

살오징어 *Todarodes pacificus* 수컷 생식기관의 미세해부학적 구조

신소령 · 이정식*

전남대학교 수산생명의학과

Microanatomical Structure of Male Reproductive Organ in the Common Squid, *Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae)

So Ryung Shin, Jung Sick Lee*

Department of Aqualife Medicine, Chonnam National University, Yeosu 59626, Korea

Corresponding Author

Jung Sick Lee

Department of Aqualife Medicine,
Chonnam National University, Yeosu
59626, Korea

E-mail : ljs@jnu.ac.kr

Received : May 29, 2023

Revised : May 31, 2023

Accepted : June 03, 2023

연구에서는 두족류의 생식생태를 이해하기 위하여 우리나라 주요 두족류인 살오징어 *Todarodes pacificus* 수컷의 생식기관과 정포의 미세해부학적 구조를 기재하였다. 살오징어는 자웅이체로 외투막에 투과되는 생식기관의 색과 교접완을 통하여 암, 수를 구분할 수 있는 성적이형을 가진다. 수컷 생식기관은 정소, 1차 수정관, 정포선, 정포낭, 2차 수정관으로 구성된다. 살오징어의 수컷은 정포 형성기관인 정포선과 같은 특수화된 생식기관을 가진다. 정소는 조직학적으로 정세관형이었다. 1차 수정관은 정소의 후방부터 정포선까지 연결된 가늘고 긴 역삼각형의 용수철 형태였다. 내부에는 H-E 염색에서 호염기성으로 반응하는 정자가 가득 차 있었다. 정포선은 1차 수정관과 정포낭에 연결된 불규칙한 타원형으로 내부에는 다수의 관상선이 존재하였다. 정포낭은 정포선과 2차 수정관 사이에 위치하는 관 구조로 내강에서는 다수의 정포가 확인되었다. 2차 수정관은 정포낭의 후방부에 연결되며, 내부에 정포를 갖고 있었다. 정포는 길이 약 22 mm의 길고 투명한 관 형태로 내부에는 정자 덩어리를 갖고 있었다.

This study was performed to understand the reproductive ecology of cephalopods, described the microanatomical structure of the male reproductive organs and spermatophore in the common squid, *Todarodes pacificus*, a major cephalopods in Korea. The common squid was gonochorism and had sexual dimorphism, the color of the reproductive organs reflected on the mantle and the presence of the hectocotylus. Male reproductive organs were composed of testis, primary vas deferens, spermatophoric gland (seminal vesicle), spermatophoric sac (Needham's sac) and secondary vas deferens. The male has specialized reproductive organs such as the spermatophore forming organ, spermatophoric gland. Testis was histologically a seminiferous tubule type. The primary vas deferens was a thin and inverted triangular spring-like form that connected from the rear of the testis to the spermatophoric gland. Inside, it was filled with sperm of basophilic in H-E stain. The spermatophoric gland is an irregular oval connected to the primary vas deferens and spermatophoric sac, and there were a number of tubular glands. The spermatophoric sac is a tubular structure located between spermatophoric gland and secondary vas deferens, and a number of spermatophores have been identified in the lumen. The secondary vas deferens was connected to the posterior of the spermatophoric sac and had a spermatophore inside. The spermatophore was a long, transparent tube about 22 mm long, with a sperm mass inside.

Keywords: *Todarodes pacificus*(살오징어), Male reproductive organ(수컷 생식기관), Spermatophore(정포)

서론

두족류는 성장이 매우 빠르고 일생에 한번의 생식과정을 거친 후 죽는 것으로 알려져 있다(Mangold and Boyle, 1987). 이와 같이 수명이 짧은 종의 생식활동은 물리적, 생물학적 환경에 크게 좌우된다(Lipiński et al., 1998). 수서동물의 수정은 수정장소에 따라 체외수정과 체내수정으로 구분되는데, 체내수정종은 일반적으로 정자를 현탁액의 형태로 암컷에게 전달한다. 하지만 도롱뇽 *Hynobius leechii* (Dunn, 1923)을 비롯하여 경골어류인 인상어 *Neoditrema ransonneti* (Lee et al., 2001), 갑각류(Subramoniam, 1993), 두족류(Marian, 2015) 수컷은 정자를 정포(spermatophore) 형태로 암컷에게 전달한다. 정포를 갖는 종은 정포 형성을 위한 분비선과 같은 생식기관이 분화되어 있다(Drew, 1919; Lopez Greco et al., 2007). 두족류 가운데 *Loligo pealii*에서 정포는 정소에서 만들어진 정자가 수정관을 통해 정포선으로 이동하면서 형성된다(Drew, 1919). 하지만 살오징어 *Todarodes pacificus*에서 이러한 정포 형성기관에 관한 연구는 전무하다.

