

소라, *Batillus cornutus*의 정자형성과정

정귀권 · 박정준¹ · 이재우¹ · 이정식^{1,†}

완도수산고등학교, ¹전남대학교 수산해양대학 수산생명의학과

Spermatogenesis of the Spiny Top Shell, *Batillus cornutus* (Lightfoot, 1786) (Gastropoda: Turbinidae)

Gui Kwon Jung, Jung Jun Park¹, Jae Woo Lee¹ and Jung Sick Lee^{1,†}

Wando Fisheries High School, Wando 537-801, Korea

¹Dept. of Aqualife Medicine, Chonnam National University, Yeosu 550-749, Korea

ABSTRACT : This study describes the spermatogenesis and sperm ultrastructure of the spiny top shell, *Batillus cornutus* using light and electron microscopy. The spiny top shells were collected by divers in the coastal water of Wandogun, Cheollanamdo, Korea(N 34°13', E 126°47') at May 2003. Spiny top shells of 60.0~69.9 mm in shell height were used in this study. The testis comprises many spermatogenic follicles which contains germ cells in different developmental stages. The primary spermatocytes in the pachytene stage were characterized by synaptonemal complexes. The early spermatids were characterized by appearance of Golgi complex, increased karyoplasmic electron density and tubular mitochondria. In early spermatid the mass of proacrosomal granules consists of numerous heterogeneous granules with high electron density. From the mid-stage of spermiogenesis the well-developed mitochondria aggregate posterior to the nucleus, and surround the proximal and distal centrioles. In this stage, proacrosomal granules are condensed and form a acrosome with thin envelope. During the late spermiogenesis, the acrosome begins to elongate and then became conical. The sperm consists of head, mid-piece and tail. The head comprises a round nucleus and a conical acrosome. Acrosomal rod of microfibrils is observed between nucleus and acrosome. Five mitochondria observed in mid-piece. And tail has the typical "9+2" microtubular system originates from the centrioles.

Key words : *Batillus cornutus*, Spermatogenesis, Sperm morphology, TEM.

요 약 : 본 연구는 광학현미경과 전자현미경을 이용하여 소라, *Batillus cornutus*의 정자형성과정과 정자의 미세구조를 관찰하였다. 소라는 2003년 5월에 전라남도 완도군 연안에서 잠수하여 채집하였다. 실험개체의 크기는 각고 60.0~69.9 mm였다. 소라의 정소는 다수의 정자형성소낭으로 구성되며, 이들 소낭 내에는 다양한 발달단계를 가지는 생식세포들이 존재하였다. 태사기의 제 1정모세포에서는 연접사복합체가 관찰되었다. 초기의 정세포에서는 골지체의 출현, 핵질 전자밀도의 증가 및 관상의 미토콘드리아가 확인되었다. 초기 정세포에서 관찰되는 아첨체과립은 전자밀도가 높은 작은 이형과립들로 구성되어 있었다. 정자변태과정의 중기부터는 핵의 후방에서 중심립이 확인되며, 이들 중심립을 중심으로 잘 발달되어진 미토콘드리아들이 위치하고 있었다. 이 시기에 아첨체과립은 응축되며, 얇은 막을 가진 침체를 형성한다. 후기 정자변태과정 동안에 침체는 길게 신장되어 원뿔모양으로 변화한다. 정자는 두부, 중편, 미부로 구성된다. 정자의 두부는 원형의 핵과 원뿔모양의 침체로 구성되며, 미세섬유로 구성된 침체기둥이 핵과 침체 사이에 존재하고 있었다. 중편에는 5개의 미토콘드리아가 존재하고 있었다. 정자의 꼬리는 중심립에서 유래된 미세소관의 전형적인 "9+2" 구조를 하고 있었다.

서 론

무척추동물의 정자형성과정이나 정자의 미세구조에 관한 연구는 이들의 계통 유연관계를 설명하는데 중요한 자료를 제공하며(Popham, 1979), 아울러 이들 동물의 양식산업에 중요한 정보를 제공할 수 있다.

무척추동물의 정자는 크게 체외수정형 정자와 체내수정형

† 교신저자: 전남 여수시 둔덕동 산 96-1, 전남대학교 수산해양대학 수산생명의학과, (우) 550-749, (전) +82-61-659-3172, (팩) +82-61-659-3172, E-mail: ljs@chonnam.ac.kr

정자로 구분되는데, 보통 체외수정형 정자는 primitive type이며, 체내수정형 정자는 modified type이다(Franzén, 1956, 1983; Bernard & Hodgson, 1985; Ó Foighil, 1985; Hodgson & Bernard, 1986b; Reunov & Hodgson, 1994).

