

아프리카 왕달팽이(*Achatina fulica*) 외투막내 신경근연접의 미세구조

장남섭 · 한종민 · 황선종*

목원대학교 이공대학 생물학과, *충북대학교 의과대학 해부학교실

=Abstract=

Ultrastructure of the Neuromuscular Junction in the Mantle Edge of the African Giant Snail, *Achatina fulica*

Nam-Sub Chang, Jong-Min Han and Sun-Jong Hwang¹

Department of Biology, Mokwon University, Taejon 302-318, Korea

¹Department of Anatomy, Chungbuk University College of Medicine, Chongju 361-763, Korea

After the investigation on the fine structure of the neuromuscular junction inside the muscle around the mantle edge of the African giant snail (*Achatina fulica*), the following results were obtained.

A neuromuscular junction is of the spindly or irregular shape, and that is a synaptic cleft of 30 nm between the sarcolemma and synaptic membrane.

Three types of granules, such as round granules of high electron density (diameter 100 nm), middle electron dense granules (diameter 70 nm), and electron-lucent granules (diameter 70 nm), are observed inside the synaptic cavity. In the lateral side of a neuronal synapse, round granules(diameter 0.2 - 0.4 μ m) of high electron density was found.

Some of the round granules of middle electron density were exocytosis outside the synaptic membrane, and the consolidation of sarcolemma and synaptic membrane happened.

In the sarcoplasm, contractile proteins such as actin and myosin are irregularly distributed and some cytoplasmic dense bodies are observed among them.

Key words: Neuromuscular junction, Neurotransmitters, *Achatina fulica*

서론

연체동물 달팽이류의 신경계에 관한 연구는 Elo(1938)가 유폐류(pulmonate) *Lymnaea stagnalis*의 중추 및 말초 신경절을 대상으로 한 연구가 시작된 이

래 많은 연구가 있었다(Cook, 1966; Mol, 1970; Janse, 1974; Sonetti *et al.*, 1982).

특히 Scharrer(1935)는 연체동물 *Opisthobranchia*의 신경분비에 관한 연구를 TAGO(tannic acid-glutaraldehyde-osmium tetraoxide) 염색방법을 통해 밝힌 바 있다. 이어 Lever(1957)는 기안목(Basommato-

phora) *Ferrissia shimexii*를 대상으로, Joosse(1964)는 병안목(Stylommatophora) *Lymnaea stagnalis*를 대상으로 하여 신경분비에 관한 연구가 이루어졌으며, 최근에는 면역조직화학적 방법과 전자현미경적 방법을 통한 상세한 연구가 뒤를 이었다(Cottrell, 1977; Osborne, 1977; Osborne and Dockray, 1982; Boer *et al.*, 1986).

Wendelaar-Bonga(1970)는 *Lymnaea stagnalis* 신경연접(neuronal synapse) 속에 들어있는 과립의 종류에 의해 신경분비세포(neurosecretory cell)를 10개로 나누어 있으며, Plesch (1977b)도 같은 종의 뇌 신경절을 대상으로 한 미세구조 연구에서 신경연접내의 과립들의 염색성, 형태, 크기 그리고 위치 등에 의해 신경근연접(neuromuscular junction)의 종류를 9가지로 나누어 밝힌 바 있다.

그러나 신경근연접에 관한 연구가 대부분 눈이 있는 촉각 부위나, 머리 부위 또는 몸통 부위에서 이루어져, 몸통의 최외층에 있는 외투막에서의 신경근연접에 관한 연구는 매우 드문 실정이다. 이에 본 실험에서는 식용으로 사용하고 있는 아프리카 왕달팽이(*Achatina fulica*)를 대상으로 외투막 근육수축에 직접 관여하고 있는 신경근연접의 미세구조와 신경분비과립의 종류 및 형태를 관찰할 목적으로 본 실험을 시도하였다.

재료 및 방법

1998년 7월경 경기도 근교의 사육장에서 식용으로 이용되고 있는 아프리카 왕달팽이(*Achatina fulica*)를 실험실로 옮긴 후 실험재료로 사용하였다.

왕달팽이를 30% ethyl alcohol로 마취시킨 다음 외투막의 말단부위를 적당한 크기로 잘라낸 후, 2.5% paraformaldehyde-3% glutaraldehyde로 1시간 30분 전고정을 하고, 이어서 OsO₄로 2시간 후고정을 하였다. 고정이 끝난 재료는 0.2 M phosphate buffer(pH 7.3)로 3회 세척을 하고, ethanol 농도순으로 탈수시킨 후 통상적인 방법에 의하여 Epon 812로 포매를 하였으며 60°C 파라핀 오븐에서 40시간 경화시켰다.