살오징어는 개안목(Oegopsida), 살오징어과(Ommastrephidae)에 속하는 두족류로 한국에서는 참살오징어속(*Todarodes*)에 속하는 유일한 종으로 한국을 비롯한 일본, 중국에서 상업적으로 매우 중요한 위치에 있다(Worms, 2023). 본 연구는 살오징어 수컷의 생식기관과 정포의 구조를 기재하여 생식생물학적 기초자료를 제공하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 재료

본 연구에서는 살오징어 성체(ML 19.3 cm)의 생체시료(n=20)를 사용하였다(Fig. 1).

2. 방법

2.1. 해부학적 구조

살오징어의 해부학적 구조는 해부 후, 외투강 내 기관계의 위치와 형태 등을 이미지 촬영 및 해부현미경을 이용하여 기재하였다.

2.2. 조직학적 분석

광학현미경 표본은 생식기관을 적출하여 2.5% glutaraldehyde 용액에 24시간 고정 후, 파라핀 절편법에 따라 3~5 μm 두께로 연속절편하여 제작하였다. 조직표본은 Mayer's hematoxylin-0.5% eosin (H-E) 이중염색, Masson 삼중염색, alcian blue-periodic acid and Schiff's solution (AB-PAS, pH 2.5) 반응을 실시하였다.

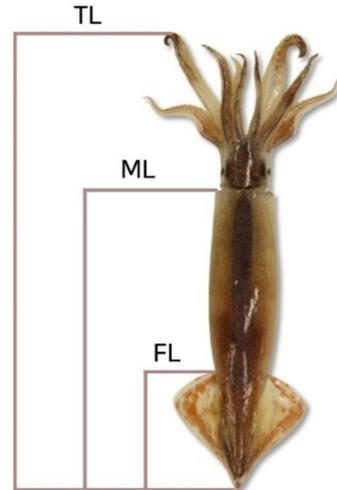


Fig. 1. Morphometric characteristics of the common squid, *Todarodes pacificus*. FL: fin length, ML: mantle length, TL: total length.

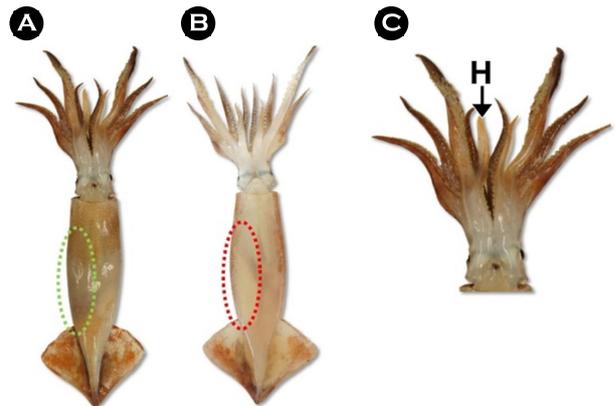


Fig. 2. Sexual dimorphism of the common squid, *Todarodes pacificus*. A: male, B: female, C: arms of male, H: hectocotylus.

결과 및 고찰

1. 해부학적 구조

살오징어는 외투막으로 투과되는 생식기관의 색으로 암, 수를 구분할 수 있었다. 수컷은 정소의 색이 외투막을 통하여 하얗게 투과되며, 암컷은 난포선(nidamental gland)과 성숙된 난소로 인해 옅은 노란색으로 투과되었다(Fig. 2A, B). 살오징어는 여덟 개의 팔과 두 개의 촉수를 가지는 십완류로 수컷의 오른쪽 네 번째 팔은 교접완으로 다른 팔보다 상대적으로 두껍고 짧았으며, 말단부가 확장된 작은 손가락 모양이었다. 교접완의 뒤쪽면은 흡반들이 존

