

Micronesia Chuuk Island에 서식하는 Top shell, *Trochus niloticus*의 생식주기

진영석, 박용주¹, 김한준, 나오수, 송영보, 이치훈, 최면식², 노섭³, 이영돈

제주대학교 해양과환경연구소, ¹류큐대학, ²Chuuk 해양개발 연구소, ³제주대학교 해양과학부

Reproductive Cycle of Top Shell, *Trochus niloticus* in Chuuk Island, Micronesia

Young-Seok Jin, Yong-Ju Park¹, Han-Jun Kim, Young-Bo Song, Oh-Soo Na,
Chi-Hoon Lee, Myun-Sik Choi², Sum Rho³ and Young-Don Lee

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

¹Sesoko Station, Tropical Biosphere Research Institute, University of the Ryukyus, Motobu, Okinawa, 905-0227, Japan.

²Chuuk Marine Development Institute, 123 Weno Chuuk State, P.O. Box Micronesia

³Faculty of Ocean Science, Cheju National University, Jeju, 690-756, Korea

ABSTRACT

Gametogenesis, changes of gonad bulk index (GBI), monthly variation in oocyte diameter, reproductive cycle and spawning with lunar cycle of the top shell, *Trochus niloticus* were investigated by histological examination. The specimens were sampled in the coastal waters of Chuuk Island, Micronesia, from November 1999 to September 2000. *T. niloticus* is a gonochorism, and the female and male were present in an approximately 1:1 ratio ($p > 0.05$). The ovary contained with the oocyte of yolk stage, the testis composed of the spermatid and spermatozoa at around the year. Monthly GBI were higher at February, March, April and June than the other months. Major spawning occurred between April and May, and June and July but the individuals of partially spawning were presented throughout the year. GBI with lunar cycle were higher at the full moon than the other lunar phase. These results suggest that the spawning occurred between the full moon and last quarter moon.

Keywords: *Trochus niloticus*, Gonad bulk index, Reproductive cycle, Lunar cycle.

서 론

*Trochus niloticus*는 대형복족류로서 인도양과 태평양 등의 열대 해역에 분포한다. 껍질의 질과 광택이 뛰어나 고급의류의 단추, 세공예품으로 사용되고, 육질은 식용으로 이용되는 산업적 가치가 높은 자원생물이다 (Nash, 1993). *T. niloticus*는 산란시기에 계절적 산란과 연중산란생식패턴을 갖는 특징적인 종이다. 지역적으로 Low-Isle Reef에서는 동계에 주 산란이 일어나며 (Moorhouse, 1932), New Caledonia에서는 하계에 주 산란이 일어난다 (Bour, 1989). 그러나 Polynesia에서는 연중산란이 일어나며, 오스트레일리아 King Sound에서는 연중산란과 계절적 산란을 동시에 갖는다 (Hahn, 1993; Gimin, 1997). 이와 같이, *T. niloticus*는 서식 환경에 따라 산란시기와 산란양상이 다양하게 나타나므로, *T. niloticus*의 자원관리와 산업적 이용가치를 높이기 위해서는 각각의 지역 환경에 따른 번식생태를 파악하는 것이 필요하다.

본 연구는 Micronesia Chuuk Island에 서식하는 *Trochus niloticus*의 번식생태를 탐색하기 위해 성비, 생식소지수, 생식소 발달단계, 월별과 주별 난경의 변화 등을 조직학적으로 조사하여 생식주기와 산란시기 및 산란리듬을 탐색하였다.

재료 및 방법

*Trochus niloticus*는 Chuuk Island 연안 수심 1-5 m에서 1999년 11월부터 2000년 9월까지 보름을 기준으로 월별 20-25 개체씩 총 263 개체를 채집하였고, 산란리듬을 조사하기 위해 2000년 2월부터 4월까지 월주기 (신월, 상현, 보름,

Received February 24, 2004; Accepted June 5, 2004

Corresponding author: Lee, Young-Don

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

1225-3480/20108

© The Malacological Society of Korea

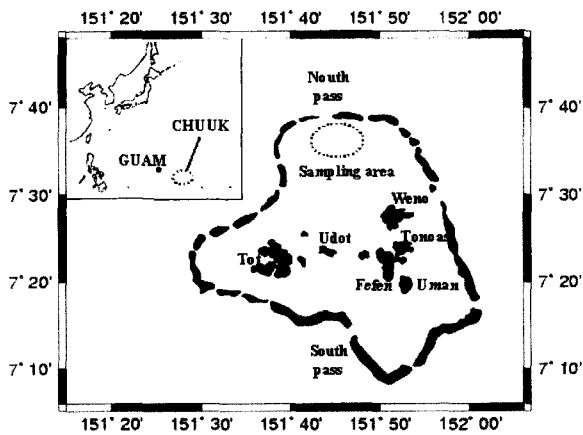


Fig. 1. Sampling area of *Trochus niloticus* in Chuuk Island.

하현) 를 기준으로 주별 20-25 개체씩 총 140 개체를 채집하였다 (Fig. 1). 채집한 재료는 vernier calliper로 각고와 각장을 0.1 mm까지 측정하였고, 전중량 및 육중량은 전자저울 (Sartorius, BP 3100s)을 이용하여 0.01 g까지 측정하였다.

