

虎斑乌贼精子发生及精子超微结构

陈奇成, 蒋霞敏*, 韩庆喜, 彭瑞冰, 江茂旺, 韩庆功

(宁波大学 海洋学院, 浙江 宁波 315211)

摘要: 为了丰富虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)繁殖生物学资料, 采用扫描透射电镜技术, 观察了虎斑乌贼精子发生及精子的超微结构特征。结果显示: 虎斑乌贼的精子发生过程可分为精原细胞、初级精母细胞、次级精母细胞、精细胞、成熟精子 5 个阶段。在精子形成期间, 细胞核横向收缩纵向拉长, 最终变为圆柱形, 核后窝偏位; 染色质由絮状、均匀分散状、点状、细纤维状、粗纤维状, 最后形成高电子密度的均质状; 线粒体形状由空泡状变为多嵴的椭球状, 位置由顶体囊周围移动至核后端, 最后聚集在鞭毛一侧形成线粒体距。精子长约为 93.00 μm , 可分为头部和尾部。头部呈长辣椒状, 包括顶体和细胞核, 长 7.64 μm ; 尾部可分为线粒体距和鞭毛两部分, 鞭毛长 86.30 μm , 主段被 9 束粗纤维包围形成典型“9+9+2”结构。

关键词: 虎斑乌贼; 精子发生; 超微结构

中图分类号: Q954.2

文献标志码: A

文章编号: 1001-5132 (2019) 02-0001-08

精子发生及精子的超微结构是繁育生物学重要研究内容之一^[1]。头足类精子发生及其超微结构的研究已涉及嘉庚蛸(*Octopus tankahkeei*)^[2]、曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)^[3]、金乌贼(*Sepia esculenta*)^[4]、拟目乌贼(*Sepia lycidas*)^[5]以及长蛸(*Octopus variabilis*)^[6]、水蛸(*Octopus dofleini*)^[7]、尖盘艾尔斗蛸(*Eledone cirrhosa*)^[8]、福氏枪乌贼(*Loligo forbesi*)^[9]、太平洋僧头乌贼(*Rossia pacifica*)^[10]、幽灵蛸(*Vampyroteuthis infernalis*)^[11]、乌贼(*Sepia officinalis*)^[12]、真蛸(*Octopus vulgaris*)^[13]、旋壳乌贼(*Spirula spirula*)^[14]等物种。

虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)隶属于软体动物门(Mollusca)、头足纲(Cephalopoda)、十腕目(Decapoda)、乌贼科(Sepiidae)、乌贼属(*Sepia*), 在安达曼海、中国东海及南海、日本沿海、印度尼西亚南部和澳大利亚北部沿海均有分布^[15]。20 世纪 80 年代以来, 国内外对虎斑乌贼的营养成分^[16-19]、生长特性^[20-21]、胚胎发育^[22]、繁殖行为^[23]、受精卵卵黄营养成分^[24]、社会等级因素对其的影响^[25]

以及喷墨卵^[26]等方面进行了深入研究, 但虎斑乌贼精子发生及精子超微结构研究尚未见报道。

本文用扫描透射电镜技术, 观察了虎斑乌贼精子发生过程中各阶段生精细胞的形态结构变化以及精子的超微结构特征, 以期积累虎斑乌贼繁殖生物学研究资料, 为其人工繁育及养殖提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

2017 年 3 月至 4 月于广东省湛江市硇洲岛周边海域捕捞获得虎斑乌贼亲体, 待其自然交配产卵后, 受精卵运输至浙江省宁波市象山县来发水产养殖场进行孵化。虎斑乌贼孵化后在 4 m×8 m 的水泥池中进行培养, 待其出现交配产卵现象后, 取雄体进行解剖。

1.2 实验方法

1.2.1 扫描电镜样品制备

取雄性虎斑乌贼, 解剖后切开精巢, 用巴氏吸

收稿日期: 2018-10-22.

宁波大学学报(理工版)网址: <http://journalg.nbu.edu.cn/>

基金项目: 国家自然科学基金(41806186); 宁波市重大专项(201401C1111001); 宁波市富民项目(2017C10006)。

第一作者: 陈奇成(1994-), 男, 浙江台州人, 在读硕士研究生, 主要研究方向: 海洋生物育种与健康养殖。E-mail: 924954174@qq.com

*通信作者: 蒋霞敏(1957-), 女, 浙江宁波人, 教授, 主要研究方向: 水产动物繁育。E-mail: jiangxiamin@nbu.edu.cn

管吸取其中液体,加入 2.5%戊二醛中固定,保存于 4℃环境下.将精液用 0.1 mol·L⁻¹ 的磷酸缓冲液稀释后滴在盖玻片上,将盖玻片置于表面皿上,用磷酸缓冲液漂洗 3 次后吸干.加入叔丁醇覆盖样品,用冷冻干燥仪进行干燥.用 E-1010 型离子溅射仪喷金,日立 S-3400N 型扫描电镜观察并拍照.

1.2.2 透射电镜观察样品制备

取雄性虎斑乌贼,解剖后取出精巢,切成约 0.5 mm×0.5 mm×0.5 mm 小块.精巢加入到 2.5%戊二醛中固定,保存于 4℃环境下.使用 0.1 mol·L⁻¹ 的磷酸缓冲液充分漂洗样品,4℃条件下用 1%的锇酸固定 1.5 h.酒精和丙酮梯度脱水后,Epon812 氏环氧树脂渗透、包埋,LKB-II 型超薄切片机切片,

醋酸铀和柠檬酸铅双染色.用日立 H-7650 型透射电镜观察并拍照.

