

## 한국 연근해산 두족류 (*Todarodes pacificus* and *Octopus minor*) 시엽 (Optic lobe) 의 미세구조

한 종 민, 장 남 섭\*  
목원대학교 자연과학대학 생명과학부

### Fine Structure of Optic Lobes of Cephalopods (*Todarodes pacificus* and *Octopus minor*) inhabiting the Korean Waters

Jong-Min Han and Nam-Sub Chang

Department of Life Science, College of Natural Science, Mokwon University, Taejon 302-729, Korea  
(Received April 13, 2002; Accepted May 24, 2002)

#### ABSTRACT

Optic lobes of *Todarodes pacificus* and *Octopus minor* are largely divided into cortex and medulla, the cortex being composed of three layers (an outer granule cell layer, a plexiform layer, and an inner granule cell layer).

The cortex of *Todarodes pacificus* is about 420~450  $\mu\text{m}$  thick, being 170  $\mu\text{m}$  thicker than that of *Octopus minor* of which thickness is about 250~290  $\mu\text{m}$ .

In the outer granule cell layer of *Todarodes pacificus*, three types of nerve cells (type A, type B and type C) and neuroglial cells that surround or contact with the neurons are observed, while in the outer granule cell layer of *Octopus minor*, two types of nerve cells (type A and type B) and a single type of neuroglial cells are observed.

In a plexiform layer, a presynaptic bag and nerve endings are connected to each other, consequently forming various types of synaptosomes. The synaptosomes of *Todarodes pacificus* contain electron dense vesicles, electron dense core vesicles and electron lucent vesicles, either individually or in a mixture. On the other hand, three types of synaptosomes a mixture of electron dense core vesicles and electron lucent vesicles, electron lucent vesicles only, and electron dense core vesicles only are observed in *Octopus minor*.

The structures of the inner granule cell layer are almost similar in the two species. It is composed of two types of nerve cells (type A, type B) and a single type of neuroglial cells.

In the medulla of *Todarodes pacificus*, the cells of  $7 \times 5 \mu\text{m}$  are arranged to a line and form the palisade cell layer, but these are not observed in *Octopus minor*.

**Key words** : Nerve cell, Neuroglial cell, Optic lobe, Synaptosome, Ultrastructure

\* Correspondence should be addressed to Nam-Sub Chang, Department of Life Science, College of Natural Science, Mokwon University, Taejon, 302-729, Korea Ph.: 042-829-7582, FAX: 042-829-7580, E-mail: nschang@mokwon.ac.kr  
Copyright © 2002 Korean Society of Electron Microscopy

## 서 론

두족류(cephalopod)의 시엽(optic lobe)은 뇌(brain)의 양쪽에 위치하고 있는 기관이다. 시엽의 형태는 난원형 또는 강낭콩형으로 크기는 다양하지만 중추신경계(central nervous system)에서 가장 큰 부위로 종에 따라 뇌보다 몇 배가 더 큰 경우도 있다(Young, 1988).

시엽은 들어오는 시각신호를 분석해서 행동을 하게 하는 중심적인 기관으로 뇌신경에서 가장 정교한 기관이다(Young, 1962, 1971, 1974).

두족류의 중추신경계와 시엽(optic lobe)에 관한 형태학적인 연구는 Cajal(1917)을 필두로 많은 연구가 진행되어 왔다(Boycott, 1961; Young, 1962, 1972, 1976, 1979; Gray & Young, 1964; Hobbs & Young, 1973; Chichery & Chichery, 1974; Saidel, 1982; Budelmann & Young, 1993). 특히 Young(1962)은 광학현미경을 이용하여 *Loligo pealei*의 뇌신경절 중 시엽을 바깥쪽 피질부(cortex)와 중심인 수질부(medulla)로 구분하였고, 다시 피질부를 외과립세포층(outer granule cell layer), 외망상층(outer plexiform zone), 내과립세포층(inner granule cell layer) 그리고 내망상층(inner plexiform layer) 등 4층으로 세분화하였다. 또한 시엽의 수질부를 palisade layer, frontier zone, zone of radial columns, the zone of tangential bundles zone of optic tract bundles 등 5부위로 구분한 바 있다(Young, 1974).

두족류의 시엽과 뇌신경절에서 무축삭세포(amacrine cell)와 시세포(visual cell)의 형태 및 분포상황에 대한 연구는 Golgi 염색(Golgi impregnation)방법이 점차 계량화되면서 많은 연구가 진행되어 왔다(Young, 1972, 1974, 1976, 1979). 특히 Young(1974)은 *Loligo*의 중추신경계 중 시엽을 중심으로 무축삭세포와 시세포들의 분포에 관하여 상세히 연구한 바 있다.

두족류의 뇌신경 및 시엽에 관한 전자현미경적 연구는 Hama(1962)의 연구를 위시해서 여러 연구가 진행되어 왔다(Dilly et al., 1963; Gray & Young, 1964; Woodhams, 1977; Haghghat et al., 1984). 이들 중 Dilly et al. (1963)은 *Octopus*와 *Eledone*의 시엽을 비교 연구한 바 있는데, 시신경은 Schwann cell에 피복

된 많은 축삭 다발을 갖고 있고 축삭은 시엽으로 들어와서 신경분비세포 사이를 지난 후 망상층에서 신경연접을 형성한 바 있다고 하였다. 또한 신경분비세포들은 세포질내에 소포체, 리보솜, 무과립성 소포체 그리고 난원형 또는 구형의 과립들을 갖고 있는 작은 neuron이라고 칭한 바 있다.

Haghghat et al. (1984)은 오징어류인 *Loligo pealei*의 시엽의 수질부는 palisade layer와 frontier zone으로 나뉘는데, 피질부의 2차 시세포에 의해 자극을 받는다고 하였다. 그리고 다양한 종류의 신경전달물질(neurotransmitter)들이 여러 형태의 synaptosome 내에 들어있음도 밝힌 바 있다.

이와 같이 두족류는 종에 따라 시엽의 구조가 조금씩 다르고 또한 시엽내 신경분비세포들의 분포상태도 다양하게 관찰된 바 있어, 형태학적 면에서 지금까지 연구가 활발하지 않았던 우리나라 연근해에서 서식하는 살오징어(*Todarodes pacificus*)와 서해낙지(*Octopus minor*)를 재료로 하여 시엽을 미세구조적으로 연구한 결과 이미 보고된 다른 종들과 유의할 만한 차이가 확인된 바 있어 이를 보고하고자 한다.

## 재료 및 방법

본 실험에 사용한 재료는 우리나라 연근해에서 서식하고 있는 살오징어(*Todarodes pacificus*)와 서해낙지(*Octopus minor*)로 30% ethyl alcohol을 첨가하여 마취시킨 다음, 눈과 연결되어 있는 머리부위를 절개하여 뇌신경절과 시엽을 적출 하였으며, 실험에 사용할 수 있도록 필요한 부위를 적당한 크기로 잘라낸 후, 2.5% paraformaldehyde-3% glutaraldehyde로 1시간 30분 전고정하고, 이어서 OsO<sub>4</sub>로 2시간 후고정하였다. 고정이 끝난 재료는 0.2 M phosphate buffer(pH 7.3)로 3회 세척하고, ethanol 농도순으로 탈수시킨 다음, 통상법에 의하여 Epon 812로 포매하였으며 60°C 파라핀 오븐에서 40시간 경화시켰다. Epon블럭은 LKB-V ultramicrotome을 사용하여 1 μm 두께의 박절편을 만들고 이를 methylene blue로 단일염색 후(이후 m염색이라 함) 광학현미경하에서 정확한 부위를 확인한 다음, 초박절편을 만들었다. 초박절편을 uranyl

acetate와 lead citrate로 이중염색을 한 후, Hitachi H-600 투과전자현미경 (75KV)으로 관찰하였다.

## 결 과

### 1. 광학현미경 관찰

두 종의 시엽을 피질부(cortex or deep retina)와 수질부(medulla)로 크게 나눌 수 있었다. 특히 피질부는 고등동물의 망막(retina)에 해당되는 부위로서 모두 3층(외과립세포층, outer granule cell layer; 망상층, plexiform layer 그리고 내과립세포층, inner granule cell layer)으로 구성되어 있는데 피질부의 두께는 오징어에서 약 420~450  $\mu\text{m}$ (외과립세포층, 100  $\mu\text{m}$ ; 망상층, 170~200  $\mu\text{m}$  그리고 내과립세포층, 150  $\mu\text{m}$ ) 정도였고 낙지인 경우는 250~290  $\mu\text{m}$ (외과립세포층, 50~70  $\mu\text{m}$ ; 망상층, 100~120  $\mu\text{m}$  그리고 내과립세포층, 100  $\mu\text{m}$ ) 정도로 관찰되어 오징어가 낙지에 비해 170  $\mu\text{m}$  정도 더 두터웠다(Fig. 1).

