

## 한국 연근해산 두족류 (*Todarodes pacificus* And *Octopus minor*) 망막 (Retina)의 미세구조 I

한 종 민, 장 남 섭\*  
목원대학교 자연과학대학 생명과학부

### **Fine Structure of Retinae of Cephalopods (*Todarodes pacificus* And *Octopus minor*) Inhabiting the Korean Waters I**

Jong-Min Han and Nam-Sub Chang\*

Department of Life Science, College of Natural Science, Mokwon University, Taejon, 302-729, Korea  
(Received January 15, 2002; Accepted January 30, 2002)

#### **ABSTRACT**

The retinae of *Todarodes pacificus* and *Octopus minor* are divided into four layers that are an outer segment, a rod base region, an inner segment, and a plexiform layer, respectively. The retina of *Octopus minor* is about 20  $\mu\text{m}$  thicker (400~420  $\mu\text{m}$ ) than that of *Todarodes pacificus* (385~400  $\mu\text{m}$ ).

A retina is composed of visual cells and supporting cells. The microvilli of length 0.6~0.7  $\mu\text{m}$  are packed densely on top of the supporting cells of *Octopus minor* while they are not found in *Todarodes pacificus*.

The visual cells and supporting cells have pigment granules that exclude light. In case of *Todarodes pacificus*, the pigment granules of the visual cell are larger (2.0  $\times$  0.5  $\mu\text{m}$ ) than those of the supporting cell (1.0  $\times$  0.3  $\mu\text{m}$ ). But, the sizes of both cells are similar in *Octopus minor*.

In the upper portion of a visual cell, microvilli shaped like a comb are forming a rhabdome (diameter, 60 nm) of a hexagonal structure. The rhabdome consists of 4 rhabdomere and the total area of a rhabdom of *Octopus minor* is larger than that of *Todarodes pacificus*.

The synaptosome constructing a plexiform layer in *Todarodes pacificus* are divided into two types, each of which possess electron dense core vesicles and electron lucent vesicles, respectively. *Octopus minor* also has two types of synaptosomes but each type comprises a mixture of electron dense vesicles and electron lucent vesicles, and electron lucent vesicles only, respectively, which is different from the case of *Todarodes pacificus*.

**Key words** : Retina, Supporting cell, Synaptosome, Visual cell

---

\* Correspondence should be addressed to Dr. 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: malius@mokwon.ac.kr or nschang@mokwon.ac.kr  
Copyright © 2002 Korean Society of Electron Microscopy

## 서 론

두족강(cephalopoda) 망막에 관한 연구는 이미 19세기 후반부터 많은 연구가 시작되어 왔다(Schultze, 1869; Grenacher, 1886; Rawitz, 1891; Lenhossek, 1896).

특히 Grenacher(1886)는 조직학적 연구를 통해서 두족강의 망막세포는 절지동물의 복안(compound eye)과 유사한 형태의 rhabdome으로 구성되어 있다는 것을 밝힌 바 있다.

전자현미경의 출현과 함께 많은 연구자들에 의해 두족강 망막의 구조와 이를 구성하고 있는 망막세포의 미세구조가 밝혀졌다(Fernandez-Moran, 1958; Wolken, 1958; Moody & Robertson, 1960; Zonana, 1961; Yamamoto et al., 1965; Cohen, 1973; Saibil & Hewat, 1987).

광수용세포가 지닌 색소과립은 로돕신(rhodopsin)과 레틴오크롬(retinochrome) 과립 등 두 종류가 있으며, 로돕신과립은 rhabdomere속에 위치해 있는 반면, 레틴오크롬과립은 myeloid body속에서 형성된 바 있다고 하였다(Fukushima et al., 1980; Robles et al., 1987; Hara & Hara, 1991).

최근 Robles et al.(1995)과 Torres et al.(1997)은 두 종류에 빛(light)과 어둠(dark) 등의 조건을 일정기간 주었을 경우 망막을 구성하는 rhabdome의 단면적이 어둠속에서 증가하고, 빛에서 감소하는 경향이 뚜렷하다는 흥미로운 연구결과도 있다. 즉 이들의 망막을 구성하는 세포는 광수용세포(photoreceptor cell) 또는 시각세포(visual cell)와 지지세포(supporting cell) 등 두 종류가 있으며, 광수용세포는 색소과립(pigment granule)을 중심으로 내절부와 외절부(inner and outer segments)로 나눌 수 있다고 하였다(Yamada & Usukura, 1982; Robles et al., 1984).