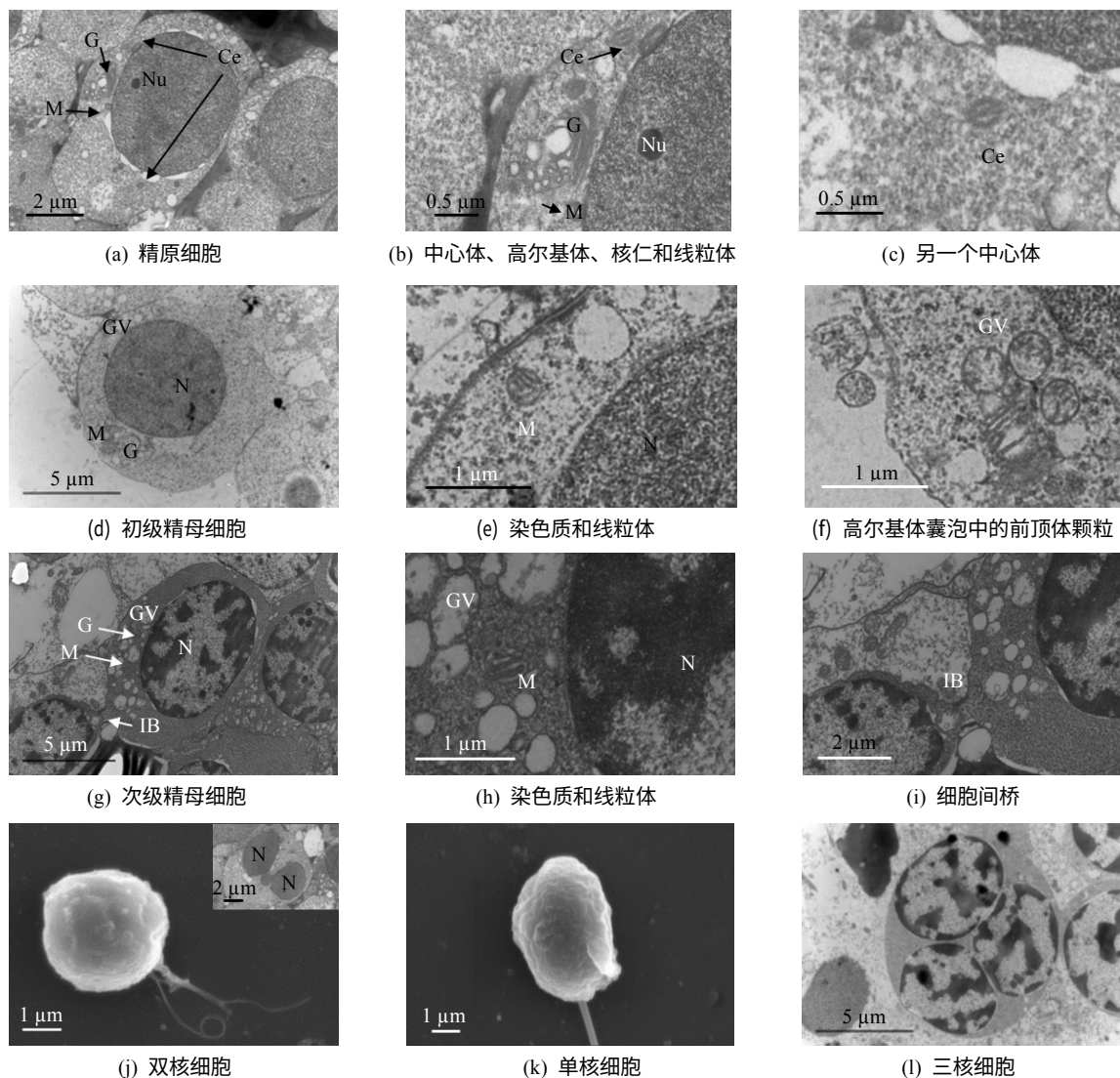
2 结果

2.1 精原细胞

精原细胞呈椭圆形,胞体大小约为 7.22 μm×6.36 μm;细胞核呈圆形,直径约为 5.25 μm,核质比约为 0.98,胞质内可见线粒体、高尔基体和中心体(图 1(a)).线粒体嵴少,近乎空泡状,基质电子密度低.精原细胞往往能观察到 2 个中心体(图 1(c)).细胞核内可观察到核仁(图 1(b)).

2.2 初级精母细胞

初级精母细胞由精原细胞分化形成,呈圆形



Ce 为中心体; G 为高尔基体; GV 为高尔基体囊泡; IB 为细胞间桥; M 为线粒体; N 为细胞核; Nu 为核仁. 下同.

图 1 精原细胞和精母细胞

或椭圆形, 是最大的生精细胞, 大小约为 $9.63\ \mu\text{m} \times 9.23\ \mu\text{m}$; 细胞核呈圆形, 直径约为 $6.26 \sim 6.33\ \mu\text{m}$, 核质比约为 0.43 (图 1(d)). 胞质内线粒体嵴的数量增多 (图 1(e)). 部分高尔基体囊泡当中可见致密的颗粒, 是形成顶体囊的物质基础 (图 1(f)).

