

## 꼬막, *Tegillarca granosa* 아가미의 미세구조

마 경 화, 이 정 식\*  
여수대학교 수산해양대학 수산생명의학과

### Gill Ultrastructure of the Granular Ark, *Tegillarca granosa* (Bivalvia: Acridae)

Kyung Hwa Ma and Jung Sick Lee\*

Department of Aqualife Medicine, College of Fisheries and Ocean Science,  
Yosu National University, Yeosu 550-749, Korea  
(Received August 21, 2003; Accepted September 20, 2003)

#### ABSTRACT

Histology and ultrastructure of the gill in the granular ark, *Tegillarca granosa* are described using light and transmission electron microscopy. The gill of the clam have typical structure of the filibranch type. The gill filament have several band of lateral and apical cilia. The epithelial layer surrounding the hemolymph sinus is simple and consists of epithelial cells, ciliated cells and secretory cells. The epithelial cells are usually squamous and covered with microvilli. The ciliated cells are usually columnar and can be divided into two types (A and B). Type A cells are more abundance and have lower electron density than B cells. Ultrastructure of the cilia showed that "9+2" microtubular structure of the axial filament and "2×9" proximal centriole structure in the cross section. Secretory cells are mainly observed in the apical region of the filament and can be divided into three types of A, B and C with morphological features of the secretory granules. Type A cells of oval shaped are more abundance than other secretory cells and contains numerous secretory granules of low electron dense. Type B cells contains secretory granules of membrane bounded and high electron dense. Secretory granules of type C cells are elliptical and fine granules surrounding the homogeneous core materials.

**Key words :** Gill, *Tegillarca granosa*, Ultrastructure

#### 서 론

조개류의 아가미는 호흡기능과 함께 점액분비 및

섬모운동 등을 통하여 먹이의 포획과 수송기능을 동시에 수행하며 (Beninger et al., 1988), 외부의 물리·화학적 자극에 빠르게 반응하는 중요한 외투강 기관계 가운데 하나이다. 따라서 조개류 아가미의 구조, 점액

\* Correspondence should be addressed to Dr. Jung Sick Lee, Department of Aqualife Medicine, College of Fisheries and Ocean Science, Yosu National University, Yeosu 550-749, Korea. Ph.: 061-659-3172, FAX: 061-659-3172, E-mail: ljs@yosu.ac.kr  
Copyright © 2003 Korean Society of Electron Microscopy

분비세포와 섬모운동의 특성은 서식생태와 섭이생태에 따라 다양하므로 이들 아가미에 관한 연구는 주로 다양한 측면의 환경변화 및 섭이생태와 연관하여 수행되어져 왔다 (Fiala-Médioni et al., 1986; Axiak & George, 1987; Beninger et al., 1988, 1993; Way et al., 1989; Gregory et al., 1999).

꼬막, *Tegillarca granosa*은 돌조개과(Arcidae)에 속하는 조개류로서 우리나라에서는 주로 남해안의 조간대에서부터 수심 10 m 사이의 펄 속에 서식하며, 식물성 플랑크톤을 주로 먹는 중요한 수산자원 가운데 하나이다 (Choe et al., 1999).

본 연구는 환경변화에 대한 꼬막의 반응기작을 파악하는데 필요한 기초자료를 제공하고자 이들의 아가미 형태와 미세구조를 기재하였다.

## 재료 및 방법

본 연구에 사용된 꼬막은 각각 3.5 cm 내외의 성체들이다. 채집 후 각각, 각고, 전중 및 체중을 각각 0.1 mm, 0.1 g까지 측정하였다. 해부 후 내장낭을 덮고 있는 아가미의 가운데 부분을 절취하여 조직표본을 제작하였다.

광학현미경 조직표본 제작은 아가미를 Bouin's fluid에 일정시간 고정하여 paraffin 절편법에 의해 4  $\mu$ m의 두께로 연속 절편하여 Mayer's hematoxylin과 0.5% eosin의 비교염색, Mallory 삼중염색, PAS 반응, AB-PAS (pH 2.5) 반응과 AF-AB 반응을 실시하였다.

조직표본의 조직화학적 반응 후 점액세포의 염색친화도는 Pantone® Formula Guide (Pantone Inc., USA)를 기준으로 판정하여 ( )에 숫자로 표시하였다.

투과전자현미경 (TEM) 조직표본 제작은 2.5% glutaraldehyde (phosphate buffer, pH 7.5) 용액으로 전 고정하였으며, 1% osmium tetroxide (OsO<sub>4</sub>)로 후 고정하여 0.1 M phosphate buffer로 세척하고 ethanol로 단계별 탈수하여 포매하였다. 그리고 semithin section 후 두께 70 nm의 ultrathin section하여 uranylacetate와 lead citrate 용액으로 이중 염색하여 TEM (JEM-1200 EX II, JEOL)으로 관찰하였다.