특히 두 종에서 외과립세포층은 m염색에 강한 양성반응을 나타내는 세포와, 약한 반응을 나타내는 둥글거나 불규칙한 형태의 다양한 크기의 세포들이 10~15층 두께로 쌓여 있었으며, 외과립세포층의 상단부는 시신경(optic nerve)과 연결되어 있고 하단부는 망상층과 연결되어 있었다(Figs. 2A & 3A). 망상층 하단부도 역시 m염색이 강하게 나타나는 많은 세포와 중등도로 염색되는 세포들로 구성되어 있는 내과립세포층이 관찰되는데, 오징어인 경우 외과립세포층보다 약간 두껍고, 층의 배열도 매우 질서정연하였지만(Fig. 2B), 낙지인 경우는 외과립세포층에 비해서 세포의 형태가 불규칙하고 크기도 작았다(Fig. 3B).

수질부는 피질부의 하단부에 속하는 부위로서 그 두께가 피질부의 4~5배 정도이고, 중추신경계인 뇌와 연결되는데 그 사이에 optic gland와 peduncle 등이 위치해 있다.

특히 수질부에서는 3차 시세포(3rd visual cell)와 이극세포(bipolar cell) 그리고 다극세포(multipolar cell) 등의 신경세포체(cell body)들이 집단을 이루는 수질부섬(islands of medulla)들이 10~20개 정도 다양하게

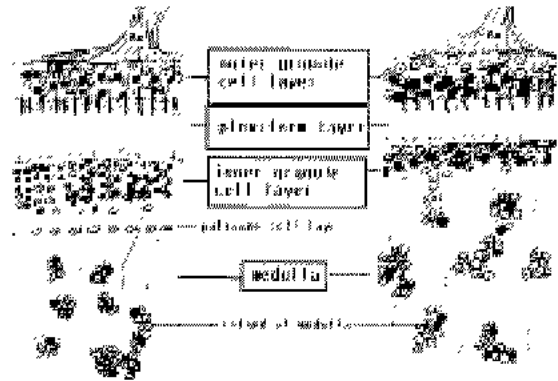


Fig.1. Diagrammatic representation of *Todarodes pacificus* (left) and *Octopus minor* (right) optic lobes showing the major regions drawn from methylene blue stained sections. Ax, axon bundle.

분산되어 군집을 형성하고 있었다(Figs. 1, 2C & 3C).

### 2. 전자현미경 관찰

#### 1) 살오징어

##### (1) 외과립세포층

살오징어의 외과립세포층에는 크기와 형태에 따라 3종류의 신경세포(A형, B형 그리고 C형)와 이들을 둘러싸거나 밀집되어 있는 신경교세포 등 다양한 세포들로 구성되어 있었다(Figs. 4 & 5).

##### ① A형 신경세포

이 세포는 주로 외과립세포층의 상단인 시신경과 연결되는 부위에서 군집을 형성하고 있었다. 핵과 세포질은 둥근 것이 특징이고, 세포질 대비 큰 핵(직경 12  $\mu\text{m}$ )을 소지하고 있었는데 핵질은 전자밀도가 중등도이고 가는 이질 염색질들이 고르게 분산되어 있었다. 세포질에는 다수의 골지체와 구형의 미토콘드리아 그리고 전자밀도가 낮은 100 nm 정도 크기의 둥근 소포들이 상당수 포함되어 있었는데(Fig. 7) 이들 사이에서 1.0  $\mu\text{m}$  정도 크기의 전자밀도가 매우 높은 구형의 치밀체(dense body)도 드물게 관찰되는 특징을 보였고 치밀체의 내부에는 막대형의 많은 반점들이 불규칙하게 흩어져 있었다(Fig. 6).

##### ② B형 신경세포

이 세포는 A형 신경세포 바로 밑에 여러 층으로 군

집되어 나타났으며 핵과 세포질은 둥근 것이 특징이고 세포질대비 큰 핵(직경  $7\mu\text{m}$ )을 소지하고 있었다(Fig. 5). 핵질은 전자밀도가 중등도로서 가는 염색질들이 고르게 분산되어 있었다. 세포질에는 둥근 형태(직경  $0.5\mu\text{m}$ )의 미토콘드리아와 큰 공포 그리고 전자밀도가 낮은 많은 소포들로 점유되어 있었다(Fig. 8). 이 세포는 크기가 다양해서 작은 것은  $7\mu\text{m}$  정도인 것으로부터 큰 것은  $12\mu\text{m}$  정도에 이르기까지 매우 다양하였다.

### ③ C형 신경세포

이 세포는 A형에 비해 작고, B형에 비해서는 약간 크고 불규칙한 모습을 보였다(크기,  $10\times 8\mu\text{m}$ ). 이들은 대부분 B형 세포들 사이에서 관찰되고 핵은 가운데가 잘록한 특이한 모습을 보였고, 밝은 핵질 속에 파립상의 굵은 염색질들이 고르게 분산되어 있었다(Fig. 5).

이 세포 역시 세포질 대비 핵이 매우 크고, 비교적 단순한 세포질 내에는 둥근 형태의 미토콘드리아(크기,  $0.7\mu\text{m}$ )와 전자밀도가 낮은  $100\text{nm}$  크기의 소포, 그리고 많은 자유리보솜들로 가득 차 있었다(Fig. 9).

### ④ 신경교세포

이 세포는 B형 세포 사이에서 주로 관찰되고, 세포질은 길게 신장되어 B형 세포들을 감싸고 있어 전형적인 신경교 세포로 확인되었다. 이들은 형태가 불규칙하고 핵과 세포질의 전자밀도가 매우 높아 검게 관찰되는 특징을 보였는데 이들의 핵은 세포질 대비 매우 컸으며 이중막으로 구성된 핵막을 소지하고 있었다. 세포질 속에는  $70\sim 100\text{nm}$  정도 크기의 다양한 소포들이 관찰되고 그 내부에는 전자밀도가 높은 물질들을 포함하고 있는 경우도 확인되었는데 이 물질은 세포막 주위에서 흡수한 것으로 사료되었다. 또한 그 이외에도 약간의 조면소포체와 투명소포들이 관찰되었다.

#### (2) 망상층

망상층은 외과립세포층과 내과립세포층 사이에 있는 매우 두터운 층으로 외과립세포층의 무축삭세포와 시세포, 그리고 안구의 망막으로 뺏어나온 시세포들의 신경말단들이 복합적으로 연결되어 있어 신경섬유가 그물처럼 서로 교차되고 연결되는 부위이다.

여기에서는 시신경의 말단인 전연접자루(presynap-

tic bag)와 무축삭세포의 신경말단들이 서로 연결하는 현상들을 관찰할 수 있고, 좀더 아래쪽으로 내려가면 전자밀도가 높은 소포(electron dense vesicle)와 과립소포(electron dense-core vesicle), 그리고 투명소포(electron lucent vesicle) 등이 혼합되어 있거나, 한 종류만을 포함하는 다양한 형태의 연접체(synaptosome) 등이 확인되었다(Figs. 17 & 18).

#### ① 전연접자루

시신경섬유는 시엽의 두터운 외과립세포층 사이를 가늘고 긴 섬유형태로 통과한 후 망상층의 상층부의 기저층(outer basement layer)에서부터는 자루(bag)의 형태처럼 폭이 넓어지기 시작하여 큰 형태를 형성한 후 다시 점점 좁아져 끝이 뾰족한 가지처럼 변하였다. 이러한 현상은 외과립세포층의 무축삭세포나 시신경 등에서 이루어져 시신경체(optic nerve trunk)와 무축삭세포체(amacrine cell trunk) 등을 형성하였다(Figs. 15 & 16).

체(trunk) 속은 무수히 많은 구형의 연접소포(synaptic vesicles)들로 가득차 있어 체의 내부는 전자밀도가 높은 검은색을 나타냈다.

특히 이들 시신경체와 무축삭세포체 등의 신경섬유 종말들은 서로 가지들이 통로섬유(tunnel fiber)나 후연접극(postsynaptic spine) 등을 통해 전연접자루와 여러 형태의 신경연접을 형성하고 있었는데 그 속에서 다양한 형태의 미토콘드리아가 관찰되었다(Fig. 16).

#### ② 연접체

연체동물 특히 병안목이나 기안목의 경우 망상층에서 관찰되는 연접체의 형태가 매우 다양하고 그 내부에 포함하고 있는 연접소포들도 그 종류가 다양하게 나타난 바 있어 일찍부터 연접체는 많은 연구대상이 되어왔다. 이들 연접체들은 대, 소형의 타원형 또는 불규칙한 모습을 보였고 대개는 전연접자루와 병존하면서 신경망을 형성하였다(Figs. 17 & 18).

#### (3) 내과립세포층

피질부의 내층으로 2종류의 신경세포(A형과 B형)와 신경교세포로 구성되어 있었다(Figs. 21 & 22).

#### ① A형 신경세포

이 세포는 B형 세포들 사이에서 드물게 관찰되는 세포로서, B형에 비해 밝은 핵질을 소지하고 있었다.