2.3 次级精母细胞

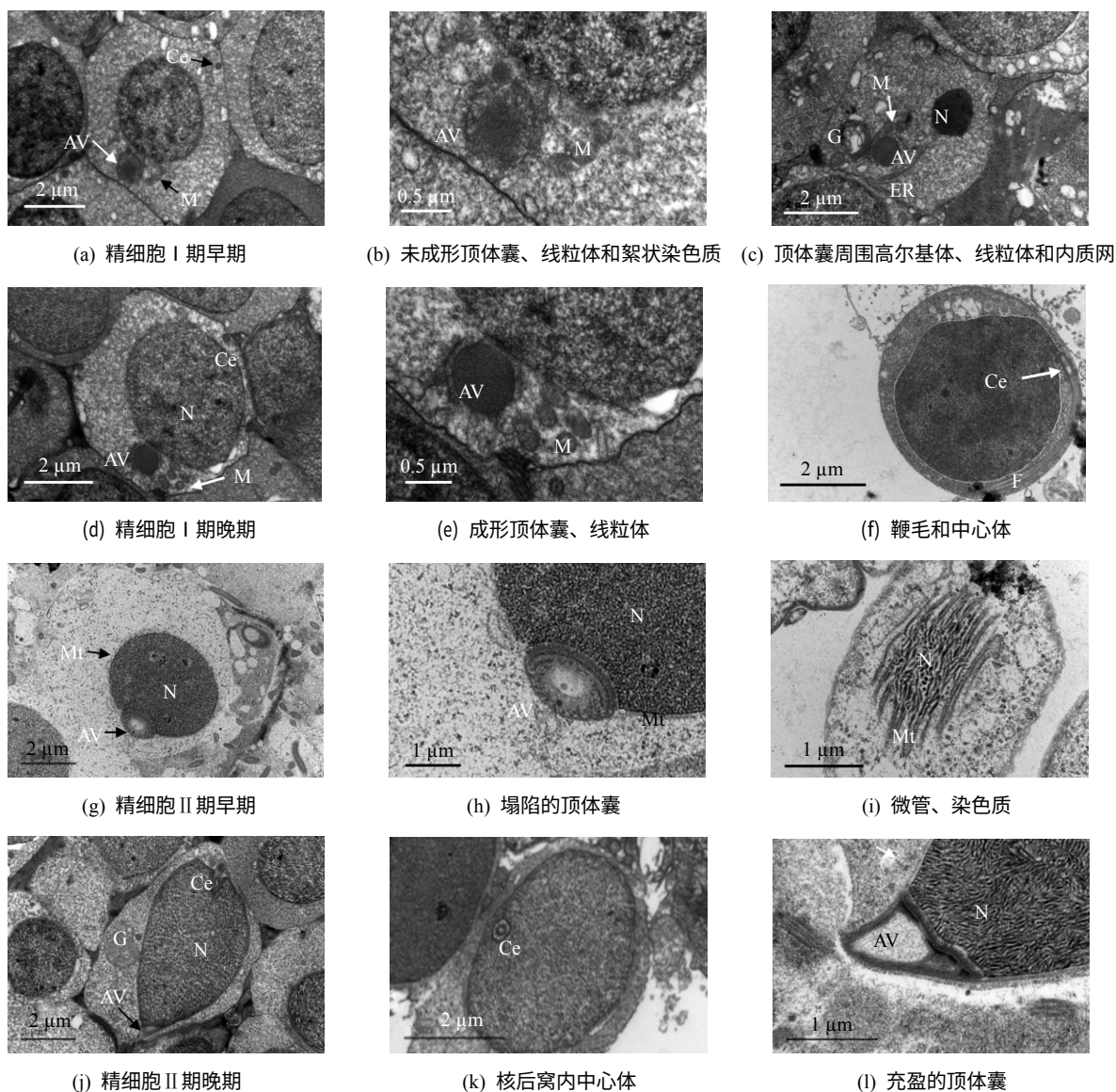
次级精母细胞由初级精母细胞经第一次减数分裂形成, 细胞呈圆形或椭圆形, 胞体远小于初级精母细胞, 约为 $7.42\ \mu\text{m} \times 7.34\ \mu\text{m}$, 核质比约为 1.86 (图 1(g)). 染色质呈现絮块状, 胞质内高尔基体囊泡数量增加, 线粒体的嵴继续增加 (图 1(h)). 次级精母细胞之间通过细胞间桥相互连接 (图 1(i)).

2.4 精细胞

精细胞由次级精母细胞经过第二次减数分裂形成, 分裂时常出现核分裂在前、胞质分裂在后的状况, 因此经常能见到 2 个精细胞核在同一个细胞内发育 (图 1(j)). 扫描电镜结果显示也存在单核发育的情况 (图 1(k)). 少数情况下, 可以观察到三核细胞 (图 1(l)). 精细胞发育过程中, 染色质形态、顶体形态及细胞核形状发生了明显的变化, 据此将精细胞发育分为 I 期、II 期、III 期、IV 期和 V 期, 共 5 个时期.

2.4.1 精细胞 I 期

精细胞 I 期早期的细胞核近圆形, 大小约为



AV 为顶体囊; F 为鞭毛; Mt 为微管; ER 为内质网. 下图同.

图 2 精细胞 I 期和 II 期

3.93 μm ×3.72 μm , 染色质呈絮状, 分布较为均匀(图 2(a)). 胞质中出现一个圆形顶体囊, 直径约为 1.08 μm , 内容物电子密度不均匀(图 2(b)). 随着顶体囊发育, 内容物电子密度逐渐变得均匀. 顶体囊周围可见高尔基体、线粒体、高尔基体囊泡以及内质网(图 2(c)). 晚期顶体囊发育成熟后, 逐渐靠近细胞核, 最终与之结合, 与顶体囊相对的细胞核另一侧可见中心体(图 2(d)和(e)). 之后, 由细胞核附近的中心体侧向长出鞭毛, 鞭毛直径约为 0.18 μm (图 2(f)).