특히 광수용세포의 상단 외절부는 미세용모들로 형성된 rhabdomere가 존재하는 바 이들은 치밀한 정육각형 구조물(직경 300~1,000Å)로 이루어져 있고(Moody & Robertson, 1960), rhabdome은 4개의 rhabdomere(retinal rods)로 구성되어 있다고 하였다(Cohen, 1973).

Zonana(1961)는 오징어류 *Loligo pealii*의 망막은

외절부, 간상기저부, 내절부 그리고 망상층 등 4층으로 구분된다고 하였으며, 광수용세포의 세포질에서 myeloid body가 관찰되는데 이들은 막구조 형태인 소포체로부터 형성되며 치밀판(dense lamellae) 구조를 나타낸다고 하였다(Fernandez-Morgan, 1958). 그러나 Moody & Robertson(1960)은 척추동물의 망막에서 이들은 원형질막에 의해서 생긴 주름이라고 표현하였다.

두족강의 망막을 구성하는 시각세포와 지지세포의 미세구조는 종마다 약간의 차이가 있는 것으로 알려져 있다. 또한 시엽과 연결되는 망막의 신경연접에 대해서는 상세히 연구한 논문이 드문 실정이다. 이에 우리나라 연근해에서 서식하고 있는 살오징어와 서해낙지를 재료로 망막을 구성하는 망막세포와 지지세포 그리고 망상층내의 신경연접체(synaptosome)를 중심으로 관찰한 결과 두 종간 차이점이 인정되어 이를 보고하고자 한다.

## 재료 및 방법

본 실험에 사용한 재료는 우리나라 연근해에서 서식하는 살오징어(*Todarodes pacificus*)와 서해낙지(*Octopus minor*)로, 30% ethyl alcohol을 서서히 첨가하여 마취시킨 다음, 안구를 적출한 후 절개하여 망막을 떼어냈으며, 실험에 사용할 수 있도록 필요한 부위를 적당한 크기로 잘라내었다. 고정에는 Millonig(1961)의 방법에 따라 전고정없이 OsO<sub>4</sub>(pH 7.3)에서 2~4시간 고정하였다. 고정이 끝난 재료는 0.2 M phosphate buffer(pH 7.3)로 3회 세척하고 ethanol 농도순으로 탈수시킨 다음, propylene oxide로 치환한 후 Epon 812로 포매하였으며 60°C 파라핀 오븐에서 40시간 경화시켰다. Epon블럭은 LKB-V ultramicrotome을 사용하여 1 μm 두께의 박절편을 만들고 이를 methylene blue로 단일염색 후 광학현미경하에서 정확한 부위를 확인한 다음, 초박절편을 만들었다. 초박절편을 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색을 한 후 투과전자현미경(Hitachi H-600, 75 kV)으로 관찰하였다.

## 결 과

살오징어와 서해낙지의 망막은 단극(unipolar)성 망막세포(retinula cell)와 지지세포(supporting cell) 등으로 구성되어 있는데, 광학현미경상에서 외절부(outer segment), 간상기저부(rod base region), 내절부(inner segment) 그리고 망상층(plexiform layer) 등 4개의 층으로 구분되었다. 망막의 총두께는 오징어(385~400  $\mu\text{m}$ )보다 낙지(400~420  $\mu\text{m}$ )에서 20  $\mu\text{m}$  정도 두텁게 관찰되었다. 특히 오징어의 외절부 및 내절부의 두께가 각각 170  $\mu\text{m}$ 와 120  $\mu\text{m}$  정도로 관찰되어 그 비율이 약 1.4:1 정도인데 비해, 서해낙지에서는 외절부 및 내절부의 두께가 각각 250  $\mu\text{m}$ 와 75  $\mu\text{m}$  정도로 관찰되어 3.3:1 정도의 비율을 나타내어 두 종간 큰 차이를 보였다. 간상기저부는 두 종에서 그 두께가 25  $\mu\text{m}$  정도로 매우 얇은 층이었고, 망상층은 60~70  $\mu\text{m}$  정도로 두터웠다(Figs. 2 & 3).

### 1. 외절부

외절부는 시각세포의 세포질이 원통형으로 길게

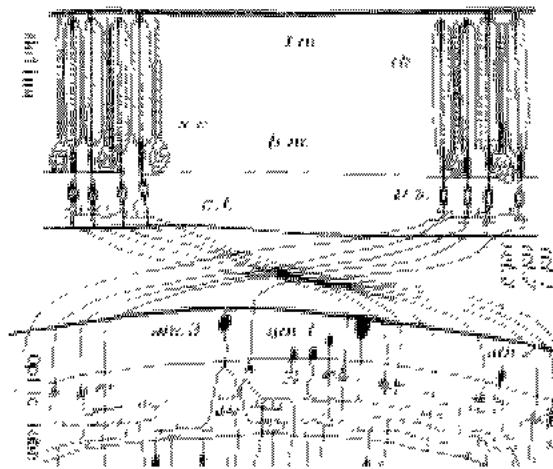


Fig. 1. Diagram of the connections of the optic lobe and retina. am., 1-3 amacrine cells of outer granule cell layer; b.m., basal membrane; c.f., centrifugal cell of inner granule layer; l.m., limiting membrane; ret. 1-3, retinal nerve fibres of three types; rh., rhabdome.

