

징거미새우, *Macrobrachium nipponense*(De Haan)의 생식소성숙 제어에 미치는 광주기와 안병의 X-organ에 관한 연구

한창희 · 김대중
동의대학교 생물학과

Studies on the X-organ of eyestalk and the photoperiod for the control of gonadal maturation in a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense*(De Haan)

Chang-Hee HAN and Dae-Jung KIM

Department of Biology, Donggeui University, Pusan 614-714, Korea

To clarify the relations between photoperiodism and x-organ of eyestalks to the control of gonadal maturation in a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense*, the present investigation was performed with following examinations: 1) the influence of water temperature and daylength on the control of gonadal maturation, 2) the effect of eyestalk ablation on the gonadal maturation, 3) the seasonal variation of histology of MEX-organ (medulla externa X-organ) in the eyestalk.

In previtellogenesis period (December~March) and vitellogenesis period (April~May), gonadal maturation was considerably influenced by water temperature. In these periods, GSI increased and gonads were matured with water temperature rising without regard to photoperiod conditions (12L/12D and 15L/9D). In spawning period (June~August), however, gonadal maturation was influenced by photoperiod condition. While high value of GSI was kept at long photoperiod regime (15L/9D), GSI was decreased at short photoperiod regime (12L/12D). In resting period (September~November), no rematuration was occurred at all the experimental regimes combined with water temperatures (16℃, 22℃, 28℃) and photoperiod (12L/12D, 15L/9D).

Effect of X-organ which inhibite the gonadal maturation was stronger in resting period than that in previtellogenesis and ealy spawning periods by observations on the effectiveness of eyestalk ablation on the gonadal maturation.

In MEX-organ of eyestalk, the number of neurosecretory cells of which size was over 20μm in diameter varied according to the reproductive cycle. The number of cells increased 77 ± 12 in resting period, and decreased 55 ± 7 in vitellogenesis period. Volume of Bellonci's organ, however, increased in vitellogenesis period in comparison with that in resting period.

서 론

징거미새우, *Macrobrachium nipponense*는 우리나라를 비롯하여 동북아시아 일대의 담수와 기수역에 널리 서식 분포하고, 산업적으로도 유용한 담수산 새우류의 한 종이다(Holthuis, 1950; 김, 1977). 본 종에 대해서는 자원보존과 생산성 확대를 도모하기 위한 연구의 일환으로 유생발생 및 생태(Kwon and Uno, 1969; Yagi and Uno, 1981), 산란기 및 포란생태(Uno, 1971; Mashiko, 1984) 등에 관한 연구보고들이 있다. 그리고, Han(1988)에 의하여 정자 및 난자형성기구와 생식년주기를 조절하는 환경요인에 대하여 상세하게 구명된 바 있다. 이 연구에 의하면, 본 종은 수온이 10°C 이상으로 상승하기 시작하는 4월부터 간척장에서 난황단백전구체의 합성이 활발하게 일어나 난소내의 난모세포에 축적되기 시작하고, 5월말부터 산란기가 시작되어 8월말까지 지속된다. 9월이 되면 수온이 21~24°C로, 생식소의 성숙에 충분한 수온임에도 불구하고 거의 모든 개체의 생식소가 퇴화되면서 산란기가 종료된다고 하였다. 그리고, 이러한 산란기 종료는 수온 변화에 관계없이 일장이 13L/11D(L: light time, D: dark time) 이하로 짧아짐으로써 광주성이 발달하여 생식소 성숙을 억제하기 때문이라고 하였다(Han, 1988). 한편, 갑각류에서 안병을 절제하게 되면 탈피가 촉진할 뿐만 아니라 생식소의 발달도 촉진된다는 것이 Panouse(1946)에 의하여 보고된 이후, 안병내에 있는 X-organ에 의하여 생식소 발달과 탈피가 억제되어 지고 있다는 사실과 이에 대한 조직학적 구조에 대해서 많은 연구들이 이루어졌다(Adiyodi and Adiyodi, 1970; Klek-kawinska and Bomirsk 1975; Anilkumar and Adiyodi, 1980; Kelemec and Smith, 1980; Kulkarni and Nagabhushanam, 1980; Kurup and Adiyodi, 1981; Adiyodi and Subramoniam, 1983; Quackenbush and Herrnkind, 1983; Yano, 1984; Anilkumar and Adiyodi, 1985). 이러한 연구 결과들로부터 본 종에서 생식소의 성숙개시와 산란기의 시작은 수온상승에 기인하지만, 생식소 성숙의 억제와 산란기의 종료는 광주기의 변화에 의하여 안병내에 있는 X-organ에서 생식소 성숙을 억제하는 hormone이 활발하게 생성·분비되기 때문이라고 추측되어야 한다. 따라서, 안병내 X-organ의 활성화는 광주기의 변화와 밀접한 관계가 있다고 생각된다.

본 연구에서는 생식소 발달을 제어하는 안병내 X-organ의 활성화와 광주기 변화와의 관계를 좀더

명확하게 밝히기 위하여 생식소의 발달에 대한 광주기의 영향과 이에 따른 안병 X-organ의 활성화와 조직학적 변화를 난황형성전기, 난황형성기, 산란기 그리고 휴지기로 나누어 조사하였다.

재료 및 방법

1. 재 료

본 실험에 사용된 징거미 새우는 심점강 하구역에 위치한 하저구에서 1990년 7월부터 다음해 7월까지 수시로 채집하여 동의대학교 동물사육실에 설치되어 있는 FRP수조(120^W×250^L×70^H cm)에 옮겨 자연조건하에서 반지락과 보리새우용 펠렛을 주면서 실험에 사용하였다.

2. 조직학적 조사

사육 실험구들로 부터 실험전후에 채취한 새우들의 생식소 성숙 상태를 조사하기 위하여 두흉갑장 및 체중, 그리고 생식소의 무게를 측정 후, 생식소는 Bouin's용액에, 안병은 Zenker-formalin용액에 24시간 고정하여 상법인 파라핀 절편법에 의하여 4~6 μ m의 두께로 연속 절편하여 조직표본을 만들었다. 생식소 표본은 Hansen's hematoxyline과 eosin으로 비교 염색하였고, 생식선의 전체적인 성숙상태는 생식소속도지수(gonadosomatic index: GSI=생식소중량/체중×100(%))로 나타냈다. 안병 표본은 신경분비세포의 식별과 분비활성을 관찰하기 위하여 Gomori's chrome-alum hematoxyline and phloxin(CHP) 염색을 하였다.

안병내의 X-organ과 그 외의 기관들의 구분은 Van Herp *et al.*(1977)의 연구의 결과를 기초로 하여 각 기관의 신경분비세포와 그 외의 세포들을 구분하였으며, 난소내 생식세포들의 발달 단계 구분은 Han(1988)의 결과를 토대로 하였다.

3. 광주기 변화에 의한 생식소 성숙의 제어

생식주기의 각 단계, 즉 전난황형성기(12월~다음해 3월), 난황형성기(4월~5월), 산란기(6월~8월) 그리고 휴지기(9월~11월)상태에 있는 새우의 성체들을 광주조건(15L/9D, 12L/12D)과 수온조건(10°C, 16°C, 22°C 그리고 28°C)들을 서로 조합하여 일정기간 동안 사육 실험을 하였으며, 각 실험구에 대하여 수온과 광주기에 대한 난소의 성숙 상태로 생식소 성숙 억제에 대한 광주성 발달을 조사하였다. 이때 사육 실험에 사용된 사육 수조는 45^W×60^L

×40^h cm 크기의 것을 사용하였으며, 수조내 사육수는 모래에 의한 저면 여과법에 의해서 연속적으로 여과되게 하였다. 수온은 heater와 냉각장치에 thermostat를 설치하여 조절하였으며, 광주기는 형광등에 timer를 연결하여 조절하였다. 새우의 먹이는 보리새우용 펠릿을 사용하였다.

4. 생식소 성숙에 대한 안병 제거 효과

산란기인 7월, 휴지기인 9월과 전난황형성기인 3월에 암새우의 성체에 대하여 X-organ이 내제하여 있는 안병을 양쪽 모두 절제한 것과 한쪽 안병만 절제한 것으로 나누어 수온 28℃하에서 광주조건 15L/9D과 12L/12D의 2개의 사육조건에서 위와 같은 방법으로 사육 실험을 하면서 생식소의 성숙상태를 조사하였다.

5. 안병 X-organ활성의 계절적 변화

생식소 성숙 및 탈피 억제에 관한다고 알려져 있는 medulla external X-organ(MEX)에 있는 신경분비세포의 조직학적 변화를 봄(3월), 여름(7월), 가을(9월), 그리고 겨울(12월)로 나누어 조사하였다.

