

[총설]

## 이매패류의 성과 성전환

이정식

전남대학교 수산생명의학과

### Sex and Sex Reversal of Bivalves

Jung Sick Lee

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

#### ABSTRACT

The sex of bivalves is classified into gonochorism and hermaphroditism, and hermaphroditism is further divided into simultaneous (synchronous or functional), and sequential (asynchronous). The sequential hermaphroditism signifies sex reversal in accordance with seasons. In general, in the case of gonochoristic bivalves, manifestation of sex as female and male, after having identified the morphological sex, is limited to a period of the life cycle in any given individual. In order to accurately identify sex, continuous monitoring of changes in the sex during life cycle is necessary by tagging the sex. In the bivalves, sex reversal and sequential hermaphroditism has been reported in the Ostreidae, Pectinidae, Veneridae and Arcidae etc.. Most of these studies have reached this conclusion based on evidence derived from sex ratio change in accordance with the age within same populations. Sex change in the sequential hermaphroditic bivalves normally occurs when the gonad is undifferentiated between spawning seasons. Two factors are involved in sex determination and sex change in bivalves, namely genetic and environmental. However, more detailed research is needed on the effect of the genetic and environmental factors involved in sex determination and sex change of bivalves.

**Key words:** bivalves, sex, sex reversal, sequential hermaphroditism

#### 연구배경

이매패류 (bivalves) 는 연체동물문 (Mollusca) 의 강 (class) 단위 분류군으로 부드러운 육질부 및 두 장의 외투막과 패각을 가지는 연체동물이며, 전 세계적으로 약 20,500종의 현서종이 보고되고 있다 (Barnes, 1987).

동물의 성은 유전학적 성 (genetic sex) 과 형태학적 성 (morphological sex) 으로 구분하는데, 성에 관한 표현은 일반적으로 형태학적 성을 기준으로 한다. 이매패류의 성은 대부분 유성생식 동물들과 마찬가지로 자웅이체 (암수딴몸, gonochorism 또는 dioecism) 와 자웅동체 (암수한몸,

hermaphroditism 또는 monoecism) 로 구분된다. 자웅이체를 의미하는 gonochorism은 그리스어의 *gonos* (offspring) 와 *chōrismos* (separation) 의 어원에서 유래하였다. 그리고 자웅동체의 hermaphroditism은 Hermes와 Aphrodite의 자손인 *hermaphroditos* (combining both sexes) 에서 유래하였다.

이매패류의 성 및 성전환을 이해하기 위한 정보는 충분하지 않기 때문에 어떤 종의 성을 명확히 정의하기는 어려운 문제인 것 같다. 성이 명확히 구분되는 일부 자웅동체 또는 자웅이체 이매패류를 제외하고 많은 이매패류들은 생식소에 난과 정자의 시원세포를 가진다. 그리고 이들 시원세포들이 어떤 성으로 발달하느냐에 따라 초기의 형태학적 성이 표현된다 (Coe, 1943; Wright, 1988).

이매패류를 포함한 연체동물의 성과 성전환에 관한 연구는 19세기 후반부터 시작되어 20세기를 거쳐 현재까지 꾸준히 지속되고 있다 (Conklin, 1897, 1898; Orton, 1909, 1927, 1933; Amemiya, 1925, 1929; Coe, 1934, 1936a, b, 1938, 1943; van der Schalie and Locke, 1941; Coe and Fox, 1942; Cole, 1942; Gould, 1952; van der Schalie, 1970; Heard, 1970, 1975, 1979; Osanai, 1975; Chang and Lee, 1982; Mackie, 1984; Wright, 1988; Morton, 1991;

Received: November 20, 2015; Revised: December 9, 2015;  
Accepted: December 30, 2015

Corresponding author : Jung Sick Lee

Tel: +82 (61) 659-7172 e-mail: ljs@jnu.ac.kr  
1225-3480/24601

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.

Mikhailov *et al.*, 1995; Guo *et al.*, 1998; Eversole, 2001; Yusa, 2007; Park *et al.*, 2012; Collin, 2013; Leonard, 2013; Lee *et al.*, 2013, 2014a, b; Kim *et al.*, 2014).

이매패류 성전환에 관한 기존의 많은 연구들은 주로 동일 개체군 수준에서 연령 또는 크기에 따른 성비의 변화를 통하여 성전환을 추측했다. 이매패류 성전환의 직접적인 증거를 제시하지 못하는 가장 큰 이유는 생존상태에서 성을 구분하는 방법의 한계성, 개체 수준의 표지 및 장기간 사육의 어려움 등 때문이다. 이매패류 가운데 내장낭 외부에 생식소가 발달한 홍합류 또는 가리비류 등은 패각을 열었을 때 육안으로 암, 수 구분이 가능하다. 하지만, 이러한 일부 종을 제외한 대부분의 이매패류는 외형적 특징을 통해 암, 수를 구분할 수 있는 성적이형(sexual dimorphism)을 찾기 어렵다. 따라서 이들의 성은 보통 생식소의 해부학적 관찰 또는 조직표본을 통하여 확인하게 되는데, 이러한 방법은 생물을 죽이지 않고는 수행할 수 없기 때문에 생존에 어떠한 영향도 미치지 않고 성의 구분과 생식소 발달상태를 알 수 있는 방법이 필요하다. 또한 이매패류의 성전환 확인은 생존상태에서 암, 수를 구분하여 표지하였다 할지라도 최소한 1년 이상 사육한 후 이듬해에 동일 개체의 성을 다시 확인해야 하는 어려운 과정이 남아 있기 때문에 이매패류의 성 및 성전환에 관한 연구는 오랫동안 간접적인 증거만을 제시하며 큰 발전을 보지 못했다.