늘어나 미세융모를 형성한 rhabdome으로 구성되어 있고(Fig. 1), 그 정단에는 전자밀도가 중등도인 6~7  $\mu\text{m}$  두께의 무정형성 구조물인 경계막(internal limiting membrane or limitans)이 위치해 있었다(Figs. 4 & 5).

오징어의 외절상단부 경계막에서는 섬유상의 많은 "limitans fibers"들이 관찰된 반면(Fig. 4), 낙지인 경우에는 경계막 하단부 지지세포의 상단에서 0.6~0.75  $\mu\text{m}$  정도 크기의 미세융모가 관찰되고, 시각세포 상단부의 rhabdomere를 구성하는 미세융모들이 다양한 형태와 크기로 팽창되어 있어 많은 공포들의 집단처럼 보였다(Fig. 6).

오징어와 낙지의 외절부는 대부분 시각세포의 세포질들이 4.6  $\mu\text{m}$ 와 7.0  $\mu\text{m}$  정도의 높이로 각각 외절상단부까지 신장되어 있지만, 지지세포는 세포질돌기가 상단부까지 함께 신장되어 있는 모습이 드물게 확인되었다(Fig. 6). 시각세포의 세포질에는 불규칙한 형태의 미토콘드리아와 약간의 색소과립과 전자밀도가 중등도인 섬유상물질들이 관찰되고, 세포질의 양쪽으로 미세융모돌기가 감싸고 있어 빗살모양의 rhabdomere를 형성하였는데(Figs. 7, 8 & 9), 이들은 가로 및 세포방향으로 규칙적 배열을 한 직경 60 nm 정도의 정육각형 벌집구조를 하고 있었다(Fig. 10). 외절부 횡단면을 통해 1개의 rhabdome은 4개의 rhabdomere로 구성되어 있음이 확인되었고, rhabdome의 크기는 낙지가 오징어에서보다 2배 정도 컸다. 시각세포의 긴 세포질돌기들은 둥근 형태이거나 장타원형으로 rhabdomere 사이를 달리고 있었고, 이들의 세포질내에는 오징어인 경우 다수의 미토콘드리아가 관찰된 반면, 낙지에서는 색소과립과 섬유상 물질들이 주로 관찰되었다. rhabdome을 구성하는 미세융모사이에는 좁은 extracellular space가 있었다(Figs. 11 & 12).

### 2. 간상기저부

간상기저부는 시각세포의 외절부와 내절부를 연결시켜주는 부위로, 시각세포의 세포질과 지지세포가 밀접되어 있었다. 이 부위에는 지지세포의 핵들이 위치해 있는데, 오징어에서는 긴 타원형의 핵(크기, 11

$\times 3.4 \mu\text{m}$  정도)내 이질 염색질들이 핵막 주위에 발달해 있는 반면, 낙지에서는 타원형의 핵(크기,  $9.4 \times 4.5 \mu\text{m}$  정도)질내에 진염색질이 발달해 있어 오징어에 비해 비교적 밝게 보였다(Figs. 13 & 14).

오징어의 시각세포인 경우, 색소과립들은 장타원형(크기,  $2.0 \times 0.5 \mu\text{m}$  정도)인데 비해 지지세포내 색소과립들은 둥근형태거나 난원형(크기,  $1.0 \times 0.3 \mu\text{m}$  정도)으로 나타나 시각세포내 과립들이 지지세포내 과립들보다 2배 정도 컸다. 그러나 낙지인 경우 시각세포와 지지세포내 색소과립들이 원형 또는 난원형으로서 크기도 평균  $0.8 \times 0.6 \mu\text{m}$  정도로 나타나 형태와 크기가 대동소이 하였다.

시각세포와 지지세포 사이에서 연결복합체들이 관찰되었는데, 오징어에서는 치밀반(desmosome)과 함께 격막연접(septate junction)이 주로 관찰된 반면(Fig. 17), 낙지에서는 치밀반이 주로 관찰되었다.

