

한국 진도에서 채집된 북방전복, *Haliotis discus hannai*의 생식주기

박민우, 김혜진^{1*}, 김병학, 손맹현, 최지성¹, 이정식¹

국립수산과학원 남서해연구소, ¹전남대학교 수산생명의학과

Reproductive Cycle of the Abalone, *Haliotis discus hannai* Collected from Jindo of Korea

Min Woo Park, Hyejin Kim^{1*}, Byeong Hak Kim, Maeng Hyun Son,
Ji Sung Choi¹ and Jung Sick Lee¹

Southwest Sea Fisheries Research Institute, NFRDI, Yeosu 556-823, Korea

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

ABSTRACT

This study histologically describes the gonadal development and reproductive cycle of the abalone, *Haliotis discus hannai* inhabiting Jindo on the southern seashores of Korea. Gonads displayed histologically definitive seasonal changes. The female ratio (F/F + M) was 57% (n = 154/271). The gonad index (GI) of both males and females was the highest (3.3 and 3.9) in June and was the lowest (1.1 and 1.1) in December. The condition index (CI) and meat weight rate (MWR) were highest in May and lowest in October. The pattern of changes in the GI, CI and MWR were similar to the pattern of seasonal changes in gonadal tissues. The reproductive cycle was divided into an inactive stage (November–December), early active stage (January–March), late active stage (March–April), ripe stage (May–June) and spent and degenerative stage (July–October). The main spawning period of *Haliotis discus hannai* was July to August at Jindo in 2013.

Keywords: *Haliotis discus hannai*, reproductive cycle, main spawning period

서 론

복족류 및 이매패류를 비롯한 해산 연체동물의 생식생태에 관한 연구는 자연 개체군에서 생물자원의 보호 및 양식기술 개발에 필요한 정보를 제공하기 위해서 필수적으로 수행되어야 한다 (Gosling, 2004).

전복과 (Haliotidae) 에는 세계적으로 56종이 보고되어 있으며, 이들의 최대 크기는 종에 따라 매우 다양하다. 이들은 전 세계적으로 분포하며 열대 산호초에서부터 온대 암반연안에

이르기까지 다양한 서식지를 가진다 (Lindberg, 1992; Geiger, 1998).

한국에서 전복류는 등근전복속 (*Nordotis*) 에 2종 및 2아종 (왕전복, *N. madaka*; 말전복, *N. gigantea*; 등근전복, *N. discus discus*; 북방전복, *N. discus hannai*) 과 오분자기속 (*Sulculus*) 에 2아종 (마데오분자기, *S. diversicolor diversicolor*; 오분자기, *S. diversicolor supertexta*) 이 보고되고 있다 (Lee & Min, 2002).

한국에서 전복류의 생식생물학적 측면에서의 연구는 전복의 증식에 관한 연구 (Pyen, 1970), 전복류의 생식세포형성과정 및 생식주기 (Lee, 1974), 여수연근해 한전복, *Haliotis discus hannai*의 산란기 (Rho & Park, 1975) 그리고 참전복, *H. discus hannai*의 3배체 유도와 생물학적 특성에 관한 연구 (Jee & Chang, 1995) 등이 있으나 북방전복의 생식생태를 충분히 이해하기에는 이에 관한 정보가 여전히 부족할 실정이다.

따라서, 본 연구에서는 한국에서 주 양식대상종인 북방전복을 대상으로 이들의 생식소 발달, 생식소지수, 비만도, 육중량

Received: September 14, 2014; Revised: September 19, 2014; Accepted: September 23, 2014

Corresponding author : Hyejin Kim

Tel: +82 (61) 659-7172 e-mail: hjkim2537@gmail.com
1225-3480/24535

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.

