

산모양갈갈새우 (*Metapenaeopsis dalei*)의 탈피단계와 강모의 형태적 특징

최정화 · 홍성운
부경대학교 해양생물학과

Molt-staging and Setal Morphology of *Metapenaeopsis dalei* (Decapoda: Penaeidae)

Jung Haw CHOI and Sung Yun HONG
Department of Marine Biology, Pukyong National University,
Pusan 608-737, Korea

Molt-staging of *Metapenaeopsis dalei* was determined by microscopic observation on their setal development of dissected uropods. Five major stages (Stage A, B, C, D and E) were defined by the morphology of setal development. Premolt stage (Stage D) can be divided into 4 distinctive substages ($D_1 \sim D_4$) according to the premolting processes. The setal cones were formed at Stage B under the old cuticle, and the setal shafts were visible at the end of such Stage D_1 . The casting process of the old cuticle lasted less than 1 min. The molt stages in *M. dalei* thus are generally similar to those of other shrimp species.

Key words: *Metapenaeopsis dalei*, setal development, molt-staging

서 론

탈피는 갑각류의 전 생활사에 걸쳐 이들의 성장, 행동, 재생산 및 개체군 변화 등에 많은 영향을 미치며, 특히, 유용 갑각류들의 탈피 기작 및 주기에 관한 연구 결과들은 이들의 성장과 어획량 및 회유를 추측하는 중요한 자료가 된다 (Campbell, 1985). 그리고, 탈피 기작과 주기는 큐티클의 구조, 생화학적 요인 및 그 대상 종의 행동에 의해 많은 영향을 받는다 (Huner and Colvin, 1979). 이러한 갑각류 탈피에 관한 연구는 여러 탈피 단계의 특징을 관찰하는 것으로 가능하며, 특히 탈피단계별 특징은 개체군의 주요 탈피시기를 분석하는데 유용한 정보를 제공한다.

갑각류의 탈피에 관한 연구는 Drach (1939)가 *Cancer pagurus*와 *Maia squinado*를 이용, 이들의 탈피단계를 5단계로 세분화하였고, 각 단계별로 관찰되는 형태학적 특징은 다양한 갑각류의 탈피 연구에 직접 적용되거나, 응용되었다. 특히, Scheer (1960)에 의해 새우류의 탈피단계는 탈피 전 단계 (Stage D)의 조직학적인 관찰에 근거하여 7단계로 세분화되었다. Robertson et al. (1987)이 *Penaeus setiferus*와 *Penaeus stylirostris*의 탈피 단계를 6단계로 나누었고, Smith and Dall (1985)은 *Penaeus esculentus*의 탈피 단계를 5단계로 나누었다. 앞에서와 같은 탈피단계에 관한 몇몇 선행된 연구들 (e.g., Drach, 1939; Scheer, 1960; Smith and Dall, 1985; Robertson et al., 1987)은 주로 Stage D를 세분화하는 것을 중심으로 이루어졌다. 그러나, 새우류의 탈피단계를 보다 구체화시켜 early postmolt (Stage A)와 late postmolt (Stage B)의 차이점을 관찰, 기술하거나, 이들 단계의 형태적 특징을 상세히 기재한 연구는 많지 않다. 특히, 이들 세부 탈피 단계 (Stage A 및 B)의 정의는 학자들에 따라 조금씩 차이를 보이고 있으며 (Scheer, 1960; Peebles, 1977; Hunter and Uglow, 1998), Lyle and MacDonald (1983)는 위의 두 단계를 하나로 묶어 postmolt 단계

로 취급하기도 하였다.

