

흑색배말, *Cellana nigrolineata*의 생식주기

최정권, 이치훈, 이영돈, 최영찬¹

제주대학교 해양과환경연구소, ¹제주대학교 해양학과

Reproductive Cycle of the Black-lined Limpet, *Cellana nigrolineata*

Jeong-Kwueon Choi, Chi-Hoon Lee, Young-Don Lee and Young-Chan Choi¹

Marine and Environmental Research Institute, Cheju National University, Jeju, 695-814, Korea

¹Department of Oceanography, Cheju National University, Jeju, 690-756, Korea

ABSTRACT

Gametogenesis, reproductive cycle, egg diameter composition and gonad index of the black-lined limpet, *Cellana nigrolineata*, were histologically examined. Specimens collected from the rocky intertidal zone of Hamdeok, Jeju from July 1997 to June 1998. The black-lined limpet has an unpaired gonad located at the ventro-anterior part, underneath the visceral mass. The gonad index increased from May when water temperature increased and reached maximum in August. It began to decrease from September thereafter, maintain a low value from January to April.

The following reproductive cycle were classified based on the monthly changes of the histological features and sizes of oocytes in the gonad: recovery stage (November to April), active stage (March to June), ripe stage (May to October), spent stage (August to December). Spawning occur once a year between September and October. The black-lined limpet appeared to be gonochorism, neither sex change nor hermaphroditie.

Keywords: *Cellana nigrolineata*, Reproductive cycle, Gonad index, Spawning period.

서 론

흑색배말 (*Cellana nigrolineata*, 큰배말)은 원시복족목 삿갓조개과에 속하는 배말류로서 조간대의 암초지역에 서식하며 삿갓조개 무리 중에서 각장과 각고가 크다 (Kwon et al., 1993). 삿갓조개류의 번식생물학적 연구를 보면, 남아프리카의 동부와 서부 연안에 서식하는 *Helcion pruinosus*의 생식주기 비교 (Henninger and Hodgson, 2001), *C. capensis*의 비동시성 생식 활동에 관한 연구 (Lasiak, 1990), *Siphonaria diemenensis*의 생식패턴 (Quinn, 1988), 일본 Aoshima와 Seto Island에 서식하는 *C. nigrolineata*의 생식주기에 관한 연구 (Catalan and Yamamoto, 1993) 등이 있다.

대부분의 해산 무척추동물들은 배우자 생산과 방출이 주기를 띠는 계절적 산란을 하며, 지리적 위치와 생식 전략에 따라 산란시기가 다르다 (Fretter, 1984). 또한, 산란시기는 여러 가지 해양의 환경 요건 즉 수온, 빛, 염분, 먹이 풍부도 등에 영향을 받는데 (Ciese, 1959), *Patella vulgata*의 산란은 파랑 작용 또는 해풍의 자극에 의해 일어나며 (Orton et al., 1956), *Cellana grata*와 *Patelloidea pygmaea*는 계절적 기후 또는 수온 변화와 같은 자극에 의해 산란이 일어난다 (Liu, 1994). 이와 같이, 해산 무척추동물의 산란은 내적 요인 이외에 외적 환경요인에 의해 조절되며, 산란 회수 등 산란양상이 종에 따라 다르다.

따라서, 본 연구는 제주도 연안의 조간대에 서식하는 흑색배말의 번식생태에 대한 기초자료를 얻고자 배우자형성과정, 생식소 빌달 단계, 난모세포 크기의 월별 변화 및 생식소지수 등을 조사하였다.

재료 및 방법

Received October 18, 2002; Accepted December 7, 2002

Corresponding author: Lee, Young-Don

Tel: (82) 64-782-8922 e-mail: leemri@cheju.ac.kr
1225-3480/18201

© The Malacological Society of Korea

Reproductive Cycle of the Black-lined Limpet, *Cellana nigrolineata*

본 연구의 실험 재료는 제주도 함덕 연안 조간대에서 1997년 7월부터 1998년 6월까지 총 240개체를 채집하였다. 채집한 실험재료는 vernier caliper를 이용하여 각장과 각고를 0.1 mm 계측하였고, 육중량과 생식소중량은 전자저울을 이용하여 0.01 g 까지 측정하였다.

생식소지수 (Gonad Index: GI)는 다음의 식에 의하여 계산하였다.

$$GI = \frac{\text{생식소중량}}{\text{육중량}} \times 100$$

생식소의 조직학적 변화를 관찰하기 위해, 흑색배말 몸체에서 생식소만을 떼어내어 Bouin's solution에 24시간 고정하였다. 생식소 조직은 파라핀 절편법에 의하여 두께 5-6 μm 의 절편을 만든 후, Hansen's haematoxylin과 0.5% eosin으로 비교 염색하였다. 난경의 월별 변화는 디지털 카메라를 이용하

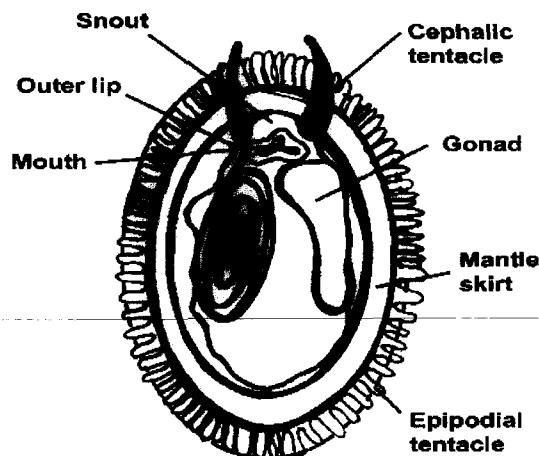


Fig. 1. External morphology and gonad location of *Cellana nigrolineata*.