Epon 블록은 LKB-V ultramicrotome을 사용하여 1 μm 두께의 박절편을 만들고 이를 methylene blue로 단일염색한 후 광학현미경하에서 정확한 부위를 확인한 다음 초박절편을 만들었다. 초박절편을 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색을 한 다음, JEM

100CX-II 투과전자현미경(80KV)으로 관찰하였다.

결 과

왕달팽이 외투막에 분포된 신경계는 폐각의 내층을 감싸는 체벽 근육 속에 분포된 내장신경절 가지(branches of visceral ganglion)로부터 기원하였으며, 이들의 일부는 생식기관으로 분지하였다.

특히, 본 실험에서는 외투막의 가장자리 끝 부분(mantle edge)을 감싸고 있는 근육섬유나 근육세포에 분포된 운동신경종말(motor nerve ending)의 미세구조를 중심으로 관찰하였다.

외투막의 상단 상피조직은 주로 섬모원주상피세포들로 구성되어 있고, 그 하단은 얇은 기저막과 두터운 근육섬유들이 매우 발달해 있었다. 특히 내장신경절의 가지로부터 분지된 신경섬유들은 발달된 근육세포 및 근육섬유 사이를 고르게 분포하면서 이들과 연결되어 있었다.

1. 근육세포(muscle cell)

외투막을 구성하고 있는 근육세포는 비교적 큰 방추형세포로서 불규칙한 형태의 큰 핵을 가지고 있었다. 밝은 핵질 속에 직경 0.5 μm 정도의 다양한 형태의 과립상의 이질염색질들이 고르게 분포하고 있었으며, 약

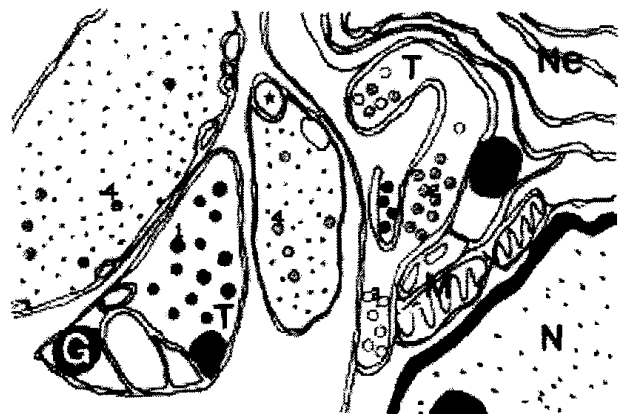


Fig. 1. A diagrammatic representation of the muscle cell and muscle fiber are contacted with nerve terminals of *Achatina fulica*.

1, high electron-dense granule; 2, middle electron-dense granule; 3, electron-lucent granule; G, mitochondrial-like granule; M, mitochondria; Ne, neuropils; T, nerve terminal.

간의 이질염색질들은 핵막 주위에 둥글게 모여 있는 특이한 모습을 보이기도 하였다.

핵막은 50 nm 정도 직경의 핵막상을 소지한 이중막 구조로서 외막에는 많은 리보솜이 부착되어있는 반면, 내막 안쪽으로는 90 nm 두께의 이질염색질들이 보였다.

신경종말이 부착된 근육세포의 세포질 속에는 수직능(perpendicular cristae)이 발달된 간 타원형의 미토콘드리아와 많은 소포(직경 70 nm) 그리고 리보솜들이 관찰된 데 비해 그 이외의 세포질 속에서는 수축성 단백질인 미오신과 액틴 미세섬유의 단면들만이 보였다. 또한 이들 미세섬유 사이에는 세포질성 치밀체(cytoplasmic dense body)들이 간혹 관찰되기도 하였는데 이들은 직경 60 nm 정도 크기의 소체였다. 또한 근육세포나 근육섬유들은 대부분 근형질막(sarcolemma)이나 근소포체(sarcoplasmic reticulum) 둘로 둘러싸여 있었는데 이들의 횡단면 내강의 직경은 각각 30 nm와

130 nm 정도였다(Fig. 2).

2. 신경근연접(neuromuscular junction) 및 신경망

왕날팽이 외부막에 분포된 신경섬유들은 외부막 상 피조직과 기저막 하단의 근육세포 및 근육섬유 등에 그 종말(nerve ending)이 다양한 형태로 연결되어 있었다.