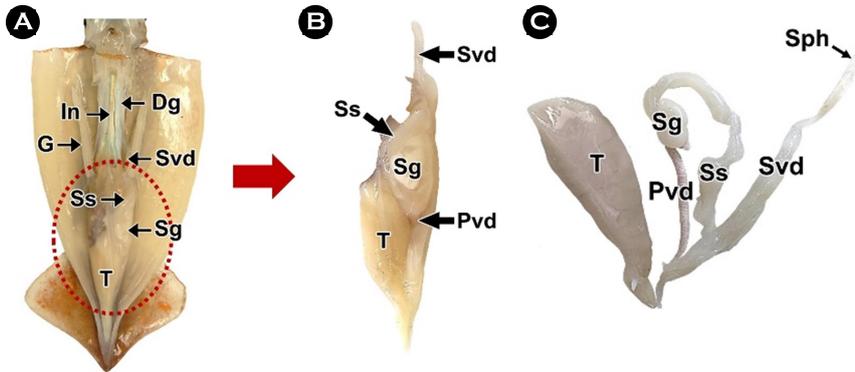


Fig. 3. Anatomy (A) and male reproductive system (B and C) of the common squid, *Todarodes pacificus*. Dg: digestive gland, G: gill, In: ink sac, Pvd: primary vas deferens, Sg: spermatophoric gland, Sph: spermatophore, Ss: spermatophoric sac, Svd: secondary vas deferens, T: testis.

재하지 않았다(Fig. 2C). 해부하였을 때, 내장낭 위쪽 가운데 소화선이 위치하고 그 위를 얇은 관 형태의 소화관이 지나가고 있었다. 소화선의 양쪽에는 한 쌍의 아가미가 존재하였고 소화선 아래에는 생식기관이 위치하였다(Fig. 3A).

수컷 생식기관은 정소(testis), 1차 수정관(primary vas deferens), 정포선(spermatophoric gland, seminal vesicle), 정포낭(spermatophoric sac, Needham's sac), 2차 수정관(secondary vas deferens)으로 구성되었다(Fig. 3B, C). 정소는 유백색의 긴 주머니 형태로 양지느러미 가운데 부분의 외투강 내에 위치하며, 정소의 후방에는 1차 수정관이 존재하였다. 정포선은 불규칙한 타원형으로 1차 수정관과 정포낭 사이에 위치하였다. 정포낭은 길이가 긴 불투명한 관 형태로 두께가 불규칙하였다. 2차 수정관은 균일한 두께의 관으로 정포낭의 후방부와 연결되어 있었다(Fig. 3B, C).

두족류의 성은 자웅이체로 다른 연체동물에서 볼 수 있는 동시자웅동체 또는 성전환 현상을 보이지 않는다(Hanlon and Messenger, 2018). 십완상목(Decapodiformes)에 속하는 대부분의 종들은 성적이형을 가짐으로써 암컷과 수컷을 구분할 수 있다(Arnold and Williams-Arnold, 1977). *Loligo pealei*는 지느러미 사이 외투막의 빛깔로 암, 수를 구분할 수 있는데 수컷은 정소로 인해 흰색으로 투과되며, 암컷은 난포선으로 인해 옅은 붉은색을 나타낸다(Arnold and Williams-Arnold, 1977). 살오징어에서는 외투막에서 투과되는 생식소의 색과 교접완의 유무로 암, 수를 구분할 수 있다. 대부분의 두족류 수컷은 교접완이라는 변형된 한 개의 팔을 갖고 있다. 교접완은 수컷이 2차 수정관의 정포를 암컷으로 전달하는 수단으로 구조와 위치는 종 특이성을 가진다(Hanlon and Messenger, 2018). *Idiosepius paradoxus*와 *Sepiolo aurantiaca*는 두 개의 교접완을 가진다(Sato et al., 2013). 반면 살오징어는 한 개의 교접완을 가지며, 몇 초 가량의 짧은 순간에 교접완을 이용하여 암컷에게 정포를 전달한다(Sakurai et al., 2003; Hanlon and Messenger, 2018).

십완류의 수컷 생식기관은 testis, vas deferens, complex spermatophoric organ, vas efferens, spermatophoric sac, penis로 구성되며(Arnold and Williams-Arnold, 1977), 심해 오징어인 *Histioteuthis*

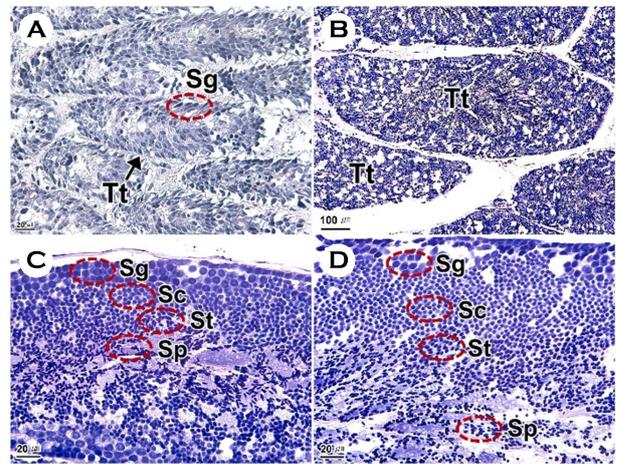


Fig. 4. Testicular histology of the common squid, *Todarodes pacificus*. Sc: spermatocytes, Sg: spermatogonia, Sp: sperm, St: spermatids, Tt: testicular tubule.