복족류의 정자형성에 관한 형태학적 연구는 *Chorus gigantes*(Jaramillo *et al.*, 1986)와 *Viviparus ater*(Ottaviani *et al.*, 2001)에 관한 연구를 비롯한 다수의 보고(Koike & Nishiwaki, 1980; Selmi & Giusti, 1983; Healy & Jamieson, 1981, 1991; Giusti & Selmi, 1982a, b; Healy, 1982a, b, 1983, 1988, 1991; Kohnert & Storch, 1984; Koike, 1985; Hodgson, 1997)를 통하여 복족류 계통학에 새로운 자료를 제공하였다.

국내에서 복족류의 정자형성과정에 관한 연구는 전복류(Lee, 1974)와 피빨고둥, *Rapana venosa*(Chung *et al.*, 1993) 등에 관한 보고가 있으나 만족할 만큼 충분하지는 않다. 소라, *Batillus cornutus*는 우리나라 동해 남부와 남해안 및 제주도 연안 일대와 일본의 남부 연안 그리고 중국의 황해 연안 등지의 암초성 해안에 서식하고 있는 정착성 복족류로서, 전복과 더불어 중요한 식량 자원으로 이용되고 있어 산업적으로 매우 중요한 위치에 있다(Yoo, 1988). 본 연구에서는 소라 정소의 구조, 정자형성과정 및 정자의 미세구조를 기재하여 이를 보고하고자 한다.

재료 및 방법

본 연구에 사용한 소라는 2003년 5월 전라남도 완도군 청산면 모도리 연안(N 34° 13', E 126° 47')에서 다이버에 의해 채집하였다. 소라의 크기는 각고(shell height) 60.0~69.9 mm의 성체였다. 채집된 재료는 측정 형질을 계측한 후, 패각을 제거하고 생식소가 연결된 간체장 부위를 고정하였다.

광학현미경 관찰용 조직표본의 제작은 시료를 Bouin 용액으로 고정하고, 파라핀 절편법에 의해 4~6 μ m 두께로 연속 절편하여 Mayer's hematoxylin과 0.5% eosin(H-E)의 비교염색과 Masson 삼중염색을 실시하였다.

투과전자현미경(TEM) 조직표본 제작은 0.1 M phosphate buffer(pH 7.5)로 완충시킨 2.5% glutaraldehyde 용액으로 전고정하였으며, 1% osmium tetroxide(O₈O₄)로 후고정한 후, 0.1 M phosphate buffer로 세척하고, ethanol로 단계별 탈수하여 포매하였다. 그리고 두께 약 70 nm의 ultrathin

section을 제작하여 TEM(JEM-1200EXII, JEOL)으로 관찰하였다.

결 과

조직학적 관찰 결과, 소라는 자웅이체였다. 정소는 외부의 얇은 외막과 간체장 사이에 존재하며, 외막은 외부의 상피층과 내부의 결합조직층으로 이루어져 있었다. 정소의 내부 구조는 다수의 정소소엽(spermatogenic follicle)으로 이루어져 있었다(Fig. 1A). 정소가 성숙함에 따라 소엽들은 신장되어 발달하여 구분이 불분명해지며, 외막은 얇아진다. 방정을 마치면 이들 소엽들은 퇴화되며, 외막은 정소 위축과 함께 점차 다시 회복되어 두꺼운 층을 이룬다. 소라의 정자형성과정은 정소소엽 내강에서 진행되는데, 정소소엽 상피층은 단층으로 편평형 또는 입방형 세포들로 구성되며, 이들 세포의 핵은 둥근 다각형이고, 내강으로 다양한 크기의 공포상 분비물질을 분비하는 것이 확인되었다(Fig. 2A).

광학현미경 상에서 소라의 정소발달단계는 생식세포의 우점정도에 따라 비활성기(inactive stage), 초기활성기(early active stage), 후기활성기(late active stage), 완숙기(ripe stage), 방출 및 퇴화기(spent and degenerative stage)로 구분할 수 있었다(Figs. 1B~E). 정자형성과정은 이들 세포의

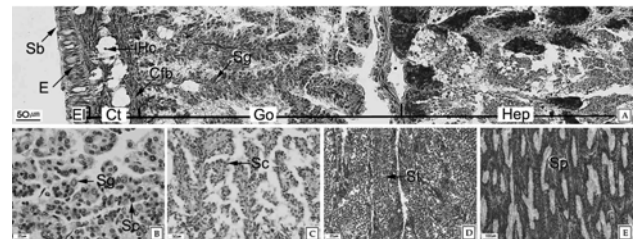


Fig. 1. Structure and development of testis of the spiny top shell, *Batillus cornutus*. A: Cross section of testis and hepatopancreas. Gonad (Go) is located between outer envelope and hepatopancreas (Hep). Masson's trichrome stain. B: Inactive stage. Note the spermatogonia (Sg). H-E stain. C: Early active stage. Section showing the spermatocytes (Sc). H-E stain. D: Late active stage. Note the numerous spermatids (St). H-E stain. E: Ripe stage. Note the basophilic sperm bundles (Sp). H-E stain. Cfb, collagen fiber bundle; Ct, connective tissue; E, epithelium; EL, epidermal layer; Hc, hemolymph sinus; Sb, striated border.

