

中国石龙子成熟精子的超微结构*

张永普^{1**} 胡健饶^{2,3} 计翔²

1. 温州师范学院生命与环境科学学院, 浙江 温州 325027

2. 杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036

3. 浙江大学生命科学院, 杭州 310027

摘要 利用透射电镜观察中国石龙子附睾成熟精子的超微结构。顶体囊前部扁平、由皮质和髓质组成, 穿孔器中度倾斜、顶端尖, 穿孔器基板塞子状, 细胞核长形, 核内小管缺, 核前电子透亮区小, 核肩圆, 核陷窝锥形。颈段具片层结构, 近端中心粒和远端中心粒的长轴呈直角, 9束外周致密纤维与远端中心粒相应的9束三联微管相联, 向后与轴丝相应的9束双联微管相联, 中央纤维与2个中央单微管相联。中段短, 多层膜结构缺, 含有线状嵴的柱状线粒体, 不规则卵状致密体组成不连续的环状结构, 纤维鞘伸入中段, 具终环。线粒体与环状结构的模式为: rs1/mi1, rs2/mi2, rs3/mi3, rs4/mi4。主段前面部分具薄的细胞质颗粒区。纤维3和8至主段前端消失。轴丝呈“9+2”型。中国石龙子精子超微结构具有塞子状的穿孔器基板、致密体形成不连续的环状结构和纤维鞘始于ms2等特征与巨石龙子群和蜓蜥-胎生群不同。没有发现石龙子科精子的独征 [动物学报 50(3): 431-441, 2004]。

关键词 中国石龙子 石龙子科 附睾 精子 超微结构

Ultrastructure of spermatozoa of the Chinese skink *Eumeces chinensis**

ZHANG Yong-Pu^{1**}, HU Jian-Rao^{2,3}, JI Xiang²

1. School of Life and Environmental Sciences, Wenzhou Normal College, Wenzhou 325027, Zhejiang, China

2. School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036, China

3. College of Life Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310027, China

Abstract We studied the ultrastructure of epididymal spermatozoa of Chinese skinks *Eumeces chinensis* ($n = 8$) collected in April 2003 from a population in Lishui, Zhejiang, eastern China. The mature spermatozoa are characterized by: a depressed acrosome at the anterior portion; an acrosomal vesicle divided into cortex and medulla; a moderately oblique prenuclear perforatorium with a sharp tip; a stopper-like perforatorium base plate; an elongated nucleus; absence of an endonuclear canal; an obscure epinuclear lucent zone; rounded nuclear shoulders; a coned nuclear fossa; a bilateral stratified laminar structure within neck region; a long axis of the proximal centriole almost vertical to that of the distal centriole; nine peripheral dense fibres connecting inward with the corresponding 9 triplets of the distal centriole and backward with the doublets of the axoneme; central fibres connecting with the two central singlets; a short midpiece; absence of multilaminar membranes; columnar mitochondria with linear cristae; each intermitochondrial ring structure consisting of the incomplete ring of irregularly ovoid dense bodies; a fibrous sheath into the midpiece; presence of an annulus; the arrangement pattern of the ring structure and mitochondria in rs1/mi1, rs2/mi2, rs3/mi3, and rs4/mi4; a thin granular zone of cytoplasm at the anterior portion of the principal piece; the enlarged fiber 3 and fiber 8 disappearing at the anterior portion of the principal piece; the axoneme complex having an usual 9 + 2 pattern. The sperm of *E. chinensis* characteristically has a stopper-like perforatorium base plate, incomplete rings constructed by dense bodies, a fibrous sheath starting from mi2. These traits are absent in species within the *Sphenomorphus*-*Egernia* group and the *Eugongylus* group. Thus, we conclude that the sperm of *E. chinensis* differs from that of the aforementioned two skink groups. Evidence of spermatozoal autapomorphies is not found in sincipid skinks [Acta Zoologica Sinica 50 (3): 431-441, 2004].

Key words Chinese skink, *Eumeces chinensis*, Sincidae, Epididymis, Spermatozoa, Ultrastructure

2003-11-24 收稿, 2004-02-13 接受

* 温州师范学院科研基金资助项目 (This research was funded the grants from Wenzhou Normal College)

** 通讯作者 (Corresponding author). E-mail: zhangyp@wznc.zj.cn

© 2004 动物学报 Acta Zoologica Sinica

研究精子超微结构通常是为了揭示动物的受精机理。精子超微结构在不同类群动物中有显著的差异,因而能提供系统发生的重要证据 (Jamieson, 1995b; Jamieson et al., 1996; Oliver et al., 1996; Teixeira et al., 1999b, 1999c)。有鳞类爬行动物精子超微结构同样含有重要的系统发生信息,可用于构建系统发生树 (Teixeira and Murphy, 1999b)。然而,由精子超微结构建立的有鳞类进化树通常与传统形态数据构建的进化树不相一致,这可能与有鳞类精子超微结构有较高的科内多态性有关 (Jamieson, 1995b; Oliver et al., 1996; Teixeira et al., 1999b, 1999c; Gugliano et al., 2002; Tavares-Bastos et al., 2002)。尽管用多态性特征推断系统发生的可靠性较低,但排斥这些具有重要系统发生信息的特征会降低分析的精确性 (Wiens, 1998)。形态、精子超微结构、分子等不同类型的数据库分别适用于构建不同进化水平的系统发生树 (Sites and Murphy, 1991; Hillis et al., 1996),形态数据更适合研究较高阶元的系统关系 (Nielsen, 1998),异型酶或其它分子生物学研究数据则能用于形态数据无法区别的种水平的系统关系 (Cole and Dessauer, 1993)。迄今为止,精子超微结构主要被用于研究科级水平的系统关系,但精子超微结构究竟最适合分析何级分类阶元的系统关系尚不明确 (Gugliano et al., 2002)。

石龙子科现存 1 000 余种蜥蜴,广泛分布在热带和温带地区。据已有的文献,该科精子超微结构有蜓蜥-胎生蜥群 (*Sphenomorphus-Egernia* group) 和巨石龙子群 (*Eugongylus* group) 两类模式,其中巨石龙子群可能是单系类群 (Jamieson et al., 1996)。中国石龙子 (*Eumeces chinensis*) 主要分布在中国南部 (包括台湾、海南) 和越南,是华东和华南许多地区蜥蜴区系的重要组成部分,常被用作实验研究的模型动物 (王培潮, 1966; 计翔等, 1995; 计翔、章朝华, 2001)。本文作者研究中国石龙子成熟精子的超微结构,并通过种间比较探讨石龙子科精子超微结构是否具有科的独征 (Autapomorphy),为研究有鳞类系统发生提供依据。

