

개불 (*Urechis unicinctus*) 전장 섬모 상피세포의 미세구조와 여과기능

신길상·이순희
순천향대학교 자연과학대학 생명과학부

Ultrastructure and Filtrating Function of the Ciliated Epithelial Cells of Foregut in *Urechis unicinctus*

Kil-Sang Shin and Sun-Hee Lee

Department of Life Science, College of Natural Science, Soonchunhyang University,
Chungnam, Asan 336-745, Korea

(Received August 24, 1998; revised October 27, 1998)

ABSTRACT

It is suggested that *Urechis unicinctus* is a filter feeder as like many tide and watery invertebrates which filtrate food materials by ciliary movement. However, the structure of the filter is not yet known in *U. unicinctus*, nor the filtering mechanism is not well understood. This study reveals ciliated epithelial cells in the foregut and the features of the cilia are good accord with that of known filtrating apparatus of other tide animals. This may implies that the foregut is in function of filtration and the food materials are filtrated by the ciliary movement. With the observation of the filtrating apparatus in the foregut, the intestine of *U. unicinctus* can be functionally compartmented into 3 parts. These are already known midgut and hindgut in function of digestion and respiration respectively, and the foregut in function of filtrating apparatus for foods.

The filtrating apparatus of *U. unicinctus* is composed of the pseudostratified columnar epithelial cells with numerous cilia. The cilia are well differentiated kinocilia with the typical microtubule pattern, kinetosome and cilia roots. There are two kinds of striated cilia roots, the main root and the accessory root. The main root is extended perpendicularly from the cell surface to basement membrane and the short accessory root is branched with an acute angle of about 80° from the main root at level of basal plate of the kinetosome. The spacial approaches of the main root with the large fused form of mitochondria is one of the characteristic features which might be in structural consideration an intimate association between energy source and energy mass consuming cell organelles.

Key words : Kinocilia, Cilia roots, Kinetosome, Filter, Invertebrate

서 론

수생 혹은 해변 무척추동물에서는 수서환경으로부터 물을 체내로 유입하고 먹이를 선별하는 기구인 여과기(filter)가 발달한 예가 많다. 여과기의 주요 기능적 구조는 잘 분화된 섬모세포 및 섬모(운동모)의 집단이고 주로 외부기관으로 발달되며, 분류체계와는 무관하게 이를 통하여 먹이를 섭취하는 동물을 총칭하여 여과 섭취동물(filter feeder)이라고 한다(Lynn, 1991). 여과섭취 동물은 극피동물, 연체동물, 해면동물 그리고 환형동물의 일부에서 주로 볼 수 있으며 많은 *Ciliophora* (Hannes and Foissner, 1992), *Tetrahymena* (Akowska et al., 1982), *Sorogena* (Bradbury and Olive, 1980) 및 *Ciliata* (Hofmann-Muenz, 1991) 등을 그 예로 들 수 있다.

분류학상 개불은 극피동물 혹은 환형동물에 속한다. 서식지가 해변이고 체벽근에 미오신을 포함하며 헤모글로빈을 호흡색소로 갖는 등 체체가 잘 발달한 개불에서는 이러한 여과기의 존재가 추측되었을 뿐 그 구체적인 증거는 아직 제시된 바 없다. Edmond 등(1972)은 개불의 여과기가 구부(proboscis)에 있다고 서술하고 있으나 이는 자연 생태적 관점에 근거가 있는 것으로 보고된 바 있다(Rolf, 1985). 생태적 관점에서 보면 개불은 해변의 켈에 양끝이 지포에 열리며 해수의 입, 출수가 가능한 "U"형 서식관에서 생활하고 구부를 입수관을 향하여 그리고 항문을 출수관을 향하고 있다. 이런 생활양식은 여과기가 구부에 존재하는 것으로 관찰될 수도 있으며, 이를 가장 잘 인식할 수 있는 시기는 입, 출수되는 해수의 양이 하루에 150 l로 증가하는 2월부터 5월 산란기까지로 생각된다. 분지(分枝)되지 않은 내장기관이 구부와 항문을 연결하는 개불에서는 입수된 해수가 소화관으로 유입되고 항문으로 유출되는 과정이 반복되는 동안 해수에 포함된 먹이를 선별하는 것으로 추측되어 소화기관의 기능상 이해하기 어려운 점을 제시하고 있다.

해수를 체내로 통과시키면서 먹이를 선별하는 많

은 여과 섭취동물은 별도의 소화관과 해수관이 구별되거나 혹은 분지되므로서 기능상 서로 다른 기관이며 해수관은 주로 외호흡을 담당한다(Remane et al., 1975). 그러나 *U. caupo*에서는 분지되지 않은 내장기관 중 후장의 세포 및 조직구성이 얇은 막성 구조인 것이 관찰되었으며 일종의 외호흡 기관으로 보고된 바 있다(Austin and White, 1981). 이와같이 *U. unicinctus*와 *U. caupo*의 소화기관은 중장이고 후장은 외호흡기관이므로 내장기관은 기능적으로 구획화된 사실이 일부 확인되고 있다.