Table 1. Histological features with gonadal development stage of *Haliotis discus hannai*. F, female; M, male

Gonadal development stage		Histological features
Inactive (In)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Inactive gametogenic follicle in size and number • Oogonia and early oocytes of homogeneous and basophilic ooplasm • Oocyte diameter: approximately 20-30 μm
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Inactive gametogenic follicle in size and number • Spermatogonia in the spermatogenic follicle
Early active (Ea)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Oocyte diameter: approximately 30-60 μm • Oocytes of heterogeneous and eosinophilic ooplasm
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Spermatogonia and spermatocytes of eosinophilic in the spermatogenic follicle
Late active (La)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Oocyte diameter: approximately 60-100 μm • Oocytes had developed egg stalk
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Spermatids and sperm of basophilic in the spermatogenic follicle
Ripe (R)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Oocyte diameter: approximately 100-150 μm • Cytoplasm filled with eosinophilic yolk granules
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Sperm mass of strong basophilic in the spermatogenic follicle lumen
Spent (Sp)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Degenerating undischarged oocytes
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Loosening of the sperm mass in the spermatogenic follicle lumen
Degenerative (D)	F	<ul style="list-style-type: none"> • Degenerating oocytes • Oogonia and early oocytes in the oogenic follicle
	M	<ul style="list-style-type: none"> • Degenerating undischarged sperm • Spermatogonia in the spermatogenic follicle

비, 주산란기 및 생식주기 등의 생식생물학적 정보를 확보하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 재료

본 연구에서는 한국 남해안 진도의 고군에 위치한 해상가두리 전북양식장에서 2012년 9월부터 2013년 8월까지 채집한 평균 각장 64.1 (\pm 14.8) mm의 북방전복, *Haliotis discus hannai* 271개체를 분석하였다.

2. 환경자료

채집지역의 월별 수온 및 염분농도 자료는 국립해양조사원 (KHOA, 2013) 에서 인용하였다.

3. 조직학적 분석

실험 개체들은 각장 및 전중 등의 계측형질을 측정 한 다음, 생식소가 포함되어 있는 내장낭 부위를 Bouin's solution에 24시간 고정 한 후, 흐르는 물로 36-48시간 동안 수세하였다. 그 후, 알코올 탈수과정을 거쳐 파라핀에 포매하였다. 파라핀

에 포매된 조직은 마이크로톰을 이용하여 두께 4-6 μ m의 횡 단면과 종 단면으로 연속절편을 제작하였다. 제작된 조직절편은 Mayer's hematoxylin-eosin (H-E) 염색을 실시하여 광학현 미경으로 분석하였다.

4. 성비

성비는 조직표본을 검경하여 다음과 같이 계산하였다.

$$\text{Female (\%)} = [\text{Female} / \text{Female} + \text{Male}] \times 100$$

5. 생식소 발달단계

생식소 발달단계는 Lee (1974) 와 Sobhon (1999) 의 방법을 기초로 암컷과 수컷을 각각 Table 1과 같이 6단계로 구분 하였다.

6. 생식소지수 (gonad index, GI)

GI는 아래와 같이 생식소 발달단계별로 상수 (In = 1, Ea = 2, La = 3, R = 4, Sp = 3, D = 2) 를 곱한 전체의 합을 개체수로 나누어 나타냈다.

$$GI = \frac{(N \text{ of In} \times 1) + (N \text{ of Ea} \times 2) + (N \text{ of La} \times 3) + (N \text{ of R} \times 4) + (N \text{ of Sp} \times 3) + (N \text{ of D} \times 2)}{\text{Total N observed monthly}}$$

7. 비만도 (condition index, CI) 및 육중량비 (meat weight rate, MWR)

$$CI = \frac{\text{Body weight (g)}}{\text{Shell length (mm)}^3} \times 1000$$

$$MWR = \frac{\text{Body weight (g)}}{\text{Total weight (g)}} \times 100$$

8. 통계학적 분석

성비는 SPSS 통계 프로그램을 이용하여 χ^2 t-test를 하여 유의성 여부를 판정하였다.

결 과

1. 환경조건

북방전복 채집기간 (2012년 9월-2013년 8월) 동안 채집지역의 평균 수온은 14.3°C 였으며, 2월에 6.4°C로 최저수온을 나타냈고, 8월에 22.0°C로 최고수온을 나타냈다. 평균 염분농도는 31.4 psu 였으며, 8월에 29.1 psu로 가장 낮았고 1월에 32.5 psu로 가장 높았다 (Fig. 1).

2. 성비

진도에서 채집된 북방전복의 성비는 각장 구간에 따라 다소의 차이는 보였으나 전체적으로 암컷의 비율이 57%로 수컷 비율보다 높았다 (Table 2).