1 材料与方法

研究用雄性中国石龙子 ($n = 8$) 于 2003 年 4 月中、下旬捕自浙江丽水三岩寺,体长大于 110 mm,均为性成熟个体 (林植华、计翔, 2000)。断头处死,剖取附睾并迅速将其切成约 1 mm^3 的小

块。附睾切片用 0.1 mol/L pH 7.4 磷酸缓冲液配制的 2.5% 戊二醛 (v/v) 和 1% 锇酸 (m/m) 双固定,丙酮梯度脱水,618 环氧树脂包埋,瑞典 LKB2088 超薄切片机切片,醋酸铀和柠檬酸铅双重染色,日立 H-600 型透射电镜观察并拍照。中国石龙子精子超微结构按 Jamieson (1995a, b) 对爬行动物精子超微结构的划分标准进行描述。

2 结果

中国石龙子成熟精子由头和尾两部分组成。头部由顶体复合体和核组成,尾由颈段、中段、主段和末段组成。

2.1 头部 (Sperm head)

2.1.1 顶体复合体 (Acrosomal complex) 顶体复合体呈帽状,长约 $3.7 \mu\text{m}$,由顶体囊 (Acrosomal vesicle)、顶体下腔 (Subacrosomal space)、顶体下锥 (Subacrosomal cone) 和穿孔器 (Perforatorium) 组成 (图 1, 图版 : 1)。

顶体呈囊状,亦称顶体囊或顶体帽 (Acrosomal cap),由电子致密的物质组成。在纵切面上,顶体囊前半部分内有一窄腔,腔内有穿孔器 (图 1, 图版 : 1); 顶体囊后端壁薄,呈袖状,又称顶体袖 (Acrosomal sleeve)。顶体囊与核之间靠近核膜具电子致密的部分称顶体下锥,由类结晶状 (Paracrystalline) 的顶体下物质 (Subacrosomal material) 组成,其基质有细的、纵向倾斜而横向又不甚清晰的条纹 (图 : 1)。顶体下锥的前侧面与顶体囊内膜之间具电子密度低、稍透亮的间隙,即顶体下腔 (图 1, 图版 : 1)。核顶端前的核前电子透亮区 (Epinuclear electron-lucent zone) 较小,含低电子致密物质 (图 : 1)。穿孔器呈细杆状,由电子致密的物质组成,前端尖,斜列于顶体囊,长约 $0.99 \mu\text{m}$ 。在纵切面上,穿孔器基部具电子致密物质组成的基板 (Basal plate),形如塞子状 (Stopper-like shape) (图 1, 图版 : 1)。在过穿孔器的顶体囊横切面上,囊泡呈同心环状,内有较宽的髓质,外有较窄的皮质;穿孔器与顶体囊之间有一狭窄的间隙 (图 1, 图版 : 5)。在横切面上,顶体下锥圆形 (图 1, 图版 : 6、7),顶体前部逐渐变扁而呈椭圆形 (图 1, 图版 : 4、5)。

2.1.2 细胞核 核长形,长约 $5.28 \mu\text{m}$,由高度浓缩且电子致密、均质的染色质组成 (图 1, 图版 : 1、2、6-8)。在纵切面上,核弯曲,核前端较细呈锥形的部分称核喙 (Nuclear rostrum) (图

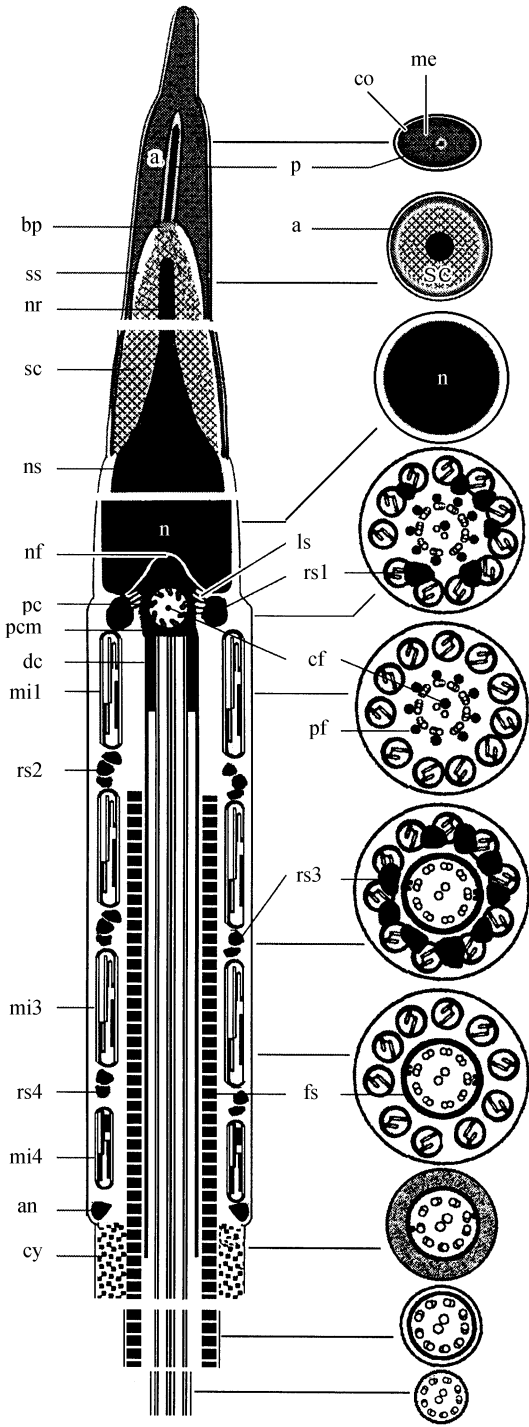


图 1 中国石龙子精子结构模式图
 a: 顶体囊。an: 终环。bp: 基板。cf: 中央纤维。co: 皮质。cy: 细胞质。dc: 远端中心粒。fs: 纤维鞘。ls: 片层结构。mi: 线粒体环。me: 髓质。n: 细胞核。nr: 核喙。ns: 核肩。nf: 核陷窝。p: 穿孔器。pc: 近端中心粒。pcm: 近中心粒物质。pf: 外周致密纤维。rs: 环状结构。sc: 顶体下锥。ss: 顶体下腔。
Fig. 1 Diagram of the spermatozoon of the Chinese skink Eumeces chinensis
 a: Acrosome vesicle. an: Annulus. bp: Base plate. cf: Central fiber. co: Cortex. cy: Cytoplasm. dc: Distal centriole. fs: Fibrous sheath. ls: Stratified laminar structure. mi: Mitochondrial ring. me: Medulla. n: Nucleus. nr: Nuclear rostrum. ns: Nuclear shoulder. nf: Nuclear fossa. p: Perforator. pc: Proximal centriole. pcm: Pericentriolar material. pf: Peripheral dense fiber. rs: Ring structure. sc: Subacrosomal cone. ss: Subacrosomal space.

