한국전자현미경학회지 제 31 권 제 3 호 2001
Korean J. Electron Microscopy 31(3), 245~256(2001)

붉은머리오목눈이 (*Paradoxornis webbiana*)의 정자변태 과정 중 정자형성세포의 미세구조

이 정 훈*, 함 규 황
경남대학교 자연과학대학 생명과학부

Fine Structure of the Spermatogenic Cells during the Spermiogenesis of *Paradoxornis webbiana*

Jung-Hun Lee* and Kyu-Hwang Hahm
Division of Life Sciences, College of Natural Sciences, Kyungnam University,
Masan, Kyungnam 631-701, Korea
(Received July 30, 2001)

ABSTRACT

The morphological characteristics of spermatogenic cells during the spermiogenesis of *Paradoxornis webbiana* were studied by transmission electron microscope. Spermiogenesis of *P. webbiana* was divided into ten phase. The chromatin granules became fibrous granules at the Golgi phase, gradually condensed at the cap phases, condensed as a stick at the acrosomal phase, and finally, a perfect nucleus was formed at the maturation phase. The formation of sperm tail began at the early Golgi phase, and completed at the late maturation phase. In particular, the dense materials existed in the sperm neck, which is wedged between the tip of segmented columns and the first mitochondria of the middle piece. The axone in the neck were surrounded by the dense materials. The axonema in spermatozoon contains a 9+2 arrangement of microtubules: 9 doublets, and 2 central single microtubules. Mitochondrial bundles of middle piece were composed of a pair of arms, which surrounded the axone of the middle piece by the 15° angled-helical structure. The outer membrane of mitochondria were surrounded by microtubules in plasma membrane of the sperm. The undulating membrane had a helical structure, and the sperm plasma membrane was surrounded by undulating membrane.

Key words : Dense material, Microtubule, *Paradoxornis webbiana*, Spermiogenesis, Undulating membrane

서 론

조류 정자에 대한 연구는 주로 광학현미경적 방법에 의해 연구되어져 왔으며, 미세 구조적 연구는 처음으로 가금류에 대해 한정되어져 왔다. 참새목의 정자는 참새목에 속하지 않은 정자보다도 매우 복잡한 구조를 가지며, 일반적으로 편모는 나선막(Humphrey,

* Correspondence should be addressed to Dr. Jung-Hun Lee, Division of Life Sciences, College of Natural Sciences, Kyungnam University, Masan, Kyungnam, 630-701 Korea. Ph.: 055-249-2243, FAX: 055-249-2238, E-mail: jhlee@kyungnam.ac.kr
Copyright @ 2001 Korean Society of Electron Microscopy

1972) 혹은 파동막(Henley et al., 1978) 이라 불리우는 구조물이 외형을 나선의 형태로 싸고 있는 것이 특징적이긴 하나(Asa & Phillips, 1987) 양서류에서 파동막이라고 불리우는 편모구조와는 다르다(Burgos & Fawcett, 1956).

참새목 정자의 미세구조 연구는 European blackbird, *Turdus merula* (Furieri, 1961), chaffinch, *Fringlla coelebs* (Furieri, 1962), zebra finch, *Peophila guttata* (Fawcett et al., 1971), canary, *Serinus canaris* (Humphreys, 1972) 그리고 American robin, *Turdus migratorius* (Henley et al., 1978) 등이 보고되었고, 참새목에 속하지 않는 정자의 미세구조 연구는 주로 가금류 정자에 대한 형태(Nagano, 1962; Lake et al., 1968; Humphreys, 1972; Mattei et al., 1972; Bakst & Howarth, 1975; Humphreys, 1975; Saita et al., 1980; Saita et al., 1982; Thurston et al., 1982; Asa et al., 1986; Samour et al., 1986; Asa & Phillips 1987; Thurston & Hess, 1987)와 정자의 유영운동(Vernon & Woolley, 1999)에 관한 연구 등이 보고되었다. 그러나 우리 나라의 조류 정자에 관한 연구는 아직 보고된 바 없다.

따라서 본 연구에서는 참새목(Passeriformes), 딱새과(Muscicapidae), 붉은머리오목눈이속(*Paradoxornis*)의 붉은머리오목눈이(*Paradoxornis webbiana*)의 정자변태과정과 아울러 정자형성세포의 형태적 특징을 알아보기 위하여 실시하였다.

재료 및 방법

본 실험의 재료는 경남 지리산에서 채집한 붉은머리오목눈이(*Paradoxornis webbiana*) 수컷 2개체로서 ether로 마취 후 즉시 정소를 적출하여 세절한 다음 3%-glutaraldehyde (4°C, pH 7.4, Millonig's Buffer)와 1.33%-OsO_4 (4°C, pH 7.4, Millonig's Buffer)로 각각 2시간 전고정 및 후고정하였다. 고정 후 조직편들은 동일한 완충액(4°C, pH 7.4, Millonig's Buffer)으로 수세한 다음 acetone 농도 상승순서로 탈수하여 Epon 812로 포매하여 굳혔다. 포매가 끝난 조직편들은 ultramicrotome (MT 6000; Sorvall, Dupont)을 이용하여 1 μm 두께로 세절한 다음 0.5%-toluidine blue로 염색하여 세포분화의 각 단계를 광학현미경으로 확인하였고, 이어서 60~90 nm의 초박절편을 얻어 uranyl acetate 용액과 lead citrate 용액으로 이중 염색하여 투과전자현미경(TEM. H-600, Hitachi)으로 관찰하였다.

결 과

붉은머리오목눈이의 정자변태 과정은 Lablond와 Clermont (1952)의 방법에 따라 골지, 두모, 첨체 그리고 성숙기로 각각 구분하였고, 세포의 미세구조적 특징을 기초로 하여 정자변태의 전과정을 10단계로 나누었다(Figs. 1-5).