본 연구에서 개불(*U. unicinctus*) 중공 내장기관의 구획에 따른 기능적 분화를 관찰하던 중 전장(foregut)의 일부 구간에서 수많은 섬모세포들을 관찰하였으므로 전장의 일부가 먹이를 여과하는 기관으로 생각되었다. 따라서 개불 내장기관의 구획을 좀 더 세분할 수 있었고 아직 확실한 증거가 제시된 바 없는 여과기를 관찰할 수 있었다. 하나의 연속구조인 개불 내장기관이 소화와 호흡만이 아니라 해수로부터 먹이를 여과하는 기능을 갖는다는 것은 내장기관이 적어도 3개 구획으로 구분된다는 것을 의미하며 이러한 체제는 해변 무척추동물에서도 독특한 것으로 생각되었다. 본 연구에서는 개불의 소화와 흡수 그리고 호흡과 배설, 특히 먹이여과 등 생리적으로 중요한 기능들이 3개 구획으로 구분되는 하나의 내장기관에서 수행한다는 것과 이때 필요하다고 생각되는 먹이여과 및 해수출입 기작에 대하여 미세구조적 측면에서 설명하고자 한다. 한편, 여러 수서동물에서 능동적으로 먹이를 포획, 선별, 농축하고 소화관으로 수송하는 기능을 담당하는 여과기의 실질구조는 운동모로 알려져 있다. 개불의 전장에서 관찰되는 섬모는 미세소관의 배열에서 운동모의 분화상을 가질 뿐 아니라 보다 효율적인 운동모에서 알려진 주섬모근(main root), 부섬모근(accessory root)과 잘 발달한 기저소체(kinetosome) 등이 관찰되어 위의 여과기능과 연계할 수 있었다. 따라서 본 연구에서는 개불의 전장 섬모세포의 조직구성과 운동모의 미세구조를 밝히므로서 여과기관을 제시하고 내장기관의 3개 구획에 대하여 보고하고자 한다.

재료 및 방법

1. 재료

개불(*Urechis uncinatus*)은 충남 서산군 남면 몽산포와 무창포 해변에서 간조시에 채집하였다. 원칙적으로 채집시기는 고려하지 않았으나 주로 2~5월 사이에 채집된 재료를 사용하거나 또는 실험실에서 배양한 것을 사용하였다.

개불을 종축으로 해부하면 분지(分枝)되지 않은 내장기관이 여러 겹으로 겹쳐 있으며 내장기관과 체벽 사이에는 무수한 사상(絲狀) 인대로서 연결된 것을 볼 수 있다. 내장기관은 흰색의 전장, 노란 색 혹은 황색인 중장(中章), 투명한 후장 등 3부위로 구분될 수 있다. 체장이 15 cm 정도인 개불의 전장은 20 cm이고 구부(口部)로부터 4 cm 정도는 붉은 색의 인두(咽頭)이다. 항문 근위부의 해수관은 계절에 따라 약간의 차이가 있으나 약 15 cm이었다. 인두로부터 항문에 이르는 전체 내장기관의 길이는 체장의 12배가 되므로 개불 내장기관의 대부분은 중장이라고 할 수 있다. 중장은 항문에 근접하면서 직경이 약간씩 증가하나 해수관이 시작되는 부위부터는 그 직경이 현저하게 증가하고 관상구조의 벽은 얇다. 본 연구에서는 인두와 소화관 사이의 전장을 재료로 사용하였다.

2. 방법

광학현미경적 시료는 4% paraformaldehyde와 마이크로파로 고정되었다. 0.2 M 인산 완충용액에 4%가 되도록 paraformaldehyde를 혼합하고 0.5%가 되도록 glutaraldehyde를 첨가하여 2시간 고정하였다. 마이크로파로서 고정한 경우는 비접촉식 적외선 온도감응기를 장착한 마이크로파 고정기(경창 KC 500A)로서 마이크로파를 약 20초간 발진하여 조직의 온도가 28~30°C가 되도록 하였다. Paraformaldehyde에 고정된 시료는 평상의 조직학적 방법에 의해 파라핀에 포매하였고 마이크로파로서 고정된 시료는 파라핀으로 포매하거나 혹은 냉동절편하였다. 고정된 시료는 주로 다염성인 Richardson (1960) 염색액으로 염색하였으며 Nikon사의 Diaphot

300 현미경상에서 DIC (Domarsky interference contrast) 여과기를 사용하여 촬영하였다.

전자현미경적 시료는 3가지 방법으로 고정하였다. 1) 4% paraformaldehyde+0.5% glutaraldehyde에 고정된 시료를 인산 완충용액으로 제조된 2.5% glutaraldehyde에 4시간, 그리고 1% osmic acid로 1시간 고정하거나 2) 인산 완충용액으로 제조된 2.5% glutaraldehyde에 4시간, 그리고 1% osmic acid로 1시간 고정하거나 혹은 3) 3.4% glutaraldehyde에 2시간 동안 전 고정하고 완충용액으로 세척한 후 1% osmic acid로 1시간 고정하였다.

시료는 아세톤 또는 propylene oxide로 탈수되고 araldite로 치환, 포매되어 60°C에서 72시간 중합되었다.