1, 图版 : 1), 核喙伸入顶体下锥, 长约 1.71 μm 。核后端具一圆锥形的凹陷, 称为核陷窝 (Nuclear fossa), 又称植入窝 (Implantation fossa), 内有从近端中心粒 (Proximal centriol) 延伸而来的致密物质 (图 1, 图版 : 3)。核喙基部具圆形的核肩 (Nuclear shoulders) (图 1, 图版 : 1), 核肩至核后端的两侧近平行。核在核肩和核后端的直径分别约为 0.73 μm 和 0.75 μm 。在不同水平的横切面上, 核始终呈圆形 (图 1, 图版 : 6-8)。

2.2 尾部 (Sperm tail)

2.2.1 颈段 (Neck region) 颈段位于核末端与中段前端的交接处, 包括连接段、线粒体、近端中心粒和远端中心粒及相应的致密体, 这些致密体包括了中段第一个环状结构 (Ring structure) (图 1, 图版 : 3, 图版 : 11)。近端中心粒在远端中心粒的前面, 两者的长轴几近垂直 (图 1, 图版 : 3)。在近端中心粒外被电子致密物质包围, 这些物质向前伸入核陷窝形成致密锥 (Dense cone), 往后与远端中心粒的前端相连, 构成九条外周致密纤维 (Peripheral dense fiber) 的基部。致密锥和核陷窝壁间有电子密度低的间隙。近端中心粒内的中央有一电子致密结构 (图 1, 图版 : 3)。远端中心粒亦称基体 (Basal body) 或基粒 (Basal granule), 从它产生尾部的轴丝 (Axoneme)。远端中心粒无纤维鞘 (Fibrous sheath), 由环状排列的九组三联微管和一对来自轴丝的中央微管组成。九条外周致密纤维分别与九组三联微管相联, 一条中央纤维与中央微管相联 (图 1, 图版 : 9、10)。

近端中心粒前端两侧具有一种由电子致密物质组成的明显的片层结构 (Stratified laminar structure), 形如翅状突起。片层结构一端与近端中心粒的外周物质相联, 另一端与中段第一对环状结构的致密体相联 (图 1, 图版 : 3, 图版 : 11)。

2.2.2 中段 (Midpiece) 中段长约 4.28 μm , 由线粒体、环状结构、轴丝复合体 (Axenomal complex)、纤维鞘及终环 (Annulus) 组成, 中段外侧多层膜 (Multilaminar membranes) 结构缺 (图 1, 图版 : 2、3, 图版 : 11、12)。

中段起始于由致密体所形成的第 1 个环状结构, 终止于后端的终环。在精子的纵切面上有 4 个环状结构 (rs1-4), 环状结构被单层线粒体区 (Mitochondrial region) (mi1-4) 所分隔, 其模式为: rs1/ mi1, rs2/ mi2, rs3/ mi3, rs4/ mi4 (图 1, 图版 : 2, 图版 : 11、12)。在纵切面上, 环状

结构由 1-3 块电子致密物质组成 (图 1, 图版 : 图 3), 呈小三角形 (图版 : 11), 分布于轴丝的纤维鞘外侧的线粒体间, 两侧对应的环状结构有所错落, 特别在鞭毛弯曲处更为明显。然而, 在横切面上, 并未发现完整的环, 环状结构是由不连续的不规则卵状致密物质所组成 (图 1, 图版 : 9, 图版 : 15), 在纵切的侧面上也看到了这一特点 (图版 : 12)。在纵切面上, 线粒体呈不规则的长柱形, 长约 $1.02 \mu\text{m}$; 横切面上呈卵圆形, 内含大量波浪状排列的线状纵嵴 (Cristae) (图版 : 9、10, 图版 : 12、15-19)。在横切面上, 线粒体数目相对恒定, 在中段的前面部分为 11 个、后面部分为 10 个 (图版 : 10, 图版 : 15-17)。

终环位于中段末端, 为小型致密环。在纵切面上, 终环为不规则的三角形, 紧贴于细胞膜的内表面 (图 1, 图版 : 2, 图版 : 11、19)。

轴丝复合体起自远端中心粒的后端, 由轴丝和致密纤维组成。轴丝呈“9+2”型, 外围为 9 组双联微管, 内有一对分离的中央微管。依据 Afzelius (1981) 对微管的分类, 可将中国石龙子精子的微管分为二类: A 型, 具有两条明显的动力臂; B 型, 无动力臂。各双联微管有明显的放射辐伸向中央微管 (图版 : 16)。致密纤维分为外周纤维和中央纤维两类。与轴丝的九组双联微管相黏附的九条外周纤维沿着轴丝伸入中段, 除双联微管 3 和 8 相邻的外周纤维外, 其余纤维在轴丝起始处迅速退化, 直至消失。双联微管 3 和 8 的外周纤维与相应的双联微管相分离, 并变成双份纤维结构, 同时, 逐渐向纤维鞘靠拢, 至主段颗粒细胞质区 (Granular cytoplasmic zone) 消失 (图 1, 图版 : 19、20)。

纤维鞘包围轴丝复合体, 始于中段第 2 层线粒体区 (ms2) 的前端, 占中段的 71.67%。在纵切面上, 纤维鞘由形状规则的方形致密块组成 (图 1, 图版 : 3, 图版 : 11、13)。在横切面上, 纤维鞘呈环状 (图 1, 图版 : 15-20、22)。

2.2.3 主段 (Principalpiece) 主段位于中段后, 为精子的最长部分, 由纤维鞘和轴丝构成 (图 1, 图版 : 13)。主段起始处, 质膜和纤维鞘之间有一短而宽的颗粒细胞质区, 随后, 质膜向纤维鞘靠拢, 颗粒细胞质逐渐消失 (图版 : 19-22)。主段无线粒体和环状结构。在颗粒细胞质区, 与双联微管 3 和 8 相邻的外周致密纤维退化成单个结构, 随后, 所有外周致密纤维和中央纤维消失 (图版

