

개랑조개 과 4종의 정자미세구조

김진희⁺ · 유명숙*

부경대학교 수산과학연구소, *부경대학교 해양생물학과

Spermatozoan Ultrastructure of 4 Species in Mactridae

Jin Hee KIM⁺ and Myong Suk YOO

Institute of Fisheries Science, Pukyong National University 714-1 U 1-dong, Haewundae, Busan 612-021, Korea

Department of Marine Biology, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea

Ultrastructure and sperm morphology were investigated *Mactra veneriformis*, *Mactra chinensis*, *Spisula sachalinensis*, *Tresus keenae* in Mactridae. All the sperm studied were primitive type. They consisted of three parts; the head, the middle piece and the tail part. The acrosome forms were similar among the 4 species. The acrosome was shaped like a modified hat. It was consisted of two different parts in electronic density; the anterior part, electric lucent part (elp), and the posterior part, electric dense part (edp). But nuclei forms were slightly different among the species. All the species studied had 4 mitochondria at middle piece. We guessed that the Mactridae sperm were family-specific with characterful acrosome shape.

Key words: *Mactra veneriformis*, *Mactra chinensis*, *Spisula sachalinensis*, *Tresus keenae*, Sperm ultrastructure, Mactridae

서 론

정자 형태는 일반적으로 종 특이성을 가져, 분류나 계통관계의 연구에 정자형태를 이용하였고, 유대류 계통관계 조사에 사용하였다 (Hughes, 1965). 그리고 복족류의 계통수 조사에 효과적으로 사용되었으며 (Franzen, 1955), 또한 조개류 정자의 미세구조 연구는 분류목적으로 사용할 수 있다 (Franzen, 1970; 1977; 1983; Popham, 1979).

조개류의 정자 형태는 첨체와 핵의 모양 그리고 중편에 위치한 미토콘드리아의 수 등에서 종 특이성을 가진다. 첨체는 일반적으로 고깔모양이나, 종에 따라 형태 변이가 심하고, 더욱이 핵은 그 형태가 다양해 고깔형, 구형, 타원형, cylinder형, 그리고 아주 신장된 cylinder형 등으로 아주 다양하다. 그리고 중편의 미토콘드리아의 수는 일반적으로 과 수준에서 동일하다 (Kim, 2001).

조개류 정자의 미세구조나 정자의 형태에 관한 연구는 외국에서 다양하게 연구가 수행되어 *Mytilus perna* (Bourcart et al., 1965), *M. edulis* (Longo and Dornfield, 1967), *Spisula solidissima* (Longo and Anderson, 1969), *Corbicula sandai* (Hachiri and Higashi, 1970), *Crassostrea virginica* (Galtsoff, 1964; Galtsoff and Philpott, 1960; Daniels et al., 1971), *Bankia australis* and *B. carinata* (Popham et al., 1974), *Laternula linicola* (Kubo, 1977), *Lyosia ventricosa* (Kubo and Ishikwa, 1978) 등의 정자형성과정이나 정자형태비교에 관한 보고가 있다.

그러나 국내의 경우, 정자형태에 관한 연구는 Lee et al. (1999)의 민들조개, *Gomphina melanaegis*와 Kim and Yoo (2000)

의 참چه첩, *Corbicular leana*의 연구 등 연구사가 일천하여 보다 많은 연구가 수행되어야 한다.

본 연구에서는 우리나라 근해에 서식하는 개랑조개 과 4종 (*Mactra veneriformis*, *Mactra chinensis*, *Spisula sachalinensis*, *Tresus keenae*)을 대상으로 정자미세구조를 비교 연구하였다. 그리고 각 종의 정자형태의 특징을 밝히고 분류목적에 정자 형태의 적용 가능성을 제시하고자 한다.

재료 및 방법

정소소편을 투과전자현미경 (TEM) 관찰을 위하여 약 1 mm³로 세절한 후, 2.5% glutaraldehyde (0.1 M phosphate buffer, pH 7.3) 용액에 2~4시간 (4°C) 동안 전고정 (pre-fixation)을 실시하고, 0.1 M phosphate buffer (pH 7.3)로 매회 10분씩 3회 수세하였다. 수세 후 시료는 1% OsO₄ (0.1 M phosphate buffer, pH 7.3)에 2시간 동안 (4°C) 후고정 (post-fixation)을 하였으며, 단계적으로 ethyl alcohol (50%→70%→80%→90%→95%→100%)로 탈수 과정 거친 후, propylene oxide로 30분간 2회에 걸쳐 치환 후 propylene oxide와 epon 혼합물과 그리고 epon A+B 혼합물에 1~3시간 침투시킨 후, epon 812에 포매하였다. 이후 열중합 (polymerization, em oven 37°C, 12시간; 45°C, 12시간; 60°C, 48시간)을 실시하였다.

LKB-V ultramicrotome을 이용하여 0.5~1 μm 두께의 박절편을 만들고, 정확한 조직관찰을 하기 위하여 박절편을 toluidine blue로 염색하여 광학현미경에서 부위를 확인한 후, 전자현미경 관찰을 위해 초박절편 (60~90 nm)을 만들어 200 mesh copper grid에 부착하였다. grid에 부착한 초박절편은 uranyl acetate와 lead citrate로 이중 염색한 후 JEOL JEM 1200 EX-II 투과전자현미경 (80 KV)으로 관찰하였다.

