

개조개, *Saxidomus purpuratus* 소화맹낭의 미세구조

주선미, 이정식

전남대학교 수산생명의학과

Ultrastructure of the Digestive Diverticulum of *Saxidomus purpuratus* (Bivalvia: Veneridae)

Sun Mi Ju and Jung Sick Lee

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

ABSTRACT

The anatomy and ultrastructure of the digestive diverticulum of *Saxidomus purpuratus* were described using light and electron microscopy. The digestive diverticulum of dark green color was situated on the gonad and connected to stomach by a primary duct. Digestive diverticulum is composed of numerous digestive tubules. The epithelial layer of digestive tubule, which is simple, is composed of basophilic cells and digestive cells. Basophilic cells are columnar in shape, and the electron density is higher than that of the digestive cell. The cytoplasm has a well-developed endoplasmic reticulum, tubular mitochondria, Golgi complex and membrane-bounded granules of high electron density. Digestive cells are columnar in shape, with development of microvilli on the free surface. Pinocytotic vesicles, lysosomes and numerous mitochondria were observed in the apical cytoplasm of digestive cells. The results of this study suggest that basophilic cells and digestive cells in the digestive tubule are specialized in the extracellular and intracellular digestions, respectively.

Key words: ultrastructure, digestive diverticulum, *Saxidomus purpuratus*, basophilic cell, digestive cell

서론

이매패류의 섭이형태는 주로 아가미를 이용한 여과섭이 형태로서 (de Villiers and Hodgson, 1993; Gosling, 2004), 먹이는 입수관에서부터 아가미와 순란을 거쳐 입으로 보내진다. 입과 식도를 통과한 섭이물질은 위로 보내지고 여기에서 직경 0.1 μm 이상의 먹이들은 소화되어 장을 통해 항문으로 배설되지만, 위로 보내진 먹이 가운데 직경 0.1 μm 이하의 먹이들은 소화맹낭으로 보내져 이곳에서 소화가 이루어진다. 소화맹낭에서 배출된 물질들은 다시 위와 장을 통해 항문으로 배설된다 (Owen, 1955).

이매패류에서 세포외 소화는 물리적 소화보다는 주로 화학적 소화과정을 거치게 되는데, 이는 주요 먹이원인 식물성 부유생물들은 세포벽을 가지기 때문에 이를 분해하기 위한 소화

기작이 필요하기 때문이다. 따라서 이매패류들은 소화맹낭과 당면체 (crystalline style) 의 소화효소를 이용하여 화학적 소화를 수행하게 된다 (Reid and Sweeney, 1980; Brock, 1989; Ibarrola *et al.*, 1998; Alyakrinskaya, 2001).

이매패류에서 화학적 소화를 보다 잘 이해하기 위해서는 소화맹낭과 당면체 사이의 연관관계 및 소화맹낭과 당면체의 세포외 소화와 연관된 미세구조적 정보가 필요하다.

이매패류의 소화맹낭에 관한 연구는 *Cardium edule* (Owen, 1970), *Pecten maximus* (Henry *et al.*, 1991), *Mercenaria mercenaria* (Eble, 2001) 및 지중해담치, *Mytilus galloprovincialis*의 소화선세포 미세구조에 관한보고 (Dimitriadis *et al.*, 2004) 가 있으며, 이들의 소화선 상 피세포 증식의 주기적 변화 (Zaldibar *et al.*, 2004) 와 소화세포의 β -glucuronidase와 hexosaminidase에 관한 (Izagirre *et al.*, 2009) 연구가 보고되고 있다.

하지만, 한국 연안의 중요한 경제적 이매패류인 개조개, *Saxidomus purpuratus*의 화학적 소화기작과 연관한 구조적 정보는 찾아볼 수 없었다. 개조개는 조하대의 수심 약 40 m까지 서식하는 백합과 (Veneridae) 의 잠입성 이매패류이다 (Kwon *et al.*, 2001).

Received July 26, 2011 ; Accepted September 26, 2011
Corresponding author: Jung Sick Lee
Tel: +82 (61) 659-7172 e-mail: ljs@chonnam.ac.kr
1225-3480/24390

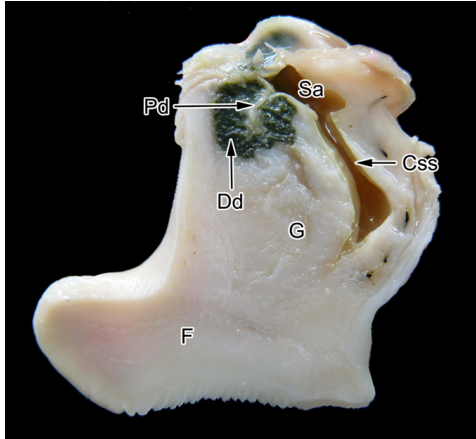


Fig. 1. Anatomy of the visceral mass of *Saxidomus purpuratus*. Abbreviations: **Ccs**, crystalline style sac; **Dd**, digestive diverticulum; **F**, foot; **G**, gonad; **Pd**, primary duct; **Sa**, stomach.