새우류 탈피 단계에 관한 이전 연구자들의 관찰 및 실험은 주로 새우의 미지 (uropod)와 복지 (pleopod)를 이용하여 이루어졌다. 미지를 이용한 연구로는 Huner and Colvin (1979)이 *Penaeus californiensis*와 *P. stylirostris*를 이용하여 2종의 탈피주기와 탈피기간을 밝힌 것과 Smith and Dall (1985)이 *P. esculentus*를 이용, 이종의 탈피단계를 사진과 그림으로 관찰, 보고한 것 등이 있다. 복지를 이용한 연구로는 Schafer (1968)가 *Penaeus drorarum*의 탈피 단계와 탈피기간을 밝힌 것과, Longmuir (1983)가 *P. merguensis*의 강모 발달 과정을 보고한 것 등이 있다. 따라서, 지금까지 새우류 탈피단계의 연구는 주로 미지와 복지 중 하나를 선택, 그것의 일부분을 절개, 관찰하는 방법으로 이루어졌다. 하지만, Peebles (1977)는 이러한 방법으로 탈피 단계의 변화를 관찰하는데 어려움이 있다고 지적하였다.

본 연구에서는 선행된 탈피 주기에 관한 연구 결과를 바탕으로 *Metapenaeopsis dalei*의 미지와 복지전체의 발달과정을 관찰하고, 각 과정의 진행정도에 따라 탈피 단계를 판정한 뒤, 미지의 일부분을 절개하여 탈피단계별 형태적 특징과 강모의 변화를 기술하고, 기 보고된 미지를 이용한 연구 및 복지를 이용한 연구 결과들과의 차이점을 비교, 검토하였다.

재료 및 방법

실험에서 사용된 *Metapenaeopsis dalei* (갑각장: 13 ± 2 mm)는 경남 통영 (34°, 30'N, 128°, 40'E)에서 1999년 3월부터 5월 사이 새우조망을 이용하여 수심 약 25 m에서 채집되었다. 채집된 개체는 채집 즉시 산소 포장하여 실험실로 옮겨, 플라스틱 사각수조 (2 L)에 개별 사육하였다 ($20 \pm 2^\circ\text{C}$, $34 \pm 1\%$). 사육 중 각 개체별 탈피 개시시기를 기록한 후, 매일 탈피 경과시간이 다른 개체를 선택하여

탈피 과정 및 단계를 관찰하였다. 선택된 개체는 해부용 가위를 이용하여 살아 있는 상태로 미지를 절단하였다. 각 탈피 단계의 경과 시간이 매우 짧은 것을 감안, 절개한 미지는 관찰 및 촬영을 위해 여과한 해수에 넣어 6~7시간 동안 -10~-5°C로 냉동 보관하였다. 냉동된 미지는 슬라이드 글라스에 옮긴 뒤 커버 글라스로 덮어 Olympus BX-5 현미경의 40, 100, 200배의 배율로써 관찰, 촬영하였다. 촬영에 사용한 필름은 ASA 25 저감도 칼라 필름이었다. 냉동에 의한 형태 변이를 파악하기 위해 매 실험 시마다 5개체 이상의 냉동된 개체와 신선한 개체를 현미경하에서 관찰한 결과 형태적 차이가 없는 것으로 나타났다. 탈피단계는 기 보고된 미지를 이용한 연구 결과들 (Oh, 1999; Smith and Dall, 1985; Scheer, 1960)과 비교하여 판정하였으며, Stage D는 Scheer (1960)과 Stevenson (1972)이 제시한 각 하위 단계의 특징에 따라 5단계 (D₀, D₁, D₂, D₃ and D₄)로 세분화하였고, Stage D₁은 다시 3개로 세분화하였다.

결 과

*Metapenaeopsis dalei*의 탈피단계는 큐티클과 강모의 발달 상태에 따라 Stage A (early postmolt), Stage B (late postmolt), Stage C (intermolt), Stage D (premolt), Stage E (ecdysis) 등의 5 단계로 구분되었다. 미지의 바깥다리 관찰부위와 탈피단계의 기체에 사용된 용어는 모식도와 함께 나타내었다 (Fig. 1).