미세구조적 특징에 따라 정원세포기, 정모세포기, 정세포기, 정자기로 구분하였다.

정원세포들은 정소발달단계 가운데 주로 비활성기에 관찰되는데, 이들 세포의 형태는 원형이었다. H-E 염색 결과, 핵 내부에서는 hematoxylin에 강하게 염색되는 호염기성의 인이 관찰되었다(Fig. 1B).

투과전자현미경(TEM) 표본에서 간기의 정원세포는 원형에 가깝다. 핵은 직경 약 10 μm 크기의 원형으로 세포의 대부분을 차지하며, 핵 내에는 미세한 이형염색질이 고르게 산재하고, 전자밀도가 높은 인을 가지고 있었다. 세포질의 세포소기관들은 미발달된 상태였다(Fig. 2B). 분열기의 정원세포 핵은 원형으로 여전히 세포의 80% 정도를 차지하며, 핵질에는 이형염색질이 산재하고 있었고, 세포질에서는 소수의 미토콘드리아들이 관찰되었다(Fig. 2C).

정모세포들은 정소발달단계 가운데 주로 초기활성기에 관찰되었다. 핵 내부에서는 정원세포기와는 달리 호염기성의 인은 관찰되지 않았으나, 호염기성의 미세한 과립들이 관찰되었다(Fig. 1C).

TEM 관찰 결과, 정모세포들의 핵은 원형이었으며, 핵 내에는 과립상의 이형염색질과 일부 응축된 이형염색질 덩어리들이 존재하고 있었다(Fig. 2D). 제 1감수분열 전기에 정모세포의 핵질에서는 연접사복합체(synaptonemal complex)와 응축된 이형염색질의 덩어리를 관찰할 수 있었으며, 세포질에는 미토콘드리아들이 존재하고 있었다(Fig. 2E).

정세포들은 초기활성기에도 일부 관찰되지만, 대부분은 후기활성기에 나타났다. 이들 세포는 정모세포보다 핵이 더욱 위축되어 hematoxylin에 진하게 염색되었다(Fig. 1D).

TEM 관찰 결과, 정세포들은 정자로 분화되는 과정인 정자변태과정에서 침체의 형성, 핵질의 응축과 핵의 변형이 나타났으며, 중편과 편모의 형성이 관찰되었다. 침체형성과정은 초기정세포에서부터 관찰되었다. 초기정세포의 핵 부근 세포질에는 잘 발달된 골지체가 나타났으며, 골지체의 내강과 성숙면 근처에서는 미세한 과립상의 아침체과립(proacrosomal granule)들이 관찰되었다(Fig. 3A). 정세포의 분화가 진행되면서, 골지체 내강의 미세한 과립들은 서로 융합되면서 크기와 전자밀도가 증가하여 직경 약 150 nm 크기의 아침체과립들을 형성하였다. 이 시기에 핵의 형태는 거의 원형이었다(Fig. 3B). 그 후 아침체과립들은 핵막에 인접하여 크기 1 μm 내외의 아침체포(proacrosomal vesicle)를 형성하며, 아침체포

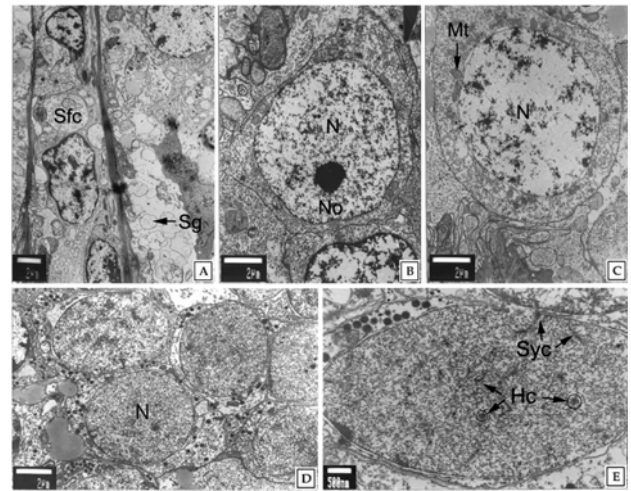


Fig. 2. Gem cell ultrastructure in early spermatogenesis of the spiny top shell, *Batillus cornutus*. A: Section showing the spermatogenic follicle cell (Sfc) and secretory granules (Sg) in the early spermatogenesis. B: Spermatogonium of interphase. C: Spermatogonium of multiplicative stage. D: Section showing the spermatocytes. E: Primary spermatocyte of pachytene stage. Section showing the heterochromatin clumps (Hc) and synaptonemal complex (Syc). Mt, mitochondrion; N, nucleus; No, nucleolus.

