

북방전복 *Haliotis discus hannai* 난자형성과정 동안 난모세포의 형태 및 계측형질 변화

주선미, 이정식

전남대학교 수산생명의학과

Changes of Morphology and Morphometric Characteristics of the Oocyte during Oogenesis of the Abalone *Haliotis discus hannai*

Sun Mi Ju and Jung Sick Lee

Department of Aqualife Medicine, Chonnam National University, Yeosu 59626, Korea

ABSTRACT

The developmental stage of germ cells during oogenesis can be categorized into six stages with histological features: (1) oogonium, (2) previtellogenic oocyte, (3) initial vitellogenic oocyte, (4) early active vitellogenic oocyte, (5) late active vitellogenic oocyte and (6) ripe oocyte. The size of oocyte, nucleus and nucleolus illustrated the increase tendency but size ratio of nucleolus to nucleus was decreased during oogenesis. During oogenesis the stainability in the cytoplasm of oocyte changes from basophilic to eosinophilic in H-E stain. And egg stalk and outer jelly membrane was developed in the oocyte. These histological changes are seemed to be yolk accumulation in the oocyte and preparation process for spawning.

Key words: *Haliotis discus hannai*, Oogenesis

서 론

유성생식 동물의 배우자는 암컷의 난자와 수컷의 정자로 구분되며, 감수분열에 의하여 형성된다. 대부분 패류의 정자는 감수분열과정을 마친 후, 구조 및 기능적으로 완성된 형태로 체외로 방출되므로 정자형성과정은 감수분열 단계에 따라 구분하는 것이 일반적이다. 하지만, 전복류를 비롯한 대부분 패류의 난모세포는 제1감수분열 말기의 제1난모세포 단계에 체외로 산란된다. 따라서 보통 조직학적으로 사용되는 암컷의 배우자형성과정인 난자형성과정은 감수분열 단계에 따라 구분하는 것이 아니라 제1난모세포의 형태학적 구분에 의한 것이다. 그러므로 배우자형성과정과 생식소 발달과정의 개념은 다른 것이다. 배우자형성과정은 배우자 하나의 세포가 분화, 발달되는 과정에

관한 이야기이지만, 생식소 발달과정은 생식소 내에서 어떤 단계의 생식세포들이 우점하는가를 기준으로 구분한다.

일반적으로 전복류의 난소 발달과정은 조직학적 특징에 따라 비활성기 (inactive stage) 초기활성기 (early active stage) 후기활성기 (late active stage), 완숙기 (ripe stage), 방출기 (spent stage) 및 퇴화·흡수기 (degenerative and absorptive stage) 로 구분한다 (Park *et al.*, 2014; Kim *et al.*, 2015). 하지만, 복족류의 난자형성과정의 조직학적 단계는 주로 난황축적과 관련하여 구분한다 (Eckleberger and Young, 1997; Lee, 1999; Sobhon *et al.*, 1999; Chung *et al.*, 2002; Amor *et al.*, 2004; Awaji and Hamano, 2004; Jung *et al.*, 2007; Kim and Lee, 2009; Visser-Roux, 2011).

난자형성과정 동안 난모세포의 형태학적 변화에 관한 연구는 생식생물학적 기초자료의 제공은 물론 자원증대 및 양식기술 개발에 필요한 정보를 제공하게 된다 (Gosling, 2004).

따라서 본 연구는 한국에서 중요 양식대상 복족류 가운데 하나인 북방전복 *Haliotis discus hannai*의 난자형성과정 동안 난모세포의 형태와 계측형질의 변화를 광학현미경 수준에서 기재하고자 하였다.

Received: February 16, 2016; Revised: March 21, 2016;
Accepted: March 30, 2016

Corresponding author : Jung Sick Lee

Tel: +82 (61) 659-7172, e-mail: ljs@jnu.ac.kr
1225-3480/24603

This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License with permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproducibility in any medium, provided the original work is properly cited.

재료 및 방법

1. 재료

본 연구에 사용된 북방전복 *Haliotis discus hannai*은 전라남도 완도군 청산도 인근 해역의 가두리 양식장에서 채집하였으며, 평균 각장 88.15 (± 3.30) mm 크기의 10개체이다.