기지막은 오징어와 낙지인 경우 간상기저부와 내절부 사이에서 각각 전자밀도가 중등도인  $4.0 \mu\text{m}$ ,  $2.7 \mu\text{m}$  정도 두께로 관찰되었는데, 오징어에서는 혈관이 기저막 아래에서 불규칙한 형태로 관찰된 반면, 낙지에서는 혈관이 기저막 위에서 주로 관찰되었다(Figs. 13 & 14).

### 3. 내절부

내절부는 주로 시각세포의 타원형인 큰 핵들이 존재하는 부위로 오징어인 경우 핵(크기,  $10 \times 2 \sim 18 \times 5 \mu\text{m}$  정도)은 장타원형으로 핵질이 밝게 관찰된 반면, 낙지에서는 핵(크기,  $17 \times 4 \mu\text{m}$  정도)이 불규칙한 긴 타원형으로 이질염색질들이 핵막 주위에 발달해 있어 핵질은 비교적 어둡게 관찰되었다(Figs. 15 & 16).

시각세포의 세포질에서는 독특한 형태인 층판구조물 myeloid body가 관찰되었는데, 이들은 전자밀도가 높은 막상구조물로 오징어에서는 10 nm 간격의 20~30층 정도로 두텁게 배열된데 비해, 낙지에서는 8 nm 간격의 15층 정도 관찰되어 두 종간 약간의 차이가 있었다(Figs. 18 & 19). 층판구조물 주위에는 장 타원형의 크리스테가 발달된 미토콘드리아( $1.8 \times 0.9 \mu\text{m}$  정도)들이 자주 관찰되었다(Figs. 18 & 19). 또한 낙지

의 시각세포에서는 골지체, 원형의 미토콘드리아 그리고 전자밀도가 높은 미세소관들이 관찰되고 세포질은 길게 늘어나 돌기를 형성한 다음 망상층내로 신장되어 신경망들과 다양한 형태의 연접체(synaptosome)들을 구성하고 있었다(Figs. 20 & 24).

### 4. 망상층

시각세포의 세포질돌기들은 신경섬유와 더불어 망상층내에서 여러 형태의 신경연접(synapse)을 형성하였고, 그 주위에는  $1 \mu\text{m}$  정도의 둥근 형태의 큰 미토콘드리아가 신경형질막과 밀접되어 있어 신경종판내 연접소포처럼 보였다(Fig. 21). 또한 망상층에서는 많은 신경섬유들로 이루어진 신경망들이 여러 종류의 연접체(synaptosome)들을 형성하고 있었는데, 살오징어에서는 100 nm 정도 크기의 전자밀도가 높은 핵을 포함하고 있는 소포(electron dense-core vesicle)들로만 형성된 경우와 50 nm 크기의 전자밀도가 낮은 소포(electron lucent vesicle)들로만 구성된 연접체들 두 종이 주로 관찰된 반면(Figs. 22 & 23), 서해낙지에서는 전자밀도가 높은 소포(electron dense vesicle)와 전자밀도가 낮은 소포(electron lucent vesicle)들이 혼합되어있는 경우와 전자밀도가 낮은 소포들로만 구성된 연접체들 두 종이 주로 많이 관찰되는 특징을 보였다(Figs. 25 & 26).

## 고 찰

두족강(cephalopoda)에 속하는 오징어류 및 낙지류의 시각신호전달은 외부의 빛이 눈을 통해 망막으로 전달되고 망막세포에 의해 신호처리 된 흥분이 시신경 섬유로 이어져 뇌신경질의 시엽(optic lobe)내 외과립층(outer granule cell layer)으로 전달된다(Young, 1962).

Zonana(1961)와 Cohen(1973)은 오징어류 *Loligo pealii*의 망막을 외절부, 간상기저부, 내절부 그리고 망상층 등 4부위로 나눈 바 있다. 또한 Cohen(1973)은 망막의 전체 두께가  $500 \mu\text{m}$  정도이며, 그 중 외절부의 두께는  $300 \sim 320 \mu\text{m}$  정도라고 밝힌 바 있다. 본

연구에서도 Zonana(1961)의 분류방법에 따라 살오징어와 서해낙지의 망막을 4부위로 구분하였다. 특히 살오징어와 서해낙지 망막의 두께는 각각 385~400  $\mu\text{m}$ 와 400~420  $\mu\text{m}$ 로 나타나 *Loligo* (Cohen, 1973)보다는 두께가 비교적 얇았고, 외절부의 두께도 살오징어와 서해낙지인 경우 170  $\mu\text{m}$ 와 250  $\mu\text{m}$ 로 각각 관찰되어 두 종 사이에 차이를 보였다.