이매패류의 성과 성전환 연구는 이들의 기초생물학적인 측면에서 정확한 정보를 이해하고 더 나아가 이들의 자원이용 측면에서 매우 중요하다 (Eversole, 2001). 하지만, 대부분의 이매패류에서 이들의 성전환을 확인하여 성을 명확히 구분 짓는 일은 많은 시간과 노력이 요구되는 매우 방대한 연구이다. 본 논문에서는 기존의 연구 보고를 통해서 우선 일부 이매패류의 성전환과 성에 대한 정보를 요약 정리하고자 하였다.

### 성과 성전환 연구방법

일반적으로 자웅이체의 경우, 개체의 형태학적 성을 확인한 후, 암, 수로 표현되는 것은 그 개체의 생활사 가운데 일정 시기에 한정된 것이므로 이들의 성을 정확히 파악하기 위해서는 동일 개체를 대상으로 생활사 동안 성의 변화에 대한 연속적인 추적이 필요하다 (Coe, 1943; Lee *et al.*, 2013).

이매패류 가운데 *Dysnomia capsaeformis*와 *D. brevidens*에서는 암컷의 경우 오른쪽 패각의 일부가 돌출된 성적이형이 보고되었으나 (Mackie, 1984) 대부분 이매패류는 성적이형을 가지지 않는다. 따라서 이매패류는 외형적으로 암, 수의 구분이 어렵기 때문에 개체의 연속적인 성의 변화를 추적한다는 것 역시 어려운 문제이다 (Coe, 1943).

생물을 생존상태에서 내부 조직을 적출하는 것은 매우 어려

운 일인데, 복족류나 이매패류처럼 두꺼운 외골격을 가진 연체동물에서는 특히 어렵다.

성적이형이 뚜렷하지 않은 연체동물에서 생물을 죽이지 않고 성을 확인한 예는 삿갓조개류 (patellacean gastropods)의 연구에서 찾아 볼 수 있다 (Wright and Lindberg, 1979). Wright and Lindberg (1979)는 주사기를 이용하여 삿갓조개류의 앞부분에 위치한 입 부위 (aperture)를 통하여 생식세포를 추출하여 이들의 성을 확인하였다. 이들 복족류는 기질로부터 떼어내면 복부가 노출되므로 주사기 바늘의 삽입이 이매패류에 비해 상대적으로 쉽다. 하지만 이매패류는 개체 전체가 단단한 패각으로 싸여 있으므로 이매패류에서 이러한 방법의 시도는 삿갓조개류에 비해 상대적으로 어렵다.

이매패류에서 생존상태에서 성을 구분한 연구로는 지중해담치 *Mytilus galloprovincialis*를 대상으로 외투막에서 수컷 특이 polypeptide를 확인한 방법 (Mikhailov *et al.*, 1995)과 진주담치 *Mytilus edulis*를 대상으로 세포학적 성 구분을 시도한 적이 있다 (Burton *et al.*, 1996).

현재 fine needle aspiration (FNA) method가 사람의 병리학적 진단에 널리 이용되고 있다. 하지만 FNA method를 이매패류나 복족류에 적용할 경우 많은 개체를 대상으로 하기 때문에 경제적인 어려움과 초보자의 기술적인 어려움이 있다.

Lee *et al.* (2010, 2013, 2014b)은 FNA method에 비해 저비용으로 쉽게 사용할 수 있도록 일회용 주사기를 이용한 생식세포추출법 (GCA, germ cell aspiration)으로 대복 *Gomphina veneriformis*, 꼬막 *Tegillarca granosa*, 바지락 *Ruditapes philippinarum*을 대상으로 생존상태에서 성을 확인할 수 있는 방법을 확보하였다.

생식세포추출법에서 주사기 바늘의 삽입 부위는 종에 따라 달라져야 한다. 이러한 차이는 이매패류는 분류군에 따라 각정부에서 치아의 배열과 외인대부 (external ligament region)의 결합이 다르기 때문이다.

대복 및 바지락과 같은 백합과 (Veneridae) 이매패류는 각정부 후방부에 외인대가 형성되어 있다. 그리고 각정부 안쪽 소켓 (socket) 부위의 교치들은 주치 (cardinal tooth)와 측치 (lateral tooth)의 형태적 구분이 뚜렷한 이치형 (異齒形; heterodonty 또는 heterodont type)으로 측치 후방부 패각 사이의 빈 공간을 외인대가 덮고 있다.

꼬막 등 돌조개과 (Arcidae) 이매패류의 외인대는 각정부의 두 패각 사이에 위치하며, 넓고 뚜렷하다. 하지만, 외인대 내부의 소켓 부위에서 교치의 형태는 동치형 (同齒形; homodonty 또는 taxodont type)으로 교치들이 규칙적으로 치밀하게 배열되어 있으므로 주사기 바늘의 삽입이 어렵다.

따라서 백합과 이매패류에서 주사기 바늘은 외인대부를 통하여 삽입하여야 하며, 돌조개과의 이매패류에서는 패각을 열

고 있을 때 설압자 (tongue depressor) 등을 폐각 사이에 넣어 폐각이 닫히는 것을 방지한 후 열린 폐각 사이의 발 부위를 통하여 삽입하는 것이 권장된다.