*bonnellii*의 수컷 생식기관은 spermatophoric organ, Needham's sac, spermatophoric duct, terminal organ으로 구성된다(Cuccu et al., 2014).

2. 조직학적 구조

2.1. 정소

정소는 역삼각형의 기다란 풍선 모양이었으며(Fig. 3C), 조직학적으로 정세관 형태였다(Fig. 4). 정세관에서는 피질부부터 수질부까지 정원세포, 정모세포, 정세포, 정자 순의 층상배열을 하고 있었다. 정원세포들은 정세관의 가장자리에 위치하며 세포의 형태는 원형이었다. 세포의 대부분은 핵이 차지하며, H-E 염색에서 hematoxylin에 푸르게 반응하였다. 정모세포는 원형으로 크기는 정원세포의 약 1/4이었고 H-E 염색 시 핵은 진한 푸른색, 세포질

은 연한 보라색으로 반응하였다. 정세포는 정모세포보다 핵이 더 응축되어 강한 호염기성으로 반응하였다. 정자들은 다발을 형성하여 정세관의 가운데에 위치하였으며, 핵은 막대모양으로 신장되어 있었다. H-E 염색 시 핵은 강한 호염기성으로 반응하였고 꼬리는 호산성으로 반응하였다(Fig. 4).

두족류 가운데 *Loligo vulgaris reynaudii*, *Sepia officinalis*와 참문어 *Octopus vulgaris*의 정소는 정세관 형태로 생식세포들이 발달 단계별 층상배열을 한다(Sauer and Lipiński, 1990; Anadón, 2019).

2.2. 1차 수정관

1차 수정관은 정소의 후방부터 정포선까지 연결된 가늘고 긴 역삼각형의 용수철 형태였다(Fig. 5A). 1차 수정관은 조직학적으로 외부의 결합조직층과 내부의 단층상피층으로 구성되며, 상피세포들은 섬모 원주형으로 내강은 정자로 가득 차 있었다(Fig. 5). 정자는 H-E 염색(Fig. 5B, C), Masson 삼중염색(Fig. 5D), AB-PAS (pH 2.5) 반응(Fig. 5E) 결과, 각각 남색, 자주색, 진한 푸른색으로 반응하였다.

정포를 형성하는 *Sepia*에서 1차 수정관은 정포 형성과정 중 정소에서 만들어진 정자를 덩어리 형태로 만든다(Blancquaert, 1925).

2.3. 정포선과 정포낭

정포선은 수정관과 정포낭에 연결된 백색의 불규칙한 타원형으로 수정관 하부에 위치하며(Fig. 3C, 6A), 다수의 관상선으로 구성되어 있었다(Fig. 6B). 관상선은 단층으로 섬모원주형 상피세포와 분비세포로 이루어졌다. 분비세포는 H-E 염색에서 공포상으로 관찰되었으며, AB-PAS (pH 2.5) 반응에서 푸르게 반응하였다(Fig. 6C, D). 관상선의 내강에서는 타원형의 여러 개의 동심원상의 막으로 싸여 있는 정포가 관찰되었다. 정포막은 H-E 염색에서 보라색, Masson 삼중염색에서 붉은색, AB-PAS (pH 2.5) 반응에서 푸른색으로 반응하였다(Fig. 6C, D, E).