2. 방법

1) 광학현미경 조직표본 제작

실험 개체들은 해부하여 생식소 부분을 적출하여 Bouin's solution에 24시간 고정한 후, 흐르는 물로 36-48시간 동안 수세하였다. 그 후, 알코올의 농도 순 (70-99.9%) 탈수과정을 거쳐 파라핀에 포매하였다. 파라핀에 포매된 조직은 마이크로톰을 이용하여 두께 4-6 μm 의 횡단면과 종단면으로 연속절편을 제작하였다. 제작된 조직절편은 Mayer's hematoxylin-eosin

(H-E) 염색을 실시하여 광학현미경으로 분석하였다.

2) 염색성 및 현미경 화상분석

난모세포의 조직학적 계측형질은 제작된 조직표본에서 현미경 화상분석장치 (IMT, Visus, U.S.A.) 를 사용하여 정량 분석하였다. 난모세포의 크기는 단경과 장경을 측정하였고 핵과 인의 크기는 직경을 측정하였으며, 난모세포 외막의 젤리층 두께는 난황막에서부터 외막까지 개체 당 30-50회 측정하여 평균 두께를 정량 분석하였다. 난모세포의 세포질에 대한 핵 및 인의 비율은 아래의 식으로 계산하여 백분율 (%) 로 나타냈다 (Figs. 1-4).

$$\text{세포질에 대한 핵의 비율 (\%)} = \frac{\text{난모세포 핵 면적 } (\mu\text{m}^2)}{\text{난모세포 세포질 면적 } (\mu\text{m}^2)} \times 100$$

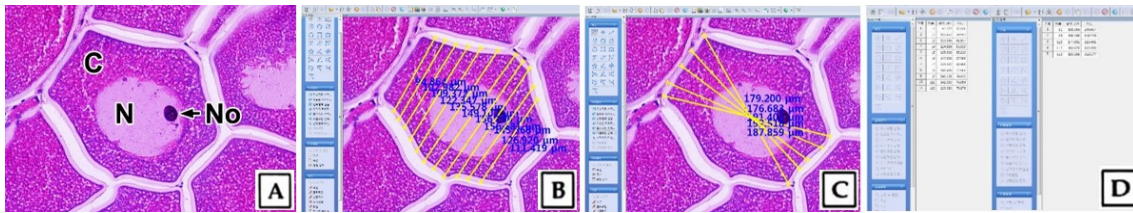


Fig. 1. Microscopic image analysis of the oocyte size in the abalone *Haliotis discus hannai*. A: original image. B and C: analyzed image. D: analyzed data. C: cytoplasm, N: nucleus, No: nucleolus.

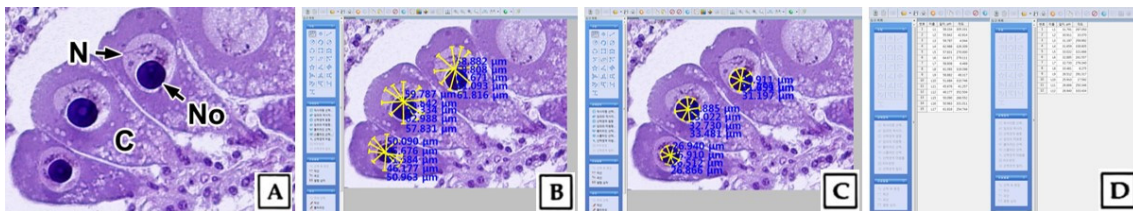


Fig. 2. Microscopic image analysis of the nucleus and the nucleolus size of the oocyte in the abalone *Haliotis discus hannai*. A: original image. B and C: analyzed image. D: analyzed data. C: cytoplasm, N: nucleus, No: nucleolus.

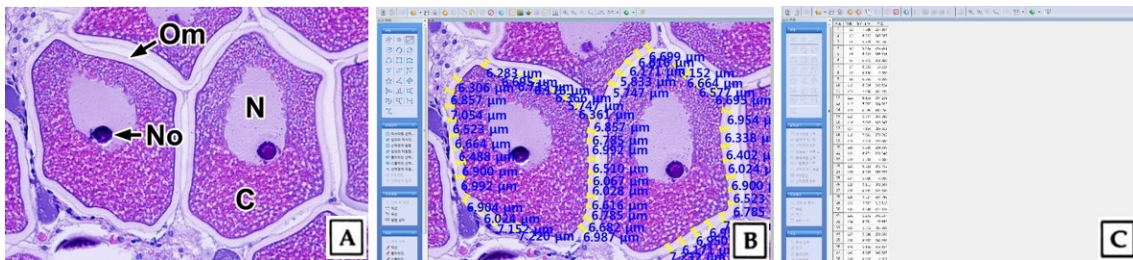


Fig. 3. Microscopic image analysis of thickness of outer jelly membrane (Om) of the oocyte in the abalone *Haliotis discus hannai*. A: original image. B: analyzed image. C: analyzed data. C: cytoplasm, N: nucleus, No: nucleolus.

