

[리뷰, Riview]

해양연체동물 이매패류의 혈구에 대한 고찰

홍현기

경상국립대학교 해양과학대학 해양생명과학과

Hemocytes of Marine Bivalve Mollusks: A Review

Hyun-Ki Hong

Department of Marine Biology and Aquaculture, Gyeongsang National University, Tongyeong 53064, Republic of Korea

ABSTRACT

Marine bivalve mollusk defensive system includes hemocytes, the circulating blood cells which are actively engaged in the defense and other physiological processes. This review comprehensively summarizes the current knowledge about hemocytes in marine bivalves, with a primary focus on their immune and non-immune functions. Marine Bivalve hemocytes broadly classified into granulocytes and hyalinocytes, mediate cellular defense through phagocytosis, encapsulation, and secretion of enzymes and reactive oxygen species (ROS). Beyond immunity, they participate in wound healing, shell formation, and nutrient transport, showcasing their diverse and intriguing roles. Recent studies that combine hemocyte subpopulation characterization with functional assays have revealed their versatility. However, challenges persist in establishing a unified nomenclature across species. Environmental factors significantly influence hemocyte populations, highlighting their potential as bioindicators. While significant progress has been made, gaps remain in understanding hemocyte sub-population dynamics and non-immune activities. This review underscores the need to consider hemocytes in the broader context of environmental and whole-animal physiology, suggesting future research directions in molecular mechanisms, host-pathogen interactions, and aquaculture applications.

Keywords: Marine bivalves, Hemocytes, Innate immunity, Cellular immune response, Environmental physiology, Aquaculture

서 론

해양무척추동물 중 연체동물문 (Phylum Mollusca) 은 절지동물문 (Phylum Arthropods) 다음으로 가장 다양한 동물 그룹이다. 연체동물 중에서는 복족강 (Class Gastropoda) 이 약 80%로 가장 많으며, 그 다음으로는 이매패강 (Class Bivalvia)이 15%로 많다 (Haszprunar, 2020). 이들은 해안의 암반 기질, 얕은 조간대, 조하대 및 심해에 분포하며 전 세계 해양 생태계에서 중요한 역할을 한다 (Gosling, 2003). 또

한, 이매패류와 복족류는 어업과 양식업에서도 경제적으로 큰 가치를 지니고 있다.

해양 이매패류는 전 세계 양식 산업에서 중요한 위치를 차지하고 있다. 이들은 전체 연체동물 양식 생산량의 90%를 차지하며, 이는 해양 양식 분야에서 이매패류의 중요성을 잘 보여준다. 한국은 2022년도 기준 총 391,802 톤의 양식 이매패류를 생산하며 중국과 칠레에 이어 세계 3위의 이매패류 생산국이다 (FAO, 2023). 그러나 이매패류는 다양한 환경적 도전에 직면해 있다. 이들은 병원체뿐만 아니라 온도 변화, 염분 변화, 빈산소, 해양 산성화, 폭염 등 다양한 환경 스트레스 요인에 노출되어 있다. 이러한 위협들은 이매패류의 생존과 성장에 상당한 영향을 미칠 수 있다 (Jansson *et al.*, 2015; Hernroth and Baden, 2018; Soon and Zheng, 2020; Bramwell *et al.*, 2021; Hong *et al.*, 2021; Masanja *et al.*, 2023; Song *et al.*, 2024).

대부분의 이매패류는 고착성이거나 이동 범위가 좁기 때문에 병원성 생물 및 스트레스 조건에 지속적으로 노출된다. 이러한 이유로 이 생물들은 진화 과정에서 빠르게 진화하는 병

Received: December 12, 2024; Revised: December 21 2024;
Accepted: Decembergc 28, 2024

Corresponding author: Hyun-Ki Hong

Tel: +82 (55) 772-9151, e-mail: hyunki@gnu.ac.kr
1225-3480/24874

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.

원체와 환경 스트레스로부터 자신을 보호하기 위해 효과적인 전략을 개발하였으며, 이는 다양한 환경에 높은 적응 능력을 갖추도록 하였다 (Song *et al.*, 2010). 기후 변화 및 환경 오염은 연체동물의 건강에 크게 영향을 미쳐 이들의 면역 체계의 능력을 잠재적으로 감소시키고 질병에 대한 민감성을 증가시킨다 (de la Ballina *et al.*, 2022). 이매패류의 진화적-생태학적 성공은 세포 및 체액성분을 통합한 견고하고 효과적인 면역체계 덕분이며, 이매패류가 광범위한 수생환경에 잘 적응하는데 큰 기여를 하는 것으로 알려져 있다 (Song *et al.*, 2010; de la Ballina *et al.*, 2022).