결 과

1. 생식소 성숙 제어에 미치는 광주기의 영향

1) 산란기에서 광주기의 영향

실험에 사용한 새우들은 7월 5일 채집되었으며, 이때 채집장소의 수온은 23.5℃, 일장은 14L/10D이었다. 사육실험 개시 때 새우들의 평균 GSI는 4.64%이었으며, 모든 개체들은 포란중이거나 부화직후이었다. 그리고, 난소내에는 난황형성이 활발하게 이루어지고 있었다. 사육실험은 7월 10일부터 9월 10일까지 약 60일 동안 수온 22℃와 28℃, 광주조건 12L/12D과 15L/9D를 서로 조합한 4개의 실험구로 나누어 하였으며, 이들의 평균 GSI의 변화는 Fig. 1에 나타냈다. 사육 30일후, GSI는 22℃-12L/12D구와 22℃-15L/9D구에서 각각 4.81%와 5.54%, 28℃-12L/12D구와 28℃-15L/9D구에서 각각 4.87%와 4.65%로 실험 개시때와 비교하여 거의 변화가 없었으며, 사육중인 모든 개체들은 포란중에 있었다. 그러나, 사육 60일 후가 되면 장일조건인 22℃-15L/9D 실험구와 28℃-15L/9D 실험구에서는 GSI가 각각 4.57%, 5.53%로 거의 변화가 없었으며, 아직도 난소내의 난모세포에서는 난황형성중에 있었지만,

단일조건인 22℃-12L/12D와 28℃-12L/12D의 실험구에서는 GSI가 각각 0.78%와 0.96%로 떨어졌으며, 난소내의 난모세포들 중 난황형성 후기의 세포들은 퇴화·흡수되고 있는 현상들을 관찰할 수 있었다. 그리고 포란한 개체들은 한마리도 나타나지 않았다. 이러한 결과로, 산란기의 종료는 광주조건이 짧아짐으로써 일어나며, 산란기 초에는 생식소 성숙 억제에 대한 광주기의 영향이 좀처럼 나타나지 않으나 산란기 후기에 나타나고 있음을 알 수 있다.

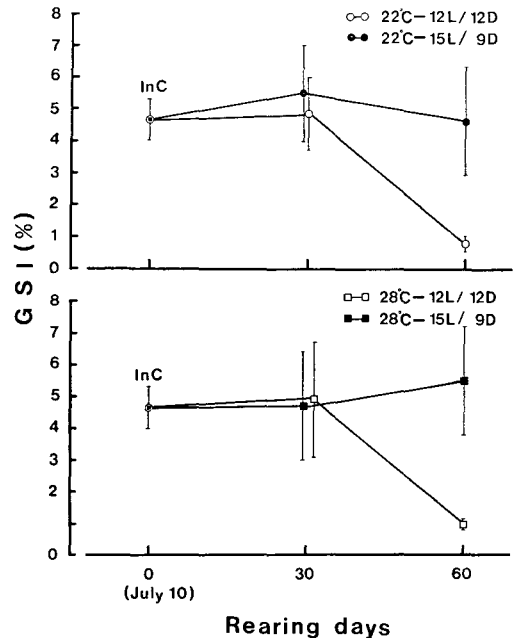


Fig. 1. Effect of temperatures and photoperiods on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the spawning period. Each symbol with bar indicates mean ± SE. InC: initial control.

2) 휴지기에서 광주기의 영향

실험에 사용된 새우들은 9월 6일 채집되었으며, 이때의 채집장소의 수온은 25.3℃, 일장은 12.5L/11.5D이었다. 이들 평균 GSI는 0.79%의 낮은 상태로 대부분 개체의 생식소는 위축되어 있었으며, 생식소내에 남아있는 난황형성후기의 난모세포들은 점점 퇴화·흡수되어 가는 상태에 있었다. 이러한 휴지상태에 있는 새우들을 9월 10일부터 11월 28일까지 수온 16℃, 22℃ 및 28℃와 광주조건 12L/12D, 15L/9D를 서로 조합한 6개의 실험구로 나누어 사육하여 각 실험 조건에서 GSI의 변화를 Fig. 2에 나타내었다.

30일간 사육한 후, 각 실험구의 평균 GSI는 수온과 광주조건에 관계없이 유의한 변화가 나타나지 않았다. 그러나, 생식소의 조직학적 관찰에 의하면 22℃, 28℃의 실험구들에 있어서는 거의 모든 개체들의 난소가 난황형성 전기의 세포들로 이루어져 최초의 대조구와 거의 같은 상태이었으나, 16℃의 실험구들에 있어서 12L/12D 조건에서는 10마리중 1개체가, 15L/9D 조건에서는 10마리중 2개체가 난황구를 축적하고 있는 난황형성 후기의 난모세포들이 관찰되었다.

사육 80일 후가 되면 16℃의 두 실험구와 28℃의 15L/9D 실험구에 있어서 GSI의 증가가 보였지만 유의한 차는 없었다. 그리고 난소의 조직학적인 면에 있어서도 22℃와 28℃의 실험구에서는 한 두 개체가 난황구를 축적중인 난황형성 후기의 난모세포를 관찰할 수 있었지만, 사육 30일 후와 별다른 차이를 볼 수 없었다. 오히려 더 낮은 수온 조건인 16℃ 실험구에서 더 많은 개체들이 난황형성 후기의 난모세포들을 가지고 있었으며, 평균 GSI의 값에서도 유의한 차이는 아니지만 다소 더 높은 값을 나타내었다. 이러한 결과로 단일화에 의하여 생식소 성숙이 억제된 상태에서는 다시 장일처리를 하

여도 재 성숙은 좀처럼 일어나지 않음을 알 수 있었다.

3) 전난황형성기에서 광주기의 영향

실험에 사용된 새우들은 12월 12일 채집되었으며, 이때의 채집장소의 수온은 10.8℃, 일장은 10L/14D이었다. 사육실험 개시 때의 평균 GSI는 0.85%이었으며 난소에서는 난황형성 전기의 난모세포가 출현하기 시작하였다. 이러한 전난황형성기에 있는 새우들을 12월 17일부터 다음해 3월 7일까지 80일간 수온 10℃, 16℃, 22℃와 광주조건 12L/12D, 15L/9D를 서로 조합한 6개의 실험구로 나누어 사육 실험한 결과를 Fig. 3에 나타내었다.

10℃의 실험구들에 있어서 사육 40일후 평균 GSI는 12L/12D조건에서 0.70%, 15L/9D조건에서 0.80%로, 양 조건 모두에서 사육실험 시작할 때에 비하여 GSI의 변화는 없었으며, 또한 조직학적인 변화도 없었다.

16℃의 실험구들에 있어서 사육 40일후 평균 GSI는 12L/12D조건에서 0.96%, 15L/9D조건에서 1.01%로 사육실험 개시 때와 거의 변화가 없었다. 그러나 난소내에는 난황형성 전기의 난모세포들이 발달되어 있었고, 난황형성 후기의 난모세포는 보

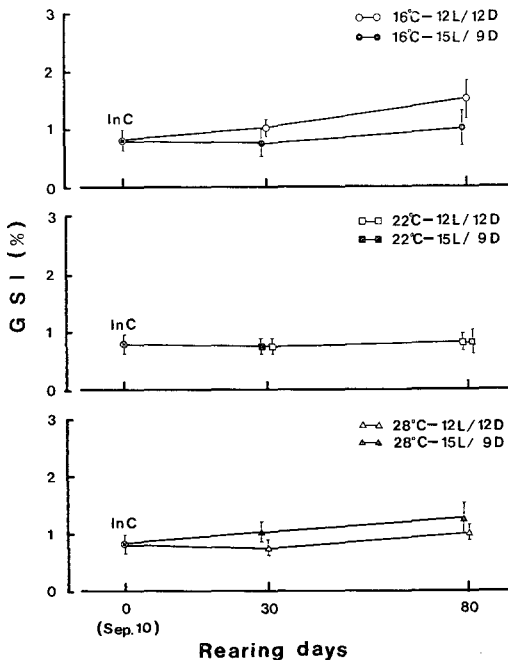


Fig. 2. Effect of temperatures and photoperiods on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the resting period. Each symbol with bar indicates mean \pm SE. InC: initial control.