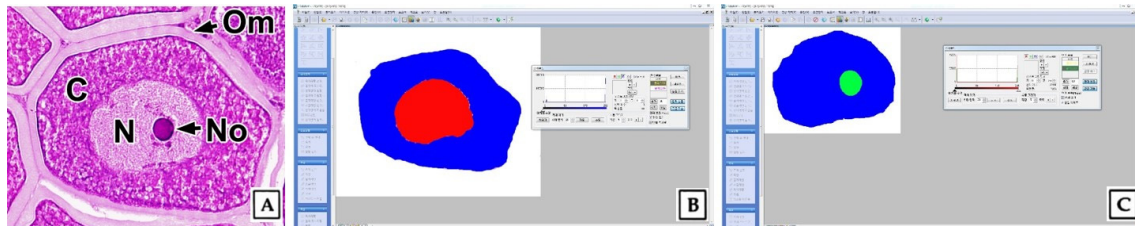


Fig. 4. Microscopic image analysis of nucleus and nucleolus ratio to cytoplasm of the oocyte in the abalone *Haliotis discus hannai*. **A:** original image. **B and C:** analyzed image and data. **C:** cytoplasm, **N:** nucleus, **No:** nucleolus.

$$\text{핵에 대한 인의 비율 (\%)} = \frac{\text{난모세포 인 면적 } (\mu\text{m}^2)}{\text{난모세포 핵 면적 } (\mu\text{m}^2)} \times 100$$

결과 및 고찰

복방전복에서 난자형성과정의 생식세포는 조직학적 특징에 따라 난원세포 (oogonium), 난황형성전기 난모세포 (previtellogenic oocyte), 난황형성개시기 난모세포 (initial vitellogenic oocyte), 난황형성초기활성기 난모세포 (early active vitellogenic oocyte), 난황형성후기활성기 난모세포 (late active vitellogenic oocyte) 및 완숙기 난모세포 (ripe oocyte) 로 구분하였다.

복족류 난자형성과정의 조직학적 단계 구분에 관한 연구는 주로 난황축적과 관련하여 대수리 *Reishia (Thais) clavigera* (Lee, 1999), 피빨고둥 *Rapana venosa* (Chung *et al.*, 2002), *Bolinus brandaris* (Amor *et al.*, 2004), 다슬기 *Semisulcospira libertina libertina* (Kim and Lee, 2009) 및 소라 *Batillus cornutus* (Jung *et al.*, 2007) 등에서 수행되었다. 피빨고둥의 경우에는 난원세포, 난황형성전기, 초기난황형성기, 후기난황형성기 및 성숙기의 5단계로 구분되었다 (Chung *et al.*, 2002). 소라의 난자형성과정은 난원세포기, 난황형성전기, 난황형성개시기, 난황형성활성기, 완숙기의 5단계로 구분하였다 (Jung *et al.*, 2007). 다슬기의 난자형성과정은 난원세포기, 난황형성전기, 난황형성개시기, 난황형성활성기, 성숙기의 5단계로 구분하였다 (Kim and Lee, 2009). 하지만 소라와 다슬기에서 난자형성과정 가운데 광학현미경적 기준에서 난황형성전기의 난모세포들은 투과전자현미경 관찰 결과, 세포질에서 난황과립들의 분포가 관찰되었는데 (Jung *et al.*, 2007; Kim and Lee, 2009), 이러한 차이는 추후 난모세포의 발달과정을 구분함에 있어서 광학현미경과 전자현미경적 기준의 차이로 충분히 고려되어야 할 사항으로 판단된다.

복방전복의 난자형성과정 동안 난모세포, 핵 및 인의 크기는 증가하는 경향을 보였으나 핵에 대한 인의 크기 비율은 감소하였으며, H-E 염색에서 난모세포 세포질의 염색성은 호염기성

에서 호산성으로 전환되었다 (Table 1, Fig. 5).

난원세포의 형태는 원형이며, 크기는 직경 11.44 (± 1.46) × 8.63 (± 2.18) μm 었다. 핵은 원형으로 크기는 6.33 (± 0.50) μm 로 세포질의 약 60%를 차지하였다 (Table 1). 난원세포들의 세포질은 H-E 염색에서 매우 약한 호염기성을 나타냈다. 핵 내에서 인은 관찰되지 않았으나 핵질에는 강한 호염기성을 나타내는 이형염색질 (heterochromatin) 이 뚜렷하였으며, 염색사의 분포를 확인할 수 있었다 (Fig. 5A).

