

## 징거미새우, *Macrobrachium nipponense* 수컷 생식기의 구조

김대현 · 한창희\*†

국립수산진흥원 수산과학관

\*동의대학교 생물학과

## Structure of the Male Reproductive System in the Freshwater Prawn *Macrobrachium nipponense*

Dae-Hyun Kim and Chang-Hee Han\*†

Fisheries Science Museum, National Fisheries Research and Development Institute, Pusan 626-900, Korea

Department of Biology, Dong-Eui University, Pusan 614-054, Korea

### Abstract

The male reproductive system of *Macrobrachium nipponense* consists of a pair of lobulate testes enveloped within a mesenteric sheath extending the length of the carapace. The paired vasa deferentia originated from the mid-lateral region of each testis and extended to the genital pores at the base of the fifth walking legs. The vas deferens has four morphologically distinct regions, i.e., a short and slender proximal region, a long convoluted region, an elongate distal region and an ejaculatory duct that terminates at the genital pore. The sperm mass produced in the testes is surrounded by a basophilic matrix adjacent to the high columnar epithelium and an eosinophilic matrix adjacent to the simple columnar epithelium. The sperm cord is stored in the ejaculatory duct until it is ejaculated. Androgenic gland is found near the subterminal region of the ejaculatory duct between the muscles of the coxopodite of the last thoracic leg. The cell of the androgenic gland is about 6~8  $\mu\text{m}$  in length, characterized by with extended chromatin in the large nucleus that stained weakly with hematoxylin and there is a large quantity of cytoplasm. The sperm of *M. nipponense* are typical of the palaemonid type, having a convex, cup shaped head and an elongated spike extending from the centre of the convex head. The spermatophore consisted of an eosinophilic matrix, a basophilic matrix and paired sperm masses which was surrounded by the basophilic matrix. It generally shows a bilaterally symmetrical structure.

**Key words :** *Macrobrachium nipponense*, male sex organ, vas deference, androgenic gland

### 서 론

징거미새우, *Macrobrachium nipponense*는 우리나라를 비롯한 동북아시아에 널리 분포하는 담수산 갑각류로서 체장

이 90mm 전후까지 자라며, 우리나라 담수산 새우류 중에서는 가장 큰 종에 속한다<sup>1)</sup>. 체형이 비교적 크고 산업적인 가치가 높기 때문에 본 종에 대하여 유생에 대한 생태학적 연구<sup>2,3)</sup>와 포란과 산란생태에 대한 연구<sup>4~6)</sup>, 난 형성과 이와

† Corresponding author

관련된 생리학적인 연구들이 비교적 많이 이루어져 왔다<sup>7-9)</sup>.

생식기구에 관련된 연구는 암컷에 대한 연구뿐만 아니라 수컷의 생식기구를 구명하기 위한 연구도 중요함에도 불구하고 지금까지 징거미새우에 대한 연구들은 대부분 암컷의 생식과 관련된 연구들이 대부분이다. 수컷의 생식기관의 조절기구나 기능에 관련된 연구들은 거의 찾아보기 힘들었으며, 단지 Chow 등<sup>10)</sup>이 징거미과(Palaemonidae)에 속하는 6종을 대상으로 정포(spermatophore)의 구조와 기원에 대한 연구내용중 징거미새우에 대한 연구가 단편적으로 있을 뿐이다.

본인들은 징거미새우 수컷의 생식조절 기구를 구명하기 위한 연구의 일환으로 일차적으로 수컷의 생식기의 구조와 기능을 밝히고자 한다. 이를 위하여 정소의 구조와 정포형성에 관한 수정관의 구조와 기능, 암컷의 복판(thoracic sternum)에 부착된 정포의 구조를 조직학적으로 조사하였으며, 수컷의 성 분화와 성징의 발달에 직접적으로 영향을 미치는 조웅선(androgenic gland, AG)의 구조와 위치 등을 조직학적으로 조사하였다.