⁺Corresponding author: jinhee@mail1.pknu.ac.kr

결 과

1. 동족, *Mactra veneriformis*

동족의 완숙정자의 크기 (두부+중편)는 2.45 μm 정도였다. 첨체와 핵이 닿아있는 앞쪽은 편평하고, 중심립과 핵이 만나는 뒤쪽은 미약하게 함입된다. 핵은 균일한 전자밀도를 가지는 다소 전후가 긴 구형으로 핵의 길이는 1.12 μm , 핵의 넓이는 1.11 μm 정도였다 (Fig. 1, A, E).

첨체는 변형된 모자모양으로 첨체포물질은 극단적으로 양분되어 전자밀도가 낮은 부분 (electric lucent part, elp)과 전자밀도가 높은 부분 (electric dense part, edp)으로 대별되며 전자밀도가 낮은 부분에는 소량의 첨체포물질이 망상형으로 분포하고 전자밀도가 높은 부분에는 첨체포물질이 집중적으로 분포하여 basal ring의 형태로 되고 subacrosomal materials는 첨체의 앞쪽까지 발달하여, 첨체간 (axial rod, ar)으로 되었다 (Fig. 1, B, C). 첨체의 길이는 0.80 μm , 첨체포 basal ring의 넓이는 0.20 μm 정도이다. 첨체형성은 정자변태와 함께 진행되어 정자형태를 완성한다 (Fig. 1, D).

중편에는 근위중심립과 원위중심립이 수직으로 위치하고 (Fig. 1, A), 4개의 미토콘드리아가 중심립을 둘러싸고 있었다 (Fig. 1, F).

미부에는 원위중심립에서 발달한 꼬리가 있으며, 하나의 정자에 하나의 꼬리를 가졌으며, 편모는 9+2 구조가 뚜렷하였다 (Fig. 1, G).

2. 개량조개, *Mactra chinensis*

개량조개의 완숙정자 크기 (두부+중편)는 3.27 μm 정도였다. 첨체와 핵이 닿아있는 앞쪽은 편평하고, 중심립과 접해있는 핵의 뒤쪽은 다소 돌출되어 있었다 (Fig. 2, A). 핵은 균일한 전자밀도를 가지며, 핵 내에는 수 개의 공포가 있는 (Fig. 2, D) cylinder 모양으로, 핵의 길이는 1.44 μm , 핵의 넓이는 1.24 μm 이었다.

첨체는 변형된 모자모양으로 첨체포물질은 극단적으로 양분되어 전자밀도가 낮은 부분 (elp)과 전자밀도가 높은 부분 (edp)으로 대별되고 전자밀도가 낮은 부분에는 소량의 첨체포물질이 망상형으로 분포하고, 전자밀도가 높은 부분에는 첨체포물질이 집중적으로 분포하여 basal ring의 형태로 되고, 첨체내강에는 subacrosomal materials가 첨체의 앞쪽까지 발달하여 첨체간 (axial rod, ar)으로 된다. 첨체의 길이는 1.20 μm , 첨체포의 basal ring은 0.24 μm 정도이다 (Fig. 2, B, C). 첨체형성은 정자변태와 함께 진행되어 정자를 완성한다 (Fig. 2, E).

중편에는 근위중심립과 원위중심립이 수직으로 위치하고, 4개의 미토콘드리아가 둘러싸고 있었다 (Fig. 2, F).

미부에는 원위중심립에서 발달한 꼬리가 있으며 (Fig. 2, A), 하나의 정자에 하나의 꼬리를 가졌으며, 편모는 9+2 구조가 뚜렷하였다 (Fig. 2, G).

3. 북방대합, *Spisula sachalinensis*

북방대합의 완숙정자 크기 (두부+중편)는 3.52 μm 정도이다. 첨체와 핵이 접하는 앞쪽은 둥글게 함입되고, 핵의 뒤쪽은 둥글다 (Fig. 3, A). 핵의 응축은 균일하며 수 개의 공포가 있으며, 핵은

완전한 구형에 가깝다. 핵의 길이는 1.36 μm , 핵의 넓이는 1.43 μm 이었다.

첨체는 변형된 모자모양으로, 전자밀도가 높은 부분 (edp)과 전자밀도가 낮은 부분 (elp)으로 나누어지고 전자밀도가 낮은 부분에는 소량의 첨체포물질이 망상형으로 분포하고 전자밀도가 높은 부분에는 높은 전자밀도를 가지는 basal ring의 형태로 발달해 있다. 첨체내강에는 subacrosomal materials가 첨체의 앞쪽까지 발달하여 첨체간 (axial rod, ar)으로 된다. 첨체의 길이는 1.52 μm , 첨체포 basal ring의 넓이는 0.16 μm 이며 상대적으로 첨체가 커 전체 정자 크기 (두부+중편)의 약 43%에 해당된다 (Fig. 3, B, C). 첨체형성은 정자변태와 함께 진행되어 정자를 완성한다 (Fig. 3, D).

중편에는 근위중심립과 원위중심립이 수직으로 놓여있고 (Fig. 3, A), 4개의 미토콘드리아가 중심립을 둘러싸고 있었다 (Fig. 3, E).

미부에는 원위중심립에서 발달한 꼬리가 있으며, 하나의 정자에 하나의 꼬리를 가졌으며, 편모는 9+2 구조가 뚜렷하였다 (Fig. 3, F).

4. 왕우럭, *Tresus keenae*

왕우럭의 완숙정자 크기 (두부+중편)는 2.04 μm 정도이다. 첨체와 핵이 접하는 앞쪽은 다소 함입되어 있고, 뒤쪽은 편평하다 (Fig. 4, A). 핵 내에는 수 개의 공포가 있고, 핵의 모양은 좌우로 신장된 타원형이다. 핵의 길이는 0.93 μm , 핵의 넓이는 1.17 μm 이다.