따라서 본 연구에서는 개조개의 화학적 소화기작을 이해하기 위하여 우선 소화맹낭의 해부학 및 미세구조적 특징을 광학 및 전자현미경을 이용하여 기재하였다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 개조개는 여수시 남면 화태리 (34°29' 48.13" N, 127°45' 57.2" E) 의 조하대에서 2010년 5월에 채집하였다. 분석에 사용된 표본은 각장 80.7 ± 3.1 mm, 전중 124.4 ± 19.5 g인 성체 20개체이다.

개조개의 각장과 각고는 vernier calipers로 0.01 mm까지 측정하였으며, 전중과 육중은 전자저울로 0.01 g까지 측정하였다. 내장장 기관계와 소화맹낭, 위의 위치는 해부하여 육안과 해부현미경을 통하여 기재하였다.

광학현미경 표본제작은 시료를 Bouin 용액에 24시간 동안 고정하여 파라핀 절편법으로 5 μm 두께로 연속절편 후 Mayer's hematoxylin-eosin (H-E) 과 Masson 삼중염색 및 alcian blue-periodic acid and Schiff's solution (AB-PAS, pH 2.5) 과 aldehyde fuchsin-alcian blue (AF-AB, pH 2.5) 반응을 실시하였다. 조직화학적 반응 후 점액세포의 염색친화도 판정은 Pantone® Formula Guide (Coated first edition 2002; Pantone Inc., USA) 를 기준으로 고유번호를 괄호 안에 표시하였다.

투과전자현미경 (TEM) 조직표본 제작은 시료를 phosphate buffer (pH 7.5) 로 완충시킨 2.5% glutaraldehyde 용액으로 2시간 동안 전 고정하였으며, 0.1M phosphate buffer (pH 7.5)로 20분씩 3회 수세하였다. 그 후 1% osmium tetroxide (OsO₄, Sigama) 로 2시간 동안 후 고정 한 후,

0.1M phosphate buffer로 20분씩 3회 세척하고, 에탄올을 이용하여 단계별로 탈수하였다. 그 후 에폭시 수지로 포매 한 후 1 μm 두께의 semithin section을 toluidine blue로 염색하여 광학현미경으로 관찰하였다. 그 후, TEM 관찰 절편은 ultramicrotome (MT-X, RMC, Germany) 을 이용한 두께 70 nm로 ultrathin section 한 다음 uranyl acetate-lead citrate으로 염색하고, TEM (H-7500, Hitachi, Japan) 으로 관찰하였다.

주사전자현미경 (SEM) 표본제작은 소화맹낭을 횡단 후 TEM 관찰을 위한시료와 같은 방법으로 전 처리하였다. 그 후 amyl acetate로 30분씩 2회 치환하고, CO₂ 가스로 임계건조 (critical point drying) 한 다음 1분 동안 금이온 증착 (gold ion particle coating) 하여 SEM (JSM-7500F, Hitachi, Japan) 으로 관찰하였다.

결 과

1. 해부학적 특징

개조개 내장장 기관계의 중단면을 해부학적으로 관찰한 결과, 소화맹낭은 각정부 바로 아래에 진한 녹색의 불규칙한 원형으로 생식소의 위쪽에 위치하고 있었다. 소화맹낭의 중심부에는 일차소관이 형성되어 있으며, 일차소관은 후방의 위와 연결되어 있었다 (Fig. 1). 광학현미경 조직표본에서 소화맹낭은 위와 연결된 관 구조인 일차소관으로부터 이차소관 및 소화선 세관들로 분지된 집합적 구조들로 구성되어 있었다 (Fig. 2).

2) 미세구조

개조개의 소화맹낭은 다수의 소화선세관들이 모인 집합적 구조이다. 각각의 소화선세관은 기저막 위에 단층 상피층이 원을 이루고 있는 구조이다. 이들 상피층에서는 호염기성세포와 소화세포를 구분할 수 있었다 (Fig. 3, 4).