: 19、20)。纤维鞘由一系列纤维圆环从上到下平行排列而成, 相邻纤维环之间不相连 (图版 : 13、21), 随着主段向后延伸, 纤维鞘的厚度逐渐变薄, 直至消失。轴丝呈“9+2”型。

2.2.4 末段 (Endpiece) 从轴丝发出的、位于纤维鞘后的鞭毛部分为末段, 其长度难以测量, 纤维鞘消失, 只有质膜环包于轴丝的外面。轴丝仍呈“9+2”型, 其结构变成 20 个单微管, 往后逐渐解体, 排列不规则 (图 : 14、23、24)。

3 讨论

中国石龙子精子头部具有顶体囊、顶体下锥和核喙。这些特征不仅存在于爬行类, 也见于两栖类 (林丹军等, 1999; Garda et al., 2002; Aguiar-Jr et al., 2003)、鸟类 (温战强等, 1997; Phillips et al., 1987) 和哺乳类 (陈大元等, 1984; Fawcett, 1975; Rouse and Robson, 1986), 是四足动物精子的共同祖征 (Plesiomorphic) (Jamieson, 1995a)。中国石龙子具有长形的核、穿越中段的远端中心粒内含一对中央微管、中段有线粒体和终环、9 条与轴丝中的 9 组双联微管相联的外周致密纤维、与双联微管 3 和 8 相邻的粗外周致密纤维, 这些特征是羊膜动物的共同祖征 (Jamieson, 1995a; Scheltinga et al., 2000)。羊膜动物的外周致密纤维大多存在于中段 (Jamieson and Scheltinga, 1993), 在真兽类 (陈大元等, 1984; 尤永隆、赵翔, 1993; Fawcett, 1975; Rouse and Robson, 1986) 和有袋类中则一直延伸至主段 (Fawcett, 1975)。非雀形目鸟类或缺失外周致密纤维 (如鸽形目鸟), 或外周致密纤维仅存在于中段或主段, 或中段和主段均有这些纤维 (Phillips et al., 1987; Jamieson and Healy, 1992)。中国石龙子具有单个核前穿孔器、无核内管 (Endonuclear canal)、具核前电子透亮区、纤维鞘穿入中段、线粒体嵴线形、存在线粒体间致密体, 这些是有鳞类爬行动物的共有衍征 (Synapomorphies) (Jamieson, 1995b; Jamieson et al., 1996)。楔齿蜥 (*Sphenodon punctatus*) (Healy and Jamieson, 1994)、龟类 (蔡亚非等, 1996b; Furieri, 1970; Hess et al., 1991) 和鳄类 (Jamieson et al., 1997) 等爬行动物具核内小管, 1-3 个穿孔器穿入核内小管, 纤维鞘位于主段, 线粒体具一致密中心及不规则的同心圆状嵴、线粒体间无致密体等结构。鳄类的部分线粒体内还被隔膜或嵴分隔 (Jamieson et al., 1997)。两个中央微管

相连的一中央纤维在羊膜动物中仅存在于爬行动物 (Hess et al., 1991; Jamieson and Scheltinga, 1993; Oliver et al., 1996; Jamieson et al., 1997)。

Jamieson et al. (1996) 将已研究过的石龙子科种类精子超微结构归为蜥蜴 - 胎生蜥群和巨石龙子群两种模式。从表 1 可知, 中国石龙子的精子超微结构与巨石龙子群有明显的差异, 与蜥蜴 - 胎生蜥群则较为相似, 但在穿孔器基板、致密体形状和纤维鞘位置等方面与蜥蜴 - 胎生蜥群有一定的差异。中国石龙子与眼斑铜蜥 (*Chalcides ocellatus*) (Furieri, 1970) 的精子超微结构相似, 皆有圆形的核肩、柱状线粒体和线形的线粒体嵴、与柱状线

粒体交替分布的 4 个不连续的致密环以及近端中心粒与第一对致密环之间的片层结构等。宽头石龙子 (*Eumeces laticeps*) (Okia, 1990) 中段线粒体被局部或完整的致密环分割, 但由于描述简单, 其排列模式是否与蜥蜴群相似尚不清楚。中国石龙子精子超微结构与同科已报道的两种模式有一定的差异, 但这类差异是否可被认为是一种独立的模式还有待于进一步研究。

石龙子科科内精子超微结构具有多态性, 其它已被研究的蜥蜴也存在精子超微结构的科内多态性, 如领豹蜥科 (Crotaphytidae) (Scheltinga et al., 2001)、壁虎科 (Gekkonidae) (蔡亚非等,

表 1 中国石龙子与蜥蜴—胎生蜥群和巨石龙子群精子超微结构的比较

Table 1 A comparison of the spermatozoa ultrastructure between *Eumeces chinensis* and skinks belonging to *Sphenomorphus Egernia* group and *Eugongylus* group

特征 Character	中国石龙子 <i>Eumeces chinensis</i>	蜥蜴 - 胎生蜥群 Sphenomorphus Egernia group	巨石龙子群 Eugongylus group
顶体前部 Anterior portion of acrocome	扁平 Depressed	扁平 Depressed	圆形 Circular
核前电子透亮区 Epinuclear lucent zone	存在但较小 Present but small	缺如 Absent	存在且较大 Present and large
核肩 Nuclear shoulders	圆形 Rounded	圆形 Rounded	尖形 Pointed
穿孔器 Perforatorial	中度倾斜, 顶端尖 Moderately oblique with a sharp tip	极度倾斜, 顶端尖 Strongly oblique with a sharp tip	轻微倾斜, 顶端方形 Slightly oblique with a square tip
穿孔器基板 Perforatorial base plate	塞子状 Stopper-like	缺如 Absent	瘤状 Knob-like
片层结构 Laminar structure	存在 Present	存在 Present	呈条纹柱状存在 Present in striated columns
中段 Midpiece	短 Short	短 Short	中等长 Moderately long
线粒体形状 Mitochondrial shape	柱状, 线粒体嵴线形 Columnar, with line longitudinal cristae	柱状, 线粒体嵴线形 Columnar, with line longitudinal cristae	长管状, 线粒体嵴模糊 Tubular and elongated, with indistinct cristae
致密体 Dense bodies	形成 4 个非连续的环状结构 Forming 4 non-continuous ring structures	形成 4 个连续的环状结构 Forming 4 continuous ring structures	不规则散布于线粒体间 Irregularly scattering among mitochondria
纤维鞘起始位置 Starting position of the fibrous sheath	始于 ms 2 Starting at ms 2	始于 ms1 Starting at ms 1	始于中段前部的线粒体 Starting at mitochondria in the anterior part of the midpiece
资料来源 Sources	本研究 This study	Jamieson and Scheltinga, 1993, 1994; Jamieson et al., 1996	Jamieson and Scheltinga, 1994; Jamieson et al., 1996