1. 골지기

1) 골지전기

초기단계의 정자세포는 거의 타원형의 형태를 취하고 있으며, 핵은 구형이며 핵질은 매우 고운 섬유상으로 핵 내부에 골고루 분산되어 있었다(Fig. 1a-c). 세포질 전역에 미토콘드리아, 소포체들이 산재해 있으며, 핵의 주변부에 꼬리의 원기인 중심체(centriole)가 관찰되었다(Fig. 1a, arrowhead). 또한 골기소낭의 주변부에는 다포체(multivesicle body)가 존재하고 있었다(Fig. 1b, arrows). 그리고 잘 발달된 골지체와 골지체의 주변에 첨체소포가 핵의 상면에 존재하고 있었다(Fig. 1b).

2) 골지후기

첨체과립을 함유한 첨체소포가 핵막에 인접되어 있으며, 여전히 세포질내에는 소포체를 비롯하여 미토콘드리아가 산재해 있었다(Fig. 1c).

2. 두모기

1) 두모전기

골지단계의 핵은 구형인데 반해서 두모전기에서는 핵이 다소 타원형을 취하고 있었다. 첨체과립을 함유한 첨체소포가 핵막과 융합하여 핵을 합입시키며, 융합된 첨체소포 가까이에 중심체가 부착되어 있었다. 그리고 세포질내에는 미토콘드리아를 비롯하여, 소포

체, 골지체들이 여전히 분산되어 있었고, 다포체가 역시 소포체의 가까이에 존재하고 있었다(Fig. 2a, arrows). 골지체로부터 기원한 크고 작은 소포들이 첨체와 인접되어 있거나 서로 결합된 상태를 나타내고 있었다(Fig. 2a).

2) 두모후기

이 시기에는 첨체과립을 함유한 첨체소포가 큰 첨체소포를 형성하여 핵을 더욱더 합입시키고 있었으며, 첨체소포 가까이에 편모가 세포질 밖으로 뻗어져 나와 있었다(Fig. 2b). 또한 미토콘드리아를 비롯한 소포체들이 꼬리형성 부위쪽으로 이동되어 나타났다.

3. 첨체기

1) 첨체전기

첨체소포는 이시기에서부터 첨체포(acrosomal vacuole)를 형성하였고, 이때 외첨체막과 정자두부의 원형질막이 밀착되어 있었다. 이 시기에는 핵내의 염색질이 다소 응축되기 시작하였고, 첨체포내의 첨체물질이 충만하게 내재되어 있으나 완전한 첨체의 형태를 보이지는 않았다. 첨체외막과 인접한 핵 전반부의 정자 원형질의 내측면에는 미세소관(microtubule)들이 만세트를 형성하고 있었으며(Fig. 3a, b), 핵은 다소 신장되어 나타났다. 그리고 세포질내의 미토콘드리아, 소포체들이 모두 핵의 후방부로 이동되어졌다(Fig. 3a).

2) 첨체중기

첨체포내의 첨체물질들이 충만됨과 아울러 첨체를 완전히 형성하였고, 핵내의 염색질은 거친 과립상 내지 막대상으로 더욱더 응축되고, 축사구조물들이 핵의 후방부에 인접되어 나타났다(Fig. 3c). 미세관들이 핵의 후방부쪽으로 신장됨과 아울러 핵의 신장을 가속화시키며 축사를 중심으로 미토콘드리아들이 배열되기 시작하였고(Fig. 3c), 축사의 인접된 양 측면을 dense materials들이 둘러싸고 있었다.

3) 첨체후기

첨체전·중기의 첨체의 형태는 타원형인데 반해서 후기는 첨체가 앞쪽으로 돌출하여 신장되었고, 다소 첨체 중앙부분이 잘록한 형태를 취하면서 핵의 중심부분으로 첨체가 함입되어져 나타났다(Fig. 3d). 이때 핵은 더욱더 신장되었고, 핵내의 염색질은 아주 거칠게 응축되어졌으며(Fig. 3d, e), 세포질의 체적(부피)은 현저하게 감소되어졌다(Fig. 3d). 중편부의 segmented column과 중편부의 개시부인 첫 번째 미토콘드리아 사이에 dense materials들이 둘러싸고 있었다.

4. 성숙기

1) 성숙전기

첨체단계에서 신장된 형태를 보여주는 첨체가 성숙전기에 이르러 다소 짧아지기 시작하였고, 핵은 최대로 신장되고 핵질도 더욱 응축되어졌다(Fig. 4a). 첨체단계에서의 첨체와 핵의 인접된 부위로부터 나타나는 미세소관들이 핵의 중앙부 가까이로 이동되어 나타났다. 미토콘드리아가 축사를 중심으로 감겨져 있으며(Fig. 4a, *Inset*), microtubule 구조물들이 미토콘드리아를 둘러싸고 있었다(Fig. 4a, arrows).

2) 성숙중기

성숙중기에 이르러 첨체는 더욱더 짧아져 있었고, 핵내의 염색질은 더욱더 응축되어 완전한 핵을 형성하고 있었다. 특히 성숙전기에서 핵의 중앙부위에 이동된 microtubules 구조물들이 핵의 후방부의 ⅓부분으로 이동되어져 있었다(Fig. 4b).

3) 성숙후기

성숙후기에 이르러 정자두부는 완전한 형태를 갖추고 있었으며, 정자 원형질막내의 microtubules 구조물들이 핵의 기저막 부위로 이동되어 나타났다(Fig. 4c, arrows). 그리고 미토콘드리아들이 축사를 중심으로 나선상으로 배열되어 있으며, 미토콘드리아 외막을 microtubules 구조물들이 둘러싸고 있었다(Fig. 4c, arrows). 또한 정자 원형질막의 외막(Fig. 4d, e; arrowheads)을 파동막(Fig. 4d, e; arrows)이 나선상으로 감겨져 있으며, 정자의 파동막의 형태는 S자형으로 배열되어 있었다(Fig. 4c; arrows).