이매패류의 면역 반응과 이를 조절하는 과정은 활발한 연구 분야이다. 이러한 면역학적 과정은 혈액세포로 알려진 혈구 (hemocyte) 에 의해 중점적으로 조정되며, 혈구들은 직접적으로 또는 혈림프 (hemolymph) 의 체액 인자들과 협력하여 감염으로부터 방어할 수 있다 (Cheng, 1981; Hine, 1999). 혈구는 혈림프의 세포 성분을 구성하며 순환계를 통해 이동하고 결합조직 및 상피와 같은 다른 위치로 이동하여, 면역 기능 외에도, 상처 치유, 패각 형성, 영양소 운반, 대사 산물 배출, 가스 교환 등 다양한 생리적 역할을 수행한다 (Donaghy *et al.*, 2009). 이처럼 혈구는 해양 이매패류의 생존과 건강에 필수적인 역할을 한다.

해양 이매패류는 어업과 양식업에서 큰 경제적 가치를 지니기 때문에, 이들의 면역 반응에 대한 이해를 증진하기 위한 연구가 활발히 진행되고 있다. 그러나 혈구의 아형 (sub-populations) 분류와 비면역 활동에 대해서는 여전히 많은 연구가 필요하다. 이러한 연구의 빈틈을 채우기 위해, 본 리뷰 논문은 이매패류의 혈구에 대한 현재의 지식을 종합하고, 미래 연구의 방향을 제시하고자 한다. 이를 통해 해양 이매패류의 혈구 기능을 더욱 폭넓게 이해하고, 환경 및 전신 생리학적 맥락에서 혈구의 역할을 고찰할 수 있을 것이다.

본 론

1. 해양 이매패류의 면역시스템

해양 이매패류는 개방순환계 (open circulatory system) 를 가지며, 선천 면역 (innate immunity) 에 기반한 효과적이고 복잡한 방어 체계를 갖추고 있다 (Song *et al.*, 2010). 선천 면역은 물리적 및 화학적 방어, 체액성 요소 (humoral factors), 그리고 세포성 요소 (cellular factors) 로 구성되어 빠르고 비특이적인 면역 반응을 제공한다 (Song *et al.*, 2010). 먼저, 물리적 방어에는 외부 물질의 침입을 막기 위한 패각 (shell) 이 포함된다. 화학적 방어는 항미생물 펩타이드와 같은 화학 물질을 통해 병원체의 성장을 억제한다. 체액성 요소는 혈림프 내에 존재하는 다양한 단백질과 효소로 구성되

어 있으며, 이들은 병원체의 식작용을 촉진하거나 직접적으로 파괴하는 역할을 한다.

가장 중요한 방어 기작은 세포성 면역으로, 이는 혈림프 내에서 자유롭게 순환하고 조직에 침투하는 혈구 (hemocytes) 에 의해 매개된다 (Song *et al.*, 2010; de la Ballina *et al.*, 2022). 혈구는 외부 물질을 탐지하고 이를 포식작용 (phagocytosis) 과 캡슐화 (encapsulation) 을 통해 제거한다 (Donaghy *et al.*, 2009). 포식작용은 혈구가 병원체를 내포하고 소화하는 과정이며, 캡슐화는 병원체를 둘러싸고 고립시켜 제거하는 과정을 의미한다. 또한 DNA와 단백질로 구성된 네트워크인 extracellular traps을 형성하여 병원체를 포획하기도 한다 (Romero *et al.*, 2020; Han *et al.*, 2021). 이러한 과정에서 혈구는 효소와 활성산소 (reactive oxygen species, ROS) 와 항균 펩타이드 (anti-microbial peptides, AMPs) 등을 분비하여 병원체를 파괴한다 (Donaghy *et al.*, 2015).

혈구는 단순히 면역 방어에만 그치지 않고, 상처 치유, 패각 형성, 영양소 운반, 대사 산물 배출, 가스 교환 등 다양한 생리적 기능을 수행한다 (Donaghy *et al.*, 2009). 이러한 다기능성은 해양 이매패류가 생존하고 번성하는데 중요한 역할을 한다. 해양 이매패류의 면역 시스템에 대한 이해는 이들의 건강과 생존을 보장하는데 필수적이며, 어업과 양식업의 성공에도 직결된다.