1) 신경근연접(neuromuscular junction)

신경종말이 근육세포와 연결된 부위는 대부분 불규칙한 형태를 보인 반면, 근육섬유나 축삭돌기에 연결된 부위는 대부분 방추형 형태를 하고 있었다(Fig. 3).

불규칙형 신경근연접강 속에는 신경전달물질(neurotransmitter)로서 전자밀도가 높은 직경 100 nm 정도 크기의 둥근 과립과, 전자밀도가 중등도인 과립(직경 70 nm), 그리고 전자밀도가 낮은 연결소포(직경

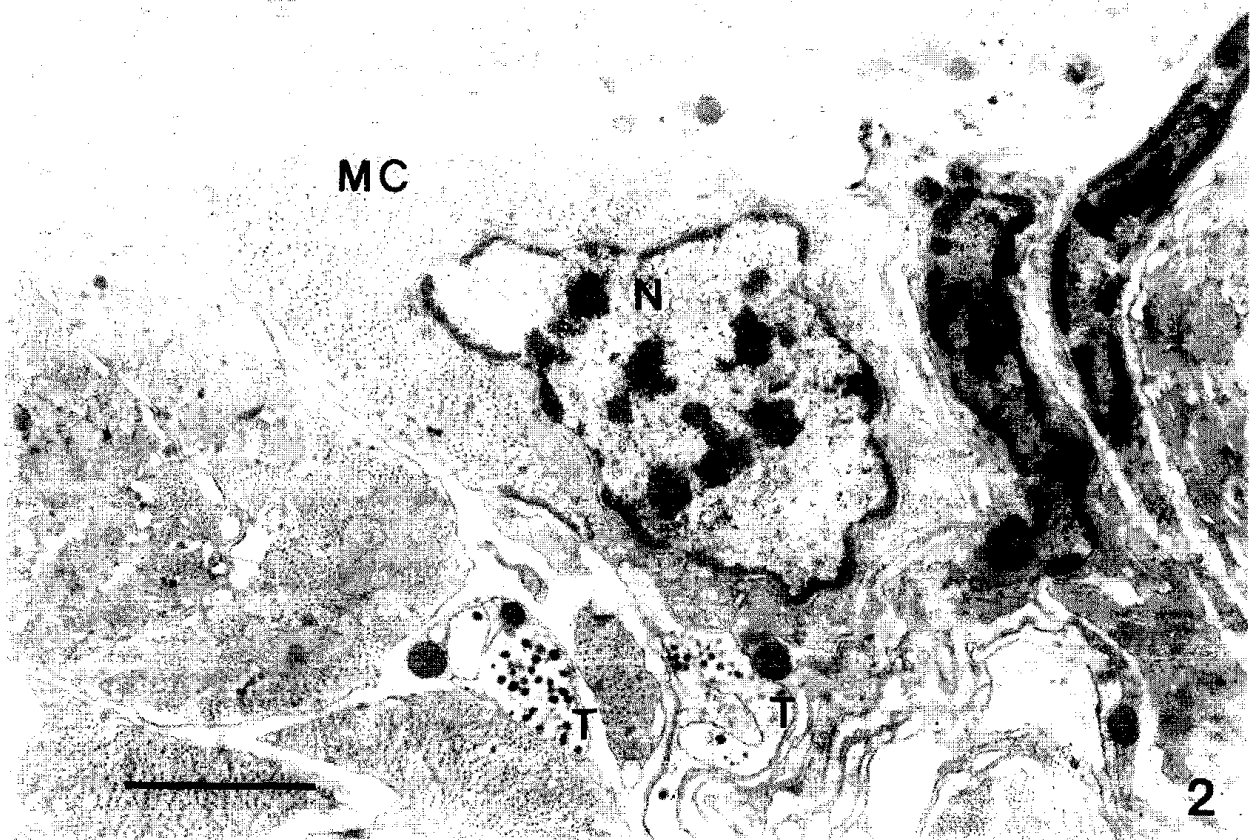


Fig. 2. The muscle cell(MC) and nerve terminals(T) are contacted by the synapses between the muscle cells of the mantle edge. Scale bar= 2 μ m

70 nm) 등 3종류가 혼재되어 있었는데 전자밀도가 높은 과립들은 얇은 한계막으로 둘러싸여 있는 특징을 보였다(Fig. 3). 그러나 신경종말이 근육섬유나 축삭돌기와 연결된 방추형의 신경종말은 30 nm 정도 두께의 연결간극(synaptic cleft)을 통해 연결되어 있었고 그 내강 속에는 전자밀도가 낮은 물질로 점유되었는데, 두 막은 서로 합체된 부위가 부분적으로 관찰되기도 하였다. 또한 이들 연결간극에는 전자밀도가 높은 과립(직경 100 nm)과 중등도의 과립(직경 70 nm) 등 두 종류만이 관찰되어 불규칙형태의 신경근연접종말과는 서로 다른 양상을 보였다. 또한 특이하게도 왕달팽이의 신경근연접 주변에서는 지금까지 관찰 보고된 바 없는 직경 0.2-0.4 μm 정도 크기의 전자밀도가 높아 보이는 원형의 과립들이 관찰되었다(Figs. 3, 4 and 5).