고 찰

조류 정자의 미세구조적 특징은 perforatorium과

나선막의 유무에 따라서 3그룹으로 나눌 수 있는데 (Saita et al., 1982), 제 1 그룹의 정자는 perforatorium을 갖는 정자로서 대부분 원시형 정자가 이에 속한다. 제 2 그룹의 정자는 perforatorium을 가지고 있지는 않지만 부속기관을 갖는 정자가 이에 속하며, 그리고 제 3 그룹의 정자는 부속섬유를 가지며 나선형의 편모를 갖는 가장 진화된 정자(Modified sperm)가 이에 속한다.

참새목 정자의 핵은 참새목에 속하지 않은 정자의 핵과 비교해 볼 때 짧고, 나선상의 원통형으로 비틀려져 있으며, 매우 길고 뾰쪽한 첨체를 가진다(Asa & Phillips, 1987). 이와는 달리 참새목에 속하는 딱다구리와 왜가리는 작고 구형의 첨체를 가지며(Henley et al., 1978), 특히 개똥지빠귀 정자는 갈고리모양의 독특한 형태를 갖추고 있다(Humphreys, 1972). 핵의 신장은 핵이 비틀리는 시기와 염색질의 농축이 증가와 관련이 있으며, 성숙정자에서는 핵이 보다 가늘어지고 비틀리게 되며(Pastisson & Lacorre, 1996), 핵질의 변화에 의해 나타나는 핵내 filament의 응집은 정자 성숙 동안에 히스톤 단백질이 프로타민으로 전환되는 생화학적인 변화와 관련이 있다고 하였다(Hess et al., 1991). 성숙정자로 되기까지 세포핵이 응축되는 과정을 겪는 것은 특이 단백질과 DNA와의 상호작용에 의한 결과라고 여겨지며, 본 연구에서 핵 응축은 초기 정자세포에서 출발해서 정자완성까지 나타났다.

전형적인 참새목의 찌르레기와 금화조 정자의 형태를 비교해 보면, 찌르레기 정자는 긴 두부(10.3 μm)와 편모(전체 길이, 73.4 μm 정도), 그리고 미토콘드리아를 비롯하여 균일한 크기의 9개의 부속섬유가 축사를 둘러싸고 있는 반면에, 금화조 정자는 정자두부(평균, 11.3±1.0 μm 정도)는 찌르레기 보다 다소 길지만, 미토콘드리아에 부속섬유를 갖고 있지 않다는 점에서 차이가 있으며, 이들 두 종 모두가 9+9+2의 축사구조를 가진다(Vernon & Woolley, 1999). 본 연구에서는 원통형의 핵과 딱다구리와 왜가리의 정자의 첨체와 같이 작고 구형의 첨체를 가지고 있었다.

한편, 양서강 유미류의 도롱뇽(*Hynobius leechii*) 정자두부는 사상형이며, 축사, 파동막, axial rod, ring 이외에도 미토콘드리아가 핵 주위에 분포하는데(Kim et al., 1995) 본 연구에서는 정자두부가 일반 조류정자와 마찬가지로 원통형으로서 파동막을 갖는다는 점에서는 양서류의 갖는 일반적인 형질이 남아 있음을 알 수가 있었다.

참새목에 속하지 않는 수탉, 메추라기, 비둘기 정자의 핵은 나선형이며, 곧거나 굽은 형태를 취하며 첨체는 원뿔형이다(Nagano, 1962; Lake et al., 1968; Humphreys, 1972; Mattei et al., 1972; Bakst & Howarth, 1975; Humphreys, 1975; Saita et al., 1980, 1982; Thurston et al., 1982; Asa et al., 1986; Samour et al., 1986; Asa & Phillips 1987; Thurston & Hess, 1987). 이들 정자의 형태적 차이점은 메추라기의 경우는 수탉의 정자보다 훨씬 긴 편모를 가지는 반면에, 비둘기 정자는 미토콘드리아가 4개 혹은 5개가 나란히 연결되어 있다는 점이다(Woolley, 1995). 이들 모두 축사구조는 9+2의 편모를 가진다(Woolley, 1995; Vernon & Wolley, 1999). 그리고 turkey, chicken, guinea fowl 정자들 역시 긴 연충모양의 굽은 활모양의 형태를 나타내고 있다(Thurston & Hess, 1987). guniea fowl의 perforatorium은 각각 chicken (1.9 μm)과 turkey (1.0 μm) 정자 보다 더 길며, 이들 정자 모두의 중심체는 나선상의 조밀한 벽을 형성하는 nine triplet microtubules의 바람개비 구조(pinwheel)를 취하고 있다(Dustin, 1984). 그러나 참새목의 찌르레기와 금화조는 9+9+2의 구조를 가지고 있는데 이러한 사실을 근거로 하여 조류 정자의 축사구조는 9+2 혹은 9+9+2 구조적 특징을 갖는다고 결론을 지었다(Vernon & Woolley, 1999). 또 앵무새 정자의 경우, 원뿔형의 첨체소포를 갖는 점에서는 수탉과 같지만, 막대모양의 perforatorium은 원통형, 그리고 짧은 원위중심체와 핵은 이웃하고 있지만 첨체를 통과하지는 않다는 점에서는 수탉과 차이가 있다(Jamieson et al., 1995).

