

대형 담수산새우, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man)의 생식생리에 관한 연구 II. 교미행동

권진수 · 이복규 · 한창희 · 김병기
동의대학교 자연과학대학 생물학과

Study on the Reproductive Biology of the Giant Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man) II. Mating Behavior

Chin-Soo Kwon, Bok-Kyu Lee, Chang-Hee Han and Byung-Ki Kim

Department of Biology, College of Natural Science, Dong-Eui University, Pusan 614-714, Korea

ABSTRACT

This study has been conducted to investigate the mating behavior, time sequence of mating and time limit with which female can fulfill spawning and brooding after pre-spawning molting in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* reared in the laboratory. The results obtained were summarized as follows.

Mating happened spontaneously as the following sequences: courting gesture, seizure of female by male, mounting, turning of female, copulation. The entire mating lasted approximately seven minutes. The endopodite of 2nd pleopod of male bore the appendix masculins which are male's secondary sex characteristic. Cinciulli was formed at the distal portion of appendix interna which are on the upper portion of appendix masculins and helped stabilizing the connection of each side of 2nd pleopod during mating. After the connection of each side of 2nd pleopod was fixed on the posterior portion of the thoracic sternum in female, a gelatinous spermatophore that emitted at the basipodite of 5th pereiopod during courting gesture was deposited on the ventral groove of 2nd, 3rd, 4th, and 5th pereiopod. Time limit which female can fulfill copulation and brooding was from 3 hours to 15 hours after pre-spawning molting.

Key words: *Macrobrachium rosenbergii*, Mating behavior.

서 론

동물에서 종의 유지는 생식행동에 의하여 가능하기 때문에 동물의 행동에서 매우 중요하다. 갑각류의 생식 행동은 구애, 교미, 산란 및 포란과 어미에 의한 자손보

호 등이 포함되며, 이러한 행동은 생식을 위하여서는 필수적인 부분들이다. 또한 이와 같은 행동은 암컷과 수컷에 의하여 연출되어지는 역할이 다르므로 암수에 따라 성적 이형성 행동 (sexually dimorphic behavior)을 나타낸다 (Carlson, 1991). 교미는 가장 중요한 성적 이형성 행동으로서 옆새우류의 일종인 *Gammarus duebeni*

에서 탈피와 산란은 교미에 종속적 연관이 있으며, 포란도 교미동안 정포의 전이가 이루어져야만 가능하고, 정상적인 탈피 주기를 위한 생리학적 요구도 교미이다 (Schone, 1968).

십각목은 갑각류의 최대 목으로 수만종을 포함하고 있으며 (Bowman & Abele, 1982), 징거미새우과 (Palaemonidae)에 속하는 담수산새우, *M. rosenbergii* (De Man)는 동남 아시아를 중심으로 분포한다. *M. rosenbergii*에서 성숙된 난소는 두흉갑 부위에서 녹색의 원통형을 나타내어 쉽게 구별이 되며 생식공은 제3보각 기절부에 개구하고 있으며, 정소는 난소의 위치와 비슷하나 구별이 쉽지 않으며 생식공은 제5보각 기절부에 개구되어 있다. 성숙 숫새우의 2차 성징으로 제2유영지 내지 내측에 복합돌기인 웅성돌기 (appendix masculin)를 갖고 있다 (Sandifer & Smith, 1979). 십각목의 교미형태는 거의 전희, 회전 (승가), 정포의 전이 등으로 이루어지며, 교미의사 교환은 촉각접촉이 중요한 통로이며 (Burkenroad, 1947), 근래에 암새우에서 분비한 pheromone이 숫새우를 유인하는 것으로 밝혀졌다 (Gleeson, 1977). 대부분의 계와 구각류는 전희행동을 나타내며 (Dingle & Caldwell, 1972; Fielder & Eales, 1972; Hazlett, 1972), 일부 출새우류 (Burkenroad, 1947; Bauer, 1976; Berg & Sandifer, 1984)는 전희 행동을 나타내지 않는다.

본 연구는 다양한 교미 형태를 갖고 있는 십각목에서 성장이 빠르고 경제성이 높은 담수산새우, *M. rosenbergii*의 교미행동과 교미적기 등을 조사하여 본종의 생활사 규명과 인공종묘생산을 위한 기초 생물학적 자료를 제공하고자 실시하였다.