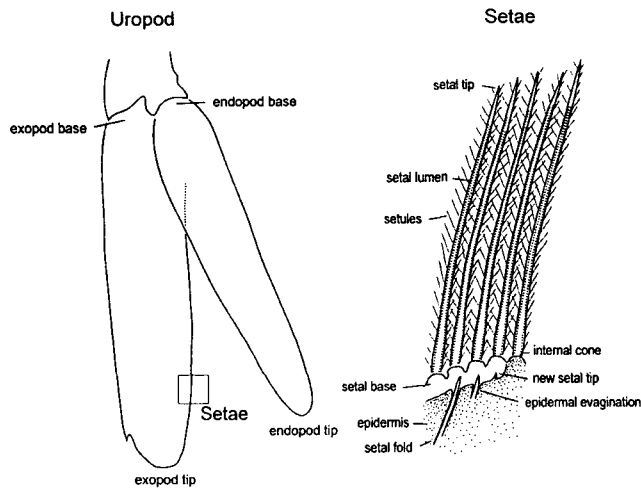


Fig. 1. *Metapenaeopsis dalei*. Diagrammatic representation of uropod and setae indicating terminology used for description of molting-stage.

1. Stage A: Early postmolt (Fig. 2A)

새로운 외골격은 부드럽고 매끄럽다. 강모 속이 epidermis의 cellular matrix로 채워졌으며, setal base가 cellular matrix로 채워졌다. 이 기간동안 새우는 움직임이 매우 적었고, 먹이를 섭이 하지 않았다.

2. Stage B: Late postmolt (Fig. 2B)

Stage B에서는 setal base에 internal setal cone이 형성되기 시

작하였으며, setal cone은 cellular matrix가 수축되면서 더욱 형태가 뚜렷해졌고, setal base는 epidermis의 matrix로 채워졌다.

3. Stage C: Intermolt (Fig. 2C)

Stage C에서는 외골격이 딱딱해지기 시작하였으며, 새롭게 생성된 강모의 기부 위쪽으로 setal cone이 완전한 형태를 갖추기 시작하였다. Setal cone 윗 부분에서는 미량의 cellular matrix만이 관찰되었다. Setal base는 epidermis로 이루어져 있었다.

4. Stage D: Premolt

4-1 Stage D₀: Early premolt (Fig. 2D)

Stage D₀ (apolysis)는 큐티클로부터 epidermis가 수축, 분리되었다. 초기에는 이러한 분리현상을 관찰하기 어렵지만, 후기에는 setal base 기부에서 큐티클과 epidermis의 분리가 진행되면서 보다 뚜렷한 외곽선의 형태가 나타난다.

4-2 Stage D₁: New setal development

Stage D₁ (setogenesis)은 epidermis에서 새로운 강모가 생성되며, 이 단계는 강모의 발달 정도에 따라 다시 3개의 세부단계 (D₁', D₁'', D₁'')로 나눌 수 있다.

4-2-1 Stage D₁' : Setal tip formation (Fig. 2E)

Stage D₁'은 수축한 epidermis로부터 새로운 setal tips가 나타났으며, 나타난 setal tips는 큐티클까지 미치지 못한다. 이러한 epidermis의 수축현상은 일정하지 않았으며, 탈피의 진행이 빠른 쪽에서 먼저 나타났다.

4-2-2 Stage D₁'' : Epidermal invagination (Fig. 2F)

Stage D₁''는 생성된 강모의 발단 부위 함입이 점점 epidermis로 깊어졌고, 함입의 전단부에는 약간의 융기된 형태가 나타난다. 함입된 부분의 2/3정도까지 강모의 형태가 뚜렷하게 나타났으며, tubular sheaths의 모습은 관찰할 수 없고, epidermis의 표면은 불규칙한 형태다.