파충류 정자의 특징들이 조류에서도 여전히 남아 있는데(Jamieson & Healy, 1992), 즉 바다거북의 정자는 두부가 폭이 좁고 뾰쪽하며, 굽은 형태의 연충(선충) 모양을, 핵과 인접한 부분의 perforatorium cap은 intranuclear tubules를 포함하는 연속된 2~3개의 rod를 가지고 있고, 원위 중심체는 3벌의 미소관으로서 중심체의 중심관 쪽으로 열려 확장되어 있고, 구형의 미토콘드리아는 7~8개의 lamella 구조를 형성하고

있다는 점이 특징적이다(Hess et al., 1991). 또한 중심체는 전형적으로 nine triplet microtubules들로 바람개비 형태로 배열되어 있다는 점이다(Dustin, 1984; Hess et al., 1991). 거북 정자에 있어서, 중편부 외측에 2개의 미세소관은 돌출한 외측섬유와 접촉하고 있는데 이들 구조는 조류에 있어서는 결여되어 있거나 변형되어 있지만(Thurston & Hess, 1987; Phillips & Asa, 1989), 포유동물 정자에 있어서는 나타난다(Fawcett, 1975), 그것은 아마도 이들 섬유가 초기의 척추동물 종에 있어서 발달된 것이라고 진화적으로 입증되어질 수가 있으리라 추측되며, 오늘날 조류에서는 없지만 포유동물에서는 주요한 혈통으로서 남아있다(Hess et al., 1991).

정자경부의 특징에 볼 때, 참새목 정자는 참새목이 아닌 정자와 대조적으로 단지 하나의 중심체를 가지고 있으며, 특히 전자밀도가 높은 물질들이 경부의 앞쪽에서 중편부의 미토콘드리아까지 둘러싸고 있는 것이 특징적이다(Asa & Phillips, 1987). 조류 정자의 경부에 월뿔모양의 비정형 물질이 축사의 앞쪽 끝에서 존재하는데(Maxwell, 1976; Atkinson, 1982), 본 연구에 의하면 파충류의 거북과 마찬가지로 segmented column과 중편부의 첫 번째 미토콘드리아 사이에 비정형의 dense materials들이 중편부의 축사를 둘러싸고 있었다. 이러한 특징은 파충류 정자의 특징이 본 종에서와 같이 일부 조류에서 여전히 남아 있음을 보여주며, 아마도 이들 물질이 축사의 지지작용과 관련이 있을 것으로 여겨진다. 뿐만 아니라 본 연구에서는 파동막이 나선상으로 축사를 둘러싸고 있었는데, 이 또한 양서류의 나선막 혹은 파동막의 형질이 그대로 조류에서 남아 있음을 의미한다. 이는 체외수정(주로 어류)을 하는 생물의 정자에는 일반적으로 보여지지 않으며, 양서류를 비롯한 파충류와 조류에서 나타나는 구조물로서 생식통로의 매질 점도가 높은 생물이 갖는 구조적 특징이라 여겨진다. 그러나 파동막 구조물은 포유동물에서 나타나지 않는데, 이는 부속생식관에서 분비되는 여러 가지의 물질들에 의해 점도를 적당히 유지해 줌으로서 정자의 전진운동에 별다른 영향을 미치게 하지 않기 때문이라 여겨진다.

특히, 미세소관은 신장과 정자두부 유지와(Pastisson & Lacorre, 1996) 정자운동(Lee & Son, 1997)에 중요한 역할을 수행한다. 조류의 경우 3중 나선 코일관은 크리스탈 구조물로서 다량의 글리코겐으로 채워져 있고, 이들 글리코겐 과립들은 축사의 기질에서 검출되었는데(Healy & Willian, 1984), 그것은 편모의 물질대사에 필요한 물질로서(Maxwell, 1980) 혹은 에너지 생산에 필요한 당분해 물질원으로서 중요하다(Pastisson & Lacorre, 1996). 본 연구에서는 글리코겐을 관찰할 수 없었지만, 황소개구리의 성숙정자의 세포질과 미토콘드리아 인접부에 다량의 글리코겐이 존재하는 것으로 보아(Unpiblished data) 정자의 파동운동에 있어 에너지 생산에 필요한 당분해 물질원으로서 중요하다고 여겨진다. 그리고 참새목에 속하는 본 종의 축사구조는 전형적인 9+2구조를 가지고 있었는데, 이는 일반적으로 참새목 정자는 거의 9+9+2구조인데 반해 참새목에 속하지 않는 정자 편모구조인 9+2구조를 가짐을 볼 때, 본 종은 참새목이 아닌 종의 형질이 일부 남아 있음을 의미한다.

참 고 문 헌

Asa CS, Phillips DM: Ultrastructure of avian spermatozoa: A short review, In: Mohri H, ed, New horizons in sperm cell research. pp. 365-373, New York, Gordon and Breach, 1987.

Asa CS, Phillips DM, Stover J: Ultrastructure of spermatozoa of the crested tinamou. J Ultrastruct Res 94 : 170-175. 1986.

Atkinson JW: An ultrastructural analysis of the mature spermatozoa of *Anguispira alternata* (say) (pulmonata. Stylommatophora). J Morphol 173 : 249-257, 1982.

Bakst MR, Howarth BJ: The head, neck and midpiece of cock spermatozoa examined with the transmission electron microscope. Biol Reprod 12 : 632-640, 1975.

Burgos MH, Fawcett DW: An electron microscope study of *spermatid differentiation in the toad, Bufo arenarum hensel*. J Biophysic Biochem Cytol 2 : 223-253, 1956.

Dustin P: Complex microtubule assemblies: Axonemes, centrioles, basal bodies, cilia, and flagella. In: Dustin P, 2nd (ed), Microtubules. pp. 127-170. Springer-Verlag, Berlin, New York, 1984.

Fawcett DW: The mammalian spermatozoon. Dev Biol 44 : 394-436, 1975.

Fawcett DM, Anderson WA, Phillips DM: Morphogenetic factors influencing the shape of the sperm head. Develop Biol 26 : 220-251, 1971.