내부의 과립들은 균질화 되면서 전자밀도는 감소하였다. 핵의 형태는 차츰 폭이 넓은 타원형으로 바뀌고 핵질은 이형염색질이 덩어리로 응축되면서 진정염색질과 명확하게 구분되었다(Fig. 3C). 중기의 정세포 단계가 되면, 핵의 상부는 함입되며, 아침체포는 크기와 내부의 전자밀도가 증가하면서 핵 상부의 함입된 부분을 차지하게 된다(Fig. 3D). 핵질은 과립상의 이형염색질의 분포비율이 높아지고, 핵의 후방에는 미토콘드리아들이 위치한다(Fig. 3E). 그리고 핵의 형태는 타원형으로 차츰 길게 신장되고 핵의 후방에서는 중심립이 확인되며, 이들 중심립을 중심으로 미토콘드리아들이 배열한다(Fig. 3F). 정세포 후기에 핵은 더욱 길어지며, 핵질 내부의 과립상의 이형염색질은 더욱 조밀해진다. 아침체는 차츰 타원형에서 고깔모양으로 신장되었다(Fig. 3G).

정자들은 정소발달단계의 완숙기에 주로 관찰되었다. 다수의 정자들은 정자다발을 이루는데, H-E 염색에서 정자의 두부들이 모여 있는 부분은 강한 호염기성을 나타냈으며, 미부들이 모여 있는 부분은 호산성으로 반응하여 물결모양을 나타냈다(Fig. 1E).

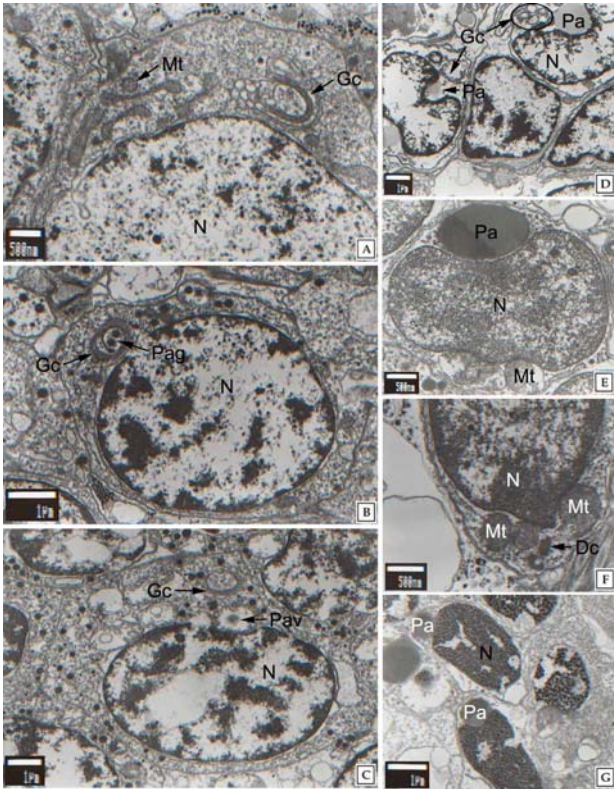


Fig. 3. Spemiogenesis of the spiny top shell, *Batillus cornutus*.

A: Ultrastructure of early spermatid. Section showing the well-developed Golgi complex (Gc) and mitochondria (Mt) at the anterior of nucleus (N). B: Section showing the nucleus with electron-dense heterochromatin and the formation of proacrosomal granules (Pag). C: Ultrastructure of early spermatid. Section showing the formation of the proacrosomal vesicle (Pav). D: Mid-spermatid. Section showing the formation of proacrosome (Pa). E: Longitudinal section of spermatid showing the proacrosome and the well-developed mitochondria. F: Late spermatid. Section showing the well-developed mitochondria near the centrioles (Dc). G: Longitudinal section of spermatid showing the proacrosome and condensed granular karyoplasm.