3. 생식소 발달단계의 월 별 출현율

생식소 발달단계는 2012년 9월에 완숙기가 암, 수 각각 8%와 25%를 차지하였으며, 방출기는 암, 수 각각 84%와 75%를

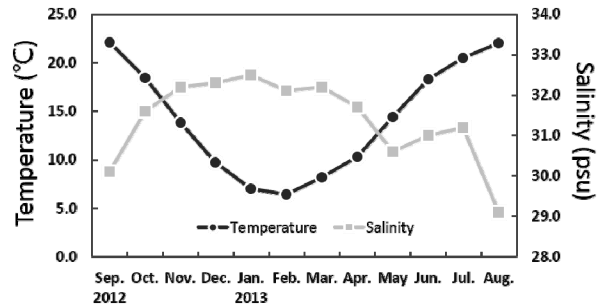


Fig. 1. Monthly variations of water temperature and salinity in the sampling area (KHOA, 2013).

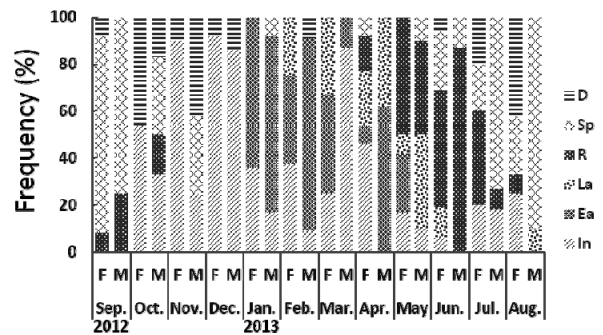


Fig. 2. Monthly variations of gonadal development frequency in *Haliotis discus hannai*. Ea, early active stage; In, inactive stage; La, late active stage; R, ripe stage; Sp, spent stage; D, degenerative stage.

차지하였다. 2012년 10월에는 퇴화기와 비활성기의 비율이 높았으며, 11월과 12월에는 비활성기의 비율이 가장 높았다. 2013년 1월부터 3월에는 초기활성기의 비율이 높았으며, 3월과 4월에는 초기활성기와 후기활성기의 비율이 다른 발달단계에 비해 상대적으로 높았다. 5월과 6월에는 완숙기의 비율이 가장 높았으며, 일부 방출기의 개체들이 확인되었다. 7월과 8월에는 방출기의 출현율이 가장 높았으며, 일부에서는 퇴화기가 관찰되었다 (Fig. 2).

Table 2. Sex ratio of *Haliotis discus hannai* collected from Jindo

Shell length (mm)	Total	Female	Male	Sex ratio (F/F+M)	Chi-square	p value
20.1-40.0	6	4	2	0.67	0.667	0.414
40.1-50.0	61	31	30	0.51	0.016	0.898
50.1-60.0	39	18	21	0.46	0.231	0.631
60.1-70.0	71	42	29	0.59	2.380	0.123
70.1-80.0	35	21	14	0.60	1.400	0.237
80.1-90.0	54	35	19	0.65	4.741	0.029
90.1-110.0	5	3	2	0.60	0.200	0.655
Total	271	154	117	0.57	5.052	0.250

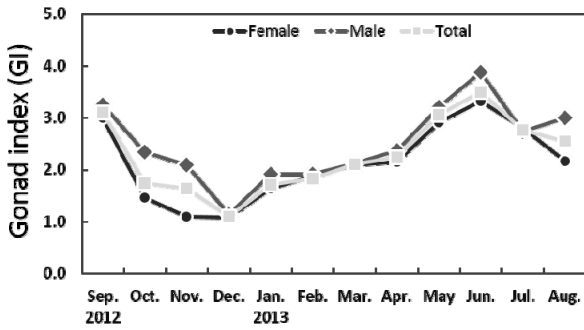


Fig. 3. Monthly variations of gonad index (GI) in *Haliotis discus hannai*. Vertical bars indicate standard deviation.

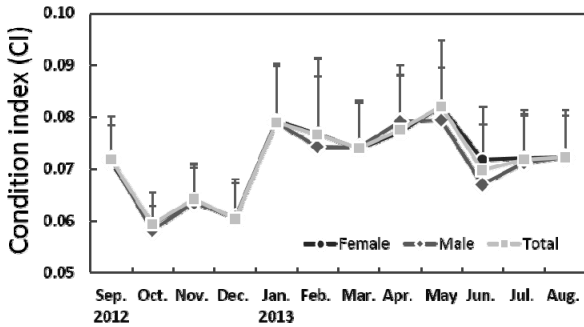


Fig. 4. Monthly variations of condition index (CI) in *Haliotis discus hannai*. Vertical bars indicate standard deviation.