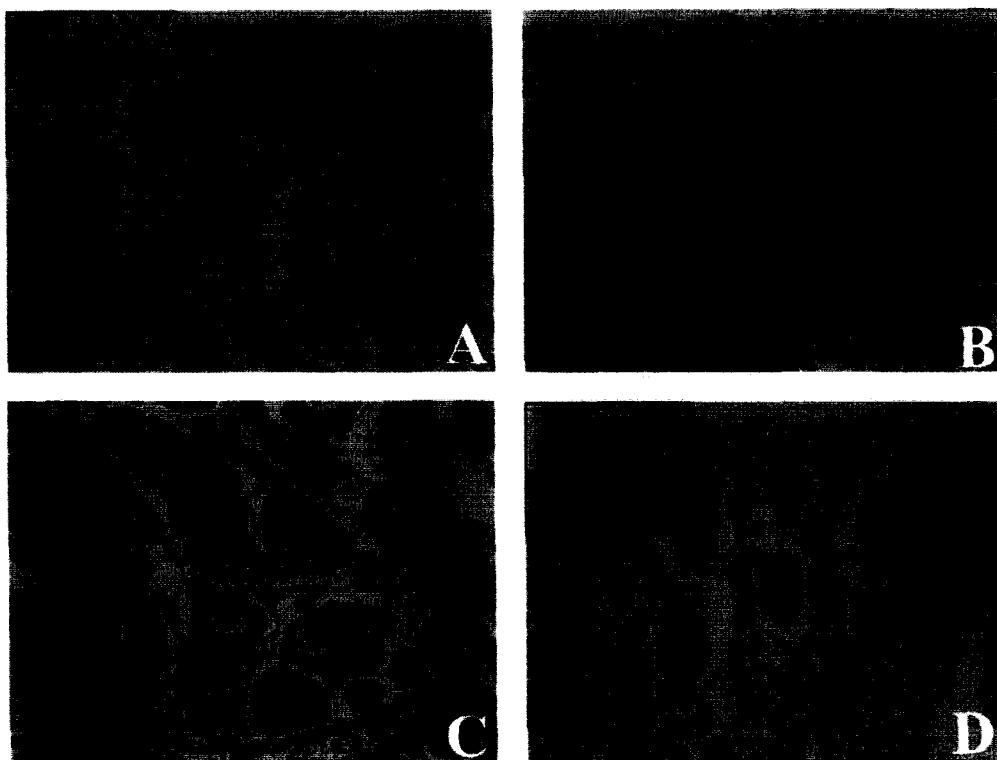


Fig. 2. Photomicrographs of ovarian developmental stage of female *Cellana nigrolineata*. A: Recovery stage, numerous proliferating oogonial clusters, early growing oocytes and brown granules along the germinal epithelium are present; B: Active stage, numerous growing oocytes are present, egg stalk of oocyte connected to the germinal epithelium; C: Ripe stage, the ovary is filled with ripe oocytes and yolk granules are evenly distributed in the cytoplasm of ripe oocytes; D: Spent stage, ripe oocytes are degenerating and postovulatory gelatinous membrane are often observed. Scale bar indicates 25 μm (A) and 50 μm (B, C, D). Inset of A and D showing oogonial clusters along germinal epithelium. Scale bar indicates 10 μm .

여 난소의 절편을 촬영한 후, 난소절편의 조직표본에 핵이 정상적으로 나타나는 난모세포민을 선택하여, ImageScope 2.3 (Image Line, Inc.) 으로 월 평균 약 1,000 개의 난모세포의 크기를 측정하여 조사하였다. 생식소의 발달단계는 Catalan and Yamamoto (1993) 의 방법에 따라 회복기, 활성기, 완숙기 및 방출기로 나누었다.

결 과

1. 생식소의 위치와 외부형태

흑색배말 (*Cellana nigrolineata*) 은 자웅이체로서 생식소는 내장낭의 내면, 복부 앞쪽에 위치하고 있었다 (Fig. 1). 성숙초기 암컷은 갈색, 수컷은 황갈색을 띠고 완숙기에는 암컷은 짙은 갈색, 수컷은 유백색을 가지며 산란 후 암컷은 연갈색, 수컷은 연황색으로 되었다.

2. 난형성과정

난소는 외피를 싸고 있는 근섬유막으로부터 기원하여 내강

쪽으로 발달하였으며 다수의 난원세포들이 난소소엽의 생식상피에서 분열증식하고 있었다. 난원세포는 구형으로 크기가 5-10 μm 이었으며, 세포질이 흰색하였고 한 개의 뚜렷한 인을 갖는 3-7 μm 의 핵이 세포의 대부분을 차지하고 있었다. 난소소엽의 생식상피에는 간충직과 황색 과립세포들이 출현하였으며, 난소의 비후와 함께 생식상피가 신장하여 내측의 근섬유막과 연결되어 방형을 구성하고 있었다. 그리고 초기 발달 중인 어린 난모세포들은 난병을 난소소엽상피에 부착한 채 난소소엽 사이의 중앙 내강쪽으로 발달해 갔다. 이때 20-50 μm 의 어린 난모세포들은 현저하게 세포질을 증가시키면서 포도송이 모양으로 난소소엽에 부착되어 있었다. 핵은 거의 구형을 나타내었고, 중앙에는 haematoxylin에 강한 양성반응을 나타내는 한 개의 인을 갖고 있었다 (Fig. 2-A). 이후 난소소엽에 부착하여 발달해가던 난모세포들은 60-100 μm 으로 성장하였으며, 세포질에는 난황과립이 축적되기 시작하였다. 한편, 회복기에 난소소엽 상피에 나타나던 황색과립세포들은 점차 소실되어 갔고, 일부 성장이 빠른 난모세포들이 난병을 소실하고 원형으로