2) 신경망(neuropils)

외투막에 분포된 신경다발들은 그 두께가 16 μm 정도로 가늘고 대부분 근육세포 및 근육섬유들을 감싸고 있었다. 신경섬유 속에는 미세소관인 많은 수의 신경소관(neurotubule)과 타원형의 미토콘드리아 그리고 전자밀도가 높은 직경 100 nm 정도 크기의 둥근 과립(신경전달물질)들이 간혹 관찰되기도 하였다(Fig. 7).

3. 신경교세포(neuroglial cell)

신경교세포는 주로 신경섬유다발(bundle of nerve fiber) 주위를 감싸고 있었고, 핵은 양쪽이 불룩한 아령형이거나 긴 타원형을 나타내었다.

전자밀도가 낮아 밝게 보이는 핵질 속에는 2 - 3개의 이질염색질들이 큰 덩어리를 형성하고 있거나 핵막 주위를 둥글게 감싸고 있었다.

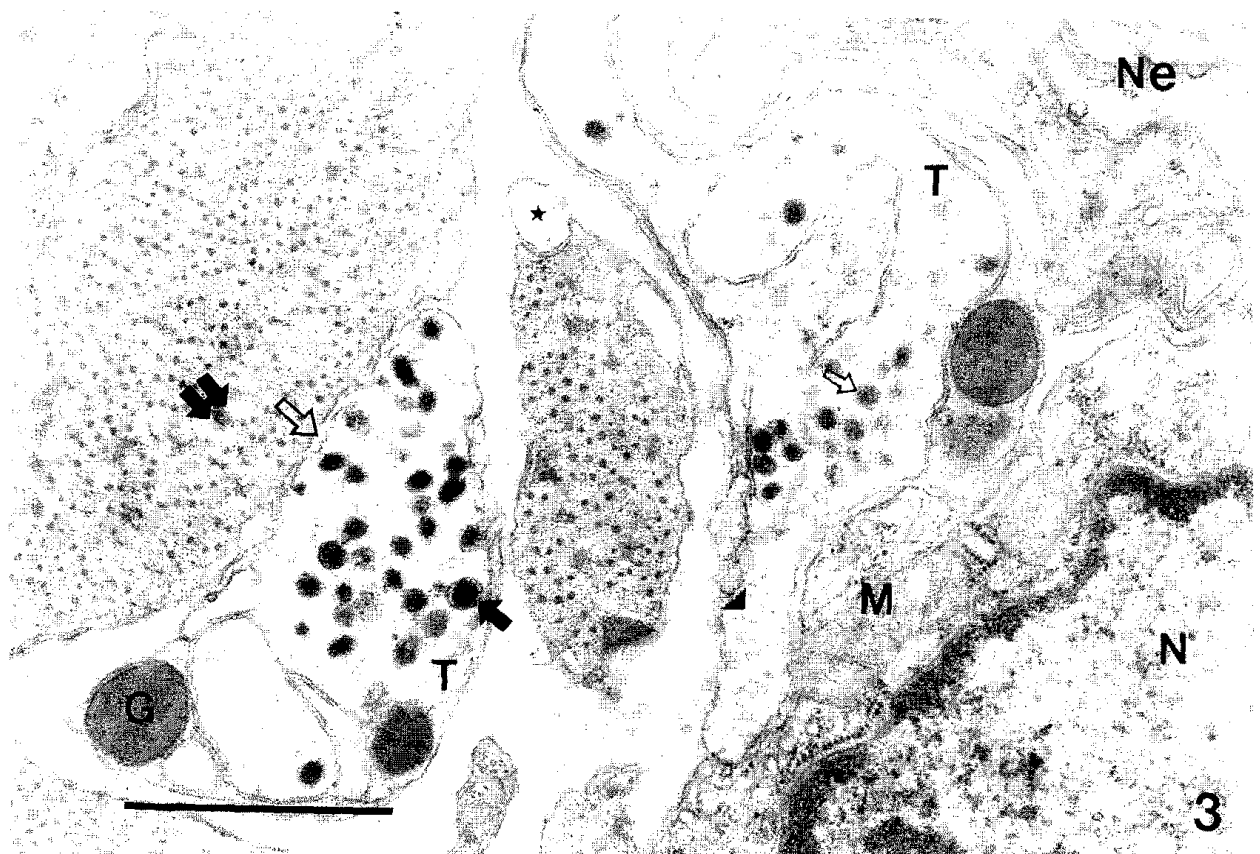


Fig. 3. Magnification of the Fig. 2. arrow, high electron-dense granule; open-arrow, middle electron-dense granule; arrow-head, electron-lucent granule; two arrow, cytoplasmic dense body; large open arrow, synaptic cleft; asterisk, sarcoplasmic reticulum; G, mitochondrial-like granule; M, mitochondria; N, nucleus; Ne, neuropils; T, nerve terminal. scale bar= 1 μm



Fig. 4. Two axon terminals are contacted by the synapse between the neuropils (Ne) of the mantle edge. arrow, nerve terminal; N, nucleus. scale bar= 2 μ m



Fig. 5. Magnification of the Fig. 4. scale bar= 2 μ m

핵막은 이중막구조로 고르지 못한 핵막강이 관찰되었는데, 부위에 따라서는 매우 넓게 팽윤된 모습을 보였다.

세포질의 발달은 미약해서 겨우 핵 주위만을 감싸고 있었는데, 다소포체(multivesicular body)나 전자밀도가 높아서 어둡게 보이는 직경 100 nm 크기의 둥근 과립들만이 드물게 관찰되었다(Figs. 6 and 7).