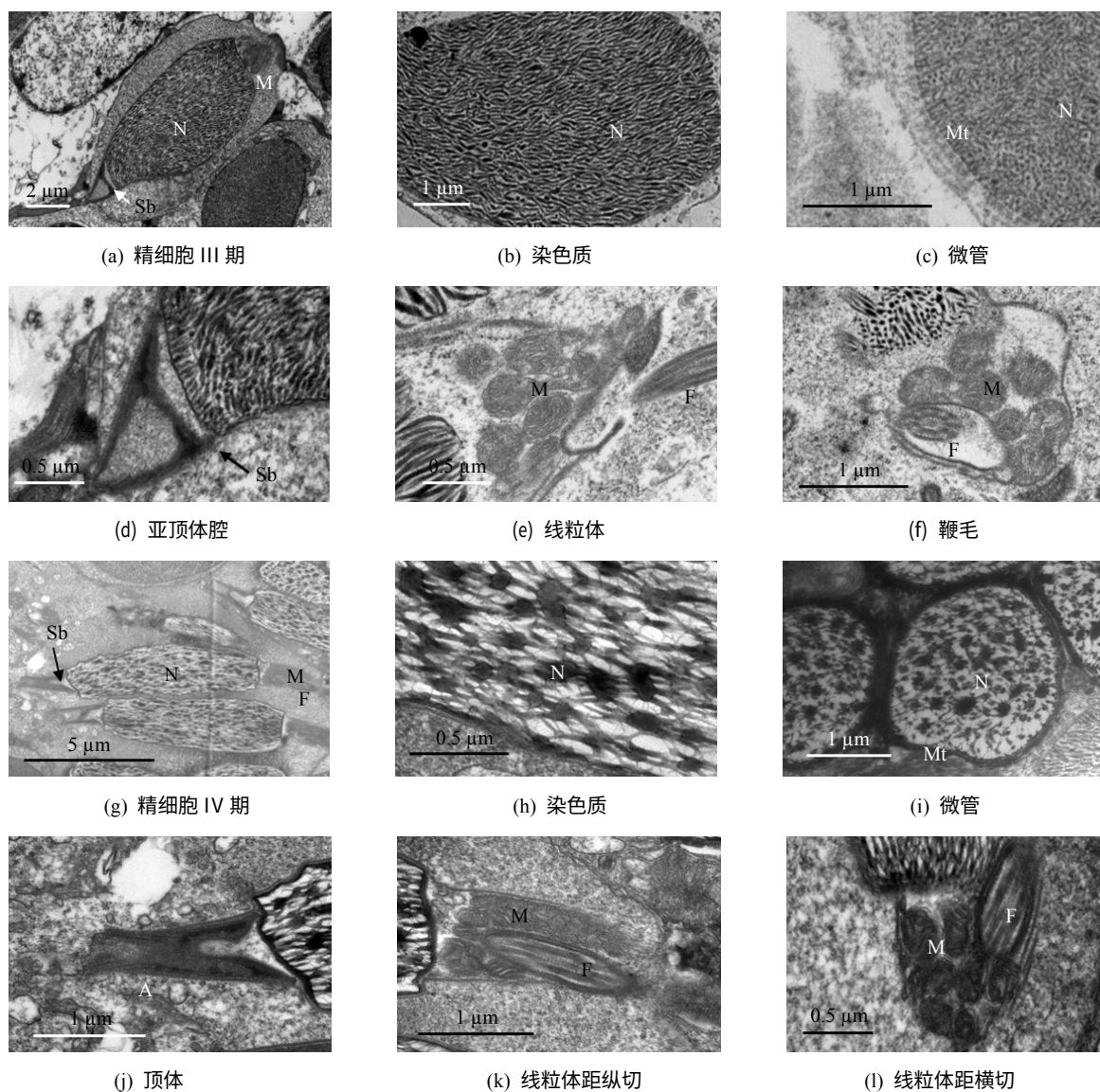
2.4.2 精细胞 II 期

精细胞 II 期早期的细胞核为椭圆形, 大小约

为 4.28 μm ×3.74 μm (图 2(g)). 顶体囊塌陷, 形成环状褶皱, 核内染色质呈现颗粒状均匀分布(图 2(h)). 细胞核周围开始观察到均匀分布的微管(图 2(i)). 后期细胞核横向收缩, 纵向拉长, 略弯曲, 核后窝出现, 其中可见中心体, 核末端线粒体大量聚集(图 2(j)和(k)). 顶体囊逐渐隆起, 环状褶皱消失, 形成一个电子密度较低的空腔, 部分颗粒状染色质开始凝集成细纤维状(图 2(l)).

2.4.3 精细胞 III 期

精细胞 III 期, 细胞核继续拉长, 弯曲程度减少, 呈橄榄形, 大小约为 5.99 μm ×3.09 μm (图 3(a)). 染色质全部凝集成细纤维状, 排列方向不规则(图 3(b)).



Sb 为亚顶体腔. 下图同.

图 3 精细胞 III 期和 IV 期

核周微管依旧均匀分布(图 3(c)). 顶体囊与细胞核之间出现空隙, 形成亚顶体腔(图 3(d)). 细胞核末端, 线粒体聚集于鞭毛一侧包围鞭毛, 线粒体距已具雏形(图 3(e)和(f)).