조직학적 관찰을 위하여, 패각을 제거한 *Trochus niloticus* 는 Bouin's solution에 고정하였고, 소화맹낭 (stomachal caecum) 밑부분을 절단하여 소편을 만들었으며, 상법인 파라핀 절편법에 의해 5-6 μm 두께의 절편을 제작하였다. Hansen's haematoxylin과 0.5% eosin으로 비교 염색 하여 광학현미경으로 검정하였다. Gonad Bulk Index (GBI) 는 디지털 카메라를 이용하여 절편을 촬영한 후 ImageScope 2.3 (Image Line, Inc.) 로 총면적과 생식소 면적을 측정하였고 다음 식을 이용하여 계산하였다.

$$GBI = (\text{gonad area} \times 100) / (\text{total cross sectional}$$

area)

생식주기와 산란리듬을 파악하기 위해 암컷 생식소의 외측 근섬유막에서 소화맹낭 쪽으로 신장된 소엽과 소엽사이에 위치한 핵이 관찰되는 난모세포만을 선택하여 난모세포 크기의 월별 및 주별 변화를 조사하였다. 난모세포는 ImageScope 2.3 (Image Line, Inc.) 을 이용하여 개체 당 100-400 개를 측정하였고, 10 μm의 계급으로 구분하여 난모세포의 크기에 대한 출현빈도를 조사하였다.

생식소의 발달단계는 Hahn (1993) 과 Catalan and Yamamoto (1993) 의 방법에 따라 활성기, 완숙기, 부분방출기, 방출 및 회복기의 4 단계로 나누었다. 즉, 활성기 (active stage) 는 생식상피의 재배치가 이루어진 상태로 분열증식하는 난원세포 또는 정원세포와 어린 난모세포 또는 정모세포가 성숙난보다 숫 적으로 우세한 단계, 완숙기 (ripe stage) 는 생식소가 성숙난으로 가득 채워진 단계, 부분방출기 (partly spawn stage) 는 완숙기 단계의 난모세포 또는 정자들의 부분 방출이 일어나 생식소의 소엽 또는 소낭에 일부의 공간이 형성된 단계, 방출 및 회복기 (spent and recovery stage) 는 방란과 방정이 일어나 생식소엽과 소낭이 거의 비어있고 일부 성숙한 난모세포와 정자들이 존재하며 생식상피가 재배치되는 단계로 구분하였다.

조사자료는 평균 ± 표준오차로 나타냈다. 성비는 χ^2 -test 를 실시하였고, GBI는 SAS (statistical analysis system) 를 이용하여 Duncan's multiple range test로 평균 간의 유의성을 검정하였다 ($p < 0.05$).

결 과

1. 생식소의 구조 및 성비

이 연구에 사용된 *Trochus niloticus*는 각장이 75.0 ± 9.7

Table 1. Sex ratio of *Trochus niloticus* from November 1999 to September 2000.

Month	Total	Number		Sex ratio	χ^2
		Female	Male		
November 1999	20	13	7	1.0:0.54	1.80
December	22	14	8	1.0:0.57	1.64
January 2000	26	18	8	1.0:0.44	3.85
February	66	30	36	1.0:1.20	0.55
March	99	54	45	1.0:0.83	0.82
April	45	24	21	1.0:0.88	0.20
May	31	14	17	1.0:1.21	0.29
June	23	11	12	1.0:1.09	0.04
July	24	14	10	1.0:0.71	0.67
August	24	11	13	1.0:1.18	0.17
September	23	13	10	1.0:0.77	0.39
Total	403	216	187	1.0:0.86	2.09

Asterisk indicates a significant difference from the expected ratio

mm 각고가 94.4 ± 11.5 mm이었고, 육중량이 55.24 ± 16.99 g, 전중량이 319.10 ± 95.20 g이었다. 생식소는 패각

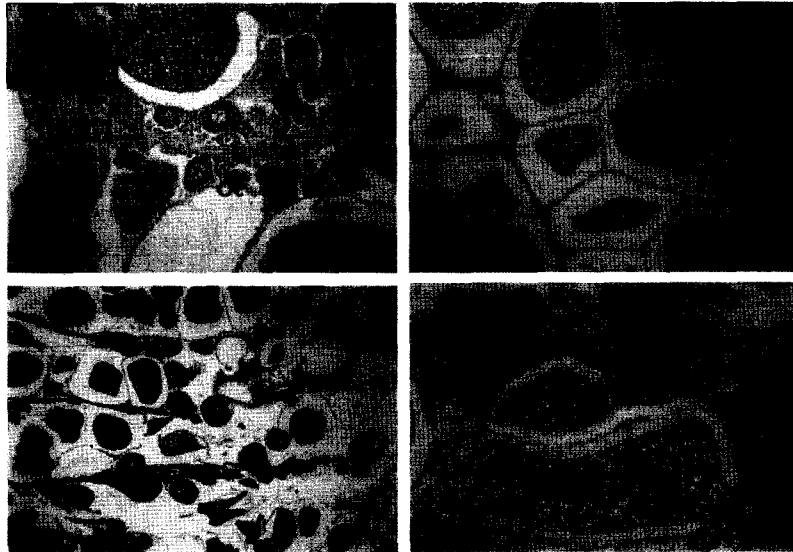


Fig. 2. Photomicrographs of ovarian developmental of *Trochus niloticus*.
A: active stage (scale bar = 50 μ m), **B:** ripe stage (scale bar = 100 μ m),
C: partly spawn stage (scale bar = 200 μ m), **D:** spent and recovery stage
 (scale bar = 50 μ m).
 Doc: degenerated oocyte, Fmc: fibromuscular capsule, Gm: gelatinous
 membrane, Hg: hepatic gland, N: nucleus, Oc: oocyte, Og: oogonium,
 Yg: yolk granule. Inset of A showing oogonium along germinal epithelium
 (scale bar = 10 μ m).