핵은 타원형이거나 불규칙형으로  $8 \times 5 \mu\text{m}$  정도 크기였고, 세포질대비 큰 핵을 소지하고 있었다. 핵질은 중앙부와 핵막 가까이에 이질염색질이 덩어리져 모여 있었으며 가는 염색질들도 고르게 분산되어 있었다(Fig. 21). 세포질에는 많은 리보솜과 작은 공포 그리고 크기가  $100 \text{ nm}$  정도인 과립소포들이 한데 모여 있었다(Fig. 23).

#### ② B형 신경세포

내과립세포층에서 가장 많이 분포하고 있는 세포로서 다양한 크기( $5 \sim 7 \mu\text{m}$ )의 비교적 둥근 핵을 소지하고 있었다(Fig. 21). 핵질에는 굵은 이질염색질 덩어리가 고르게 분포하고 있거나 핵막 가까이 모여 있어 전자밀도가 비교적 높아 검게 보였다. 이들은 세포 경계가 뚜렷하지 않은 것이 특징이고, 핵에 비해 세포질 양이 극히 적었으며 구형의 미토콘드리아와 많은 리보솜 그리고 공포들을 포함하고 있었다(Fig. 24).

#### ③ 신경교세포

이 세포는 A형이나 B형 신경세포 사이에 있는 모양이 불규칙하고 전자밀도가 높아서 어렵게 관찰되는 세포였다(Fig. 22). 이들은 세포질 대비 큰 핵을 소지하고 있었으며 굵은 이질염색질들이 핵막 주위로부터 핵질 중앙에 이르기까지 고르게 분산되어 있어 검게 보였다. 핵을 둘러싸고 있는 약간의 세포질 속에는 많은 대소형의 소포와 골지체를 포함하고 있고 세포의 주위에는 많은 축삭들이 관찰되는 특징을 보였다(Fig. 25).

#### (4) 수질부

시엽의 수질부는 망막에서의 시각신호를 뇌신경절로 전달해주는 통로의 역할을 담당하는 부위로서 3차 시세포와 무극신경세포 그리고 이극, 다극 신경세포들이 10~20개 정도의 신경세포 군집(island)을 형성하면서 그 주위의 신경망과 연결되어 있었다.

수질부는 크게 울타리층(palisade layer)과 frontier zone 등 두 부위로 나눌 수가 있었는데, 울타리층은 내과립층 바로 밑에서 울타리 세포(palisade cell)들이 일렬로 배열함으로써 내과립세포층과 수질부를 경계지어주는 울타리 역할을 하고 있었다. 이들 울타리세포는 비교적 불규칙한 형태의 세포로서 핵 또한 불규칙하였고 이질염색질이 매우 발달해 있었다(Fig. 31).

경계가 되는 울타리층 밑으로는 시엽의 대부분을 이루는 넓은 수질부가 위치해 있는데, 이곳에서는 여러 종류의 신경세포들이 집단을 이루고 있는 수질부섬(islands of medulla)들이 다양한 형태로 관찰되었다(Fig. 32).

#### ① A형 신경세포

이 세포는 수질부의 섬들을 구성하는 주된 세포로서 핵막과 세포막이 비교적 뚜렷하지 않은 것이 특징이다. 밝은 핵질속에는 굵은 과립상의 이질염색질들이 고르게 분산되어 있거나 핵막주위에 모여 있었다. 세포질에는 둥근 형태의 사립체와 많은 자유리보솜들이 관찰될 뿐 비교적 단순한 형태였다(Fig. 33).

#### ② 신경교세포

수질부에서의 신경교세포는 A형 신경세포 또는 신경섬유 사이에서 관찰되었다(Fig. 32). 이들은 모두 전자밀도가 높아 어렵게 관찰된 세포로서 핵과 세포질이 모두 그 형태가 불규칙하였다. 전자밀도가 비교적 높은 핵질 속에는 큰 덩어리 형태의 이질염색질들이 고르게 분산되어 있거나 인처럼 핵 중앙에 있는 경우도 있었으며 핵막 주위에 다양하게 모여있는 경우도 있었다(Fig. 34). 세포질은 가는 돌기상으로 세포들을 둘러싸고 있거나 많은 수의 신경종단(nerve ending) 또는 수상돌기 등을 포함하고 있는 경우도 있었다. 전자밀도가 높은 세포질 속에는 소포체 및 미토콘드리아 그리고 전자밀도가 낮은 다양한 크기의 소포들로 가득차 있었다(Fig. 34).

## 2) 서해낙지

### (1) 외과립세포층

낙지의 외과립세포층에서는 크기와 형태에 따라 2종류(A형과 B형)의 신경세포와 신경교세포가 관찰되었다(Figs. 10 & 11).

#### ① A형 신경세포

이 세포는 형태가 불규칙하고 외과립세포층의 상단 부위에서 비교적 많이 관찰되었다(Fig. 10). 핵의 크기는 약  $10 \sim 12 \mu\text{m}$  정도이고, 핵질은 전자밀도가 낮아 밝게 관찰되었고, 이질염색질들이 고르게 분산되어 있었으며, 직경  $1 \mu\text{m}$  정도 크기의 이질 염색질덩어리도 핵막 가까이에 위치해 있었다. 세포질 또한 전자밀도가 낮아서 밝게 관찰되고, 둥근 형태의 신경소포

들과 0.9  $\mu\text{m}$  정도 크기의 둥근 미토콘드리아가 다수 관찰되었다. 미토콘드리아 측면에서는 0.6  $\mu\text{m}$  정도 크기의 전자밀도가 높은 구형의 치밀체도 관찰되었다 (Fig. 12).

### ② B형 신경세포

이 세포는 A형 세포와 형태가 매우 비슷하나 크기는 약간 작았다. 핵은 둥글고 (직경 7~8  $\mu\text{m}$ ) 전자밀도가 높아서 어렵게 관찰되어, 전자밀도가 낮게 관찰된 A형과는 대비되었다 (Fig. 10). 이들은 A형과 더불어 외과립세포층의 대부분을 형성하고 있었으며 핵에 비해 세포질은 그 형태가 불규칙하였고, 전자밀도는 낮아서 매우 밝게 관찰되었다. 이들은 신경미세관들이 매우 많이 관찰되는 특징을 보였다 (Fig. 13).

### ③ 신경교세포

이들은 A형 또는 B형 신경세포들 사이에서 주로 관찰되는 세포로서 핵은 불규칙하고 이질염색질의 발달은 뚜렷하였다 (Fig. 11). 핵의 크기는 6~12  $\mu\text{m}$  정도로 다양했으며 핵을 둘러싸고 있는 세포질양은 극히 적었다. 세포질 속에는 구형의 미토콘드리아와 다양한 크기의 많은 축삭들이 관찰되었다 (Fig. 14).

### (2) 망상층

낙지의 망상층은 외과립세포층과 내과립세포층 사이에 나타나는 매우 두터운 층으로 시신경의 말단인 전연접자루가 상단부에서 관찰되고, 또한 외과립세포층과 내과립세포층에서의 무축삭세포와 시세포의 말단들이 복합적으로 연결체들을 형성하고 있는 것이 관찰되었다.

#### ① 전연접자루

시신경의 말단이 확장되어 생긴 전연접자루의 세포질은 전자밀도가 높아 어렵게 관찰되었으나 내부에는 전자밀도가 낮은 투명소포들로 가득 차 있었다. 자루의 끝은 점점 좁아져 끝이 작은 가지처럼 뻗어 있었고, 시신경체와 무축삭세포체 등을 형성하였다.

살오징어에서와 같이 이들 시신경체와 무축삭세포체들의 신경섬유종말들이 통로섬유나 후연접구등을 통해 시신경체의 전연접자루와 여러 형태의 신경연접을 형성하고 있었는데 그 속에서 다양한 형태의 미토콘드리아도 관찰되었다.

#### ② 연결체

망상층내에 있는 많은 무축삭세포와 시신경의 중

말들은 여러 형태의 신경연접을 형성하고 있었다. 이들은 구형의 미토콘드리아와 전자밀도가 낮은 투명소포만을 소지한 경우와 과립소포만을 소지한 경우, 그리고 투명소포와 과립소포 등이 혼합된 경우 등 다양한 형태의 연결체들이 확인되었다 (Figs. 19 & 20).

#### (3) 내과립세포층

피질부의 가장 안쪽에 위치한 층으로 2종류의 신경세포(A형과 B형)와 신경교세포로 구성되어 있었다 (Figs. 26 & 27).

#### ① A형 신경세포

이 세포는 B형에 비해 전자밀도가 중등도이고 크기는 4×6~7×10  $\mu\text{m}$  정도인 불규칙한 형태의 세포였다. 핵 또한 불규칙한 형태이고 가는 염색질들이 고루 분산되어 있었다. 세포질은 100 nm 정도 크기의 많은 투명소포 및 과립소포와 자유리보솜들로 가득 차 있었고 골지체와 미토콘드리아도 관찰되었다 (Fig. 29).

#### ② B형 신경세포

이 세포는 내과립세포층에서 가장 많이 관찰되는 세포로 핵의 크기는 5×7~9×12  $\mu\text{m}$  정도이고, 핵내에는 이질염색질덩어리가 잘 발달해 있었지만 핵질은 전자밀도가 낮아 거의 투명하게 관찰되었다. 세포질은 매우 불규칙한 형태이고 세포질 속에는 다양한 크기의 미토콘드리아나 약간의 조면소포체 그리고 자유리보솜들이 관찰되었다 (Fig. 28).