2.4.4 精细胞IV期

精细胞IV期, 细胞核继续拉长, 大小约为 $6.67 \mu\text{m} \times 2.21 \mu\text{m}$ (图 3(g)). 细胞核内染色质继续凝缩, 部分细纤维染色质凝集为较粗的纤维状, 染色质纤维方向平行于细胞纵轴(图 3(h)和(i)). 亚顶体腔扩大(图 3(j)), 细胞核后端的线粒体距成型(图 3(k)和(l)).

2.4.5 精细胞V期

精细胞V期早期, 细胞核没有发生明显的变化(图 4(a)). 染色质进一步凝缩, 所有染色质凝集为粗纤维状, 微管依旧均匀分布于核周围(图 4(b)和(c)). 顶体接近成熟, 形状似头盔, 扣在细胞核上(图 4(d)). 核后端线粒体距无明显变化(图 4(e)). 精细胞V期晚期, 粗纤维状染色质继续聚集, 形成高电子密度的均质状, 在此期间微管一直存在(图 4(f)~(i)).

2.5 精子

虎斑乌贼精子由头部和尾部组成(图 5(a)和(b)). 一般情况下, 精子以单个细胞的形式存在, 但也观察到了四核的合胞体(图 5(c)).

2.5.1 头部

头部呈长辣椒状, 长约为 $7.64 \mu\text{m}$, 直径约为 $0.90 \mu\text{m}$, 核末端一侧内陷形成核后窝(图 5(d)). 核周微管已经消失, 细胞核周围可以见到裙边状质膜(图 5(e)). 顶体位于最前端, 为双层膜结构, 顶部圆润, 呈头盔形扣在细胞核上, 长度约为 $0.83 \mu\text{m}$, 直径约为 $0.96 \mu\text{m}$, 亚顶体腔突入顶体约为 $0.28 \mu\text{m}$ (图 5(f)~(h)).

2.5.2 尾部

尾部由线粒体距和鞭毛组成. 线粒体距一侧含大量线粒体, 前端完全包围鞭毛, 后端不完全包围鞭毛, 线粒体未发生融合(图 5(i)和(j)). 鞭毛长约为 $86.3 \mu\text{m}$, 主段直径约为 $0.27 \mu\text{m}$, 由轴丝、粗纤维和质膜组成; 轴丝由微管组成, 为典型的“9+2”结构(图 5(k)). 鞭毛末段直径约为 $0.16 \mu\text{m}$, 粗纤维消失, 仅由轴丝和质膜组成(图 5(l)).