2. 혈구의 유형과 기능

이매패류의 혈구 집단 또는 세포 유형의 분류는 1970년대 초부터 시작되었으며, 분류를 위한 다양한 기준이 고려되었다. 세포형태 (cellular morphology), 효소 세포화학 (cytochemistry), 물리화학적 특성 (physicochemical features) 및 세포 집단 분리 (cell population separation), 생물학적 활동 및 기능 (biological activities and functions) 등 많은 범주가 설정되었다 (de la Ballina *et al.*, 2022). 많은 연구자들이 이매패류의 혈구 유형을 다양한 기준에 의해서 분류를 하였고, Cheng (1981) 과 Hine (1999) 은 이매패류 혈구에 대한 형태기능적 측면에 대한 가장 중요한 리뷰 논문을 발표하였다. 이들의 연구에서 혈구는 주로 크기, 핵과 세포질의 비율 (N/C ratio), 세포질 복잡성, 효소 함량 등의 형태학적 및 세포화학적 기준으로 특정 지었다 (Fig. 1). Cheng (1981) 과 Hine (1999) 연구는 이매패류 혈구 분류의 기본 틀을 제공했으며, 이후 더 세분화된 분류체계와 새로운 연구 방법의 발전을 위한 기반이 되었다. 최근에는 유세포 분석법 (flow cytometry) 을 이용하여 혈구의 크기와 과립성 (granularity)에 따라 혈구 유형을 분류하고 있다 (Fig. 2).

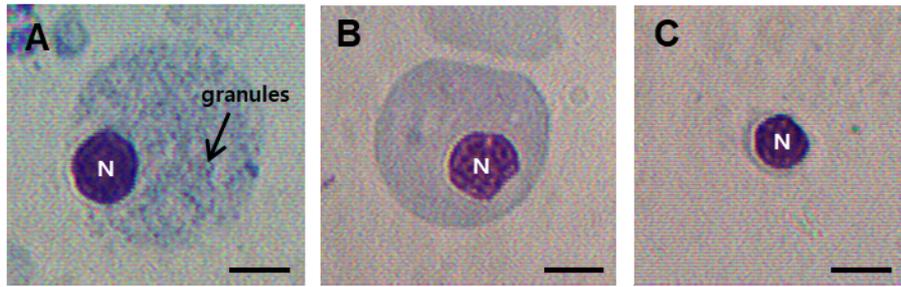


Fig. 1. Light microscopic observation of formalin-fixed hemocytes from the oyster *Crassostrea nippona* stained with Hemacolor. (A) granulocytes, (B) hyalinocytes, (C) blast-like cells. N, nucleus; Scale bar = 5 μ m.

일반적으로 이매패류 혈구는 크게 두 가지 주요 유형으로 분류되는데, 바로 과립구 (granulocytes) 와 무과립구 (agranulocytes 또는 hyalinocytes) 이다 (Fig. 1, Fig. 2). 과립구는 세포질에 다양한 과립 (granules) 을 포함하고 있으며 일반적으로 N/C 비율이 낮다 (Fig. 1A). 반면, 무과립구는 세포질 내에 과립이 거의 없거나 전혀 없고 N/C 비율이 더 높다 (Fig. 1B). 이 두가지 세포 유형은 다양한 이매패류 종에서 발견되었다. 많은 종에서 과립구는 가수분해 및 산화효소를 포함하며, 특정 염색에 대한 과립 친화성에 따라 호산구성, 호염기성, 중성구성 과립구로 더 세분화되거나 크기와 과립성에 따라 다른 아형으로 분류될 수 있다. 이매패류에서 과립구는 일반적으로 가장 풍부한 세포 유형으로 간주되지만, 일부 연구에서는 무과립구가 더 많이 관찰되기도 했다. 과립구와 무과립구 외에도 blast-like cell이라고 불리는 또 다른 유형도

이매패류에서 자주 발견된다 (Fig. 1C). 이 세포 유형은 N/C 비율이 높고 크기가 작으며 면역 반응이 낮은 미분화된 세포의 특징을 보인다.

이매패류 혈구에 대한 통일된 분류 체계는 아직 없다. 오히려 혈구 유형은 종 간에 다르게 보고되었으며, 같은 종에 대해서도 다른 혈구 분류가 제안되었다. 이러한 다양성은 부분적으로 실제 차이에서 비롯될 수 있지만, 다른 분류 기준이나 실험 절차, 내인성 및 외인성 요인, 높은 개체 간 변이성 등의 결과일 수도 있다. 또한 특정 세포 계통이나 성숙 단계에 대한 생물학적 표지자의 부족으로 인해 다양한 연구자들이 채택한 다른 명명법도 문제에 기여한다. 더욱이 이매패류의 조혈 과정이 아직 완전히 명확하지 않아 혈구의 기원에 대한 증거가 부족하여 혈구 아형과 발생 사이의 대응 관계를 만들 수 없기 때문에 분류가 어렵다.