본 실험의 두 종 망막 외절부 정단에서 6~6.7  $\mu\text{m}$  두께의 무정형의 막이 관찰되었는데, 특이하게도 이 막은 전기경 없이  $\text{OsO}_4$ 에 고정 처리한 실험결과(Zonana, 1961; Yamamoto et al., 1965; Cohen, 1973)에서만 관찰할 수 있었다.

Yamada & Usukura (1982) 그리고 Robles et al. (1984)는 두족류의 망막은 광수용세포(시각세포)와 지지세포 등으로 구성되어 있고, 광수용세포의 내절부에는 핵과 myeloid body가 있고, 긴 원통형인 외절부에는 양측에 미세융모로 구성된 rhabdomere가 존재한다고 하였다. 특히 4개의 rhabdomere는 밀집되어 별모양(star-like structure)의 rhabdome을 형성하는데 rhabdomere의 형태는 고등동물인 경우 장상피세포에 밀생된 융모돌기의 쇄자연(brush border)을 연상케 한다고 하였다(Saibil, 1982; Saibil & Hewat, 1987; Blest & Stowe, 1990).

본 연구에서도 두 종의 외절부 시각세포의 세포질 양쪽에 가로 및 세로 방향으로 밀생된 미세융모돌기가 빗살모양의 rhabdomere를 형성하고 있어 이들의 연구결과와 일치하였다. 특히 오징어류 *Alloteuthis subulata*의 rhabdomere는 그 직경이 600Å 정도이고 길이는 1  $\mu\text{m}$  정도인 정육각형 벌집모양의 밀집된 미세융모라고 언급한 바 있다(Saibil, 1982; Saibil & Hewat, 1987). 본 연구에서도 망막의 횡단절편에서 1개의 rhabdome이 4개의 rhabdomere로 구성되어 있음이 밝혀졌는데, 이는 Wolken(1958)과 많은 연구자(Zonana, 1961; Cohen, 1973)들의 연구결과와도 일치한다. 또한 4개의 rhabdomere를 형성하고 있는 시각세포들은 두 가지 형태(type I and type II)가 있는데, 제1형은 원통형의 세포로서, 4개의 장타원형인 제2형 세포에 의해 둘러싸여 있어 Zonana(1961)의 연구결과와 같았으나 rhabdome 전체의 두께는 오징어에 비해 낙지가 두 배정도 두터워 두 종간 차이가 있었다.

rhabdomere를 지닌 광수용세포는 미세융모 사이에 주로 로돕신(rhodopsin) 색소과립을 소지하고 있고, 그 하단부 핵주위에는 층판상의 치밀층 주위에 레틴오크롬(retinochrome)성 색소과립들이 존재하고 있어 사실상 광수용세포가 소지하고 있는 색소과립들의 성분과 분포상태를 연구한 바 있다(Fukushima et al., 1980; Robles et al., 1987; Hara & Hara, 1991). 그러나 본 실험에서는 이들의 성분과 분포상태를 확인치 못하였으나 앞으로 면역금지법(immunogold labelling)과 같은 심도 있는 연구를 통해 로돕신과 여러 단백질들의 위치 및 분포상황을 확인할 수 있을 것으로 사료된다.

Zonana(1961)는 시각세포가 지지세포에 비해 비교적 큰 색소과립들을 소지한다고 하였는데, 본 연구의 살오징어에서도 시각세포가 지지세포 보다 두 배정도 큰 색소과립들이 관찰되어 비슷한 결과를 보였다. 그러나 서해낙지에서는 두 세포간 색소과립들의 크기에 별 차이가 없어 종에 따른 차이를 보였다.

연접복합체에 관한 연구는 Farquhar & Palade(1963)가 낙지의 망막을 구성하는 시각세포와 지지세포사이에서 밀착연접(tight junction)과 Yamamoto et al. (1965)에 의한 치밀반(desmosome)을 관찰한 바 있다. 본 실험에서도 간상기저부위에 위치한 시각세포와 지지세포사이에서 치밀반과 격막연접(septate junction)등이 자주 관찰되어 비슷한 연구결과를 보였다.