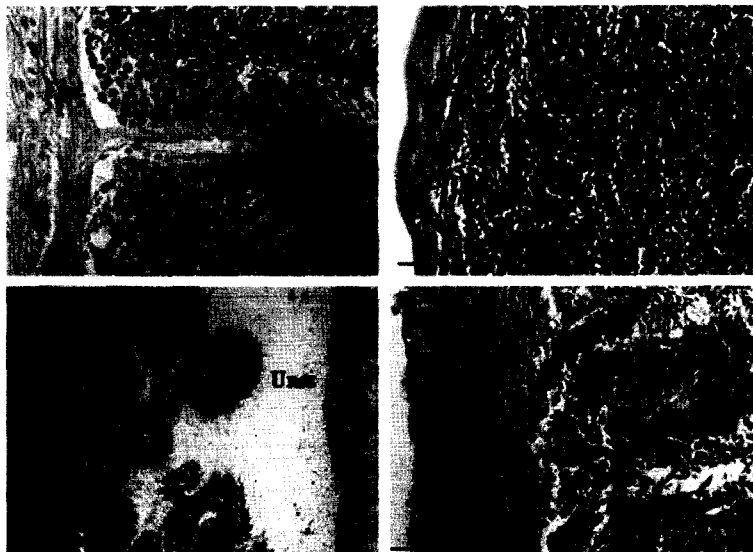


Fig. 3. Photomicrographs of testicular developmental of *Trochus niloticus*.
A: Active stage (scale bar = 25 μ m), **B:** ripe stage (scale bar = 25 μ
 m), **C:** partly spawn stage (scale bar = 100 μ m), **D:** spent and
 recovery stage (scale bar = 25 μ m).
 Fmc: fibromuscular capsule, St: spermatid, Sz: spermatozoa, Tsl:
 testicular lobule, Unsz: undischarged spermatozoa.

내 나선상 육질부 아래쪽 소화맹낭에서부터 꼬리돌기 끝까지 소화맹낭의 표면에 발달해 있었으며, 패각을 제거한 후 색깔만으로 암컷 (진한 녹색) 과 수컷 (유백색) 의 성 구분이 가능했다.

조사기간 중 암컷이 216 개체, 수컷이 187 개체로, 전체 성비는 약 1:1 이었다 ($p > 0.05$). 조직학적 방법으로 생식소를 관찰한 결과 자동동체로 판단되는 개체는 없었다 (Table 1).

2. 난형성 과정

난소의 외측 근섬유막으로부터 기원한 생식상피는 내측으로 발달하였다. 난원세포들은 생식소 생식상피의 기부에서 관찰되었고, 크기가 8-13 μm 로 세포의 대부분을 5-7 μm 의 핵이 차지하였다. 크기가 20-100 μm 인 어린난모세포들은 생식상피에 난병을 형성하여 성장하였고, 초기에 세포질은 hematoxylin에 반응하고 성장함에 따라 eosin에 세포질에 난황물질이 축적되면서 반응하였다. 그리고 핵은 약 10-35 μm 로 구형이었으며 중앙에는 hematoxylin에 진하게 염색되는 인이 있었다. 일부 성장이 빠른 난모세포들은 젤라틴성 피막을 형성하고 있었다 (Fig. 2-A).

생식상피에 난병을 부착하여 발달하는 난모세포의 세포질 내에는 공포상의 난황과립이 다수 축적되어 크기가 110-150 μm 로 증가하였다. 이후, 난병이 소실되고 내강으로 유리된 완숙한 난모세포들은 난경 160-230 μm 로 성장하였고, 세포질에는 난황과립이 다수 균일하게 분포하였으며 젤라틴성 피막이 더욱 뚜렷해졌다. 이때, 생식소 외측 근섬유막은 점차 얇아졌다 (Fig. 2-B).

방란 흔적의 개체에서는 내강을 채우고 있던 완숙한 난들이 빠져나가 생식소엽과 소낭에 공간이 형성되었으며, 미방출된 일부 완숙난들은 생식상피 또는 내강에 잔존하였다 (Fig. 2-C). 이후 미방출된 완숙난들이 퇴화되었고, 생식상피의 기부에 난원세포와 어린 난모세포들이 출현하였다. 생식소의 외피막 기부에서 생식상피가 재배치되면서 어린 난모세포들이 다시 발달하였다 (Fig. 2-D).

3. 정자형성 과정

정자형성 과정은 난형성과 유사한 과정을 보였다. 정소의 외측 근섬유막으로부터 기원한 생식상피는 내측으로 발달하였다. 생식상피 상에는 정원세포, 정모세포, 정세포 무리들 그리고 일부 변태를 마친 정자들이 내강 쪽으로 층상배열을 하였다. 생식상피는 소화맹낭을 싸고 있는 근섬유막 쪽으로 신장이 되어 정소소엽을 형성하였다 (Fig. 3-A). 이후, 정소가 발달함에 따라 외측 근섬유막은 얇아지고 정소소엽이 비후되었으며 내강에는 변태를 마친 정자 무리들로 채워졌다 (Fig. 3-B). 방정후의 정소소엽 내강에는 상당수의 미방출 정자가 잔존하고 있으며 (Fig. 3-C), 이후 미방출된 잔존 정자들은 퇴화 흡수되

었고 외측 근섬유막이 다시 두꺼워지면서 새로운 정소소엽이 재배치되었다 (Fig. 3-D).