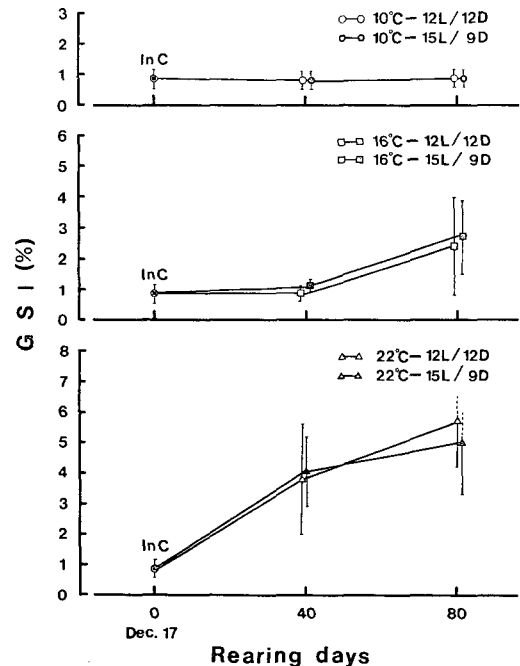


Fig. 3. Effect of temperatures and photoperiods on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the previtellogenesis period. Each symbol with bar indicates mean \pm SE. InC: initial control.

이지 않았다. 사육 80일후 GSI는 12L/12D조건에서 2.44%, 15L/9D조건에서 2.70%로 상승하였다. 그리고, 모든 개체에 있어서 난소내에는 난황구를 축적하고 있는 중인 난황형성 후기의 난모세포들이 존재하고 있었으며, 12L/12D조건에서는 4마리중 1마리가 포란을 하였다. 22℃의 실험구들에 있어서는 사육 개시후 40일이 되면 12L/12D과 15L/9D의 양 조건에서 모두 GSI가 상승하고 난모세포들은 활발하게 난황구들을 축적하고 있었으며 15L/9D조건에서는 6마리중 2마리가 포란을 하였다. 이처럼 전난황형성기(12월~다음해 3월)에서는 광주조건에 관계없이 수온 상승에 의하여 생식선 성숙이 일어나며 단일에 의한 생식소 성숙 억제는 나타나지 않았다.

4) 난황형성기에서 광주기의 영향

실험에 사용된 새우들은 3월 30일 채집되었으며 이때 채집장소의 수온은 13.0℃, 일장은 12.5L/11.5D이었다. 그리고, 이들의 평균 GSI는 0.86%로 낮았으며, 난소는 난원세포, 감수분열 전기의 난모세포, 전난황형성기 난모세포와 난황형성 전기의 난모세포들로 이루어져 있었으며 난황형성 후기의 난모세포는 아직 관찰되지 않은 상태이었다. 이러한 난황형성기의 초기상태에 있는 난소를 가진 새우들을 4월 2일부터 6월 4일까지 수온 10℃, 16℃, 22℃와 광주조건 12L/12D, 15L/9D를 서로 조합한 6개의 실험구에 대한 암컷의 생식선 성숙 상태를 조사한 결과를 Fig. 4에 나타내었다. 각 실험 조건에서 이들의 평균 GSI의 변화를 보면, 22℃의 실험구에서 광주조건에 관계없이 사육 1개월 후에 GSI는 12L/12D에서 4.00%, 15L/9D에서 5.11%로 상승하였으며 포란한 개체들이 나타났다. 그리고 사육 2개월 후가 되면 대부분의 개체들은 포란하고 있는 상태이었다. 16℃의 실험구에서 있어서도 광주조건에 관계없이 사육 1개월 후에 12L/12D, 15L/9D의 실험구에서 평균 GSI는 각각 1.90%와 1.80%로 상승하여 난소의 난모세포에서는 난황구의 축적이 보였다. 그리고 사육 2개월 후가 되면 포란한 개체들이 나타났다. 그러나, 10℃의 실험구에서는 광주조건에 관계없이 1개월 및 2개월 후가 되어도 GSI의 변화는 보이지 않았으며, 난소의 조직학적인 변화는 오히려 사육 기간이 길수록 난황형성 전기의 난모세포들 수가 줄어들었으며 전난황형성시기의 난모세포들의 수가 많았다. 따라서, 난황형성시기(4월~5월)에 있어서도 일장에 관계없이 수온 상승에 의하여 생식선 성숙이 일어나며 단일에 의한 광주성은 나타나지 않았다.

이러한 실험 결과들로 부터, 난황형성이 활발하게 일어나는 난황형성기에서는 광주기에 의한 생식소의 성숙에 미치는 영향은 좀처럼 나타나지 않음을 알 수 있다.

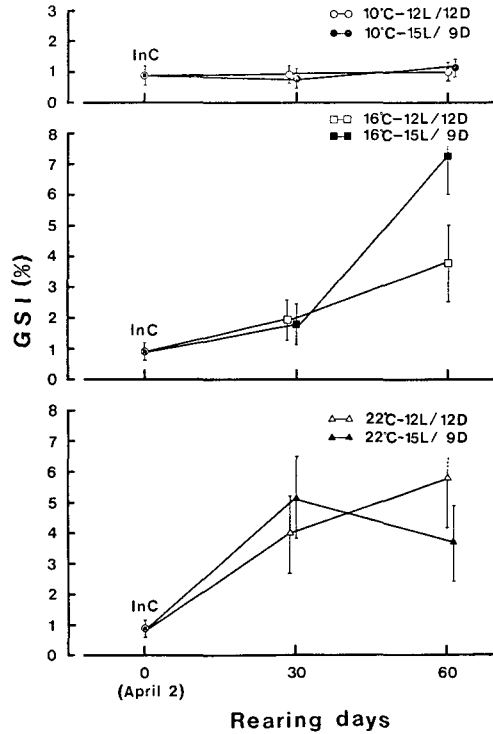


Fig. 4. Effect of temperatures and photoperiods on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the vitellogenesis period. Each symbol with bar indicates mean \pm SE. InC: initial control.

2. 안병제거에 의한 생식소 성숙

생식소 성숙이 활발하게 일어나는 산란기(7월), 광주성이 발달하여 생식소 성숙이 억제되어 있는 상태인 휴지기(9월)와 겨울의 저수온을 경험한 전난황형성기(3월)에 있는 새우들에 대하여 X-organ의 생식소 성숙 억제 효과를 조사하기 위하여 X-organ이 내재하여 있는 안병을 양쪽 모두 제거한 것과 한쪽의 안병만 제거한 것으로 나누어 수온 28℃에서 산란기와 휴지기에는 광주조건 12L/12D와 15L/9D로 나누어 사육 실험을 하였으며, 전난황형성기에서는 광주조건을 15L/9D로 하여 사육 실험을 하였다. 산란기에 있어서 생식소 성숙 촉진 효과의 결과는 Fig. 5에, 휴지기에서의 결과는 Fig. 6에, 그리고 전난황형성기에서의 결과는 Fig. 7에 각

각 나타내었다.

산란기에는(Fig. 5) 안병을 절제하지 않은 실험구, 한쪽 안병과 양쪽 안병 모두를 절제한 실험구들에서 16일후(7월 25일) 및 32일후(8월 10일)가 되어도 GSI는 대조구와 비교하여 유의한 변화는 거의 볼 수 없었으며, 난소의 조직학적 변화도 거의 볼 수 없었다.

휴지기 상태에서는(Fig. 6) 한쪽 안병만을 절제하였을 때의 새우들은 16일 후(10월 11일) 및 31일 후(10월 26일)가 되어도 GSI는 12L/12D에서 0.86%와 0.98%로, 15L/9D에서 1.07%와 1.20%로 대조구(GSI, 0.97%)와 비교하여 유의한 변화는 거의 볼 수 없었으며 난소의 조직학적 변화도 거의 볼 수 없었다. 그러나, 양쪽 안병 모두를 절제한 실험구에 있어서는 광주조건에 관계없이 실험 16일 후에 거의 모든 개체들에서 난황 축적이 활발하게 일어나 1차 난황구기의 난모세포와 2차 난황구기의 난모세포들이 나타나서 GSI가 12L/12D에서는 8.57%, 15L/9D에서는 6.62%로 상승하였고, 포란한 개체도

12L/12D에서는 5마리중 3마리가, 15L/9D에서는 5마리중 2마리가 나타났다. 그리고 31일 후에는 모든 개체들이 포란상태에 있었다.

한편, 전난황형성기에서는(Fig. 7) 안병을 절제하지 않은 실험구에 있어서도 사육 35일 후(4월 7일)에는 GSI가 5.57%로 상승하고 또한 포란한 개체도 5마리중 1마리가 나타났다. 그리고 안병을 어느 한쪽만 절제한 개체들도 사육 18일 후에는 GSI가 1.84%, 35일 후에는 GSI가 4.63%로 상승하고 포란한 개체들도 5마리중 3마리가 나타났다. 양쪽 안병을 절제한 개체들은 휴지기때와 같은 양상을 보였다.