4-2-3 Stage D₁''' : Completion of epidermal invagination (Fig. 3A)

강모의 발달이 최대한의 epidermis 함입으로 인하여 완전하게 생성되고, 강모 함입부분이 뚜렷이 구별되어진다. Epidermis의 상층부는 불규칙한 모양이며, epidermis 내에서 새로 생성된 setal shafts가 보이고, epidermis가 수축한 투명 부분에서는 barbules가 관찰된다. Epidermis의 상층부에서 tubular sheaths의 생성이 관찰된다.

4-3 Stage D₂: Exoskeleton synthesis (Fig. 3B)

새로운 큐티클이 완전하게 형태를 갖추며, 꽃다발 모양의 setal shafts 형태가 뚜렷해지면서 epidermis의 외곽선에 굴곡이 선명하게 나타난다. 생성된 강모가 setal shafts의 바깥으로 약간 솟아오르며, epidermis의 수축으로 투명해진 부분에서 강모와 barbules가 나타난다.

4-4 Stage D₃~D₄: Late and final premolt (Fig. 3C)

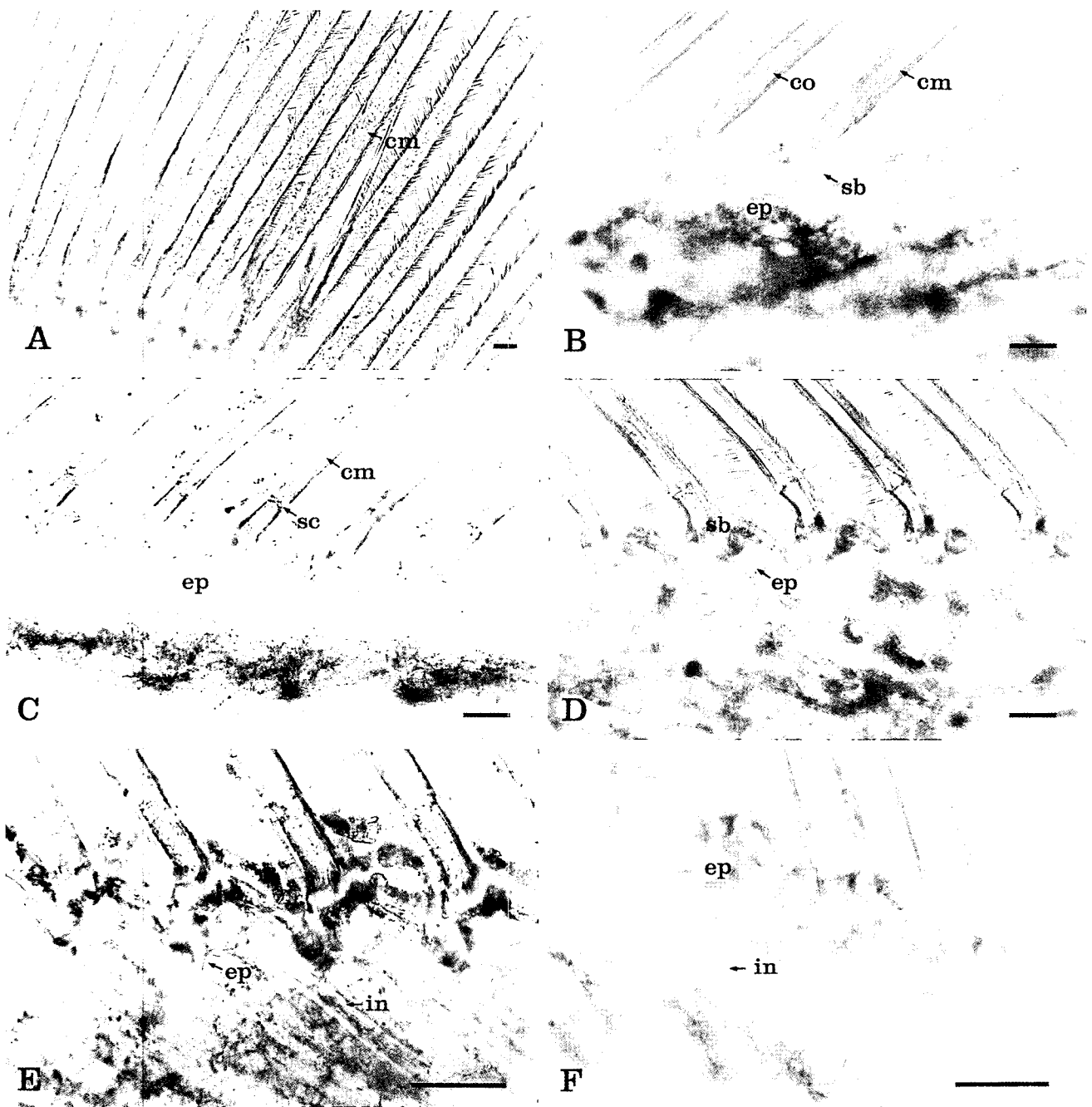


Fig. 2. Photomicrographs of uropods and setae. A, Stage A; B, Stage B; C, Stage C; D, Stage D; E, Stage D'; F, Stage D''; cm, cellular matrix; co, matrix constriction; ep, epidermis; in, epidermal invagination; sb, setal base; sc, internal setal cone. Scale bars=200 μ m.

큐티클층 내에 있는 물질들이 새로 생성된 강모로 흡입되며, setal articulation의 형태가 뚜렷하게 나타나고, 새로운 강모가 setal shafts 바깥으로 완전하게 솟아 오른다. 즉 곧이어 탈피가 진행되는 과정이라고 할 수 있는 단계이다.

5. Stage E: Ecdysis (Fig. 3D)

탈피각이 벗겨지며, setal shafts로부터 새로운 강모가 완전하게

펼쳐진 상태가 된다.

고 찰

본 연구에서 관찰된 *Metapenaeopsis dalei*의 탈피 기작, 단계와 강모의 발달과정은 다른 몇몇 새우류 (*Leander xiphias* and *Processa edulis edulis* by Scheer, 1960; *Homarus americanus* by