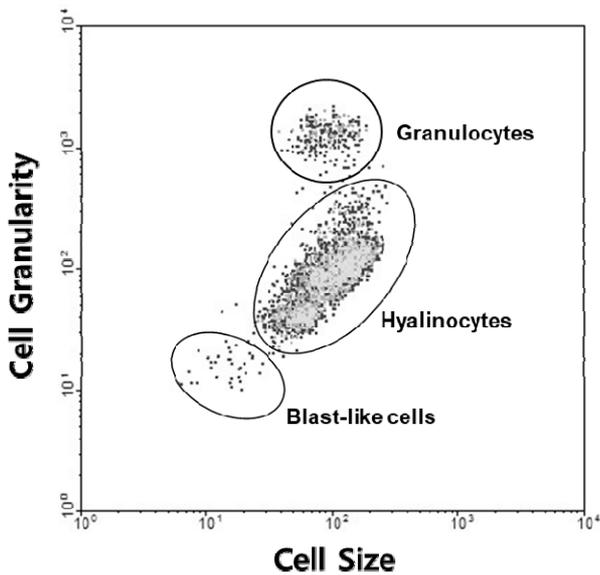


Fig. 2. Classification of hemocytes from the oyster *Crassostrea nippona* based on cell size and granularity using flow cytometry.

3. 조혈작용 (hematopoiesis)

이매패류의 조혈작용은 무척추동물의 항상성과 면역 반응에 중요한 과정으로 생존에 필수적이다. 이를 설명하기 위해 다양한 이론이 제시되었다. Cheng (1981) 과 Auffret (1988) 은 과립구와 무과립구로 분화할 수 있는 두 가지 유형의 초기 세포 전구체를 (initial cell precursors) 를 제안하였다. 반면 Mix (1976) 와 Hine (1999) 은 단일 전구체 세포가 먼저 무과립구를 생성하고 이후 과립구로 성숙한다는 모델을 제시하였다. Robelo *et al.* (2013) 은 모든 혈구 유형이 동일한 세포에서 유래하며, 이 세포가 처음에는 과립 없이 성숙하고 이후 과립을 생성한 뒤 다시 무과립 상태로 변화한다는 또 다른 가설을 주장하였다. 이러한 다양한 이론에도 불구하고, 이매패류 조혈작용의 포괄적인 특성을 규명하기 위해서는 이이매패류 게놈 시퀀싱 (genome sequencing) 만 아니라 조절 전사 인자 (transcription factors) 및 생체표지자 (biomarkers) 의 식별이 필요하다.

특히 흥미로운 점은 이매패류에서는 척추동물처럼 특정한 조혈 기관이 확인되지 않았다는 것이다. 대신 혈구 주로 결합

조직 (connective tissue) 과 외투막 (mantle) 에서 기원하는 것으로 여겨진다 (Elston, 1980; Cheng, 1981). 최근 연구들은 성체 이매패류가 하나의 집중된 기관 대신 다수 또는 광범위한 조혈 부위를 가질 가능성을 제기하고 있다 (da la Ballina *et al.*, 2022). 이러한 발견들은 이매패류의 조혈작용이 예상보다 훨씬 복잡하며 높은 적응성이 있음을 시사한다. 따라서 향후 연구에서는 이러한 복잡성을 규명하기 위한 심층적인 접근이 필요하다.

4. 혈구의 면역 반응 메커니즘

해양 이매패류의 혈구는 병원체에 대한 주요 방어 기작을 수행하는 중요한 면역 세포이다. 혈구는 다양한 병원체를 인식하고 이에 반응하여 해양 이매패류를 보호하는 역할을 한다. 병원체에 대한 혈구의 반응은 크게 포식작용 (phagocytosis), 캡슐화 (encapsulation), 그리고 세포 외 덩 (extracellular traps) 으로 나눌 수 있다.

1) 식균 작용 (Phagocytosis)

식균작용은 혈구가 병원체를 포식하여 소화하는 과정이다. 혈구는 병원체를 인식한 후, 세포막을 확장시켜 병원체를 phagosome 내로 내포한다. 그 후, phagosome은 lysosome과 융합하여 phagolysosome을 형성하고, 이곳에서 다양한 소화 효소와 활성산소종 (reactive oxygen species, ROS) 을 통해 병원체를 분해한다. 포식작용은 세균, 바이러스, 진균 등 다양한 병원체에 대해 효과적인 방어 기작으로 작용한다.