Furieri P: Caratteri ultrastrutturali dispermi flagllati di Anfibi e Uccelli. Stddio al M.E, Archo zool Ital 46 : 123-147, 1961.

Furieri P: Prime osservazioni al microscopio elettronico sullo spermatozoo di *Salmo trutta* L. Boll Soc Ital Biol Sper 38 : 1030-1032, 1962.

Henley C, Feduccia A, Costello DP: Oscine spermatozoa: A light and electron- microscopy study. Condor 80 : 41-48, 1978.

Healy JM, Willian RC: Ultrastructure and phylogenetic significance of notaspidean spermatozoa (Mollusca, Gastropoda, Opisthobranchia). Zool Scr 13 : 107-128, 1984.

Hess RA, Thurston RJ, Gist DH: Ultrastructure of the turtle spermatozoon. Anat Rec 229 : 473-481, 1991.

Humphreys PN: Brief observations on the semen and spermatozoa of certain passerine and non-passerine birds. J Reprod Fertil 29 : 327-336, 1972.

Humphreys PN: The differentiation of the acrosome in the spermatid of the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). Cell Tiss Res 156: 411-416. 1975.

Jamieson BGM, Healy JM: The phylogenetic position of the tuatara, *Sphenodon* (Sphenodontida, Ammiota), as indicated by cladistic analysis of the ultrastructure of spermatozoa. Phil Trans R Soc Lond 335 : 207-219, 1992.

Jamieson BGM, Koehler L, Todd BJ: Spermatozoal ultrastructure in three species of Parrots (Aves, Psittaciformes) and its phylogenetic implications. Anat Rec 241 : 461-468, 1995.

Kim KH, Park WH, Lee YH: Ultrastructure of spermatozoa in urodeles, *Hynobius leechii* (Amphibia: Urodela). Korean J Electr Microsc 25 : 111-121, 1995.

Lake PE, Smith W, Young D: The ultrastructure of the ejaculated fowl spermatozoon. Q J Exp Physiol 53 : 356-366, 1968.

Leblond CP, Clermont Y: Spermiogenesis of rat, mouse, hamster and guinea pig as revealed by the "periodic acid-fuchsin sulfurous acid" technique. Am J Anat 90 : 167-215. 1952.

Lee JH, Son SW: Morphological characteristic of sperm in the Korean striped field mouse, *Apodemus agrarius coreae*: Possible role of sperm neck in the movement of sperm head. Korean J Biol Sci 1 : 371-379, 1997.

Mattei C, Mattei X, Manfredi J-L: Electron microscope syudy of the spermiogenesis of *Streptopelia roseogrisea*. J Submicrosc Cytol 4 : 57-73, 1972.

Maxwell WL: Distribution of glycogen deposites in two euthyneuran sperm tail. J Inv Repr 2 : 245-249, 1980.

Nagano T: Observations on the fine structure of the developing spermatid in the domestic chicken. J Cell Biol 14 : 193-205, 1962.

Pastisson C, Lacorre I: Fine structure of the germinating cells during the spermiogenesis of *Arion rufus* (Mollusca, Pulmonate, Gastropoda). Mol Reprod Dev 43 : 483-494, 1996.

Phillips DM, Asa CS: Development of spermatozoa in the rhea. Anat Rec 223 : 276-282, 1989.

Saita A, Tripepe S, Longo OM: Osservazioni comparative sulla spermiogenesi. I. Modificazioni ultrastrutturali nella spermiogenesis di *Coturnix coturnix* L. Atti Accad Naz Lincei Rend Cl Sci Fis Mat Nat 69 : 209-216, 1980.

Saita A, Tripepe S, Longo OM: Comparative observations on spermiogenesis. 2. Nuclear shaping in the absence of a microtubular manchette in the spermatids of the bird *Crotophaga ani*, Cuculiformes. Boll Zool 49 : 115-124, 1982.

Samour JH, smith CA, Moore HD, Markham JA: Semen collection and spermatozoa characteristics in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). Veterinary Rec 118 : 397-399. 1986.

Thurston RJ, Hess RA: Ultrastructure of spermatozoa from domesticated birds: Comparative study of turkey, chicken and guinea fowl. Scanning Microsc 1 : 1829-1838, 1987.

Thurston RJ, Hess RA, Hughes BL, Froman DP: Ultrastructure of the guinea fowl (*Numidia meleagris*) spermatozoon. Poultry Sci 61 : 1738-1743, 1982.

Vernon GG, Woolley DM: Three-dimenrional motion of avian spermatozoa. Cell Motil Cytoskeleton 42 : 149-161, 1999.

Woolley, DM: The structure of the spermatozoon of the Japanese quail, *Coturnix coturnix* L., var. Japonica. Acta Zool (Stockh) 76 : 45-50, 1995.

<국문초록>

본 연구는 붉은머리오목눈이 (*Paradoxornis webbiana*)의 정자변태 과정을 알아보기 위하여 전자현미경으로 세포분화 단계에 따른 세포구조물의 특징을 기초로 하여 관찰한 결과 정자변태의 전과정을 10단계로 나타내었다. 염색질의 변화는 골지기에서 균질한 섬유상의 형태가 두모기에서는 서서히 응축하여 첨체기에 막대상으로 응축되고 성숙기에 이르러 더욱 응축되고, 균질화되어 완전한 핵을 형성하였다. 꼬리의 형성시기는 초기 골지단계에서 시작하여 성숙후기에 완료되었다. 축사는 9+2구조이며, 미토콘드리아 다발은 2개가 1조를 이루어 축사를 중심으로 15° 각도로 규칙적으로 배열되어 있었다. 그리고 microtubules들이 미토콘드리아 외막을 둘러싸고 있었다. 정자의 파동막의 형태는 S자형으로 정자원형질막을 둘러싸고 있었다.