재료 및 방법

1. 실험동물

실험에 사용되어진 담수산새우, *M. rosenbergii*는 Malaysia에서 도입하였다.

2. 실험동물사육

담수산새우, *M. rosenbergii*의 생식과 발생 생태를 조사하기 위하여 1990년 6월부터 1996년 5월 까지 6년 동안 탈피에서 기술한 같은 사육조건으로 사육하였다.

3. 실험설계

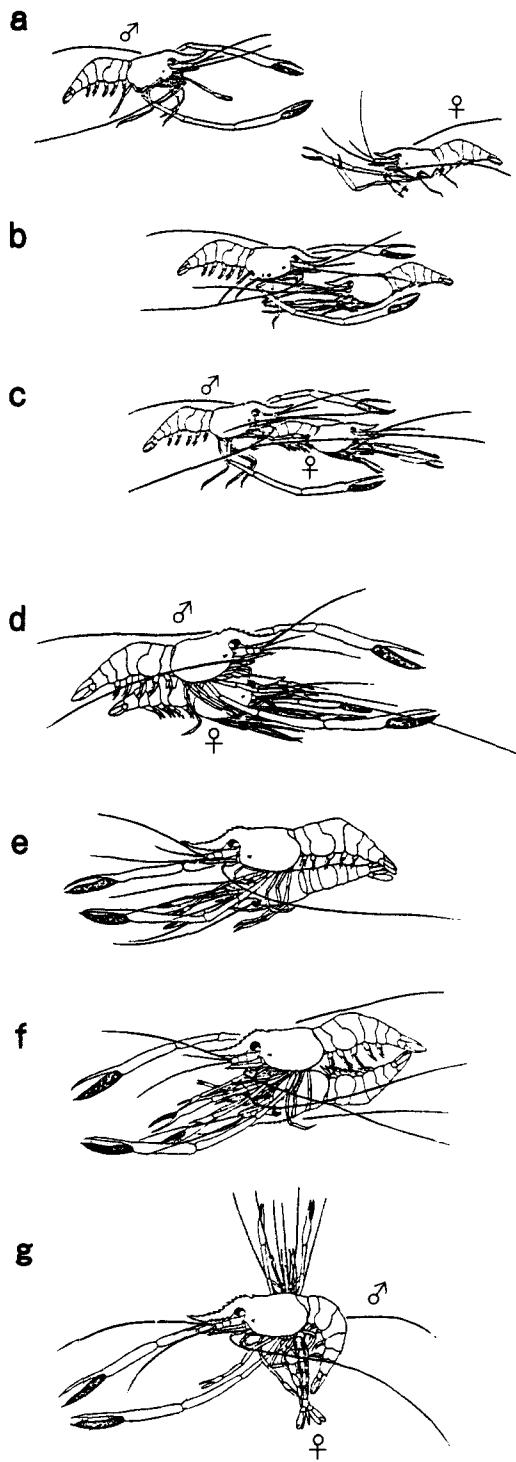
실험 1-교미전 탈피를 완료한 암새우를 별도로 격리되어 있는 숫새우 사육조에 이전 시켜 교미 동작과 교미 소요 시간을 조사하여 교미행동을 규명하였다.

실험 2-교미전 탈피를 완료한 암새우를 별도로 격리되어 있는 숫새우 사육조에 탈피후 경과 시간 별로 이전 시켜 교미하도록 하여 탈피 후 교미 가능 시간과 교미 적정 시간을 조사하였다.