## 재료 및 방법

본 실험에 사용된 징거미새우는 부산광역시 위치한 해동수원지에서 새우통발을 이용하여 1998년 5월에 채집하여 FRP수조 (120<sup>W</sup>×250<sup>H</sup>×70<sup>D</sup> cm)에 옮겨 자연조건하에서 사육하였으며, 실험에 사용할 때까지 먹이로는 새우용 배합 사료를 공급하였다. 징거미 새우의 정소, 수정관 및 AG의 구조와 정포 형성 과정을 파악하기 위하여 성숙한 수컷(mean carapace length 22~25 mm)을 저배율 현미경하에서 각 부위를 절체한 후 bouin's solution에 24시간 고정하였다. 교미한 암컷의 복판(thoracic sternum)에 부착된 정포의 관찰은 생식탈피(reproductive molt)가 일어난 직후의 연갑상태에 있는 암컷을 별도의 사육수조에 수용한 다음, 수컷을 수용하여 교미 직후 암컷의 흉부를 bouin's solution에 24시간 고정하였다. 고정된 각 조직들은 상법인 paraffin 절편법으로 5~6 $\mu$ m 두께의 연속절편을 만들었으며, 절편의 염색은 Hansen' hematoxyline과 eosin으로 이중 염색하여 광학현미경하에서 관찰하였다.

## 결 과

### 1. 정소의 구조와 기능

정소의 외부형태는 불투명한 유백색에 많은 갈색의 색소

가 산재해 있는 한 쌍의 소엽(testicular lobe)으로 V자 형태로 이루어져 있었다. 정소의 위치는 두흉갑 바로 아래의 심장과 간췌장(hepatopancreas)사이에 위치하며, 인두(pharynx)에서 심장까지 뻗어 있었다. 정소의 크기는 길이가 7~10 mm, 직경이 1~2 mm이었다. 각각의 소엽에는 한 개의 수정관(vas deferens)이 연결되어 있으며, 이들 수정관은 제 5 보각 기부에 위치한 생식공까지 연결되어 있었다(Fig. 1). 한 쌍의 소엽으로 구성된 정소는 결합조직으로 연결된 많은 세정관(seminiferous cord)들로 이루어져 있었고, 각 세정관들의 외부기저막(outer basal membrane)내에는 생식세포(germinal cell)들과 hematoxyline에 농염하게 염색되는 핵을 가진 지지세포(sustentacular cell)들로 대부분 구성되어 있었다. 생식세포(germinal cell)들은 세정관의 한쪽 면에 밀집하여 생식세포대(germinal ridge)를 형성하고 있었다. 이들 생식세포대에서는 커다란 핵과 뚜렷한 핵소체를 가진 정원세포들이 서로 밀집하여 배열해 있었다. 생식세포대에서 분열 성숙하여 제1차 정모세포로 성숙된 세포들은 소엽의 내강면으로 배열해 있었고, 제 2차 정모세포까지 분열 성숙한 세포들은 세정관의 내강(lumen)으로 떨어져 나오는 것이 관찰되었으

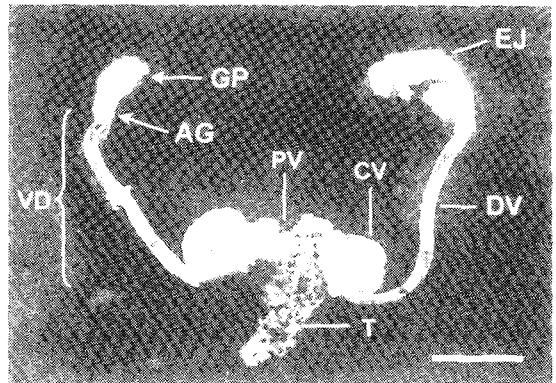


Fig. 1. Diagram of the male reproductive organ of *M. nipponense*, Showing the location of the testis (T), vas deferens (VD), androgenic gland (AG), ejaculatory duct (EJ) and genital papilla (GP). Vas deference divided into 3 regions: proximal vas deference (CV), convoluted vas deference (PV) and distal vas deference (DV). Scale bar represents 5mm.