2) 캡슐화 (Encapsulation)

캡슐화는 포식작용으로 제거할 수 없는 더 큰 병원체나 다세포 기생충에 대해 혈구가 수행하는 반응이다. 병원체가 혈구에 의해 인식되면, 여러 혈구가 병원체 주위로 모여들어 이를 둘러싸고 캡슐을 형성한다. 이 캡슐은 병원체를 고립시키고, 그 내부에서 병원체를 파괴할 수 있는 효소와 독성 물질을 분비한다. 캡슐화 과정은 기생충이나 큰 이물질에 대해 매우 효과적인 방어 기작이다.

3) 세포 외 덩 (Extracellular Traps)

최근 연구에서는 혈구가 병원체를 포획하기 위해 세포 외 덩을 형성한다는 것이 밝혀졌다 (Poirier *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2020; Han *et al.*, 2021). 세포외 덩은 DNA, histone, 단백질 등의 네트워크로 구성되며, 병원체를 물리적으로 포획하고 이들의 이동을 제한한다. 이러한 덩은 병원체의 증식을 억제하고, 다른 면역 세포가 병원체를 효과적으로 제거할 수 있도록 돕는다.

4) 면역 기억 (Immune Memory)

해양 연체동물의 혈구는 전통적인 의미의 면역 기억을 가지지 않지만, 반복적인 병원체 노출에 대해 강화된 반응을 보일 수 있다 (Montagnani *et al.*, 2024). 이는 "훈련된 면역 (trained immunity)" 으로 불리며, 초기 면역 반응 이후 혈구의 기능이 향상되어 같은 병원체에 대해 더 빠르고 강력한 반응을 나타낸다. 이러한 현상은 해양 연체동물이 환경 변화와 지속적인 병원체 위협에 적응하는 데 중요한 역할을 한다.

병원체에 대한 혈구의 반응은 해양 연체동물의 생존에 필수적이며, 이들의 면역 시스템을 이해하는 데 중요한 요소이다. 다양한 병원체에 대한 혈구의 반응 메커니즘을 연구하는 것은 해양 연체동물의 건강을 보호하고, 어업과 양식업의 생산성을 높이는 데 기여할 수 있다.

5. 과립구와 무과립구의 기능적 차이

이매패류 혈구의 기능적 차이에 대한 이해는 시간이 지남에 따라 발전해왔다. 초기에는 과립구와 무과립구의 구분이 주로 형태학적 특징을 기반으로 이루어졌으나, 후속 연구를 통해 이 두 세포 유형 간의 대사 및 기능적 차이가 밝혀졌다 (Song *et al.*, 2010). 식균작용 (phagocytosis) 과 캡슐화 (encapsulation) 는 이매패류의 병원체 제거 메커니즘 중 가장 중요한 과정이며, 대부분의 이매패류 중에서 과립구와 무과립구 모두 이 과정에 참여한다 (Donaghy *et al.*, 2009). 일반적으로 과립구가 더 높은 식균 능력을 보이는데, 이는 높은 효소 활성을 가진 과립의 존재, 활발한 ROS 생성, 많은라이소좀 (lysosome) 함량, 위족 (pseudopods) 형성 능력과 관련이 있다 (Hong *et al.*, 2013, 2014; Yang *et al.*, 2015). 또한 과립구에는 더 많은 미토콘드리아가 포함되어 있어 식세포 작용 과정에서 에너지를 제공하여 더 높은 식세포 능력을 가질 수 있다 (da la Ballina *et al.*, 2022). 무과립구 역시 식균 작용에 중요한 역할을 하며 서로 다른 유형의 미생물을 표적으로 할 수 있다. 입자의 특성에 따라 다른 분해 경로가 다른 세포 식세포 능력과 연관될 수 있으며, 이는 분해 효율을 최적화하기 위한 것일 수 있다 (da la Ballina *et al.*, 2022). 이러한 관찰 결과는 혈구 유형 간의 기능적 차이와 수용체를 가지고 있다고 생각되어진다.

식균작용은 ROS와 reactive nitrogen species (RNS) 같은 미생물 살상 라디칼의 생성을 촉진하며, 과립구는 일반적으로 무과립구보다 더 많은 ROS를 생성한다 (Hong *et al.*, 2013, 2014; Donaghy *et al.*, 2015; Yang *et al.*, 2015) 이는 과립구의 더 활발한 대사와 연관될 수 있으며, 이매패류 면역 반응에서 혈구 유형별 특화된 역할을 강조한다 (Burgos-Aceves and Faggio, 2017; Gerdol *et al.*, 2018). 혈구의 산화 과정은 이매패류에서 세포외 DNA 트랩 (extracellular

DNA traps; ETs) 형성에도 중요하며, ETs는 참굴 *C. gigas* (Poirier *et al.*, 2014), 바지락 *Ruditapes philippinarum* (Han *et al.*, 2021), 지중해담치 *Mytilus galloprovincialis* (Romero *et al.*, 2020) 에서 관찰되었고 DNA, 항균 펩타이드, 가수분해효소를 포함한다. 과립구는 ETs 형성에 더 많이 관여하는 경향이 있다 (Poirier *et al.*, 2014; Romero *et al.*, 2020; Han *et al.*, 2021).