정포낭은 정포선과 2차 수정관 사이에 위치하는 반투명한 관으로(Fig. 3C, 7A) 상피층은 단층의 상피세포와 분비세포로 구성되며, 분비세포는 Masson 삼중염색에서 연녹색, AB-PAS (pH 2.5) 반

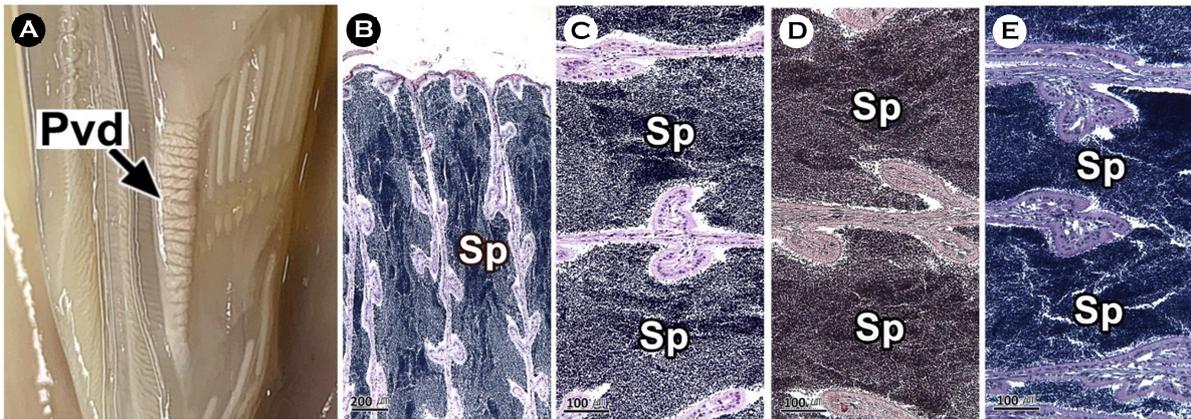


Fig. 5. Morphology (A) and histology (B-E) of primary vas deferens of the male common squid, *Todarodes pacificus*. B and C: H-E stain, D: Masson's trichrome stain, E: AB-PAS (pH 2.5) reaction. Sp: sperm, Pvd: primary vas deferens.

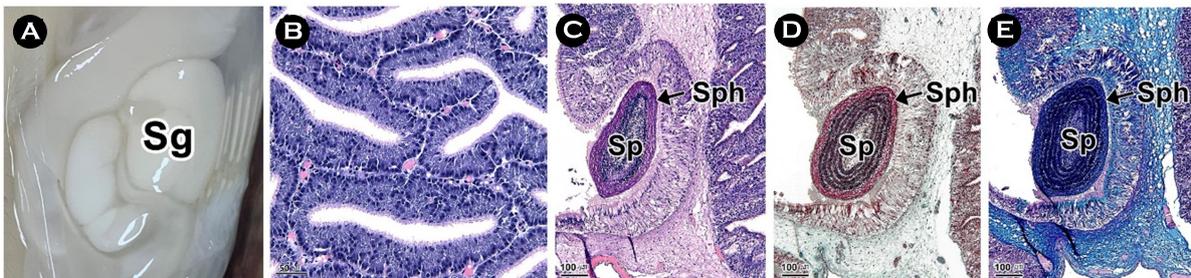


Fig. 6. Morphology (A) and histology (B-E) of spermatophoric gland of the common squid, *Todarodes pacificus*. B and C: H-E stain, D: Masson's trichrome stain, E: AB-PAS (pH 2.5) reaction. Sg: spermatophoric gland, Sp: sperm, Sph: spermatophore.

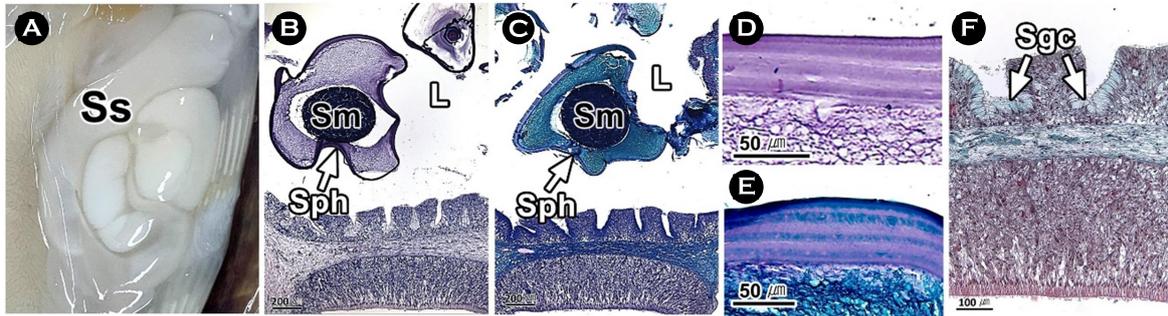


Fig. 7. Morphology (A) and histology (B-F) of spermatophoric sac of the common squid, *Todarodes pacificus*. D and E: outer tunic of spermatophore. B and D: H-E stain. C and E: AB-PAS (pH 2.5) reaction. F: Masson's trichrome stain. L: lumen, Sgc: spermatophoric gland cell, Sm: sperm mass, Sph: spermatophore, Ss: spermatophoric sac.