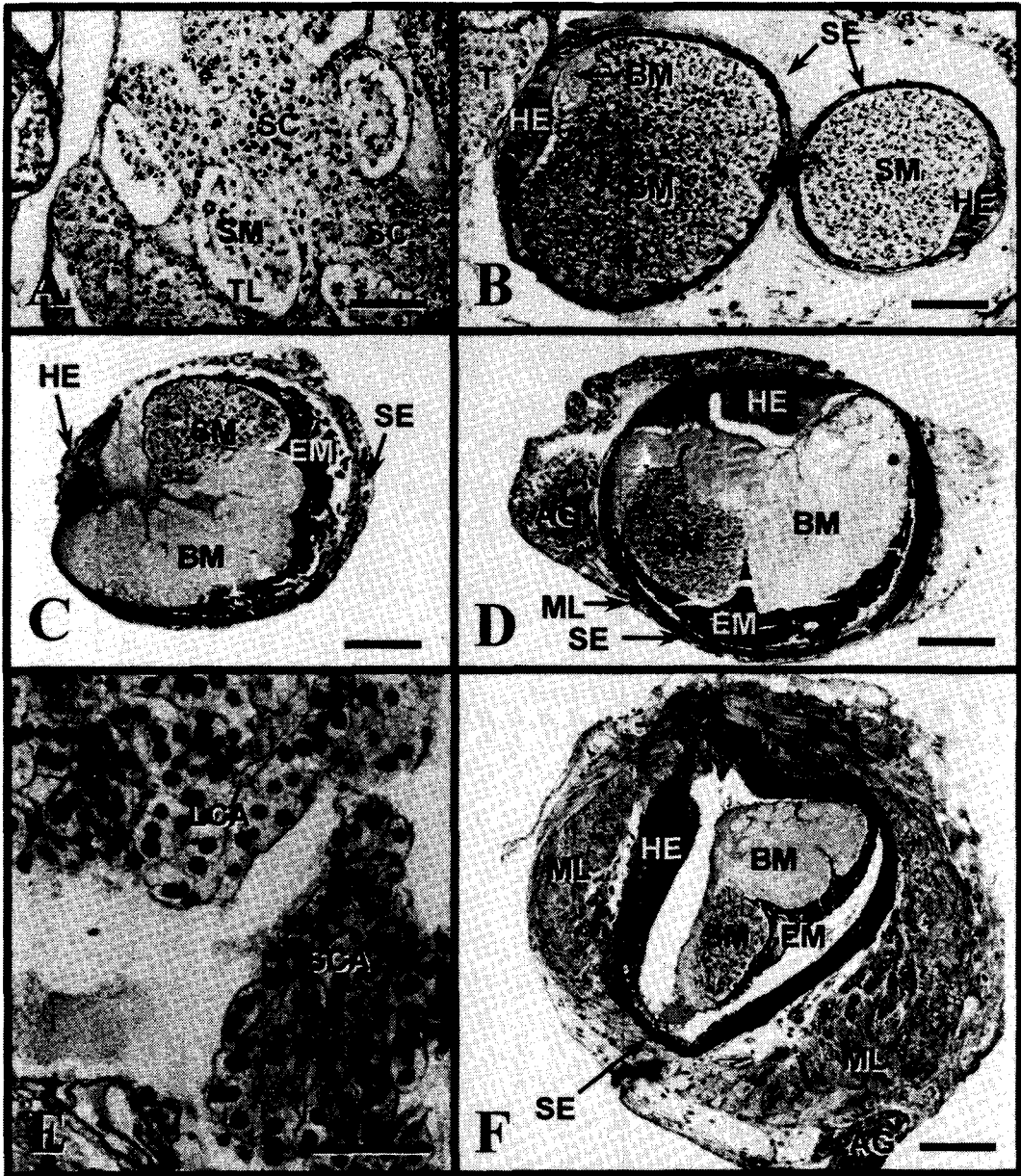


Fig. 2. Transverse sections of testes, vas deferens, ejaculatory duct and androgenic gland of *M. nipponense*. (A) testis : (B) proximal and (C) convoluted regions of vas deferens : (D) terminal portion of distal vas deference : (E) androgenic gland : (F) ejaculatory duct. BM, basophilic matrix : EM, eosinophilic matrix : HE : high columnar epithelium : LCA, large cells of androgenic gland : ML, muscle layer : SCA, small cells of androgenic gland SC, spermatocyte : SE, simple columnar epithelium : SM, sperm mass : TL, lumen of testicular tube. Scale bars in 1 and 2 represent 100 $\mu$ m. Scale bars in 3, 4, and 6 represent 200 $\mu$ m. Scale bar in 5 represents 50 $\mu$ m.