#### ③ 신경교세포

이들은 주로 내과립세포층의 하단에서 소수 관찰되었는데 모양이 매우 불규칙하며 세포질에 비해 불규칙한 형태의 매우 큰 핵을 소지하고 있었다. 핵질 속에는 이질염색질들이 덩어리를 형성하면서 다양한 형태로 발달해 있었고, 세포질은 전자밀도가 중등도로 관찰되었다 (Fig. 30).

#### (4) 수질부

망막에서 받은 신호를 뇌신경절로 전달해주는 통로의 역할을 하는 부위로 한 종류의 신경세포와 신경교세포가 무리지어 섬을 형성하면서 분포되어 있고 그 주위에는 신경망들과 연결되어 있었다.

#### ① A형 신경세포

이 세포는 수질부에서 가장 많이 관찰되는 세포로

타원형 핵(크기  $5 \times 7 \mu\text{m}$  정도)을 소지하고 있다. 핵질은 밝고 이질염색질이 중앙과 핵막 주위에 모여있어 차륜핵을 형성하였다(Fig. 35). 세포질에는 세포소기관의 발달이 미약했으며 작은 소포들만이 관찰되었다.

#### ② 신경교세포

세포는 작은 돌기를 갖고있어 형태가 불규칙하였으며 전자밀도가 높은 핵을 소지하고 있었다(Fig. 35). 핵질 속에는 크고 작은 이질염색질이 뚜렷이 관찰되었으며, 소량의 세포질에서는 전자밀도가 다양한 작은 과립들이 다수 관찰되었다.

## 고 찰

두족류(cephalopod)의 시엽(optic lobe)에서 바깥쪽을 구성하는 피질부(cortex, cortical layer)는 척추동물의 망막(retina) 내 속층(deeper layer)의 복잡한 구조와 유사하다고 알려져왔다(Young, 1974). 실지로 서해낙지와 살오징어의 망막은 망막세포(retinula cell)와 지지세포(supporting cell) 등으로 구성되어 있는 비교적 단순한 구조를 하고 있고(Han & Chang, 2002), 그 하단은 많은 시신경들에 의해 시엽과 연결되어 있어 전체모습이 척추동물의 망막 구조와 유사하였다.

이들 시엽은 대체로 바깥쪽 피질부(cortex)와 안쪽 수질부(medulla)로 나뉘고, 피질부는 세분하여 외과립세포층(outer granule cell layer), 외망상층(outer plexiform zone), 내과립세포층(inner granule cell layer) 그리고 내망상층(inner plexiform zone) 등 4부위로 구분되었다(Young, 1962, 1965, 1971; Dilly et al., 1963; Haghghat et al., 1984).

본 연구에서도 서해낙지와 살오징어의 시엽을 피질부와 수질부로 구분하고, 이어 피질부는 신경세포들의 분포상태에 따라 외과립세포층, 망상층 그리고 내과립세포층으로 구분하였다.

Young(1974)과 Haghghat et al.(1984)는 오징어 *Loligo pealei*의 외과립세포층에서 2종류의 세포를 관찰하였는데, 이들은 수질부까지 축삭이 뻗어있는 제2차 시세포(2nd-order visual cell)와 단극(unipolar)성

무축삭세포(amacrine cell)들이었다. 본 연구에서도 살오징어의 외과립세포층에서 크기와 형태가 각기 다른 3종류(A형, B형 그리고 C형)의 신경세포와 이들을 감싸거나, 밀접되어 있는 신경교세포(neuroglial cell)들이 관찰되었고, 서해낙지의 외과립세포층에서는 2종류(A형 그리고 B형)의 신경세포와 1종류의 신경교세포가 관찰된 바 있다. 이 세포들은 Young(1974)의 연구 결과에 따라 A형 신경세포는 대형 무축삭세포로, C형 신경세포는 소형 무축삭세포와 일치했고, B형 신경세포는 2차 시세포로 각각 확인되었다.

Dilly et al.(1963)은 *Octopus*와 *Eledone* 두 종에서 시신경들이 시엽으로 들어와 신경세포사이를 지나 망상층에서 다양한 형태의 전연접자루(presynaptic bag)를 형성한다고 하였다. 전연접자루내에는 70~100 nm 정도 크기의 대형 연접소포들을 소지하고 있었다.

Haghghat et al.(1984)은 오징어류인 *Loligo pealei*의 시엽내 전연접자루에는 소형의 투명소포(직경, 48~72 nm 정도)와 신경세사(neurofilament)들이 관찰된 반면, 광수용자루(photoreceptor bag)에서는 많은 수의 대형 투명소포(직경, 100 nm 정도)와 미토콘드리아들이 밀집되어 있다고 하였는데, 본 연구의 두 종에서도 외과립세포층과 망상층 사이에서 앞부분이 좁고 뒷부분이 넓은 주머니(bag) 형태의 전연접자루가 관찰되었다. 이들은 무축삭세포나 시신경 등에서 이루어진 시신경체(optic nerve trunk)나 무축삭세포체(amacrine cell trunk)일 것으로 사료되었다. 체(trunk)내에는 무수히 많은 구형의 투명소포들로 가득 차 있어, 전자밀도가 매우 높게 관찰되는 특징을 보였다. 이들 시신경체와 무축삭세포체들의 신경섬유종말들의 가지들은 통로섬유(tunnel fiber)나 후연접극(post-synaptic spine) 등을 형성한 후 전연접자루와 여러 형태의 신경연접을 형성하였으며, 그 내부에서 다양한 형태의 미토콘드리아들이 관찰되어 Haghghat et al.(1984)의 연구결과와 거의 유사하였다.

Haghghat et al.(1984)은 *Loligo pealei*의 망상층에서 다양한 종류의 신경전달물질(neurotransmitter)들이 여러 가지 형태의 연접체 내에 들어있음을 밝힌 바 있는데, 연접체 내 투명소포(48~88 nm)만 있는

것, 투명소포와 과립소포(48~100 nm)가 혼재되어 있는 것 그리고 과립소포만 있는 것 등 3종류의 연결체들이 관찰된다고 하였다. 본 연구에서도 시엽의 망상층에서 전연접자루와 무축삭세포의 신경말단들이 서로 연결된 많은 연결체들이 관찰되었는데, 살오징어인 경우는 전자밀도가 높은 소포(electron dense vesicle)와 과립소포(electron dense-core vesicle), 그리고 투명소포(electron lucent vesicle) 등이 혼재되어 있거나 한 종류만을 포함하는 경우가 대부분이었으나, 서해낙지에서는 투명소포만을 소지한 경우와 과립소포만을 소지한 경우, 그리고 투명소포와 과립소포들이 혼합된 경우 등 3종류가 관찰되어 Haghghat et al. (1984)의 결과와 비슷한 결과를 보였다. 이들 중 과립소포는 척추동물의 adrenergic ending에서 관찰되는 catecholamine을 포함한다고 알려져 있다(Grillo & Palay, 1962; Wolfe et al., 1962).

수질부는 2차 시세포의 축삭이 뿔어 내려오는 부위로, Young (1974)은 *Loligo pealei*의 수질부를 palisade layer, frontier zone, zone of radial columns 그리고 the zone of tangential bundles 등 5부위로 구분한 바 있는데, 본 연구에서는 palisade layer와 frontier zone 등 두 층만이 관찰되어 Haghghat et al. (1984)의 연구결과와 같았다. 울타리층(palisade layer)은 다양한 크기의 세포들이 일렬로 배열되어 있으며, 울타리층의 세포와 수질부의 중앙에 위치한 수질부섬에서 나온 많은 섬유화는 가지연결이 되어 있어 “cells of Kopsh” 라고 불리는 바(Haghghat et al., 1984), 본 연구에서도 살오징어인 경우 크기가  $7 \times 5 \mu\text{m}$  정도인 세포들이 일렬로 배열되어 있어 울타리층을 형성하였으나 서해낙지에서는 이들을 관찰할 수 없었다.

지금까지 두족강의 뇌 신경계 및 시엽에서 dopamine, noradrenaline, serotonin, GABA 그리고 somatostatin 등 여러 종류의 신경전달물질(neurotransmitter)을 확인한 바 있다(Uemura et al., 1987; Yamashita et al., 1990; Cornwell et al., 1993). 본 연구실에서도 이미 서해낙지와 살오징어의 시엽에서 dopamine, calbindin, serotonin, somatostatin 그리고 galanin 등에 대한 항체를 사용하여 각 부위별(외과립세포층, 내과립세포층 그리고 수질부) 반응세포들의 분포상태를 확인한 바 있으며, 이어 이들 세포의 미세구조를 확인키

위해 면역금지법(immunogold labeling)을 통한 연구도 병행하고 있다.