현미경으로 관찰 시, 추출된 난모세포의 확인은 정자에 비해 상대적으로 쉽다. 추출된 조직이 체세포 부스러기 (somatic cell debris) 인지 정자인지를 판단하기 어려운 경우에는 해수를 첨가하면, 정자들은 활발한 운동성을 보인다.

### 성전환 가능성

이매패류의 성전환에 관한 의문과 간접적 증거는 크게 1) 생식주기 가운데 비활성기의 존재와 2) 연령 (크기) 에 따른 성비의 변화 두 가지로 나누어 볼 수 있다.

많은 종류의 이매패류들은 보통 1년 또는 일정기간을 단위로 주기적인 생식주기가 순환되며, 생식주기의 일정기간 동안 암, 수는 각각 산란 및 방정 후에 비활성기를 거치게 된다. 대복 (Park *et al.*, 2003), 홍합 *Mytilus coruscus* (Wi *et al.*, 2003), 등굴레조개 *Barnea davidi* (Jeon *et al.*, 2012), 바지락 (Lee *et al.*, 2013), 꼬막 (Lee *et al.*, 2014b) 을 비롯한 많은 종류의 이매패류에서 비활성기에는 생식소조직이 완전히 퇴화되어 조직학적인 방법을 통하여 분석하더라도 형태학적 성의 구분이 불가능하다는 것이다 (García-Domínguez *et al.*, 1994; Behzadi *et al.*, 1997; Villalejo-Fuerte and García-Domínguez, 1998). 이들 이매패류의 경우, 과연 이어지는 다음의 생식주기 초기활성기 (early active stage) 에 기존의 성이 그대로 연속될 것인가의 의문점이 생길 수 있다. 이러한 결과는 다음의 생식주기가 시작될 때 새로운 형태학적 성의 발달 가능성을 제시하는 것이다.

이매패류의 성전환 가능성에 관한 두 번째 간접적인 증거는 동일 개체군 수준에서 연령 (크기) 에 따른 성비 변화이다. 많은 연구에서 이매패류의 동일 개체군에서 연령에 따른 성비의 차이가 굴과 (Ostreidae) (Orton, 1933; Galtsoff, 1964; Thompson *et al.*, 1996; Guo *et al.*, 1998; Gosling, 2004; Park *et al.*, 2012) 를 비롯하여 가리비과 (Pectinidae) (Osanai, 1975; Ventilla, 1982), 백합과 (Veneridae) (Eversole, 2001; Lee *et al.*, 2012; Shin *et al.*, 2014), 돌조개과 (Arcidae) (Lee *et al.*, 2012) 등에서 보고되었고 연구자들은 이매패류의 연령에 따른 성비의 차이로부터 성전환의 가능성을 제시하였다.

### 자웅동체 이매패류

이매패류의 성과 성전환에 관한 초기 연구에서는 굴과 이매패류를 대상으로 많은 논문들이 발표되었으며, 대표적인 연구

자료는 Wesley R. Coe를 들 수 있다. Coe (1943) 는 이매패류의 성을 자웅이체와 자웅동체로 구분하고 자웅동체를 다시 다음의 네 가지 형태로 구분하였다. 1) functional ambisexuality (hermaphroditism): 기능적 동시자웅동체, 2) consecutive sexuality: 생활사 동안 1회 성이 전환되는 자웅동체, 3) rhythmical consecutive sexuality: 주기적으로 성이 전환되는 자웅동체, 4) alternative sexuality: 일정한 규칙성 없이 성이 전환되는 자웅동체.

하지만, 근래의 연구에서 자웅동체는 두 가지 형태로 1) 동시자웅동체 (simultaneous, synchronous 또는 functional hermaphroditism) 와 2) 비동시자웅동체 (sequential 또는 asynchronous hermaphroditism) 로 구분되며, 비동시자웅동체는 양성선속형 (protandry), 자성선속형 (protogyny) 및 교번형 (alternating sexuality) 의 세 가지 형태로 구분된다 (Heller, 1993; Eversole, 2001; Gosling, 2004).

자웅이체는 암, 수의 성이 각각 다른 개체에서 표현되는 성이며, 자웅동체는 암, 수의 성이 동일 개체에서 표현되는 성으로 각각의 성이 표현되는 시기에 따라 동시자웅동체와 비동시자웅동체로 구분 할 수 있다. 동시자웅동체는 하나의 개체가 비슷한 시기에 알과 정자를 방출하는 것이다. 비동시자웅동체는 형태학적 성이 시기를 달리하여 표현되는데, 처음에는 하나의 어떤 성으로 기능을 하며, 다음에는 다른 성의 기능을 가지는 것을 의미한다. 이매패류들은 보통 연중 1-2회의 산란기를 가지는데, 결과적으로 비동시자웅동체는 생식세포의 방출 이후의 성전환 (sex reversal) 을 의미한다. 비동시자웅동체의 경우, 성전환은 동일 개체군 내의 모든 개체에서 일어나는 것은 아니며 성전환율은 종 (species), 성, 연령군 및 다양한 환경조건에 따라 달라질 수 있다. 양성선속형은 한 개체가 처음에는 수컷으로 기능을 하고 다음에는 암컷으로 성이 전환되어 기능을 한다. 자성선속형은 양성선속형과는 반대의 개념으로 개체가 암컷으로 먼저 기능을 한 다음 성전환 되어 수컷으로 기능을 하는 경우이다. 세대교번형은 성전환이 반복적으로 일어나는 경우이다.