결과 및 고찰

1. 교미행동

암새우를 만난 숫새우의 교미전희행동 (courting gesture)은 Fig. 1-a, b에서 그림으로 표시한 바와 같이 숫새우는 몸을 좌우로 회전 시켜면서 상체를 높인 자세에서 거대한 제2보각을 앞쪽으로 모아 오무렸다 뻗으면서 암새우를 위협하는 동작을 취한 후 암새우에게 접근하여 제2보각의 협지로서 암새우를 안아서 제1보각 사이로 암새우를 끌어 들였다. 이 때 교미할 의사를 가진 암새우는 숫새우의 위협과 접근동작에도 도망하지 않고 엎드린 자세로 정지하여 숫새우의 접근을 허용하였으며, 어떤 개체는 스스로 숫새우의 양 보각 사이로 기어서 들어가 긴 촉각을 서로 접촉하여 교미의사를 서로 전달한다. 숫새우와 암새우의 촉각접촉은 암새우의 성적 허용을 인식하는 중요한 통로이다 (Burkenroad, 1947). 그러나 Ling (1967)에 의하여 암컷의 *M. rosenbergii*에서 숫새우를 유인하는 물질을 분비함을 암시하였으며, Gleeson (1977)에 의하여 대형꽃게 (*Callinectes sapidus*) 암컷의 성성숙 탈피전후 오줌에서 발견된 pheromone이 숫새우의 전희 행동을 나타낸다고 하



였다. 줄새우 (*Palaemonetes pugio*)의 전희행동시 숫새우는 암새우의 좌우로 수영하다가 보각으로 암새우의 흉복접합부를 잡는다 (Berg & Sandifer, 1984).

그 후 Fig. 1-c에서 보는 바와 같이 암새우는 자세를 바꾸어 미절부를 시작하여 숫새우의 흉복부 아래로 향하여 기어 들어 갔다. 교미의사가 없어서 도망하는 암새우를 거대한 제2보각의 협지로 잡아서 흉복하부로 옮기고, 다른 보각으로 암새우의 배면을 포옹하여 도망하지 못하게 하는 행동도 관찰할 수 있었다.

숫새우의 흉복부 밑으로 기어 들어간 암새우는 Fig. 1-d에서 보는 바와 같이 숫새우의 제1, 3, 4 및 5보각으로 암새우의 배면을 포옹하며, 이 때 암새우는 전 부속지를 전방으로 뻗어 엎드린 자세로 숫새우에게 몸을 맡기게 된다. 암새우의 배면에 오른 숫새우는 Fig. 1-e에서 그림으로 표시한 바와 같이 제3, 4 및 5보각으로 암새우의 두흉갑부를 포옹하여 암새우의 체위를 조절하여 제3보각의 지절로써 암새우의 제3보각 기절 내측에 개구하고 있는 암새우 생식공 (genital pore)의 위치를 확인함과 동시에 생식공 주변부위를 긁는 동작을 한다. 동남 참개, *Eriocheir japonicus* (De Hann)에서는 복절 내측 기부에 있는 유영지가 변형되어 형성된 음경돌기가 암컷의 생식공 확인한다 (권·이, 1992). 이와 같은 동작은 숫새우의 제5보각 기절 내측에 개구하고 있는 숫새우 생식공에서 배출되는 백색 반투명한 복숭아 모양의 정포 (Spermatophore)를 암새우의 제2, 3 및 4보각에 걸친 복구 (腹溝)에 용이하게 접착시키기 위한 동작으로 사료된다. 암새우 생식공 주변부위를 긁는 동작을 마치면 Fig. 1-f,g에서 도시한 바와 같이 숫새우는 암새우의 흉갑부 복면에 숫새우의 흉갑부 복면이 서로 대응하도록 체위를 바꾸어 교접동작을 하였다. 그리고 암새우는 교미 동안 전 보각을 전방으로 뻗은 자세를 계속 유지하여 자세변동에 대한 저항을 최소한으로 줄

Fig. 1. a-g. Mating behavior of *Macrobrachium rosenbergii*.

a, courting gesture; b, contact; c, seizure of male by male; d, mounting; e-f, turning of female; g, copulation.