고 찰

연체동물의 신경세포는 acetylcholine, epinephrine, dopamine, bioamins 그리고 glycine등을 연결종말에서 분비하는 보통뉴런(conventional neuron)과 peptidergic 신경호르몬을 혈액이나 림프 또는 신경혈강축색종말(neurohemal axon terminal)을 통해 분비하는

neuropeptidergic 신경분비세포(neurosecretory cell) 등 두 종류가 존재하고 있음은 이미 잘 알려져 있는 사실이다(Luchtel *et al.*, 1997). 특히 neuropeptidergic 뉴우런은 여러 기능을 보유한 세포로서 전통적인 보통뉴우런처럼 전기현상을 전달하는 기본적인 기능(Vlioger, 1981)이외 neuropeptide를 생산하는 기능 등을 나타낸다고 하였다(Boer and van Minnen, 1988).

*Lymnaea stagnalis*인 경우 neuropeptide 등은 골지 복합체에서 만들어지며(Fisher *et al.*, 1988; Heumen and Roubos, 1991), 한 개의 neuropeptide gene이 한 개 또는 여러 개의 neuropeptide를 형성(Scheller and MC Allister, 1983; Geraert *et al.*, 1988, 1991; Smit *et al.*, 1988) 하므로, 한 개의 특정한 뉴우런이 단 한 개의 신경전달물질(neurotransmitter)을 형성한다고 하는 것은 잘못된 것이며 cDNA연구, peptide분석, 면역조직학적방법(Cottrell, 1977; Osborne, 1977; Osborne and Dockray, 1982; Boer *et al.*, 1986) 등에서 보여준 것처럼 같은 뉴우런 속에서도 서로 다른 종류의 신경전달

물질을 형성 소지한다고 하여, 신경근연접에서 3종류의 다른 신경전달물질이 관찰된 본 실험을 뒷받침해 주었다.

보통뉴우런의 신경축삭은 공통적으로 다른 뉴우런이나 근육세포, 선세포 등과 연접을 이루는 경우가 대부분인데 비해 neuropeptidergic 뉴우런은 혈관이나 림프내관에 연접하여 신경호르몬 등을 분비하는 특징을 나타낸다고 하였다(Wendelaar-Bonga, 1970).