연체동물의 약 5,600개 속 (genus) 가운데, 약 40%가 동시 또는 비동시자웅동체 종을 가지며, 전새아강 (Prosobranchia) 의 약 3%가 동시 또는 비동시자웅동체이다 (Heller, 1993). Heller (1993) 는 기존의 연구 자료를 통해 이매패강 (Bivalvia) 의 117과 (family) 가운데 13과에서 동시 또는 비동시자웅동체를 기록하였다. 하지만 최근의 연구에서 자웅동체 이매패류의 종류는 동시자웅동체에 재첩과 (Corbiculidae) 의 얽은재첩 *Corbicula papyracea* (Kim *et al.*, 2014) 과 비동시자웅동체에 백합과의 대복 (Shin *et al.*, 2014), 바지락 (Lee *et al.*, 2013) 그리고 돌조개과의 꼬막 (Lee *et al.*, 2014b) 등을 비롯하여 지속적으로 추가되고 있다 (Table 1 and 2).

**Table 1.** Simultaneous hermaphroditic species in bivalves

	Species	Habitat	References
Teredinidae	<i>Lyrodus</i>	M	Turner (1966)
	<i>Teredo</i>		Turner (1966)
Corbiculidae	<i>Corbicula fluminea</i>	F	Britton and Morton (1982)
	<i>C. papyracea</i>		Kim <i>et al.</i> (2014)
Sphaeriidae	All 3 genera	F	Fretter and Graham (1964)
Cardiidae (Cardioidae)	<i>Cardium</i>	M	Mackie (1984)
	<i>Fulvia mutica</i>	M	Chang and Lee (1982)
Erycinidae (Lasaeidae)	All 13 genera	M	Purchon (1968)
Montacutidae	All 28 genera	M	Franz (1972)
Veneridae	<i>Gemma</i> spp.	M	Mackie (1984)
Unionidae	<i>Anodonta grandis</i>	F	van der Schalie and Locke (1941)
	<i>Elliptio</i>		Heard (1979)
Pectinidae	<i>Chlamys opercularis</i>	M	Sastry (1979)
	<i>Pecten latiauritus</i>		Mackie (1984)
	<i>Patinopecten yessoensis</i>		Osanai (1975), Ventilla (1982)
	<i>Argopecten irradians</i>		Sastry (1979)
Margaritiferidae (Pteriidae)	<i>Margaritifera (Pinctada)</i>	F	Mackie (1984)

F: freshwater, M: marine

**Table 2.** Sequential hermaphroditic species in bivalves

	Species	Habitat	References
Teredinidae	<i>Bankia</i>	M	Turner (1966)
Tridacnidae	<i>Hippopus</i>	M	Rosewater (1965)
	<i>Tridacna</i>		Rosewater (1965)
Veneridae	<i>Mercenaria mercenaria</i>	M	Sastry (1979), Menzel (1989)
	<i>Gomphina veneriformis</i>		Shin <i>et al.</i> (2014)
	<i>Ruditapes philippinarum</i>		Lee <i>et al.</i> (2013)
Arcidae	<i>Tegillarca granosa</i>	M	Lee <i>et al.</i> (2014b)
Ostreidae	<i>Crassostrea gigas</i>	M	Guo <i>et al.</i> (1998), Park <i>et al.</i> (2012)
	<i>C. rivularis</i>		Asif (1979)
	<i>C. virginica</i>		Galtsoff (1964), Mackie (1984), Thompson <i>et al.</i> (1996)
	<i>C. madrasensis</i>		Asif (1979)
	<i>Ostrea edulis</i>		Orton (1933), Walne (1974)
	<i>O. lurida</i>		Coe (1934)
	<i>Saccostrea glomerata</i>		Asif (1979)
	<i>S. cucullata</i>	Asif (1979)	
Pteriidae	Pinctada	M	Sastry (1979)

F: freshwater, M: marine

이매패류의 성전환에 관한 초기 연구는 주로 굴과를 대상으로 한 연구였으나 이후, 다양한 분류군에서 이들의 성전환에 대한 결과들이 보고되었다.

굴과에 속하는 *Ostrea edulis*는 첫 해에는 약 10-16%, 두 번째 해에는 약 50%가 수컷에서 암컷으로 성전환 된다 (Orton, 1933). 이들은 처음에는 수컷으로 성숙하고 첫 방정 이후 암컷으로 성이 전환되며, 일생동안 암수가 반복된다 (Walne, 1974). *O. lurida*는 처음에는 수컷 시기를 거쳐 암컷과 수컷 시기가 규칙적으로 반복되는 성전환을 한다 (Coe, 1934). *Crassostrea virginica*의 성전환에 관한 5년 동안의 연구에서 네 번의 산란기 이후 68개의 생존 개체 가운데 31 개체가 실험 기간 동안 최소한 1회 이상 성이 변화되었다. 이 가운데, 18개체는 1회, 10개체는 2회, 2개체는 3회, 1개체는 4회 성이 바뀌었다 (Galtsoff, 1964). *C. virginica*는 웅성전속형이며, 성장함에 따라 성전환을 통하여 암컷의 비율이 높아진다 (Thompson *et al.*, 1996). Guo *et al.* (1998) 은 동일 개체군의 1, 2, 3년생 굴, *C. gigas*의 성비 분석 결과, 암컷 비율은 각각 37%, 55%, 75%를 나타냈는데, 이는 수컷에서 암컷으로 성전환 된 것으로 추정하였다. 그리고 Park *et al.* (2012) 은 한국 남해안산 굴을 대상으로 연령에 따라 수컷 → 암컷 → 수컷으로 성전환하는 현상을 확인하였다.