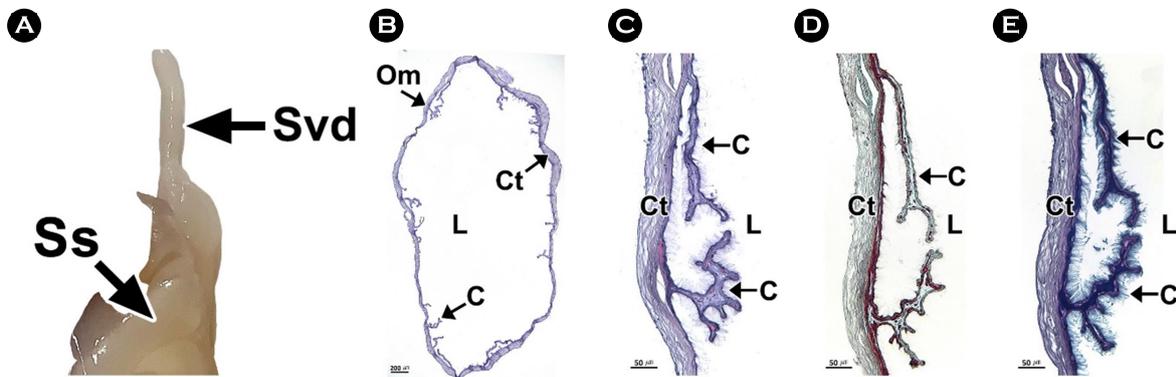


Fig. 8. Morphology (A) and histology (B-E) of secondary vas deferens in the male common squid, *Todarodes pacificus*. B and C: H-E stain, D: Masson's trichrome stain, E: AB-PAS (pH 2.5) reaction. C: cilia, Ct: connective tissue, L: lumen, Om: outer membrane, Ss: spermatophoric sac, Svd: secondary vas deferens.

응에서 푸른색으로 반응하였다(Fig. 7C, F). 정포낭의 내강에서는 정자 덩어리가 동심원상으로 응축되어 외부피막(outer tunic)이 형성된 다수의 정포가 확인되었다. 외부피막과 정자 덩어리 사이에는 H-E 염색 시 연보라색, AB-PAS (pH 2.5) 반응에서 푸른색으로 반응하는 물질로 채워져 있었다(Fig. 7B, C). 외부피막은 동심원상으로 여러 층이 쌓여 존재하였으며, H-E 염색 시 자주색, AB-PAS (pH 2.5) 반응에서 진한 보라색과 파란색이 교차로 반응하였다(Fig. 7D, E).

*Sepia*의 정포선은 크게 세 부분으로 구분되는데, 1차 수정관을 통과하여 정포선에 도달한 정자들은 정포선의 첫 번째 소낭에서 점액물질로 싸여진 "sperm rope"라 불리는 실린더를 형성한다. 이들이 좁은 관을 통과할 때 정자 덩어리는 더 단단해지고 점액물질로 코팅되어 두 번째 소낭의 홈(groove)으로 들어가게 되며, 발사체(ejaculatory apparatus)의 중심축이 형성된다. 정포에는 더 많은 분비물질이 코팅되고 세 번째 소낭으로 들어가 최종적으로 정포를 감싸주는 외부피막(outer tunic)에 싸이게 되며, 완성된 정포

는 정포낭으로 이동한다(Drew, 1919; Blancquaert, 1925).

2.4. 2차 수정관

2차 수정관은 정포낭의 후방부와 연결된 불투명한 관으로 길이는 외투장의 약 10%였다. 조직학적으로 외부로부터 외부상피층, 근육층, 결합조직층 및 단층의 섬모원주상피층으로 구성되어 있었다(Fig. 8).

두족류 수컷의 생식기관에 관한 연구에서 정포를 체외로 방출하는 마지막 기관을 *Histioteuthis bonnellii* (Cuccu et al., 2014)와 *Loligo pealeii* (Hanlon and Messenger, 2018)에서는 terminal organ이라 하였으며, 살오징어과(Ommastrephid) (Nigmatullin et al., 2003)와 꼴뚜기과(Loliginidae)의 *Lolliguncula diomedea* (León-Guzmán et al., 2020)에서는 penis로 기재되었다. 이와 같이 정포를 체외로 방출하는 마지막 관 구조라는 점에서 살오징어의 2차 수정관과 동일한 기관으로 판단된다.