이러한 안병제거에 의한 생식소 성숙 효과에 대한 결과는 생식소 성숙을 억제하는 안병내 X-organ의 활성이 주기적으로 변화하고 있기 때문이라고 추측할 수 있다. 그리고, 그 활성은 휴지기인 9월에 가장 강하고, 전난황형성기인 3월로 가면서 그 활성은 점점 더 약해지며, 산란기인 7월에는 거의 활성이 없다고 할 수 있다.

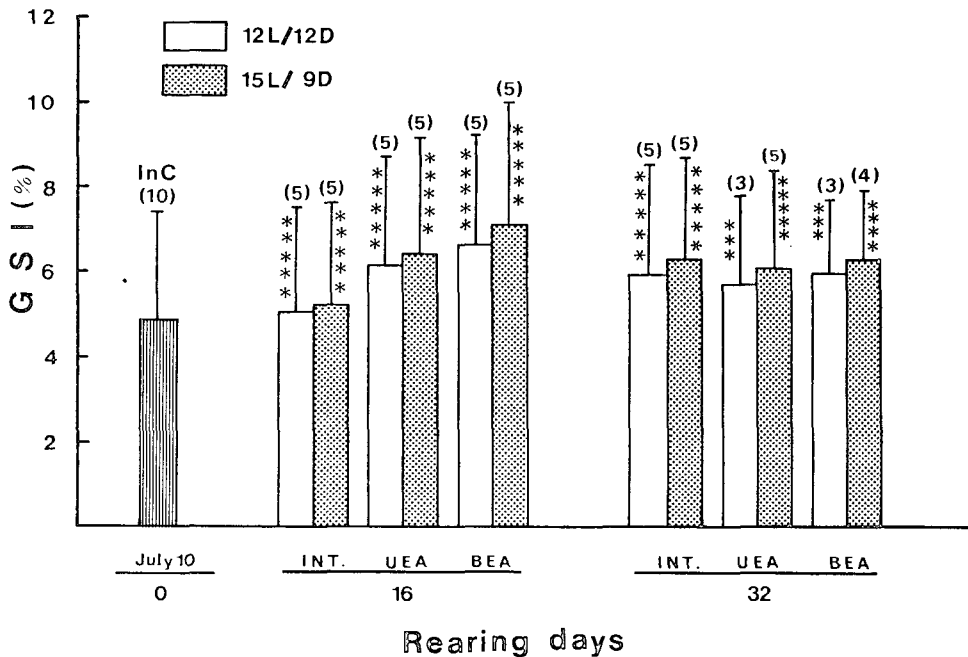


Fig. 5. Effect of eyestalk ablation on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the spawning period. Each column with bar indicates mean \pm SE. Star beside the bars indicate the number of ovigerous female. Temperature was kept at 28°C throughout the experiment. InC: initial control, INT: intact group, UEA: unilateral eyestalk enucleated group, BEA: bilateral eyestalk enucleated group.

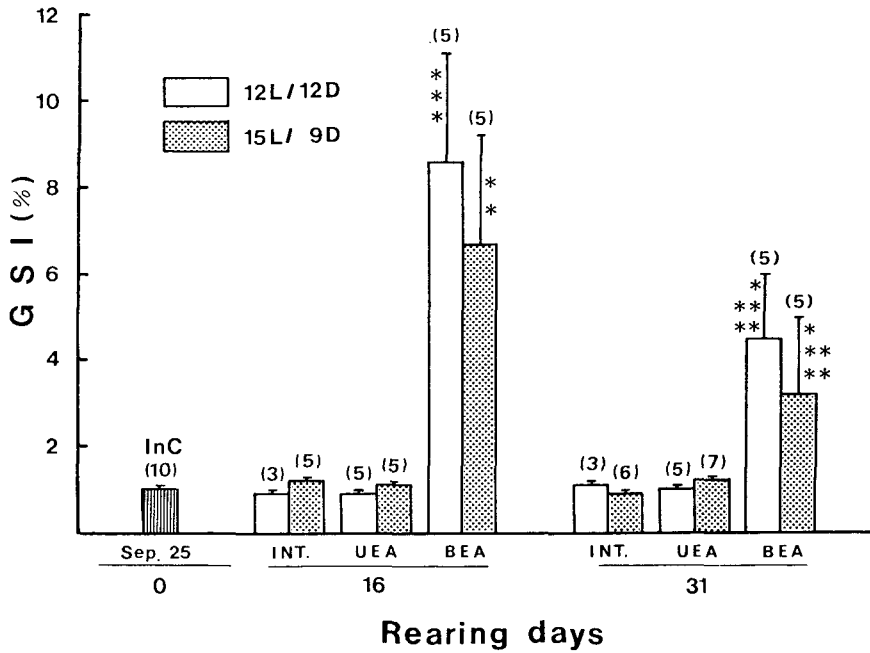


Fig. 6. Effect of eyestalk ablation on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the resting period. Each column and bar indicates mean \pm SE. Star beside the bars indicate the number of ovigerous female. Temperature was kept at 28°C throughout the experiment. InC: initial control, INT: intact group, UEA: unilateral eyestalk enucleated group, BEA: bilateral eyestalk enucleated group.

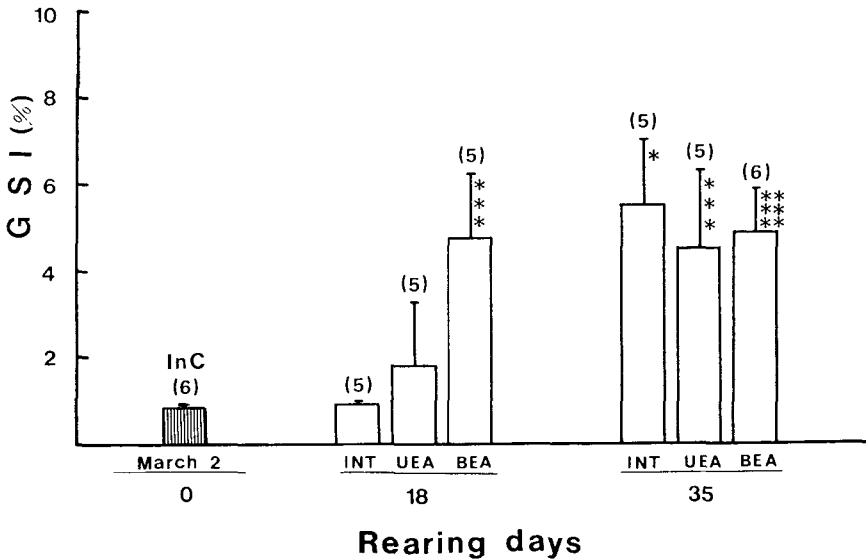


Fig. 7. Effect of eyestalk ablation on the ovarian maturation of *M. nipponense* during the previtellogenesis period. Each column with bar indicates mean \pm SE. Star beside the bars indicate the number of ovigerous female. Temperature and photoperiod were kept at 28°C and 15L, respectively, throughout the experiment. InC: initial control, INT: intact group, UEA: unilateral eyestalk enucleated group, BEA: bilateral eyestalk enucleated group.

3. X-organ 활성화에 대한 계절적 변화

Fig. 8에서 보는 바와 같이 본종의 안병 X-organ은 외수(*medulla externa*)에 있는 *medulla externa X-organ*(MEX)과 종수(*medulla terminalis*)에 있는 *medulla terminalis gangliotic X-organ 1*(MTGX₁)과 *medulla terminalis gangliotic X-organ 2*(MTGX₂)로 구분되고, 이외에 안병내에는 Bellonci organ과 giant neuron이 존재한다. 그리고 MEX와 MTGX₁, MTGX₂에 존재하는 신경분비세포들을 세포 크기와 형태, 인(*nucleolus*)의 수, 그리고 CHP염색 정도에 따라 7가지로 분류할 수 있었으며, 이들의 특징과 형태를 Table 1 및 Fig. 9에 나타내었다. 또한 MEX, MTGX₁, MTGX₂에 있는 각 신경분비세포들의 분포를 Fig. 8에 나타내었다.

MEX에는 4가지 형태의 신경분비세포(α , β , γ , δ -cell)들로 구성되어 있었으며, 횡단면으로 절편했을 때 MEX-organ의 상층부위에는 주로 δ -cell들이 분포하고 있고, 중간부위에는 β , γ , δ -cell들로, 하층부

위에는 α , β -cell들로 구성되어 하나의 덩어리를 이루고 있었다. MTGX₁와 MTGX₂에는 3가지 형태의 신경분비세포(ϵ , ζ , η -cell)로 구성되어 있었다. MTGX₁에서는 ϵ , ζ , η -cell들이 흩어져서 분포하고 있었으며, MTGX₂에서는 ϵ , η -cell들은 흩어져서 분포하고 있었으나, ζ -cell은 관찰할 수가 없었다. 그리고, MTGX₁에서 직경이 85 μ m 정도인 giant neuron을 관찰할 수 있었으며, MTGX₂에서는 Bellonci organ을 관찰할 수 있었다. Bellonci organ의 형태와 크기는 생식년주기에 따라 변화하고 있음이 관찰되었으며, 이들의 조직학적 형태의 변화는 Fig. 10에 나타내었다.