1996a; Jamieson et al., 1996)、角蜥科 (Phrynosomatidae) (Scheltinga et al., 2000)、安乐蜥科 (Polychrotidae) (Teixeira et al., 1999a; Scheltinga et al., 2001)、鞭尾蜥科 (Teiidae) (Newton and Trauth, 1992; Giugliano et al., 2002; Tavares-Bastos et al., 2002; Teixeira et al., 2002) 和峭尾蜥科 (Tropiduridae) (Teixeira et al., 1999d)。因此, 精子超微结构科内多态性应是较为普遍的现象, 可能与受精作用有关。不同环境条件下, 不同种类的精子穿入不同类型的卵具有不同的受精模式。就受精而言, 顶体是重要的, 同时, 中段能为精子的运动提供能量 (Anderson and Personne, 1973)。精子超微结构的多态性可以增加系统发生分析的准确性, 有助于科内更高分类阶元系统发生的重建 (Giugliano, et al., 2002; Tavares-Bastos et al., 2002)。

致 谢 本研究承蒙澳大利亚 Queensland 大学 D. M. Scheltinga 教授提供部分资料及温州医学院电镜室方周溪和王琳两位老师的鼎力支持和帮助, 谨表谢意!

参考文献 (References)

- Aguiar-Jr O, Garda AA, Lima AP, Colli GR, B \acute{a} SN, Recco-Pimentel SM, 2003. Biflagellate spermatozoon of the poison-dart frogs *Epipedobates femoralis* and *Colostethus sp.* (Anura, Dendrobatidae). *J. Morph.* 255: 114 - 121.
- Afzelius BA, 1981. Electron dense microtubules in the animal sperm tail. *J. Submicrosc. Cytol.* 13: 199 - 207.
- Anderson WA, Personne P, 1973. The form and function of spermatozoa: a comparative view. In: Afzelius BA ed. *The Functional Anatomy of the Spermatozoon*. Oxford: Pergamon Press, 3 - 14.
- Cai YF, Hua TM, Tang JY, Chen BH, 1996a. Ultrastructure of the spermatozoon of *Gekko swinhonis*. *J. Anhui Norm. Uni. (Nat. Sci.)* 19 (3): 240 - 244 (In Chinese).
- Cai YF, Pan HC, Chen BH, 1996b. Ultrastructure of the Spermatozoon of *Chimemys reevesii*. *Acta Anat. Sin.* 27 (3): 322 - 325 (In Chinese).
- Chen DY, Ye ZY, Zhang ZY, 1984. The fine structure of the spermatozoa of the giant panda *Ailuropoda melanoleusa*. *Acta Zool. Sin.* 30 (4): 301 - 304 (In Chinese).
- Cole CJ, Dessauer HC, 1993. Unisexual and bisexual whiptail lizards of the *Cnemidophorus lemniscatus* complex (Squamata: Teiidae) of the Guiana region, South America, with descriptions of new species. *Am. Mus. Novitates* 3 081: 1 - 30.
- Fawcett DW, 1975. The mammalian spermatozoon. *Develop. Biol.* 44: 394 - 436.
- Furieri P, 1970. Sperm morphology of some reptiles: Squamata and Chelonia. In: Baccetti B ed. *Comparative Spermatology*. New York: Academic Press, 115 - 131.
- Garda AA, Colli GR, Aguiar-Jr O, Recco-Pimentel SM, B \acute{a} SN, 2002. The ultrastructure of the spermatozoa of *Epipedobatus flavopictus* (Amphibia, Anura, Dendrobatidae), with comments on its evolutionary significance. *Tissue and Cell.* 34: 356 - 364.
- Giugliano LG, Teixeira RD, Colli GR, B \acute{a} SN, 2002. Ultrastructure of spermatozoa of the lizard *Ameiva ameiva*, with considerations on Polymorphism within the Family Teiidae (Squamata). *J. Morph.* 253: 264 - 271.
- Healy JM, Jamieson BGM, 1994. The ultrastructure of spermatogenesis and epididymal spermatozoa of the *Sphenodon punctatus* (Sphenodontia, Amniota). *Phil. Trans. R. Soc. London. B* 344: 187 - 199.
- Hess RA, Thurston RJ, Gist DH, 1991. Ultrastructure of the turtle spermatozoon. *Anat. Rec.* 229: 473 - 481.
- Hillis DM, Mable BK, Moritz C, 1996. Applications of molecular systematics: the state of the field and a look to the future. In: Hillis DM, Moritz C, Mable BK ed. *Molecular Systematics*. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 515 - 543.
- Jamieson BGM, 1995a. Evolution of tetrapod spermatozoa with particular reference to amniotes. In: Jamieson BGM, Ausio J, Justine J ed. *Advances in Spermatozool Phylogeny and Taxonomy*. Paris: Mus \acute{e} m National d'Histoire Naturelle, 343 - 358.
- Jamieson BGM, 1995b. The ultrastructure of spermatozoa of the Squamata (Reptilia) with phylogenetic considerations. In: Jamieson BGM, Ausio J, Justine J ed. *Advances in spermatozoal phylogeny and taxonomy*. Paris: Mus \acute{e} m National d'Histoire Naturelle, 359 - 383.
- Jamieson BGM, Healy JM, 1992. The phylogenetic position of the tuatara *Sphenodon* (Sphenodontida, Amniota), as indicated by cladistic analysis of the ultrastructure of spermatozoa. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 335: 207 - 219.
- Jamieson BGM, Oliver SC, Scheltinga DM, 1996. The ultrastructure of spermatozoa of Squamata. Scincidae, Gekkonidae and Pygopodidae (Reptilia). *Acta Zool. (Stockh)* 77: 85 - 100.
- Jamieson BGM, Scheltinga DM, 1993. The ultrastructure of spermatozoa of *Nangura spinosa* (Scincidae, Reptilia). *Mem. Queensl. Mus.* 12 (24): 169 - 179.
- Jamieson BGM, Scheltinga DM, 1994. The ultrastructure of spermatozoa of the Australian skinks, *Ctenotus taeniolatus*, *Carlia pectoralis* and *Tiliqua scincoides scincoides* (Scincidae, Reptilia). *Mem. Queensl. Mus.* 37: 181 - 193.
- Jamieson BGM, Scheltinga DM, Tucker AD, 1997. The ultrastructure of spermatozoa of the Australian freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni* Krefft, 1873 (Crocodylidae, Reptilia). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 29: 265 - 274.
- Ji X, Zhang CH, 2001. The effects of thermal and hydric environment on incubating eggs, hatching success, and hatchling traits in the Chinese skink *Eumeces chinensis*. *Acta Zool. Sin.* 47: 250 - 259 (In Chinese).
- Ji X, Zheng XZ, Xu YG, Sun RM, 1995. Some aspects of thermal biology of the skink *Eumeces chinensis*. *Acta Zool. Sin.* 41: 268 - 274 (In Chinese).
- Lin DJ, You YL, Zhong XY, 1999. The structure of the spermatozoon of *Hyla chinensis* and its bearing on phylogeny. *Zool. Res.* 20 (3): 161 - 167 (In Chinese).
- Lin ZH, Ji X, 2000. Food habits, sexual dimorphism and female reproduction of the skink *Eumeces chinensis* from a Lishui population in Zhejiang. *Acta Ecol. Sin.* 20: 304 - 310 (In Chinese).
- Newton DW, Trauth SE, 1992. Ultrastructure of the spermatozoon of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 48: 330 - 343.
- Nielsen C, 1998. Morphological approaches to phylogeny. *Am. Zool.* 38: 942 - 952.
- Okia NO, 1990. The ultrastructure of the developing sperm tail middle piece in the skink *Eumeces laticeps* (Lacertilia: Scincidae). *Proceedings of the 10th International Congress for electron microscopy Electron Microscopy* 3: 84 - 85.
- Oliver SC, Jamieson BGM, Scheltinga DM, 1996. The ultrastructure of spermatozoa of Squamata. Agamidae, Varanidae, Colubridae, Elapidae, and Boidae (Reptilia). *Herpetologica* 52: 216 - 241.
- Phillips DM, Asa CS, Stover J, 1987. Ultrastructure of spermatozoa of the white-naped crane. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 19: 489 - 494.
- Rouse GW, Robson SK, 1986. An ultrastructural study of megachir-