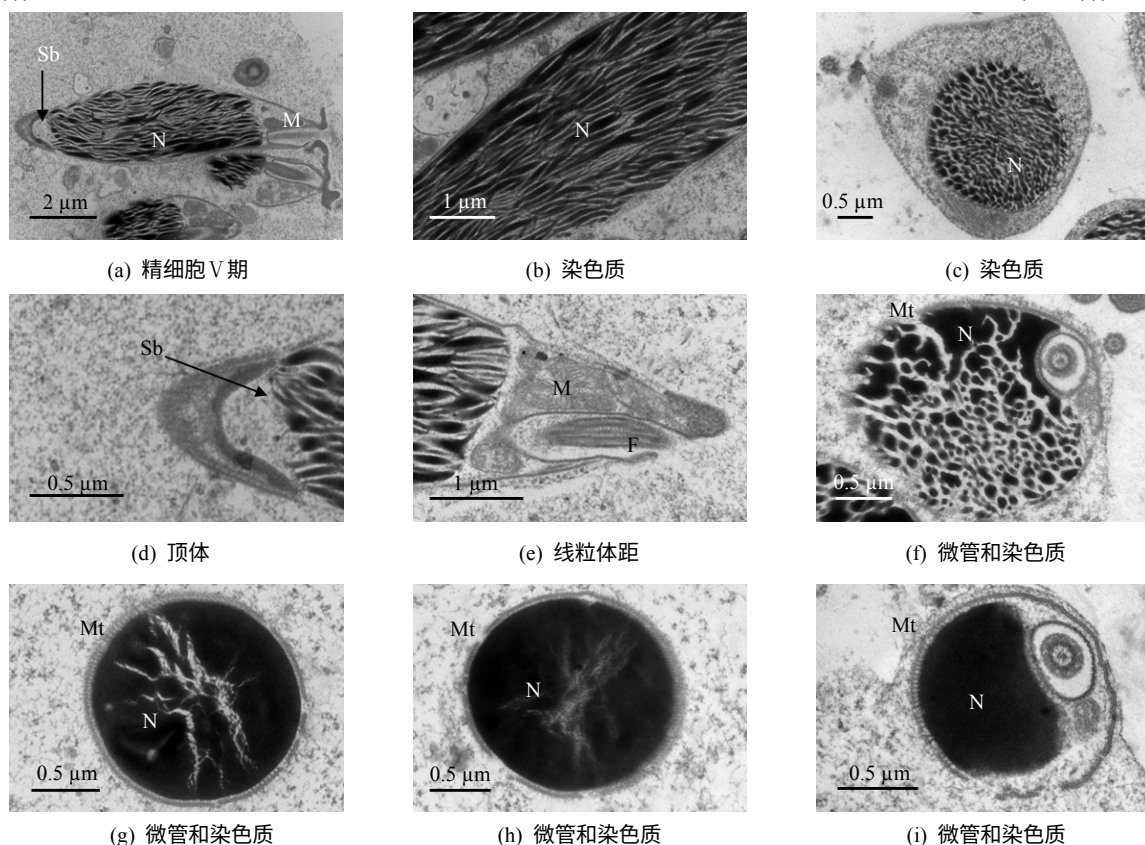
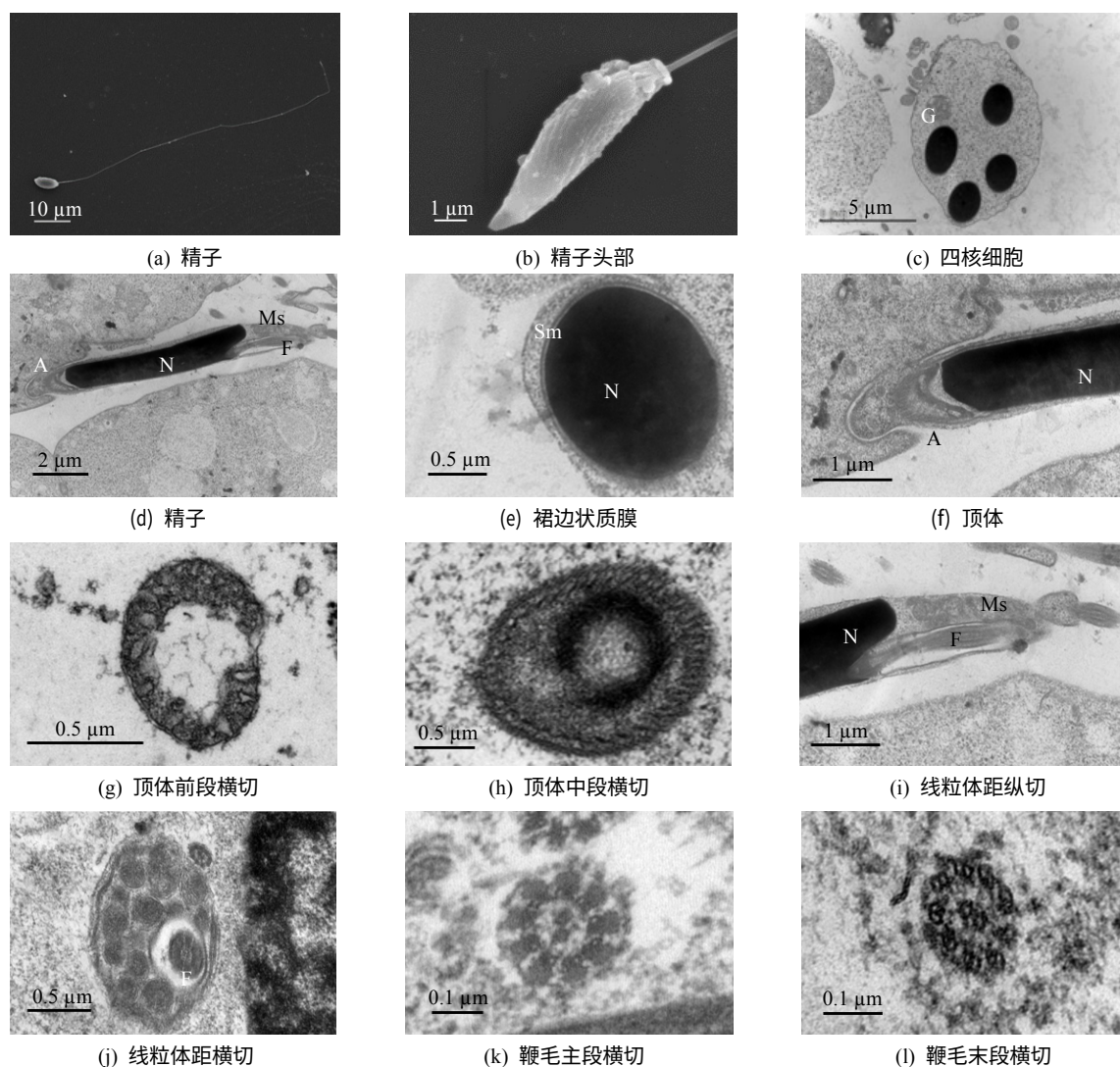


图4 精细胞V期



A 为顶体; Ms 为线粒体距; Sm 为裙边状质膜。

图5 精子超微结构

3 讨论

虎斑乌贼的精子由精原细胞发育而来, 精原细胞分化为初级精母细胞后, 经2次减数分裂产生精细胞, 精细胞经过一系列形态变化形成精子。初级精母细胞第一次减数分裂, 可能出现细胞核分裂而胞质不分裂的情况, 因此可观察到双核细胞。少数情况下可见三核细胞, 推测该细胞实际上为四核细胞, 四核细胞的4个细胞核以三棱锥4个顶点位置排列, 形成原因可能是初级精母细胞在2次减数分裂当中胞质都未发生分裂。文献[2]对嘉庚蛸研究中发现, 初级精母细胞分裂过程中可能出现双核期细胞; 文献[3]对曼氏无针乌贼的研究中

观察到处于精细胞Ⅱ期的双核细胞; 文献[6]对长蛸的研究中观察到次级精母细胞第二次减数分裂形成的双核细胞, 且发现双核呈现中心对称; 文献[11]对幽灵蛸的研究中发现, 早期的双核、三核精细胞以及共同发育至精子时期的双核细胞。在虎斑乌贼中大部分精细胞是以双核的状态发育的, 少数情况下可见4个细胞核在同一合胞体中发育至精子时期(图5(c))。扫描电镜结果显示, 存在单核发育的情况, 但无法确定双核细胞与四核细胞在哪个时期发生胞质分裂, 变成单核发育的状态。