시료는 Reichert supernova 절편기로 초박절편하였으며 1 μm 정도의 박절편은 Richardson (1960) 염색액에서 60~80°C로 가열하여 염색하였다. 초박절편은 uranyl acetate와 lead citrate에 2중 염색하고 JEM 1010B 전자현미경으로 관찰하였다.

결 과

1. 광학현미경적 결과-전장(前腸)의 조직구성

광학현미경 절편에서 전장의 섬모 상피세포층은 굴곡과 만곡이 심하고 섬모들이 강소(lumen)를 향하여 신장되어서 강소는 때로는 수십 μm 단위로 매우 협소하다(Fig. 1). 섬모의 길이는 16~18 μm 정도이다. 때로 이들 섬모와 섬모상피 사이에는 외부로부터 유입, 여과된 먹이라고 생각되는 입자형 물질들로 채워져 있다. 섬모세포는 원주세포(16×50 μm)이다. 전장 상피조직에는 섬모세포외에도 형태가 다른 원주세포들이 관찰된다. 이 세포들은 주로 기저막에 근접하고 핵의 배열상태로 보아서 중층으로 보이나 모든 세포가 기저막상에 배열되지는 않으므로 세포층은 위중층으로 관찰된다. 따라서 개불 전장의 조직구성은 위중층 섬모원주상피세포(pseudostratified ciliated columnar epithelial cell)인 것으로 관찰된다(Fig. 2). 위중층 섬모원주세포층은 이염성(metachromacy)을 갖는 Richardson (1960) 염색액에 반응시켜 3종류의 세포로 구별할 수 있었

다(Figs. 2, 3, 4). 이는 Richardson 시약에 반응이 강한 섬모세포와 반응성이 비교적 약한 세포 및 이염성을 나타내는 세포 등이다. 어떤 세포는 세포 자유면에 열리고 분비물은 강소에 노출되며 어떤 세포는 분비물을 세포내에 포함하고 있으므로, 이들은 분비작용과 관련있고 그 내용물을 강소로 분비하는 것으로 보인다(Fig. 2). 한편 이염성을 보이는 물질은 전장 상피세포로부터 분비되는 점액질(mucus)로 보인다. 따라서 분비물에 의한 조직구성은 점막층(mucous layer)과 그 하부의 결합조직층인 점막하세포층(submucous layer)로 이루어져 있다. 점막하세포층에서도 여러 종류의 세포들이 관찰되고 있으며 점막층의 분비세포나 섬모세포에 비교하여 크고 때로 이염성 세포들로 구성되나 치밀조직은 아닌 것으로 보인다.

2. 전자현미경적 결과

1) 전장 세포의 미세구조

(1) 분비세포: 개불(*U. unicinctus*)의 전장에는 2 종류의 분비세포가 관찰된다(Figs. 3, 4). 이들은 서술의 편의에 의해 type 1, type 2 분비세포로 구분하였다. Type 1 분비세포에는 높은 전자밀도를 가지며 직경이 $1\mu\text{m}$ 내외의 과립형 분비물이 기질속에 매몰되어 있다(Fig. 3). 이 분비과립은 핵이 있는 기저부를 제외한 세포상부 전체에 분포하며 분비작용 후 세포형태가 변하는 것이 관찰되므로 포유류 장기(腸器)에서 점액질을 분비하는 배상세포(goblet cell)와 유사하다. Type 2 분비세포의 분비물은 전자밀도가 현저하게 약하고 과립형이 아니나 집단화되어 있고 세포내의 분포도 주로 세포 첨단부에서 관찰되는 등 위에서 설명한 type 1 분비세포와는 상이하다. Type 2 분비세포의 분비물은 포화지방이 주성분인 것으로 보인다(Fig. 4). Type 1, type 2 분비세포는 모두 상피조직의 자유면에 열려서 분비작용하는 것으로 관찰되고 핵이 세포의 기저막근위부에 위치하는 등 일반적인 분비상피의 특성을 갖고 있다. 핵의 크기는 $3\times 6\mu\text{m}$ 이고 이질 염색질과 인이 비교적 잘 발달하고 있으며 미토콘드리아 등 세포소기관들은 주로 핵의 주위에 분포한다.

(2) 섬모세포: 위에 설명한 분비세포는 섬모상피

와 비교하여 적은 수이므로 개불의 전장은 수많은 섬모상피세포로 구성된다고 할 수 있다. 섬모상피세포의 크기는 $16\times 50\mu\text{m}$ 이며, 각 섬모의 외부막은 세포막과 연속적이고 전장의 강소를 향하여 신장된다. 섬모상피세포 내부에는 관상형 크리스테(tubular cristae)를 갖는 많은 미토콘드리아들이 섬모근(cilia root)이 신장된 면을 따라 세포 종축으로 분포하고 있으나 주로 섬모세포의 자유면에 근접한 상부에서 관찰된다(Figs. 11, 12). 미토콘드리아는 직경이 500nm 인 것으로부터 $1500\times 800\text{nm}$ 인 것까지 크기가 다양하며 이들이 서로 융합한다는 증거들이 관찰된다. 섬모세포의 하부 기저막 부근에는 잘 발달한 인과 이질염색질이 발달한 핵($4\times 8\mu\text{m}$)과 약간의 부정형 액포들이 밀집된 구형(球形)의 세포질 구조가 관찰된다(Fig. 14).