4. 수온과 GBI의 월 변화

수온과 GBI의 월 변화는 Fig. 4와 같다. 수온은 2월에 $28.6 \pm 0.20^\circ\text{C}$ 로 가장 낮았고, 6월에 $29.9 \pm 0.03^\circ\text{C}$ 로 가장 높았으나, 연 평균수온은 $29.2 \pm 0.07^\circ\text{C}$ 범위였다.

암컷 GBI의 월 변화는 2-4월에 69.91 ± 3.87 로 가장 높았고 ($p < 0.05$), 5월에 40.94 ± 3.12 로 급격히 감소하였다. 이후 6월에 59.68 ± 2.95 로 증가한 후 7-9월에 45.05 ± 4.30 의 값을 나타냈다. 수컷 GBI의 월 변화는 2-4월에 57.17 ± 3.30 로 가장 높았고 ($p < 0.05$), 이후 암컷과 유사한 경향을 나타냈다.

5. GBI의 주간변화

산란리듬을 조사하기 위해 달주기 (신월, 상현, 보름, 하현) 를 기준으로 주별 채집한 암컷 GBI의 주간변화는 Fig. 5와 같다. 암컷의 GBI는 보름시기인 2월 17일과 4월 20일에 각각 71.38 ± 5.90 와 71.69 ± 3.22 로 가장 높았고 ($p < 0.05$), 하현에 감소하는 경향을 보였다. 수컷의 GBI도 암컷과 유사하게 보름에 증가하고 하현에 감소하는 경향을 나타냈다.

6. 난모세포 크기의 월별 및 주별 변화

조사기간 중 난모세포 크기의 월 변화는 Fig. 6과 같다. 난모세포의 크기가 160 μm 이상인 완숙한 난모세포를 갖는 성숙한 개체는 연중 존재하였다. 난모세포의 크기는 100-230 μm 의 성숙한 난모세포의 그룹과 10-90 μm 의 어린 난모세포의 그룹으로 구분할 수 있었다.

1999년 11월부터 2000년 1월에 성숙난들이 점차 감소한 반면, 어린난모세포들이 높은 비율을 유지하면서 점차 증가 하였다. 이후 2-4월에는 성숙난들이 난소의 대부분을 차지하였으나, 5월에 출현빈도가 급격히 감소하였다. 그리고 6월에 다시 성숙난들의 출현빈도가 증가하였지만 7월부터 감소하기 시작하였다.

산란리듬을 조사하기 위해 월주기 (신월, 상현, 보름, 하현) 를 기준으로 주별 채집한 난모세포 크기의 변화는 Fig. 7과 같다. 조사기간 중 160 μm 이상의 완숙한 난모세포의 분포를 보면, 2월 17일 (보름) 과 2월 25일 (하현) 사이에 상대적으로 난소내에 완숙난이 차지하는 비율이 감소하였다.

7. 생식주기

생식소 발달과 생식세포 형성과정을 조직학적으로 조사한 결과와 난모세포 크기의 월 변화를 종합하여 보면, *Trochus niloticus*의 생식주기는 활성기, 완숙기, 부분 방출기, 방출 및 회복기의 연속적인 주기로 구분할 수 있었다 (Fig. 8).

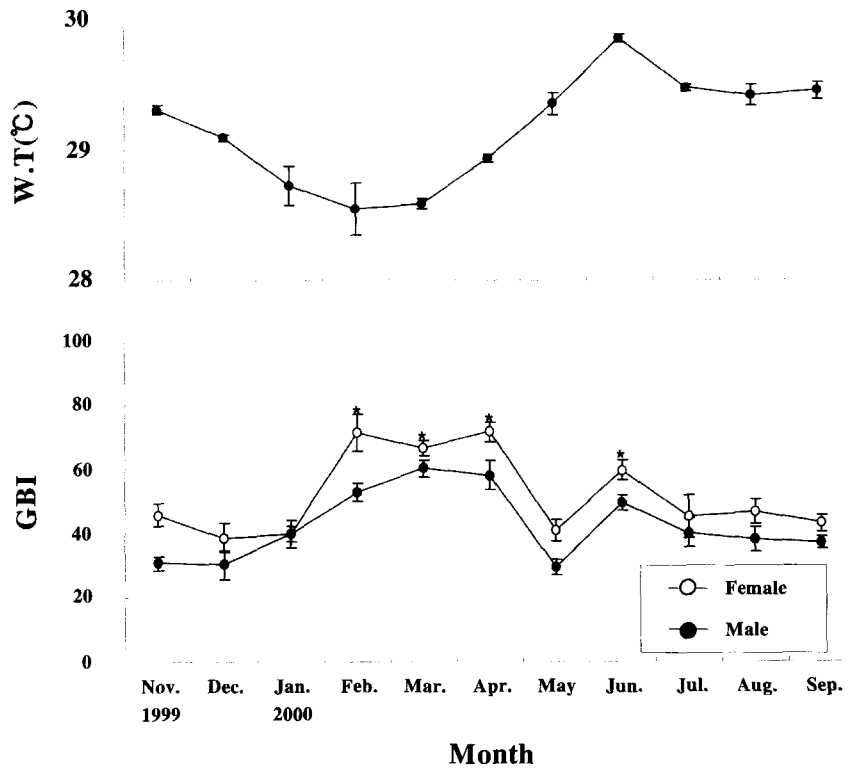


Fig. 4. Monthly changes in the mean water temperature (°C) and the mean gonad bulk index (GBI) of *Trochus niloticus*. Vertical bar denotes a standard error of means. Asterisk indicates significantly difference at $p < 0.05$.