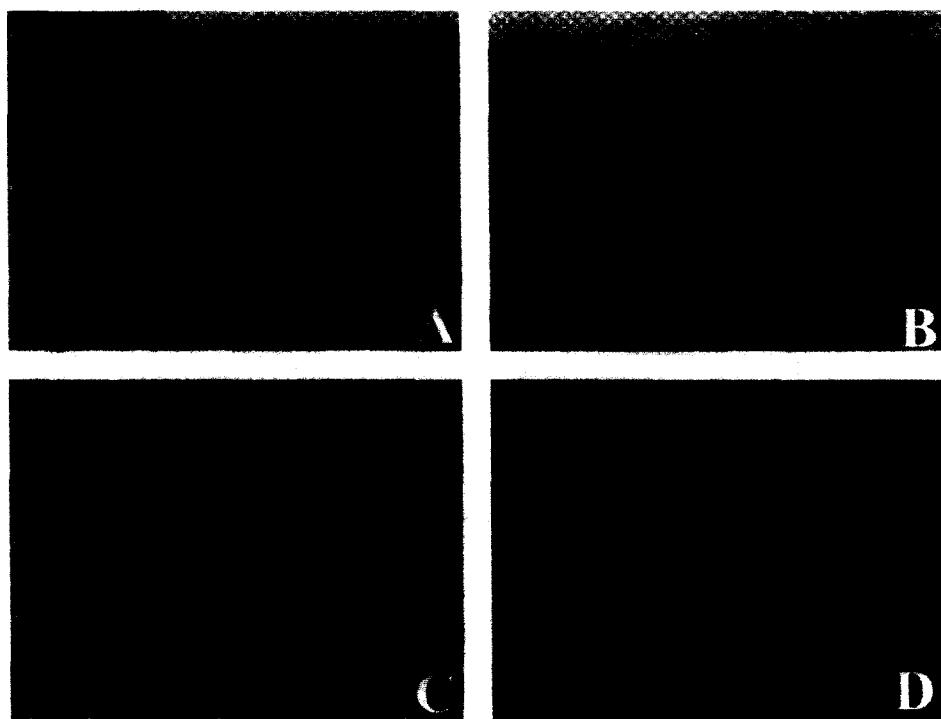


Fig. 3. Photomicrographs of testicular developmental stage of male *Cellana nigrolineata*. A: Recovery stage, small aggregates of spermatogonia are seen arranged in the germinal epithelium; B: Active stage, spermatocytes are numerous more than spermatogonia. Spermatids and spermatozoa are also present; C: Ripe stage, the testis is filled with numerous spermatozoa; D: Spent stage, residual spermatozoa are degenerating in the lumen of the testicular lobule. Scale bar indicates 25 μm . Inset of A and D showing aggregates of spermatogonia along germinal epithelium. Scale bar indicates 10 μm .

Reproductive Cycle of the Black-lined Limpet, *Cellana nigrolineata*

변해가면서 소엽사이로 유리되어 내강에 자리잡았다 (Fig. 2-B). 완숙한 난모세포들은 110-170 μm 의 크기로 성장하였으며 세포질에는 난황과립이 다수 균일하게 분포하였고 난황막을 싸고 있는 젤라틴성 피막은 더욱 뚜렷해졌다 (Fig. 2-C). 방란을 마친 난소 내에는 일부 미방출된 완숙난들이 소엽상피 또는 내강에 잔존하여 퇴화 흡수되고 있었다. 이를 난소 내 잔존난들이 퇴화 흡수됨에 따라 난소는 급격히 수축되었고, 빠져나온 외측 근섬유막이 다시 두꺼워지면서 난소소엽이 발달하기 시작하였다. 이들 난소소엽의 상피와 거부에는 난원세포와 어린난모세포 그리고 황색과립세포들이 출현하였다 (Fig. 2-D).

3. 정자형성과정

정자형성과정도 근본적으로 난형성과정과 상동적인 과정을 거쳤다. 정소를 싸고 있는 외측 두꺼운 근섬유막으로부터 정소 소엽들이 기원되어 내측으로 발달해 가고 있었으며, 이들 소엽 상피 위에서 초기 정원세포들이 활발하게 분열증식하고 있었다. 정원세포들은 세포질이 빈약하며 세포질에 비하여 커다란 핵과 뚜렷한 한 개의 인을 가지고 있었다. 이때의 정원세포의 크기는 약 7-8 μm 이었다 (Fig. 3-A). 이후, 정소소엽들은 방울 형성하였고 팽대되었으며, 소엽의 생식상피 상에는 정원세포와 정모세포, 정세포 그리고 정자들이 내강 쪽으로 총상배열을 하고 있었다 (Fig. 3-B). 정소가 발달함에 따라 외측 근섬