가리비과의 큰가리비 *Patinopecten yessoensis*는 1년 이하의 어린시기에는 수컷이던 것이 그 이후에는 암컷으로 형태학적 성이 전환된다 (Osanai, 1975; Ventilla, 1982).

백합과의 *Mercenaria mercenaria*는 1년 이내에 성적으로 성숙하는데, 처음에는 수컷으로 발달하지만, 두 번째 해에는 일부 수컷이 암컷으로 성전환하여 성비가 동일하게 된다 (Menzel, 1989). 바지락의 성은 자웅이체로 보고되었는데 (Chung *et al.*, 1994), 이는 기존의 대부분 연구들에서 수행되었던 것처럼 바지락의 생활사 가운데 단지 어떤 시기에만 성을 조사한 결과로 판단된다. 하지만, 이후의 연구에서 바지락의 크기에 따른 성비 분석과 동일 개체를 대상으로 연속적인 성의 변화를 추적한 결과, 성전환이 확인되어 바지락은 비동시 자웅동체라는 결론을 얻었다 (Lee *et al.*, 2013).

돌조개과의 꼬막 또한 자웅이체로 보고되었다 (Lee, 1997). 하지만, 꼬막 역시 처음에는 수컷의 성비가 높으나 연령이 증가함에 따라 암컷의 비율이 높아진다. 그리고 동일 개체를 대상으로 연속적인 성의 변화를 추적한 결과, 꼬막의 성은 바지락과 마찬가지로 비동시자웅동체라는 것을 확인하였다 (Lee *et al.*, 2014b).

### 성전환 시기

이매패류의 성전환 시기에 관한 보고는 매우 적다. 큰가리

비 (Osanai, 1975) 와 새조개 *Fulvia mutica* (Chang and Lee, 1982) 등은 생식시기 동안 점진적으로 반대의 성이 발달하는 종이다. 하지만, *C. virginica* (Thompson *et al.*, 1996), 굴 (Park *et al.*, 2012), 바지락 (Lee *et al.*, 2013), 꼬막 (Lee *et al.*, 2014b) 등의 비동시자웅동체 이매패류는 산란기 이후의 비활성기 동안 생식세포의 확인이 불가능하며, 생식주기 동안 점진적인 성전환의 조직학적 증거는 보이지 않으며, 생식소의 비활성기를 거치면서 성이 전환된다.

### 성결정 및 성비 변화 요인

이매패류에서 성결정 (sex determination), 성의 발달 및 성비의 변화에는 유전학적 요인과 환경적 요인들이 관여하는데, 환경적 요인에는 수온, 먹이, 광주기, 성체의 존재 여부 등의 물리, 화학, 생물학적 요인들이 포함된다 (Gould, 1952; Mackie, 1984; Guo *et al.*, 1998; Yusa, 2007; Chávez-Villalba *et al.*, 2011; Lee *et al.*, 2014a).

대부분 이매패류의 성결정과 성비의 변화에는 기본적으로 유전학적 요인이 작용하는 것으로 추측되며, 이에 대한 연구는 다음에서 그 좋은 예를 찾아볼 수 있다.

굴의 유전학적 성결정에 관한 연구 결과, 이들의 성전환은 paternal effect와 성의 유전적 조절을 보였다. Dominant male allele (M) 과 protandric female allele (F) 을 가진 primary sex determination의 single-locus model과 일치한다. MF는 수컷이며, FF는 성전환이 가능한 웅성전속형 암컷이다. FF 개체들의 성전환율은 secondary genes and/or environmental factors에 의한 영향으로 추정된다 (Guo *et al.*, 1998). 사과우렁이과 (Ampullariidae) 의 *Pomacea canaliculata*, 굴과의 *Crassostrea* 및 홍합과의 *Mytilus*의 경우, 매우 다양한 성비와 성결정 방법을 나타내는 기작은 적은 수의 유전자들에 의한 성결정 방법인 oligogenic sex determination이다 (Yusa, 2007).

이매패류의 성비 변화에 관여하는 화학적 요인에 관한 연구 결과, 유기주석은 *Ruditapes decussata* (Morcillo and Porte, 2000), 우럭 *Mya arenaria* (Gagné *et al.*, 2003), 피조개 *Scapharca broughtonii* (Lee *et al.*, 2009) 와 대복 (Park *et al.*, 2015) 의 생식에서 웅성화 기능을 유도한다. 그리고 아연 역시 대복 (Ju *et al.*, 2009) 과 꼬막 (Lee *et al.*, 2014a) 의 웅성화를 유도한다. 노닐페놀은 생물체 내에서 암컷의 특징을 유발하는 물질로 알려져 있는데 (Tolls *et al.*, 1994; Ackermann *et al.*, 2002), 대복 (Lee and Park, 2007) 과 바지락 (Matozzo and Marin, 2005; Park and Lee, 2011) 의 자성화를 유도한다.

최근 Lee *et al.* (2014a) 은 꼬막의 성비 변화와 성전환에

수온이 관여하는 결과를 보고하였으나 이매패류의 성비 또는 성 전환에 미치는 수온의 영향에 대해서 뚜렷이 결론된 바는 없다. 따라서 이매패류의 성비 변화 또는 성 전환에 관여하는 유전학적 요인과 환경적 요인의 영향에 관해서는 추후의 지속적인 연구가 필요하다.