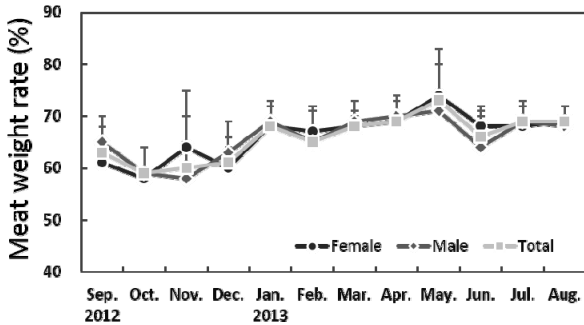


Fig. 5. Monthly variations of meat weight rate (MWR) in *Haliotis discus hannai*. Vertical bars indicate standard deviation.

4. 생식소지수 (GI)의 월 변화

조사기간 동안 GI는 2012년 12월에 암, 수 모두 1.1로 연중 가장 낮은 값을 보였다. 이후 지속적으로 증가하여 2013년 6월에 암, 수 각각 3.3과 3.9로 연중 가장 높은 값을 보인 다음 7월부터 감소하는 경향을 보였다 (Fig. 3).

5. 비만도 (CI)

평균 CI는 0.072이었다. 2012년 10월에 암, 수 각각 0.059

와 0.058로 연중 가장 낮은 값을 보였으며, 2013년 5월에 암, 수 각각 0.082와 0.079로 연중 가장 높은 값을 보인 후 감소하는 경향을 나타냈다 (Fig. 4).

6. 육중량비 (MWR)

평균 MWR은 66%였으며, 성에 따른 MWR은 암컷과 수컷 모두 평균 66%로 성에 의한 차이는 없었다. 월별 암, 수 평균 MWR은 2012년 10월에 각각 58%와 59%로 연중 가장 낮게 나타났으며, 2013년 5월에 암, 수 각각 74%와 71%로 연중 가장 높은 값을 보였다 (Fig. 5).

고찰

많은 복족류와 이매패류의 생식소는 다수의 생식세포형성 소낭 (gametogenic follicle) 으로 구성되며, 각각의 소낭 내에서 생식세포의 분화 및 발달이 진행된다. 각 소낭 내에서 생식세포들의 발달은 비동시적으로 진행되며, 계절적으로 뚜렷한 변화를 보인다 (Mackie, 1984; Eversole, 2001; Jung et al., 2007a, b; Marroquin-Mora & Rice, 2008; Peredo et al., 2010). 이러한 구조적 특징은 *Haliotis iris* and *H. australis* (Wilson & Schiel, 1995), *H. asinina* (Capinpin et al., 1998; Sobhon et al., 1999), *H. varia* (Najmudeen & Victor, 2004), *H. midae* (Visser-Roux, 2011) 와 본 연구의 북방전복 생식소에서도 확인되었다.

전복류의 성비 (암:수)는 *H. cracheroidii* (Weber & Giese, 1969), *H. rufescens* (Young, 1970), *H. gigantea*, *H. sieboldii*, *H. discus*, *H. discus hannai* (Lee, 1974), *H. australis* (Wilson & Schiel, 1995), *H. asinina* (Capinpin et al., 1998) 및 *H. varia* (Najmudeen & Victor, 2004) 에서는 약 1:1로 보고되었다. 하지만, 뉴질랜드 남섬의 Dunedin 인근에서 채집된 *H. iris*의 경우 두 지점에서 성비가 1:1과 1.7:1로 각각 다르게 보고되었는데, 이에 관한 원인은 언급되지 않았다 (Wilson & Schiel, 1995). 본 연구에서 암컷의 비율은 57% (1:0.76; n = 154:117) 로 수컷 비율보다 높았다. 연체동물의 경우에 성비의 변화 및 성결정에 유전적 요인과 수온, 먹이 등 환경적 요인이 작용한다 (Yusa 2007; Chávez-Villalba et al. 2011). 하지만, 본 연구에서는 이러한 성비의 차이에 관한 자료는 제시하지 못하였으므로 추후 이에 관한 세부적인 연구가 필요할 것으로 판단된다.