섬모상피를 자유면 쪽에서 횡단하면 다면체인 것을 볼 수 있다. 하나의 섬모세포는 200개 정도의 섬모를 갖는 것으로 보인다(Fig. 8). Fig. 8은 약한 사선방향의 절단면으로 세포자유면에서 섬모가 돌출된 것과 그 하위 여러 수준에서의 세포구조 및 섬모의 돌출 형태를 관찰할 수 있다. 즉 섬모 미세소관(microtubule)의 분화상은 세포막 수준의 자유면에 돌출한 섬모에서 관찰할 수 있고 세포내부에는 섬모근이 있으며, 섬모와 섬모근 사이는 기저소체(kinotosome)가 세포표면에 근접된 것을 볼 수 있다.

2) 섬모

개불 전장에서 관찰되는 섬모의 구조는 섬모층류의 운동모와 유사하였다. 세포막으로부터 외부로는 섬모가 돌출하고 세포질에는 횡문이 있는 섬모근(cilia root)이 핵이 위치한 기저막 부위까지 신장된다. 세포막 근접부인 섬모와 섬모근 사이에서는 기저소체(kinotosome)가 관찰된다(Figs. 9, 10). 섬모의 길이는 $16\sim 18\mu\text{m}$ 이고 넓이는 300nm 이나 기저소체 근접부에서는 240nm 로 감소한다. 미세소관의 주변소관(doublet)과 중심소관(singlet)의 배열은 운동모 미세소관의 분화상과 같은 $9+2$ 이나 이들의 배열은 세포막 상위 즉 섬모에서만 관찰이 가능하고 기저소체와 섬모근에서는 관찰되지 않는다. 섬모의 미세소관들은 기저소체가 시작되는 부위에서

융합되어 axosome를 형성하고 있다.

이와 같이 섬모와 기저소체, 기저소체와 섬모근과의 경계는 분명하다. Axosome을 경계로 하여 미세소관은 섬모에서만 관찰되고 기저소체에서는 볼 수 없으므로 axosome이 실질적으로 섬모와 기저소체(220 nm × 900 nm)의 경계인 것으로 보인다. 따라서 기저소체는 axosome과 basal plate 사이이고 그 길이는 900 nm이나 비교적 좁은 상부(150 nm)와 보다 넓은 하부(220 nm)로 구분할 수 있다. 기저소체에서는 섬모로부터 내측으로 axosome, axosomal plate, terminal plate, basal plate 등의 기구와 측면의 kinetosomal fiber가 관찰된다. Kinetosomal fiber는 기저소체의 측면 외곽에 전자밀도가 강한 띠(band; 50 nm)가 형성된 것이며, 그 내부에서는 직경 170 μm의 강소(hole)인 것을 볼 수 있었다. 세포막은 기저소체의 중간부위까지 덮여 있고 하부는 세포질에 매몰된다.

주섬모근은 섬모세포의 자유면과 직각으로 배열되는 반면 기저소체는 섬모의 운동 방향으로 기울어지는 것이 자주 관찰된다(Figs. 9, 10). 섬모근(cilia root)은 2종류로 관찰되었다(Figs. 5~7). 이 중 하나는 위에서 설명한 바와 같이 기저소체 하단으로부터 세포 기저부의 핵 부근까지 신장된 주섬모근(main root)이고 다른 섬모근은 기저소체로부터 측면으로 돌출된 부섬모근(accessory root)이다. 주섬모근은 기저소체 말단의 basal plate에서 시작되고 길이는 약 16 μm, 다발을 형성하는 부위의 넓이는 160 nm이나 세포내부를 향하여 점차 가늘어진다(Figs. 11~13). 주섬모근을 횡단하면 여러 개의 섬유성 물질이 다발을 형성한 것을 볼 수 있다. 그러나 이 섬유성 물질의 다발은 세포상부에서는 그 형태가 분명하나 하부에서는 분명하지 않고 어떤 경우, 즉 기저막에 근접된 핵 부위의 횡단면에서는 입자형으로 관찰된다(Figs. 8, 11, 14). 이 주섬모근의 끝이 어떻게 종식되는가에 대하여는 본 연구에서는 추적하지 않았으나 원주세포의 기저막 또는 핵막과 구조적으로 밀접한 관계를 유지하면서 종식되는 것으로 추측되었다.