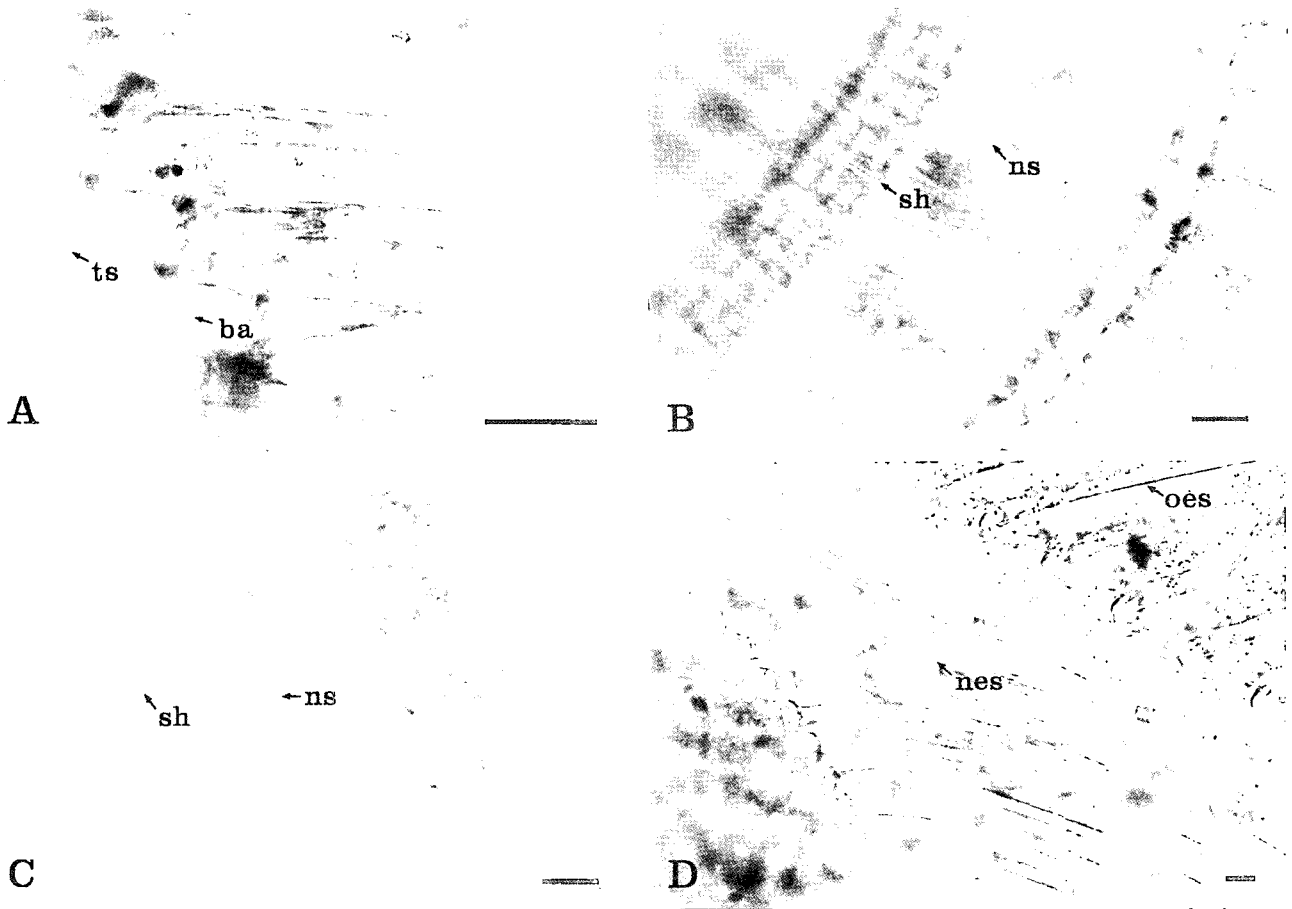


Fig. 3. Photomicrographs of uropods and setae. A, Stage D₁''; B, Stage D₂; C, Stage D₃₋₄; D, Stage, E; ba, barbule; nes, new exoskeleton; ns, new setae; oes, old exoskeleton; sh, setal shaft; ts, tubular sheath. Scale bars=200 μ m.

Aiken, 1973; *Parastacoides tasmanicus* by Mills and Lake, 1975; *Panulirus marginatus* by Lyle and MacDonald, 1983; *Penaeus merguensis* by Longmuir, 1983; *Crangon crangon* by Oh, 1999) 에서 보고되었던 것과 큰 차이를 보이지 않는다.

새우류의 탈피 기작과 강모의 발달에 관한 연구는 절개에 의한 사망률을 줄이기 위해 주로 복지를 많이 이용하였다 (Longmuir, 1983). 하지만, Smith and Dall (1985)은 복지를 이용한 탈피단계의 관찰은 복지의 다양한 색소포와 미세 강모에 의해 epidermis의 미세한 변화를 관찰하기 어렵다고 보고하였다. 그러나, *M. dalei*의 미지를 이용한 본 연구에서는 복지에 비해 색소포의 형태가 단순하고, 그 수가 적어 epidermis의 변화를 관찰하기가 용이하였을 뿐만 아니라, 미세강모의 수와 크기가 적고, 강모에 부착된 이물질이 복지에 비해 적어 촬영을 통한 관찰이 용이하였다. 따라서, 새우류의 탈피 기작 및 강모의 발달에 관한 실험을 위한 관찰 부위는 미지가 적당할 것으로 여겨진다.