며, 이러한 세포들은 세정관의 내강에서 정세포로 분열 성숙되는 것이 관찰되었다. 또한 일부 세정관의 내강에서는 분열 성숙을 마친 성숙한 정자들로 가득 채워져 있는 것도 관찰되었으며, 이들 세정관은 그 직경이 보다 크고 생식세포대가 퇴화되는 양상을 나타내고 있었다 (Fig. 2-A).

## 2. 수정관의 구조와 기능

각 정소의 중앙 후반부에서 기원된 수정관은 제 5보각 (fifth walking legs)의 생식공 (gonophore)까지 뻗어 있었다. 수정관은 형태에 따라 4 부위로 구분할 수 있었다. 즉, 정소와 연결되는 매우 가늘고 짧은 기부 (proximal region), 보다 굵고 회선상의 나선부 (convoluted region), 말단부 (elongate distal region) 그리고 사정관 (ejaculatory duct)으로 구성되어 있었다 (Fig. 1). 수정관은 정소에서 생식공 방향으로 갈수록 직경이 점차 증가되는 양상을 보였다 (Fig. 2-B, C, D, F). 수정관의 기부는 얇은 기저막 (basement membrane)에 의해 싸여져 있는 simple columnar epithelium이 거의 대부분이며 내강 (lumen)의 일부에 high columnar epithelium이 분포하고 있었다. 내강 내에는 성숙한 정자들이 hematoxyline에 얇게 염색되는 호염기성 기질 (basophilic matrix)에 산재하고 있었다 (Fig. 2-B). 수정관의 나선부는 기부에 비해 보다 많은 high columnar epithelium들이 존재하며 호염기성 기질이 이 상피로부터 분비되어 내강의 대부분을 차지하고 있었으며, high columnar epithelium의 반대편에 위치하고 있는 simple columnar epithelium들로부터는 호산성 기질 (eosinophilic matrix)이 분비되고 있었다. 또한, 내강에는 수정관의 기부에서 보다 성숙 정자들이 다소 밀집된 상태로 호염기성 기질과 호산성 기질에 싸여 있다 (Fig. 2-C). 수정관 말단부의 기저막내에서는 근세포들이 출현하여 보다 굵은 세포벽을 가지며, 근세포층의 내부에는 대부분 simple columnar epithelium들로 구성되어있고, high columnar epithelium은 일부분만 차지하고 있으며 나선부에서와 같이 이들 상피세포로부터 분비기질이 내강으로 계속 분비되는 양상을 보이고 있다 (Fig. 2-C, D). 사정관은 잘 발달된 종주근 (longitudinal muscle)과 환상근 (transverse muscle)이 기저막내에 위치하며, 정자 덩어리는 사정관 내강의 일부분에서 매우 밀집되어 있으며 호염기성기질과 호산성기질은 수정관의 말단부에서와 같이 각각 high columnar epithelium,

simple columnar epithelium의 주변부에서 관찰되었다. 그러나, 수정관의 기부에서 말단부까지는 이들 2 종류의 상피세포로부터 정포형성에 관여하는 호산성기질과 호염기성기질이 분비되는 반면, 사정관내에서는 이들 상피세포들로부터는 거의 분비기질이 분비되지 않는 양상을 보였다 (Fig. 2-F). 이상 수정관의 조직학적 구조를 종합하여 볼 때, 정소에서 형성되어진 성숙정자는 수정관의 기부에서 말단부까지 이동하면서 수정관의 2 종류의 상피세포로부터 분비된 정포형성에 관여하는 물질을 얻는 과정과 사정관으로 이동된 성숙정자와 이들 싸고있는 분비기질은 교미 때까지 저장된 후, 사정관의 잘 발달된 종주근과 환상근에 의해 교미시 암컷으로 이들 정포를 이동시키는 기능을 갖는 것으로 판단되었다. 사정관내에 존재하는 성숙정자는 압정형태이고, 두부 (main body)는 가운데 부분이 약간 오목한 원반형이며, 미부 (spike)는 두부 중앙부 하단의 약간 볼록한 부분에서 하나의 spike를 이루고 있다. 정자의 크기는 두부의 직경이 약 8  $\mu\text{m}$ , 미부의 길이가 약 10  $\mu\text{m}$ 였다.