시각세포의 특징인 층판구조물(lamellated bodies)들은 세포질내에 형성된 주름의 일종으로 여러 종들을 대상으로 많은 연구가 진행되어 왔다(Bernstein & Pease, 1959; Porter & Yamada, 1960; Moody & Robertson, 1960; Dowling & Gibbons, 1962). 특히 Porter & Yamada(1960)는 개구리의 망막 색소상피세포인 경우 쌍으로 접힌 막들이 깊더미처럼 밀집되어 myeloid body를 형성한다고 보고하고, 이들은 빛에 민감하며 색소과립과 연결되어 있어 색소과립 이동시 이들이 운반을 위한 역할을 수행할 것이라고 하였다. 이어 Hara & Hara(1967)와 Sperling & Hubbard(1971)등은 층판구조물들이 광색소과립(photopigment granule)등을 감싸는 막의 역할을 수행할 뿐 아니라 레틴오크롬 색소과립들은 이들에 의해 농축된다고도 하였다. octopus인 경우에도 시각세포의 내절부위에

서 myelin-like lamellated system을 확인한 바 있고 (Nishioka et al., 1962), 이와 유사한 형태의 구조물들이 decapod의 시각세포에서도 관찰되었다 (Zonana, 1961).

층판구조물을 구성하는 원형질막들은 60Å 두께의 3층 단위막 구조로 형성되어 있는데 (Zonana, 1961), 본 연구의 두 종에서도 20~30층의 층판구조물들이 각각 관찰되었다. 이들은 살오징어인 경우 원형질막의 두께가 100Å, 서해낙지에서는 80Å 정도로 각각 관찰되어 Zonana (1961)의 결과보다는 훨씬 두터워 보였다.

두족류 망막의 망상층에 관한 연구는 지금까지 매우 드문 실경이다. 다만 Zonana (1961)가 망상층의 신경섬유 종말에서 소포를 포함하는 많은 분비성구립들이 관찰된다고 하였는데, 본 연구에서도 시각세포의 세포질돌기들이 망상층내 신경섬유와 서로 여러 형태의 연결현상을 나타내었다. 특히 시각세포의 세포질돌기 종단에는 1µm 정도의 크고 둥근 형태의 미토콘드리아들이 세포막에 밀착되어 있는 특이한 모습을 보였는데, 이는 신경전달물질을 신속히 전달하는데 있어 에너지 공급과 밀접히 연관된 현상일 것으로 사료된다. 망상층의 하단부 신경망들은 서로 연결되어 다양한 형태의 연결체들을 형성하고 있었다. 오징어인 경우 이들 연결체 내부에서 100 nm 정도 크기의 전자밀도가 높은 핵을 포함하는 소포들만 형성된 경우와, 50 nm 정도 크기의 전자밀도가 낮은 소포들로만 이루어진 연결체 등 2가지 형태가 주로 많이 관찰된 반면, 낙지에서는 전자밀도가 높은 소포와 낮은 소포가 혼합되어 있는 연결체와 전자밀도가 낮은 소포들만 포함되어 있는 연결체가 주로 관찰되어, 연결체의 분포에 있어 두 종간 차이가 있었다. 앞으로 연결체 내에 존재하는 dopamine, GABA 및 serotonin 등과 같은 다양한 신경전달물질들에 대한 물질규명을 위해 면역금지법 등을 이용한 면역조직화학적 연구를 수행해 연결체내 신경전달물질 특성규명에 이바지 하고자 한다.

## 참 고 문 헌

Bernstein MH, Pease DC: Electron microscopy of the tape-

tum lucidum of the cat. *J Biophysic and Biochem Cytol* 5 : 35, 1959.

Blest AD, Stowe S: Dynamic microvillar cytoskeletons in arthropod and squid photoreceptors. *Cell Motil Cytoskel* 17:1-5, 1990.

Cohen AI: An ultrastructural analysis of the photoreceptors of the squid and their synaptic connections: photoreceptive and non synaptic regions of the retina. *J Comp Neur* 147 : 351-378, 1973.

Dowling JE, Gibbons IR: The fine structure of the pigment epithelium in the albino rat. *J Cell Biol* 14 : 459, 1962.

Farquhar MG, Palade CE: Junctional complexes in various epithelia. *J Cell Biol* 17:375, 1963.

Fernandez Moran H: Retinal structure of mollusc cephalopods; octopus, Sepia. *J Biophys & Biochem Cytol* 31 : 319, 1958.

Fukushima H, Hara R, Hara T: Immunocytochemical localization of retinochrome in the squid visual cells. *Photomed Photobiol* 2:73-84, 1980.

Grenacher H: Abhandlungen zur vergleichenden Anatomie des Auges. I. Die Retina der Cephalopoden. *Abhandl naturforsch Ges Halle* 16 : 207-256, 1886.

Hara T, Hara R: Vision in octopus and squid. *Nature (London)* 214:572-575, 1967.

Hara T, Hara R: Retinal binding protein: function in a chromophore exchange system in the squid visual cell. *Prog Retinal Res* 10 : 179-206, 1991.

Lenhossek MV: Histologische Untersuchungen der cephalopoden. *Arch Mikr Anat* 47:45-120, 1896.