첨체는 변형된 모자모양이며 전자밀도가 높은 부분 (edp)과 전자밀도가 낮은 부분 (elp)으로 나누어지고 전자밀도가 낮은 부분에는 소량의 첨체포물질이 망상형으로 분포하고, 전자밀도가 높은 부분에는 높은 전자밀도를 가지는 basal ring의 형태로 발달한다. 첨체의 길이는 0.51 μm , 첨체포 basal ring의 넓이는 0.2 μm 정도이다. 첨체 내강에는 subacrosomal materials가 첨체의 앞쪽까지 발달하여 첨체간 (axial rod, ar)으로 된다 (Fig. 4, B, C). 첨체는 acrosomal vesicle의 전방 가장자리에 균열이 생기고 대부분의 첨체포물질은 후방에 위치하여 basal ring을 형성하고 이후 함입이 진행되어 완성된다 (Fig. 4, D).

중편에는 근위중심립과 원위중심립이 수직으로 위치하고 (Fig. 4, A), 4개의 미토콘드리아가 중심립을 둘러싸고 있었다 (Fig. 4, E).

미부에는 원위중심립에서 발달한 꼬리가 있으며, 근위중심립의 미세소관은 시계방향으로 휘어져 있고 (Fig. 4, F), 하나의 정자에 하나의 꼬리를 가졌으며, 편모는 9+2 구조가 뚜렷하였다 (Fig. 4, G).

고 찰

조개류의 정자형성과정은 다른 많은 연체동물에서 조사된 것과 유사하다 (Longo and Dornfeld, 1967; Sakker, 1984; Bernard and Hodgson, 1985; Kim and Yoo, 2000). 정원·정모세포 등 초기 응성생식세포는 크기에서 종에 따라 다소 차이가 있으나 이것이 종의 특징으로 구분하기는 많은 무리가 있으며, 정세포의 경우도 그 크기로서 차이를 논하기는 어렵다. 그러나 정세포가 정자로 되는 정자변태과정에서 염색질의 응축정도와 형태는 향후 핵 모양을 결정하는 중요한 요인으로 작용한다. 핵내의 염색질 응축은 정자