*M. dalei*의 Stage A 특징으로는 강모와 setal base에 cellular matrix가 채워지는 시기라고 정의할 수 있다. 이러한 결과는 Oh (1999)에 의해 제시된 *C. crangon*에서 강모와 setal base에 cellular matrix가 채워지는 시기라는 것과 Longmuir (1983)에 의해 *P. merguensis*에서 모든 강모가 투명한 cellular matrix로 채워지는

시기라는 연구결과와 유사하였다. Hunter and Uglow (1998)는 *C. crangon*의 Stage A 단계를 setal lumen내의 cellular matrix가 수축되기 시작하는 것으로 정의하였으나, 이러한 현상은 본 연구에서 관찰되지 않았다. 하지만, 본 연구에서는 Stage B에서 setal lumen 내 matrix의 수축이 뚜렷하게 관찰되었으며, 이로 인해 setal lumen이 매우 투명하게 되었고, internal cone이 생성되기 시작하는 것을 관찰할 수 있었다. 따라서, Stage B는 setal cone이 setal lumen내의 matrix 응축으로 cellular matrix를 수축시켜 생성되는 시기라고 할 수 있다. 이러한 연구 결과는 복지를 통한 관찰의 결과 (Longmuir, 1983; Oh, 1999) 뿐만 아니라 미지를 이용한 연구 결과에서도 나타났다 (Scheer, 1960; Peebles, 1977). 그러나, Reaka (1975)는 internal cone이 관찰 종과 개체에 따라 형태가 매우 다른 것으로 보고하였으며, 이러한 연구 결과로 일부 학자들은 Stage A와 B를 하나의 단계로 언급되기도 하였다 (Lyle and MacDonald, 1983). Reaka (1975)와 Van Herp and Bellen-Humbert (1978)는 nervous fibers의 생성에 따라 Stage A와 B를 나누기도 하였으나, 본 연구에서는 *M. dalei*의 Stage A와 B단계에서 nervous fibers의 생성을 관찰하였으나, 생성정도는 개체간의 차이가 많아 탈피단계를 구분하는데 이용하기 어려웠다. 따라서, 미지를 이용한 Stage A와 B의 구별은 internal cone의 생성 유무가

중요한 판별 기준이 될 것으로 보여진다.

Stage D는 갑각류의 탈피 연구에서 종에 따라 가장 다양한 sub-stage를 가진 단계였다. Stage D₀는 Jenkin and Hinton (1966)이 지적한 바와 같이 apolysis가 일어나는 단계, 즉 외골격으로부터 epidermis가 떨어져 외골격의 형태가 뚜렷하게 나타나는 시기이다. 이러한 것은 Longmuir (1983)와 Oh (1999)에 의해서도 보고되었다. Stage D₁은 Scheer (1960)가 *L. xiphoas*, *Processa acutirostris* 및 *P. edulis edulis*에서 밝혀진 것과 같이 *M. dalei*에 있어서도 강모가 생성되는 시기였다. Longmuir (1983)는 Stage D₁'에서 생성된 강모가 복지의 중앙부위보다 끝부분에서 관찰하기 어렵고, 생성되는 시기 또한 차이가 있다고 보고하고 있으나, 본 연구에서는 강모의 생성이 미지에서 비교적 비슷한 시기에 생성되는 것을 관찰하였다. Stage D₁'에서 Longmuir (1983)는 *P. merguensis*에서 setal base spur가 나타난다고 보고하였고, Oh (1999)는 *C. crangon*에서 tubular sheath가 나타난다고 보고하였다. 하지만, *M. dalei*에서는 setal base spur는 관찰되지 않았으나, tubular sheath가 관찰되었다.

요 약

*Metapenaeopsis dalei*의 탈피과정 및 기작을 구명하기 위하여 1999년 3월부터 5월 사이에 통영 용초도 주변 해역에서 채집된 갑각장 13±2 mm의 개체를 사용하였다. 강모의 발달과 탈피단계는 미지 부분을 절개, 현미경으로 관찰하여 그 미세구조를 바탕으로 판정하였다. *M. dalei*의 주 탈피단계는 5개 (Stage A, B, C, D와 E)로 나눌 수 있었다. Stage B에서는 setal cone의 생성을 확인할 수 있었으며, Stage D₁'에서는 setal shafts을 관찰할 수 있었다. 탈피단계 (Stage E)는 매우 빠르게 진행되어, 1분을 초과하지 않았다.