생식소 발달단계 빈도, 생식소지수 및 비만도의 월 변화 등의 자료는 복족류를 포함한 연체동물의 생식주기 구분과 산란기의 범위를 판단하는 중요한 항목이다 (Booolootian et al., 1962; Sobhon et al., 1999; Marsden, 1999; Park et al., 2003; Najmudeen & Victor, 2004; Liu et al., 2008; Limpanont et al., 2011; Jeon et al., 2012).

수서동물의 생식주기 및 성 성숙은 외인성 요인 (exogenous factor) 과 내인성 요인 (endogenous factor) 의 영향을 받는다. 외인성 요인은 수온, 빛, 조석주기, 수심, 먹이, 밀도, 기생충 및 질병, 염분도 및 기질 등으로 수온은 이러한 여러 요인들 가운데 가장 중요한 요인이다 (Mackie, 1984). 일반적으로 저위도 지역에 분포하는 무척추동물의 생식 시기는 길며 고위도 지역의 종은 생식시기가 짧는데, 이러한 특성은 위도에 따른 빛이나 수온의 차이가 종의 생식특성에 영향을 주는 것으로 생각된다 (Fretter, 1984).

본 연구에서 북방전복의 생식소는 조직학적으로 비활성기 (11월-12월), 초기활성기 (1월-3월), 후기활성기 (3월-4월), 완숙기 5월-6월, 방출 및 퇴화기 (7월-10월) 의 계절적인 변화를 보였다. 생식소지수는 암, 수 모두 6월에 최고값을 보였으며, 12월에 최저값을 나타내 생식소지수는 생식소조직의 계절적 변화와 유사한 양상을 나타내 북방전복의 성 성숙 및 생식주기 역시 수온의 영향을 반영하는 것으로 판단된다.

연체동물 가운데 북쪽류인 *H. varia* (Najmudeen & Victor, 2004) 와 이매패류인 *Spisula sachalinensis* (Lee et al., 1997), *Gomphina veneriformis* (Park et al., 2003), *Fulvia mutica* (Liu et al., 2008), *Pecten sulcicostatus* (Arendse et al., 2008), *Heteromacoma irus* (Limpanont et al., 2011) 를 비롯한 많은 종들의 성 성숙은 수온이 중요한 요인으로 작용한다 (Gosling, 2004).

연체동물은 산란 습성 가운데 산란횟수에 따라 *G. veneriformis* (Park et al., 2003) 와 같이 연중 1회만 산란하는 종과 Thailand의 *H. asinina* (Sobhon et al., 1999) 처럼 연중 2회 이상 다회 산란하는 종으로 구분할 수 있다. 그리고 산란 시기에 따라 주로 열대지역 중에서 볼 수 있는 연중산란형 (year-around breeders) 과 늦가을부터 이듬해 초봄 사이에 산란하는 동계산란형 (winter breeders) 그리고 늦봄부터 초가을 사이에 산란하는 하계산란형 (summer breeders) 으로 구분된다 (Booolootian et al., 1962; Capinpin et al., 1998).

본 연구 결과, 2013년 진도에서 북방전복의 주산란기는 7월-8월로 조사되어 부산 근해의 개체군에서 Lee (1974) 에 의해 보고된 8월-10월의 주산란기 보다는 다소 빠른 결과를 보였으나 이들은 하계산란형에 속하는 것으로 나타났다.

이매패류의 경우 비만도의 변화는 생식주기 및 먹이조건과 연관성을 보인다. 하지만 전복류의 경우에는 이들의 연관성에 관한 연구는 찾아보기 힘들다. 이매패류 가운데 *S. sachalinensis* (Lee et al., 1997), *Tegillarca granosa* (Lee, 1997), *G. veneriformis* (Park et al., 2003) 와 *Mercenaria mercenaria* (Marroquin-Mora & Rice, 2008) 의 비만도는 생식주기와 연관된다. 하지만, *F. mutica*의 비만

도는 산란, 방정 이후인 여름과 가을철에 높은 값을 보이며 먹이조건과 연관성을 보인다 (Liu et al., 2008).

본 연구에서 북방전복의 비만도 변화는 생식지수의 변화와 유사한 경향을 나타냄으로서 생식주기와 연관성이 있는 것으로 추측되지만, 이 외의 요인에 대한 영향 여부는 다양한 외적인 요인들을 대상으로 분석이 필요하다.