### 맺음말

본 논문에서는 기존의 연구 결과들을 통하여 일부 이매패류의 성과 성 전환, 성 전환 시기 및 성 결정과 성비의 변화에 미치는 요인들에 관한 정보를 요약하였다. 약 20,500종의 이매패류 전체를 대상으로 이러한 방대한 정보를 얻기는 불가능하다. 하지만, 이매패류의 성과 성 전환에 관한 연구들이 지속적으로 수행되어 이들의 생식생물학적인 이해에 필요한 정보가 충분히 모아진다면 현재 “대부분 이매패류의 성은 자웅이체이다”라는 학설은 “대부분 이매패류의 성은 자웅동체이다”로 수정될 수도 있을 것이다.

### 요 약

이매패류의 성은 자웅이체와 자웅동체로 구분되며, 자웅이체는 동시자웅동체와 비동시자웅동체로 나누어진다. 비동시자웅동체는 계절에 따른 성의 전환을 의미한다. 일반적으로 자웅이체 이매패류의 경우 형태학적 성으로 표현되는 암, 수는 개체의 생활사 가운데 일정한 한 시기에 국한된 것이다. 개체의 성을 정확히 확인하기 위해서는 성을 표지한 후, 생활사 동안 성의 변화를 연속적으로 추적해야 한다. 이매패류에서 성 전환과 비동시자웅동체는 굴과, 가리비과, 백합과 및 돌조개과 등의 이매패류에서 보고되고 있다. 이들 연구의 대부분은 동일 개체군에서 연령에 따른 성비의 변화를 증거로 이러한 결론에 도달하게 되었다. 비동시자웅동체 이매패류에서 성의 변화는 보통 방란, 방정 후 생식소의 비활성기에 일어난다. 이매패류에서 성 결정과 성의 변화에는 유전적 요인과 환경적 요인 두 가지가 관여하지만, 이에 관한 이들의 영향에 관해서는 세부적인 연구가 필요하다.

### REFERENCES

Ackermann, G.E., Schwaiger, J., Negele, R.D. and Fent, K. (2002) Effects of long-term nonylphenol exposure on gonadal development and biomarkers of estrogenicity on juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Toxicology*, **60**: 203-221.

Amemiya, I. (1925) Hermaphroditism in the Portuguese oyster. *Nature*, **116**: 608.

Amemiya, I. (1929) On the sex change of the Japanese common oyster, *Ostrea gigas* Thunberg. *Proceeding of the Imperial Academy*, **5**: 284-286.

Asif, M. (1979) Hermaphroditism and sex reversal in the four common oviparous species of oysters from the coast of Karachi. *Hydrobiologia*, **66**: 49-55.

Barnes, R.D. (1987) The Mollusks. *In*; Invertebrate Zoology 5th. pp. 342-471, Saunders College Publishing, New York.

Behzadi, S., Parivar, K. and Roustaian, P. (1997) Gonadal cycle of pearl oyster, *Pinctada fucata* (Gould) in northeast Persian Gulf, Iran. *Journal of Shellfish Research*, **16**: 129-135.

Britton, A.C. and Morton, B. (1982) A dissection guide, field and laboratory manual for the introduced bivalve *Corbicula fluminea*. *Malacological Review*, **3**: 1-82.

Burton, S.A., Johnson, G.R. and Davidson, T.J. (1996) Cytologic sexing of marine mussels (*Mytilus edulis*). *Journal of Shellfish Research*, **15**: 345-347.

Chang, Y.J. and Lee, T.Y. (1982) Gametogenesis and reproductive cycle of the cockle, *Fulvia mutica* (Reeve). *Bulletin of the Korean Fisheries Society*, **15**: 241-253.

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.

Chung, E.Y., Ryou, D.K. and Lee, J.H. (1994) Gonadal development, age and growth of the shortnecked clam, *Ruditapes philippinarum* (Pelecypoda: Veneridae), on the coast of Kimje, Korea. *The Korean Journal of Malacology*, **10**: 38-54.

Coe, W.R. and Fox, D.L. (1942) Biology of the California sea-mussel (*Mytilus californianus*). I. Influence of temperature, food supply, sex and age in the rate of growth. *Journal of Experimental Zoology*, **90**: 1-30.

Coe, W.R. (1934) Alternation of sexuality in oysters. *American Naturalist*, **68**: 236-251.

Coe, W.R. (1936a) Environment and sex in the oviparous oyster, *Ostrea virginica*. *Biological Bulletin*, **71**: 353-359.

Coe, W.R. (1936b) Sex ratios and sex changes in mollusks. *Mémoires du Musée royal d'histoire naturelle de Belgique*, **3**: 69-76.

Coe, W.R. (1938) Conditions influencing change of sex in mollusks of the genus *Crepidula*. *Journal of Experimental Zoology*, **77**: 401-424.

Coe, W.R. (1943) Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. *The Quarterly Review of Biology*, **18**: 154-164.

Cole, H.A. (1942) Primary sex-phases in *Ostrea edulis*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **83**: 317-356.

Collin, R. (2013) Phylogenetic patterns and phenotypic plasticity of molluscan sexual systems. *Integrative and Comparative Biology*, **53**: 723-735.