과립구는 일반적으로 무과립구보다 높은 수준의 세포사멸 (apoptosis) 을 보이는데, 이는 증가된 식균 활동, 활발한 산화 능력, 그리고 다양한 면역 관련 분자 (antimicrobial peptides, lectins, aminopeptidase 등) 와 관련이 있을 수 있다 (da la Ballina *et al.*, 2020, 2022). 최근 연구에서는 이매패류의 과립구와 무과립구 간 신호 전달 경로의 차이를 밝혀냈으며, *C. gigas*의 과립구에서 mitogen-activated protein kinase (MAPK) pathway가 활성화되고 (Mao *et al.*, 2020), *C. hongkongensis*와 *C. virginica*의 과립구는 주로 NF- κ B 경로를 통해 면역 반응을 한다는 것을 보여주었다 (Meng *et al.*, 2022). 또한 과립구는 더 두드러진 자가포식 과정을 보인다.

혈구의 운동성 (motility) 은 이매패류 면역 반응을 포함한 여러 기능을 수행하는데 중요하다. 이전 연구들은 이매패류의 과립구와 무과립구 간의 운동성과 세포골격 특성에 차이가 있음을 밝혔다. Pearl oyster (*Pinctada imbricata*) 에서는 과립구가 아메바 모양의 운동성을 보이며 방향성 있게 이동하는 반면, 무과립구는 상대적으로 운동성이 낮고 기질에 부착되어 다방향으로 퍼지는 경향을 보였다 (Kuchel *et al.*, 2010).

결론적으로, 이매패류의 과립구와 무과립구는 면역 반응, 대사 활동, 신호 전달, 운동성, 그리고 기타 생리적 기능에서 뚜렷한 차이를 보인다. 이러한 차이는 이매패류 면역 체계의 복잡성과 특화성을 반영하며, 각 혈구 유형의 고유한 역할을 강조한다. 향후 연구는 이러한 차이의 분자적 기전과 진화적 의미를 더욱 명확히 밝힐 것으로 기대된다.

6. 해양 이매패류의 혈구 연구의 현재와 미래

해양 이매패류의 혈구에 대한 연구는 꾸준히 진행되어 왔으며, 최근 몇 년 동안 중요한 진전이 이루어졌다. 현재 연구들은 혈구의 면역 기능과 생리적 역할을 이해하는 데 중점을 두고 있으며, 다양한 기술과 방법을 통해 혈구의 구조와 기능을 분석하고 있다. 예를 들어, 유세포 분석 (flow cytometry) 과 형광 현미경 (fluorescence microscopy) 등의 기술을 통해 혈구의 아형 (sub-populations) 을 분류하고, 각각의 기능을 연구하고 있다.

그러나 여전히 많은 연구가 필요한 분야가 존재한다. 혈구의 아형 분류와 비면역 활동에 대한 이해는 아직 미흡하며, 이

를 보완하기 위한 추가 연구가 필요하다. 또한, 환경 변화와 독성 물질이 혈구에 미치는 영향을 보다 체계적으로 평가할 필요가 있다. 이를 통해 해양 이매패류의 면역 시스템을 보다 종합적으로 이해하고, 이들의 생존과 건강을 보장하는 데 기여할 수 있을 것이다.

미래 연구의 중요한 방향 중 하나는 혈구의 유전체, 단백질체, 대사체 수준에서의 통합적인 변화에 대한 연구이다. 전사체학 (transcriptomic), 단백질체학 (proteomics), 대사체학 (metabolomics) 기술이 융합된 다중 오믹스 (multi-omics) 기술을 활용하여 혈구의 기능을 분자 수준에서 이해하고, 다양한 환경 요인들이 혈구에 미치는 영향을 평가할 수 있을 것이다. 이러한 연구는 해양 이매패류의 면역 반응을 조절하는 분자 기작을 밝히는 데 중요한 정보를 제공할 것이다.

또한, 해양 이매패류의 혈구 연구는 어업과 양식업의 성공에도 중요한 영향을 미칠 수 있다. 건강한 혈구는 해양 이매패류의 생존과 성장을 보장하며, 이는 양식업의 생산성을 높이는 데 기여할 수 있다. 따라서 혈구의 기능을 이해하고 이를 최적화하기 위한 연구는 경제적 가치가 크다.