난황형성전기의 난모세포는 원형 또는 장방형으로 크기는 20.94 (± 6.74) × 14.31 (± 1.08) μm 로 난원세포에 비해 증가하였다. 핵의 크기는 9.80 (± 1.82) μm 로 난원세포에 비해 약 50% 증가하였으나 세포질에 대한 핵의 비율은 29.15 (± 20.65)%로 난원세포 단계에 비해 약 50% 감소하였다. H-E 염색에서 이들 난모세포들의 세포질은 균질하였으며, 난원세포 단계에 비해 매우 강한 호염기성을 나타냈다. 핵 내에는 강한 호염기성을 나타내는 원형의 인이 뚜렷하게 분포하였으며, 핵질에는 여전히 염색사들이 산재하고 있었다. 이시기에 인의 크기는 5.38 (± 0.62) μm 로 핵질의 44.46 (± 35.94)%를 차지하였다 (Table 1, Fig. 5B).

난황형성개시기 난모세포는 불규칙한 다각형 또는 장방형으로 난황형성전기의 난모세포에 비해 다소 신장된 형태였다. 이 시기 난모세포의 크기는 44.01 (± 7.64) × 23.52 (± 3.53) μm 었으며, 핵의 크기는 16.84 (± 1.45) μm 로 전 단계에 비해 약 58% 증가하였으나 세포질에 대한 핵의 비율은 22.50 (± 1.67)%로 다소 감소하였다. H-E 염색에서 이들 난모세포들의 세포질의 염색성은 호염기성이 다소 감소하였으며, 세포질에서는 미세한 과립들과 소형의 공포들이 일부 관찰되었다. 핵질에는 강한 호염기성을 나타내는 원형의 인이 뚜렷하였으며, 여전히 염색사들이 산재하고 있었다. 이시기에 인의 크기는 9.04 (± 0.64) μm 로 증가하였으나 핵질을 차지하는 인 비율은 33.66 (± 50.18)%로 감소하였다 (Table 1, Fig. 5C).

난황형성초기활성기의 난모세포는 난자형성소낭 (oogenic follicle) 벽과 난모세포를 연결하는 난병 (egg stalk) 의 구조가 점점 명확해지면서 난황축적 개시기의 난모세포에 비해 다소 신장된 형태였다. 난모세포의 크기와 형태는 매우 다양하

Table 1. Changes of morphometric characteristics of the oocyte during oogenesis of the abalone *Haliotis discus hannai*

Morphometric characteristics	Oocyte development stage					
	Og	Pvo	Ivo	Eavo	Lavo	Ro
Size of oocyte (μm)	11.44 (± 1.46) $\times 8.63$ (± 2.18)	20.94 (± 6.74) $\times 14.31$ (± 1.08)	44.01 (± 7.64) $\times 23.52$ (± 3.53)	76.04 (± 18.4) $\times 37.30$ (± 4.38)	202.30 (± 47.43) \times 73.27 (± 15.44)	282.58 (± 13.91) $\times 230.75$ (± 32.32)
Diameter of N (μm)	6.33 (± 0.50)	9.80 (± 1.82)	16.84 (± 1.45)	23.40 (± 3.10)	41.97 (± 10.21)	120.01 (± 16.74)
Diameter of N (μm)	-	5.38 (± 0.62)	9.04 (± 0.64)	11.59 (± 1.48)	16.35 (± 1.96)	23.77 (± 2.60)
Ratio of No / N (%)	-	44.46 (± 35.94)	33.66 (± 50.18)	29.15 (± 66.89)	18.77 (± 3.96)	3.83 (± 1.20)
Ratio of N / C (%)	59.23 (± 1.23)	29.15 (± 20.65)	22.50 (± 1.67)	29.36 (± 5.64)	15.78 (± 32.36)	32.59 (± 8.52)
Thickness of outer jelly membrane (μm)	-	-	-	-	8.10 (± 3.31)	11.52 (± 2.84)
Stainability of cytoplasm in H-E stain	Basophilic (+)	Basophilic (+++)	Basophilic (++)	Eosinophilic (+)	Eosinophilic (++)	Eosinophilic (+++)

C: cytoplasm, Eavo: early active vitellogenic oocyte, Ivo: initial vitellogenic oocyte, Lavo: late active vitellogenic oocyte, N: nucleus, No: nucleolus, Og: oogonium, Pvo: previtellogenic oocyte, Ro: ripe oocyte.