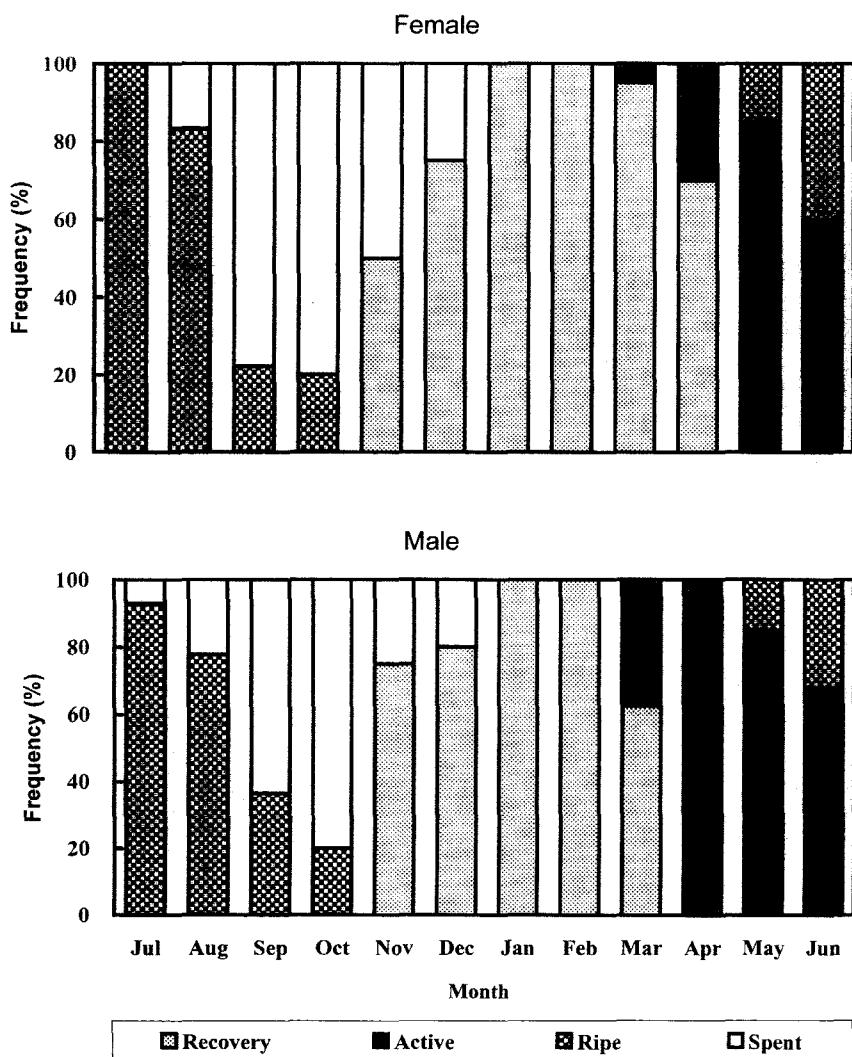


Fig. 4. Frequency of gonadal developmental phase of *Cellana nigrolineata* from July 1997 to June 1998.

유막은 점차 얇아지면서 정소 소엽이 비후되었고 소엽 내강에 변태를 마친 정자 무리가 나타났다. 그리고 소엽 내강의 안쪽으로 밀려들어 방출이 일어났다 (Fig. 3-C). 방정 후의 정소소엽 내강에는 상당수의 미방출 정자가 잔존하고 있었으며, 퇴행 흡수되었다. 방정을 마친 정소는 성숙과 더불어 극히 얇어졌던 외측 근섬유막이 다시 두꺼워지면서 미방출된 잔존정자가 완전히 퇴화 흡수되기 전에 새로운 정소소엽이 발달하였으며, 이들 소엽의 발달과 함께 신생 정원세포들과 간충직, 황색과립세포가 출현하였다 (Fig. 3-D).

4. 생식주기

생식소 발달 및 생식세포의 형성과정을 조직학적으로 조사

한 결과와 난경의 월별 변화를 종합하여 보면, 흑색배말의 생식주기는 회복기, 활성기, 완숙기 및 방출기의 연속적인 주기로 구분할 수 있었다 (Fig. 4).

1) 회복기

생식소의 외측 근섬유막에서 기원한 난소 및 정소소엽들이 재배치되었으며 내강 쪽으로 발달 신장되었다. 난소의 기부에는 주로 5-10 μm 크기의 난원세포 무리들이 분포하였고 생식상피를 따라 난병이 부착된 난경 11-50 μm 크기의 어린 난모세포들이 위치하고 있었다. 난원세포의 핵경은 약 3-7 μm 이고 어린 난모세포의 핵경은 약 10-25 μm 이었다. 정소에서는 정소소엽을 따라 7-8 μm 의 정원세포 무리들이 나타났고