## 참 고 문 헌

- Boycott BB: Functional organization of the brain of the cuttlefish, *Sepia officinalis*. Proc R Soc Ser 153: 503-534, 1961.
- Budelmann BU, Young JZ: The oculomotor system of decapod cephalopods: Eye muscles, eye muscle nerves, and the oculomotor neurons in the central nervous system. Philos Trans R Soc Lond Biol 340: 93-125, 1993.
- Cajal SR: Contribución al conocimiento de la retina by centros ópticos de los cefalópodos. Trab Lab Inc Biol (Univ Madrid) 15: 1-82, 1917.
- Chichery MP, Chichery R: Histochemical study of the localization of cholinesterases in the central nervous system of *Sepia officinalis*. Cell Tiss Res, 148: 551-560, 1974.
- Cornwell CJ, Messenger JB, Williamson R: Distribution of GABA like immunoreactivity in the octopus brain. Brain Res 621: 353-357, 1993.
- Dilly PN, Gray EG, Young JZ: Electron microscopy of optic nervous and optic lobes of *Octopus* and *Eledone*. Proc R Soc Lond Biol 158: 446-456, 1963.
- Gray EG, Young JZ: Electron microscopy of optic nerves and optic lobes of *Octopus* and *Eledone*. J Cell Biol 21: 87-103, 1964.
- Grillo MA, Palay SL: Granule containing vesicles in the autonomic nervous system. In: Breese SS, ed. Electron microscopy. Vol. 2. p.U.I. Academic press, New York, 1962.
- Haghghat N, Cohen RS, Pappas GD: Fine structure of squid (*Loligo pealei*) optic lobe synapses. Neuroscience 13: 527-546, 1984.
- Hama K: Some observations of the fine structure of the giant synapse in the stellate ganglion of the squid *Doryteuthis bleekeri*. Z Zellforsch 56: 437-444, 1962.
- Han JM, Chang NS: Fine structure of retinae of cephalopods (*Todarodes pacificus* and *Octopus minor*) inhabiting the Korean waters I. Korean J Electron Microscopy 32: 17-30, 2002. (Korean)



- Hobbs MJ, Young YJ: A cephalopod cerebellum. Brain Res 55:424-430, 1973.
- Saidel WM: Connections of the octopus lobe: An HRP study. J Comp Neurol 206:346-358, 1982.
- Uemura T, Yamashita T, Haga C, Miyazaki N, Kondo H, Matsushita M: Localization of serotonin immunoreactivity in the central nervous system of *Octopus vulgaris* by immunohistochemistry. Brain research 406:73-86, 1987.
- Wolfe DE, Axelrod J, Potter LT, Richardson KC: Localization of norepinephrine in adrenergic axons by light and electron microscopic autoradiography. In: Breese SS, ed. Electron microscopy. Vol. 2. p.L.12. Academic press. New York, 1962.
- Woodhams PL: The ultrastructure of a cerebellar analogue in Octopus. J Comp Neurol 174:329-346, 1977.
- Yamashita T, Haga C, Hirai K, Uemura T, Kondo H, Kosaka K: Localization of serotonin immunoreactivity in cephalopod visual system. Brain Research 521:81-88, 1990.
- Young JZ: The optic lobes of *Octopus vulgaris*. Phil Trans Roy Soc B 245:19-58, 1962.
- Young JZ: The central nervous system of *Nautilus*. Philos Trans R Soc Lond Biol 249:1-25, 1965.
- Young JZ: The anatomy of the nervous system of Octopus vulgaris. Clarendon Press, Oxford, 1971.
- Young JZ: The organization of a cephalopod ganglion. Philos Trans R Soc Lond Biol 263:409-429, 1972.
- Young JZ: The central nervous system of *Loligo*. I. The optic lobe. Philos Trans R Soc Lond Biol 267:263-302, 1974.
- Young JZ: The nervous system of *Loligo*. II. Suboesophageal centres. Philos Trans R Soc Lond Biol 274:101-167, 1976.
- Young JZ: The nervous system of *Loligo*. V. The vertical lobe complex. Philos Trans R Soc Lond Biol 285:311-354, 1979.
- Young JZ: Evolution of the cephalopod brain. In: Clarke MR,

Trueman ER ed, The Mollusca, Vol. 12, Paleontology and Neontology. pp. 215-228, Academic press, San Diego, 1988.

### < 국문초록 >

살오징어와 서해낙지의 시엽은 피질부와 수질부로 크게 나눌 수 있었고, 피질부는 3층(외과립세포층, 망상층, 그리고 내과립세포층)으로 구성되어 있었다. 피질부의 두께는 오징어에서 약 420~450 $\mu$ m(외과립층, 100 $\mu$ m; 망상층, 170~200 $\mu$ m 그리고 내과립층, 150 $\mu$ m) 정도였고 낙지인 경우는 약 250~290 $\mu$ m(외과립세포층, 50~70 $\mu$ m; 망상층, 100~120 $\mu$ m; 내과립세포층, 100 $\mu$ m) 정도로 관찰되어 오징어가 낙지에 비해 170 $\mu$ m 정도 더 두터웠다.

살오징어의 외과립세포층에서는 3종류의 신경세포(A형, B형 그리고 C형)와 이들을 감싸거나 인접되어 있는 신경교세포들이 관찰되었고, 서해낙지에서는 2종류의 신경세포(A형과 B형)와 1종류의 신경교세포가 관찰되었다.

망상층에는 전연접자루와 신경말단들이 서로 연결되어 다양한 형태의 연결체를 형성하였는데, 살오징어에서는 전자밀도가 높은 소포, 과립소포, 그리고 투명소포 등이 혼재되어 있거나 한 종류만을 포함하는 경우 등 다양한 반면, 서해낙지에서는 투명소포만을 소지한 경우와 과립소포만을 소지한 경우, 그리고 투명소포와 과립소포들이 혼합된 경우 등 3종류의 연결체가 주로 관찰되었다.

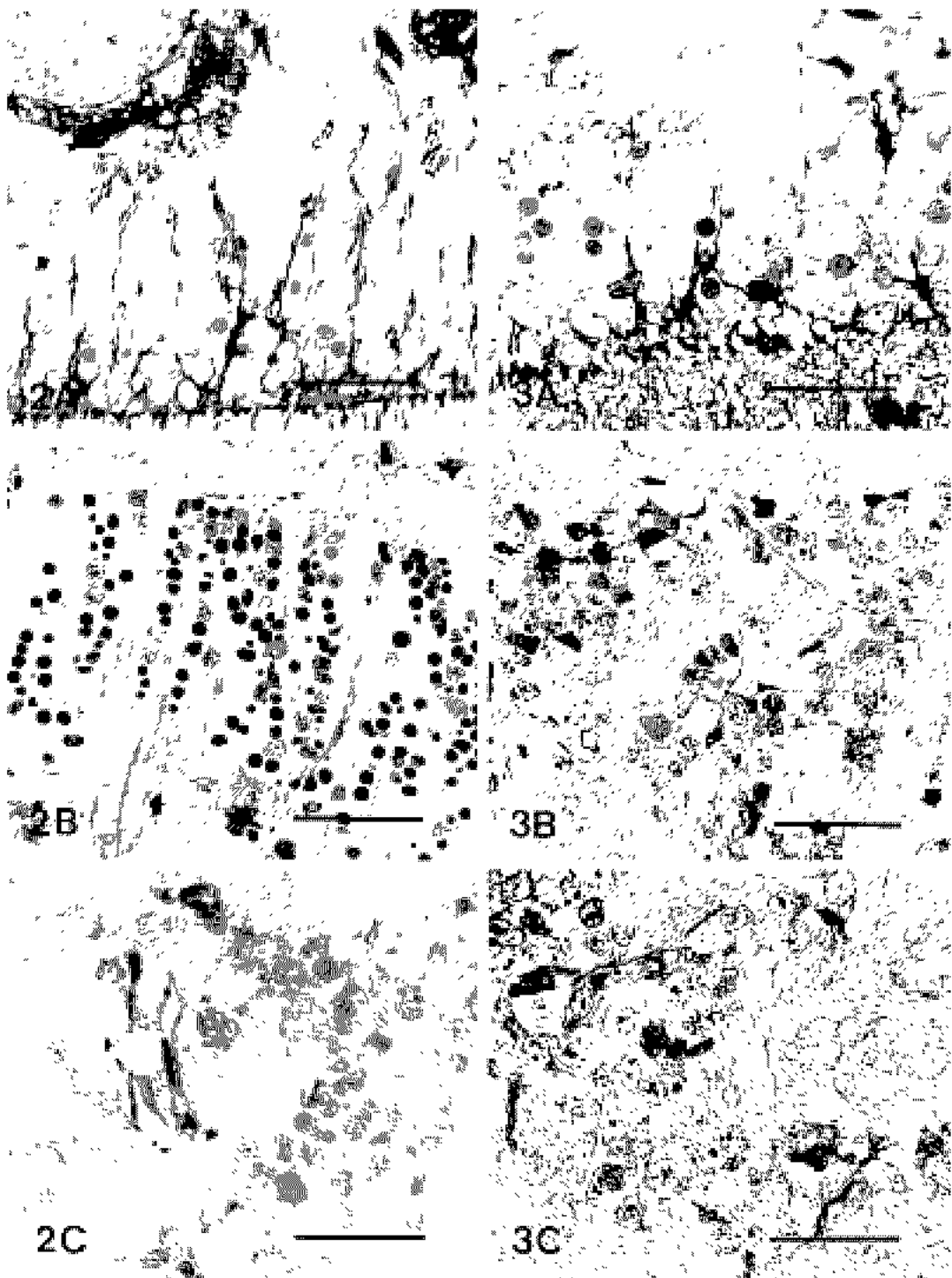
내과립세포층은 구조적으로 두 종에서 거의 비슷한 형태이며 2종류의 신경세포(A형과 B형)와 1종류의 신경교세포로 구성되어 있었다.