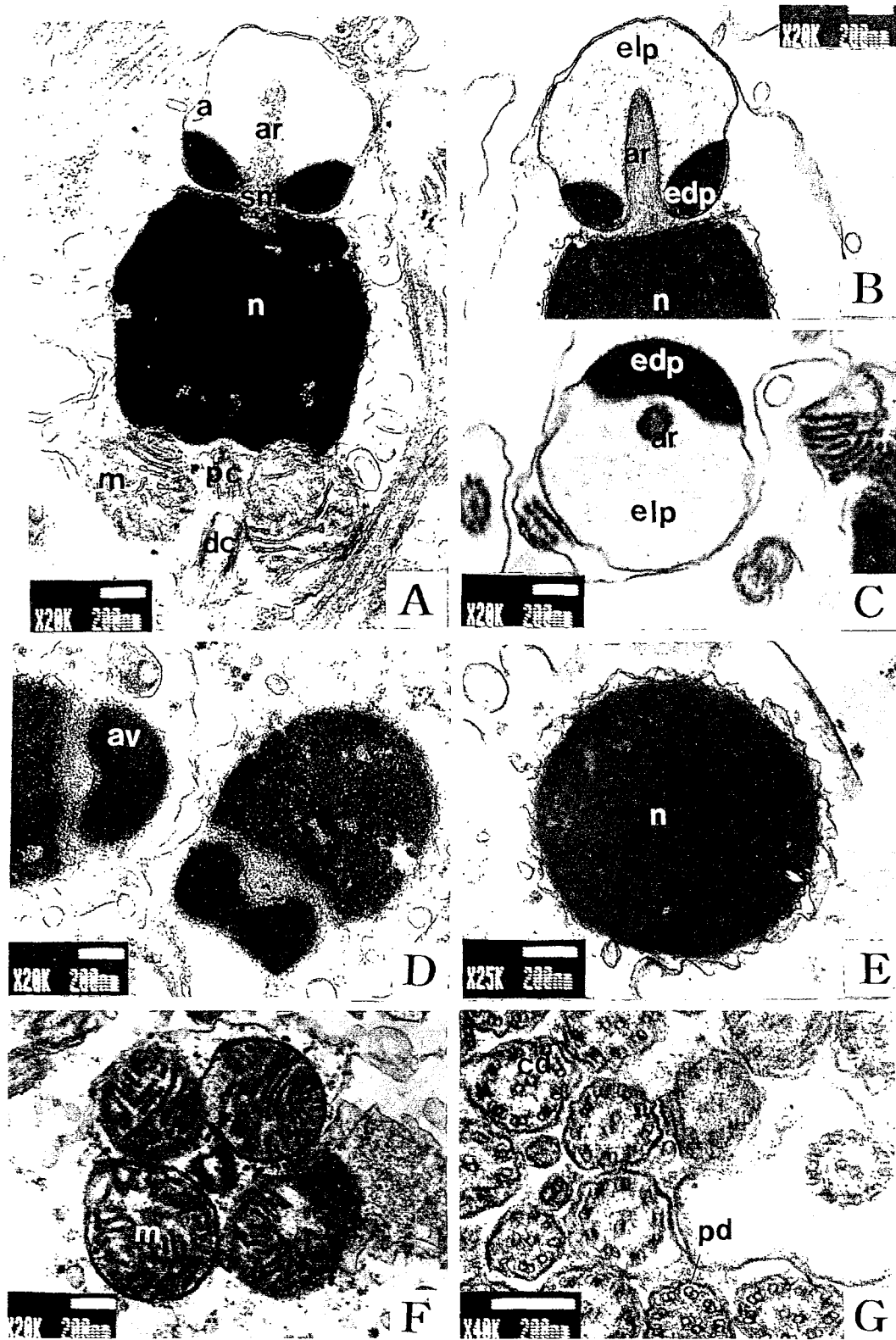


Fig. 1. *Mactra veneriformis*. A, Mature sperm with hat-like acrosome; B and C, Longitudinal and cross section of acrosome; D, Formation of acrosome; E, Cross section of nucleus; F, Mitochondria in the middle piece; G, Cross section of tails. a, acrosome; ar, axial rod; cd, central doublets; dc, distal centriole; edp, electric dense part; elp, electric lucent part; m, mitochondria n, nucleus; av, acrosomal vesicle; pc, proximal centriole; pd, peripheral doublets; sm, subacrosomal materials.

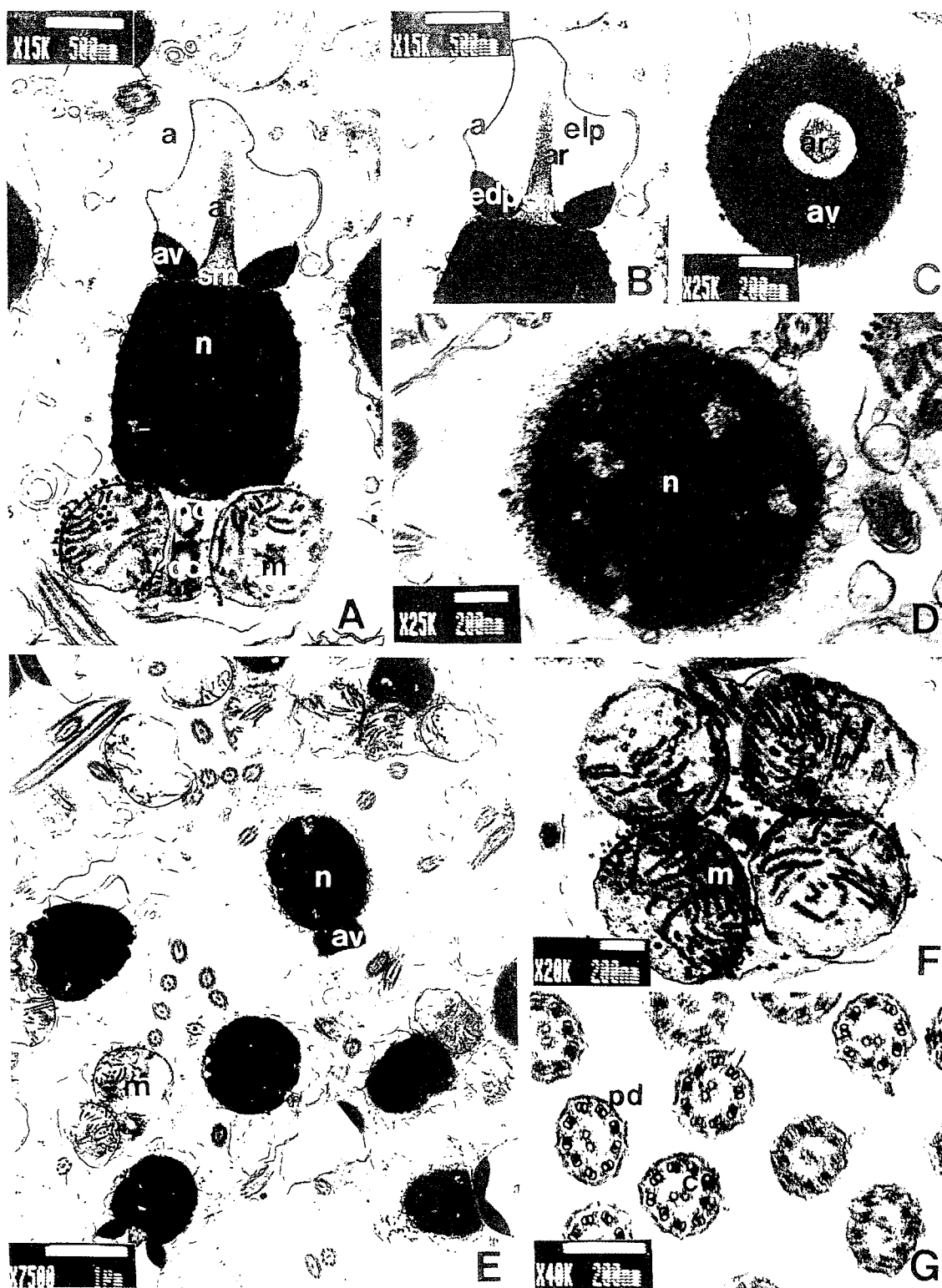


Fig. 2. *Mactra chinensis*. A, Mature sperm with hat-like acrosome; B and C, Longitudinal and cross section of acrosome; D, Cross section of nuclei; E, Formation of acrosome and spermiogenesis; F, Mitochondria in the middle piece; G, Cross section of tails. a, acrosome; ar, axial rod; av, acrosomal vesicle; cd, central doublets; dc, distal centriole; edp, electric dense part; elp, electric lucent part; m, mitochondria; n, nucleus; av, acrosomal vesicle; pc, proximal centriole; pd, peripheral doublets; sm, subacrosomal materials.