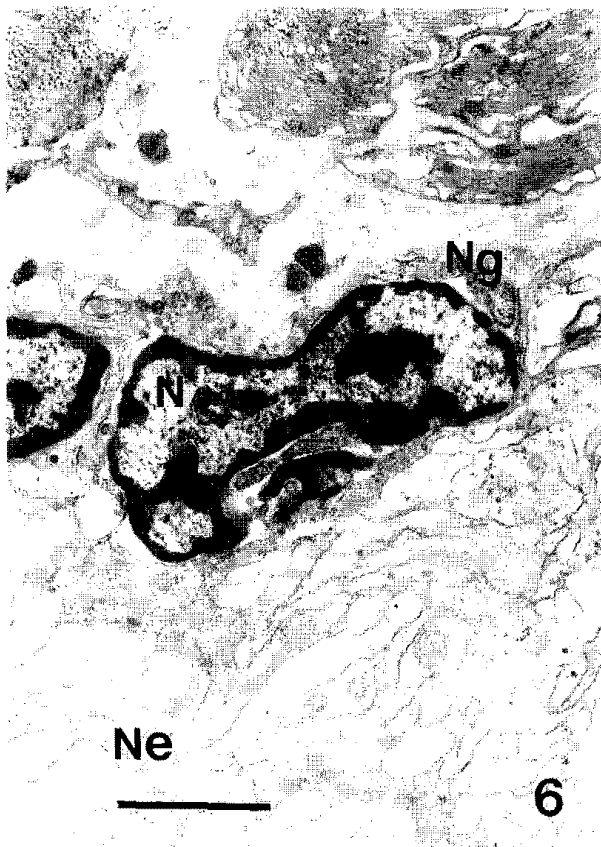
달팽이류에서 근육세포와의 연접현상은 이미 유폐류(Pulmonate)에서 폭넓게 연구된 바 있으며(Nicaise and Amsellem, 1983), 본 연구에서도 왕달팽이(*Achatina fulica*) 외투막 끝 부위 근육세포에 분포된 신경연접종말을 그 형태와 내부에 포함된 과립의 종류 및 크기에 중점을 두고 관찰하였다.

전형적인 신경연접종말 속에는 많은 수의 소포(vesicles)들이 들어있고 소포 속에는 신경전달물질 또는 신경호르몬이 저장되어 있어 자극에 의해 분비된다

고 하였다(Bogusch, 1972; Heyer *et al.*, 1973).

이들 소포의 직경은 50 - 100 nm 정도이고, 연접간극(synaptic cleft)은 20 nm 정도로 관찰된 바 있다고 하였는데 본 실험에서는 소포의 직경이 70 - 100 nm 이고 연접간극은 20 - 30 nm로 관찰되어 거의 비슷한 결과를 보였다. 그러나 신경연접의 형태가 *Helisoma duryi*의 외투막(mantle edge)을 재료로 한 Saleuddin과 Dillaman(1976)의 연구에서는 거의 대부분 원형이거나 타원형으로 관찰된 데 비해, 왕달팽이를 재료로 한 본 실험에서는 방추형 또는 불규칙형으로 관찰되어 서로 다른 형태를 보였고, 특히 근육세포와 연접된 부위에서는 소포의 배출현상(exocytosis)도 관찰되어, Roubos 등(1981)과 Schmidt와 Roubos(1989) 등이 *Lymnaea stagnalis*의 신경분비세포에서 관찰된 세포배출현상을 연상할 수 있었다.

신경연접에서 분비과립의 배출현상은 Roubos와 Vander wal-Divendel(1980)이 TAGO염색방법을 이용,



Figs. 6 and 7. The neuropils are surrounded by two neuroglial cell(Ng). arrow, neurotubule; open arrow, neurotransmitter granule; M, mitochondria; N, nucleus; Ne, neuropils. scale bars= 2 μ m, 1 μ m

과립들을 전자밀도가 높은 물질로 환원시켜 관찰한 바 있다.

본 실험에서 관찰된 연접소포는 전자밀도가 높은 과립과 중등도인 과립 그리고 전자밀도가 투명한 소포 등 3종류가 관찰된 바 있으나, *Lymnaea stagnalis* (Schmidt and Roubos, 1989)에서는 투명소포를 제외한 2종류, 그리고 Salenddin과 Dillamen(1976)에서는 중등도 과립을 제외한 2종류만이 각각 관찰되어 약간의 차이를 보인 바 있었는데 이는 종의 차이에서 오는 현상일 것으로 생각되었다.

또한 신경연접종말 주변에서 관찰된 0.2 - 0.4 μm 정도 크기의 둥근 동질성의 검은 과립들은 미토콘드리아와 비슷한 점은 있으나, 관찰된 모든 과립에서 cristae가 전혀 관찰되지 않았고 또한 돌기 외에서 관찰된 점으로 미루어 미토콘드리아인지는 확실하지 않았으며 앞으로 계속적인 연구가 필요하다 할 것이다.