Millonig G: A modified procedure for lead staining of thin sections. *J Biophysic Biochem Cytol* 11 : 736, 1961.

Moody MF, Robertson JD: Fine structure of some retinal photoreceptors. *J Biophysic Biochem Cytol* 7 : 87-91, 1960.

Nishioka RS, Hagadorn IR, Bern HA: Ultrastructure of the epistellar body of the octopus. *Z Zellforsch* 57 : 406-421, 1962.

Porter KR, Yamada E: Studies on the endoplasmic reticulum. V. Its form and differentiation in pigment epithelial cells of the frog retina. *J Biophysic & Biochem Cytol* 8 : 165-181, 1960.

Rawitz B: Zur Physiologie der Cephalopoden retina. *Arch f Anat u Physiol Physiol Abt* 367, 1891.

Robles LJ, Cabele CS, Aguilo JA, Anyakora PA, Bok D:

- Autoradiographic and biochemical analysis of photoreceptor membrane renewal in octopus retina. *J Neurocytol* 13 : 145-164, 1984.
- Robles LJ, Camacho JL, Torres SC, Flores A, Fariss RN, Matsumoto B: Retinoid cycling proteins redistribute in light/dark adapted octopus retinas. *J Comp Neurol* 358 : 605-614, 1995.
- Robles LJ, Watanabe A, Kremer NE, Wong F, Bok D: Immunocytochemical localization of photopigments in cephalopod retinae. *J Neurocytol* 16 : 403-415, 1987.
- Saibil HR: An ordered membrane cytoskeleton network in squid photoreceptor microvilli. *J Mol Biol* 158 : 435-456, 1982.
- Saibil HR, Hewat E: Ordered transmembrane and extracellular structure in squid photoreceptor microvilli. *J Cell Biol* 105 : 19-28, 1987.
- Schultze M: Die Stäbchen in der Retina der Cephalopoden und Heteropoden, *Arch mikr Anat* 5 : 1-24, 1869.
- Sperling L, Hubbard R: The identification of retinochrome in *Loligo pealei*. *Biol Bull* 141 : 402, 1971.
- Torres SC, Camacho JL, Matsumoto B, Kuramoto RT, Robles LJ: Light /dark induced changes in rhabdom structure in the retina of *Octopus bimaculoides*. *Cell Tissue Res* 290 : 167-174, 1997.
- Wolken JJ: Retinal structure. *Mollusc Cephalopods: Octopus, Sepia*. *J Biophysic Biochem Cytol* 4 : 835-841, 1958.
- Yamada E, Usukura J: The plasmalemma specialization of retinal cells in the cuttlefish as revealed by freeze fracture method. In: Hollyfield JG (ed) *The structure of the eye*. Elsevier, New York, pp. 25-34, 1982.
- Yamamoto T, Tasaki K, Sugawara Y, Tonosaki A: Fine structure of the octopus retina. *J Cell Biol* 25 : 345-359, 1965.
- Young JZ: The optic lobes of *Octopus vulgaris*. *Phil Trans Roy Soc B* 245 : 19-58, 1962.
- Zonana HV: Fine structure of the squid retina. *Bulletin of the Johns Hopkins Hospital*. 109 : 185-205, 1961.

### < 국문초록 >

살오징어 (*Todarodes pacificus*)와 서해낙지 (*Octopus minor*)의 망막은 외절부, 간상기저부, 내절부 그리고 망상층 등 4개의 층으로 구분되었고, 망막의 두께는 오징어 (385~400  $\mu\text{m}$ )에서보다 낙지 (400~420  $\mu\text{m}$ )에서 20  $\mu\text{m}$  정도 더 두터웠다.

망막은 시각세포와 지지세포로 구성되어 있는데, 서해낙지의 지지세포 상단에는 미세융모 (길이 0.6~0.7  $\mu\text{m}$ )가 밀생된데 비해 살오징어에서는 확인되지 않았다.

망막을 구성하는 시각세포와 지지세포들은 광선을 차단하는 색소과립들을 소지하고 있었는데, 살오징어인 경우 시각세포의 색소과립 (크기, 2.0 $\times$ 0.5  $\mu\text{m}$  정도)이 지지세포의 색소과립 (크기, 1.0 $\times$ 0.3  $\mu\text{m}$  정도)에 비해 컸으나, 서해낙지에서는 두 세포간 색소과립의 크기 (0.8 $\times$ 0.6  $\mu\text{m}$  정도)가 비슷하였다.

시각세포의 세포질 상단부에서 빗살모양의 미세융모들이 정육각형 구조 (직경, 60nm)인 rhabdome를 형성하였는데 한 개의 rhabdome은 4개의 rhabdomere로 구성되어 있으며, 전체 rhabdome의 층 단면적은 서해낙지가 살오징어에 비해 두 배정도 컸다.