참 고 문 헌

- Aiken, D.E. 1973. Proecdysis, setal development, and molt prediction in the American lobster (*Homarus americanus*). J. Fish. Res. Bd. Can., 30, 1337~1344.
- Campbell, A. 1985. Application of a yield and egg-per-recruit model to the lobster fishery in the Bay of Fundy. North Am. Fish. Manag., 5, 91~104.
- Drach, P. 1939. Mue et cycle d'intermue chez les Crustaces decapodes. Ann. Inst. Oceanogr., 19, 103~391 (in Franch).
- Huner, J.V. and L.B. Colvin. 1979. Observations on the molt cycles of two species of juvenile shrimp, *Penaeus californiensis* and *Penaeus stylirostris* (Decapoda: Crustacea). Proc. Nat'l. Shellfish. Assoc., 69, 77~84.
- Hunter, D.A. and R.F. Uglow. 1998. Setal development and moult staging in the shrimp *Crangon crangon* (L.) (Crustacea: Decapoda: Crangonidae). Ophelia, 49, 195~209.
- Jenkin, P.M. and H.E. Hinton. 1966. Apolysis in arthropod moulting cycles. Nature, 221, 871.
- Longmuir, E. 1983. Setal development, moult-staging and ecdysis in the banana prawn *Penaeus merguensis*. Mar. Biol., 77, 183~190.
- Lyle, W.G. and C.D. MacDonald. 1983. Molt stage determination in the Hawaiian spiny lobster *Panulirus marginatus*. J. Crust. Biol., 3, 208~216.
- Mills, B.J. and P.S. Lake. 1975. Setal development and moult staging in the crayfish *Parastacoides tasmanicus* (Erichson), (Decapoda, Parastacidae). Aust. J. Mar. Freshw. Res., 20, 103~107.
- Oh, C.W. 1999. Life history and population dynamics of the crangonid shrimps *Crangon crangon* and *Philoceras trispinosus* in Port Erin Bay, Isle of Man. Ph.D. Thesis, Univ. Liverpool, Liverpool, 188 pp.
- Peebles, J.B. 1977. A rapid technique for molt staging in live *Macrobrachium rosenbergii*. Aquaculture, 12, 173~180.
- Reaka, M.L. 1975. Moulting in stomatopod crustacean. I. Stages of the molt cycle, setagenesis and morphology. J. Morphol., 146, 55~80.
- Robertson, L., W. Bray, J. Leung-Trujillo and A. Lawrence. 1987. Practical molt staging of *Penaeus setiferus* and *Penaeus stylirostris*. J. World Aquacult. Soc., 18, 180~195.
- Schafer, H.J. 1968. The determination of some stages of the molting cycle of *Penaeus duorarum*, by microscopic examination of the setae of the endopodites of pleopods. FAO Fish. Rep., 2, 381~391.
- Scheer, B.T. 1960. Aspects of the intermolt cycle in natantians. Comp. Biochem. Physiol., 1, 3~18.
- Smith, D.M. and W. Dall. 1985. Molt staging the tiger prawn *Penaeus esculentus*. In *Second Australian National Prawn Seminar*, P.C. Rothlisberg, B.J. Hill and D.J. Staples, eds. NPS2, Cleveland, Australia, pp. 85~93.
- Stevenson, J.R. 1972. Changing activities of the crustacean epidermis during the molting cycle. Am. Zool., 12, 373~380.
- Van Herp, F. and C. Bellon-Humbert. 1978. Setal development and molt prediction in the larvae and adults of the crayfish, *Astacus leptodactylus* (Nordmann, 1842). Aquaculture, 14, 289~301.

2000년 7월 12일 접수

2001년 1월 13일 수리