다. 이시기 난모세포의 평균 크기는 76.04 (± 18.40) \times 37.30 (± 4.38) μm 로 측정되었으며, 핵의 크기는 23.40 (± 3.10) μm 로 전 단계에 비해 증가하였으며 세포질에 대한 핵의 비율은 29.36 (± 5.64)%였다. H-E 염색에서 이들 난모세포들의 세포질의 염색성은 약한 호염기성에서 호산성으로 전환된다. 세포질에서는 미세한 과립들은 더욱 뚜렷해지며 소형의 공포들이 뚜렷이 증가하였다. 핵질에는 강한 호염기성을 나타내는 원형의 인이 뚜렷하였으며, 여전히 염색사들이 산재하고 있었다. 이시기에 인의 크기는 11.59 (± 1.48) μm 로 증가하였으나 핵질을 차지하는 인 비율은 29.15 (± 66.89)%로 감소하였다 (Table 1, Fig. 5D-F).

패류의 난자형성과정 동안 뚜렷한 조직학적 특징 가운데 하나는 세포질에 난황물질의 축적인데, 난모세포의 난황축적 방법은 난황전구물질의 기원 부위에 따라 외재적 난황축적 (exogenous vitellogenesis) 과 내재적 난황축적 (endogenous vitellogenesis) 으로 구분된다. 난모세포 발달 과정에서 난병과 난막의 발달은 외재적 난황축적과 밀접한 관계가 있다 (Beams and Sekhon, 1966; Chung *et al.*, 2002; Kim and Lee, 2009).

난병에 의한 방법은 Anodonta에서 난병 부위에서부터 직경 250-300 Å 의 미세소관들이 난모세포질까지 발달되어 난모세포의 부착 및 지지기능을 담당한다. 아울러 이 부위에서

난황 전구물질들이 관찰됨으로써 외부에서 합성된 난황전구물질이 난세포질내로 이동되는 통로임을 보고하였다 (Beams and Sekhon, 1966).

이러한 난병 구조는 북쪽류인 전복류 *Haliotis* (Lee, 1974), 대수리 (Lee, 1999), 눈알고둥 *Lunella coronata coreensis* (Lee, 2000), 보말고둥 *Omphalius rusticus* (Lee, 2001), 서해비단고둥 *Umbonium thomasi* (Lee, 2002), 피빨고둥 (Chung *et al.*, 2002) 및 소라 (Jung *et al.*, 2007) 와 이매패류인 *Anodonta* (Beams and Sekhon, 1966), 새조개 *Fulvia mutica* (Chang and Lee, 1982), 대북 *Gomphina veneriformis* (Park *et al.*, 2003), 둥굴레조개 *Barnea davidi* (Jeon *et al.*, 2012) 등에서도 보고되었다.

북방전복 난황형성후기활성기의 난모세포는 난자형성소낭과 난모세포를 연결하는 난병의 구조가 점점 명확해지면서 난황형성초기활성기의 난모세포에 비해 매우 신장된 장방형 또는 곤봉형태였다. 이시기 난모세포의 평균 크기는 202.30 (± 47.43) \times 73.27 (± 15.44) μm 로 초기활성기에 비해 100% 이상 증가하였다. 핵의 크기는 41.97 (± 10.21) μm 로 증가하였으며, 세포질에 대한 핵의 비율은 15.78 (± 32.36)%였다. 이들 난모세포의 세포질에서는 미세한 과립들은 더욱 뚜렷해지며 세포질의 염색성은 H-E 염색에서 산성이 더욱 증가하였다. 핵질에는 강한 호염기성을 나타내는 원형의 인이 뚜렷하였