3.1 细胞核的变化

在虎斑乌贼精子发生过程中, 精原细胞和精母细胞时期细胞核一般呈圆形, 因为处于分裂过

程中核内染色质分布状态不定。从精细胞时期开始,染色质先是由凝集状态解体,均匀分布于核内,接着逐渐凝缩,经历点状、细纤维状、粗纤维状的变化过程,最后完全融合。随着染色质凝缩成纤维状,并且沿核纵轴排列,细胞核横向收缩,纵向拉长,逐渐由弯核变成直核。两者的变化可一一对应,推测染色质状态与细胞核形状之间有密切联系。虎斑乌贼染色质变化过程类似于乌贼^[12]、旋壳乌贼^[14],但与曼氏无针乌贼^[3]、欧洲横纹乌贼^[9]等略有不同,具有一定属种特异性。

核周微管在顶体囊与细胞核结合后出现,与核纵轴平行,均匀分布于核周,在染色质完全融合成均质状后消失。Fawcett等^[27]研究认为,核周微管并非以机械力迫使精子发生形变。Martínezsoler等^[12]研究认为,细胞核的弯曲与核周微管分布有关,微管通过核膜与染色质发生连接影响了细胞核形变。本实验中,核周微管均匀分布,细胞核则经历了由曲到直的变化,说明微管并非以机械力使精子发生形变,否则微管在精子背腹两侧分布应不均匀,施以大小不同的力矫正弯曲的精核。

3.2 线粒体的变化

线粒体是细胞中能量供应结构,线粒体的演变反映了精细胞对于能量的需求变化。在虎斑乌贼精子发生过程中,线粒体内部嵴的数量增多,说明精子发生过程中对能量需求是不断增加的。顶体囊与细胞核结合之前,四周有着丰富的线粒体,推测顶体囊移动并与细胞核结合的过程中可能需要较多的能量。

在虎斑乌贼精子末端横切面中,可观察到10多个线粒体,排列不规则,集中于一侧,不与鞭毛纵轴平行。可能是因为虎斑乌贼鞭毛形成之初紧贴细胞核,此时线粒体在核后端聚集,导致线粒体分布于鞭毛一侧。这种不完全包围鞭毛的线粒体结构被称为线粒体距^[4],与金乌贼^[4]、拟目乌贼^[5]、乌贼^[12]、太平洋僧头乌贼^[10]、曼氏无针乌贼^[3]、福氏枪乌贼^[9]类似。而幽灵蛸^[11]、旋壳乌贼^[14]线粒体排列松散,不与鞭毛平行,形成完全包围鞭毛的线粒体袖套。嘉庚蛸^[2]、尖盘艾尔斗蛸^[8]线粒体排列紧密与鞭毛平行,形成了完全包围鞭毛的线粒体鞘。文献[2-3]研究表明,头足类的线粒体结构比营体外受精的双壳纲动物精子线粒体结构更为高级,

可反映头足类对体内受精方式的适应过程。

3.3 顶体发生

顶体是受精的物质基础,内含多种与受精相关的酶。一般认为,软体动物精子顶体囊由高尔基体囊泡融合成致密物发育而来。虎斑乌贼在顶体形成中,经历了顶体囊塌陷、重新隆起的过程,最终变为顶端圆润的倒“U”形,与拟目乌贼类似^[5]。本研究在初级精母细胞以及次级精母细胞的部分高尔基体囊泡中观察到了颗粒状物体,推测为前顶体颗粒。在精细胞I期中,观察到了电子密度不均匀的球状体,周围有大量高尔基体囊泡和线粒体;继而观察到电子密度均匀的顶体囊,周围有发达的高尔基体、线粒体以及内质网,推断高尔基体与内质网共同参与顶体囊的形成,这与竺俊全等^[2]观点一致。

参考文献:

- [1] 焦海峰, 尤仲杰, 竺俊全. 软体动物精子的超微结构及其分类学意义[J]. 宁波大学学报(理工版), 2004, 17(4): 414-418.
- [2] 竺俊全, 杨万喜, 尤仲杰, 等. 嘉庚蛸精子发生的超微结构[J]. 水产学报, 2006, 30(2):161-169.
- [3] 叶素兰, 吴常文, 余治平. 曼氏无针乌贼(*Sepiella maindroni*)精子形成的超微结构[J]. 海洋与湖沼, 2008, 39(3):269-275.
- [4] 刘长琳, 邹健, 刘君刚, 等. 金乌贼精子的超微结构[J]. 渔业科学进展, 2011, 32(3):1-6.
- [5] 罗江, 蒋霞敏, 唐锋, 等. 拟目乌贼精子发生和精子的超微结构[J]. 动物学杂志, 2014, 49(1):71-82.
- [6] 李来国. 长蛸生殖系统组织学和精卵发生的细胞学研究[D]. 宁波: 宁波大学, 2010.
- [7] Mann T, Martin A W, Thiersch J B. Male reproductive tract, spermatophores and spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*[J]. Nature, 1966, 211(5055):1279-1282.
- [8] Maxwell W L. Spermiogenesis of *Eledone cirrhosa* Lamarck (Cephalopoda, Octopoda)[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1974, 186(1083):181-190.
- [9] Maxwell W L. Spermiogenesis of *Eusepia officinalis* (L.), *Loligo forbesi* (Steenstrup) and *Alloteuthis subulata* (L.) (Cephalopoda, Decapoda)[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1975, 191(1105):527-535.
- [10] Fields W G, Thompson K A. Ultrastructure and functional morphology of spermatozoa of *Rossia paci*[J]. Canadian Journal of Zoology, 2011, 54(6):908-932.