Bellonci organ의 전체적인 크기는 난황형성기 때가 가장 크고, 그 후 산란기, 휴지기 및 전난황형성기로 가면서 점점 작아지는 경향을 보여주고 있었다. 또한 난황형성기 때에는 Bellonci organ의 퇴화중인 onion body내에서 분비물을 관찰할 수 있었으나, 난황형성기를 제외한 시기에서는 퇴화중

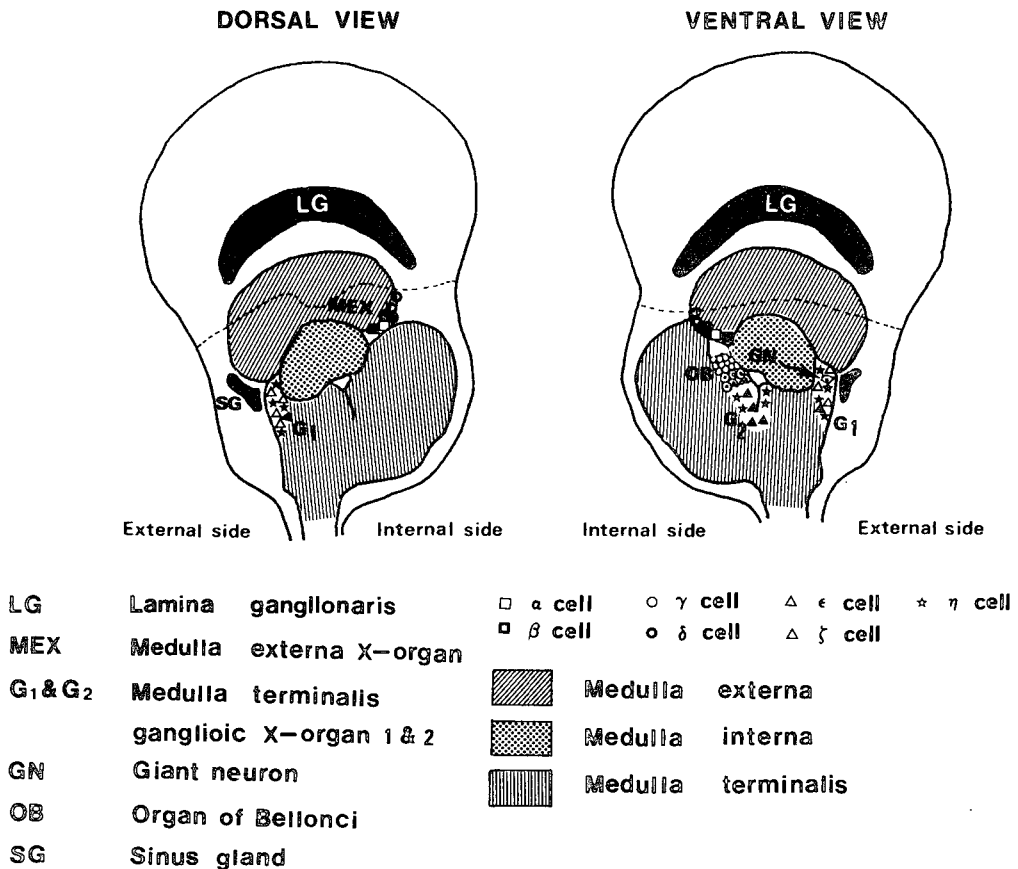


Fig. 8. General organization of left eyestalk of *M. nipponense*.

Table 1. Morphological characteristics of the different cell types in the MEX, MIGX₁ and MTGX₂ and of the giant neuron.

Cell type	Cell and nucleus diameter. (mean μm \pm SE)		Staining properties and other characteristics
MEX			
α	Cytoplsm	45.6 \pm 2.1	Light blue-round to oval 1 to 2 nucleoli
	Nucleus	17.3 \pm 3.8	
β	Cytoplsm	36.4 \pm 2.0	Light blue-round to oval 1 nucleolus
	Nucleus	15.2 \pm 2.5	
γ	Cytoplsm	27.7 \pm 1.7	Light blue-round to oval 1 large nucleolus
	Nucleus	13.4 \pm 1.2	
δ	Cytoplsm	17.5 \pm 1.0	Light blue-round to oval 1 to 2 nucleoli
	Nucleus	11.4 \pm 1.0	
MTGX₁₋₂			
ϵ	Cytoplsm	35.6 \pm 1.9	Light blue-round to oval 1 nucleolus
	Nucleus	15.3 \pm 1.5	
ζ	Cytoplsm	22.5 \pm 2.7	Light blue oval 1 to 2 nucleoli
	Nucleus	12.5 \pm 3.1	
η	Cytoplsm	17.6 \pm 1.8	Light blue-round to oval 1 nucleolus
	Nucleus	10.3 \pm 1.5	
Giant neuron	Cytoplsm	85.5 \pm 5.2	Light blue-round to oval 1 to 2 nucleoli
	Nucleus	25.5 \pm 3.1	

SE: standard error

인 onion body내에서 분비물을 관찰할 수 없었다.

한편 MEX-organ에서 생식선 성숙 억제에 관여한다고 알려져 있는 신경분비세포들 중에서 직경이 20 μm 이상인 것을 택하여 이들의 양적 변화를 조사하여 Table 2에 나타내었다. 산란기인 여름철에 안병의 MEX에는 직경이 20 μm 이상이 되는 신경분비세포의 수는 66 \pm 7개이었으나, 생식소 성숙이 억제되는 가을철인 휴지기에는 77 \pm 11개로 증가하였다. 그리고 수온이 10.8 $^{\circ}\text{C}$ 로 떨어지는 겨울철에는 그 수가 59 \pm 8개로 감소하였으며, 다음해 봄철인 3월에는 55 \pm 7개로 더욱 감소하였다. 그러나, 봄철 이후에 수온이 상승하면서 MEX의 신경분비세포도 증가하여 산란기인 7월에 다시 67 \pm 9개로 증가하고 있었음을 알 수 있었다. 이러한 MEX내의 신경분비세포들의 증감은 수온과 일장의 변화에 따라 변화하고 있음을 알 수 있다.

고 찰

Han(1988)의 연구보고에 의하면 징거미새우는

Table 2. Variation of the number of neurosecretory cell larger than 20 μm in the medulla externa X-organ(MEX) according to month.

Month	(water temp. $^{\circ}\text{C}$)	Mean No. of cells ($>20\mu\text{m}$) \pm SE
July	17, 1990 (24.5 $^{\circ}\text{C}$)	66 \pm 7 (n=4)
Sep.	20, 1990 (24.6 $^{\circ}\text{C}$)	77 \pm 12 (n=4)
Dec.	12, 1990 (10.8 $^{\circ}\text{C}$)	59 \pm 8 (n=4)
March	12, 1991 (12.4 $^{\circ}\text{C}$)	55 \pm 7 (n=4)
July	15, 1991 (23.6 $^{\circ}\text{C}$)	67 \pm 9 (n=3)

SE: standard error, n: number

자연상태에서 뚜렷한 생식년주기를 나타내고 있으며, 이들의 생식년주기는 생식소의 발달 단계에 따라 산란기(6월~8월), 휴지기(9월~11월), 전난황형성기(12월~다음해 3월) 그리고 난황형성기(4월~5월)로 나누고 있다. 그리고 이러한 생식년주기의 성립에는 수온과 일장의 길이가 중요하게 관여하고 있으며, 특히 난황형성과 산란기의 시작은 12 $^{\circ}\text{C}$ 이상의 수온 상승에 의하여 일어나는 반면,