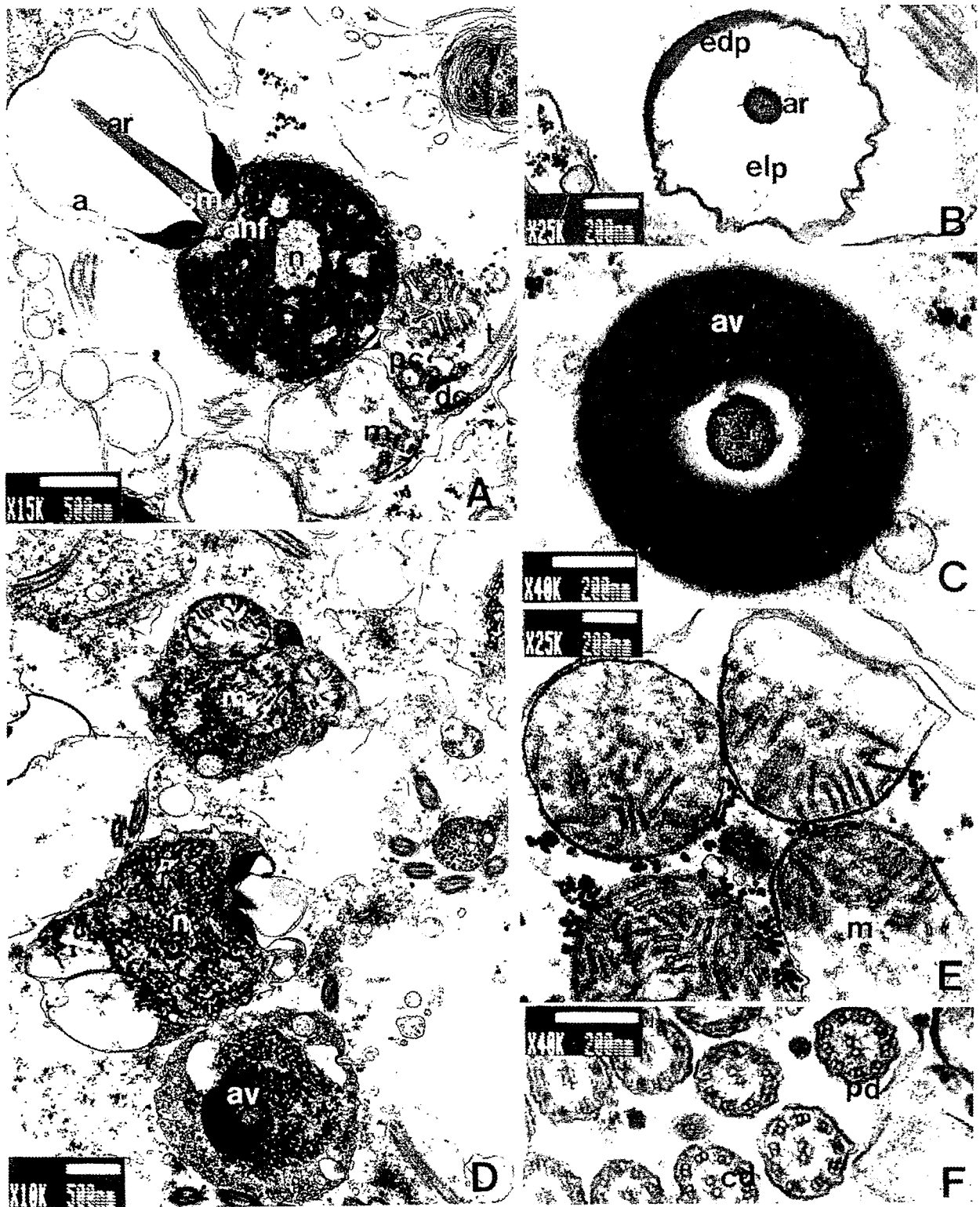


Fig. 3. *Spisula sachalinensis*. A, Mature sperm with hat-like acrosome; B, Cross section of anterior acrosome; C, Cross section of posterior acrosome; D, Formation of acrosome and spermiogenesis; E, Mitochondria in the middle piece; F, Cross section of tails. a, acrosome; anf, anterior nuclear fossa; ar, axial rod; av, acrosomal vesicle; cd, central doublets; dc, distal centriole; edp, electric dense part; elp, electric lucent part; m, mitochondria; n, nucleus; av, acrosomal vesicle; pc, proximal centriole; pd, peripheral doublets; sm, subacrosomal materials.

