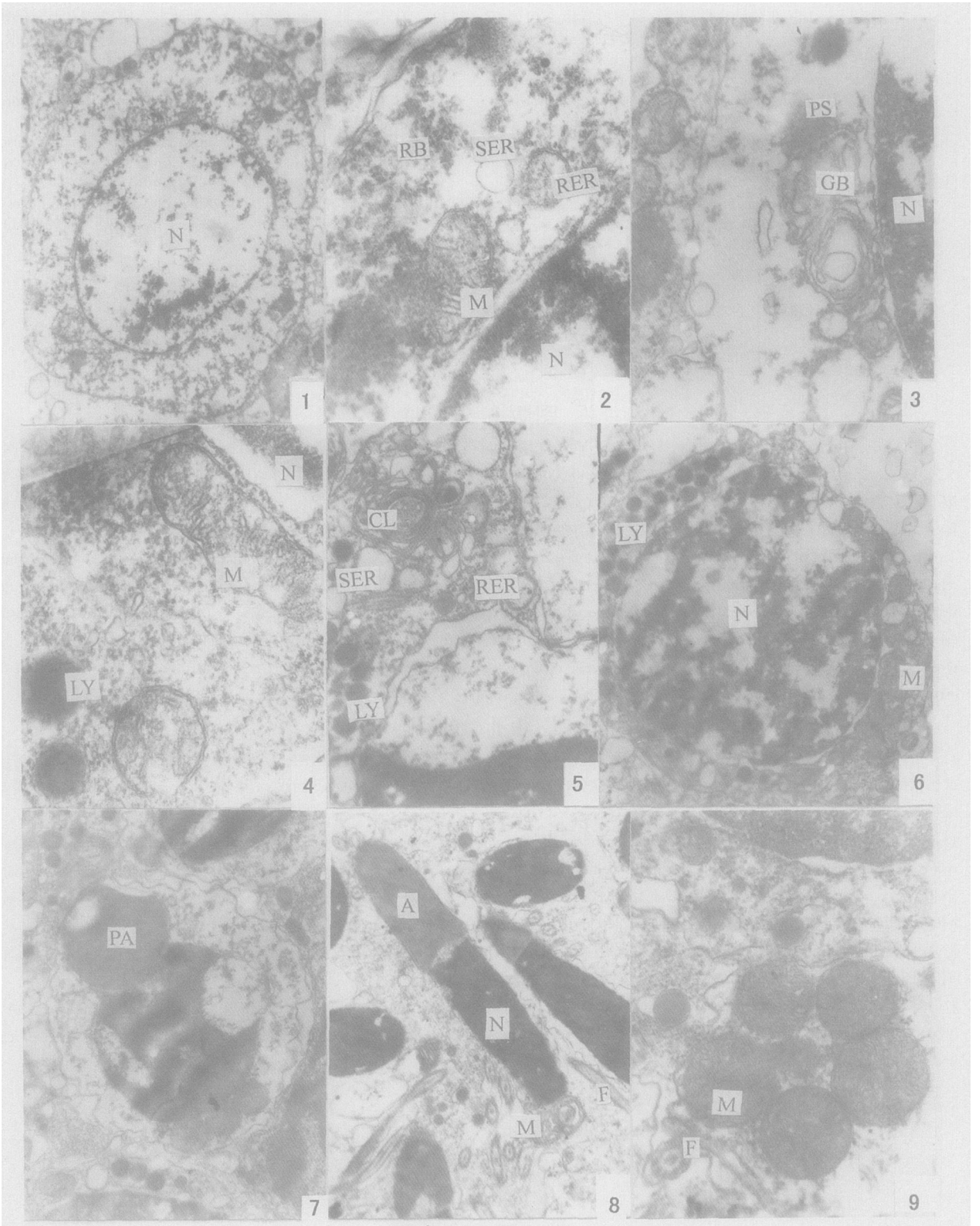
图版 II Plate II

1. 三倍体精原细胞, $\times 5\ 000$; 2. 三倍体初级精母细胞, 示细胞器, $\times 10\ 000$; 3. 示未分裂完全的三倍体次级精母细胞, $\times 6\ 000$; 4. 三倍体次级精母细胞, 示溶酶体和线粒体, $\times 40\ 000$; 5. 三倍体次级精母细胞, 示环形片层结构, $\times 25\ 000$; 6. 三倍体精子细胞, 示前顶体物质及线粒体, $\times 12\ 000$; 7、8. 三倍体精巢中滞育的精子细胞, $\times 4\ 000$