요 약

본 연구에서는 한국 남해안 진도에 서식하는 북방전복의 생식소 발달과 생식주기를 조직학적으로 기재하였다. 생식소는 조직학적으로 계절적인 변화를 보였다. 암컷의 비율은 57% (n = 154 / 271) 로 조사되었다. 생식소지수는 암, 수 모두 6월에 최고값 (3.3, 3.9) 을 보였으며, 12월에 최저값 (1.1, 1.1) 을 나타냈다. 비만도와 육중량비는 모두 5월에 최고값을 보였으며, 10월에 최저값을 나타냈다. 생식소지수, 비만도 및 육중량비의 변화는 생식소조직의 계절적 변화와 유사한 양상을 나타냈다. 생식주기는 비활성기 (11월-12월), 초기활성기 (1월-3월), 후기활성기 (3월-4월), 완숙기 5월-6월, 방출 및 퇴화기 (7월-10월) 로 구분할 있었다. 2013년 진도에서 북방전복의 주산란기는 7월-8월이었다.

감사의 글

본 연구는 국립수산물학원 전복 가두리양식 생산성향상 및 표준화 연구 (RP-2014-ME-03) 지원으로 수행되었습니다.

REFERENCES

- Arendse, D.C.Z., Andersen, S., Blake, N.J. and Pitcher, G.C. (2008) The reproductive cycle of the scallop *Pecten sulcicostatus* from the Southern Benguela upwelling system. *Journal of Shellfish Research*, **27**: 281-287.
- Booolootian, R.A., Farmanfarmaian, A. and Giese, A.C. (1962) On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. *Biological Bulletin*, **122**: 183-193.
- Capinpin, E.C. Jr., Encena II, V.C. and Bayona, N.C. (1998) Studies on the reproductive biology of the Donkey's ear abalone, *Haliotis asinina* Linné. *Aquaculture*, **166**: 141-150.
- Chávez-Villalba, J., Soye, C., Huvet, A., Gueguen, Y., Lo, C. and Le Moullac, G. (2011) Determination of gender in the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. *Journal of Shellfish Research*, **30**: 231-240.
- Eversole, A.G. (2001) Reproduction in *Mercenaria mercenaria*. *In*: Biology of the Hard Clam. (ed. by Kraeuter, J.N. and Castagna, M.), Elsevier, New York, pp. 221-260.
- Fretter, V. (1984) Prosobranchs. *In*: The Mollusca, Vol. 7. Reproduction (ed. by Tompa, A.S., Verdonk, N.H.