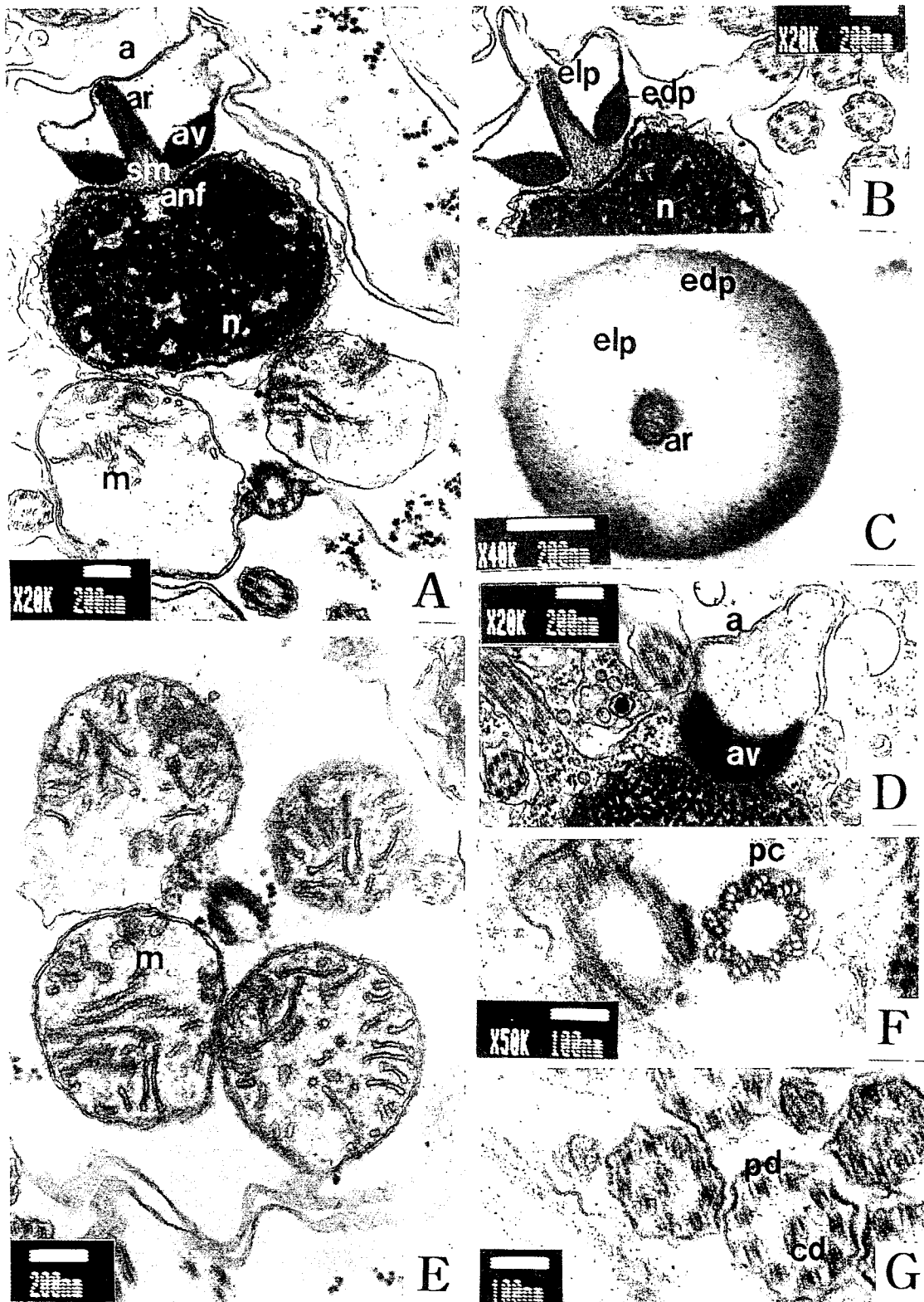


Fig. 4. *Tресs keenae*. A, Mature sperm with hat-like acrosome; B, Longitudinal section of acrosome; C, Cross section of acrosome; D, Formation of acrosome; E, Mitochondria in the middle piece; F, Proximal centriole showing microtubules; G, Cross section of tails. a, acrosome; anf, anterior nuclear fossa; ar, axial rod; av, acrosomal vesicle; cd, central doublets; dc, distal centriole; edp, electric dense part; elp, electric lucent part; m, mitochondria; n, nucleus; av, roacrosomal vesicle; pc, proximal centriole; pd, peripheral doublets; sm, subacrosomal materials.

변태과정 동안 더욱 활발하게 되고 염색질응축 정도와 형태에 따라 핵의 형태는 전·후로 신장되거나, 좌·우로 넓어지는 등 현저하게 바뀐다 (Kim, 2001). 조개류의 경우 염색질 응축 초기에는 과립상이며, 응축이 진행되면서 섬유상으로 변하고 이 염색질의 비후와 신장정도, 그리고 방향이 핵의 모양을 결정한다. 본 연구에서 조사된 4종은 핵의 모양이 원형이나 타원형으로, 전후로 신장되지 않은 형태를 하고 있기 때문에 염색질 응축과정에서 전후로 신장되기 보다는 염색질자체가 두터워지는 현상이 나타난다.

조개류의 정자형태의 특징은 주로 침체와 핵의 모양 그리고 중편에 있는 미토콘드리아의 수에 의해 결정된다.

동물의 정자는 크게 4가지 type으로 구분하여, primitive, modified, biflagellate type 그리고 aflagellate type으로 나눈다 (Verdonk et al., 1983). biflagellate type은 일부 어류의 정자에서 관찰되고, aflagellate type의 정자는 주로 갑각류에서 발견된다. 대부분의 조개류는 primitive type에 속하며, 일반적으로 두부와 중편, 미부로 나누어진다. 두부는 대체적으로 뾰족한 침체와 둥근 핵, 중편에는 2개의 중심립이 수직으로 위치하고 여러 개의 미토콘드리아가 중심립을 감싸고 있으며, 그리고 미부에는 길이가 50 μm 전후인 꼬리를 가지고, pulmonate 등 주로 체내수정종에서 modified type도 알려져 있다 (Verdonk et al., 1983).