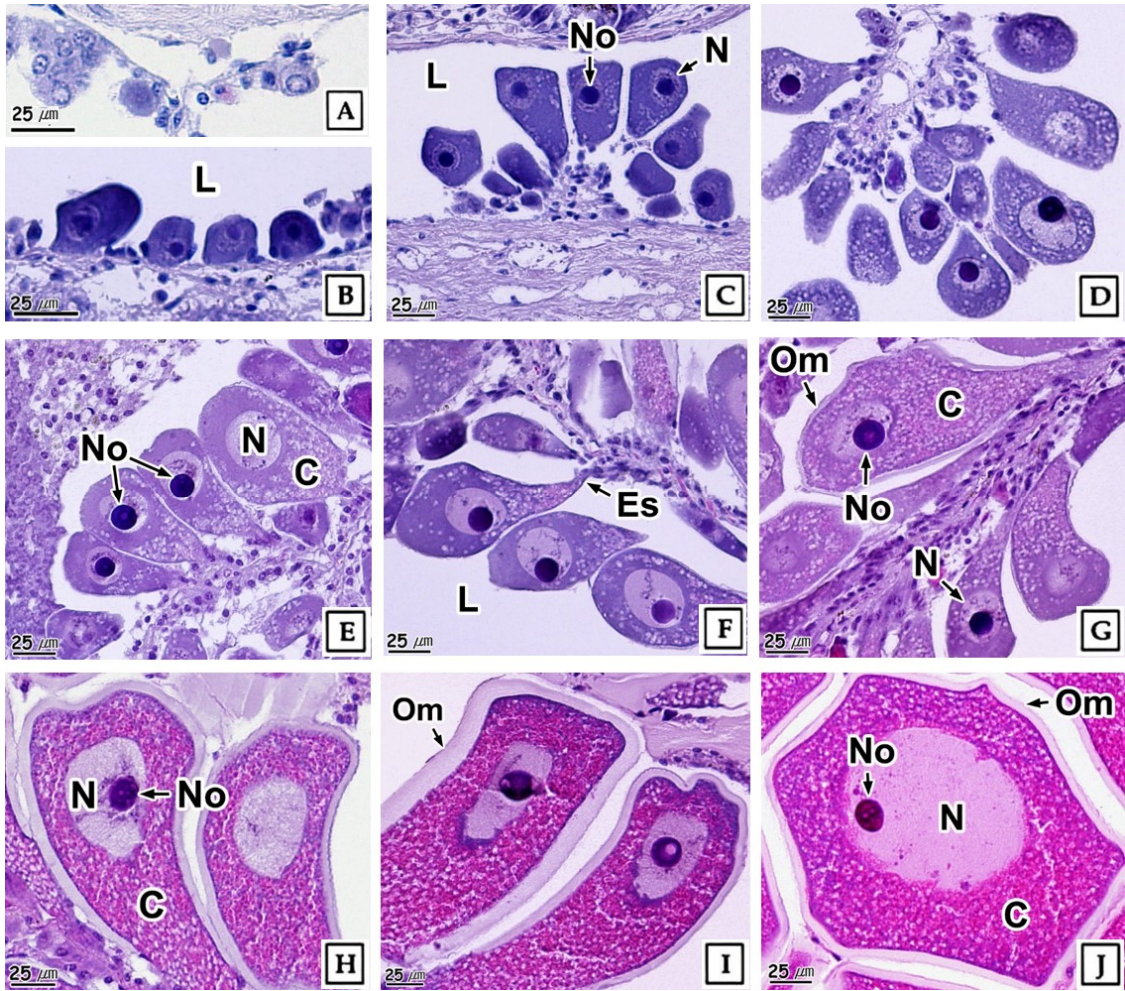


Fig. 5. Morphological change of the oocyte during oogenesis of the abalone *Haliotis discus hannai*. **A:** oogonia. **B:** previtellogenic oocyte. **C:** initial vitellogenic oocyte. **D-F:** early active vitellogenic oocyte. **G-I:** late active vitellogenic oocyte. **J:** ripe oocyte. C: cytoplasm, Es: egg stalk, L: lumen, N: nucleus, No: nucleolus, Om: outer jelly membrane.

으며, 염색사는 초기활성기에 비해 감소하였다. 이시기에 인의 크기는 $16.35 (\pm 1.96) \mu\text{m}$ 로 증가하였으나 핵질을 차지하는 인의 비율은 $18.77 (\pm 3.96)\%$ 로 감소하였다. 이 시기에는 난모세포의 발달에 따라 난모세포의 젤리층 외막이 점차 두꺼워진다 (Table 1, Fig. 5G-I).