FIGURE LEGENDS

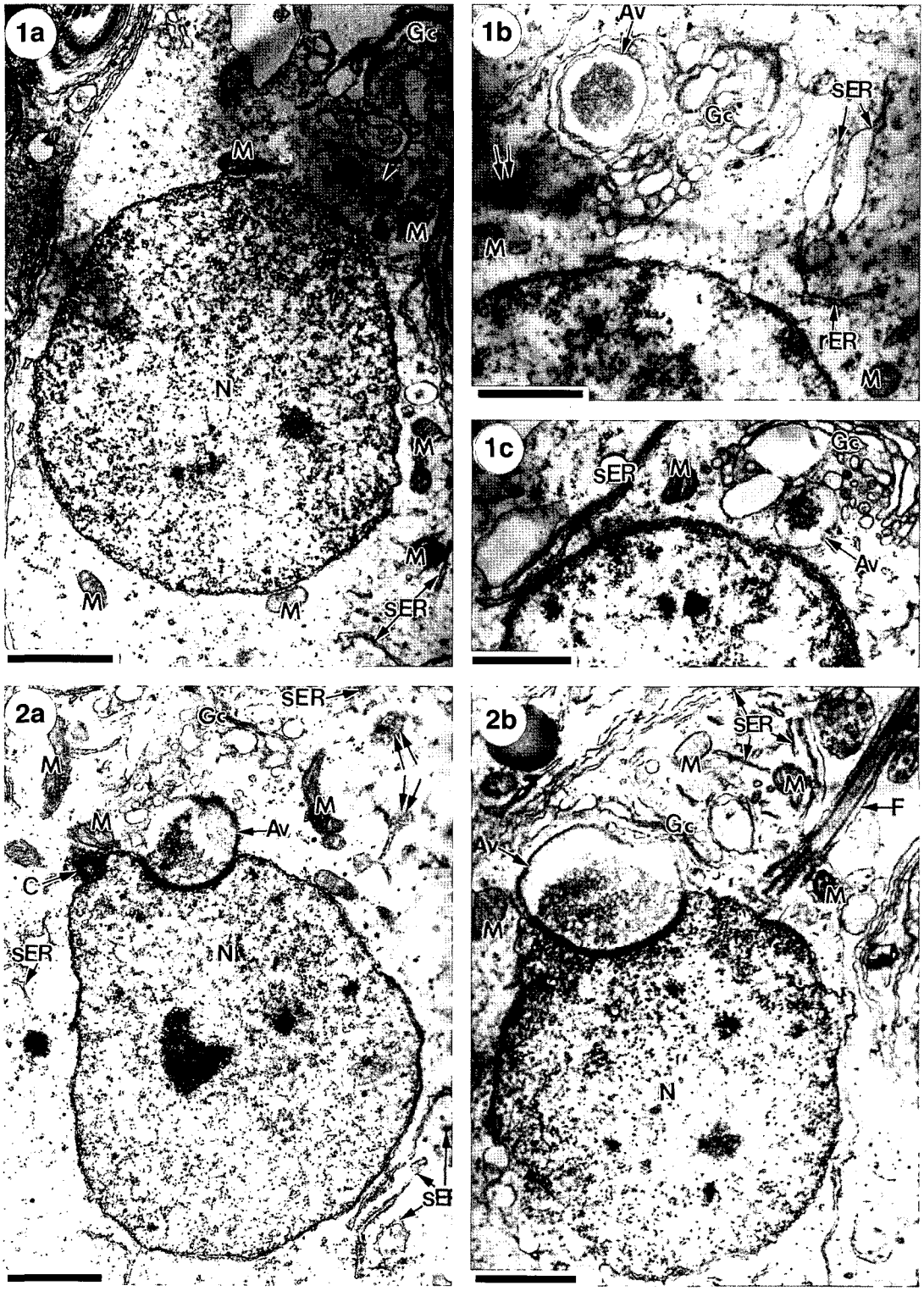
Fig. 1a-c. Electron micrographs showing the Golgi phases. (a and b), Electron micrographs showing the early Golgi phase. The Golgi complex (Gc) were formed at the anterior pole of nucleus (N). Note the centriole (arrowhead) lies in far away from the Golgi complex. Small acrosomal vesicle (Ac) appeared in upper nucleus, but the acrosomal vesicle is attached to the unfixed nuclear membrane. (c), Electron micrograph showing the late Golgi phase. The acrosomal vesicle containing acrosomal granule is fixed to nucleus. All scale bars = 1 μm.

Fig. 2a-b. Electron micrographs showing the cap phases. (a), Electron micrograph of the early cap phase. Note the centriole (C) is fused in the nieghborhood of the nuclear membrane. (b), Electron micrograph of the late cap phase. The acrosomal vesicle (Ac) spreaded outward from the anterior pole of the nucleus, but an acrosomal granule was not flattened into the fold of the acrosomal cap. All scale bars = 1 μm.