또한 왕달팽이를 재료로 한 본 실험에서는 신경과 연결된 근육세포의 근형질(sarcoplasm)속에서 액틴과 미오신 미세섬유들이 서로 불규칙하게 배열되어 있었고, 60 nm 크기의 세포질성 치밀소체(cytoplasmic dense body)도 발견되어, 고등동물에서의 규칙적인 배열현상과는 매우 다른 양상을 보였는데, 이는 *Limax maximus*(Davis and Shivers, 1987)와 *Lymnaea stagnalis*(Plesch, 1977a)에서도 관찰된 바 있었다.

요 약

아프리카 왕달팽이(*Achatina fulica*) 외투막(mantle edge)내 근육 속의 신경근연접에 관한 미세구조 연구 결과는 다음과 같았다.

신경근연접종말의 형태는 방추형이거나 불규칙형이었으며, 연접막과 근형질막사이 연접간극(synaptic cleft)의 넓이는 30 nm 정도로 나타났다.

연접강속에는 전자밀도가 높은 둥근 과립(직경 100 nm) 과 중등도인 과립(직경 70 nm) 그리고 전자밀도가 낮은 소포(직경 70 nm) 등 3종류가 관찰되었으며, 연접종말의 외측에는 0.2 - 0.4 μm 정도 크기의 전자밀도가 높은 둥근 과립들이 존재하였다.

전자밀도가 중등도인 둥근 과립 중 일부는 연접막 밖으로 배출(exocytosis) 되었으며, 근형질막과 연접막이 합체되는 현상도 관찰되었다.

근형질(sarcoplasm)내에서 수축성단백질인 액틴과

미오신섬유의 배열은 불규칙하였으며, 세포질성 치밀체(cytoplasmic dense body)도 관찰되었다.

참고문헌

- Boer, H.H., Geraerts, W.P.M., Schot, L.P.C. and Ebberink, R.H.M. (1986) Immunocytochemical and physiological studies on (neuroendocrine) neurons of the pond snail *Lymnaea stagnalis*. In: Handbook of Comparative Aspects of Opioid and Related Neuropeptide Mechanisms, Vol. I. (ed. by Stefano, G.B.) pp., 223-241, FL: CRC Press, Boca Raton.
- Boer, H.H. and van Minnen, J. (1988) Immunocytochemistry of hormonal peptides in molluscs: Optical and electron microscopy and the use of monoclonal antibodies. In: Neurohormones in Invertebrates. (ed. by Thorndyke, M.C. and Goldsworthy, G.J.) pp. 19-41. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bogusch, G. (1972) Zur innervation des glatten Penisretraktormuskels von *Helix pomatia*: Allgemeine Histologie und Histochemie des monoaminergen Nervensystems. *Z. Zellforsch.* **126**: 383-401.
- Cook, H. (1966) Morphology and histology of the central nervous system of *Succinea putris* (L.). *Arch. Neerl. Zool.*, **17**: 1-72.
- Cottrell, G.P. (1977) Identified amine containing neurones and their synaptic connexions. *Neuroscience*, **2**: 1-18.
- Davis, E.C. and Shivers, R.R. (1987) Membrane-associated dense plaques in smooth muscle cells of the common slug, *Limax maximus*: Possible sites of transmembrane interaction of filaments. *J. Submicrosc. Cytol.*, **19**: 537-544.
- Elo, J.E. (1938-1939) Das Nervensystem von *Lymnaea stagnalis* (L.) *Lam. Ann. Zool. Vanamo.*, **6**: 1-40.
- Fisher, J.M., Sosin, W., Newcomb, R. and Scheller, R.H. (1988) Multiple neuropeptides derived from a common precursor are differentially packaged and transported. *Cell*. **54**: 813-822.
- Geraerts, W.P.M., ter Maat A. and Vreugdenhil, E. (1988) The peptidergic neuroendocrine control of egg-laying behavior in *Aplysia* and *Lymnaea*. In: Invertebrate Endocrinology, Vol. 2. Endocrinology of