기저소체에서는 횡문을 볼 수 없었으나 basal plate를 경계로 기저소체 아래의 섬모근에서는 횡문을 관

찰할 수 있었다. 횡문은 주로 주섬모근에서 볼 수 있으며 다발을 형성하는 주섬모근의 전 구간을 따라 어두운 20 nm의 횡문(band)과 밝은 74 nm의 횡문간격(interband)이 반복되어 94 nm의 주기를 갖는다(Fig. 11). 그러나 이들 횡문은 고정조건에 따라 변하는 것으로 보이는데, 4% paraformaldehyde + 0.5% glutaraldehyde에 전고정한 재료에서 주섬모근의 입자(5 nm)들은 횡문을 따라 일정하게 분포하는 것으로 관찰되며, 때로 이 입자들은 주섬모근 전체에 또는 세포질에서도 관찰되기도 한다. 특히 이 입자들은 주섬모근이 미토콘드리아 외막과 근접되는 곳에서 잘 관찰되었다. 2.5% glutaraldehyde로서 전고정된 재료에서는 횡문이 관찰되나 입자의 수는 현저히 감소하였으며, 4% glutaraldehyde로 전고정한 재료에서는 횡문과 입자들을 관찰할 수 없었다(Figs. 11, 13). 주섬모근은 섬모세포의 종축을 따라 원주형으로 배열한 미토콘드리아와 매우 밀접한 공간관계를 유지하는 것으로 보인다. 주섬모근의 횡문은 때로 측면으로 돌출하여 미토콘드리아 외막과 매우 좁은 간격(10 nm)을 형성하는 것도 있으며, 이때 미토콘드리아 외막은 온전하지 않고 5 nm 입자들이 미토콘드리아와 주섬모근 사이에서 자주 관찰되었다.

부섬모근의 길이는 400~500 nm이며 기저소체 말단에서 시작되고 횡문도 관찰되나 주섬모근과 비교하여 매우 짧고 주섬모근과 80°의 각도를 유지하고 있으므로 오히려 주섬모근과 섬모를 잇는 축으로부터 측면에 돌출되었다고 볼 수 있었다.

고 찰

본 연구에서는 개불(*U. unicinctus*)의 전장 상피세포의 미세구조를 관찰한 결과로서 전장의 기능을 설명할 수 있었고 내장기관을 기능상 3개 구획으로 구분할 수 있었으므로 이에 대하여 고찰하고자 한다.

이는 분지(分枝)되지 않은 내장기관의 전장에서 수많은 섬모가 관찰되므로서 가능하였다. 섬모는 운동성의 유무에 따라 운동모와 부동모로 구별되며(Garey and Riggs, 1984; Hiller, 1993b), 운동모는 미세구조에서 9+2의 분화상을 갖는 미세소관과

기저소체 (kinetosome, basal body), 주섬모근 (main root; Kawamura and Maruyama, 1991) 및 경우에 따라 부섬모근 (accessory root; Krstic, 1976, 1982) 등 섬모운동에 필요한 구조를 갖추고 있다는 점에서 부동모와 구별된다. 개불의 전장에서 관찰되는 섬모는 9+2인 미세소관의 분화상을 가질 뿐 아니라 기저소체, 주섬모근 및 부섬모근 등이 잘 발달한 것으로 보아서 보다 효율성 있는 운동모로 생각된다. 이 운동모는 섬모와 기저소체를 포함한 섬모근으로 구별할 수 있었다. 부섬모근은 기저소체 발달에서 주섬모근에 대하여 측면으로 돌출하였고 주섬모근은 섬모와 기저소체의 기울기에 관계없이 세포 자유면에 대하여 직각으로 원주 섬모세포의 기저부까지 신장된다. 개불 섬모근의 이러한 구조들과 다발을 형성하지 않는 주섬모근의 종단이 핵 주위에 넓게 분포하는 것은 섬모운동시 섬모의 위치를 고정시키고 그 효율을 증가시키는 구조인 것으로 생각되었다. 한편, 섬모와 섬모근의 연결부인 기저소체는 섬모의 운동방향에 따라 여러 각도로 기울어진 것이 자주 관찰되고 axosome, axosomal plate, terminal plate, basal plate (Rudman, 1972) 등 주로 미세소관의 융합으로 이루어진 판상 구조들이 잘 발달된 것으로 보아서 섬모의 위치 고정보다는 다른 섬모 혹은 편모에서와 같이 운동의 시작점 (Wehland *et al.*, 1983; Shin, 1998)이 되는 것으로 생각되었다.

개불의 주섬모근과 부섬모근은 모두 횡문을 갖고 있으며 이들 횡문사이에 5 nm 입자들이 배열되었고 관상 크리스태 (tubular cristae)를 갖는 수많은 미토콘드리아가 섬모세포의 기저부까지 신장된 주섬모근을 따라 근접되어 분포하고 있다. 섬모근의 횡문은 튜블린으로 구성되며 (Eisler, 1988) Ciliophora와 Copodea 섬모근의 튜블린 횡문에서 관찰되는 5 nm의 입자들은 튜블린의 전구체로 해석된 바 있고 (Aeschl *et al.*, 1991; Hiller, 1993a; Raff *et al.*, 1997), 또 이 입자들이 튜블린 횡문과 미토콘드리아 사이에서 자주 관찰된다는 사실과 glutaraldehyde 등 고정액에 예민하게 반응한다는 사실에서 미세소관의 운동과 관계있는 ATP입자의 응집체로 해석된 바도 있다 (Dentler, 1988; Wehland *et al.*, 1983; Rodionov and Borisy, 1985). 본 연구에서는 튜블

린 횡문과 입자들이 섬모근과 마찬가지로 고정방법에 예민한 것으로 보아서 섬모근의 기능과 관계있을 것으로 추측된 바 있다. 이와 같이 개불의 기저소체와 섬모근에서 관찰되는 여러 가지 구조적 분화상, 그리고 섬모근의 횡문과 미토콘드리아와의 밀접한 공간관계는 효율적인 섬모운동을 인지하는 형태적 증거로 제시될 수 있을 것으로 생각된다.