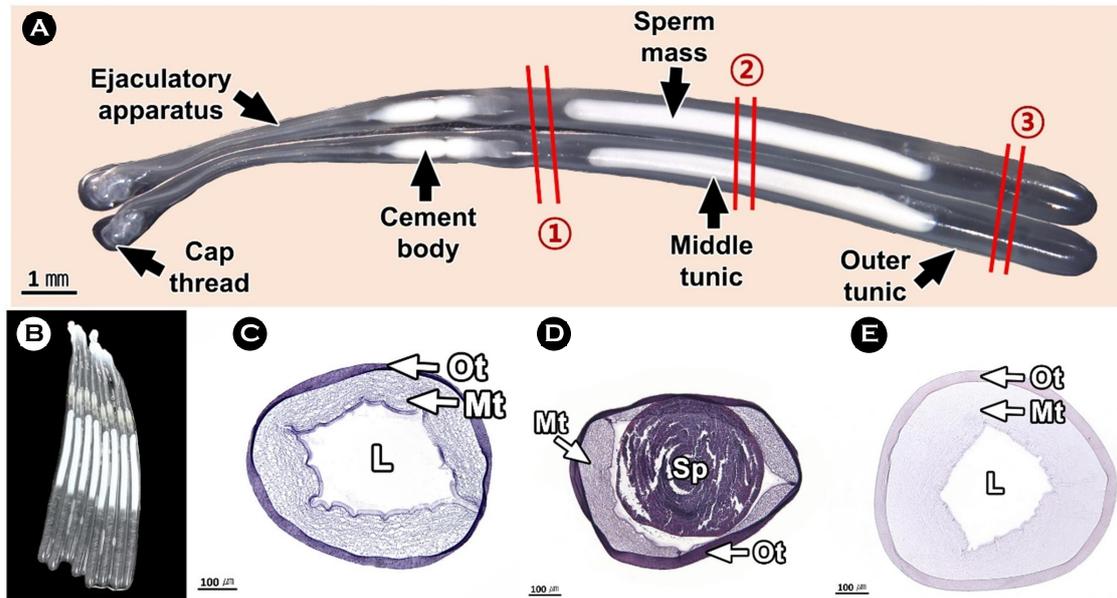


Fig. 9. Morphology (A and B) and histology (C-E) of the spermatophore of the common squid, *Todarodes pacificus*. C-E: cross section of spermatophore. C: ① of A, D: ② of A, E: ③ of A. H-E stain. L: lumen, Mt: matrix, Ot: outer tunic, Sp: sperm.

3. 정포

정포는 길이 약 22 mm, 중간 폭 약 1.1 mm의 가늘고 긴 곤봉 형태로 투명한 피막을 갖고 있었다. 정포의 상부와 하부는 투명하며, 중앙부는 정자들이 밀집된 부위로 흰색이었다(Fig. 9A). 정포는 크게 외부피막(outer tunic), 기질(matrix), 정자 덩어리(sperm mass), 고정체(cement body), 발사체(ejaculatory apparatus), 당김사(cap thread)로 구성된다(Fig. 9A). 정포의 외부피막은 다수의 미세섬유층이 동심원상으로 구성되었다(Fig. 9).

두족류에서 정포가 가지는 정자의 수와 정포의 길이는 종에 따라 다양하다. 오징어류인 *Loligo pealii*에서 약 7×10^6 개의 정자를 가지며(Austin et al., 1964), 문어 *Octopus dofein*에서는 약 3.7×10^{10} 개의 정자를 가진다(Mann et al., 1970). 정포의 길이는 오징어류인 *Histioteuthis bonnellii*에서 2.32~15.45 mm (Cuccu et al., 2014), *Loligo pealeii*는 8~16 mm, 문어류인 *Eledone moschata*는 약 8 mm, *Eledone cirrhosa*에서는 약 15 mm로 (Hanlon and Messenger, 2018) 살오징어의 정포 보다 짧은 것으로 보고되었다.