살오징어의 수질부에서는 크기가 7 $\times$ 5 $\mu$ m 정도인 세포들이 일렬로 배열되어 있어 울타리세포층을 형성하였으나 서해낙지에서는 이들이 관찰되지 않았다.

## FIGURE LEGENDS

- Plate 1.** Light micrographs showing the outer (A) and inner (B) granule cell layers and medulla (C) of *Todarodes pacificus* (Fig. 2) and *Octopus minor* (Fig. 3). methylene blue staining. Scale bars= 50  $\mu\text{m}$ .
- Plate 2.** Outer granule cell layer in optic lobe of *Todarodes pacificus*.
- Figs. 4, 5.** Electron micrographs showing the type A (A), type B (B) and type C (C) cells. Scale bars= 6  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 6.** An oval body (dense body) of a type frequently observed in the cell cytoplasm. open arrow, plaque. Scale bar= 0.3  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 7, 8, 9.** Magnifications of the type A, type B and type C cells in Figs. 4, 5. arrow, Golgi complex, arrowhead, secreting vesicles; open arrowhead, free ribosomes; M, mitochondria; N, nucleus; V, vacuole. Scale bars=0.6  $\mu\text{m}$ .
- Plate 3.** Outer granule cell layer in optic lobe of *Octopus minor*.
- Figs. 10, 11.** Electron micrographs showing the type A (A), type B (B) and neuroglial (g) cells. Scale bar= 6  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 12, 13, 14.** Magnifications of the type A, type B and neuroglial cells in Figs. 10, 11. arrowhead, secreting vesicles; openarrow, neurotubules; ch, chromatin; M, mitochondria; N, nucleus. Scale bars= 1  $\mu\text{m}$ .
- Plate 4.** Plexiform layers in optic lobes of *Todarodes pacificus* and *Octopus minor*.
- Figs. 15, 16.** Electron micrographs showing the carrot shaped presynaptic bags (white asterisk) with clear vesicles (v) and mitochondria. Scale bars= 2  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 17, 18.** Types of synaptosomes corresponding to ending in the intact squid optic lobe. arrow, electron dense core vesicles; arrowhead, electron lucent vesicles; open arrow, electron dense vesicles. Scale bars= 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 19, 20.** Types of synaptosomes corresponding to ending in the intact octopus optic lobe. arrow, electron dense core vesicles; arrowhead, electron lucent vesicles. Scale bars= 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Plate 5.** Inner granule cell layer in optic lobe of *Todarodes pacificus*.
- Figs. 21, 22.** Electron micrographs showing the type A (A), type B (B) and neuroglial (g) cells. Scale bars= 4  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 23, 24, 25.** Magnifications of the type A, type B and neuroglial cells Figs. 21, 22. arrow, electron dense core vesicles; arrowhead, secreting vesicles; open arrowhead, free ribosomes; ch, chromatin; G, Golgi complex; M, mitochondria; N, nucleus. Scale bars= 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Plate 6.** Inner granule cell layer in optic lobe of *Octopus minor*.
- Figs. 26, 27.** Electron micrographs showing the type A (A) and type B (B) cells. Scale bars= 5  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 28, 29.** Magnifications of the type A and type B cells in Figs. 26, 27. arrow, electron dense core vesicles; arrow head, electron lucent vesicles; open arrowhead, free ribosomes; ch, chromatin; G, Golgi complex; M, mitochondria; N, nucleus; rER, rough endoplasmic reticulum. Scale bars= 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 30.** Electron micrograph showing the neuroglial cell was appeared between type B (B) cells. ch, chromatin; N, nucleus. Scale bar= 1  $\mu\text{m}$ .
- Plate 7.** Medullae of optic lobes in *Todarodes pacificus* and *Octopus minor*.
- Fig. 31.** Electron micrograph showing palisade cells were appeared in medulla of *Todarodes pacificus*. Scale bar= 5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 32.** Electron micrograph showing the type A (A) and neuroglial (g) cells. Scale bar= 5  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 33, 34.** Magnifications of the type A and neuroglial cells in Fig. 32. arrow, endoplasmic reticulum; arrow head, electron lucent vesicles; open arrowhead, free ribosomes; ch, chromatin; M, mitochondria; N, nucleus. Scale bars= 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 35.** Electron micrograph showing the type A (A) and neuroglial (g) cells. Scale bar= 3  $\mu\text{m}$ .