후생동물의 운동모는 모두 부섬모근을 갖는 것은 아니며 외부기관이 아닌 내부 섬모운동기관에 부섬모근이 존재하는 것은 더욱 예가 많지 않고 Bryozoa를 제외하면 드문 예이다. 부섬모근의 존재는 일정한 내부공간에서 먹이를 포획하는 동물에서 관찰된 바 있으며 Bryozoa에서와 같이 섬모운동이 적당한 생리조건, 즉 종(種)간 경쟁이 없는 내부환경에서 먹이를 선별, 포획하는 동물에 발달하고 있다 (Best and Thorpe, 1983, 1986; Strathmann, 1982). 내부공간인 여과기관내로 출입하는 해수의 양이 증가하고 대량의 먹이를 포획해야 할 때는 섬모운동의 효율도 증가해야 될 것이며 이러한 이유에서 부섬모근이 발달되는 것으로 추측된다. 그러나 내부공간에서 섬모운동으로 먹이를 포획하더라도 개불의 경우에는 미오신을 포함하는 체벽근 운동에 의해 음압과 양압 (Mangum *et al.*, 1983)의 생성이 가능하고 유입된 해수의 보유시간을 보다 정교하게 조절할 수 있으므로 여과기관의 작용은 Bryozoa와는 상이할 것으로 생각된다.

섬모 (16~18 μm)와 섬모세포로 인하여 전장의 강소 (lumen)는 매우 협소한 만곡부를 형성하고 있으며 이것은 유입된 해수로부터 섬모운동으로 작은 입자형 먹이를 선별하고 포획할 수 있는 구조인 것으로 관찰된다.

이와 유사한 체제는 Ciliophora (Hannes and Foissner, 1992), *Tetrahymena* (Akowska *et al.*, 1982), *Sorogena* (Bradbury and Olive, 1980) 및 *Ciliata* (Hofmann-Muenz, 1991)의 예에서 볼 수 있으며 먹이를 여과하는 기관의 구조적 특징인 것으로 생각된다. 개불의 여과기는 위중층 원주섬모상피로 구성되며 조직층은 점막층과 점막하 세포층으로 구분되고 섬모세포 사이에 2종류의 분비세포, 즉 type 1, type 2 분비세포가 관찰되는데, 이 세포들

의 분비작용은 먹이 여과작용과 밀접한 관계가 있는 것으로 생각할 수 있었다. 이와 같이 개불의 여과기관이 주로 섬모와 섬모세포 및 부속세포로 구성된다는 것은 다른 동물의 먹이 여과기관의 것과 유사한 것으로 생각할 수 있었으나 15 cm에 이르는 전장에서 섬모가 관찰되므로 개불의 여과기는 다른 동물에 비교하여 비교적 잘 발달한 것이라고 볼 수 있었다. 개불 전장에는 근육층이 잘 발달했다고 볼 수 없었으므로 여과기에서 포획, 여과된 먹이의 수송에는 체벽근의 연동운동(peristalsis)에 의하는 것으로 보인다.

개불의 전장이 여과기능을 갖는 것이 밝혀지므로 이 동물의 내장(內臟)은 기능에 있어서 3개 부분으로 구획화된 것으로 생각할 수 있었다. Austin 등(1981)은 *U. caupo*의 분지(分枝)되지 않은 내장기관에서 해수관인 후장은 얇은 직물형 막성구조로 이루어져 있으며 확장성이 커서 체적을 3~4배로 증가시킬 수 있고, 이 해수관으로 출입하는 해수의 pO_2 와 pCO_2 에는 차이가 있다고 보고한 바 있다. 또한 헤모글로빈이 혈장에 자유분자로서 존재하여 해수관막 구조와 직접 접촉할 수 있다는 보고(Garey and Riggs, 1984; Hall *et al.*, 1981; Mangum *et al.*, 1983) 등으로 개불의 후장은 일종의 외호흡기관이며, 호흡을 위한 해수는 해수관으로 입, 출수한다고 이해할 수 있다. 이로서 하나의 연속구조인 개불의 중공 내장기관이 기능적으로 구획되었다는 것이 일부 확인된 바 있으나, 본 연구의 결과로 보면 전장은 해수로부터 먹이를 선별하고 포획하며 농축하는 등 여과의 기능을 갖고 있으므로 개불 내장의 기능적 구획은 먹이를 여과하는 전장(여과기), 소화관인 중장 그리고 외호흡 기능을 갖는 후장(해수관) 등 3개 구획으로 구분되는 것으로 생각할 수 있었다. 해수관의 경우와 같이 전장으로 유입된 해수는 여과작용 후 다시 전장과 구부를 통하여 출수하며 이때 체벽근에 의한 음압과 양압이 작용하는 것으로 생각할 수 있다. 이와 같이 구조적으로 연속된 하나의 기관이 3개 구획으로 구분되어 각각 생리적으로 중요한 기능을 수행한다는 것은 후생동물계에서도 그 예가 많지 않은 경우인 것으로 생각된다.