- ropteran (Mammalia: Chiroptera) spermatozoa: implications for chiropteran phylogeny. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 18: 137 - 152.
- Scheltinga DM, Jamieson BGM, Trauth SE, McAllister CT, 2000. Morphology of the Spermatozoa of the iguanian Lizards *Uta stansburiana* and *Urosaurus ornatus* (Squamata, Phrynosomatidae). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 32: 261 - 271.
- Scheltinga DM, Jamieson BGM, Espinoza RE, Orrell KS, 2001. Descriptions of the mature spermatozoa of the lizards *Crotaphytus bicinctores*, *Gambelia wislizenii* (Crotaphytidae) and *Anolis carolinensis* (Polychrotidae) (Reptilia, Squamata, Iguania). *J. Morph.* 247: 160 - 171.
- Sites JW, Jr, Murphy RW, 1991. Isozyme evidence for independently derived, duplicate G3PDH loci among squamate reptiles. *Can. J. Zool.* 69: 2 381 - 2 396.
- Tavares-Bastos L, Teixeira RD, Colli GR, B \hat{c} SN, 2002. Polymorphism in the sperm ultrastructure among four species of lizards in the genus *Tupinambis* (Squamata: Teiidae). *Acta Zool. (Stockholm)* 83: 297 - 307.
- Teixeira RD, Colli GR, B \hat{c} SN, 1999a. The ultrastructure of spermatozoa of the lizard *Polychrus acutirostris* (Squamata, Polychrotidae). *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.* 31: 387 - 395.
- Teixeira RD, Colli GR, B \hat{c} SN, 1999b. The ultrastructure of the spermatozoa of the lizard *Micrablepharus maximiliani* (Squamata, Gymnophthalmidae), with considerations on the use of sperm ultrastructure characters in phylogenetic reconstruction. *Acta Zool. (Stockholm)* 80: 47 - 59.
- Teixeira RD, Colli GR, B \hat{c} SN, 1999c. The ultrastructure of the spermatozoa of the wormlizard *Amphisbaena alba* (Squamata, Gymnophthalmidae), and the phylogenetic relationships of amphisbaenians. *Can. J. Zool.* 77: 1 254 - 1 264.
- Teixeira RD, Scheltinga DM, Trauth SE, Colli GR, B \hat{c} SN, 2002. A comparative ultrastructural study of spermatozoa of the teiid lizards *Cnemidophorus gularis gularis*, *Cnemidophorus ocellifer*, and *Kentropyx altamazonica* (Reptilia, Squamata, Teiidae). *Tissue and Cell* 34: 135 - 142.
- Teixeira RD, Vieira GHC, Colli GR, B \hat{c} SN, 1999d. Ultrastructural study of spermatozoa of the neotropical lizards, *Tropidurus semitaeniatus* and *Tropidurus torquatus* (Squamata, Tropiduridae). *Tissue and Cell* 31: 308 - 317.
- Wang PC, 1966. Studies on the ecology of four species of lizards in Hangzhou. *Acta Zool. Sin.* 18: 170 - 185 (In Chinese).
- Wen ZQ, Zheng GM, Song XF, Sun QY, Chen DY, 1997. Ultrastructure of spermatozoon of cabot's tragopan *Tragopan caboti*. *Acta Zool. Sin.* 43: 127 - 132 (In Chinese).
- Wiens JJ, 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Syst. Biol.* 47: 427 - 444.
- You YL, Zhao X, 1993. The ultrastructure of the principal piece of the sperm tail of *Rattus rattoides*. *Acta Zool. Sin.* 39: 355 - 361 (In Chinese).
- 蔡亚非, 华田苗, 唐剑云, 陈壁辉, 1996a. 无蹼壁虎精子的超微结构. *安徽师范大学 (自然科学版)* 19: 240 - 244.
- 蔡亚非, 潘鸿春, 陈壁辉, 1996b. 乌龟精子的超微结构. *解剖学报* 27 (3): 322 - 325.
- 陈大元, 叶志勇, 张致一, 1984. 大熊猫精子的超显微结构. *动物学报* 30 (4): 301 - 304.
- 计翔, 章朝华, 2001. 水热环境对中国石龙子孵化卵、孵化成功率及孵出幼体特征的影响. *动物学报* 47: 250 - 259.
- 计翔, 郑向忠, 徐永根, 孙如明, 1995. 中国石龙子热生物学的研究. *动物学报* 41: 268 - 274.
- 林丹军, 尤永隆, 钟秀容, 1999. 中国雨蛙精子结构及其在系统发育上的意义. *动物学研究* 20 (3): 161 - 167.
- 林植华, 计翔, 2000. 浙江丽水中国石龙子的食性、两性异形和雌性繁殖. *生态学报* 20: 304 - 310.
- 王培潮, 1966. 杭州四种蜥蜴的生态研究: 繁殖. *动物学报* 18: 170 - 185.
- 温战强, 郑光美, 宋祥芬, 孙青原, 陈大元, 1997. 黄腹角雉精子超微结构的研究. *动物学报* 43: 127 - 132.
- 尤永隆, 赵翔, 1993. 黄毛鼠精子尾部中段超微结构. *动物学报* 39: 355 - 361.