결론

해양 이매패류의 혈구는 이들의 생존과 건강에 필수적인 역할을 하며, 면역 방어뿐만 아니라 다양한 생리적 기능을 수행한다. 본 총설에서는 해양 이매패류의 면역 시스템과 혈구의 유형, 혈구 유형 간 기능적 차이, 그리고 현재와 미래의 연구 방향을 종합적으로 검토하였다.

해양 이매패류의 혈구 연구는 이들의 생리적 및 면역적 이해를 증진시키고, 어업과 양식업의 성공을 도모하는 데 중요한 정보를 제공할 것이다. 앞으로의 연구는 혈구의 아형 분류와 비면역 활동, 유전자 발현과 단백질 수준에서의 변화, 그리고 환경 변화와 독성 물질이 혈구에 미치는 영향을 보다 체계적으로 평가할 필요가 있다. 이를 통해 해양 이매패류의 면역 시스템을 종합적으로 이해하고, 이들의 생존과 건강을 보장하는 데 기여할 수 있을 것이다.

사사

이 연구는 2024년도 경상국립대학교 발전기금재단 재원으로 수행되었습니다.

REFERENCES

- Auffret, M. (1988) Bivalve Hemocyte Morphology. *Am Fish Spec Publ.*, **18**: 169-177.
Bramwell, G., Schultz, A.G., Sherman, C.D.H.,