참고문헌

- Anadón R. 2019. Functional histology: the tissues of common coleoid cephalopods. Gestal C, Pascual S, Guerra Á, Fiorito G, Vieites JM (ed.), Handbook of pathogens and diseases in cephalopods. Springer, Berlin, pp 39-86.
- Arnold JM, Williams-Arnold LD. 1977. Cephalopoda: Decapoda. Giese AC, Pearse JS (ed.), Reproduction of marine invertebrates. Academic press, London, pp 243-290.
- Austin CR, Mann CL, Mann TRR. 1964. Spermatophores and spermatozoa of the squid *Loligo pealii*. Proc R Soc Lond B 161: 143-152.
- Blancquaert T. 1925. L'origine et la formation des spermatophores chez les céphalopodes décapodes. Cellule 36: 315-356.
- Cuccu D, Mereu M, Agus B, Cau A, Culurgioni J, Sabatini A, Jereb P. 2014. Male reproductive system and spermatophores production and storage in *Histioteuthis bonnellii* (Cephalopoda: Histioteuthidae): a look into deep-sea squids' reproductive strategy. Deep Sea Res Part I: Oceanogr 91: 86-93.
- Drew GA. 1919. Sexual activities of the squid *Loligo pealii* (Les.). II. The spermatophore; its structure, ejaculation and formation. J Morphol 32: 379-435.
- Dunn ER. 1923. The salamanders of the family Hynobiidae. Proc Am Acad Arts Sci 58: 445-523.
- Hanlon RT, Messenger JB. 2018. Reproductive behavior. Hanlon RT, Messenger JB (ed.), Cephalopod behaviour. Cambridge University Press, Cambridge, pp 148-205.
- Lee JS, Jeong SY, Chung EY. 2001. Formation and structure of the spermatozeugmata of *Neoditram ransonneti* (Perciformes: Embiotocidae). Dev Reprod 5: 145-150.

- León-Guzmán SS, Alejo-Plata MDC, Morales-Bojórquez E, Benítez-Villalobos F. 2020. Reproductive biology of the dart squid, *Lolliguncula diomedea* (Cephalopoda: Loliginidae) from Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Mar Biol Res* 16: 327-339.
- Lipiński MR, Butterworth DS, Augustyn CJ, Brodziak JKT, Christy G, des Clers S, Jackson GD, O'Dor RK, Pauly D, Purchase LV, Roberts MJ, Roel BA, Sakurai Y, Sauer WHH. 1998. Cephalopod fisheries: a future global upside to past overexploitation of living marine resources? Results of an International Workshop, 31 August - 2 September 1997, Cape Town, South Africa. *S Afr J Mar Sci* 20: 463-469.
- Lopez Greco LS, Vazquez F, Rodríguez EM. 2007. Morphology of the male reproductive system and spermatophore formation in the freshwater 'red claw' crayfish *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1898) (Decapoda, Parastacidae). *Acta Zool* 88: 223-229.
- Mangold K, Boyle PR. 1987. Reproduction. Boyle PR (ed.), Cephalopod life cycles. Academic Press, London, pp 157-200.
- Mann T, Martin AW, Thiersch JB. 1970. Male reproductive tract, spermatophores and spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*. *Proc R Soc Lond B* 175: 31-61.
- Marian JEAR. 2015. Evolution of spermatophore transfer mechanisms in cephalopods. *J Nat Hist* 49: 1-33.
- Nigmatullin CM, Sabirov RM, Zalygalin VP. 2003. Ontogenetic aspects of morphology, size, structure and production of spermatophores in ommastrephid squids: an overview. *Berliner Paläobiol Abh* 3: 225-240.
- Sato N, Yoshida MA, Fujiwara E, Kasugai T. 2013. High-speed camera observations of copulatory behaviour in *Idiosepius paradoxus*: function of the dimorphic hectocotyli. *J Molluscan Stud* 79: 183-186.
- Sauer WH, Lipiński MR. 1990. Histological validation of morphological stages of sexual maturity in chokker squid *Loligo vulgaris reynaudii* D'Orb (Cephalopoda: Loliginidae). *S Afr J Mar Sci* 9: 189-200.
- Sakurai Y, Bower JR, Ikeda Y. 2003. Reproductive characteristics of the ommastrephid squid *Todarodes pacificus*. Kjesbu OS, Hunter JR, Witthames PR (ed.), Report of the working group on modern approaches to assess maturity and fecundity of warm-and cold-water fish and squids. Havforskningsinstituttet, Bergen, pp 105-116.
- Subramoniam T. 1993. Spermatophores and sperm transfer in marine crustaceans. *Adv Mar Biol* 29: 129-214.
- Worms, World Register of Marine Species. 2023. Available online: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=342067> (accessed on 8 Jun. 2023).