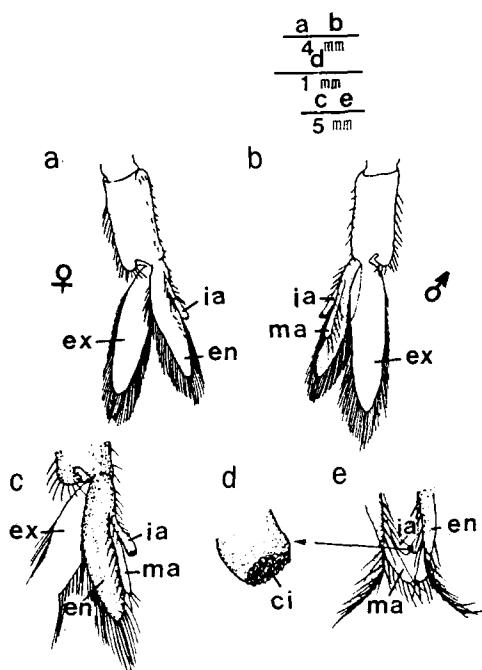


Fig. 2. Second pleopod in adult *Macrobrachium rosenbergii*.

a, female; b, male; c, enlargement of endopodite in male; d, enlargement of the distal portion in male's appendix interna; e, connected posture within a pair of male's second pleopods; ia, appendix interna; ma, appendix masculin; ci, cincinulli; ex, exopodite; en, endopodite.

여서 숫새우의 보각에 의한 체위 조절이 쉽게 이루어지도록 하기 위한 것으로 사료된다. 본종에서 정포를 받기 위한 체위는 숫새우에 의하여 조절되었으나 줄새우 (*Palaemonetes pugio*)에서는 교미시 암새우가 자신의 유영지를 낮추어 제4, 5보각 기부 사이에 정포를 부착하도록 한다 (Berg & Sandifer, 1984).

교접시 숫새우는 Fig. 3에서 보는 바와 같이 제2유영지를 암새우의 흉갑복면 후단부에 부착하는 자세를 취하며 이러한 체위를 정확히 유지하기 위하여 숫새우의 제 2유영지는 Fig. 2-a, b, c에서 보는 바와 같이 좌우 유영지의 내지에 형성되어 있는 웅성 제2차 성장인 웅성돌기 (appendix masculin)가 있으며, 그 상부에 있

는 봉상돌기 (appendix internae)의 말단부에는 Fig. 2-d, e에서 도시한 바와 같이 구모 (cincinulli)가 형성되어 이들 좌우 구모를 서로 연결시킴으로써 웅성돌기도 그 말단부에서 서로 접합되어 숫새우의 좌우 양측 제2유영지의 고정을 한층 안정성이 유지되게 한다. 숫새우의 결합된 좌우 제 2유영지를 암새우의 흉갑복면 후단부에 세워서 그 외지의 선단부를 외측으로 구부려 좌우 양측 제2유영지의 고정을 더욱 안정하게 하여, 숫새우의 제 5보각 내측에 개구한 생식공이 암새우 제 1유영지의 방향으로 향하게 자세를 취하여 복절부를 굽곡하여 몸을 격렬히 진동시키면서 교미를 하게 되며, 이러한 굽곡과 진동동작에 의하여 숫새우의 생식공에서 정포가 배출되어지는 것으로 사료된다. 생이류 (Caridea)의 한 종인 *Heptacarpus pictus*에서도 제1, 2유영지의 웅성돌기가 정포 전이에 중요한 역할을 하며 (Bauer, 1976), 줄새우 (*Palaemonetes pugio*)에서는 웅성돌기 적출은 성공적으로 정포를 이전할 수 없었다 (Berg & Sandifer, 1984).

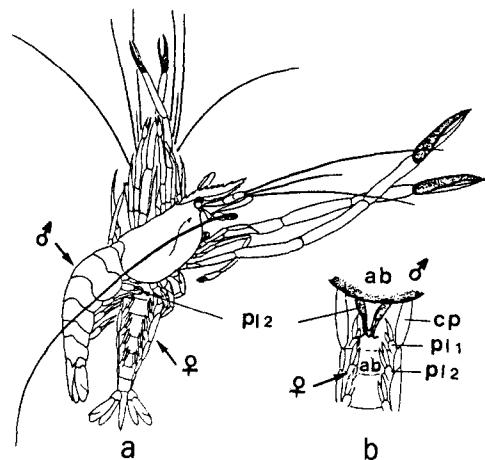


Fig. 3. Mating posture of male in fixing with second pleopod on the posterior portion of the thoracic sternum in female during transfer of spermatophore in *Macrobrachium rosenbergii*.

a, mating posture of male; b, enlargement of second pleopods; pl 1-3, 1-3 pleopods; ab, abdominal portion; cp, carapace.