호염기성세포들은 H-E 염색 결과, 소화세포들과 마찬가지로 중앙 하부에 H-E 염색에서 강한 호염기성을 나타내는 뚜렷한 원형의 핵과 인을 가지며, 세포질 하부는 강한 호염기성을 나타냈다. 세포질의 상부에는 다수의 과립을 함유하고 있었다. 이들 과립들의 대부분은 H-E 염색, Masson 삼중염색, AB-PAS (pH 2.5) 반응 및 AF-AB (pH 2.5) 반응에서 모두 공포상으로 나타났다 (Fig. 4). 하지만, 일부 과립들은 H-E 염색 결과, 연한 갈색 (256C) 으로 나타났으며 (Fig. 4A), Masson 삼중염색에서는 적자색 (220C) 으로 나타났다 (Fig. 4B). 그리고 AB-PAS (pH 2.5) 반응 (Fig. 4C) 과 AF-AB (pH 2.5) 반응 (Fig. 4D) 에서는 각각 붉은색 (2665C) 과 푸른색 (318C) 으로 나타나 이들 과립은 중성의 비황화 점액성분을 함유하고 있음을 알 수 있었다.

소화선세관의 소화세포들은 원주형으로 중앙 하부에 뚜렷한

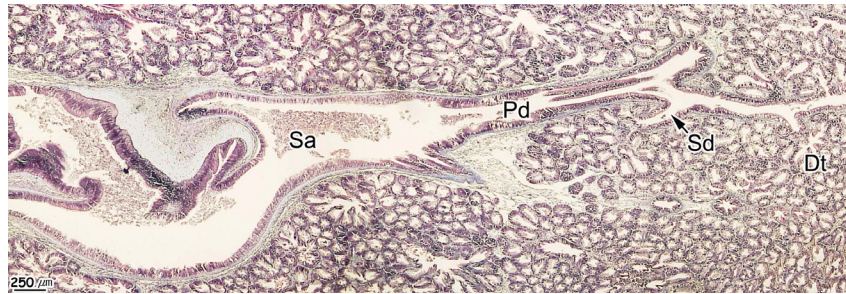


Fig. 2. Light microscopical feature of the duct system between stomach and digestive diverticulum of *Saxidomus purpuratus*. Abbreviations: Dt, digestive tubule; Pd, primary duct; Sa, stomach; Sd, secondary duct.

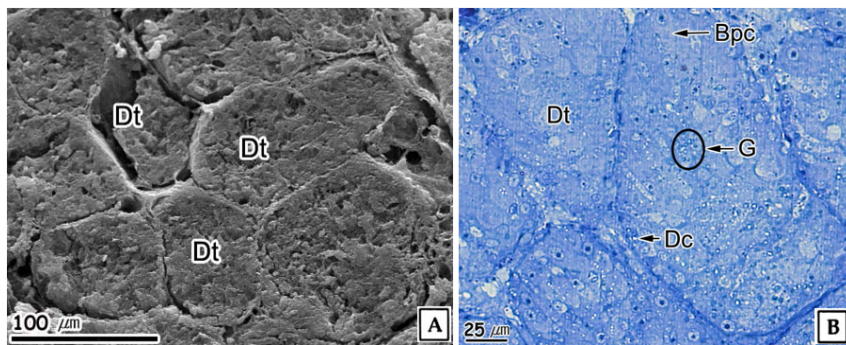


Fig. 3. Scanning electron micrograph (A) and semithin section (B) of the digestive diverticulum of *Saxidomus purpuratus*. **A:** Showing the numerous digestive tubules (Dt). **B:** Showing the basophilic cell (Bpc) and digestive cell (Dc) in the epithelial layer. Abbreviation: G, granules.

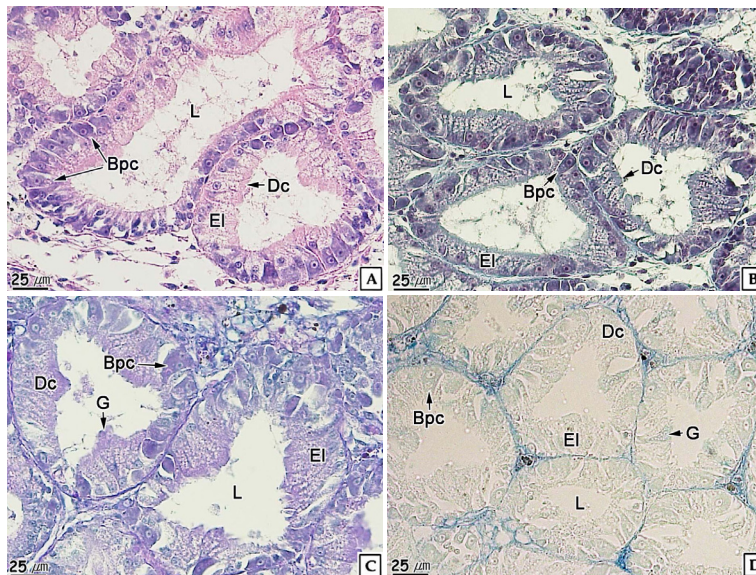


Fig. 4. Light microscopical feature of the digestive tubule of *Saxidomus purpuratus*. Showing the basophilic cells (Bpc), digestive cells (Dc) and the cytoplasmic granules (G) in the epithelial layer (EI). **A:** H-E stain. **B:** Masson's trichrome stain. **C:** AB-PAS (pH 2.5) reaction. **D:** AF-AB (pH 2.5) reaction. Abbreviation: L, lumen.