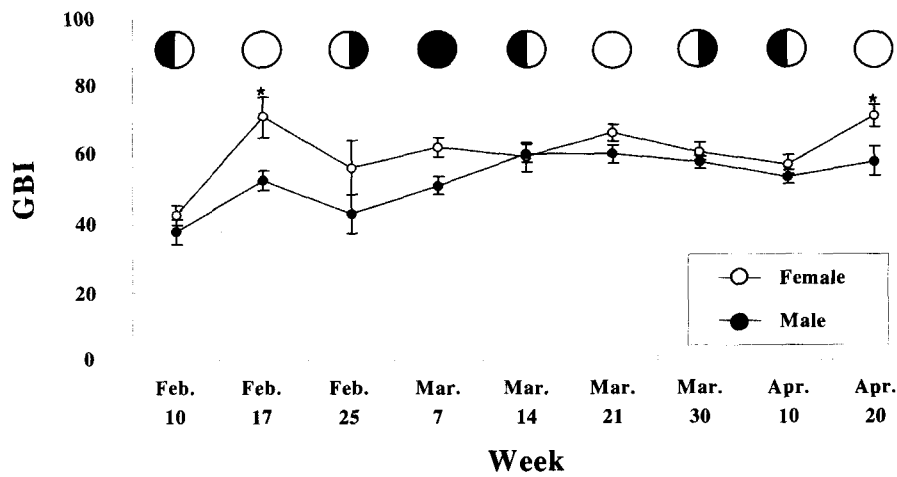


Fig. 5. Weekly changes in the mean gonad bulk index (GBI) of *Trochus niloticus*. Vertical bar denotes a standard error of means. Asterisk indicates significantly difference at $p < 0.05$.

1) 활성화

활성기의 난소는 난소소엽이 소화맹낭 쪽으로 신장되어 가며, 모든 발달단계의 난모세포들이 분포하였지만, 주로 난경 20-100 μm 의 난병을 갖는 난모세포들이 차지하고 있었다. 난경이 110-150 μm 의 난모세포는 세포질에 난황물질을 축적하기 시작하였고, 160-230 μm 의 완숙난이 내강에 존재하였다. 활성화 단계의 암컷은 12-1월, 5월, 7월 그리고 9월에 출현하였다.

정소에서 소엽상피를 따라 정원세포, 정모세포, 정세포 무리들과 일부 변태를 마친 정자들이 내강 쪽으로 총상배열을 하였다. 활성화 단계의 수컷은 11-12월, 5월, 8-9월에 출현하였다.

2) 완숙기

완숙기의 난소는 소수의 어린 난모세포들도 존재하지만, 난소소엽에서 유리된 완숙한 난모세포들로 가득 채워졌다. 완숙난의 세포질에는 많은 난황과립을 축적하고 있으며, 난모세포는 젤라틴성 피막으로 둘러싸여 있었다. 완숙기 단계의 암컷은

11-12월 그리고 2-9월에 출현하였다.

정소는 정소소엽에 정원세포와 정모세포의 수는 현저히 감소되는 반면 정세포와 변태를 마친 정자들로 가득 채워졌다. 완숙기 단계의 수컷은 2-8월에 출현하였다.

3) 부분방출기

난소 및 정소의 소화맹낭 부위에 완숙난과 정자가 일부 방출이 이루어져 방출 흔적으로 보이는 일부의 공간이 형성되었다. 그리고 성숙과 더불어 극히 얇아졌던 외측 근섬유막이 다시 두꺼워지면서 근섬유막의 하부와 생식상피에서 난원세포와 정원세포들이 출현하기 시작하였다. 부분 방출기의 암컷은 11월, 1-5월 그리고 7-9월에 출현하였고, 수컷은 11-2월, 5월 그리고 7-9월에 출현하였다.

4) 방출 및 회복기

난소 및 정소의 소엽 내강에는 미방출된 완숙난과 정자들이 남아있고, 이들 중 일부는 퇴화 흡수되었다. 외측 근섬유막은 더욱 두꺼워 지고 생식소의 난소 및 정소소엽들이 재배치되며