침체는 일반적으로 난막을 용해시켜 정자의 침입을 용이하게 하는 역할을 하고, 침체포, subacrosomal materials, 침체간 등으로 구성되어 있다. 그리고 모양은 내각이 좁은 고깔모양, 내각이 비교적 넓고 길이가 짧은 모자모양, 현저하게 신장된 고깔모양 등으로 대별된다 (Kim, 2001). 개량조개과에 속하는 4종은 침체모양이 아주 유사하다. 정자의 크기에 대해 다른 조개류의 정자에 비해 침체가 상대적으로 크고, 침체모양은 변형된 고깔모양으로 침체의 앞쪽은 전자밀도가 낮은 부분 (elp)으로 침체포 물질이 가늘게 방사형으로 흩어져 있고, 침체의 뒤쪽은 전자밀도가 높은 부분 (edp)이 있어 부분별로 침체를 형성하는 물질의 밀도차가 뚜렷하여 횡단면으로 보면 마치 headphone 모양으로 이와 같은 침체모양은 개량조개 과의 과수준의 특징으로 판단된다.

Subacrosomal materials는 침체포와 핵 사이에 섬유성 물질, 또

는 포상의 과립물질로 구성되어 있다. 이 물질의 축적 과정은 pulmonate snail, *Euhadra hickonis* (Takaichi and Dan, 1977)에서 보고되었다. Subacrosomal materials는 정자의 변태가 진행되는 동안 침체의 전단부까지 자라나 섬유상의 침체간으로 된다. Axial rod는 Mytilidae의 몇 종에서 (Dan and Wada, 1955; Niijima and Dan, 1965; Bourcart et al., 1965; Longo and Dornfeld, 1967; Grant et al., 1984; Hodgson and Bernard, 1986), 그리고 굴류 (Galtsoff and Philpott, 1960; Daniels et al., 1971; Gutierrez et al., 1978)의 몇 종에서 관찰된다. 특히하게 담치류의 침체간은 침체에서 핵의 후반부까지 정중앙을 관통하고 있으며, 일반적으로 다른 조개류는 침체에만 있다. 본 연구에 사용된 개량조개 과 4종은 모두 침체의 중앙에 뚜렷한 침체간을 가진다. 이것은 수정과 관련이 있어 수정시 길어지거나 앞으로 이동하는 것으로 알려져 있다. 그리고 개량조개 과의 경우 침체의 전단부가 구조적으로 취약해 침체간이 지지의 역할도 하는 것으로 추정된다.

Popham (1979)은 조개류 정자 핵의 모양을 구형, 타원형, cylinder 형으로 크게 나누었다. 개량조개 과의 경우, 정자들의 핵 모양은 원형, 타원형, cylinder형 등 다양하다. *Mactra* 속인 동족, *Mactra veneriformis*과 개량조개, *M. chinensis*는 cylinder 모양이나, 동족의 핵 모양은 횡단면으로 보면 핵의 상단부가 각이 있는 다소 변형된 형태로 개량조개와 차이가 있다. 그리고 북방대합, *Spisula sachalinensis*은 원형에 가깝고, 왕우럭, *Tresus keenae*의 정자는 타원형이다.

본 연구에서 조사된 개량조개 과 4종은 중편에 모두 4개의 미토콘드리아를 가지고, satellite body는 관찰되지 않았다.

개량조개 과에 속하는 4종의 정자형태를 비교하여 Table 1에 나타내었다. 정자의 크기 (두부+중편)는 북방대합이 3.52 μm 로 가장 컸고, 개량조개, 동족, 코끼리 조개 순으로 조사되었다.

요 약

본 연구는 개량조개 과에 속하는 동족, *Mactra veneriformis*, 개량조개, *M. chinensis*, 북방대합, *Spisula sachalinensis*, 왕우럭,

Table 1. Comparative spermatozoa morphology in Mactridae

Species	Sperm size (μm)	Head part							Middle piece	Axial rod	Satellite body
		nucleus shape	nucleus length (μm)	nucleus width (μm)	nucleus length/nucleus width	acrosome shape	acrosome length (μm)	acrosome width (μm)	No. of mt		
<i>Mactra veneriformis</i>	2.45	modified cylinder	1.12	1.11	1.01	modified cap	0.80	0.20	4	present	absent
<i>Mactra chinensis</i>	3.27	cylinder	1.44	1.24	1.16	modified cap	1.20	0.24	4	present	absent
<i>Spisula sachalinensis</i>	3.52	globe shape	1.36	1.43	0.95	modified cap	1.52	0.16	4	present	absent
<i>Tresus keenae</i>	2.04	oval	0.93	1.17	0.79	modified cap	0.51	0.20	4	present	absent

mt: mitochondria.

*Tresus keenae*을 대상으로 정자의 미세구조를 조사하였다. 조사한 4종 모두 primitive type의 정자를 가지고 있었다. 침체모양은 4종 모두 유사한 형태로 침체의 앞쪽은 전자밀도가 낮은 부분 (elp) 이고, 침체의 뒤쪽은 전자밀도가 높은 부분 (edp)로 나누어지는 변형된 모자모양이다. 4종의 정자의 핵 모양은 상대적으로 차이가 있어 구분이 가능하며, 특히 *Mactra* 속의 2종은 핵의 모양이 서로 유사하다. 그리고 정자의 중편부를 구성하고 있는 미토콘드리아 수는 4종 모두 4개로 나타났다. 개량조개 과 조개의 정자형태는 종 특이성을 가지고, 특히 침체는 다른 과의 조개류와 다른 과수준의 특이성으로 판단된다.