## 3. 정포의 구조

교미 직후 사정관내에 저장되어 있던 정자덩어리와 정자를 싸고있는 물질이 양쪽의 생식공 (genital pore)으로부터 한 쌍의 유백색의 정포로 되어 방출되어 교미 직후 암컷의 2~4 또는 5번째 보각의 복판 (thoracic sternum)에 부착되었다 (Fig. 3). 이러한 정포의 크기는 길이가 2.7~4.0 mm, 직경이 1.5~2.7 mm이었으며 정포는 호염기성 기질, 호산성 기질 그리고 호염기성 기질에 싸여있는 한 쌍의 정자덩어리로 구성되어 있었다. 정자덩어리와 호염기성 기질을 둘러싸고 있는 호산성 기질은 암컷의 복판에 위치하여 있는 반면에, 호염기성 기질은 암컷의 복판의 반대방향에 위치하였다. 이러한 암컷의 복판에 부착된 정포의 구조와 사정관내의 정포의 구조는 거의 동일한 구조를 나타내 보이고 있다.

## 4. Androgenic gland의 구조

Paraffin 연속절편법에 의해 파악된 AG의 위치는 마지막 가슴다리 (last thoracic leg)의 저절 (coxopodite)에 위치한 사정관의 후반부와 수정관의 말단부 사이에 위치하였다 (Fig. 1). 수정관의 말단부에 위치한 AG는 근섬유 (muscle fibrils) 및 상피세포의 외피와 결합조직으로 연결되어

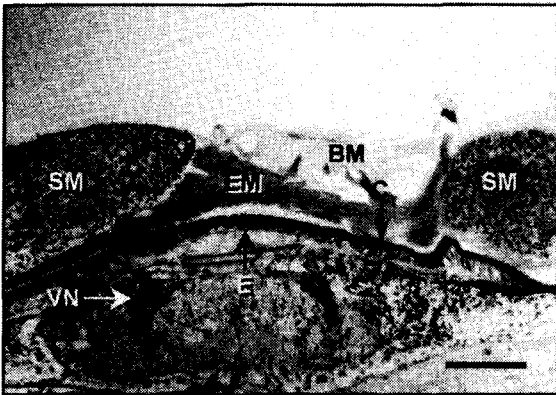


Fig. 3. Transverse sections of the spermatophore on the thoracic sternum of *M. nipponense*. BM, basophilic matrix; C, cuticle; E, epidermis; EM, eosinophilic matrix; VN: ventral nerve cord.

있었다(Fig. 2-D). 사정관에 위치한 AG는 사정관의 환상근(circular muscle)과 종주근(longitudinal muscle)으로 구성된 근육층에 결합조직에 의해 연결되어 있었고(Fig. 2-F), AG의 형태는 불규칙한 세포 덩어리로 되어져 있고, hematoxyline에 약하게 염색되는 염색질과 농염하게 염색되는 2~3개의 핵소체를 갖는 둥글고 커다란 핵을 가진다(Fig. 2-E). AG의 핵질과 세포질은 염기성 핵막을 경계로 쉽게 구분되나, 세포질과 세포질사이의 경계는 그 구별이 어려웠다. AG의 세포는 몇 개의 세포들이 선(strand)들을 이루어 하나의 세포덩어리를 형성하고, 이러한 세포덩어리들이 결합조직에 의해 연결되어 AG를 이루고 있었으며, 특히 AG를 구성하는 세포들은 동일 개체의 AG 조직 내에서도 세포간 염색정도가 달리 나타났다. 특히 세포질은 공포화된 정도에 따라 염색정도가 뚜렷한 차이를 보였고, 핵질은 다소 응축되어 hematoxyline에 짙게 염색되는 비교적 작은 세포와 다소 염색력이 낮은 보다 큰 핵질을 갖는 비교적 큰 세포들로 이루어져 있었다.

### 고 찰

*M. rosenbergii*<sup>11)</sup>와 *M. australiense*<sup>12)</sup> 등의 정소는 외부에서 육안으로 관찰되지 않는다고 보고하였는데, 이는 징거미새우에서도 같은 결과를 보였다. 따라서 성적으로 성숙한 개체의 구분은 수정관내에 성숙한 정자의 존재에 의해 판