완숙기 난모세포의 형태는 난황형성후기활성기의 난모세포에 비해 단경이 매우 증가된 둥근 다각형이었다. 이시기 난모세포의 평균 크기는 $282.58 (\pm 13.91) \times 230.75 (\pm 32.32) \mu\text{m}$ 로 후기활성기의 난모세포에 비해 약 40%이상 증가하였다. 핵의 크기는 $120.01 (\pm 16.74) \mu\text{m}$ 였으며, 세포질에 대한 핵의 비율은 $32.59 (\pm 8.52)\%$ 였다. 세포질에서는 전체적으로 난황과립들이 더욱 뚜렷해지면서 H-E 염색에서 난모세포 세포질의 염색성은 강한 호산성을 나타냈다. 이시기에 핵질에 산재하는 염색사는 난황형성활성기에 비해 매우 감소하였으며, 인

은 뚜렷한 호산성의 염색성을 나타냈다. 인의 크기는 $23.77 (\pm 2.60) \mu\text{m}$ 였으며, 핵질을 차지하는 인의 비율은 $3.83 (\pm 1.20)\%$ 로 후기활성기에 비해 큰 폭으로 감소하였다. 성숙기 난모세포의 젤리층 외막의 두께는 $11.52 (\pm 2.84) \mu\text{m}$ 로 측정되었다 (Table 1, Fig. 5J).

체외수정을 위해 수중에 산란을 하게 되는 무척추동물의 경우 다양한 물리화학적 외부 환경요인으로부터 난을 보호하기 위해 젤리층과 같은 다양한 난막 구조를 발달 시킨다 (Bolton *et al.*, 2000). 이매패류인 개량조개 *Macra chinensis* (Chung, 1997) 와 백합 *Meretrix lusoria* (Chung and Kim, 2000) 성숙난의 난황막은 젤리층으로 둘러싸여 있다. 백합과 이매패류인 *Callista chione*에서도 난모세포가 난자형성 소낭에서 분리되면서 젤리층이 관찰된다 (Metaxatos, 2004). 복족류인 *Tegula funebris*에서도 성숙한 난은 두께

250-260 μm 의 젤리층으로 둘러싸여 있으며 (Moran, 1997), 소라의 완숙 난모세포에서 젤리층의 두께는 약 5.3 μm 로 조사되었다 (Jung *et al.*, 2007).

이처럼 젤리층 두께는 종에 따라 다르게 보고되었는데 이러한 젤리층 두께의 차이는 난모세포의 종 특이성, 수정시 정자와의 상호 작용 및 산란장의 물리화학적 특성 차이로 판단되지만 이에 관해서는 추후의 연구가 필요하다.

요 약

북방전복에서 난자형성과정 동안 생식세포는 조직학적 특징에 따라 난원세포 (oogonium), 난황형성전기 난모세포 (previtellogenic oocyte), 난황형성개시기 난모세포 (initial vitellogenic oocyte), 난황형성초기활성기 난모세포 (early active vitellogenic oocyte), 난황형성후기활성기 난모세포 (late active vitellogenic oocyte) 및 완숙기 난모세포 (ripe oocyte) 로 구분할 수 있다. 난자형성과정 동안 난모세포, 핵 및 인의 크기는 증가하는 경향을 보였으나 핵에 대한 인의 크기 비율은 감소하였다. 난모세포 세포질의 염색성은 H-E 염색에서 호염기성에서 호산성으로 변하였다. 난자형성과정 동안 난모세포에서 난병과 젤리층의 외막이 발달되었다. 이러한 조직학적 변화는 난모세포의 난황축적 및 산란준비과정으로 판단된다.

사 사

본 연구는 농림축산식품부, 해양수산부, 농촌진흥청, 산림청 Golden Seed 프로젝트 사업으로 수행되었으며 이에 감사드립니다.