- Giraudeau, M., Thomas, F., Ujvari, B., Dujon, A.M. (2021) A review of the potential effects of climate change on disseminated neoplasia with an emphasis on efficient detection in marine bivalve populations. *Science of The Total Environment*, **775**: 145134.
- Cheng, T.C. (1981) Bivalves. In: Ratcliffe, N.A. and Rowley, A.F., editors. *Invertebrate Blood Cells*. London, UK, Academic Press. p. 233-300.
- de la Ballina, N.R., Villaa, A., Cao, A. (2020) Differences in proteomic profile between two haemocyte types, granulocytes and hyalinocytes, of the flat oyster *Ostrea edulis*. *Fish & Shellfish Immunology*, **100**: 456-466.
- de la Ballina, N.R., Maresca, F., Cao, A., Villalba, A. (2022) Bivalve hemocyte subpopulations: a review. *Frontiers in Immunology*, **13**: 826255.
- Donaghy, L., Lambert, C., Choi, K.S., Soudant, P. (2009) Hemocytes of the carpet shell clam (*Ruditapes decussatus*) and the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): Current knowledge and future prospects. *Aquaculture*, **297**: 10-24.
- Donaghy, L., Hong, H.K., Jauzein, C., Choi, K.S. (2015) The known and unknown sources of reactive oxygen and nitrogen species in haemocytes of marine bivalve molluscs. *Fish & Shellfish Immunology*, **42**: 97-97.
- Elston, R. (1980) Functional morphology of the coelomocytes of the larval oysters (*Crassostrea virginica* and *Crassostrea gigas*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**: 947-957.
- Gerdol, M., Gomez-Chiarri, M., Castillo, M.G., Figueras, A., Fiorito, G., Moreira, R., Novoa, B., Pallavicini, A., Ponte, G., Roubledakis, K., Venier, P., Vasta, G.R. (2018). Immunity in Molluscs: Recognition and Effector Mechanisms, with a Focus on Bivalvia. In: Cooper, E. (eds) *Advances in Comparative Immunology*. Springer, Cham.
- Gosling, E. (2003) *Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture*. Fishing News Books, Blackwell Publishing, p. 443.
- Han, Y., Chen, L., Zhang, Q., Yu, D., Yang, D., Zhao, J. (2021) Hemocyte extracellular traps of Manila clam *Ruditapes philippinarum*: production characteristics and antibacterial effects. *Developmental & Comparative Immunology*, **116**: 103953.
- Haszprunar, G. (2020) Mollusca (Molluscs). *Encyclopedia of Life Sciences*, **1**(3): 565-571.
- Hernroth, B.E., Baden, S.P. (2018) Alteration of host-pathogen interactions in the wake of climate change -Increasing risk for shellfish associated infections?. *Environmental Research*, **161**: 425-438.
- Hine, P.M. (1999) The inter-relationships of bivalve haemocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, **9**: 367-385.
- Hong, H.K., Knag, H.S., Le, T.C., Choi, K.S. (2013) Comparative study on the hemocytes of subtropical oysters *Saccostrea kegaki* (Torigoe & Inaba, 1981), *Ostrea circumpecta* (Pilsbry, 1904), and *Hyotissa hyotis* (Linnaeus, 1758) in Jeju Island, Korea: Morphology and functional aspects. *Fish & Shellfish Immunology*, **35**: 2020-2025.
- Hong, H.K., Donaghy, L., Choi, K.S. (2014) Flow cytometric studies on the morphology and immunological functions of hemocytes in the Iwagaki oyster *Crassostrea nippona*. *Fisheries Science*, **80**: 969-976.
- Hong, H.K., Kim, C.W., Kim, J.H., Kajino, N., Choi, K.S. (2021) Effect of extreme heatwaves on the mortality and cellular immune responses of purplish bifurcate mussel *Mytilisepta virgata* (Wiegmann, 1837) (= *Septifer virgatus*) in indoor mesocosm experiments. *Frontiers in Marine Science*, **8**: 794168.
- Jansson, A., Norkko, J., Dupont, S., Norkko, A. (2015) Growth and survival in a changing environment: Combined effects of moderate hypoxia and low pH on juvenile bivalve *Macoma balthica*. *Journal of Sea Research*, **102**: 41-47.
- Kuchel, R.P., Raftos, D.A., Birch, D., Vella, N. (2010) Haemocyte morphology and function in the Akoya pearl oyster, *Pinctada imbricata*. *Journal of Invertebrate Pathology*, **105**: 36-48.
- Mao, F., Wong, N., Lin, Y., Zhang, X., Liu, K. (2020) Transcriptomic evidence reveals the molecular basis for functional differentiation of hemocytes in a marine invertebrate, *Crassostrea gigas*. *Frontiers in Immunology*, **11**: 911.
- Masanja, F., Yang, K., Xu, Y., He, G., Liu, X., Xu, X., Xiaoyan, J., Xin, L., Mkyue, R., Deng, Y., Zhao, L. (2023) Impacts of marine heat extremes on bivalves. *Frontiers in Marine Science*, **10**: 1159261.
- Meng, J., Zhang, G., Wang, W. (2022) Functional heterogeneity of immune defenses in molluscan oysters *Crassostrea hongkongensis* revealed by high-throughput single-cell transcriptome. *Fish & Shellfish Immunology*, **120**: 202-213.
- Mix, M.A. (1976) General Model for Leukocyte Cell Renewal in Bivalve Mollusks. *Marine Fisheries Review*, **38**: 37-41.
- Montagnani, C., Morga, B., Novoa, B., Gourbal, B., Saco, A., Rey-Campos, M., Bourhis, M., Riera, F., Vignal, E., Corporeau, C., Charrière, G.M., Travers, M.A., Dégremont, L., Gueguen, Y., Cosseau, C., Figueras, A. (2024) Trained immunity: Perspectives for disease control strategy in marine mollusc aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, **16**: 1472-1498.
- Poirier, A.C., Schmitt, P., Rosa, R.D., Vanhove, A.S., Kieffer-Jaquinod, S., Rubio, T.P., Charrière, G.M., Destoumieux-Garzon, D. (2014) Antimicrobial histones and DNA traps in invertebrate immunity: Evidences in *Crassostrea gigas*. *Journal of Biological Chemistry*, **289**: 24821-24831.
- Rebello, M.de.F., Figueiredo, E.de.S., Mariante, R.M., Noibrega, A., de Barros, C.M., Allodi, S. (2013) New insights from the oyster *Crassostrea rhizophorae* on bivalve circulating hemocytes. *PLoS One*, **8**: e57384.
- Romero, A., Novoa, B., Figueras, A. (2020) Extracellular traps (ETosis) can be activated through NADPH-dependent and independent mechanisms in

- bivalve mollusks. *Developmental & Comparative Immunology*, **106**: 103585
- Song, L., Wang, L., Qiu, L., Zhang, H. (2010) Bivalve immunity. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, **708**: 44-65.
- Song, J., Farhadi, A., Tan, K., Lim, L., Tan, K. (2024) Impact of anthropogenic global hypoxia on the physiological response of bivalves. *Science of The Total Environment*, **926**: 172056.
- Soon, T.K., Zheng, H. (2020) Climate change and bivalve mass mortality in temperate regions. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, **251**: 109-129.
- Yang, H.S., Hong, H.K., Donaghy, L., Noh, C.H., Park, H.S., Kim, D.S., Choi, K.S. (2015) Morphology and immune-related activities of hemocytes of the mussel *Mytilus coruscus* (Gould, 1861) from east sea of Korea. *Ocean Science Journal*, **50**: 1-9.