별할 수 있으며, 특히 개체를 희생하지 않고 전기적 자극에 의해 성숙정자의 존재유무를 얻을 수 있는 electroejaculation 방법이 보고된바 있다. 세정관은 일부 정원세포를 제외하고는 거의 대부분이 정모세포와 지지세포들로 이루어져 있고, 거의 모든 세정관의 내강에서는 분열성숙 중에 있는 제 2 정모세포 및 정세포 그리고 일부 성숙한 정자들이 관찰되었다. 이러한 세정관내에서의 spermiogenesis의 동시성에 관해 Dougherty와 Sandifer<sup>11)</sup>는 *M. rosenbergii*의 정소의 미세구조에 관한 보고에서 이러한 동시성은 정모세포와 정모세포, 정모세포와 지지세포들간에 간극 결합(gap junction)과 데스모솜 결합(desmosome junction)으로 상호 연결되어 세포간 정보가 교환되기 때문인 것으로 보고한 바 있다.

징거미새우의 수정관은 그 형태에 따라 4 부분으로 나뉘어 구분되었다. 이러한 구조는 *M. rosenbergii*<sup>13)</sup>와 *M. australiense*<sup>12)</sup>와 비교하여 볼 때, 수정관의 크기나 나선부의 회전수등의 차이점은 있으나, 수정관이 형태적으로 4 부분으로 나뉘어지는 결과는 동일하였다. Chow 등<sup>10)</sup>은 징거미새우류 가운데 5 종 즉, *M. nipponense*, *M. formosense*, *M. japonicum*, *M. latidactylus*와 *M. rosenbergii*의 수정관은 거의 유사한 구조를 갖는 것으로 보고하였다. 즉, 수정관은 하나의 관(tube)으로 관의 내층은 대부분 high columnar epithelium과 simple columnar/cuboidal epithelium으로 이루어져 있고, 말단부와 사정관에서는 종주근과 환상근으로 싸여 있다고 보고하였다. 또한 호산성기질(eosinophilic matrix)은 simple columnar/cuboidal epithelium에서, 호염기성기질(basophilic matrix)은 high columnar epithelium 주변에서 관찰된다고 보고하였다. 이러한 결과는 *Macrobrachium rosenbergii*<sup>12,13)</sup>에서도 보고된바 있으며, 징거미새우에서도 수정관의 구조와 상피세포들로부터 분비되는 기질의 특성 등에 있어 대체로 일치하나, *M. australiense*의 경우에는 기부의 일부분만 high columnar epithelium들이 위치하고 나머지 부분은 cuboidal epithelium으로 이루어진 반면, 징거미새우의 기부는 high columnar epithelium과 simple columnar으로 구성되는 차이를 보였다. Chow 등<sup>10)</sup>은 수정관내에서 호염기성기질과 호산성기질과의 경계는 뚜렷이 관찰되어지는 반면, 정자덩어리와 호염기성기질과의 경계는 관찰되지 않는다 하였다. 이는 정자와 수정관내의 high columnar epithelium에서 분비되어진 호

염기성기질의 특성 (property)이 동일하기 때문이라고 지적하였는데, 이러한 결과는 징거미새우에서도 관찰되었다. 또한, Butcher와 Fielder<sup>12)</sup>와 Chow 등<sup>13)</sup>은 호산성기질은 호염기성기질에 비해 보다 접착력이 강한 물질이라 보고하였는데, 징거미새우의 암컷의 복판에 부착된 정포의 구조 (Fig. 3)를 볼 때, 호산성기질은 정포를 암컷의 복판에 부착시키는 기능을, 호염기성기질은 정포내의 정자덩어리를 보호하는 기능을 갖는 것으로 생각된다. 징거미새우의 정자는 전형적인 paleomonid 새우류의 정자<sup>14,15)</sup>의 형태를 갖고 있다. 즉, paleomonid 새우류의 특징인 첨체 (acrosome)와 편모 (flagellum)를 갖지 않고, 압정형태의 두부와 두부하단의 중앙부로부터 길게 연장된 하나의 spike를 가지고 있다.