REFERENCES

- Amor, M.J., Ramón, M. and Durfort, M. (2004) Ultrastructural studies of oogenesis in *Bolinus brandaris* (Gastropoda: Muricidae). *Scientia Marina*, **68**(3): 343-353.
- Awaji, M. and Hamano, K. (2004) Gonad formation, sex differentiation and gonad maturation processes in artificially produced juveniles of the abalone, *Haliotis discus hannai*. *Aquaculture*, **239**: 397-411.
- Beams, H.W. and Sekhon, S.S. (1966) Electron microscope studies on the oocyte of the fresh-water mussel (*Anodonta*), with special reference to the stalk and mechanism of yolk deposition. *Journal of Morphology*, **119**: 477-501.
- Bolton, T.F., Thomas, F.I.M. and Leonard, C.L. (2000) Maternal energy investment in eggs and jelly coats surrounding eggs of the echinoid *Arbacia punctulata*. *The Biological Bulletin*, **199**(1): 1-5.
- Chang, Y.J. and Lee, T.Y. (1982) Gametogenesis and reproductive cycle of the cockle, *Fulvia mutica* (Reeve). *Bulletin of Korean Fisheries Society*, **15**(3): 241-253. [in Korean]
- Chung, E.Y. (1997) Ultrastructural study of germ cell development and reproductive cycle of the hen clam, *Maetra chinensis* on the west coast of Korea. *Development and Reproduction*, **1**: 141-156.
- Chung, E.Y. and Kim, Y.M. (2000) Ultrastructural study of germ cell development and sexual maturation of the hard clam, *Meretrix lusoria* (Bivalvia: Veneridae), on the west coast of Korea. *Journal of Medical and Applied Malacology*, **10**: 181-202.
- Chung, E.Y., Kim, S.Y., Park, K.H. and Park, G.M. (2002) Sexual maturation, spawning, and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda: Muricidae). *Malacologia*, **44**: 241-257.
- Ecklebarger, K.J. and Young, C.M. (1997) Ultrastructure of the ovary and oogenesis in the methane-seep mollusc *Bathynnerita naticoidea* (Gastropoda: Neritidae) from the Louisiana slope. *Invertebrate Biology*, **116**(4): 299-312.
- Gosling, E. (2004) Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture, Blackwell Science, Oxford, pp. 443.
- Jeon, M.A., Park, M.W., Ku, K., Ju, S.M., Ko, P., Kim, B.H., Myeong, J.I. and Lee, J.S. (2012) Gonadal development and reproductive cycle of the boring bivalve, *Barnea davidi* (Deshayes, 1874) in Hampyeong bay, Korea (Bivalvia: Pholadidae). *Journal of Shellfish Research*, **31**(4): 951-958.
- Jung, G.K., Park, J.J., Ju, S.M., Jin, Y.G. and Lee, J.S. (2007) Ovarian structure and oogenesis of the spiny top shell, *Batillus cornutus* (Lightfoot, 1786) (Gastropoda: Turbinidae). *The Korean Journal of Malacology*, **23**(2): 209-216.
- Kim, E.K. and Lee, J.S. (2009) Ultrastructural description on oogenesis of the Melania snail, *Semisulcospira libertina libertina* (Gastropoda: Pleuroceridae). *The Korean Journal of Malacology*, **25**(2): 145-152.
- Kim, J.W., Lee, B.W., Kang, J.C., Min, E.Y., Won, S.H., Lim, H.G., Kang, S.W., Jeon, M.A. and Lee, J.S. (2015) Reproductive cycle of the abalone, *Haliotis discus discus* collected from Jeju Island of Korea. *The Korean Journal of Malacology*, **31**: 21-26.
- Lee, J.H. (1999) Gametogenesis and reproductive cycle of the rock shell, *Reishia (Thais) clavigera* (Neogastropoda: Muricidae) on the west coast of Korea. *Korean Journal of Biological Society*, **3**(4): 375-383.
- Lee, J.H. (2001) Gonadal development and reproductive cycle of the top shell, *Omphalius rusticus* (Gastropoda: Trochidae). *Korean Journal of Biological Society*, **5**(1): 37-44.
- Lee, J.H. (2002) Gonadal development and reproductive cycle of the sand snail, *Umbonium thomasi*. *Journal*

- of the Korean Fisheries Society, **35**(6): 702-708.
- Lee, T.Y. (1974) Gametogenesis and reproductive cycle of abalones. *Publication of the Marine Laboratory from Busan Fisheries College*, **7**: 21-50.
- Metaxatos, A. (2004) Population dynamics of the venerid bivalve *Callista chione* (L.) in a coastal area of the eastern Mediterranean. *Journal of Sea Research*, **52**: 293-305.
- Park, J.J., Lee, J.Y., Lee, J.S. and Chang, Y.J. (2003) Gonadal development and gametogenic cycle of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae). *Journal of the Korean Fisheries Society*, **36**(4): 352-357.
- Park, M.W., Kim, H., Kim, B.H., Son, M.H., Choi, J.S. and Lee, J.S. (2014) Reproductive cycle of the abalone, *Haliotis discus hannai* collected from Jindo of Korea. *The Korean Journal of Malacology*, **30**(3): 243-248.
- Sobhon, P., Apisawetakan, S., Chanpoo, M., Wanichanon, C., Linthong, V., Thongkukiatkul, A., Jarayabhand, P., Kruatrachue, M., Upatham, S.E. and Poomthong, T. (1999) Classification of germ cells, reproductive cycle and maturation of gonads in *Haliotis asinina* Linnaeus. *Science Asia*, **25**: 3-21.
- Visser-Roux, A. (2011) Reproduction of the South African abalone, *Haliotis midae*. Ph.D. Dissertation, University of Stellenbosch. pp. 88.