TEM 표본에서 완숙된 정자는 두부, 중편, 미부로 구성되어 있었다. 두부는 긴 총알형으로 핵과 침체로 구성되어 있었으며, 두부의 길이는 약 $4.8 \mu\text{m}$ 였다. 침체는 긴 고깔형으로 전자밀도가 다른 두 부분으로 구별되며, 길이는 약 $2.3 \mu\text{m}$, 가운데 직경은 약 940 nm 였다. 핵과 침체 사이의 중앙에는 정자의 길이 방향으로 미세섬유로 구성된 침체기둥(acrosomal rod)이 위치하고 있었다. 핵은 장방형으로 길이는 약 $2.6 \mu\text{m}$,

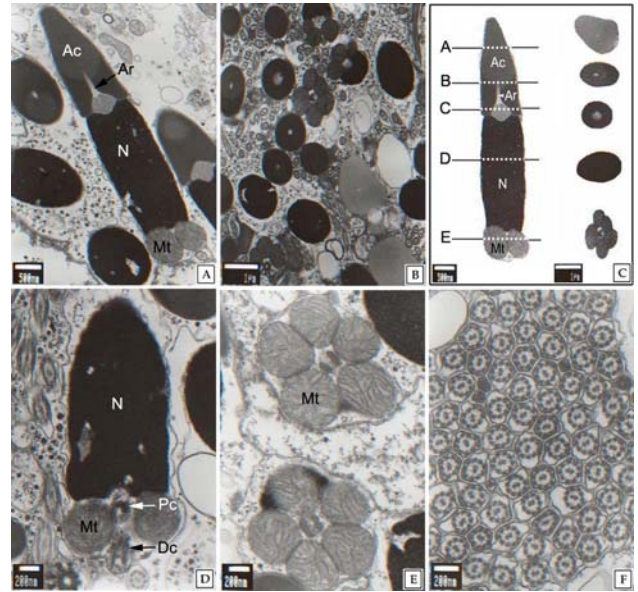


Fig. 4. Ultrastructure of testicular sperm of the spiny top shell, *Batillus cornutus*. A: Longitudinal section of sperm head and mid-piece. B and C: Cross section of sperm head and mid-piece. D: Longitudinal section of mid-piece. E: Cross section of mid-piece showing the five mitochondria (Mt). F: Cross section of tail showing the “9+2” structure. Ac, acrosome; Ar, acrosomal rod; Dc, distal centriole; N, nucleus; Pc, proximal centriole.

직경은 $1.1 \mu\text{m}$ 내외였다(Figs. 4A~D). 정자 중편부의 중단면에서는 중앙에 기저중심립과 원위중심립을 중심으로 한 층의 미토콘드리아가 관찰되었으며(Fig. 4D), 횡단면에서는 중심립을 중심으로 다섯 개의 미토콘드리아가 확인되었다(Fig. 4E). 정자의 꼬리는 하나이며, 횡단면에서 꼬리의 직경은 약 200 nm 였고, 주변미세소관과 중심미세소관으로 이루어진 “9+2”의 구조인 편모축사를 원형질막이 싸고 있는 것이 확인되었다(Fig. 4F).

고찰

소라의 성은 자웅이체이며, 생식소는 패각 내 나선상의 간체장을 싸고 후부 끝까지 연장되어 있다. 정소의 내부는 다수의 정자형성소낭(spermatogenic follicle)으로 이루어져 있어 피빨고둥, *Rapana venosa*(Chung *et al.*, 1993), 밤고둥과의 구멍밤고둥, *Chlorostoma argrostoma turbinata*(Kim *et al.*, 1996) 및 다슬기과의 꽃체다슬기, *Semisulcospira gott-*

schei(Chang, 2002) 등과 유사하였다.

정자형성과정 가운데 정원세포로부터 완숙정자로 이르는 동안 중요한 형태학적 변화는 연접사복합체(synaptonemal complex)의 출현, 세포형태의 변화, 침체 및 편모형성을 들 수 있다.

연접사복합체는 제 1정모세포를 규정할 수 있는 중요한 형질인데(Billard, 1984), 이러한 특징은 본 연구에서도 뚜렷하게 관찰되어 다른 종과 마찬가지로 소라의 정자형성과정에서도 제 1정모세포를 규정하는 형질로 이용될 수 있을 것이다. 복족류의 정자형성과정의 전체적인 기간이나 또는 각 단계별 소요기간은 보고된 바 없다. 하지만 제 1정모세포시기에 연접사복합체의 관찰이나 침체형성과정에서 골지체 활성 관찰의 용이성 차이로 볼 때 각 단계별 소요시간은 분류군에 따라 다소 다를 것으로 판단된다. 즉, 제 1감수분열의 전기 가운데 태사기(pachytene stage)가 긴 종에서는 연접사복합체의 관찰이 비교적 쉬울 것이며, 침체형성과정에서 서서히 진행되는 종에서도 이 과정의 세부적인 특징을 관찰하기 쉬울 것이다.

세포형태의 변화는 주로 핵질의 응축과 세포질의 소실에 따른 것인데, 핵질 가운데 이형염색질의 응축은 기본적으로 과립상(granular pattern), 섬유상(fibrillar pattern) 및 판상(lamellar pattern)의 세 가지로 구분된다(Yasuzumi, 1974).