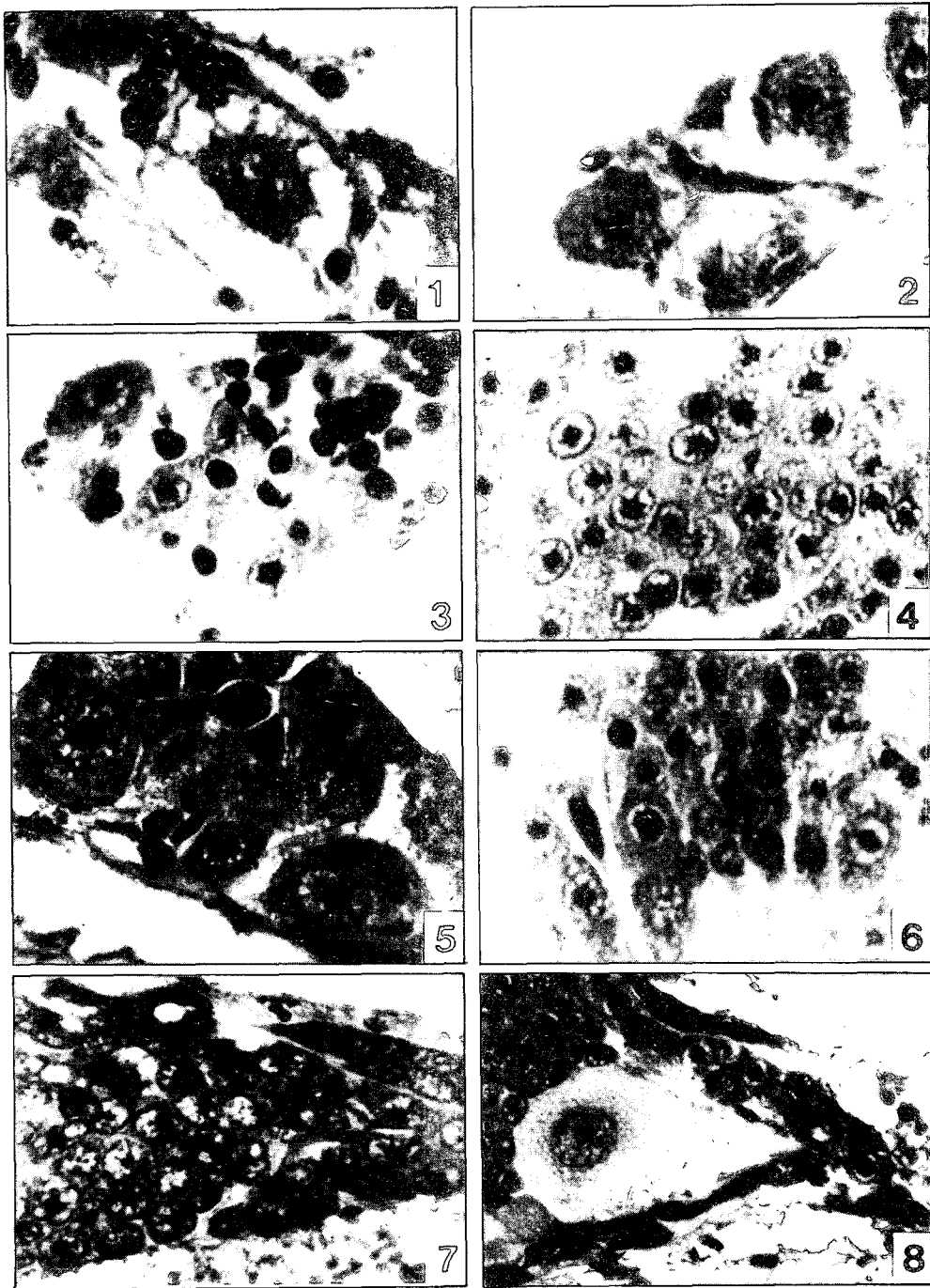


Fig. 9. Morphology of the Neurosecretory cell in an eyestalk of *M. nipponense*.

1: α -cell in MEX($\times 400$); 2: β -cell in MEX($\times 400$); 3: γ -cell in MEX($\times 400$); 4: δ -cell in MEX($\times 400$); 5: ϵ -cell in MTGX($\times 400$); 6: ζ -cell in MTGX($\times 400$); 7: η -cell in MTGX($\times 400$); 8: Giant neuron($\times 200$)

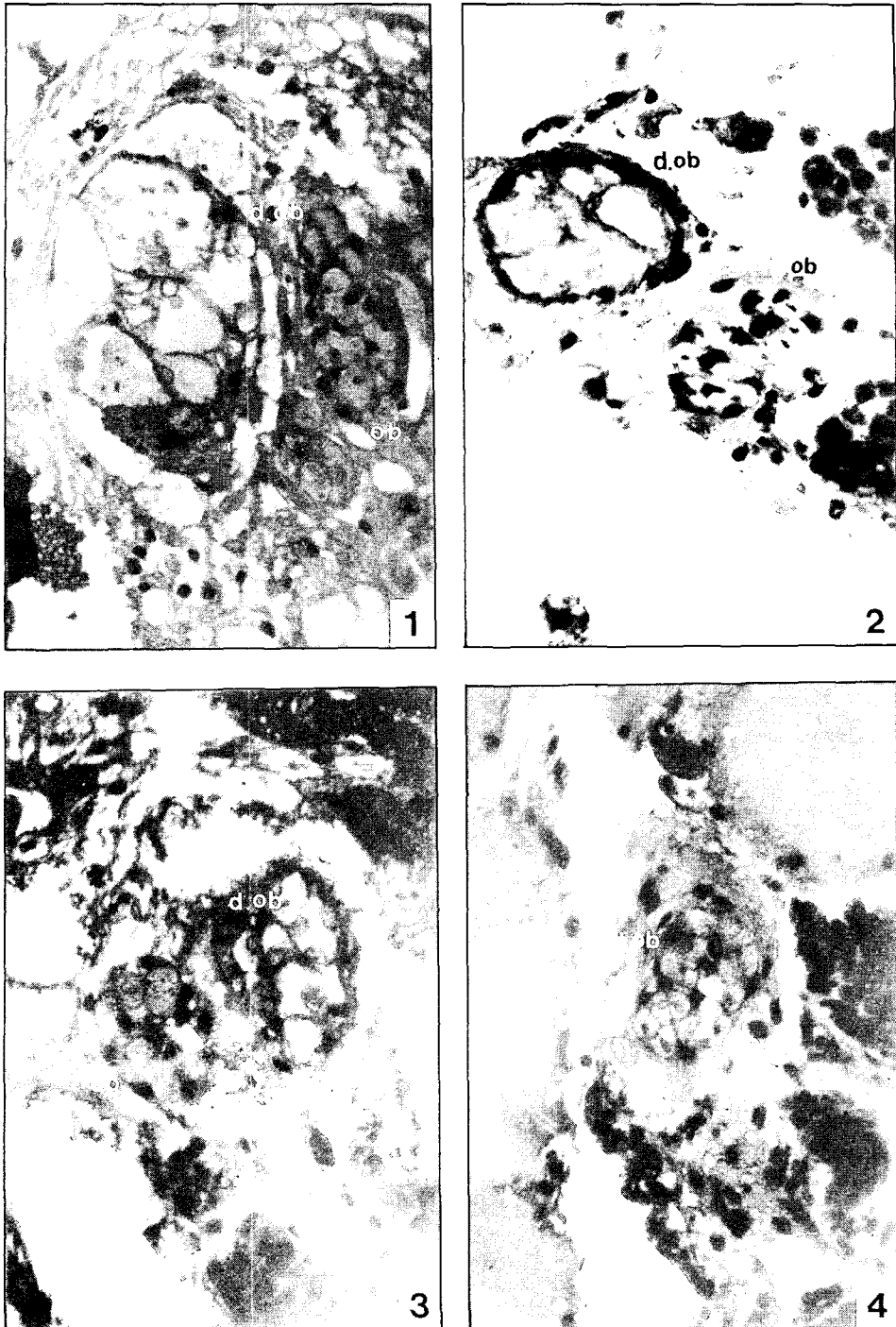


Fig. 10. Variation of the Organ of Bellonci according to the annual reproductive cycle *M. nipponense*.
1: vaterlogenesis period($\times 200$); 2: spawning period($\times 200$); 3: resting period($\times 200$); 4: previtellogenesis period($\times 200$). W: waste; d.ob: degenerating onion body; ob: onion body

산란기의 종료는 수온의 변화에 관계없이 일장의 길이가 13L/11D이하로 짧아짐으로 인하여 생식소 성숙 억제에 대한 광주성이 발달한다고 보고하고 있다. 한편, 갑각류의 생식소 성숙 억제는 안병내에 있는 X-organ에서 GIH(gonad inhibiting hormone)을 분비하기 때문이라는 것은 잘 알려져 있는 사실이다(Adiyodi and Adiyodi, 1970; Fingerman, 1987). 따라서 징거미새우에 있어서도 생식선 성숙 억제에 대한 광주성 발달은 안병 X-organ의 활성화와 밀접한 관련이 있다고 볼 수 있다. 그러므로, 본 종에 있어서 생식년주기의 성립기구를 더 명확하게 밝히기 위해서는 생식년주기에 따른 광주성의 발달 상태와 안병 X-organ의 활성화의 관계를 구명해야 한다. 본 연구의 생식년주기에 따른 광주성 발달 상태를 조사한 실험에서 산란기에 있어서는 15L/9D의 장일 조건에서 생식소 성숙이 지속되는 반면, 자연조건보다 더 짧은 12L/12D의 광주조건에서는 생식소 성숙이 억제되었다(Fig. 1). 그리고, 휴지기에서는 수온과 광주 조건에 관계없이 모든 조건에서 생식소 성숙이 억제된 상태로 지속되었으며 재성숙은 일어나지 않았다(Fig. 2). 그러나, 전난황형성기(12월)와 난형형성기(다음해 3월)에서는 광주조건에 관계없이 수온 상승에 의하여 생식소 성숙이 일어났다(Fig. 3과 Fig. 4). 이러한 결과들로 부터 생식소 성숙 억제에 대한 광주성은 산란기때에 단일화에 의하여 나타나고 있음을 보여주었으며, 일단 단일화로 광주성이 발달하여 생식소 성숙이 억제되면 광주조건을 장일로 바꾸어도 생식소 성숙 억제 요인은 좀처럼 없어지지 않음을 알 수 있었다.