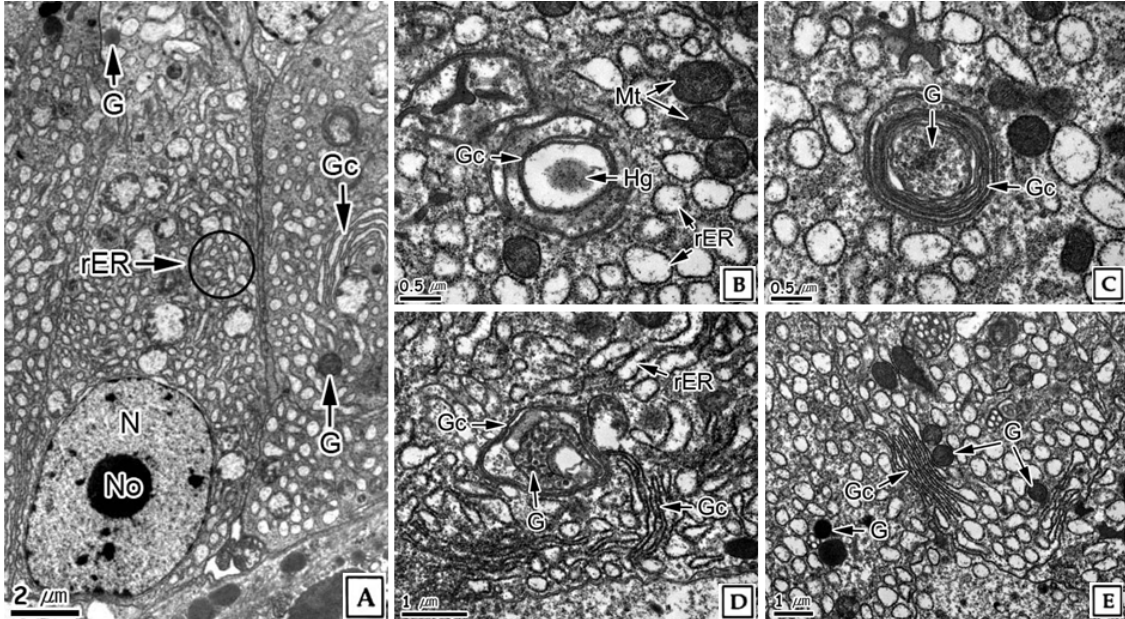


Fig. 5. The ultrastructure of the basophilic cells in the digestive tubule of *Saxidomus purpuratus*. **A:** Section of the well-developed rough endoplasmic reticulum (rER) and Golgi complex (Gc). **B:** Section the homogeneous fine granules (Hg) in the Golgi cisternae lumen and mitochondria (Mt). **C:** Section of the heterogeneous fine granules (G) in the Golgi cisternae lumen. **D:** Section of the heterogeneous granules of high electron density in the Golgi cisternae lumen. **E:** Showing the membrane-bounded secretory granules of high electron density.

원형의 핵과 인을 가지며, 세포질의 상부에는 다수의 과립을 가지고 있었다. 핵과 인은 H-E 염색에서 강한 호염기성을 나타냈다. 세포질 상부에 존재하는 대부분의 과립들은 H-E 염색, Masson 삼중염색, AB-PAS (pH 2.5) 반응 및 AF-AB (pH 2.5) 반응에서 모두 공포상으로 나타났다 (Fig. 4). 하지만, 일부 과립들은 H-E 염색에서 연한 갈색 (256C) 으로 나타났으며 (Fig. 4A), Masson 삼중염색에서는 적자색 (220C) 으로 나타났다 (Fig. 4B). 그리고 AB-PAS (pH 2.5) 반응에서는 주로 붉은색 (2665C) 으로 나타나 중성 점액물질임을 확인할 수 있었으며 (Fig. 4C), AF-AB (pH 2.5) 반응에서는 푸른색 (318C) 으로 나타나 비황화 점액물질임을 확인할 수 있었다 (Fig. 4D).