본 연구에서 관찰된 소라의 경우, 초기정세포의 핵질은 전자밀도가 높은 과립상이며, 이 후 핵에서는 과립상의 염색질 분포가 증가되고, 정세포 분화 말기에 과립상의 염색질이 밀집되어 나타나면서 핵이 신장되는 것을 관찰할 수 있었으므로 염색질의 응축형태는 과립상에 해당된다.

정자의 침체는 주로 침체포(acrosomal vesicle)와 침체기둥으로 구성되는데, 침체포를 형성하는 아침체과립은 골지체로부터 유래되며(Dohnen, 1983), 이들 골지체의 활성 및 침체포의 형성 시기는 보통 초기정세포 단계이다(Hodgson & Bernard, 1986a). 그리고 섬유상의 침체기둥은 원시복족목, 갈고둥과에 속하는 *Neritina communis*(Kohnert & Storch, 1984)와 *Bathynnerita naticoidea*(Hodgson et al., 1998)에서도 보고되어 있다.

소라 정자의 침체도 침체과립과 섬유상의 침체기둥으로 구성되어 있었는데, 침체포는 정세포 시기에 활성화된 골지체로부터 형성되며, 침체기둥은 정세포 후기에 형성되는 것으로 관찰되었다.

동물의 정자는 연구자와 분류 기준에 따라 다소 차이가 있는데, Franzén(1956)은 정자를 체외수정형(aquasperm) 종들이 가지는 primitive type과 체내수정형(introsperm) 종들이 가지는 modified type으로 구분하였다. 그리고 Jamieson(1991)은 정자를 수정장소에 따라 체외수정형과 체내수정형으로 구분하였으며, 침체의 유무에 따라 침체형정자(acrosomal sperm)과 무침체형정자(anacrosomal sperm)로 구분하였다.

Primitive type 정자들의 형태학적 특징은 두부는 핵과 침체로 길이는 약 4~6 μm (Healy, 1988)으로 짧다. 중편은 4~5개의 미토콘드리아로 구성되며, 편모는 하나로 "9+2" 구조이다. 연체동물의 이매패강, 굴족강, 복족강에 속하는 체외수정 종의 정자는 보통 primitive type에 속한다(Healy, 1988; Matos et al., 1997).

Modified type의 정자는 주로 전새아강(Prosobranchia)의 중복족목(Mesogastropoda), 신복족목(Neogastropoda), Caenogastropoda, 이복족목(Heterogastropoda)과 후새아강(Opisthobranchia)의 체내수정 종에서 관찰된다(Healy, 1988).

Neritina communis(Kohnert & Storch, 1984)의 정자는 원뿔 모양의 침체와 함께 침체기둥, 긴 두부, 중편으로 구성되며, 중편에는 두 개의 미토콘드리아를 가진다. 이와 같이 갈고둥과의 *Bathynnerita naticoidea*(Hodgson et al., 1998)와 삿갓조개과에 속하는 *Tectura tesudinalis*는 modified type의 정자를 가진다(Buckland-Nicks & Howley, 1997).

후새아강의 Retusidae(Healy, 1982b)와 Architectonicidae(Healy, 1982c) 그리고 전새아강, 중복족목 난우렁과(Viviparidae)(Ishizaki & Kato, 1958; Yasuzumi & Tanaka, 1958)와 Cerithiacea(Healy, 1983), Cyclophoracea(Healy, 1984) 정자의 두부는 핵과 침체로 구성되며, 핵이 짧다. 또한, 기부에 함입부가 있고, 침체는 원뿔형이다. 중편은 나선형으로 미토콘드리아가 존재한다. Glycogen piece는 글리코젠 과립이 축사를 에워싸고 있다. 중편과 glycogen piece의 연접부에 전자밀도가 높은 고리구조가 있으며, 말단부는 원형질막으로만 축사를 에워싸고 있으며 짧다. 신복족목의 정자는 중복족목과 유사하다고 보고하였다(Walker & MacGregor, 1968; West, 1978). 핵은 길고 판 모양으로 핵의 하단부에는 축사가 형성되어 있다. 그러나 Muricoidea와 Conoidea는 핵이 짧으며, 얇은 기저 함입부가 존재한다(Healy, 1988).