감사의 글

본 연구는 해양식량자원개발특성화사업단의 특성화분야 박사후 연구원 연구비 지원에 의해 연구되었으며, 이에 감사드립니다.

참 고 문 헌

- Bernard, R.T.F. and A.N. Hodgson. 1985. The fine structure of the sperm and spermatid differentiation in the brown mussel, *Perna perna*. S. Afr. J. Zool., 20, 5~9.
- Bourcart, C., R. Lavellard and P. Lubet. 1965. Ultrastructure du spermatozoide de la miule (*Mytilus perna* von (Ihering), C. R. Acad. Sci., 260, 5096~5099.
- Dan, J.C. and S.K. Wada. 1955. Studies on the acrosome IV. The crosome reaction in some bivalve spermatozoa. Biol. Bull. Lab. Woods Hole. Mass., 109, 40~55.
- Daniels, E.W., A.C. Longwell, J.M. McNiff and R.W. Wolfgang. 1971. Ultrastructure of spermatozoa from the American oyster *Crassostrea virginica*. Trans. Am. Microsc. Soc., 90, 275~282.
- Franzen, A. 1955. Comparative morphological investigations into spermiogenesis among Mollusca. Zool. Bidr. Upps., 30, 399~456.
- Franzen, A. 1970. Phylogenetic aspects of the morphology of spermatozoa and spermiogenesis. In Baccetti B (ed): "Comparative spermatology." New York: Academic Press, pp. 29~46.
- Franzen, A. 1977. Sperm structure with regard to fertilization biology and phylogenetics. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 123~128.
- Franzen, A. 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.
- Galtsoff, P.S. 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. US Fish. Wildl. Serv. Fish Bull., 64, 1~480.
- Galtsoff, P.S. and D.E. Philpott. 1960. Ultrastructure of the spermatozoon of the oyster, *Crassostrea virginica*. J. Ultrastru. Res., 3, 241~253.
- Grant, W.S., M.I. Cherry and A.T. Lombard. 1984. A cryptic species of *Mytilus* (Mollusca: Bivalvia) on the west coast of South Africa. S. Afr. J. Mar. Sci., 149~162.
- Gutierrez, M., J. Perez Crespo and E. Pascual. 1978. Ultraestructura de ovocitos y espermatozoides del ostion, *Crassostrea angulata* Lmk. de la cista sudatlantica de Espana. Inv. Pesq., 42, 167~178.
- Hachiri, S. and S. Higashi. 1970. Spermiogenesis in the freshwater mussel *Corbicula sandai*. J. Educ. Dept., Shiga Univ., Nat. Sci., 20, 35~39.
- Hodgson, A.N. and R.F.T. Bernard. 1986. Ultrastructure of the sperm and spermatogenesis of three species of mytilidae (Mollusca, Bivalvia), Gamete Res., 16, 123~135.
- Hughes, R.L. 1965. Comparative morphology of spermatozoa from the five marsupial families. Aust. J. Zool., 13, 533~534.
- Kim, J.H. and M.S. Yoo. 2000. Spermatogenesis and sperm morphology in Marsh clams, *Corbicular leana* (Prime). J. Korean Fish. Soc., 33, 171~175.
- Kim, J.H. 2001. Spermatogenesis and comparative ultrastructure of spermatozoa in several species of Korean economic bivalves (13 Families, 34 Species). Ph. D. thesis., PKNU.
- Kubo, M. 1977. The formation of a temporary acrosome in the spermatozoon of *Laternula limicola* Bivalvia, Mollusca. J. Ultrastru. Res., 61, 140~148.
- Kubo, M. and M. Ishikawa. 1978. Organizing process of the temporary -acrosome in spermatogenesis of the bivalve *Lyonsia ventricosa*. J. Submicrosc. Cytol., 10, 411~421.
- Lee, J.Y., Y.H. Park and Y.J. Chang. 1999. Gonadal development and reproductive cycle of *Gomphina melanaegis* (Bivalvia: Veneridae). J. Korean Fish. Soc., 32, 198~203.
- Longo, F.J. and E. Anderson. 1969. Spermiogenesis in the surf clam *Spisula solidissima* with special reference to the formation of the acrosomal vesicle. J. Ultrastru. Res., 27, 435~443.
- Longo, F.J. and E.J. Dornfield. 1967. The fine structure of spermatid differentiation in the mussel, *Mytilus edulis*, J. Ultrastru. Res., 20, 462~480.
- Nijima, L. and J.C. Dan. 1965. The acrosome reaction in *Mytilus edulis*. 1. Fine structure of the intact acrosome. J. Cell Biol., 25, 243~259.
- Popham, J.D. 1979. Comparative spermatozoon morphology and bivalve phylogeny. Malacol. Rev., 12, 1~20.
- Popham, J.D., M.R. Dickson and C.K. Goddard. 1974. Ultrastructural study of the mature gametes of two species of *Bankia* (Teredinidae, Mollusca). Aust. J. Zool., 22, 1~12.
- Sakker, E.R. 1984. Sperm morphology, spermatogenesis and spermiogenesis of three species of chitons (Mollusca, Polyplacophora). Zoomorphology, 104, 111~121.
- Takaichi, S. and J.C. Dan. 1977. Spermiogenesis in the pulmonate snail *Euhadra hickonis*. I. Acrosome formation. Dev. Growth Differ., 20, 301~315.
- Verdonk, N.H., J.A.M. Biggelaar and A.S. Tompa. 1983. The Mollusca, Vol. III, development. New York Academic Press. 5pp.

2002년 4월 24일 접수

2002년 9월 3일 수리