그리고, 안병 절제에 의한 생식소 성숙 촉진 효과에 대한 실험에 있어서 산란기(7월)에서는 안병을 절제한 실험군이나 절제하지 않은 실험군 모두 생식소의 성숙이 일어나고 있어서, 안병절제에 의한 뚜렷한 차이는 없었다(Fig. 5). 그러나 휴지기(9월)나 전난황형성기(3월)에서는 안병 절제에 의한 생식소의 촉진효과는 뚜렷하게 나타났다(Fig. 6과 Fig. 7). 휴지기에서는 한쪽 안병만을 절제하였을 때 생식소의 성숙 촉진 효과가 전혀 나타나지 않았으나, 전난황형성기에서는 안병 한 쪽만을 절제하였을 때도 유의한 촉진 효과를 나타내고 있음을 알 수 있었다. 이러한 결과로, 산란기때 단일화의 자극에 의하여 광주성이 발달하면서 안병에서 생식선 성숙 억제 요인, 즉 GIH가 생성분비되어 생식소의 성숙이 억제되면서 휴지기에 들어가게 되며, 이때가 GIH의 생성분비가 가장 활발하게 일어

나고, 그 후 전난황형성기와 산란기에 이르면서 그 생성분비 활성화는 점차로 약화되어지고 있음을 알 수 있었다. 이러한 GIH의 생성분비 활성을 약화시키는 환경적인 요인이 무엇인지는 확실하게는 알 수 없지만, 10℃ 이하의 저수온기를 거친 12월에는 수온상승에 의해 성성숙이 촉진되고, 아울러 안병 절제효과도 나타나는 것으로 보아 수온의 하강에 의해 GIH의 생성분비 활성화가 저해받고 있다고 추측할 수 있다.

대부분 안병 절제에 의한 생식소 성숙 촉진 효과에 대한 연구는 한정된 시기에 생식소의 성숙과 산란을 촉진시키기 위하여 수행되어져 왔으나(Anilkumar and Adiyodi, 1980; Quackenbush and Herrnkind, 1983; Anilkumar and Adiyodi, 1985), 안병 절제 효과의 계절적인 변동에 대해서는 Kulkarni and Nagabhushanam(1980)가 *Parapenaeopsis hardwickii*을 대상으로 조사한 바 있다. 이 보고서에 의하면 생식소 성숙 억제 효과는 산란기 이후에 가장 강하고 생식소 성숙 시기에는 거의 효과가 없다고 하였는데, 이러한 결과는 본 연구와 같은 결과를 보여주고 있다. 한편, Kelemec and Smith(1980)와 Yano(1984)는 각각 *Penaeus indicus*을 대상으로 안병 양쪽을 절제한 것과 한쪽만 절제한 것들의 성성숙과 탈피 촉진에 대하여 비교·연구하였는데, 이 연구에 의하여 안병을 양쪽 모두 절제하였을 때는 탈피를 하려는 경향이 강하고, 한쪽만을 절제하였을 때는 성성숙을 하려는 경향이 강하다고 하였다. 이 결과들은 본 연구의 안병절제에 대한 실험과는 다소 다른 결과를 보여주고 있다. 이러한 차이는 아마도 종에 따라 안병에서 방출하는 억제 요인의 양 또는 활성이 다르기 때문이라고 할 수 있다. 그렇지만 이들 연구에서 안병을 절제한 시기가 언제인가에 따라 다른 결과를 초래할 수 있다고 생각한다.

Van Herp et al.(1977)은 *Palaemon serratus*의 안병에 대한 조직학적인 연구에서 외수(medulla externa)에는 1개의 X-organ(MEX)이 있으며, 여기에는 4종류의 신경분비세포(α -cell, β -cell, γ -cell, δ -cell)로 이루어져 있고, 종수(medulla terminalis)에는 2개의 X-organ(MTGX₁ and MTGX₂)이 있으며, 이들 X-organ은 3종류의 신경분비세포(ϵ -cell, ζ -cell, δ -cell)로 이루어져 있다. 그러나, 내수(medulla interna)에는 X-organ이 없다고 하였다. 그리고, MEX, MTGX₁과 MTGX₂이외에 종수에는 직경이 70 μ m 정도되는 giant neuron과 Bellonci organ이 존재한다고 보고하고 있다. 그리고, Nakamura(1974)

는 *Penaeus japonicus*의 시신경절과 식도하신경절에 있는 신경분비세포에 관한 연구에서 안병의 외수와 종수에 3종류의 신경분비세포가 분포하고 있다고 보고하고 있다. 또한, Carlisle(1959)는 *Pandalus borealis*의 외수, 내수, 종수 X-organ에 5종류의 신경분비세포가 분포하고 있다고 보고하고 있는 반면, Hisano(1974)는 *Palaemon paucidens*의 안병내의 신경분비세포 형태에 대한 광학현미경적 연구에서 외수, 내수, 종수에 6종류의 신경분비세포로 구별하고 있다.

본 종에서는 MEX에 4종류의 신경분비세포와 MTGX₁와 MTGX₂에 3종류의 신경분비세포를 관찰할 수 있었으며, 내수에서는 신경분비세포들을 관찰할 수 없었다. 본 종의 안병구조와 신경분비세포의 일반적인 형태, 염색성 그리고 분포 등은 *P. serratus*(Van Herp et al., 1977)에서 분류한 신경분비세포와 거의 유사하지만, 세포의 크기는 *P. serratus*에 비해서 대부분 크고, 또한 그 수도 많음을 알 수 있었다.

그리고, Bellonci organ의 형태와 크기의 계절적인 변화에 대해서는 이미 Carlisle(1959)과 Drach and Gabe(1963)가 *Pandalus borealis*와 *Squilla mantis*에서 각각 보고한 바가 있으며, 이들도 Bellonci organ의 onion body내에 호산성 물질의 존재를 보고하고 있다. 본 연구에서도 Bellonci organ의 전체적인 크기(volume)가 난황형성기 때가 가장 크고, 그 후 산란기, 휴지기 및 전난황형성기로 가면서 점점 작아지는 계절적인 변화를 보여주고 있으며, 또한 난황형성기 때에 Bellonci organ의 onion body내에서 분비물도 관찰할 수 있었다. 이러한 Bellonci organ의 형태학적인 변화와 생식소의 성숙과는 어떠한 연관성이 있는지 본 연구의 실험 결과만으로는 밝힐 수 없지만, 신경분비세포의 활성화와 연관이 있을 것으로 추측된다.

갑각류의 MEX(medulla externa X-organ)는 생식선의 성숙 억제에 관여한다는 것은 이미 알려져 있는 사실이다(Faure et al., 1981; Charnizux-Cotton, 1985). 그러나 이들의 활성이 계절적으로 다르게 나타난다는 것을 조사한 연구는 거의 찾아볼 수가 없으며, 단지 이들 조직의 체적과 일정한 크기(>20 μ m)이상의 신경분비세포 수가 계절적으로 변화한다는 보고가 있다(Bellon-Humbert et al., 1981). 그리고, Mohamed and Diwan(1991)은 미성숙한 암컷 안병내 X-organ complex의 신경분비세포가 생리학적으로 활성을 나타내는 세포가 75% 이상 존재하며, 완숙한 생식소를 가지는 암컷에서는 활

성을 나타내는 세포와 비활성을 나타내는 세포가 거의 1:1로 존재한다고 하였다. 본 종에서, MEX내에 있는 직경 20 μ m 이상의 신경분비세포들의 수의 변화를 보면(Table 2), MEX의 전체 체적과 세포의 수는 수온이 상승할 수록 조금씩 증가하지만, 7월에서 부터 9월에 이르러서는 수온 변화가 거의 없음에도 그 수가 더욱 증가하는 것을 볼 수 있는데, 이렇게 증가시키는 중요한 환경요인은 본 연구의 생식소 성숙에 대한 광주기 실험 결과로 일장의 단일화라고 할 수 있다. 그리고 활성화된 MEX내의 신경분비세포들은 수온이 내려가면서 그 활성도 서서히 약화되어, 그 수도 점진적으로 줄어들어 GIH의 생성 분비가 줄어들어가고 있음도 알 수 있었다.