징거미새우의 AG의 위치 또한 마지막 보각 (last thoracic leg)의 저질 (coxopodite)과 근육사이에 위치한 사정관의 후반부에 위치하여 몇몇 등각류와 단각류를 제외한 다른 연갑류의 AG의 위치와 대체로 일치하였다<sup>16-18)</sup>. AG의 구조에 대한 보고로는 Taketomi 등<sup>19)</sup>이 가재의 일종인 *Procambarus clarkii*를 대상으로 생식소 발달에 따른 AG의 변화에 관한 보고에서 생식소가 정소로 분화되는 시기에 AG는 각 수정관의 원기 (primordium)에 코드형태 (cord-like)의 조직이 출현하면서 이 조직이 AG로 발달되며 이때의 세포는 약 5×3.5 μm 크기이고, 작은 세포질을 갖는다 하였다. 그리고 정소가 완전히 성숙하여 정소의 일부 소엽 (lobe)에서는 정자가 출현하고 여러 단계의 정자형성과정이 나타나는 성숙기의 AG는 수정관에서 다소 떨어진 위치에 세포덩어리를 형성하며 핵은 둥글고 세포의 직경이 6 μm 까지 증가된다 하였다. 정소의 세정관으로부터 성숙한 정자가 수정관내로 이동하여 일부 세정관에서는 성숙한 정자가 존재하지 않는 단계의 AG는 hematoxyline에 약하게 염색되는 핵과 염색질이 관찰되고, 세포의 크기는 약 7 μm에 달하며, 세포질 또한 그 면적이 매우 증가된다고 보고하였다. 이러한 결과로 볼 때, 성숙한 징거미 새우의 AG의 구조도 다소 차이점은 있으나, AG의 형태가 불규칙한 세포덩어리로 형성되어 있고, hematoxyline에 약하게 염색되는 염색질과 둥글고 커다란 핵을 가지는 것 등의 유사한 구조를 보이고 있다. 그러나, 핵질과 세포질은 염기성 핵을 경계로 쉽게 구분되는 반면, 세포질과 세포질사이의 경계가 불명확하며, AG를 이루는 세포는 몇 개의 세포들이 염기

성세포간질에 의해 선 (strand)들을 형성하는 등의 차이점도 관찰되었다. Charniaux-Cotton<sup>16)</sup>과 Okumura 등<sup>20)</sup>은 동일한 개체의 AG 조직 내에서도 핵질 및 세포질의 공포화 정도에 따라 염색성이 달리 나타나는 세포들이 관찰됨으로써 AG의 분비양식은 전분비선 (holocrine manner)인 것으로 보고하였고, Payen et al.은 보리새우, *Penaeus japonicus*의 퇴화 중에 있는 AG cell들에서 혈구 (hemocyte)들이 식세포 작용 (phagocytosis)에 참여하는 것과 AG cell의 퇴화는 이들 세포로부터 분비되어진 물질들이 축적되어 파괴·붕괴되어 일어나는 현상은 아닌 것으로 보고하였다<sup>21)</sup>. 징거미 새우의 AG에 있어서도 동일개체의 동일조직에서 염색성이 다르게 나타남으로서 징거미 새우의 AG의 분비방식도 전분비양식을 갖는 것으로 판단된다.

## 요 약

징거미 새우의 정소는 한 쌍의 관으로 되어 있고, 정소의 중앙 후반부에서 기원된 수정관은 제 5보각의 기부에 위치한 생식공까지 연결되어 있다. 수정관은 기부, 나선부, 말단부, 사정관으로 구분되었다. 수정관은 simple columnar epithelium, high columnar epithelium, 종주근과 환상근으로 이루어져 있다. AG는 수정관의 말단부에서 사정관에 걸쳐 위치하고 있다. AG의 형태는 불규칙한 세포 덩어리로 되어져 있고, hematoxyline에 약하게 염색되는 염색질과 둥글고 커다란 핵을 가진다. 핵질과 세포질은 염기성 핵막을 경계로 쉽게 구분되나, 세포질과 세포질사이의 경계는 그 구별이 어렵다. 암컷의 복판에 부착된 정포는 호산성기질, 호염기성기질 그리고 호염기성기질에 싸여있는 한 쌍의 정자덩어리로 구성되어 있다. 성숙정자는 압정형태이고, 두부는 가운데 부분이 약간 오목한 원반형이고, 미부는 두부 중앙부 하단의 약간 불룩한 부분에서 연장된 하나의 spike를 이루고 있다. 정자의 크기는 두부의 직경이 약 8 μm, 미부의 길이가 약 10 μm였다.