TEM 관찰 결과, 호염기성세포의 전체적인 전자밀도는 소화세포에 비해 높은 편이었으며, 세포질 정단측면에 발달된 세포연접으로 주변의 세포들과 연계되어 있었다. 세포질은 전체적으로 발달된 조면소포체, 골지체 및 관상의 미토콘드리아들이 차지하고 있었으며, 일부 분비과립들이 관찰되었다. 핵은 원형으로 세포질 하부에 위치하였고 핵질은 진정염색질이 대부분을 차지하여 전자밀도는 낮았으며, 핵의 중앙에는 전자밀도가 높고 뚜렷한 인이 출현하였다 (Fig. 5A).

세포질의 여러 부위에서 활성화된 조면소포체와 골지체들이 관찰되었는데, 특히 골지체 수조의 내강에서는 여러 단계의 분

비과립 형성과정이 확인되었다. 우선 골지체 수조 내강에서 전자밀도가 낮고 균질화 된 초미세과립들이 관찰되며, 그 후 이들 과립들은 크기와 전자밀도가 증가하고 마지막에는 골지체 외부에서 전자밀도가 높고 막을 가진 단백질성의 분비과립 형태로 관찰되었다 (Fig. 5B-E).

소화선세포의 소화세포는 섬모원주형세포였다. 세포질의 전자밀도는 호염기성세포에 비해 낮은 편이었다. 핵은 원형으로 중앙에 위치하며, 핵의 내부는 진정염색질과 이형염색질이 뚜렷이 구분되었다. 세포질에는 전체적으로 용해소체가 분포하고 있었는데 이들은 특히, 상부에 집중적으로 분포하였다 (Fig. 6A). 자유면에는 다수의 미세융모와 섬모들이 발달되어 있었으며 (Fig. 6B), 섬모는 횡단면에서 중심미세소관과 주변 미세소관의 “9+2” 배열을 나타냈다 (Fig. 6C). 세포질 상부에서는 잘 발달한 미토콘드리아, 조면소포체 및 미소체들이 관찰되었다. 그리고 미세융모들이 발달한 자유면 근처의 세포질 상부에서는 음소포들이 관찰되었다 (Fig. 6D). 또한 전자밀도가 높은 단백질성 과립과 공포상 또는 전자밀도가 낮은 과립들이 세포질 상부에서 확인되었는데, 단백질성 과립과 공포상 과립은 소수였으며, 대부분이 전자밀도가 낮은 과립들이었다 (Fig. 6E).

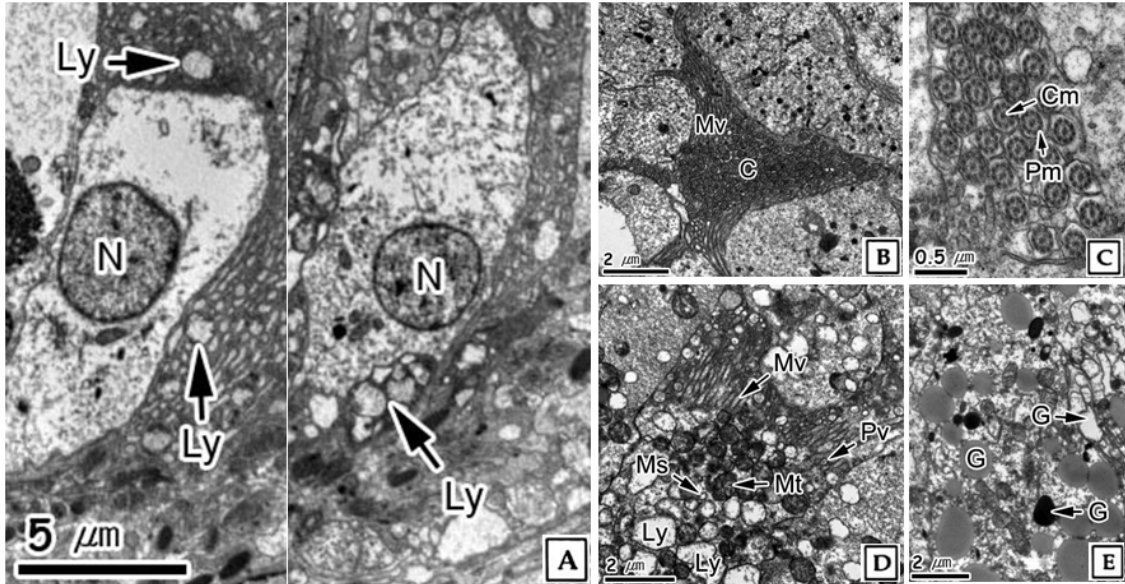


Fig. 6. The ultrastructure of the digestive cell in the digestive tubule of *Saxidomus purpuratus*. **A:** A columnar digestive cell. **B:** Cilia (C) and microvilli (Mv) on the free surface. **C:** Cross section of cilia showing the "9+2" microtubular system. **D:** Well-developed mitochondria (Mt) and microsomes (Ms). **E:** High and low electron density of granules (G) in the cytoplasm. Abbreviations: **Cm**, central microtubule; **Ly**, lysosomes; **Pm**, peripheral microtubule; **Pv**, pinocytic vesicle.