- and van den Biggelaar, J.A.M.), FL: Academic Press, New York, pp. 1-45.
- Geiger, D.L. (1998) Recent genera and species of the family Haliotidae Rafinesque, 1815 (Gastropoda: Vestigastropoda). *Nautilus*, **111**: 85-116.
- Gosling, E. (2004) Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture, Blackwell Science, Oxford, pp. 443.
- Jee, Y.J. and Chang, Y.J. (1995) Induction of triploid abalone, *Haliotis discus hannai*, and its biological characteristics. I. Induction of triploid abalone. *Journal of Aquaculture*, **8**: 159-170.
- 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 off the west coast of Korea (Bivalvia: Pholadidae). *Journal of Shellfish Research*, **31**: 951-958.
- Jung, G.K., Park, J.J., Ju, S.M., Jin, Y.G. and Lee, J.S. (2007a) Ovarian structure and oogenesis of the spiny top shell, *Batillus cornutus* (Lightfoot, 1786) (Gastropoda: Turbinidae). *The Korean Journal of Malacology*, **23**: 209-216.
- Jung, G.K., Park, J.J., Lee, J.W. and Lee, J.S. (2007b) Spermatogenesis of the spiny top shell, *Batillus cornutus* (Lightfoot, 1786) (Gastropoda: Turbinidae). *Development and Reproduction*, **11**: 97-104.
- KHOA (2013) Real time coastal data; Jindo. [Online] Available from: http://sms.khoa.go.kr/koofs/kor/observation/obs_past_search_statistic.asp Accessed November 10, 2013.
- Lee, J.H. (1997) Studies on the gonadal development and gametogenesis of the granulated ark, *Tegillarca granosa* (Linne). *The Korean Journal of Malacology*, **13**: 55-64.
- Lee, J.Y., Chang, Y.J. and Lee, C.S. (1997) Reproductive cycle of surf clam, *Spisula sachalinensis*. *Bulletin of the Korean Fisheries Society*, **30**: 132-138.
- Lee, J.S. and Min, D.K. (2002) A catalogue of molluscan fauna in Korea. *The Korean Journal of Malacology*, **18**: 93-217.
- Lee, T.Y. (1974) Gametogenesis and reproductive cycle of abalones. *Publications of the Marine Laboratory, Pusan Fisheries College*, **7**: 21-50.
- Limpanont, A., Yang, H.S., Park, K.I. and Choi, K.S. (2011) First report on the annual gametogenesis of *Heteromacoma irus* (Hanley, 1845) in a rocky intertidal area, northern Jeju Island, Korea. *Journal of Shellfish Research*, **30**: 39-46.
- Lindberg, D.R. (1992) Evolution, distribution, and systematics of Haliotidae. **In**: Abalone of the World: Biology, Fisheries, and Culture. (ed. by Shepherd, S.A., Tegner, M.J., Guzman del Proo, S.A.), Blackwell, Oxford, pp. 3-18.
- Liu, W., Li, Q., Yuan, Y. and Zhang, S. (2008) Seasonal variations in reproductive activity and biochemical composition of the cockle *Fulvia mutica* (Reeve) from the eastern coast of China. *Journal of Shellfish Research*, **27**: 405-411.
- Mackie, G.L. (1984) Bivalves. **In**: The Mollusca, Vol. 7. Reproduction. (ed. by Tompa, A.S., Verdonk, N.H. and van den Biggelaar, J.A.M.), Academic Press, New York, pp. 351-418.
- Marroquin-Mora, D.C. and Rice, M.A. (2008) Gonadal cycle of northern quahogs, *Mercenaria mercenaria* (Linne, 1758), from fished and non-fished subpopulations in Narragansett Bay. *Journal of Shellfish Research*, **27**: 643-652.
- Marsden, I.D. (1999) Reproductive cycle of the surf beach clam, *Paphies donacina* (Spengler, 1973) from New Zealand. *Journal of Shellfish Research*, **18**: 539-546.
- Najmudeen, T.M. and Victor, A.C.C. (2004) Reproductive biology of the tropical abalone *Haliotis varia* from Gulf of Mannar. *The Marine Biological Association of India*, **46**: 154-161.
- 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). *The Korean Fisheries Society*, **36**: 352-357.
- Peredo, S., Jara-Seguel, P., Parada, E. and Brand, E.V. (2010). Gonadal organization and gametogenesis in *Musculium argentinum* (Veneroida: Sphaeriidae) from a population in southern Chile. *Journal of Shellfish Research*, **29**: 989-993.
- Pyen, C.K. (1970) Studies on the propagation of abalone. *Bulletin of the Korea Fisheries Society*, **3**: 177-186.
- Rho, S. and Park, C.K. (1975) Studies on the propagation of the abalone. II- The spawning season of *Haliotis discus hannai* Ino in the adjacent areas of Yeosu. *Bulletin of the Korea Fisheries Society*, **8**: 234-241.
- Sobhon, P., Apisawetakan, S., Chanpoo, M., Wanichanon, C., Linthong, V., Thongkukiatkui, 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. *ScienceAsia*, **25**: 3-21.
- Visser-Roux, A. (2011) Reproduction of the South African abalone, *Haliotis midae*. Ph.D. Dissertation, University of Stellenbosch. pp. 88.
- Webber, H.H. and Giese, A.G. (1969) Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone, *Haliotis cracheroidii* (Gastropoda: Prosobranchiata). *Marine Biology*, **4**: 152-159.
- Wilson, N.H.F. and Schiel, D.R. (1995) Reproduction in two species of abalone (*Haliotis iris* and *H. australis*) in Southern New Zealand. *Marine and Freshwater Research*, **46**: 629-637.
- Young, J.S. (1970) The reproductive cycle, gonadal histology and gametogenesis of the red abalone *Haliotis rufescens* (Swainson). *California Fish and Game*, **56**: 298-309.
- Yusa, Y. (2007) Causes of variation in sex ratio and modes of sex determination in the Mollusca - an overview. *American Malacological Bulletin*, **23**: 89-98.