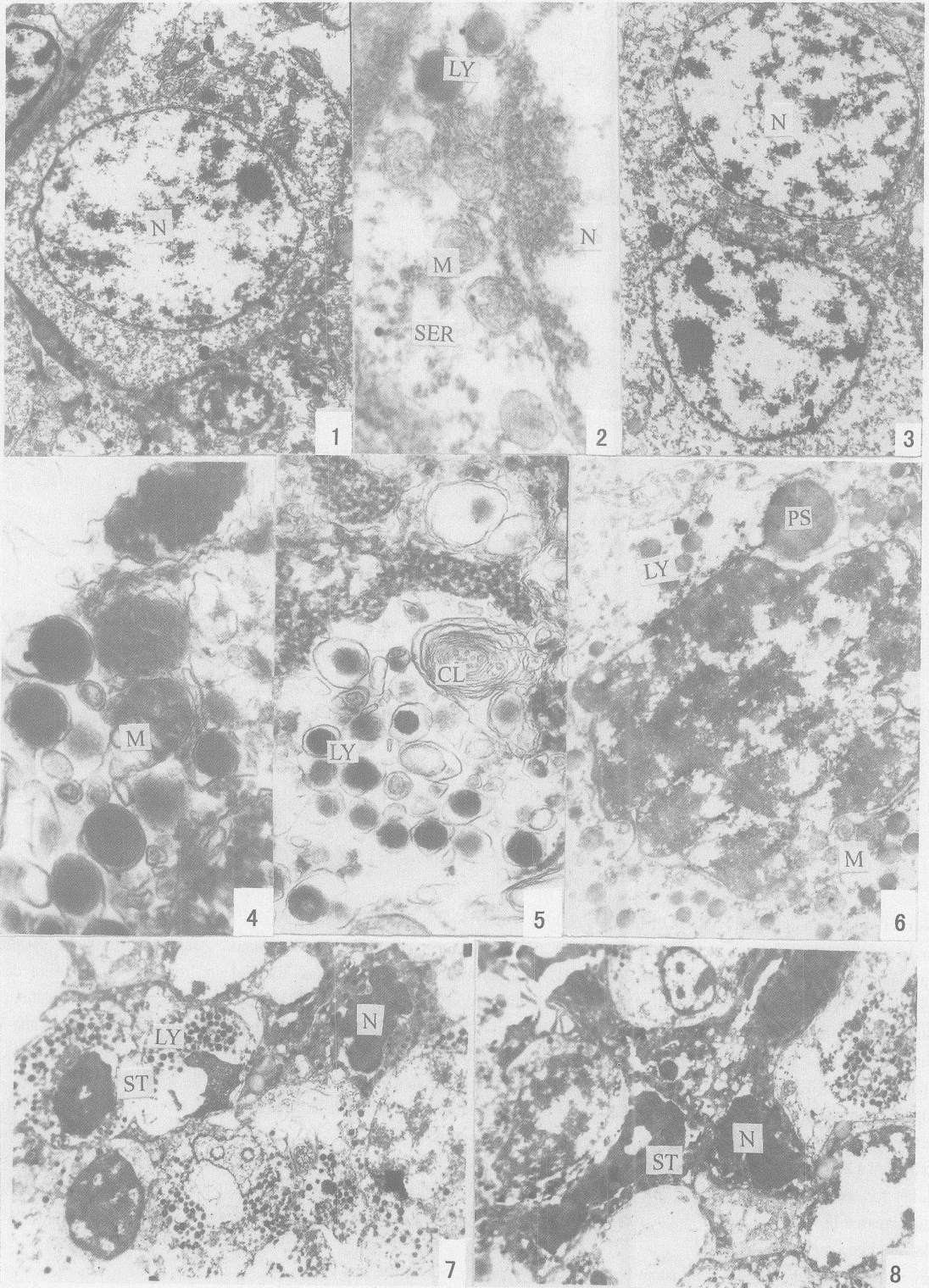
1. spermatogonium of triploids, $\times 5\ 000$; 2. primary spermatocyte of triploids, showing the organelles, $\times 10\ 000$; 3. the incomplete division secondary spermatocyte of triploids, $\times 6\ 000$; 4. secondary spermatocyte of triploids, showing the lysosomes and mitochondria, $\times 40\ 000$; 5. secondary spermatocyte of triploids, showing the circular lamellar structure, $\times 25\ 000$; 6. spermatid of triploids, showing the proacrosomal substance and mitochondria, $\times 12\ 000$; 7, 8. showing the retarded developed spermatids in triploid male gonad, $\times 4\ 000$

M: 线粒体; RER: 粗面内质网; SER: 光滑内质网; GB: 高尔基体; N: 细胞核; RB: 核糖体; LY: 溶酶体; CL: 环形片层; F: 鞭毛; A: 顶体; PA: 前顶体; PS: 前顶体物质; AF: 顶体凹陷; NF: 细胞核凹陷; C: 中心粒; ST: 精子细胞

M: mitochondria; RER: rough endoplasmic reticulum; SER: smooth endoplasmic reticulum; GB: Golgi body; N: nucleus; RB: ribosome; LY: lysosome; CL: circular lamellae; F: flagella; A: acrosome; PA: proacrosome; PS: proacrosomal substance; AF: acrosomal fossa; NF: nuclear fossa; C: centriole; ST: spermatid



图版 I Plate I



图版 II Plate II