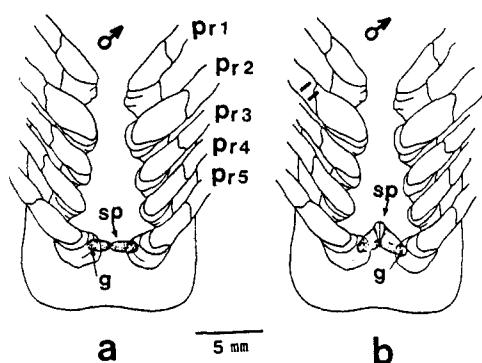


Fig. 4. Thoraco-abdominal region of male in *Macrobrachium rosenbergii*.

a and b show emission and formation of spermatophore. g, genital pore; sp, spermatophore; pr, pereiopods.

우리나라에 서식하고 있는 순답수산 정거미새우과 (Palaemonidae)의 줄새우 (Palaemon)와 새뱅이과 (Atyoidae)새우의 교미자세는 숫새우의 체형이 암새우 보다 작으므로 교미행동이 본 종하고는 다소 상이하여 숫새우가 암새우의 배면에 승가한 후 암새우의 두흉갑과 복절의 경계를 따라 숫새우의 두흉갑과 복갑을 구부려 감싸는 체위를 하여 숫새우의 생식공이 암새우의 두흉갑 후단 복면에 오도록 한다 (권·전, 1992).

교미 전희 행동을 취하고 있는 숫새우는 Fig. 4에서 보는 바와 같이 이미 제 5보각의 기절 내벽에 육안으로도 식별할 수 있는 정포의 일부분이 밖으로 밀려 나와 있는 상태이며, 그 후 Fig. 3에서 나타낸 교미자세를 취하면 정포가 완전히 체외로 배출되어 암새우의 복구 (腹溝)에 옮겨져 유착되었다. 1회 교미로서 정포가 암새우에 투여하여 유착되면 교미행동은 종료되나 숫새우의 정포가 암새우에 투여되지 못하였을 때는 암수가 서로 교미자세를 풀지 않은 상태에서 재차 교접동작을 반복하였다. 교미행동을 마친 암새우는 숫새우의 주변에서 정지한 채 조용히 포란을 기다리며, 교미종료 후 정포가 부착된 암새우는 그 후 다른 숫새우에 이주시켜도 교미를 허용하지 않았으나 숫새우는 하루에 2~3회 교

미를 하는 경우도 있었다. 특히 교미탈피 후 신생체각이 아직 경화되기 전에 암새우만을 공서시키면 개체간에 서로 공격하여 손상을 입히거나 또는 공식현상이 자주 일어났으나 교미한 숫새우와 함께 있는 수조에 다른 암새우와 공서시켜도 암새우간의 공식현상은 거의 볼 수 없었다.

2. 교미시간

난소가 잘 성숙된 암새우의 교미전탈피가 일어난 후 새로운 외골격이 경화되기 전에 숫새우에게 이동시키면 숫새우는 Table 1에서 보는 바와 같이 약 5분 동안의 교미전희행동과 계속하여 1~2분의 승가행동을 나타냈으나 정포의 이전과 접착이 이루어지는 실제 교접동작은 2~3초가 소요되어 전체 교미행동은 7분이내에 종료되었다.

교미시간은 갑각류 종에 따라 약간의 차이를 나타내 어 본 종은 전희 동작이 다른 새우류 보다 길다. Ling (1961)은 본 종 숫새우의 전희동작이 10~20분 지속되었다고 보고하여 본 실험의 결과에 비하여 길었으며, 줄새우 (Palaemon)는 거의 전희동작을 분별할 수 없을 정도로 짧으며 (권·전, 1992), 동남참개, *E. japonicus*에서는 교미전 전희동작이 3~4분이고, 교접시간은 불과 2~3초에 지나지 않았다 (권·이, 1992).