- [11] Healy J M. Ultrastructure of spermiogenesis in *Vampyroteuthis infernalis* Chun: A relict cephalopod mollusk[J]. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 1990, 44(1):95-107.
- [12] Martínezsoler F, Kurtz K, Chiva M. Sperm nucleomorphogenesis in the cephalopod *Sepia officinalis*[J]. Tissue & Cell, 2007, 39(2):99-108.
- [13] Ribes E, Giménezbonafé P, Martínezsoler F, et al. Chromatin organization during spermiogenesis in *Octopus vulgaris* I: Morphological structures[J]. Molecular Reproduction & Development, 2004, 68(2):223-231.
- [14] Healy J M. Ultrastructure of spermatozoa and spermiogenesis in *Spirula spirula* (L.): Systematic importance and comparison with other cephalopods[J]. Helgoländer Meeresuntersuchungen, 1990, 44(1):109-123.
- [15] 陈新军, 刘必林, 王尧耕. 世界头足类[M]. 北京: 海洋出版社, 2009:1-699.
- [16] 高晓兰, 蒋霞敏, 乐可鑫, 等. 野生虎斑乌贼不同组织营养成分分析及评价[J]. 动物营养学报, 2014, 26(12):3858-3867.
- [17] 黄建盛, 陈刚, 张健东, 等. 野生虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)肌肉主要营养成分分析及评价[J]. 营养学报, 2014, 36(5):502-504.
- [18] 陈道海, 文菁, 赵玉燕, 等. 野生与人工养殖的虎斑乌贼肌肉营养成分比较[J]. 食品科学, 2014, 35(7):217-222.
- [19] Thanonkaew A, Benjakul S, Visessanguan W. Chemical composition and thermal property of cuttlefish (*Sepia pharaonis*) muscle[J]. Journal of Food Composition & Analysis, 2006, 19(2):127-133.
- [20] Minton J W. The pattern of growth in the early lifecycle of individual *Sepia pharaonis*[J]. Marine & Freshwater Research, 2004, 55(4):415-422.
- [21] 蒋霞敏, 罗江, 彭瑞冰, 等. 水泥池养殖条件下虎斑乌贼的生长特性[J]. 宁波大学学报(理工版), 2014, 27(2):1-6.
- [22] 陈道海, 王雁, 梁汉青, 等. 虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)胚胎发育及孵化历期观察[J]. 海洋与湖沼, 2012, 43(2):394-400.
- [23] 陈道海, 郑亚龙. 虎斑乌贼(*Sepia pharaonis*)繁殖行为谱分析[J]. 海洋与湖沼, 2013, 44(4):931-936.
- [24] 彭瑞冰, 乐可鑫, 蒋霞敏, 等. 虎斑乌贼受精卵卵黄营养成分分析[J]. 水产学报, 2015, 39(7):1034-1042.
- [25] 阮鹏, 蒋霞敏, 韩庆喜, 等. 社会等级因素对虎斑乌贼生长、存活及相关酶活的影响[J]. 水产学报, 2016, 40(12):1897-1905.
- [26] 王双健, 丁玉惠, 周爽男, 等. 虎斑乌贼喷墨卵与正常卵的比较[J]. 水产学报, 2017, 41(3):366-373.
- [27] Fawcett D W, Anderson W A, Phillips D M. Morphogenetic factors influencing the shape of the sperm head[J]. Developmental Biology, 1971, 26(2):220-251.

Spermatogenesis and sperm ultrastructure of *Sepia pharaonis*

CHEN Qi-cheng, JIANG Xia-min*, HAN Qing-xi, PENG Rui-bing, JIANG Mao-wang, HAN Qing-gong
(School of Marine Sciences, Ningbo University, Ningbo 315211, China)

Abstract: In order to explore the reproductive biology and provide theoretical guidance for the artificial breeding of *Sepia pharaonis*, the sperm ultrastructure of *Sepia pharaonis* and the changes of organelles during spermatogenesis were examined by scanning electron microscopy and transmission electron microscopy. There are five developmental stages of spermatogenesis in *Sepia pharaonis*: spermatogonium, primary spermatocyte, secondary spermatocyte, spermatid, and mature spermatozoon. The nucleus underwent a longitudinal elongation of lateral contraction and eventually became cylindrical. The posterior nuclear fossa diverged from the center of the nucleus. Chromatin in the nucleus underwent flocculation, homogenization, density of fine particles, fine fibers and coarse fibers, eventually condensing into regions of high electron density. The shape of mitochondria changed from a vacuole to a spheroidal shape. Mitochondria moved from the periphery of the acrosomal vesicle to the nucleus of the nucleus, and finally gathered on the side of the flagella to form a mitochondrial spur. The spermatozoon was 93.00 μm and consisted of the head and the tail. The head that looked like a long pepper was 7.64 μm and consisted of acrosome and nucleus. The tail can be divided into mitochondrial spur and flagella. The flagellum was 86.30 μm and surrounded by nine bundles of coarse fibers forming a “9+9+2” array.

Key words: *Sepia pharaonis*; spermatogenesis; ultrastructure

(责任编辑 史小丽)