고 찰

이매패류의 소화관은 식도, 위, 장으로 구성되어 있으며, 위는 소화맹낭과 연결되어 있다. 소화맹낭은 위와 연결된 관 구조로 일차소관에서 분화된 이차소관과 이차소관에서 분화된 소화선세포들이 무리지어 있는 집합적 구조이다 (Owen, 1956). 이러한 소화맹낭의 구조에 관해서는 *Placopecten magellanicus* (Wojtowicz, 1972), *Pecten maximus* (Henry et al., 1991), 지중해담치, *Mytilus galloprovincialis* (Robledo and Cajaraville, 1996), *Bathymodiolus thermophilus*, *B. brevior* and *B. heckerase* (Logan et al., 2008) 및 대북, *Gomphina veneriformis* (Park et al., 2010) 에서 보고된 바 있다.

본 연구에서도 개조개는 소화맹낭의 일차소관이 위와 연결되어 있었으며, 소화맹낭은 일차소관과 이차소관 그리고 소화선세포들로 구성되어 기존에 보고된 이매패류들과 유사한 해부학적 특징을 보였다.

이매패류 소화선세포의 상피세포들은 호염기성세포와 소화세포로 구분된다. 호염기성세포는 분비기능을 가진 세포로 세포의 소화를 담당하며, 소화세포는 주로 흡수 및 세포내 소화기능을 담당하는 세포로 보고되어 있다 (Owen, 1972; Morton, 1983; Henry et al., 1991; Eble, 2001; Dimitriadis et al., 2004; Robledo et al., 2006). *Mya arenaria*의 소화선에서 소화세포들은 원주형으로 자유면에는

미세융모들이 발달되어 있으며, 세포질에는 미토콘드리아, 조면소포체, 골지체 등의 다양한 세포내 소기관들과 소화포 및 다포체 (multivesicular body) 를 가진다 (Pal, 1972).

가리비류인 *Pecten maximus*의 소화선세포는 분비세포와 소화세포들로 구성되어 있는데, 분비세포들은 조면소포체가 잘 발달되어 있다. 그리고 소화맹낭에서 *amylase*와 *cellulase* 및 *lysosome*의 활성은 확인되었지만, 단백질 분해 활성과 관련한 조직학적 특징은 없었다. 소화세포들은 흡수와 소화기능 및 지방물질을 저장하는 기능을 가진다. 이들 소화세포는 원주형으로 자유면에 미세융모가 발달되어 있으며, 자유면 근처의 세포질에서는 음식포가 관찰되고 핵 주변의 세포질에서는 작고 말발굽 모양의 골지체들 그리고 다양한 단계의 용해소체들이 확인되었다 (Henry et al., 1991).

지중해담치의 소화선세포도 역시 호염기성세포들과 소화세포로 구성되어 있다고 보고하였다. 이들 호염기성세포들은 분비기능 뿐만 아니라 흡수기능도 가지며, 호염기성세포에서는 잘 발달된 조면소포체와 골지체가 핵의 상부에 존재하고 또한 다수의 전자밀도가 높은 분비과립들이 국한되어 존재하는데 β -glucuronidase에 양성 면역반응을 보였다. 이는 호염기성세포에서 β -glucuronidase가 합성된다는 사실을 입증한 것이다 (Dimitriadis et al., 2004). 소화세포들의 세포질에는 세포내 음식물들의 소화를 담당하는 용해소체와 전자밀도가 낮은 자가용해소체 그리고 덩어리 형태로 존재하는 잔여소체들이 존재한다. 이들 세포의 핵 상부 세포질에는 잘 발달된 골

지체들이 존재하는데, 소화세포의 용해소체에 함유된 효소들은 이곳에서 생성된다 (Robledo and Cajaraville, 1996; Dimitriadis *et al.*, 2004). 소화세포들은 원주형으로 자유면에 미세융모가 발달되어 있으며, 음소포와 함께 세포질에는 용해소체와 미토콘드리아들이 발달되어 있어 전형적인 흡수 및 소화기능을 나타내는 미세구조적 특징을 보였다 (Robledo *et al.*, 2006).

Bathymodiolus 속의 담치류들 역시 소화선에서 호염기성 분비세포들과 소화세포들이 확인되었다. 호염기성 분비세포들은 종에 따라 특별한 미세구조적 차이를 보이지 않고 공통적으로 발달된 조면소포체와 다수의 골지체를 함유하였다. 하지만 소화세포들은 모두 원주형이지만 종에 따라 미세구조의 차이를 보인다. *B. thermophilus*와 *B. brevior*는 다양한 소화진행과정을 보이는 구형으로 막을 가진 과립형의 용해소체를 가지지만, *B. heckerase*는 세포질에서 용해소체는 관찰되지 않지만 대신 크고 이중막으로 싸인 구형의 물질들을 함유한다 (Logan *et al.*, 2008.)