망상층을 구성하는 연결체는 살오징어인 경우 전자밀도가 높은 핵을 포함하는 소포 (electron dense core vesicle)와 전자밀도가 낮은 소포 (electron lucent vesicle) 둘로만 형성된 연결체 등 두 종류를 소지한 반면, 서해낙지에서는 전자밀도가 높은 소포 (electron dense vesicle)와 전자밀도가 낮은 소포들이 혼합된 형과 전자밀도가 낮은 소포들로만 이루어진 연결체 등 두 종류를 소지하고 있어 두 종간 차이가 확인되었다.

## FIGURE LEGENDS

- Fig. 2.** Light micrograph showing the retina of *Todarodes pacificus*. methylene blue staining. Scale bar = 75  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 3.** Light micrograph showing the retina of *Octopus minor*. methylene blue staining. Scale bar = 100  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 4.** Electron micrograph showing the region of the rod tip of *Todarodes pacificus*. IC., intracellular compartment; LM, limiting membrane; R, rhabdome. Scale bar = 5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 5.** Electron micrograph showing the region of the rod tip of *Octopus minor*. IC, intracellular compartment; LM, limiting membrane. Scale bar = 5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 6.** Magnification of Fig. 5. arrow, microvilli; LM, limiting membrane; PS, supporting cell process. Scale bar = 1.6  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 7.** Electron micrograph showing the rhabdomeres of visual cells in the retina of *Todarodes pacificus*. M, mitochondria; R, rhabdome. Scale bar = 1.6  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 8.** Electron micrograph showing the rhabdomeres of visual cells in the retina of *Octopus minor*. M, mitochondria; R, rhabdome. Scale bar = 1  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 9.** Magnification of Fig. 7. M, mitochondria; P, pigment granule; R, rhabdome. Scale bar = 1  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 10.** Magnification of Fig. 9. Scale bar = 0.125  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 11.** Electron micrograph of a cross section through the rhabdome of *Todarodes pacificus*. asterisk, intracellular space; arrow, mitochondria; 1, type 1 retinula cell; 2, type 2 retinula cell. Scale bar = 4  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 12.** Electron micrograph of a cross section through the rhabdome of *Octopus minor*. asterisk, intracellular space; 1, type 1 retinula cell; 2, type 2 retinula cell. Scale bar = 5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 13.** Longitudinal section through the basal region of *Todarodes pacificus*. mb, myeloid body; N, nucleus; R, rhabdome; V, blood vessel. Scale bar = 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 14.** Longitudinal section through the basal region of *Octopus minor*. mb, myeloid body; N, nucleus; R, rhabdome; V, blood vessel. Scale bar = 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 15.** Electron micrograph showing the visual cell nuclei in inner segment of *Todarodes pacificus*. Scale bar = 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 16.** Electron micrograph showing the visual cell nuclei in inner segment of *Octopus minor*. Scale bar = 10  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 17.** Electron micrograph showing junctions between the supporting (S) and the visual (V) cells. d, desmosome; s, septate junction; P, pigment granule. Scale bar = 0.25  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 18.** Electron micrograph showing the lamellate structure (L) in visual cell of *Todarodes pacificus*. M, mitochondria; N, nucleus. Scale bar = 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 19.** Electron micrograph showing the lamellate structure (L) in visual cell of *Octopus minor*. M, mitochondria; N, nucleus. Scale bar = 0.4  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 20, 21.** Electron micrographs showing the connections between the inner segment and the plexiform layer of *Todarodes pacificus*. L, lamellate structure; M, mitochondria. Scale bars = 5  $\mu\text{m}$ , 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 22, 23.** Electron micrographs showing the synaptosomes in the neuropils of *Todarodes pacificus*. arrow, electron dense core vesicle; arrow head, electron lucent vesicle; asterisk, neurotubule; M, mitochondria. Scale bars = 0.4  $\mu\text{m}$ , 0.5  $\mu\text{m}$ .
- Fig. 24.** Electron micrograph showing the connection between the inner segment and the plexiform layer of *Octopus minor*. L, lamellate structure; M, mitochondria. Scale bar = 5  $\mu\text{m}$ .
- Figs. 25, 26.** Electron micrographs showing the synaptosomes in the neuropils of *Octopus minor*. arrow, electron dense vesicle; arrowhead, electron lucent vesicle; L, lamellate structure; M, mitochondria. Scale bars = 5  $\mu\text{m}$ , 5  $\mu\text{m}$ .