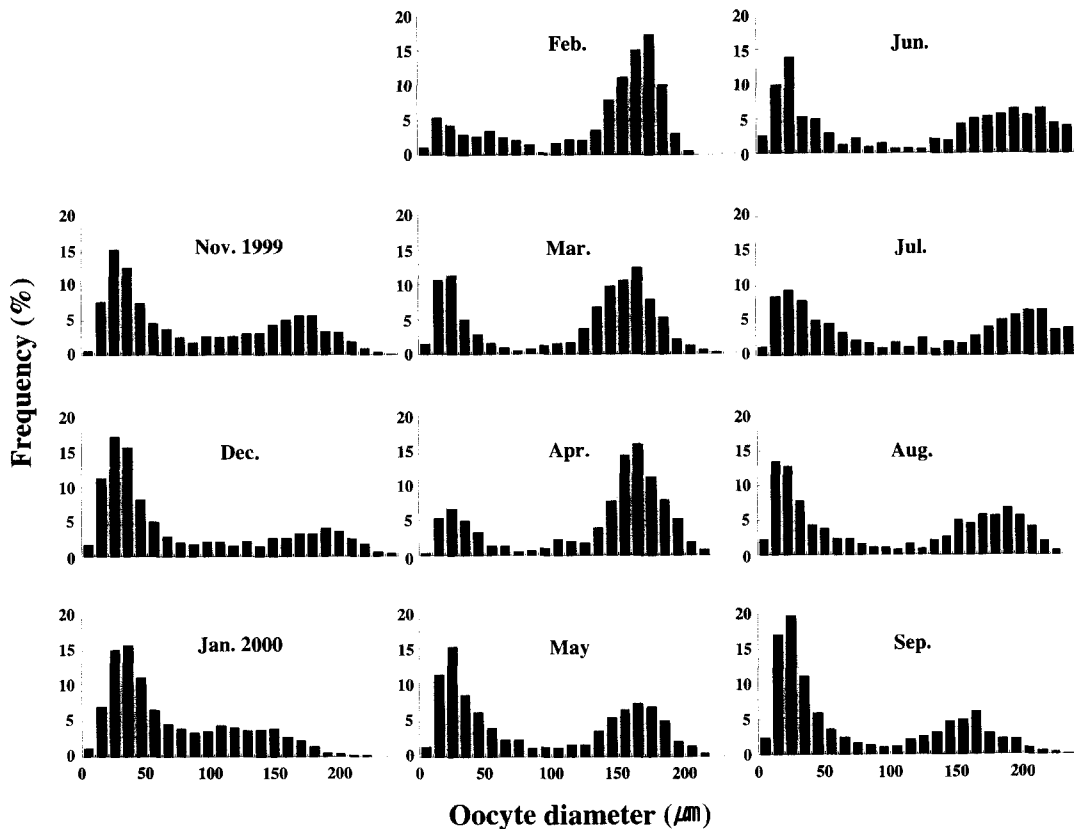


Fig. 6. Monthly frequency of oocyte diameter distribution in the ovary of *Trochus niloticus*.

내강 쪽으로 발달 신장되었다. 방출 및 회복기의 암컷은 12-1월, 5월, 그리고 7-8월에 출현하였고, 수컷은 12-1월, 5월 그리고 8월에 출현하였다.

고 찰

원시복족류는 대부분이 자웅이체이며 성비는 1:1이나 종에 따라서는 연령 및 환경요인의 영향으로 성비가 변할 수 있다 (Shepherd and Laws, 1974; Creese *et al.*, 1990; Lindberg and Wright, 1985). 고동류의 생식소는 난소와 정소 모두 패각 내 나선상 육질부 하단에서 꼬리돌기까지 소화맹낭 표면에 있다 (Lee and Lee, 1998; Na and Lee, 1999; Oh *et al.*, 2000; Song *et al.*, 2002). 이 연구에서, *Trochus niloticus*의 성 체제는 자웅이체였으며, 생식소 구조는 많은 고동류와 유사하였다. 성비는 조사한 개체 중 암컷이 216 개체, 수컷이 187 개체로 약 1:1 이었다 ($p > 0.05$).

원시복족류는 종에 따라 일종의 영양세포로 간주되는 과립세포가 생식소의 발달에 관여하는 것으로 보고되었다 (Orton *et al.*, 1956). 소라의 경우 생식소의 발달초기에 미분화간충직과 호산성과립세포들이 다수 출현하다가 생식소의 발달에 따라 점차 감소되고 있어 이들 세포가 일종의 영양세포로 간주되고 있다 (Lee, 1980). *Trochus niloticus*의 경우 완숙기를 제외한 단계에서 황색과립세포들이 난소 소엽상피 내에 출현하는

것으로 보아 이 과립세포들이 생식세포형성에 관여하는 것으로 사료된다.

일반적으로 해산 무척추동물의 생식소 발달과 생식주기는 내부적 요인인 연령과 월령에 의한 내분비리듬, 그리고 외부 환경요인인 수온, 빛, 염분, 먹이 풍부도 등에 의하여 조절된다 (Giese, 1959). 산란 시기는 생식전략과 지리적 위치에 따라 다르게 나타나며 (Chung *et al.*, 1998), 산란 시기에 따라 늦가을부터 다음해 봄 사이에 산란하는 동계산란종 (winter breeders), 늦봄부터 이른 가을 사이에 걸쳐 산란하는 하계산란종 (summer breeders), 연중 산란하는 연중산란종 (year-round breeders) 으로 구분 된다 (Brousseau, 1995). *Trochus niloticus*는 지역에 따라, New Caledonia에서는 겨울에 생식세포 형성과정이 중지되는 휴지기를 거치고 수온이 상승하는 시기에 성숙하여 하계에 산란을 하고 (Bour, 1989), King Sound에서는 연중산란과 계절적 산란이 동시에 이루어지며 (Gimin, 1997), Polynesia에서는 연중산란을 한다 (Hahn, 1993). 이 연구에서, Chuuk에 서식하는 *T. niloticus*는 개체별 부분 방란 및 방출에 의한 산란이 연중 관찰되었지만, GBI와 난모세포 크기의 월 변화와에서 4-5월 그리고 6-7월 사이에 주 산란이 일어나는 것으로 사료된다.