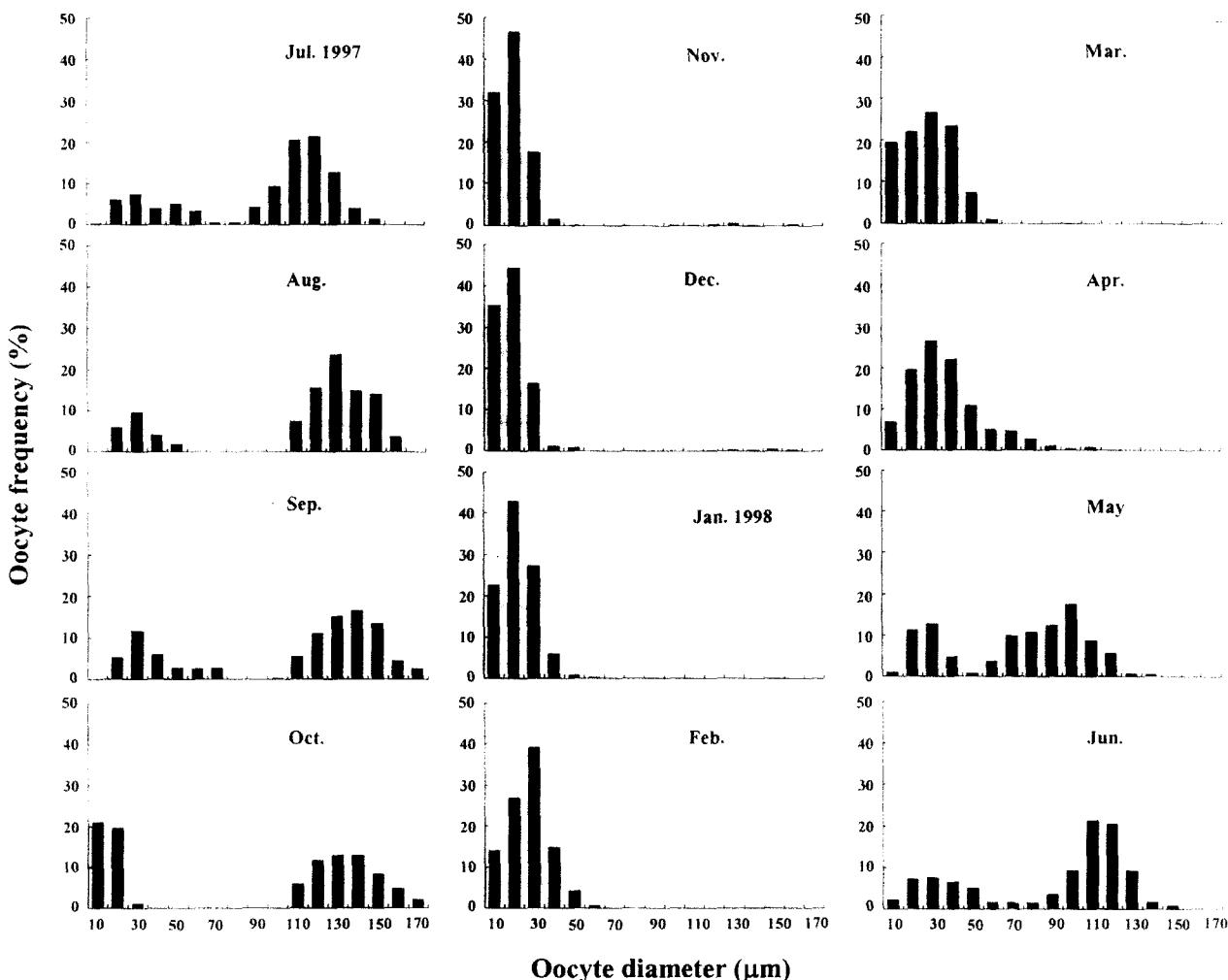


Fig. 5. Monthly changes of oocytes diameter in the ovary of black-lined limpet, *Cellana nigrolineata* from July 1997 to June 1998. Percentage frequency distribution each month represents measurement of about 1,000 oocytes.

Reproductive Cycle of the Black-lined Limpet, *Cellana nigrolineata*

내강 쪽으로 소수의 정모세포가 출현하고 있었다. 다수의 미분화 간충직과 황색과립세포들이 관찰되었으며, 회복기 단계의 개체는 암컷의 경우 11-4월, 수컷은 11-3월에 나타났다.

2) 활성기

활성기의 생식소는 난소소엽과 정소소엽이 내강 쪽으로 더 육 신장되어갔으며, 소수의 황색과립세포들이 관찰되었다. 이 시기의 난소에는 난원세포 무리들이 관찰되었지만, 주로 난경 60-80 μm 의 난평을 갖는 난모세포들이 생식상피 상에 출현하고 있었다. 일부 성장이 빠른 난경 90-100 μm 의 난모세포가 세포질에 난황물질이 축적되었으며 난소 내강으로 유리되었다. 정소에서는 소엽상피를 따라 정원세포보다 정모세포의 수적인 증가가 일어났으며, 정세포 그리고 정자 무리들이 나타났다. 활성기 단계의 개체는 3-6월에 관찰되었다.

3) 완숙기

생식소가 성숙해지면서 외관상 암컷은 짙은 갈색으로 변하였고 수컷은 유백색을 띠어 암수가 쉽게 구별되었다. 완숙기의 난소는 일부 성장 중인 어린 난모세포들도 존재하였지만, 대부분의 소엽 내강에는 난소소엽에서 유리된 완숙난들로 가득 채워져 있었다. 완숙난의 난경은 약 110-170 μm 이었으며, 핵 경은 약 50-70 μm 로 핵의 비율도 증가하였다. 완숙난의 세포질에는 많은 난황과립을 축적하고 있었으며, 난막의 외측에 젤라틴성 피막을 형성하고 있었다. 정소는 정소소엽에 정원세포와 정모세포의 수는 현저히 감소되는 반면 변태하는 정세포와 변태를 마친 완숙 정자들로 가득 차 있었다. Haematoxylin에 강하게 염색되는 정자의 두부는 정소소엽의 벽 쪽으로, eosin

에 염색되는 꼬리부는 소엽의 내강을 향하고 있었다. 완숙기 단계의 개체들은 5-10월에 관찰되었다.