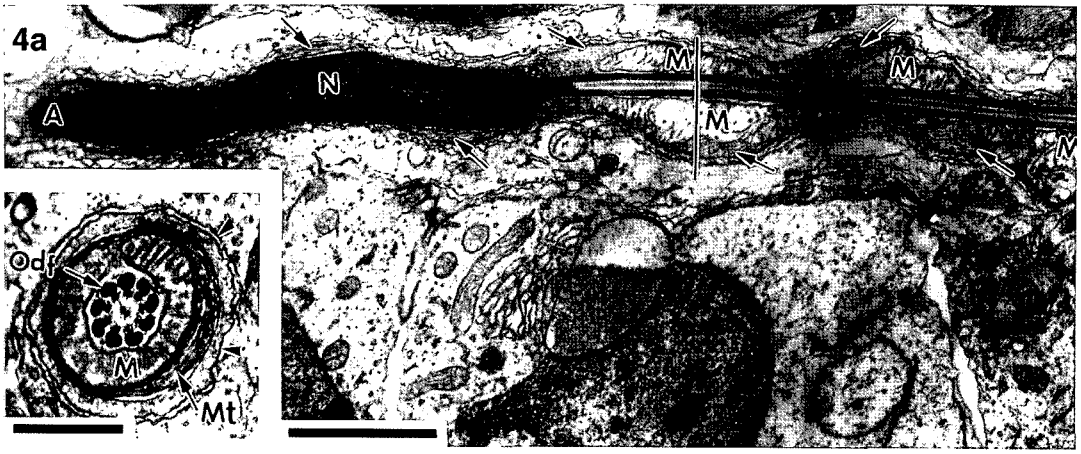
Fig. 3a-d. Electron micrographs showing the acrosomal phases. (a and b), Electron micrograph of the early acrosomal phase. The chromatin granules condensed a forms of granular. The mitochondria (M) and sooth endoplasmic reticulum (sER) were shifted to the posterior parts of nucleus. Note the microtubules (Fig. 3b, arrowheads) appeared in the sperm plasma membrane. (c), Electron microgragh of the mid acrosomal phase. The condensation of acrosome (A) and nucleus are conspicuous than those of the early acrosomal phase. The chromatin granules condensed a form of a stick. (d), Electron microgragh of the late acrosomal phase. The mitochondira were irregular, and arranged around the axoneme (Ax). The dense materials existed in the sperm neck, which is located from the tip of segmented columns and the adjacent first mitochondria of the middle piece. The axone in the connecting piece were surrounded by the dense materials. a-d, Scale bars = 1 μm; e, Scale bar = 0.5 μm.

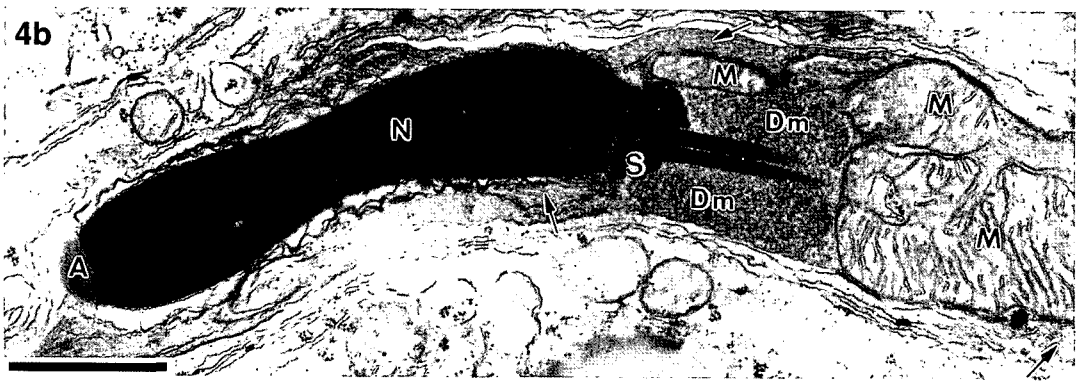
Fig. 4a-c. Electron micrographs showing the maturation phases. (a), Electron micrograph of the early maturation phase. The nucleus is very elongated. The microtubules (arrows) spread over the anterior one-half of the nucleus. The axoneme contains a 9+2 arrangement of microtubules: 9 doublets, and 2 central single microtubules (*Inset*). (b), Electron micrograph of the mid maturation phase. The nucleus is weakly curved, and chromatin granule is very condensed. (c-e), Electron micrographs of the late maturation phase. The outer membrane of mitochondria were surrounded by microtubules (arrows). The shape of undulating membrane (d-e, arrows) had a helical structure, and the sperm plasma membrane (d-e, arrowheads) was surrounded by undulating membrane (arrows). Note the microtubiles (asterisk, d and e) existed in the undulating membrane. a-c, Scale bars = 1 μm; a (Inset) scale bar = 0.5 μm. d-e, Scale bars = 0.5 μm.

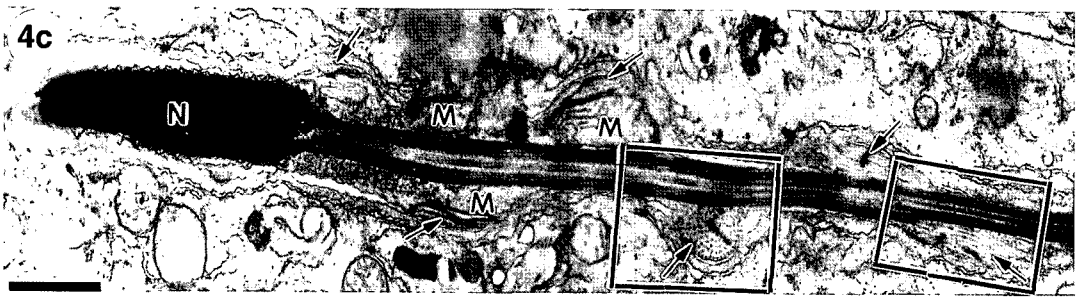
Fig. 5. Schematic representation of the development of acrosome, chromatin, mitochondria, Golgi, Microtubules, undulating membrane and sperm tail during the spermiogenesis of *Paradoxornis webbiana*. Golgi phases (a, early; b, late); cap phases (c, early; d, late); acrosomal phases (e, early; f, mid; g, late); (h-j), maturation phases (h, early; I, mid; j, late). 1, acrosome; 2, acrosomal vesicle; 3, axoneme; 4,centriole; 5, dense material; 6, flagellum; 7, Golgi complex; 8, mictotubule; 9, mitochondria; 10. multivesicular body; 11, plasma membrane; segmented column; 13, smooth endoplasmic reticulum.