3. 교미적기

교미전탈피 후 경과시간에 따른 교미 및 포란 보유 시간은 Table 2에서 보는 바와 같이 교미전탈피 후 2시간에 교미 시킨 4마리 중에서 3마리가 교미하여 모두 포란하였으며, 5시간에 교미 시킨 6마리 중에서 6마리 전부

Table 1. Time sequence of mating behavior in male *Macrobrachium rosenbergii*

| Item | Elapsed hours |
|--|-----------------|
| Courting display | About 5 minutes |
| Mounting and seizure of female by male | 1~2 minutes |
| Final copulation act | 2~3 sec. |

Table 2. Time sequence of copulation occurrence from pre-spawning moult in *Macrobrachium rosenbergii* reared at 27.5~28.6°C, 3.21~4.57‰ Cl. and pH 8.0~8.2

| Elapsed hours from prespawning moult | No. of individuals accomplished copulation (No. of successful indiv. /No. of trial specimens) | No. of the berried individuals |
|--------------------------------------|---|--------------------------------|
| 2 | 3 / 4 | 3 |
| 3 | 14 / 16 | 13 |
| 5 | 6 / 6 | 5 |
| 10 | 6 / 7 | 5 |
| 15 | 4 / 5 | 3 |
| 17 | 1 / 5 | 1 |
| 20 | 0 / 3 | 0 |

가 교미하였으나 교미한 6마리 중 5마리만 포란하였다. 그러나 17시간 경과 후 교미시키면 5마리 중 1마리만 교미에 성공하여 포란하였고, 20시간 경과하여 교미시키면 교미와 포란은 전혀 일어나지 않았다.

탈피 후 암 새우를 이전시키는 시간이 너무 이르면 신생외골격이 경화되지 않을 뿐만 아니라 탈피시 광범위한 근육손상 (Yamaoka & Skinner, 1975)으로 탈피 후 3~4시간 까지는 동작이 불완전하여 암새우의 교미전회 행동으로 손상을 입기가 쉽고, 교미를 마친 후에도 공서하고 있는 다른 개체로 부터 상해를 받든지 공식을 당하는 개체가 자주 발생하였다. 교미전탈피 후 17시간이상 경과하면 교미 및 포란능력이 현저히 감소하였다. 이것은 탈피 후 15~20시간에는 탈피 후 유연하였던 신생외골격이 경화하여 탄력성이 없어져 암새우의 생식공에서 난자를 배출할 수 없는 것으로 사료되므로 인위적 교미 성공은 암새우가 암새우에게 이전하는 시기가 매우 중요하다. 그 적기는 탈피 후 새로운 외각이 어느 정도 경화되고 수축하였던 체형이 회복되어 정상적인 동작을 시작하는 탈피 후 3~4시간이 경과하여 신생외각이 유연한 상태인 15시간이 적정시간으로 사료된다.

갑각류의 교미는 탈피와 밀접한 관계가 있어서 대부분은 본 종과 같이 탈피후 유연한 외각을 갖는 암새우

와 경화한 외골격을 갖는 숫새우 사이에서 이루어진다 (Hartnoll, 1969). 등각목 (Isopoda)인 *Porcella laevis*는 교접이 탈피 전인 암컷이 단단한 외골격을 갖는 상태에서 일어나며 (Mead, 1976), 십각목 (Decapoda)의 물맞이게과 (Majidae)에서는 성성숙탈피가 마지막 탈피 이므로 교미는 경화된 외골격에서 일어나 정자를 보충 받는다 (Hartnoll, 1969). 갑각류 교미의 다른 형태는 새미류 (Branchiura)인 *Dolops ranarum*은 교미 후 정포에 의하여 암컷 생식공이 차단되었을 때 탈피를 하므로 생식주기는 다른 갑각류와 다르게 교미, 탈피, 포란 순으로 이루어진다 (Fryer, 1960).

본 종의 전반적인 교미행동은 생이류인 *Heptacarpus pictus*와 유사하였으나 (Bauer, 1976), 본 실험과 다른 연구자의 결과에서 보는 바와 같이 갑각류의 교미행동 및 생태는 종에 따라 차이가 있음을 알 수 있었다.