결 론

1. 개불(*U. unicinctus*)의 전장에는 섬모세포가 있으며 해수로부터 먹이를 선별, 포획, 여과하는 기능을 갖고 있다.
2. 전장은 점막층과 점막하층으로 구성되며 점막층은 분비세포, 섬모세포 등이 위중층 섬모원 주상피층을 형성한다.
3. 개불의 분지되지 않은 내장기관은 구조와 기능에서 3개 구획으로 구별될 수 있으며 전장은 먹이 여과, 중장은 소화, 후장은 호흡기관 기능을 수행한다.
4. 전장의 섬모는 미세구조에서 미세소관, 기저소체(Kinetosome)와 횡문이 있는 주섬모근(main cilia root)과 부섬모근(accessory cilia root)이 잘 분화되어서 운동모의 특징을 갖고 있다.
5. 내장기관과 체벽근은 무수한 인대로 연결되며 체벽근의 정교한 운동으로 발생하는 음압과 양압에 의해 구부와 전장에 유입되는 해수는 다시 구부를 통하여, 그리고 후장으로 유입되는 해수는 다시 후장으로 유출된다.

참 고 문 헌

- Aescht E, Foissner W, Mulisch M, 1991. Ultrastructure of the Mycophagous ciliate *Grossglockneria acuta* (Ciliophora, Copodea) and phylogenetic affinities of Colpodid ciliates. *Europ. J. Protistol.* 26, 350-364
- Akowska JJ, Nelsen EM, Frankel J, 1982. Development of the ciliary pattern of the oral apparatus of *Tetrahymena thermophila*. *J. Protozool.* 29(1), 366-382
- Austin P, White F, 1981. Metabolism and oxygen transport in the Innkeeper *Urechis caupo*. *Physiol. Zool.* 54(1), 44-54
- Best MA, Thorpe JP, 1983. Effects of particle concentration on clearance rate and feeding current velocity in the marine Bryozoan *Flustrellidra hispida*. *Marine Biol.* 77, 85-92

- Best MA, Thorpe JP, 1986. Effects of food particle concentration on feeding current velocity in six species of marine Bryozoa. *Marine Biol.* 93, 255-262
- Bradbury PC, Olive LS, 1980. Fine structure of the feeding stage of a sorogenic ciliate, *Sorogena stoianovitchae* gen. n., sp. n. *Protozool.* 27(3), 267-277
- Dentler WL, 1988. Fractionation of Tetrahymena ciliary membrane with Triton X-114 and the identification of a ciliary membrane ATPase. *J. Cell Biol.* 107(6), 2679-2688
- Edmond SJ, Stephan AC, 1972. The Phyla Stomata and Echiura. In "Invertebrate Zoology". p.465 ff R.D. Barnes ed., Saunders College Publishing
- Eisler K, 1988. Electron microscopical observations on the ciliate *Furgasonia*. *Blochmanni Faure-Fremiet. Europ. J. Protistiol.* 24, 75-93
- Garey JR, Riggs AF, 1984. Structure and function of hemoglobin from *Urechis caupo*. *Arch. Biochem. Biophys.* 228, 320-331.
- Hall RE, Terwilliger RC, Terwilliger NB, 1981. Hemoglobins and myoglobin of the Echiuran *Urechis caupo* (Fischer and Macginitie). *Comp. Biochem. Physiol.* 708, 353-357
- Hannes A, Foissner W, 1992. Morphologie und Oekologie einiger Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus dem Belebtschlamm. *Arch. Protistenkd.* 141, 243-283
- Hiller SA, 1993a. Ultrastructure of Prorodon (*Ciliophora, Prostomatida*). I. Somatic cortex and some implications concerning kinetid evolution in Prostomatid and Colpodid Cilisate. *J. Europ. Microbiol.* 40(4), 467-486
- Hiller SA, 1993b. Ultrastructure of Prorodon (*Ciliophora, Prostomatida*). II. Oral cortex and phylogenetic conclusions. *J. Europ. Microbiol.* 40(4), 486-501
- Hofmann-Muenz AH, 1991. The Oral apparatus of *Colpoda variabilis* (*Ciliophora, Colpodidae*). II. Ultrastructure of the oral ciliature and its implications on ciliate phylogeny. *Europ. Protistol.* 26, 288-302
- Kawamura NYK, Maruyama K, 1991. Myosin from body wall muscle of Annelid, *Urechis unicinctus*. *Zool. Sci.* 8(6), 1130-1142
- Krstic RV, 1976. *Ultrastuktur der Saegetier zelle. Ein Atlas zum Studium fuer Mediziner und Biologen.* 350pp. Springer verl., Berlin-Heidelberg-New York
- Krstic RV, 1982. *Die Gewebe des Menschen und der Saegetiere. Ein Atlas zum Studium fuer Mediziner und Biologen.* 18 pp. Springer verl., Berlin-Heidelberg-New York
- Lynn D, 1991. Implications of recent descriptions of kinetid structure and systematics of the ciliated protists. *Protoplasma* 164, 123-149.
- Mangum P, Terwilliger RC, Terwilliger NB, Hall R, 1983. Oxygen binding of intact cells and extracted hemoglobin of the Echiuran *Urechis caupo*. *Comp. Biochem. Physiol.* 76A(2), 253-257
- Raff EC, Frankenthal JD, Hutchens, JA, Hoyle HD, Tumer FD, 1997. Microtubule architecture specified by a β -tubulin. *Science* 275, 70-73
- Remane A, Storch V, Weisch U, 1975. *Systematische Zoologie. Staemme Tierreichs.* 28 pp. Gustav Fischer Verl. Stuttgart
- Richardson KC, Jarett L, Finke EH, 1960. Embedding in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron microscopy. *Stain Technol.* 35, 313-323
- Rodionov VI, Borisy GG, 1985. Microtubule treadmilling in vivo. *Science* 275, 215-218
- Rolf S. 1985. Echiurida In "Lehrbuch der Zoologie" Band 2, Systematik, 3 rd ed., p574 ff., Gustav Fischer Verlag. Stuttgart-New York
- Rudman WB, 1972. Structure and functioning of the gut in the Bullomorpha (*Ophistobranchia*). *J. Nat. Hist.*, 6, 311-324
- Shin KS, 1998. The fine structure of sperm ball and sperm of *Urechis unicinctus* and immunogold localization of α -tubulin. *Korean J. Electron Microscopy*, 28(2), 193-205
- Strathmann RR, 1982. *Cinefilms of particle cap-*