Caenogastropoda의 *Bembicium auratum*(Healy, 1996) 정

자의 형태학적 특징을 살펴보면, 두부의 첨체포(acrosomal vesicle)는 원뿔형으로 함입부에 첨체간 그리고 얇은 첨체포가 발달하였다. 핵은 짧은 막대모양이다. 중편은 축사와 7~9개의 나선형으로 배열된 미토콘드리아로 이루어져 있다. Glycogen piece는 글리코겐 과립이 9개 관으로 축사를 에워싸고 있으며, “9+2” 축사의 미세소관으로 되어 있다. *Pyrazus ebeninus* 정자의 중편은 4개의 나선형이 아닌 미토콘드리아가 두 개는 크고, 두 개는 작은 결정체 판과 과립상의 기질로 구성되어 있다(Healy, 1982b).

Hylander & Summers(1977)는 정자 두부의 길이, 모양 그리고 첨체구조가 난모세포의 난막과 연관이 있다고 하였으며, Chang(2002)은 다슬기류는 수정 시 두꺼운 난막의 젤리층을 쉽게 통과하기 위해서 정자의 첨체가 화살촉 모양을 하고 있는 것으로 추정하였는데, 추후 소라에서도 난모세포의 난막 구조에 대해서는 세부적인 연구를 통하여 이러한 유연관계를 확인할 필요가 있을 것으로 판단된다.

인용문헌

- Bernard RTF, Hodgson AN (1985) The fine structure of the sperm and spermatid differentiation in the brown mussel *Perna perna*. *S Afr J Zool* 20:5-9.
- Billard R (1984) Ultrastructural changes in the spermatogonia and spermatocytes of *Poecilia reticulata* during spermatogenesis. *Cell Tissue Res* 237:219-226.
- Buckland-Nicks J, Howley B (1997) Spermiogenesis and sperm structure in relation to early events of fertilization in the limpet *Tectura testudinalis* (M.). *Biol Bull* 193(3): 306-319.
- Chang HJ (2002) Reproductive cycle and parturition induction in three species of the Pleuroceridae. Master Thesis Pukyong Nat'l Univ, Pusan, pp 1-68.
- Chung EY, Kim SY, Kim YG (1993) Reproductive ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, depositions of egg capsules and hatchings of larvae. *J Malacol* 9(2):1-15.
- Dohnen MR (1983) 1. Gametogenesis. In: Verdonk NH, van den Biggelaar JAM, Tompa AS (Eds.), *The Mollusca*, Vol 3, Development. Academic Press, New York, pp. 1-48.
- Franzén Å (1956) On spermiogenesis, morphology of the spermatozoon, and biology of fertilization among invertebrates. *Zool Bidr Uppsala* 31:355-482.
- Franzén Å (1983) Ultrastructural studies of spermatozoa in three bivalve species with notes on evolution of elongated sperm nucleus in primitive spermatozoa. *Gamete Res* 7:199-214.
- Giusti F, Selmi MG (1982a) The atypical sperm in the pro-sobbranch molluscs. *Malacologia* 22:171-181.
- Giusti F, Selmi MG (1982b) The morphological peculiarities of the typical spermatozoa of *Theodoxus fluviatilis* (L.) (Neritoidea) and their implications for motility. *J Ultrastruct Res* 78:166-177.
- Healy JM (1982a) An ultrastructural examination of developing and mature euspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potaminidae). *Zoomorphology* 100:157-175.
- Healy JM (1982b) Ultrastructure of the spermatozoon of an opisthobranch, *Tornatina* sp. (Mollusca, Gastropoda, Retusidae). *Zool Scr* 11:221-226.
- Healy JM (1982c) Ultrastructure of spermiogenesis of *Philippia (Psilaxis) oxytropis* with special reference to the taxonomic position of the Architectonicidae (Gastropoda). *Zoomorphology* 101:197-214.
- Healy JM (1983) Ultrastructure of euspermatozoa of cerithiacean gastropods (Prosobranchia: Mesogastropoda). *J Morphol* 178:57-75.
- Healy JM (1984) The ultrastructure of gastropod spermatozoa and spermiogenesis. PhD. Thesis Queensland Univ, Brisbane, pp 1-370.
- Healy JM (1988) Sperm morphology and its systematic importance in the Gastropoda. *Malacol Rev* 4:251-266.
- Healy JM (1991) Sperm morphology in the marine gastropod *Architectonica perspectiva* (Mollusca). Unique features and systematic relevance. *Mar Biol* 109:59-65.
- Healy JM (1996) Euspermatozoan ultrastructure in *Bembicium auratum* (Gastropoda): Comparison with other Caenoga-