4) 방출기

난소 및 정소의 소엽 내강에는 미방출된 완숙난과 정자들이 남아있었고, 이들 중 일부는 퇴화 흡수되고 있었다. 생식소의 성숙과 더불어 극히 얹어졌던 외측 균첨유막은 다시 두꺼워져면서 새로운 난소 및 정소소엽이 발달하였으며, 이들 소엽의 발달과 함께 난원세포 및 정원세포들이 소엽상피에 나타났다. 산란후 개체는 암컷의 경우 8-12월, 수컷은 7-12월에 관찰되었다.

5. 난경의 월별 변화

조사기간 중 난경의 월별 변화는 Fig. 5와 같다. 1997년 7-8월은 20-50 μm 의 어린 난모세포들이 다소 존재하였지만 난소 내에 110-170 μm 의 완숙난이 대부분을 차지하고 있었다. 9월부터 완숙난이 출현빈도가 감소하기 시작하였으며, 10월에는 어린 난모세포와 완숙난이 혼재하였지만, 완숙난의 대부분은 퇴화, 흡수되었다. 11월부터 이듬해 3월의 난소에는 소수의 퇴화, 흡수되는 완숙난이 관찰되었지만, 5-10 μm 의 난원세포 무리와 10-50 μm 의 어린 난모세포들이 주로 분포하는 회복기였다. 4월부터 50 μm 이상의 성장하는 난모세포의 출현 빈도가 증가하기 시작하여 5-6월은 60-110 μm 의 성숙난이 난소의 대부분을 차지하는 활성기였다.

6. 생식소지수와 수온의 변화

생식소지수와 수온의 월 변화는 Fig. 6과 같다. 암컷은 수온

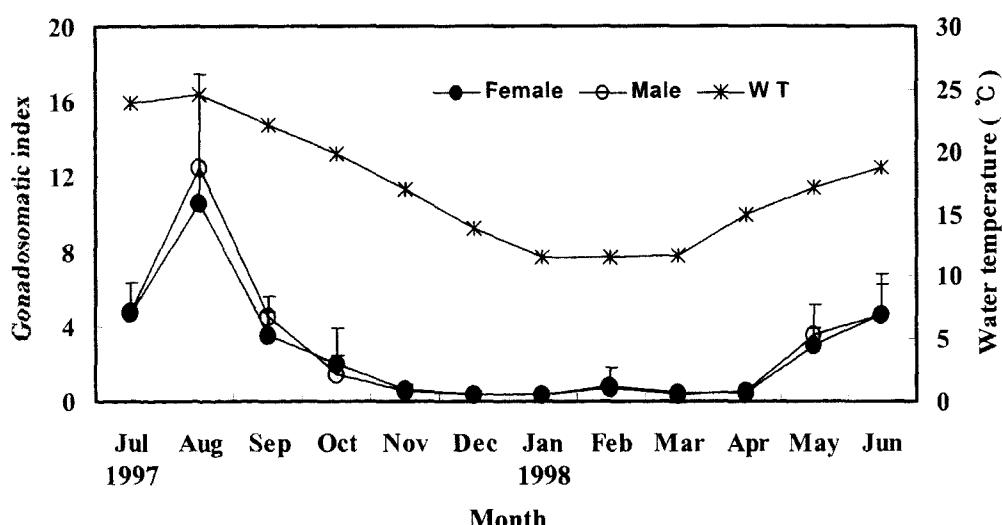


Fig. 6. Monthly changes in the gonadosomatic index of *Cellana nigrolineata* and the mean water temperatures (WT). Vertical bar denotes a standard deviation of means.

이 $18 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 이상이 되는 7월에 이르면서 GSI는 급격히 증가하기 시작하여 8월에 11.53 ± 5.92 로 최고값을 나타내었다. 이후 9월부터 감소하기 시작하여, 수온이 $12 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 로 저수온기인 12-3월에 연중 가장 낮은 값을 나타내었다. 수컷도 암컷이 GSI 변동과 유사하게 8월에 최고값을 나타냈고, 9월부터 감소하였다.

고 찰

해산 무척추동물의 생식소 발달과 생식주기는 내적 요인과 함께 외적 요인에 의해 조절된다. 내적 요인으로 연 혹은 월령에 의한 오랜 기간의 내분비 리듬으로 알려져 있고, 외적 요인으로 자연시계 (Zeitgeber) 즉 외부 환경요인인 수온이나 광, 염분, 먹이의 풍부성 등이며 (Ciese, 1959), 외부 환경요인으로 수온이 가장 중요한 요인이라 거론되고 있다 (Orton, 1920; Brousseau, 1995). Liu (1994)는 홍콩 연안에 서식하는 *Cellana grata*와 *Patelloidea pygmaea*를 대상으로 생식주기를 조사한 결과, *C. grata*는 수온이 증가하는 6월부터 생식소가 성숙하여 9월에 원숙기를 갖고, 산란은 수온이 감소하는 12-1월에 일어나며, *P. pygmaea*는 저수온기인 12월에 원숙기를 갖고, 수온이 증가하는 4-5월에 산란이 일어나 두 종 모두 수온 변화가 산란과 밀접한 연관이 있다고 보고하였다. 그리고, 대부분의 해산 무척추동물들은 배우자 생산과 방출이 주기를 띠는 계절적 산란을 하며, 자리적 위치와 생식 전략에 따라 산란시기가 하계산란종 (늦봄-초가을), 동계산란종 (늦가을-초봄) 그리고 연중산란종으로 나뉘고, 산란 횟수 또한 다르다 (Chung et al., 1998; Fretter, 1984). 남아프리카 서부 연안에 서식하는 샷갓조개류는 연중 (늦가을과 초겨울) 1회 산란을 하지만, 동부 지역에 서식하는 종은 연중 2회 산란 (여름과 겨울) 을 하고 (Branch, 1974; Jamieson et al., 1991), *C. radians*는 연중 적어도 3회 이상 산란을 하며 (Creese and Ballantine, 1983), *C. capensis*는 부분 산란을 한다 (Lasiak, 1987; 1990). 일본 Aoshima와 Seto Inland에 서식하는 흑색배말의 산란은 수온이 $20-25^{\circ}\text{C}$ 로 연중 최고를 나타내는 7월부터 12월까지 일어나고 있지만, 주 산란시기는 7-9월이며 연 1회 산란을 한다 (Catalan and Yamamoto, 1993). 이 연구에서는 수온이 상승하는 4월부터 빠르게 성장하여 수온이 $17-18^{\circ}\text{C}$ 인 5월에 성숙한 개체가 나타났고, 수온이 $24-25^{\circ}\text{C}$ 인 8월부터 일부 개체가 산란을 시작하여 12월까지 일어났지만, 대부분의 개체들은 수온이 $20-22^{\circ}\text{C}$ 인 9월과 10월에 주 산란이 일어나는 것으로 보아, 흑색배말의 생식소발달과 산란은 수온과 아주 밀접한 관계가 있다고 생각된다.