PLATE I



## PLATE 2

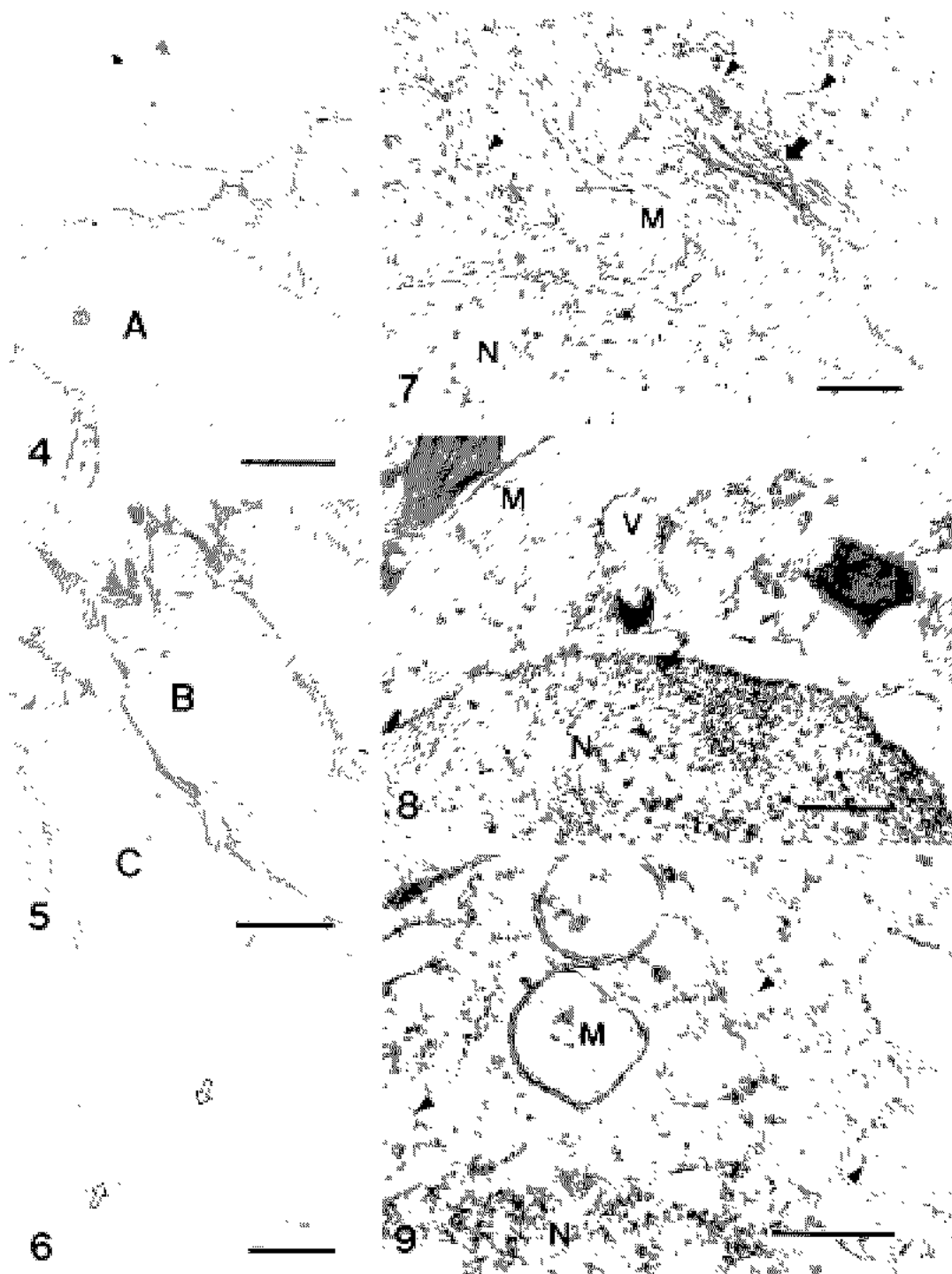
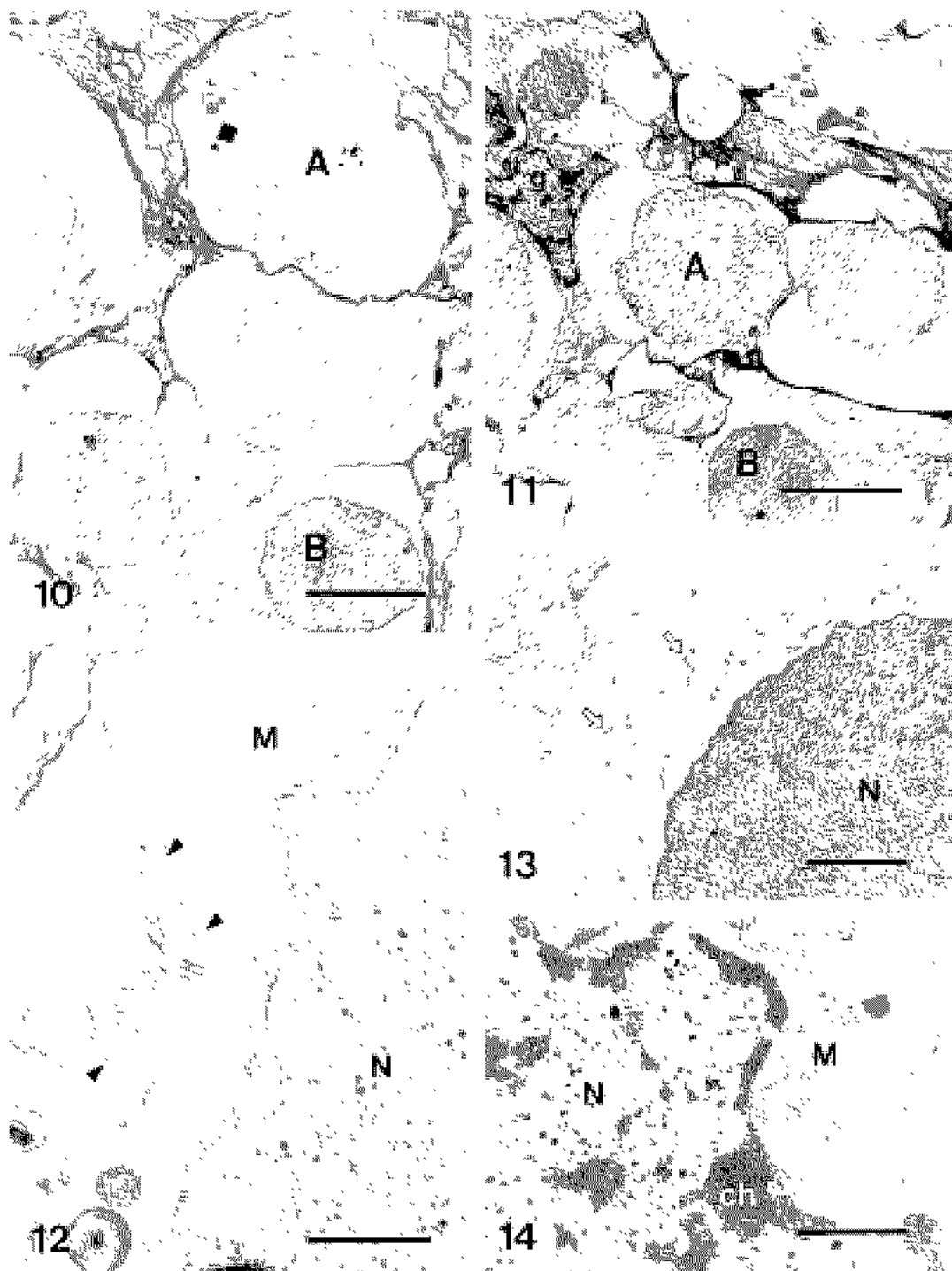
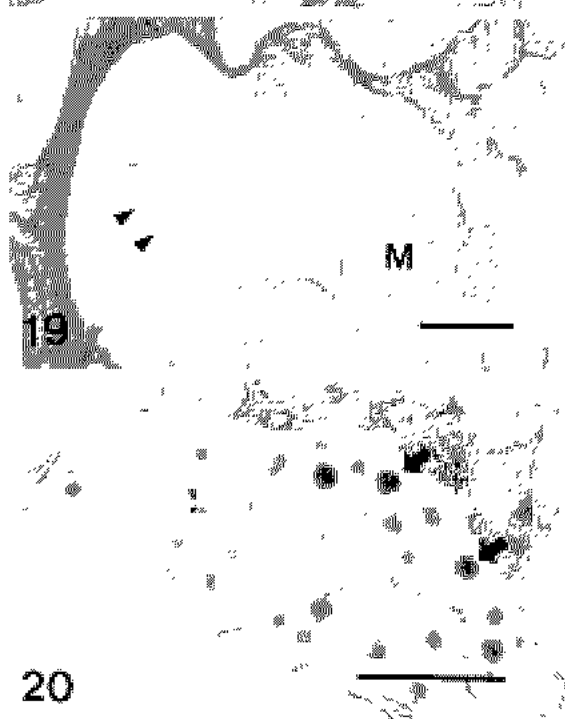
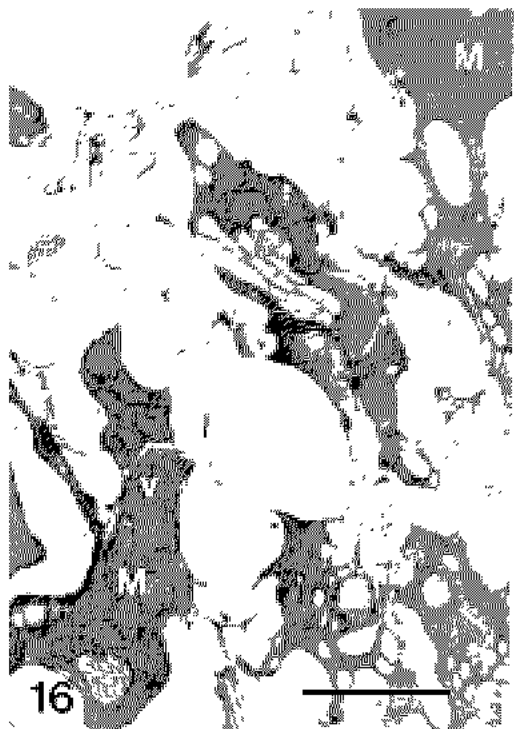
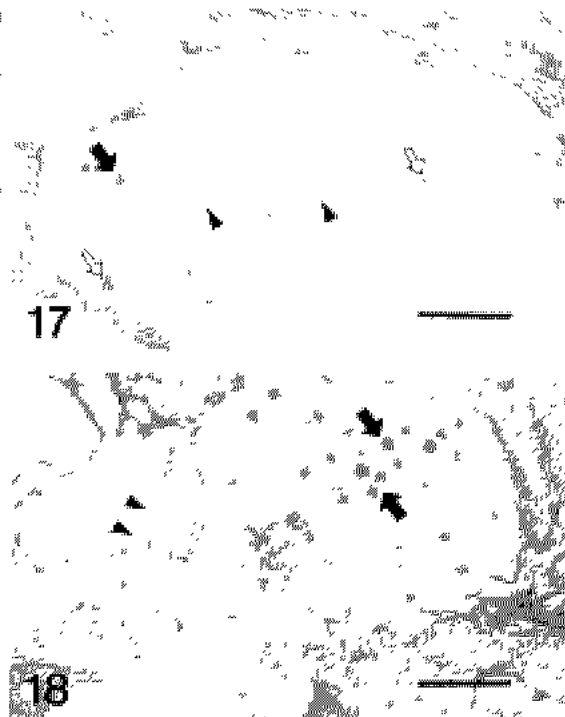
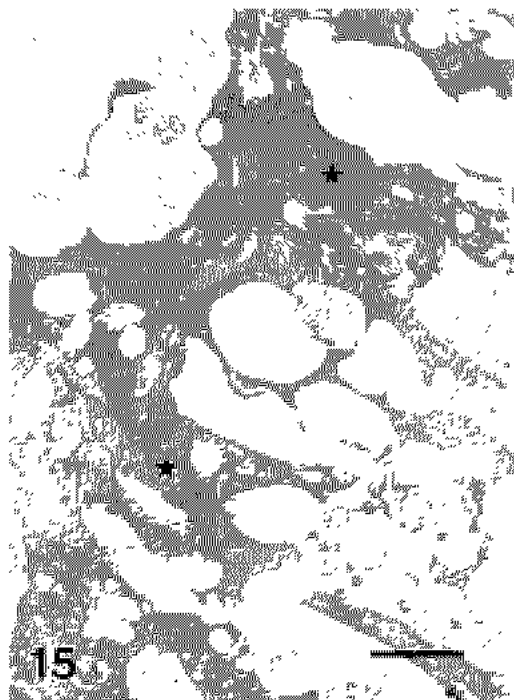