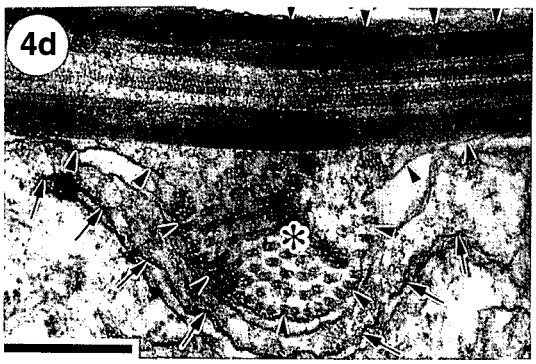

1a
Gc
M
M
N
M
M
M
M
SER
1b
Av
Gc
SER
M
rER
M
1c
SER
M
Gc
Av
2a
SER
Gc
M
M
M
Av
C
SER
Nl
SER
2b
SER
M
M
F
Gc
Av
M
M
N

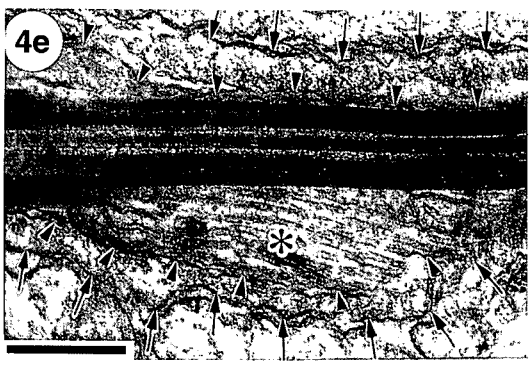
3a
Pm
A
N
sER
M
M
sER
3b
A
N
3c
Mt
A
Mt
N
Mt
Pm
Dm
Dm
M
M
Ax
Mt
3d
Pm
A
N
M
M
3e
N
Mt
M
Dm
Dm
Ax
M
Ax
Mt


4a
N
A
M
M
M
M
Odf
M
Mt


4b
N
A
M
M
Dm
S
Dm
M


4c
N
M
M
M


4d


4e

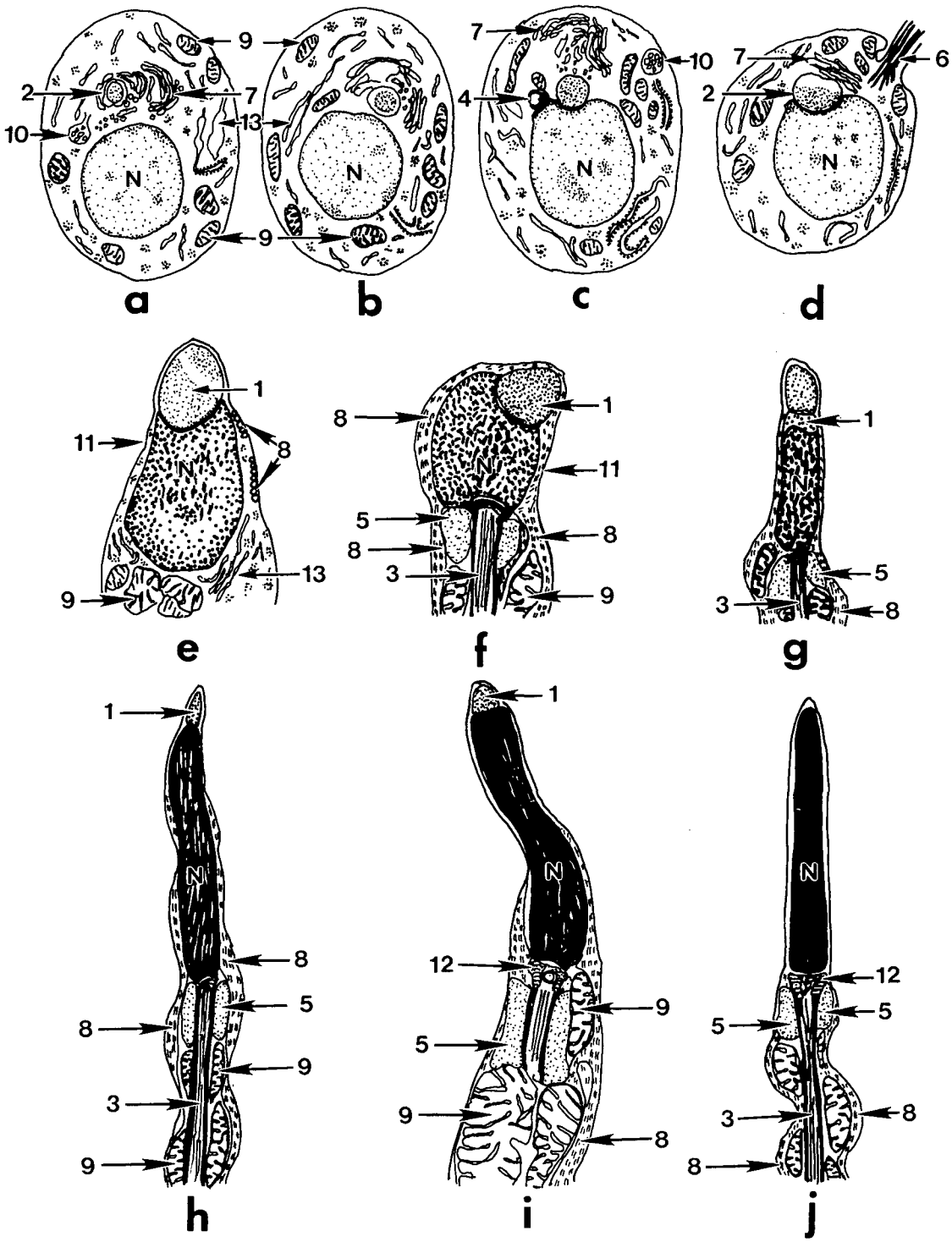


Fig. 5