- stropoda especially other Littorinidae. *J Mollus Stud* 62(1): 57-63.
- Healy JM, Jamieson BGM (1981) An ultrastructural examination of developing and mature paraspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). *Zoomorphology* 98:101-119.
- Healy JM, Jamieson BGM (1991) Ultrastructure of spermiogenesis in the gastropod *Heliacus variegatus* (Architectonicidae), with description of a banded periaxonemal helix. *Mar Biol* 109:67-77.
- Hodgson AN (1997) Paraspermatozoa in gastropod molluscs. *Invert Reprod Dev* 31:31-38.
- Hodgson AN, Bernard RTF (1986a) Ultrastructure of the sperm and spermatogenesis of three species of Mytilidae (Mollusca: Bivalvia). *Gamete Res* 15:123-135.
- Hodgson AN, Bernard RTF (1986b) Observations on the ultrastructure of the spermatozoon of two mytilids from the south-west coast of England. *J Mar Biol Ass UK* 66:385-390.
- Hodgson AN, Ecklebarger KJ, Young CM (1998) Sperm morphology and spermiogenesis in the methane-seep mollusc *Bathynnerita naticoidea* (Gastropoda: Neritacea) from the Louisiana Slope. *Invertebr Biol* 117(3):199-207.
- Hylander BL, Summers RG (1977) An ultrastructural analysis of gametes and early fertilization in two bivalve molluscs, *Chama macerophylla* and *Spisula solidissima*, with special reference to gamete binding. *Cell Tissue Res* 182:469-489.
- Ishizaki T, Kato K (1958) The fine structure of atypical spermatozoa of the pond snail *Viviparus malleatus*. *Zool Magaz (Tokyo)* 67:286-295.
- Jamieson BGM (1991) Fish evolution and systematics evidence from spermatozoa. Cambridge University Press, New York, pp 1-319.
- Jaramillo R, Garrido O, Jorquera B (1986) Ultrastructural analysis of spermiogenesis and sperm morphology in *Chorus giganteus* (Lesson, 1829) (Prosobranchia: Muriidae). *Veliger* 29:217-225.
- Kim BH, Choi KS, Lee YD (1996) Study on the reproductive cycle of the top shell, *Chlorostoma argrostoma turbinata*. *Bull Mar Res Inst Cheju Nat'l Univ* 20(1):9-15.
- Kohnert R, Storch V (1984) Ultrastructure of sperm cells and spermiogenesis of *Neritina communis* (Quoy and Gaimard) (Mollusca, Gastropoda). *Zool Anz* 212(1):85-94.
- Koike K (1985) Comparative ultrastructural studies on the spermatozoa of the Prosobranchia (Mollusca: Gastropoda). *Sci Rep Fac Educ Gumna Univ* 34:33-153.
- Koike K, Nishiwaki S (1980) The ultrastructure of dimorphic spermatozoa in two species of the Strombidae (Gastropoda: Prosobranchia). *Venus* 38:259-274.
- Lee TY (1974) Histological study on gametogenesis and reproductive cycle of abalones of the Korean coasts. *Bull Pusan Fish Coll* 14(1):59-67.
- Matos E, Matos P, Casal G, Azevedo C (1997) Ultrastructural aspects of the spermatozoon of *Natica marochiensis* (G.) (Mollusca, Gastropoda) of the north littoral of Brazil. *Rev Bras Zool* 14(3):589-594.
- Ó Foighil D (1985) Fine structure of *Lasaea subviridis* and *Mysella tumida* sperm (Bivalvia, Galeommatacea). *Zoomorphology* 105:125-132.
- Ottaviani E, Rebecchi B, Fantin AMB (2001) Spermatozoa of *Viviparus ater* (Mollusca, Gastropoda, Prosobranchia). An ultrastructural study. *Ital J Zool* 68:187-194.
- Popham JD (1979) Comparative spermatozoon morphology and bivalve phylogeny. *Malacol Rev* 12:1-20.
- Reunov AA, Hodgson AN (1994) Ultrastructure of the spermatozoa of five species of South African bivalves (Mollusca), and an examination of early spermatogenesis. *J Morphol* 219:275-283.
- Selmi MG, Giusti F (1983) The atypical spermatozoon of *Theodoxus fluviatilis* (L.). (Gastropoda, Prosobranchia). *J Ultrastruct Res* 84:173-181.
- Walker MH, MacGregor HC (1968) Spermatogenesis and the structure of the mature sperm in *Nucella lapillus* (L.). *J Cell Sci* 3:95-104.
- West DL (1978) Reproductive biology of *Colus simpsoni* (Prosobranchia, Buccinidae). II. Spermiogenesis. *Veliger*

- 21:1-9.
- Yasuzumi G (1974) Electron microscope studies on spermatogenesis in various animal species. *Int'l Rev Cytol* 37:53-119.
- Yasuzumi G, Tanaka H (1958) Spermatogenesis in animals as revealed by electron microscopy. VI. Researches on the spermatozoon dimorphism in a pond snail *Cipangopaludina malleata*. *J Biophys Biochem Cytol* 4:621-632.
- Yoo J-S (1988) *Korean Shells in Colour*. IJiSa Publishing Co, Seoul, pp 1-196.