PLATE 3

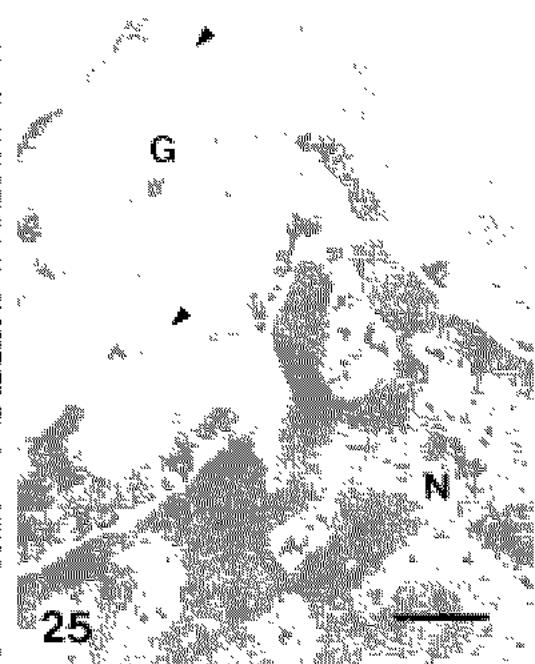
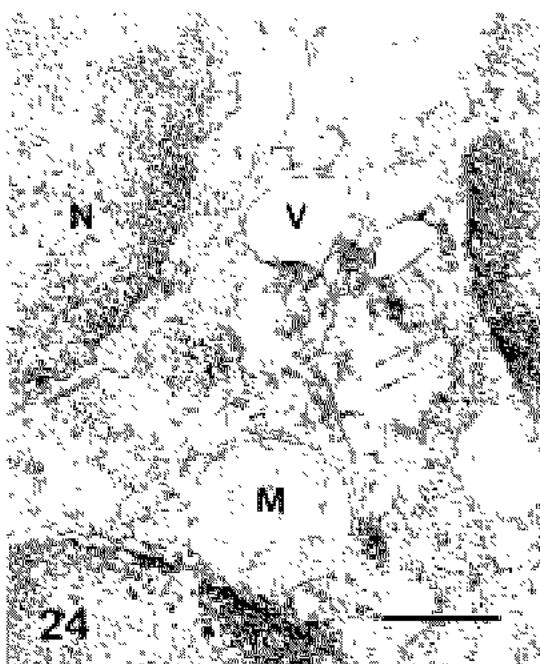
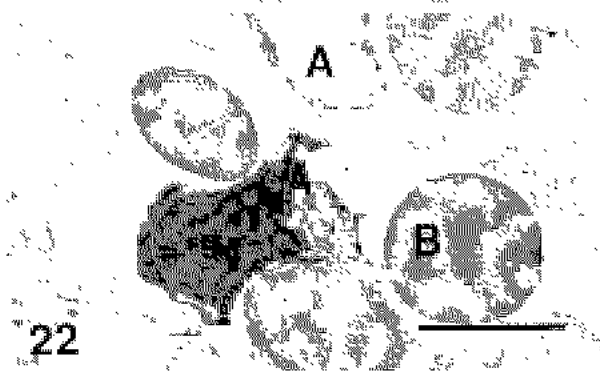
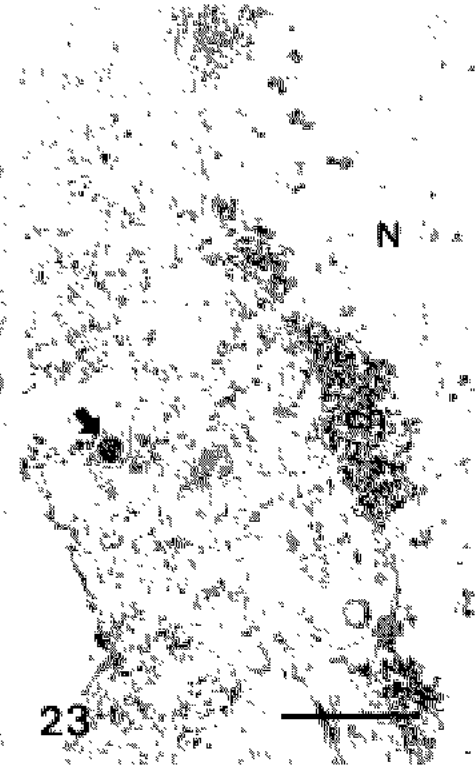
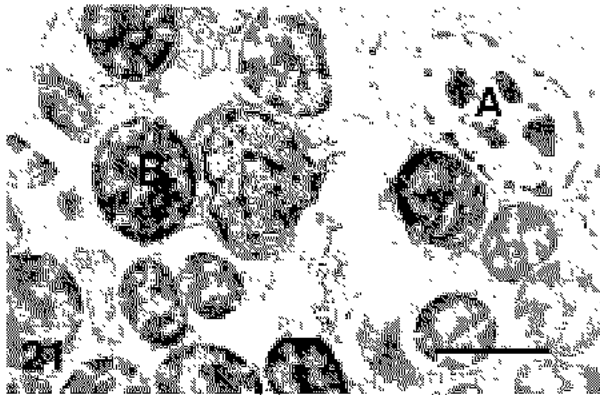


## PLATE 4



20

PLATE 5



## PLATE 6

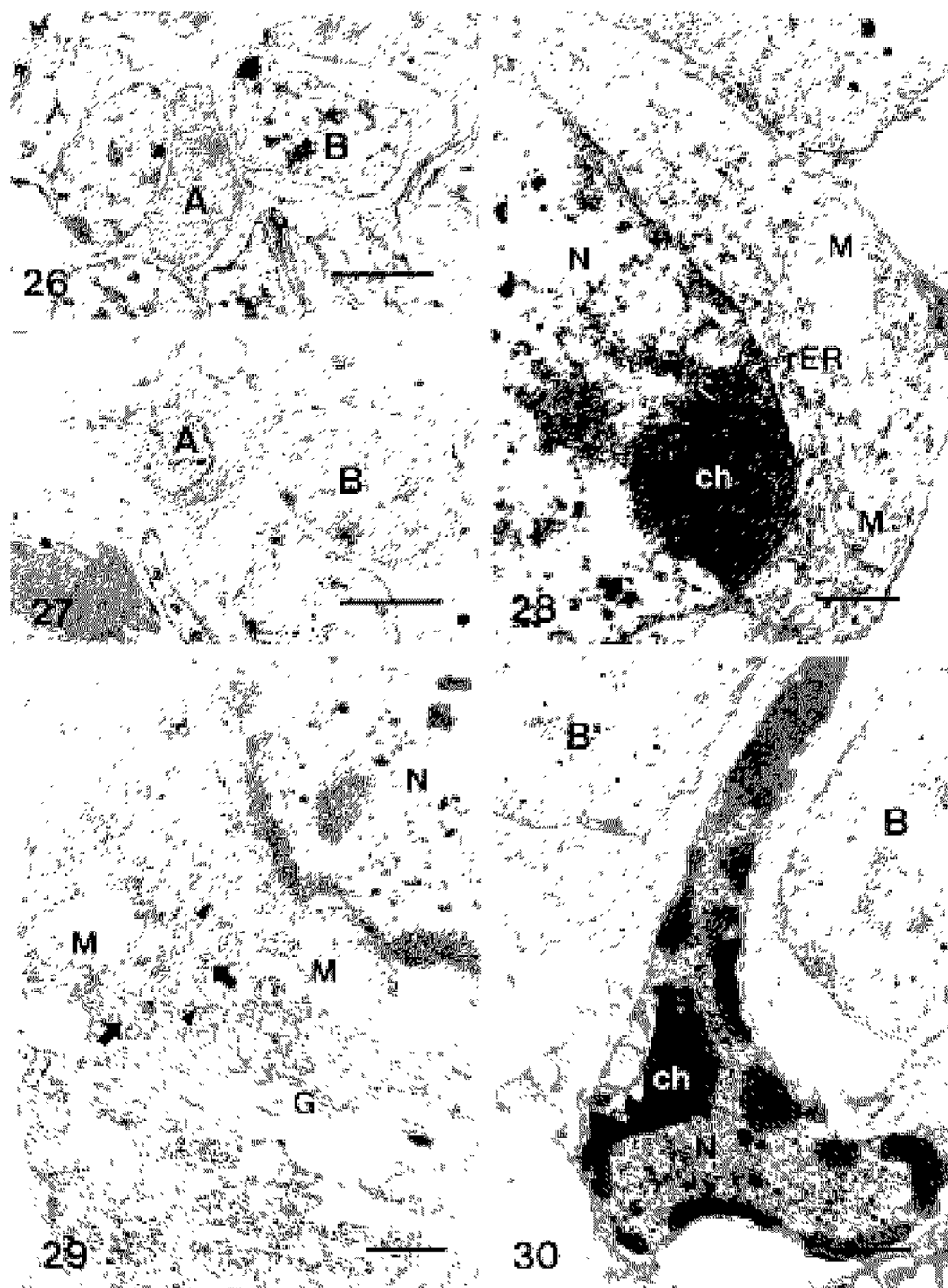




PLATE 7