외부 환경요인 중 수온과 광주기 혹은 월주기가 성숙과 산란을 조절하는 주요 요인으로 거론 되고 있다 (Loosanoff,

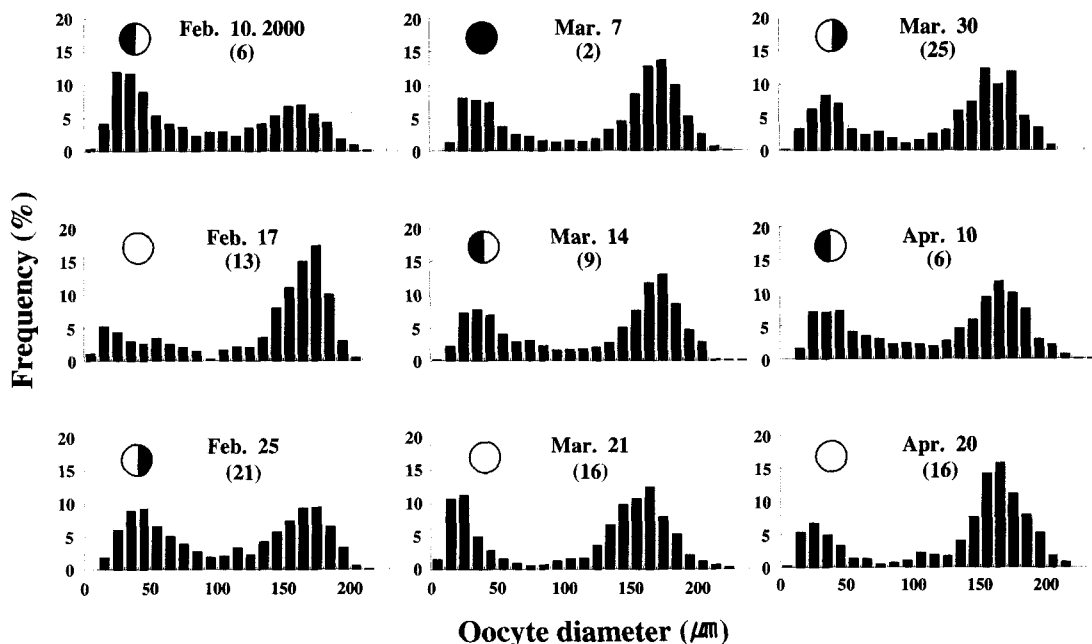


Fig. 7. Weekly frequency of oocyte diameter distribution in the ovary of *Trochus niloticus*.

1962; Pearse and Eernisse, 1982; Olive and Garwood, 1983; Brousseau, 1995). 특히, 연안에 서식하는 해산 무척추동물은 생존전략을 위하여 월주기에 따른 산란리듬을 보인다 (Omori, 1995). 갑각류인 *Pulumnus vespertilio*는 보름에 유생을 방출하며 (Kyomo, 2002), 복족류인 *Strombus pugilis*는 하현에 주 산란을 한다 (Reed, 1995). Polynesia 와 Palau 에 서식하는 *Trochus niloticus*는 신월과 상현 사이에 산란을 한다 (Heslinga and Hillmann, 1981; Hahn, 1993). 이 연구에서 GBI가 높은 시기인 2월에서 4월까지 산란리듬을 조사한 결과 주별 GBI 변화는 보름시기에 가장 높았고, 하현에 감소하는 경향을 보였다. 따라서 Chuuk Island 에 서식하는 *T. niloticus*는 보름과 하현 사이에 산란이 일어나 산란리듬은 월주기가 관여하는 것으로 추정된다.

이상의 결과를 종합해보면, Chuuk Island 에 서식하는 *Trochus niloticus*는 자웅이체로 개체별 연중 산란이 일어나지만, 4-5월 그리고 6-7월에 주 산란이 일어나며, 산란 리듬은 월주기가 관여하는 것으로 생각된다. 따라서 앞으로 생식속 성숙과 산란을 조절하는 외부 환경요인과 월주기에 의한 산란리듬을 규명하기 위해서는 수조 내 사육조건에서 탐색할 필요가 있다고 사료된다.

요 약

이 연구는 1999년 11월부터 2000년 9월까지 Micronesia

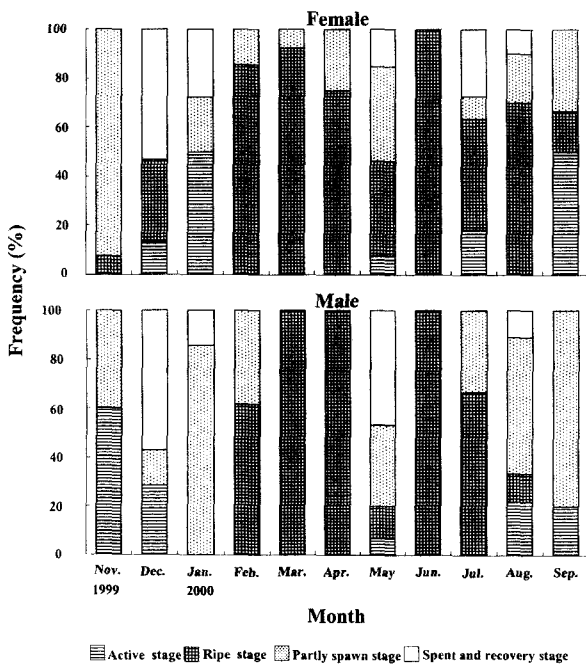


Fig. 8. Monthly frequency in gonadal development stage of *Trochus niloticus*.