- Selected Invertebrate Types. (eds. by Laufer, H. and Downer, R.G.H.). pp. 141-231. Alan R. Liss, New York.
- Geraerts, W.P.M., Smit, A.B., Li, K.W., Vreugdenhil, E. and van Heerikhuizen, H. (1991) Neuropeptide gene families that control reproductive behaviour and growth in molluscs. *In: Current Aspects of the Neurosciences*, Vol. 3. (ed. by Osborne, N.N.), pp. 255-305, MacMillan Press, London.
- Heumen, W.R.A. and van Roubos, E.W. (1991) Immuno-electron microscopy of sorting and release of neuropeptides in *Lymnaea stagnalis*. *Cell Tissue Res.*, **264**: 185-195.
- Heyer, C.B., Kater, S.B. and Karisson, U.L. (1973) Neuromuscular systems in molluscs. *Am. Zool.*, **13**: 247-270.
- Janse, C. (1974) A neurophysiological study of the peripheral tactile system of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Neth. J. Zool.*, **24**: 93-161.
- Joosse, J. (1964) Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of *Lymnaea stagnalis* L. *Arch. Neerl. Zool.*, **16**: 1-103.
- Lever, J. (1957) Some remarks on neurosecretory phenomena in *Ferrissia* species. (Gastropoda: Pulmonata): *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, **C60**: 510-522.
- Luchtel, D.L., Matin, A.W., Deyrup-Olsen, I. and Boer, H.H. (1997) Microscopic anatomy of Invertebrates. *In: Mollusca II*, Vol. 6B. (ed. by Harrison, F.W. and Kohn, A.J.), pp. 667-701. Wiley-Liss press. New York.
- Mol, J.J. van (1970) Notes anatomiques sur les Bulimulidae. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **101**: 183-225.
- Nicaise, G. and Amselem, J. (1983) Cytology of muscle and neuromuscular junction. *In: the Mollusca*, Vol. 4. (ed. by Wilbur, K.). pp. 1-33. Academic Press. New York.
- Osborne, N.N. (1977) Do snail neurones contain more than one neurotransmitter?. *Nature*, **270**: 622-623.
- Osborne, N.N. and Dockray, G.J. (1982) Bombesin-like immunoreactivity in specific neurones of the snail *Helix aspersa* and an example of the coexistence of substance P and serotonin in an invertebrate neurone. *Neurochem. Int.*, **4**: 175-180.
- Plesch, B. (1977a) An ultrastructural study of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Cell Tissue Res.*, **180**: 317-340.
- Plesch, B. (1977b) An ultrastructural study of the innervation of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.) with references to peripheral neurosecretion. *Cell Tissue Res.*, **183**: 353-369.
- Roubos, R.W., Schmidt, E.D. and Moorers-vanDelft, C.M. (1981) Ultrastructural dynamics of exocytosis in the ovulation neurohormone producing caudo-dorsal cells of the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* (L.). *Cell Tissue Res.*, **215**: 63-73.
- Roubos, E.W. and van der Wal-Divendal, R.M. (1980) Ultrastructural analysis of peptide-hormone release by exocytosis. *Cell Tissue Res.*, **207**: 269-274.
- Saleuddin, A.S.M. and Dillaman, R.M. (1976) Direct innervation of the mantle edge gland by neurosecretory axons in *Helisoma duryi* (Mollusca: Pulmonata). *Cell Tissue Res.*, **171**: 397-401.
- Scharrer, B. (1935) Über sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. *Naturwiss.*, **9**: 131-138.
- Scheller, R.H. and McAllister, L.B. (1983) Molecular cloning of a multigene family encoding neuropeptides which govern egg-laying in *Aplysia*. *In: Molluscan Neuroendocrinology*. (ed. by Lever, J. and Boer, H.H.). pp. 38-43. North Holland. Amsterdam.
- Schmidt, E.D. and Roubos, E.W. (1989) Quantitative immunoelectron microscopy and tannic acid study of dynamics of neurohaemal and nonsynaptic peptide release by the caudodorsal cells of *Lymnaea stagnalis*. *Brain Res.*, **489**: 325-337.
- Smit, A.B., Vreugdenhil, E., Ebberink, R.H.M., Geraerts, W.P.M., Klootwijk, J. and Joosse J. (1988) Growth controlling molluscan neurons contain the precursor of molluscan insulin-related peptide. *Nature*, **331**: 535-538.
- Sonetti, D., Rassa, M.A. and Lombardo, S. (1982) Mapping of neurons by retrograde cobalt filing of the tentacular nerves of *Planorbis corneus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **75A**: 47-56.
- Vlieger, T.A. ed. (1981) Peptidergic cells in *Lymnaea stagnalis* (L.). ed. by Salanki, J., *Adv. Physiol. Sci.*, **2**: 19-34.
- Wendelaar-Bonga, S.E. (1970) Ultrastructure and histochemistry of neurosecretory cells and neuro-

Achatina fulica 외투막내 신경근연접의 미세구조

haemal areas in the pond snail *Lymnaea stagnalis*

(L). *Z. Zellforsch.* **108**: 190-224

Received October 6, 1998

Accepted December 10, 1998

Corresponding author: Chang, Nam-Sub

Tel: (82) 42-829-7582; e-mail: nschang@home.mokwon.ac.kr