- ture by an induced local change of beat of lateral cilia of a Bryozoan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62, 225-236
- Wehland J, Mark J, Willingham C, Sandoval IV, 1983. A rat monoclonal antibody reacting specifically with the tyrosylated form of α -tubuline. I. Biochemical characterization, effects on microtubule polymerization in vitro and microtubule polymerization and organization in vivo. *J. Cell Biol.* 97, 1467-1475

FIGURE LEGENDS

Ap, Axosomal plate; Ar, Cilia accessory root; Arrow head, Food materials; Ax, Axosome; Bp, Basal plate; C, Cilium; E, Ciliated epithelial cell; G, Goblet granule; K, Kinetosome; L, Lumen; Lp, Lipid droplets; M, Mitochondria; Mr, Cilia main root; mt, Microtubule; MU, Mucous layer; N, Nucleus; Rx, Matrix; SM, Submucous layer; T₁, Type 1 secretory cell; T₂, Type 2 secretory cell; Tp, Terminal plate

- Fig. 1.** A cross section through the foregut. The lumen is relatively narrowed and folded with ciliated epithelial cells and cilia. Some food materials (arrow head) can be seen in the lumen, between the ciliated cell and cilia (s. also Fig. 5). Bar: 15 μ m.
- Fig. 2.** The foregut is composed mainly of ciliated cells and some secretory cells (T₁, T₂) which are embedded between the ciliated cells. These cells form the pseudostratified ciliated columnar epithelial cell layer. Bar: 15 μ m.
- Fig. 3.** The type 1 secretory cell is a goblet cell with goblet granules in its matrix. Bar: 2 μ m.
- Fig. 4.** The type 2 cell appears to be a secretory cell with the granules of saturated lipid (Lp). Bar: 2 μ m.
- Figs. 5-7.** The 2 kinds of cilia root at various sectional level of the ciliated cell. One is the long slender main root (Mr) and the other is the short accessory root (Ar). Both roots are striated and connected directly with the basal plate of kinetosome. The accessory root branches from the kinetosome at the level of basal plate with an angle of about 80° to the main root. Fig. 5, Bar: 2 μ m; Fig. 6, Bar: 200 nm; Fig. 7, Bar: 200 nm.
- Fig. 8.** The 9+2 pattern of microtubules, kinetosome (K), main root (Mr) and cilia (C) can be observed on the cross section through the surface of ciliated cell. The ciliated cells are polygonal contacting intimately together with neighboring ciliated cells. Bar: 1 μ m.
- Fig. 9.** The main root maintains at the right angle to the free cell surface of the ciliated cell. But the kinetosomes are often oriented towards the directions of ciliary movement. Bar: 200 nm.
- Fig. 10.** Just beneath the cilium, the microtubules of a cilia are fused one another to form a axosome, axosomal plate and terminal plate. The terminal plate is in continuous spatially with the kinetosome which is terminated at the basal plate.
- Figs. 11-13.** The 5nm particles are scattered between the striation of cilia roots. However, there are implications that the appearances of the particles are depend on fixation conditions. Fig. 11, Bar: 200 nm; Fig. 12, Bar: 1 μ m; Fig. 13, Bar: 200 nm.
- Fig. 14.** Many microtubular residues of the main root are dispersed around the nucleus which is observed in the vicinity of the basement membrane. Bar: 1 μ m.