요 약

정거미새우의 생식소 성숙 제어에 대한 광주성 발달과 안병 X-organ과의 관계를 밝히기 위하여 1) 생식소 성숙 제어에 미치는 수온과 광주기의 영향, 2) 생식소 성숙에 대한 안병 절제 효과, 3) 안병에 있는 외수 X-organ (MEX-organ)조직의 활성화에 대한 계절적인 변화 등을 조사하였다.

전난황형성기(12월~다음해 3월)와 난황형성기(4월~5월)에 있어서, 생식소 성숙은 주로 수온에 영향을 받으며, 광주조건(12L/12D, 15L/9D)에 관계없이 수온상승에 의하여 GSI가 증가하고 생식소도 성숙하였다. 반면, 산란기(6월~8월)에 있어서, 생식소 성숙은 주로 광주조건에 영향을 받으며, 15L/9D와 같은 장일 조건에서는 생식소 성숙이 지속되고 높은 GSI값을 나타내는 반면, 12L/12D와 같이 단일화된 조건에서는 난소내에 있는 대부분의 난황형성기 난모세포들은 퇴화·흡수되어 휴지기 상태의 난모세포로 되었고, GSI는 감소되었다. 휴지기(9월~11월)에 있어서, 수온(16 $^{\circ}$ C, 22 $^{\circ}$ C, 28 $^{\circ}$ C)과 광주조건(12L/12D, 15L/9D)을 조합한 모든 실험구에서는 재성숙이 일어나지 않았다. 생식소 성숙에 대한 안병 절제 효과는 전난황형성기와 산란기때 보다 휴지기 때가 더 강하게 나타났다.

안병 MEX-organ에서 직경이 20 μ m 이상인 신경분비세포 수는 생식주기에 따라 변동을 보였으며, 휴지기 때 그 수는 77 \pm 12로 증가하였고, 난황형성기 때는 55 \pm 7로 감소하였다. 그러나 Bellonci 조직의 크기(volume)는 휴지기 때에 비해서 난황형성기때 증가하는 경향을 보였다.

참 고 문 헌

- Adiyodi, K. G. and R. G. Adiyodi. 1970. Endocrine control of reproduction in decapod Crustacea. *Biol. Rev.*, 45, 121~165.
- Adiyodi, R. G. and T. Subramoniam. 1983. Arthropoda-Crustacea. In "Reproductive biology of invertebrates. Vol. I. Oogenesis, Oviposition and Oosorption"(K. G. Adiyodi and R. G. Adiyodi, eds), pp. 443~495. Wiley, Chichester, England.
- Anilkumar, G. and K. G. Adiyodi. 1980. Ovarian growth induced by eyestalk ablation during the prebreeding season is not normal in the crab *Paratelphusa hydrodromous*. *Int. J. Invert. Reprod.*, 2, 95~105.
- Anilkumar, G. and K. G. Adiyodi. 1985. The role of eyestalk hormones in vitellogenesis during season in the crab *Paratelphusa hydrodromous*. *Biol. Bull.*, 169, 689~695.
- Bellon-Humbert, C., F. Van Herp, G. E. C. M. Strolenberg and J. M. Denuce. 1981. Histological and physiological aspects of the medulla externa X-organ, a neurosecretory cell group in the eyestalk of *Palaemon serratus* Pennant(Crustacea, Decapoda, Natantia) *Biol. Bull.*, 160, 11~30.
- Carlisle, D. B. 1959. On the sexual biology of *Pandalus borealis*(Crustacea. Decapoda). I. Histology of incretory elements. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 3, 381~394.
- Charniaux-Cotton, H. 1985. Vitellogenesis and its control in Malacostracan Crustacea. *Amer. Zool.*, 25, 197~206.
- Drach, P. and M. Gabe. 1963. Glandes endocrines protocephaliques et cycle d'intermue chez *Squilla mantis* Latreille. p. 120 in J. A. Moore, Ed., Proc. XVIth Congr. Zool. Washington, D. C.
- Fingerman, M. 1987. The endocrine mechanism of crustaceans. *J. Crust. Biol.*, 7, 1~24.
- Faure, Y., C. Bellon-Humbert and H. Charniaux-Cotton. 1981. Folliculogen se et vitellogen se secondaires chez la Crevette *Palaemon serratus* (Pennant): contr le par les p doncules oculaires et l'organe X de la medulla externa(MEX). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 293, 461~466.
- Han, C. H. 1988. "Physiological studies on the reproductive cycle of a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense*(De Haan)" Ph. D. thesis, Faculty of Agriculture, Univ. of Tokyo.
- Hisano, S. 1974. The eyestalk neurosecretory cell types in the freshwater prawn, *Palaemon pau-cidens*. I. A light microscopical study. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, Ser. VI, Zool., 19, 503~514.
- Holuthuis, L. B. 1950. The decapoda of the siboga expedition. Part X. The palaemonidae collected by the siboga and snellius expeditions with remarks on the other species. I. Subfamily Palaemonidae. Siboga Exped., Monogr., 39(a), 1~268.
- Kulkarni, G. K. and R. Nagabhushanam. 1980. Role of ovary inhibiting hormone from eyestalks of marine penaeid prawns(*Parapenaopsis hard-wickii*) during ovarin developmental cycle. *Aquaculture*, 19, 13~19.
- Kurup, K. N. P. and R. G. Adiyodi. 1981. The programming of somatic growth and reproduction in the crab, *Paratelphusa hydrodromous*(Herbst). *Int. J. Invert. Reprod.*, 3, 27~39.
- Kwon, C. S. and Y. Uno. 1969. The larval development of *Macrobrachium nipponense*(De Haan) reared in the laboratory. *La mer*, 7, 278~284.
- Mashiko, K. 1984. Crossing in captivity between the estuarine and upper freshwater individuals of different reproductive traits in the long-armed prawn *Macrobrachium nipponense*(De Haan). *Jap. J. Ecol.*, 34, 229~231.
- Mohamed, K. S. and A. D. Diwan. 1991. Neuroendocrine regulation of ovarian maturation in the Indian white prawn *Penaeus indicus* H. Milne Edwards. *Aquaculture*, 98, 381~393.
- Nakamura, K. 1974. Studies on the neurosecretion of the prawn, *Penaeus japonicus* B. I. Positional relationships of the cell groups located on the supraoesophageal and the optic ganglions. *Mem. Fac. Fish., Kagoshima Univ.*, 23, 173~184.
- Panouse, J. B. 1946. Recherches sur les phenomenes humoraux chez les Crustac s. L'adaptation chromatique et al croissance ovarienne chez la

- crevette *Leander serratus*. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 23, 65~147.
- Quackenbush, L. S. and W. F. Herrnkind. 1983. Partial characterization of eyestalk hormones controlling molt and gonadal development in the spiny lobster *Panulirus argus*. J. Crust. Biol., 3, 34~44.
- Uno, Y. 1971. Studies on the aquaculture of *Macrobrachium nipponense*(De Haan) with special reference to breeding cycle, larval development and feeding ecology. La mer, 9, 123~128.
- Van Herp, F., C. Bellon-Humbert, J. M. Lubb and A. Van Wormhoudt. 1977. A histophysiological study of the eyestalk of *Palaemon serratus*(Pennant) with special reference to the impact of light and darkness. Arch. Biol.(Bruxelles), 88, 257~278.
- Yagi, H. and Y. Uno. 1981. Influence de la combinaison des facteurs temperature et salinite sur la croissance larvaire de *Macrobrachium nipponense*(De Haan) (Palaemonidae, Decapodes, Crustaces). La mer, 19, 93~99.
- Yano, I. 1984. Induction of rapid spawning in Kuruma prawn, *Penaeus japonicus*, through unilateral eyestalk enucleation. Aquaculture, 40, 265~268.
- 김훈수. 1977. 한국동식물도감 동물편 Vol. 19(새우류). 문교부. 삼화서적주식회사 발행.
-
- 1992년 10월 30일 접수
1993년 1월 5일 수리