요 약

본 실험은 대형 담수산 새우, *Macrobrachium rosenbergii*를 실험실에서 사육하여 교미행동과 교미시간 및 교미전탈피후 경과시간에 따른 산란과 포란 가능 시간을 조사하기 위하여 실시하였으며 그 결과를 다음과 같이 요약한다.

교미는 전회, 포옹, 승가, 암새우의 체위 변형 및 교접 동작 순으로 이루어졌으며, 소요시간은 7분 정도 이었다. 숫새우는 제2유영지의 내지에 웅성 제2차성징인 웅성돌기가 있으며, 웅성돌기 상부에 있는 봉상돌기 말단부에 구모가 형성되어 교접시 좌우 양측 제2유영지의 접합을 안정하게 한다. 접합된 제2유영지를 암새우의 흉갑복면 후단부에 부착 시킨 후 교미 전회 행동 동안 제5보각의 기절에 일부분이 밀려 나와 있었던 정포를 암 새우의 제2, 3 및 4보각에 걸친 복구 (腹溝)에 부착하였다. 암새우의 교미 및 포란 가능 시간은 교미전 탈피 후 3시간에서 15시간 사이이였다.

인용문헌

- Bauer RT (1976): Mating behavior and spermatophore transfer in the shrimp *Heptacarpus pictus* (Stimpson) (Decapoda, Caridea). J Nat Hist 10 : 415-440.
- Berg AV, Sandifer PA (1984): Mating behavior of the grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Decapoda, Caridea). J Crustacean Biol 4: 417-424.
- Bowman TE, Abele LG (1982): The biology of Crustacea. vol 1. In: Bliss DE (ed) Classification of the recent Crustacea. Academic press pp1-27.
- Burkenroad MD (1947): Reproductive activities of decapoda Crustacea. American Naturalist 81: 392-398.
- Carlson NR (1991): The phisiology of behavior: Reproductive behavior. Allyn and Bacon p313.
- Dingle H, Caldwell RL (1972): Reproductive and maternal behavior of the mantis shrimp *Gonodacylus bredini* Manning. Biol Bull 142: 417-426.
- Fielder DR, Eales AJ (1972): Observation on courtship, mating and sexual maturity in *Portunus pelagicus* (Crustacea, Stomatopoda). J Nat Hist 6:273-277.
- Fryer G (1960): The spermatophore of *Dolops ranarum* (Custacea, Brachiura): Their structure, formation, and transfer. Q J Micros Sci 101:407-432.
- Gleeson RA (1977): Pheromone communication in the reproductive behavior of *Callinectes sapidus*. J Crustacean Biol 4:417-424.
- Hartnoll RG (1969): Mating in the Brachyura. Crustaceana 16:161-181.
- Hazlett BA (1972): Shell fighting and sexual behavior in the hermit crab genera *Paguristes* and *Calcinus* with comments on *Pagurus*. Bull Marine Sci 22:806-823.
- Ling SW (1967): The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Indo-Pacific Counc Curr Aff Bull, 35:1-11.
- Ling SW (1961): Note on the life and habitats of the adult and larval stages of *Macrobrachium rosenbergii* (De Man). Indo-Pacific Counc Curr Aff Bull, 9(5):55-61.
- Mead F (1976): La place de l'accouplement dans le cycle de reproduction des isopodes terrestres (Oniscoidea). Crustaceana 31:27-41.
- Sandifer PA, Smith TIJ (1979): A method artificial insemination of *Macrobrachium* prawn and its potential use in inheritance and hybridization studies. Proc World Mariculture Soc 10:403-418.
- Schone H (1968): The physiology of crustacea vol II. In: Waterman TH(ed.), Complex behavior. Academic press p465.
- Yamaoka LH, Skinner DM (1975): Cytolytic enzymes in relation to the breakdown of the chelae muscle of the land crab, *Gecarcinus lateralis*. Com Biochem Physiol 52B: 499-502
- 권진수·이채성(1992): 동남 참게, *Eriocheir japonicus* (De Hann)의 번식생태에 관한 생물학적 기초 연구. 동의대생물생산연구지 7, 8, 9:117-138.
- 권진수·전영렬 (1992): 우리나라 담수산 새우류의 분류와 그 검색지표에 관한 고찰. 동의대생물생산연구지 7, 8, 9:5-78.