Chuuk Island 연안에서 채집한 *Trochus niloticus*의 생식세포형성과정, gonad bulk index (GBI), 월별 난모세포 크기 변화 생식주기 그리고 산란리듬 탐색을 조직학적인 방법으로 조사하였다. *T. niloticus*는 자웅이체로 성비는 암수 1:1이었다 ($p > 0.05$). 난소는 난황주기 단계의 난모세포와 정소는 정세포와 정자가 연중 관찰되었다. 월별 GBI는 2월, 3월, 4월 그리고 6월에 다른 달보다 높았다. 주 산란은 4-5월 그리고 6-7월에 일어났지만, 부분 산란하는 개체가 연중 관찰되었다. 월령에 따른 GBI는 다른 월령보다 보름에 높아, 산란은 보름과 하현 사이에 일어나는 것으로 추정된다.

감사의 말씀

이 연구는 2003년도 제주대학교 두뇌한국 21 사업의 지원과 Micronesia Marine Co., Ltd.의 협조로 수행되었습니다.

REFERENCES

Bour, W. (1989) Biologie, ecologie, exploitation et gestion rationnelle des trocas (*Trochus niloticus* L.) pp. 192. de Nouvelle Calédonie. Doctorate D'etat These.

Brousseau, D.J. (1995) Gametogenesis and spawning in intertidal oysters (*Crassostrea virginica*) from western Long Island Sound. *Journal of the 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.

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]

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.

Giese, A.C. (1959) Comparative physiology: annual reproductive cycle of marine invertebrates. *Annual Review of Physiology*, **21**: 547-576.

Gimin, R. (1997) The reproductive cycle of *Trochus niloticus* in King Sound, Western Australia. *Aciair Proceedings*, **79**: 52-59.

Hahn, K.O. (1993) The reproductive cycle of the tropical top shell. *Trochus niloticus* in French Polynesia. *Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, **24**(2):143-156.

Heslinga, G.A. and Hillmann, A (1981) Hatchery culture of the commercial top snail *Trochus* in Palau, Caroline Islands. *Aquaculture*, **22**: 35-43.

Kyomo, J.Sr. (2002) Timing and synchronization of the breeding period in *Pilumnus vespertilio* (Crustacea:

- Pilumnidae) in subtropical Okinawa, Japan. *Pacific Science*, **56**: 317-328.
- Lee, C.H. and Lee, Y.D. (1998) Reproductive cycle of the top shell, *Chlorostoma xanthostigma*. *Bulletin of Marine Research Institute, Cheju National University*, **22**: 47-56. [in Korean]
- 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]
- Lindlberg, 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.
- Loosanoff, V.L. (1962) Gametogenesis and spawning of the European oyster, *Ostrea edulis* in Waters. *Marine Biological Bulletin*, **122**(1): 86-95.
- Moorhouse, F.W. (1932) Notes on *Trochus niloticus*. *Great Barrier Reef Expedition Scientific Report 1928-1929*, **3**: 145-155.
- Na, O.S., and Lee, Y.D. (1999) Reproductive cycle of the top shell, *Chlorostoma argyrostoma lischkei*. *Bulletin of Marine Research Institute, Cheju National University*, **23**: 51-61.
- Nash, W.J. (1993) *Trochus*. In: Nearshore Marine Resources of the South Pacific. (ed. by Wright, A. and Hill, L.) pp. 452-495. Honiara, Fiji.
- Oh, S.R., Na, O.S., Lee, Y. D. and Kim, H.B. (2000) Reproductive cycle of the turban shell, *Lunella coronata coreensis*. *Bulletin of Marine Research Institute, Cheju National University*, **24**: 135-143. [in Korean]
- Olive, P.J.W. and Garwood, P.R. (1983) The importance of long-term endogenous rhythms in the maintenance of reproductive cycle of marine invertebrates: a reappraisal. *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, **6**: 339-347.
- Omori, K. (1995) The adaptive significance of a lunar or semi-lunar reproductive cycle in marine animals. *Ecological Model*, **82**: 41-49.
- Orton, J. H., Southward, A.J. and Codd, J.M. (1956) Studies of the biology of limpets. II. The breeding of *Patella vulgata* in Britain. *Journal of Marine Biology Association*, **35**: 149-176.
- Pearse, J.S. and Eernisse, D.J. (1982) Photoperiodic regulation of gametogenesis and gonadal growth in the sea star, *Pisaster ochraceus*. *Marine Biology*, **67**: 121-125.
- Reed, S.E. (1995) Reproductive seasonality, periodicity, and associated behavior in a colony of *Strombus pugilis* (Mollusca: Gastropoda) in Puerto Rico. *American Malacological Bulletin*, **11**: 117-121.
- 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.
- Song, Y.B., Lee, C.H., Na, O.S. and Lee, Y.D. (2002) Reproductive cycle of thick liped monodont, *Mononta labio*. *Bulletin of Marine Research Institute, Cheju National University*, **26**: 21-28. [in Korean]