Conklin, E.G. (1897) The embryology of *Crepidula*, A contribution to the cell lineage and early

- development of some marine gastropods. *Journal of Morphology*, **13**: 1-226.
- Conklin, E.G. (1898). Environmental and sexual dimorphism in *Crepidula*. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences Philadelphia*, **50**: 435-444.
- Eversole, A.G. (2001) Reproduction in *Mercenaria mercenaria*. *In*; Biology of the Hard Clam. (ed. by Kraeuter, J.N. and Castagna, M.). pp. 221-260, Elsevier, New York.
- Franz, D.R. (1973) The ecology and reproduction of a marine bivalve, *Mysella planulata* (Erycinacea). *The Biological Bulletin*, **144**: 93-106.
- Fretter, V. and Graham, A. (1964) Reproduction. *In*; Physiology of Mollusca. (ed. by Wilbur, K.M. and Yonge, C.M.). pp. 127-164, Academic Press, New York.
- Gagné, F., Blaise, C., Pellerin, J., Pelletier, E., Douville, M., Gauthier-Clerc, S. and Viglino, L. (2003) Sex alteration in soft-shell clams (*Mya arenaria*) in an intertidal zone of the Saint Lawrence River (Quebec, Canada). *Comparative Biochemistry and Physiology C*, **134**: 189-198.
- Galtsoff, P.S. (1964) The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fishery Bulletin*, **64**: 1-480.
- García-Domínguez, F., García-Gasca, S.A. and Castro-Ortiz, J.L. (1994) Spawning cycle of the red clam, *Megapitaria aurantiaca* (Sowerby, 1831) (Veneridae) at Isla Espiritu Santo, Baja California Sur, Mexico. *Journal of Shellfish Research*, **13**: 417-423.
- Gosling, E. (2004) Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture. pp. 1-443, Blackwell Science, Oxford.
- Gould, H.N. (1952) Studies on sex in the hermaphrodite mollusk *Crepidula plana*. IV. Internal and external factors influencing growth and sex development. *Journal of Experimental Zoology*, **119**: 93-163.
- Guo, X., Hedgecock, D., Hershberger, W.K., Cooper, K. and Allen Jr., S.K. (1998) Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Evolution*, **52**: 394-402.
- Heard, W.H. (1970) Hermaphroditism in *Margarifera falcata* (Gould) (Pelecypoda: Margaritiferidae). *Nautilus*, **83**: 113-114.
- Heard, W.H. (1975) Sexuality and other aspects of reproduction in *Anodonta* (Pelecypoda: Unionidae). *Malacologia*, **15**: 81-103.
- Heard, W.H. (1979) Hermaphroditism in *Elliptio* (Pelecypoda: Unionidae). *Malacological Review*, **12**: 21-28.
- Heller, J. (1993) Hermaphroditism in molluscs. *Biological Journal of the Linnean Society*, **48**: 19-42.
- Jabbar, A. and Davies, J.I. (1987) A simple and convenient biochemical method for sex identification in the marine mussel, *Mytilus edulis* L.. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **107**: 39-44.
- 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**: 951-958.
- Ju, S.M., Park, J.J. and Lee, J.S. (2009) Induction of intersex and masculinization of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae) by zinc. *Animal Cells and Systems*, **13**: 339-344.
- Kim, D.H., Lee, W.O. and Lee, J.S. (2014) Reproductive ecology of the freshwater marsh clam, *Corbicula papyracea* (Heude) in Bukhan River. *The Korean Journal of Malacology*, **30**: 107-116.
- 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.S., Cho, H.S., Jin, Y.G., Park, J.J. and Shin, Y.K. (2009) Reproductive disrupting effect of organotin compound in the ark shell, *Scapharca broughtonii* (Bivalvia: Arcidae). *Animal Cells and Systems*, **13**: 223-227.
- Lee, J.S., Ju, S.M., Park, J.S., Jin, Y.G., Shin, Y.K. and Park, J.J. (2010) Germ cell aspiration (GCA) method as a non-fatal technique for sex identification in two bivalves (*Gomphina veneriformis* and *Tegillarca granosa*). *Development and Reproduction*, **14**: 7-11.
- Lee, J.S., Ku, K., Jeon, M.A., Kim, H., Kim, S., Choi, J.S., Park, J.J. and Shin, Y.K. (2014a) Sex ratio change of *Tegillarca granosa* (Bivalvia: Arcidae) with environmental factors. *In*; Proc. Aquaculture Europe 14, pp. 704-70, Donostia-San Sebastian, Spain, 15-17 Oct. 2014.
- Lee, J.S., Ku, K., Kim, H., Park, J.S., Park, J.J., Shin, Y.K. and Jeon, M.A. (2012) Indirect evidence on sex reversal with sex ratio in *Tegillarca granosa* (Bivalvia: Arcidae) and *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae). *Development and Reproduction*, **16**: 177-183.
- Lee, J.S., Park, J.J., Shin, Y.K., Kim, H. and Jeon, M.A. (2014b) Sex change and sequential hermaphroditism of *Tegillarca granosa* (Bivalvia: Arcidae). *Invertebrate Reproduction and Development*, **58**: 314-318.
- Lee, J.S. and Park, J.J. (2007) Risk assessment of nonylphenol using the sex ratio, sexual maturation, intersex and lipofuscin accumulation of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae). *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 16-23.
- Lee, J.S., Park, J.S., Shin, Y.K., Lee, Y.G. and Park, J.J. (2013) Sequential hermaphroditism in Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae). *Invertebrate Reproduction and Development*, **57**: 185-188.
- Leonard, J.L. (2013) Williams' paradox and the role of phenotypic plasticity in sexual systems. *Integrative and Comparative Biology*, **53**: 671-688.
- Mackie, G.L. (1984) Bivalves. *In*; The Mollusca, Vol. 7. Reproduction. (ed. by Tompa, A., Verdonk, N.H. and Biggelaar, J.A.). pp. 351-418, Academic Press, New York.