## 참 고 문 헌

1. 김훈수 : 한국동식물도감 동물편 Vol.19 (새우류). 문교부. 삼화서적주식회사 발행 (1977).
2. Kwon, C. S. and Uno, Y. : The larval development of *Macrobrachium nipponense*(De Haan) reared in

- the laboratory, *La. mer.* 7(4), 30-46(1969)
3. Yagi, H. and Uno, Y. : Influence de la combinaison des facteurs temperature et salinite sur lar croissance larvaire de *Macrobrachium nipponense*(De Haan) (Palaemonidae, Decapodes, Crustaces), *La. mer.* 19, 93-99(1981).
  4. Uno, Y. : 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(1971).
  5. Kwon, C. S. and Han, C. H. : View on the morphological characters of breeding dress and setae formed in the spawning period of a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan) reared in the laboratory condition. *Dongueui Nonjib* Vol. 7, 337-345(1982).
  6. Mashiko, K. : Crossing in captivity between the estuarine and upper freshwater individuals of different reproductive traits in the long-armed prawn *Macrobrachium nipponense*(De Haan), *Jpn. J. Ecol.*, 34, 229-231(1984).
  7. 한창희, 김대중 : 정거미새우, *Macrobrachium nipponense*(De Haan)의 생식소성숙 제어 에 미치는 광주기와 안병의 X-organ에 관한 연구. 한국수산학회지, (1993).
  8. Han, C. H. : Physiological studies of the reproductive cycle of a freshwater prawn, *Macrobrachium nipponense* (de Haan). Ph.D. Thesis, Tokyo Univ. Japan (1988).
  9. Okumura, T., Han, C.-H., Suzuki, Y., Aida, K. and Hanyu, I. : Changes in hemolymph vitellogenin and ecdysteroid levels during the reproductive and non-reproductive molt cycles in the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense*. *Zool. Sci.* 9, 37-45(1992).
  10. Chow, S., Taki, Y. and Ogasawara, Y. : Homologous functional structure and origin of the spermatophores in six palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea), *Crustaceana*, 57(3), 247-252(1989).
  11. Dougherty, W. J. and Sandifer, P. A. : Junctional relationships between germinal cells and sustentacular cells in the testis of a palaemonid shrimp, *Tissue and Cell*, 16(1), 115-124(1984).
  12. Butcher, A. R. and Fielder, D. R. : The reproductive anatomy of male freshwater prawns *Macrobrachium australiense* (Holthuis, 1890) in southeast Queensland, *Inver. Reprod. Devel.*, 26, 205-212(1994).
  13. Chow, S., Ogasawara, Y. and Taki, Y. : Male reproductive system and fertilization of the Palaemonid shrimp *Macrobrachium rosenbergii*, *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 48(2), 177-183(1982).
  14. Koehler, L. D. : A unique case of cytodifferentiation : spermiogenesis of the prawn, *Palaemonetes paldosus*, *J. Ultrastr. Res.*, 69, 109-120(1979).
  15. Lynn J. W. and Clark, W. H. : The fine structure of the mature sperm of the freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, *Biol. Bull.*, 164, 459-470 (1983).
  16. Charniaux-Cotton, H. : Androgenic gland of crustaceans, *Gen. Comp. Endocrinol. Suppl.*, 1, 241-247 (1962).
  17. Sagi, A., Y. Milner, Y. and Cohen, D. : Spermatogenesis and sperm storage in the testes of behaviourally distinctive male morphotypes of *Macrobrachium rosenbergii* (Decapoda, Palaemonidae), *Biol. Bull.*, 174, 330-336(1990).
  18. Hasegawa, T., E. Hirose and Y. Katakura, 1993. Hormone control of sexual differentiation and reproduction in crustacea, *Am. Zool.*, 33, 403-411 (1993).
  19. Taketomi, Y., Nishikawa, S. and Koga, S. : Testis and androgenic gland during development of external sexual characteristics of the crayfish *Procambarus clarkii*, *J. Crust. Biol.*, 16(1), 24-34(1996).
  20. Okumura, T., Hara, M., Hara M. and Okiyama, M. : Possible roles of the androgenic gland in male reproduction in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii*, VIII *International Congress of Comparative Endocrinology*. 73-77(1997).
  21. Payen, G., Chim, L., Laubier-Bonichon, A. and Charniaux-Cotton, H. : The androgenic gland of the shrimp *Penaeus japonicus* Bate. Description, role and control by the eyestalks. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 46, 384(1982).