대부분의 해산 무척추동물의 경우, 배우자 방출후 생식소에 남아 있는 완숙난 및 정자는 퇴화, 흡수되면서 일정 기간 휴지기를 가진 생식세포의 형성이 중지되나 (Loosanoff, 1962),

전복류에서는 주년을 통해 생식소의 활동이 계속되고 (Weber and Giese, 1969), 소라류의 경우 오스트리아에 서식하는 *Turbo intercostalis*와 *T. torquata*에서도 주년 현상이 있음을 밝혔으며 (Joll, 1980), 국내에 서식하는 *T. cornutus*에서도 방란, 방정후 생식소는 휴지기를 거치지 않고 곧 회복기로 들어가 새로운 생식세포들이 생식상피에 형성된다 (Lee, 1980). 일본에 서식하는 흑색배말의 생식소는 방란, 방정 후 휴지기를 거치지 않고 곧이어 회복기로 들어갔으며 (Catalan and Yamamoto, 1993), 본 연구에서도 흑색배말의 생식소를 조직학적으로 조사한 결과, 흑색배말의 생식소는 방란, 방정 후 곧이어 새로운 생식세포들이 형성되는 것으로 보아 휴지기 단계를 거치지 않고 바로 회복기 단계로 들어가는 것으로 생각된다.

해산 무척추동물은 종에 따라 일종의 영양세포로 간주되는 과립세포가 생식소의 발달에 관여하는 것으로 보고되고 있다 (Orton et al., 1956). 복족류 중에는 전복류에서 생식세포 형성에 관여하는 영양세포가 있으며 (Lee, 1974), 소라의 경우 생식소의 발달초기에 미분화간충직과 호산성과립세포들이 다수 출현하다가 생식소의 발달에 따라 점차 감소되고 있어 이들 세포가 일종의 영양세포로 간주된다 (Lee, 1980). 흑색배말의 경우 생식소의 발달초기에 미분화간충직과 황색과립세포들이 다수 출현하다가 생식소의 발달에 따라 점차 감소하여 이들 세포가 흑색배말의 생식소 발달에 관여하는 일종의 영양세포로 간주된다.

원시복족류는 대부분이 자웅이체이며 성비는 1 : 1이나 연령 및 환경요인의 영향으로 종에 따라서는 성전환에 의해 성비의 차가 일어난다고 보고되어 있다. 즉, 전복류인 *Haliotis laevigata*와 *H. ruber*는 연령에 따라 성비가 다르게 나타난다 (Shepherd and Laws, 1974). 샷갓조개류인 *Patella kermadecensis*는 웅성선숙형 자웅동체로서 50 mm 이하에서 성전환이 일어나며 (Creese, 1990), *Lottia gigantea*도 웅성선숙형 자웅동체로서 종내 밀도가 높으면 성전환이 억제되고 밀도가 낮을수록 성전환이 촉진된다 (Wright, 1989; Lindberg, 1985). 이 연구 결과, 흑색배말의 성체제는 자웅이체였으며, 성비는 조사한 개체에서 암컷 113 개체, 수컷 127 개체로 약 1:1이었고 ($p > 0.05$), 성전환의 예는 찾아 볼 수 없었다.

이상의 결과를 종합해보면, 흑색배말의 산란시기는 수온이 연중 최고인 8월부터 일부 산란이 일어나기 시작하여 수온이 떨어지는 9월과 10월에 대부분 산란이 일어난 점으로 보아, 하계산란종이며, 연 1회의 산란기를 갖는 종으로 생각된다. 그리고, 외부환경 인자인 광과 수온의 변화가 이들의 생식소발달, 생식주기 및 산란에 매우 밀접한 관계가 있으므로, 앞으로 성숙에 미치는 외부환경요인에 대한 더 많은 연구가 이루어져야

될 것으로 생각된다.