- Matozzo, V. and Marin, M.G. (2005) Can 4-nonylphenol induce vitellogenin-like proteins in the clam *Tapes philippinarum*? *Environmental Research*, **97**: 43-49.
- Menzel, W. (1989) The biology, fishery and culture of quahog clam, *Mercenaria*. *In*: Clam Culture in North America. (ed. by Manzi, J.J. and Castagna, M.). pp. 201-242, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam.
- Mikhailov, A.T., Torrado, M. and Mendez, J. (1995) Sexual differentiation of reproductive tissue in bivalve molluscs: identification of male associated polypeptide in the mantle of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *International Journal of Developmental Biology*, **39**: 545-548.
- Morcillo, Y. and Porte, C. (2000) Evidence of endocrine disruption in clams *Ruditapes decussata* transplanted to a tributyltin-polluted environment. *Environmental Pollution*, **107**: 47-52.
- Morton, B. (1991) Do the Bivalvia demonstrate environment-specific sexual strategies? A Hong-Kong model. *Journal of Zoology*, **223**: 131-142.
- Orton, J.H. (1909) On the occurrence of protandric hermaphroditism in the mollusc *Crepidula fornicata*. *Proceeding of the Royal Society of London*, **81B**: 468-484.
- Orton, J.H. (1927) Observations and experiments on sex-change in the European oyster (*O. edulis*). Part I. The change from female to male. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **14**: 967-1045.
- Orton, J.H. (1933) Observations and experiments on sex-change in the European oyster (*O. edulis*). Part III. On the fate of unspawned ova. Part IV. On the change from male to female. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **19**: 1-54.
- Osanai, K. (1975) Seasonal gonad development and sex alteration in the scallop *Patinopecten yessoensis*. *Bulletin of the Marine Biological Station of Asamushi Tokyo University*, **15**: 81-88.
- Park, J.J., Kim, H., Kang, S.W., An, C.M., Lee, S.H., Gye, M.C. and Lee, J.S. (2012) Sex ratio and sex reversal in two-year-old class of oyster, *Crassostrea gigas* (Bivalvia: Ostreidae). *Development and Reproduction*, **16**: 385-388.
- 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). *Korean Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **36**: 352-357.
- Park, J.J., Shin, Y.K., Hung, S.S.O., Romano, N., Cheon, Y.P. and Kim, J.W. (2015) Reproductive impairment and intersexuality in *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae) by the tributyltin compound. *Animal Cells and Systems*, **19**: 61-68.
- Park, J.S. and Lee, J.S. (2011) Change of reproductive and histological biomarkers of *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae) exposed to nonylphenol. *The Korean Journal of Malacology*, **27**: 181-190.
- Purchon, R.D. (1968) The Biology of the Mollusca. pp. 560, Pergamon, London.
- Rosewater, J. (1965) The family Tridacnidae in the Indo-Pacific. *Indo-Pacific Mollusca*, **1**: 347-365.
- Sastry, A.N. (1979) Pelecypoda (excluding Ostreidae). *In*: Reproduction of Marine Invertebrates, Vol. 5. (ed. by Giese, A.C. and Pearse, P.J.). pp. 113-292, Academic Press, New York.
- Shin, Y.K., Park, J.J., Choi, J.S. and Lee, J.S. (2014) Indirect evidence on sex reversal of *Sinonovacula comstricta* (Bivalvia: Euheterodonta) and *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae). *Development and Reproduction*, **18**: 73-78.
- Thompson, R.J., Newell, R.I.E., Kennedy, V.S. and Mann, R. (1996) Reproductive process and early development. *In*: The Eastern Oyster *Crassostrea virginica*. (ed. by Kennedy, V.S., Newell, R.I.E. and Eble, A.F.) pp. 335-370, Maryland Sea Grant, College Park, Maryland.
- Tolls, J., Kloepper-Sams, P. and Sijm, D.T.H.M. (1994) Surfactant bioconcentration - A critical review. *Chemosphere*, **29**: 693-719.
- Turner, R.D. (1966) A Survey and Illustrated Catalogue of the Teredinidae (Mollusca: Bivalvia). pp. 265, Harvard University Press, Cambridge.
- van der Schalie, H. and Locke, F. (1941) Hermaphroditism in *Anodonta grandis* a freshwater mussels. *Science*, **432**: 1-7.
- van der Schalie, H. (1970) Hermaphroditism among North America freshwater mussels. *Malacologia*, **10**: 93-112.
- Ventilla, R.F. (1982) The scallop industry in Japan. *Advances in Marine Biology*, **20**: 310-382.
- Villalejo-Fuerte, M. and García-Domínguez, F. (1998) Reproductive cycle of *Spondylus leucacanthus* (Broderip, 1833) (Bivalvia: Spondylidae) at Isla Danzante, Gulf California. *Journal of Shellfish Research*, **17**: 1037-1042.
- Walne, P.R. (1974) Culture of Bivalve Molluscs: 50 years' experience at Conwy. pp. 173, Fishing News (Books) Ltd., Surrey, England.
- Wi, C.H., Chang, Y.J., Lee, S.J., Hur, Y.B. and Lee, J.S. (2003) Sexual maturation and gametogenic cycle of the hard shelled mussel, *Mytilus coruscus* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Aquaculture*, **16**: 245-251.
- Wright, W.G. and Lindberg, D.R. (1979) A non-fetal method of sex determination for patellacean gastropods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **59**: 803.
- Wright, W.G. (1988) Sex change in the Mollusca. *Trends in Ecology and Evolution*, **3**: 137-140.
- 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.