본 연구 결과, 개조개 소화맹낭의 소화세관에 존재하는 분비세포들은 주로 중성의 비황화 당단백질 성분을 함유하는 것으로 확인되었다. 그리고 TEM 분석 결과, 호염기성세포는 조면소포체, 골지체, 미토콘드리아 및 분비과립 등 분비기능의 미세구조적 특징을 나타내 세포의 소화를 담당하는 것으로 나타났다. 소화세포는 미세융모, 용해소체, 음소포 및 미토콘드리아의 발달 등 흡수 및 소화의 전자현미경적 특징을 보여 세포내 소화기능을 담당하는 것으로 나타나 기존에 보고된 이매패류들 (Owen, 1972; Morton, 1983; Henry *et al.*, 1991; Eble, 2001; Dimitriadis *et al.*, 2004; Robledo *et al.*, 2006) 과 유사한 결과를 보였다.

이매패류의 소화맹낭에서 분비되는 주요 소화효소는 amylase, cellulase, chitinase, laminarinase, lipase, protease가 보고되었다 (Ibarrola *et al.*, 1998; Fernández-Reiriz *et al.*, 2001; Albentosa and Moyano, 2009).

조간대에 서식하는 *Ruditapes decussatus*와 조하대에 서식하는 *Venerupis pullastra*에서 소화맹낭의 주요 소화효소는 amylase, cellulase, laminarinase, protease로 보고되었는데, 두 종 모두 amylase의 활성이 가장 높았다. *R. decussatus*의 경우, amylase는 61.8%였으며, *V. pullastra*에서는 41.9%로 나타났다 (Albentosa and Moyano, 2009).

이러한 결과는 미세구조적 특징들과 연관해 보았을 때, 세포의 소화를 담당하는 호염기성세포들과 세포내 소화기능을 가진 소화세포들의 용해소체들은 주로 탄수화물 분해효소들을 함유하는 것으로 판단된다. 따라서 개조개의 경우에도 추후 소화맹낭의 소화효소 분석을 통하여 이들 세포의 미세구조적 특

징과 연관성을 판단할 수 있을 것으로 생각된다.

요 약

개조개 소화맹낭의 해부학적 구조와 미세구조를 광학 및 전자현미경을 이용하여 기재하였다. 개조개는 한국 여수연안에서 2010년 5월에 채집하였다. 소화맹낭은 진한 녹색으로 생식소 위쪽에 위치하며, 일차소관으로 위와 연결되어 있었다. 소화맹낭은 다수의 소화선세관들로 구성되며, 각각의 소화선세관은 단층 상피층으로 호염기성세포와 소화세포들로 이루어져 있었다. 호염기성세포는 원주형으로 소화세포에 비해 전자밀도가 높았다. 세포질에는 잘 발달된 조면소포체, 관상의 미토콘드리아, 골지체 및 전자밀도가 높고 막을 가진 분비과립들을 함유하고 있었다. 소화세포는 원주형이며, 자유면에는 미세융모가 발달되어 있었다. 세포질 상부에서는 음소포, 용해소체 및 미토콘드리아가 관찰되었다. 본 연구에서 이러한 결과는 소화선세관의 호염기성세포와 소화세포는 각각 세포의 소화와 세포내 소화의 적당하게 분화되었음을 의미한다.

감사의 글

이 논문은 2010년도 전남대학교 학술연구비 지원에 의하여 연구되었으며, 이에 감사드립니다.

REFERENCES

- Albentosa, M. and Moyano, F.J. (2009) Differences in the digestive biochemistry between the intertidal clam, *Ruditapes decussatus* and the subtidal clam, *Venerupis pullastra*. *Aquacult. Int.*, **17**: 273-282.
- Alyakrinskaya, I.O. (2001) The dimensions, characteristics and functions of the crystalline style of molluscs. *Bio. Bull.*, **28**: 523-535.
- Brock, V. (1989) *Crassostrea gigas* (Thunberg) hepatopancreas-cellulase kinetics and cellulolysis of living monocellular algae with cellulose walls. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.*, **128**: 157-164.
- de Villiers, C.J. and Hodgson, A.N. (1993) The filtration and feeding physiology of the infaunal estuarine bivalve *Solen cylindraceus* (Hanley 1843). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **167**: 127-142.
- Dimitriadis, V.K., Domouhtsidou, G.P. and Cajaraville, M.P. (2004) Cytochemical and histochemical aspects of the digestive gland cells of the mussel *Mytilus galloprovincialis* (L.) in relation to function. *J. Mol. Histol.*, **35**: 501-509.
- Eble, A.F. (2001) Anatomy and histology of *Mercenaria mercenaria*. *In*: Biology of the hard clam. (ed. by Kraeuter, J.N. and Castagna, M.). pp. 117-220. Elsevier, New york.
- Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., Navarro, J.M. and Velasco, A. (2001) Enzymatic digestive activity in *Mytilus chilensis* (Hupé 1854) in response to food