图 版 说 明

图 版 (Plate)

1. 顶体复合体和核前区纵切 × 20 000。
2. 中段纵切 × 15 000。
3. 颈区和中段前区纵切 × 40 000。
4. 顶体前端横切 × 50 000。
5. 穿孔器横切 × 50 000。
6. 核喙横切 × 50 000。
7. 核喙横切 × 50 000。
8. 核横切 × 50 000。
9. 颈区横切 × 40 000。
10. 远端中心粒横切 × 50 000。

图 版 (Plate)

11. 中段和部分主段的纵切 × 20 000。
12. 中段侧面纵切 × 17 000。
13. 部分主段纵切 × 50 000。
14. 部分末段纵切 × 50 000。
15. 中段致密体横切 × 50 000。
16. 中段线粒体横切 × 50 000。
17. 中段线粒体横切 × 50 000。
18. 终环横切 × 50 000。
19. 主段横切 × 50 000。
20. 主段横切 × 50 000。
21. 部分主段纵切 × 50 000。
22. 主段横切 × 50 000。
23. 未段横切 × 50 000。
24. 未段横切 × 50 000。

a: 顶体囊。an: 终环。ax: 轴丝。bp: 基板。cf: 中央纤维。co: 皮质。cy: 细胞质。dc: 远端中心粒。et: 核外电子透亮区。fs: 纤维鞘。
ls: 片层结构。me: 髓质。mi: 线粒体环。n: 细胞核。ns: 核肩。nf: 核陷窝。p: 穿孔器。pc: 近端中心粒。pcm: 近中心粒物质。pf:
外周致密纤维。rs: 环状结构。sc: 顶体下锥。ss: 顶体下腔。

Explanation of Plates

Plate

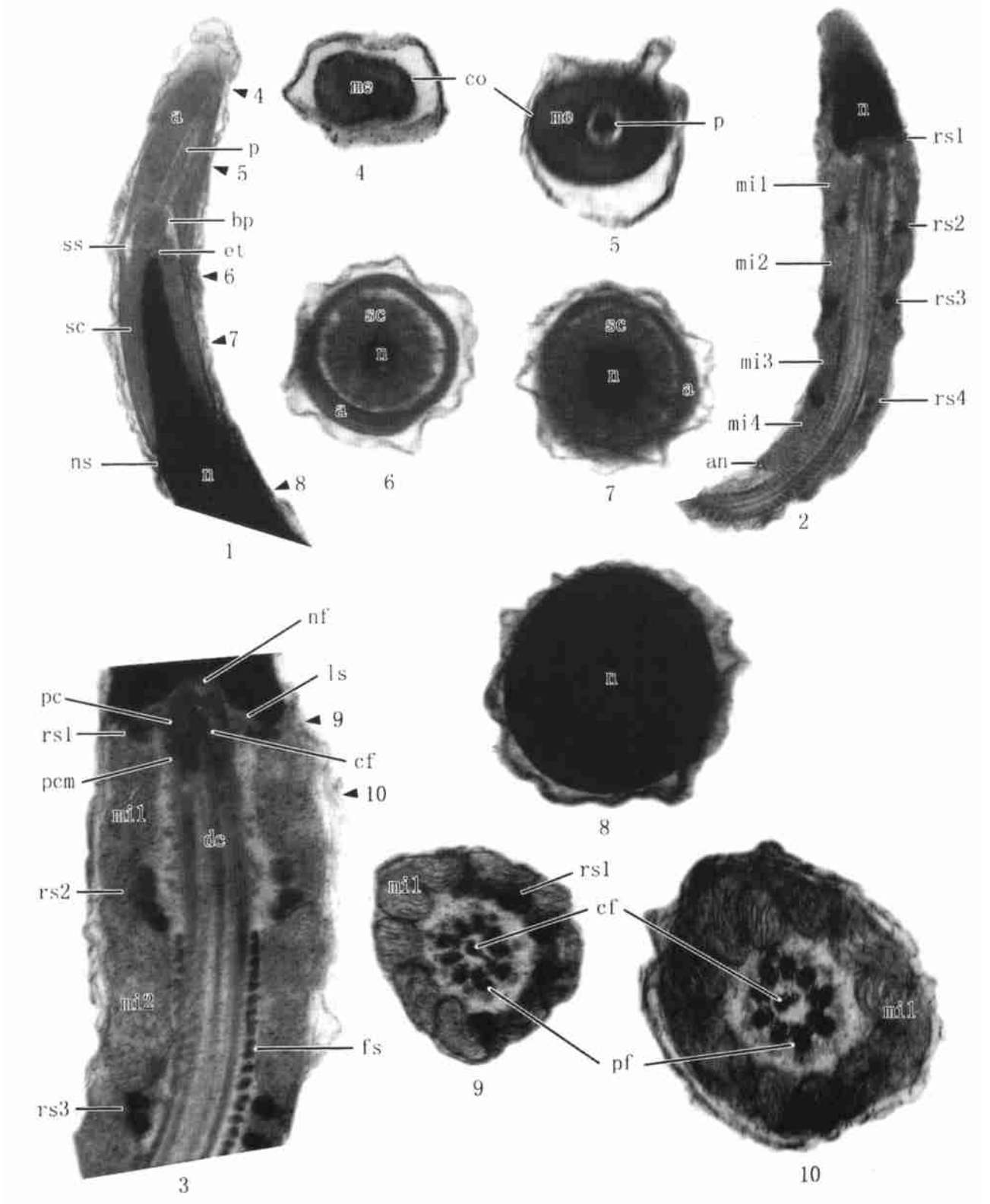
1. Longitudinal section of the acrosome complex and anterior nuclear region × 20 000.
2. Longitudinal section of the midpiece × 15 000.
3. Longitudinal section of the neck region and the anterior region of the midpiece × 40 000.
4. Transverse section through the anterior region of the acrosome × 50 000.
5. Transverse section through the perforatorium × 50 000.
6. Transverse section through the nuclear rostrum × 50 000.
7. Transverse section through the nuclear rostrum × 50 000.
8. Transverse section through the nucleus × 50 000.
9. Transverse section through the neck region × 40 000.
10. Transverse section through the distal centriole × 50 000.