요 약

1997년 7월부터 1998년 6월까지 제주도 함덕리 조간대에서 매월 채집한 흑색배말 (*Cellana nigrolineata*)의 생식세포 형성과정, 생식주기, 월별 난정 조성 및 생식소지수를 조사하였다. 생식소는 내장낭 내면, 복부 앞쪽에 위치하며, 성숙시기에 정소는 유백색을 난소는 짙은 갈색을 띠고 있다. 생식소 지수는 수온이 상승하는 5월부터 서서히 증가하기 시작하여 8월에 최고 값을 나타냈다. 이후 9월에 감소하기 시작하여 1-4월에 비교적 낮은 값을 유지하였다. 생식주기는 생식소의 월별 변화와 난모세포의 크기에 따라 회복기 (11-4월), 활성기 (3-6월), 완숙기 (5-10월) 그리고 방출기 (8-12월)로 구분되었으며, 주 산란기는 9-10월로, 연 1회의 산란시기를 갖는다. 흑색배말은 자웅이체로서 성전환 개체나 자웅동체의 개체는 없었다.

감사의 말씀

이 연구는 2002년 두뇌한국21사업 핵심분야에 의하여 지원되었습니다.

REFERENCES

- Branch, G.M. (1974) The ecology of *Patella* Linnaeus form the Cape peninsula, South Africa. 2. reproductive cycles. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **41**: 111-160.
- Brousseau, D.J. (1995) Gametogenesis and spawning in intertidal oysters (*Crassostrea virginica*) from western Long Island Sound. *Journal of Shellfish Research*, **14**: 483-487.
- Catalan, A.B. and Yamamoto M. (1993) Annual reproductive cycle of the prosobranch limpet, *Cellana nigrolineata* (Reeves). *Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, **24**(2): 127-136.
- Kwon, O.K., Park, G.M. and Lee, J.S. (1993). Coloured shells of Korea. pp. 231-232, Academy Publishing Company. Seoul. [in Korean]
- Chung, E.Y., Park, G.M. and Kim, B.S. (1998) Ultrastructure of sperm cell development and sexual maturation of the shortnecked clam, *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae), on the west coast of Korea. *The Yellow Sea*, **4**: 17-29. [in Korean]
- Ciese, A.C. (1959) Comparative physiology: annual reproductive cycle of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology*, **21**: 547-576.
- Creese, R.G. and Ballantine, W.J. (1983) An assessment of breeding in the intertidal limpet, *Cellana radians* (Gmelin). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **67**: 43-59.
- Creese, R.G., Schiel, D.R. and Kingsford, M.J. (1990) Sex change in a giant endemic limpet, *Patella kermadecensis*, from the Kermadec Islands. *Marine Biology*, **104**(3): 419-426.
- Fretter, V. (1984) Prosobranchs. In: *The Mollusca, Reproduction* (ed. by Tompa, A.S., Verdonk, N.H. and Van den Biggelaar, J.A.M.). pp. 1-45. Academic Press, New York.
- Henninger, T.O. and Hodgson, A.N. (2001) The reproductive cycle of *Helcion pruinosis* (Patellogastropoda) on two South African boulder shores. *Journal of Molluscan Studies*, **67**(3): 385-394.
- Jamieson, B.G.M., Hodgson, A.N. and Bernard, R.T.F. (1991) Phylogenetic trends and variation in the ultrastructure of the spermatozoa of sympatric species of South African patellid limpets (Archaeogastropoda, Mollusca). *Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, **20**: 137-146.
- Joll, L.M. (1980) Reproductive biology of two species of Turbinidae. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **31**(3): 319-335.
- Lasiak, T. (1987) Observations on the reproductive cycles of *Cellana capensis* (Gmelin, 1791) and *Patella concolor* Krauss, 1848 (Gastropoda: Prosobranchia: Patellidae). *South African Journal Zoology*, **22**(3): 195-199.
- Lasiak, T. (1990) Asynchronous reproductive activity in the broadcast spawner *Cellana capensis* (Gmelin, 1791) (Gastropoda: Patellidae). *Journal of Molluscan Studies*, **56**(1): 96-81.
- Lee, J.H. (1980) Gametogenesis and reproductive cycle of the topshell, *Turbo cornutus* Solander, *Bulletin of Korean Fisheries Society*, **13**(4): 125-134. [in Korean]
- Lee, T.Y. (1974) Histological study on gametogenesis and reproductive cycle of abalones of Korean coasts. *Bulletin of Pusan Fishery College*, **14**(1): 59-66. [in Korean]
- Lindberg, D.R. and Wright, W.G. (1985) Patterns of sex change of the protandric patellacean Limpet *Lottia gigantea* (Mollusca: Gastropoda). *Veliger*, **27**(3): 261-265.
- Liu, J.H. (1994) The ecology of the Hong Kong limpets *Cellana grata* (Gould 1859) and *Patelloidea pygmaea* (Dunker 1860): Reproductive biology. *Journal of Molluscan Studies*, **60**(2): 97-111.
- Loosanoff, V.L. (1962) Gametogenesis and spawning of the European oyster, *Ostrea edulis* in Waters. *Marine Biology Bulletin*, **122**(1): 86-95.
- Shepherd, S.A. and Laws, H.M. (1974) Studies on Australian abalone (genus *Haliotis*). II. Reproduction of five species. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **25**: 49-62.
- Quinn, G.P. (1988) Ecology of the intertidal pulmonate limpet *Siphonaria diemenensis* Quoy et Aimard. 2. Reproductive patterns and energetics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **117**(2): 137-156.

- Webber, H.H. and Giese, A.C. (1969) Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone, *Haliotis cracheroidii* (Gastropoda: Prosobranchia). *Marine Biology*, **4**: 152-159.
- Wright, W.G. (1989) Intraspecific density mediates sex-change in the territorial patellacean limpet *Lottia gigantea*. *Marine Biology*, **100**(3): 353-364.