- regimes and past feeding history. *J. Comp. Physiol.*, **171**: 203-221.
- Gosling, E. (2004) Bivalve molluscs: Biology, Ecology and Culture. 2. Morphology of bivalves. pp. 7-39, Blackwell Publishing Ltd., Oxford.
- Henry, M., Boucaud-Camou, E. and Lefort, Y. (1991) Functional micro-anatomy of the digestive gland of the scallop *Pecten maximus* (L.). *Aquat. Living Resour.*, **4**: 191-202.
- Ibarrola, I., Larretxea, X., Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B. and Navarro, E. (1998) Seasonal variation of digestive enzyme activities in the digestive gland and the crystalline style of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Comp. Biochem. Physiol., Part A*, **121**: 25-34.
- Izagirre, U., Angulo, E., Wade, S.C., Gwynn, I. and Marigómez, I. (2009) β -Glucuronidase and hexosaminidase are marker enzymes for different compartments of the endo-lysosomal system in mussel digestive cells. *Cell Tissue Res.*, **335**: 441-454.
- Kwon, O.G., Min, D.K., Lee, J.R., Lee, J.S., Je, J.G. and Choi, B.R. (2001) Korean mollusks with color illustration. pp. 332, Hangeul Publishing. Busan.
- Logan, C.R., Evans, M.B., Ward, M.E., Scott, J.L., Carnegie, R.B. and Van Dover, C.L. (2008) Comparative ultrastructure of digestive diverticulae in bathymodiolin mussels: discovery of an unknown spherical inclusion (SIX) in digestive cells of a seep mussel. *J. Shellfish Res.*, **27**: 97-105.
- Morton, B.S. (1983) Feeding and digestion in bivalves. *In*: The Mollusca Physiology 5th. (ed. by Saleuddin, A.S.M. and Wilburg, M.). pp. 563-586. Academic Press, New York.
- Owen, G. (1955) Observations on the stomach and digestive diverticula of the Lamellibranchia. I. The Anisomyaria and Eulamellibranchia. *Quart. J. Micr. Sci.*, **96**: 517-537.
- Owen, G. (1956) Observations on the stomach and digestive diverticula of the Lamellibranchia II. The Nuculidae. *Quart. J. Micr. Sci.*, **97**: 541-567.
- Owen, G. (1970) The fine structure of the digestive tubules of the marine bivalve *Cardium edule*. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B, Biol. Sci.*, **258**: 245-260.
- Owen, G. (1972) Lysosomes, peroxisomes and bivalves. *Scient. Progr., Oxford*, **60**: 299-318.
- Pal, S.G. (1972) The fine structure of the digestive tubules of *Mya arenaria* L. II. Digestive cell. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **40**: 161-170.
- Park, J.J. and Lee, J.S. (2010). Ultrastructural changes in digestive gland and lipofuscin accumulation of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae) on tributyltin chloride (TBTCl) toxicity. *Korean J. Malacol.*, **26**(1): 63-78.
- Reid, R.G.B. and Sweeney, B. (1980) The digestibility of the bivalve crystalline style. *Comp. Biochem. Physiol., Part B*, **65**(2): 451-453.
- Robledo, Y. and Cajaraville, M.P. (1996) Ultrastructural and cytochemical study of the Golgi complex of molluscan (*Mytilus galloprovincialis*) digestive cells. *Cell Tissue Res.*, **284**: 449-458.
- Robledo, Y., Marigómez, I., Angulo, E. and Cajaraville, M.P. (2006) Glycosylation and sorting pathway of lysosomal enzymes in mussel digestive cells. *Cell Tissue Res.*, **324**: 319-333.
- Wojtowicz, M.B. (1972) Carbohydrases of the digestive gland and the crystalline style of the Atlantic deep-sea scallop (*Placopecten magellanicus* Gmelin). *Comp. Biochem. Physiol., Part A*, **43**(1): 131-141.
- Zaldibar, B., Cancio, I. and Marigómez, I. (2004) Circatidal variation in epithelial cell proliferation in the mussel digestive gland and stomach. *Cell Tissue Res.*, **318**: 395-402.