Plate

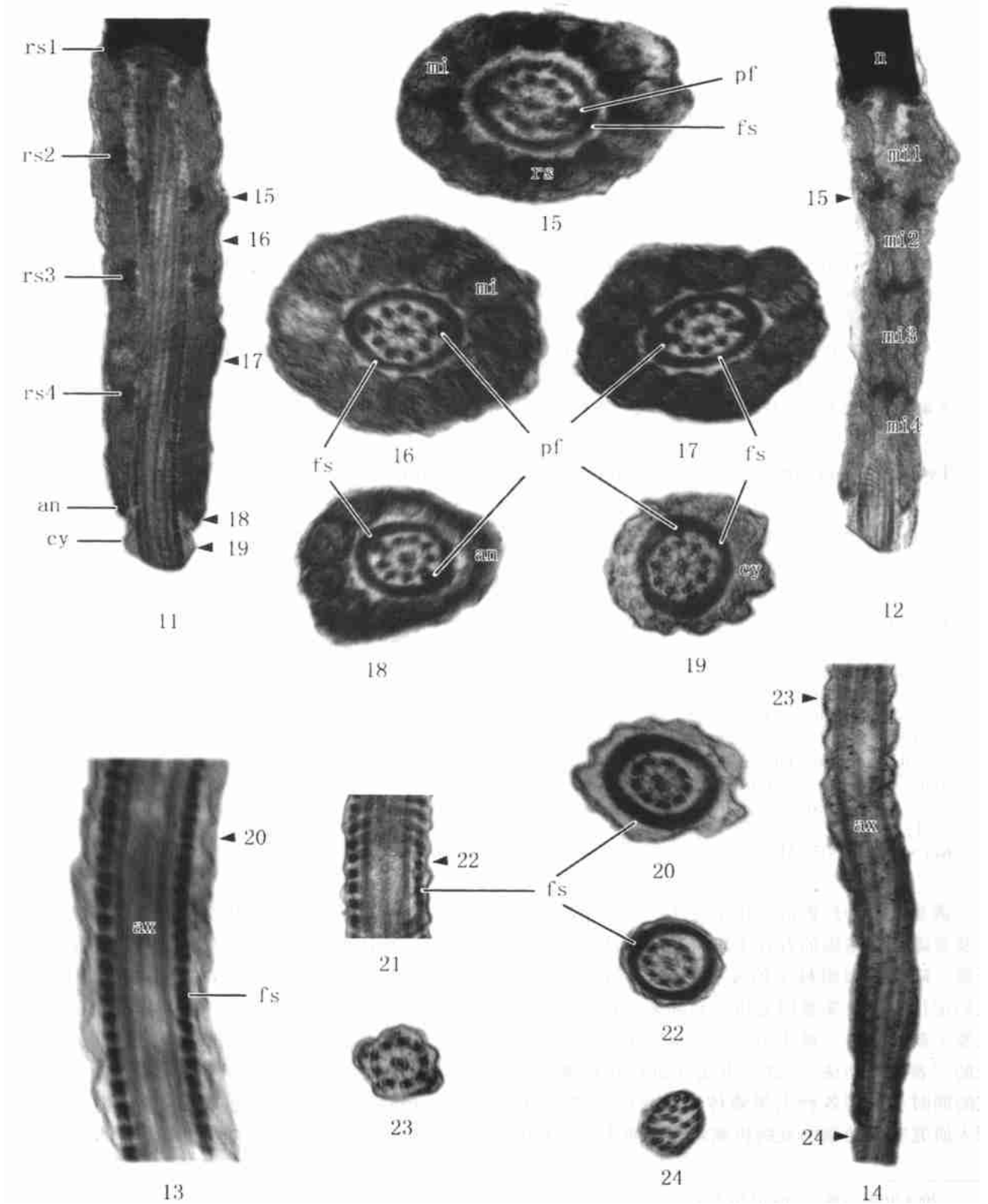
11. Longitudinal section of the midpiece and the portion of the principal piece × 20 000.
12. Longitudinal section of the lateral midpiece × 17 000.
13. Longitudinal section of the portion of the principal piece × 50 000.

14. Longitudinal section of the portion of endpiece $\times 50\ 000$.
15. Transverse section through the dense bodies of the midpiece $\times 50\ 000$.
16. Transverse section through the mitochondria of the midpiece $\times 50\ 000$.
17. Transverse section through the mitochondria of the midpiece $\times 50\ 000$.
18. Transverse section through the annulus $\times 50\ 000$.
19. Transverse section through the principal piece $\times 50\ 000$.
20. Transverse section through the principal piece $\times 50\ 000$.
21. Longitudinal section of the portion of the principal piece $\times 50\ 000$.
22. Transverse section through the principal piece $\times 50\ 000$.
23. Transverse section through the endpiece $\times 50\ 000$.
24. Transverse section through the endpiece $\times 50\ 000$.

a: Acrosome vesicle. an: Annulus. ax: Axoneme. bp: Base plate. cf: Central fiber. co: Cortex. cy: Cytoplasm. dc: Distal centriole. et: Epinuclear electron lucent zone. fs: Fibrous sheath. ls: Stratified laminar structure. me: Medulla. mi: Mitochondrial ring. n: Nucleus. ns: Nuclear shoulder. nf: Nuclear fossa. p: Perforatorium. pc: Proximal centriole. pcm: Pericentriolar material. pf: Peripheral dense fiber. rs: Ring structure. sc: Subacrosomal cone. ss: Subacrosomal space.



图版说明见文后 (Explanation at the end of the text)



图版说明见文后 (Explanation at the end of the text)