## 결 과

### 1. 광학현미경적 구조

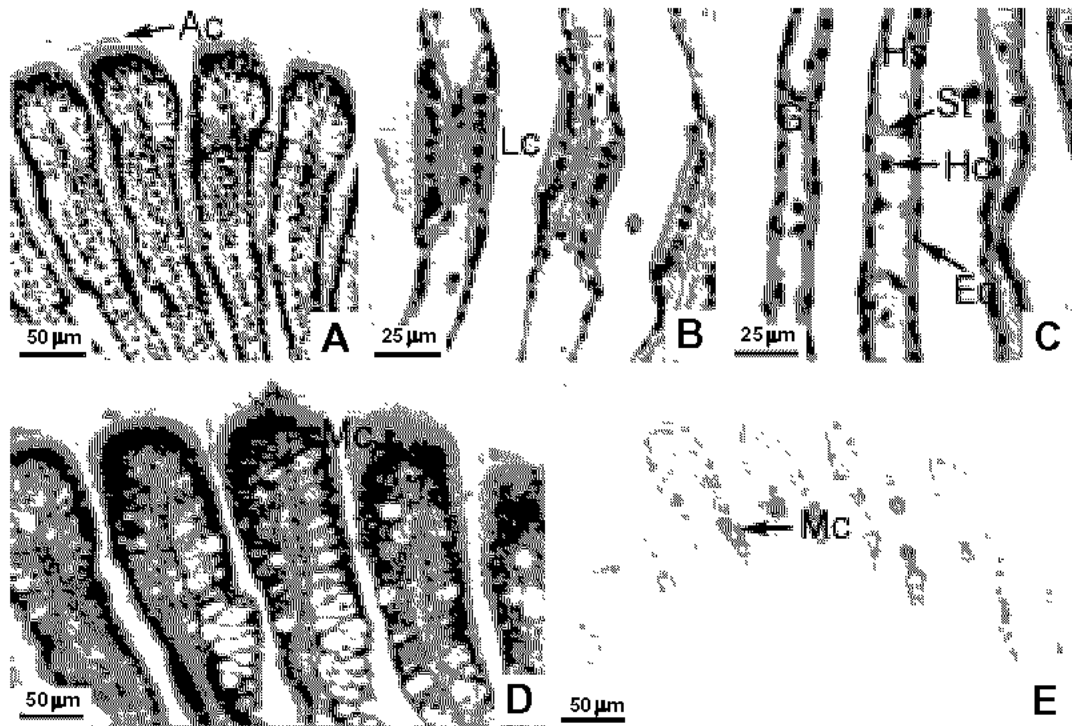
꼬막의 아가미는 외투강(mantle cavity)내에서 내장낭(visceral mass)과 발의 일부를 양쪽에서 덮고 있는 빛 모양이었으며, 새엽(gill filament)이 잘 구분되는 사색형 아가미(filibranch gill)였다. 각각의 새엽은 길게 신장되어 있었으나 길이는 다소 차이가 있었으며, 대부분 새엽의 직경은 파라핀 절편법으로 제작된 표본의 관찰 결과 약 23  $\mu$ m 내외였으나 새엽 말단부에서는 직경 약 90  $\mu$ m 내외의 곤봉형태로 발달되어 있었다 (Fig. 1, A).

각 새엽의 상부 말단과 측면 여러 곳에는 섬모들이 밀집되어 있는 정단섬모대(apical cilia band) (Fig. 1, A)와 측면섬모대(lateral cilia band) (Fig. 1, B)가 형성되어 있었다. 각 각의 새엽은 가운데 혈림프동(hemolymph sinus)을 중심으로 단층의 새엽 상피층이 둘러싸고 있는데, 각 새엽의 혈림프동은 격벽에 의해 여러 부분으로 나누어져 있었다 (Fig. 1, C).

새엽의 상피층은 상피세포와 섬모세포 및 점액세포로 구성되어 있었다. 새엽 상피세포들은 대부분 편평형이었으나 (Fig. 1, C) 섬모세포들은 측면섬모대가 형성된 부위에서는 입방형 또는 키 작은 원주형세포들이었으며 (Fig. 1, B), 정단섬모대가 형성된 부위에서는 측면섬모대의 세포들 보다 훨씬 큰 원주형세포들이었다 (Fig. 1, A). 점액세포들은 새엽 말단부에서는 커다란 타원형으로 잘 발달되어 있었지만, 새엽 말단부를 제외한 부위에서는 주로 원형으로 말단부의 점액세포들 보다 크기가 훨씬 작았다. 그리고 점액세포들은 H-E 염색 표본에서는 공포상을 나타냈지만, AB-PAS (pH 2.5) 반응 결과 대부분 붉은색(193c)을 나타냈으나 (Fig. 1, D) 극히 일부에서는 푸른색(294c)을 나타냈다. 그리고 AF-AB 반응에서는 대부분 alcian blue에 반응하여 푸른색(314c)을 나타냈지만, 일부 세포들은 주황색(167c)을 나타냈다 (Fig. 1, E).

### 2. 전자현미경적 구조

투과전자현미경 관찰 결과 새엽 상피층을 구성하는



**Fig. 1.** Histological structure of the gill of the granular ark, *Tegillarca granosa*. A: Longitudinal section of the filament showing apical and lateral cilia band. B: Longitudinal section of the filament showing lateral cilia bands. C: Longitudinal section of the filament showing squamous epithelial cells, hemolymph sinus and septum of hemolymph sinus. D: Section with AB-PAS (pH 2.5) reaction showing numerous mucous cells of PAS positive. E: Section with AF-AB reaction showing numerous mucous cells of AB positive. Ac: apical cilia band, Ec: epithelial cell, Gf: gill filament, Hc: hemocyte, Hs: hemolymph sinus, Lc: lateral cilia band, Mc: Mucous cell, St: septum.

세포들은 크게 상피세포, 섬모세포 그리고 분비세포로 구분할 수 있었다.

상피세포들은 섬모대가 형성된 부위를 제외한 새엽 상피층의 대부분에서 높이 3 µm 정도의 편평형으로 인접한 상피세포들 사이의 상부 측면에는 폐쇄띠 (zonula adherence)로 연결되어 있었다. 핵은 긴 타원형이고 섬모대를 제외한 대부분의 상피세포의 자유면에는 길이 1 µm 내외의 미세융모(microvilli)들이 떠올라 있었다 (Fig. 2, A). 세포질에는 발달된 다수의 미토콘드리아를 가지며, 미세융모의 정단면은 전자밀도가 높은 glycocalyx로 덮여 있었다 (Fig. 2, B).

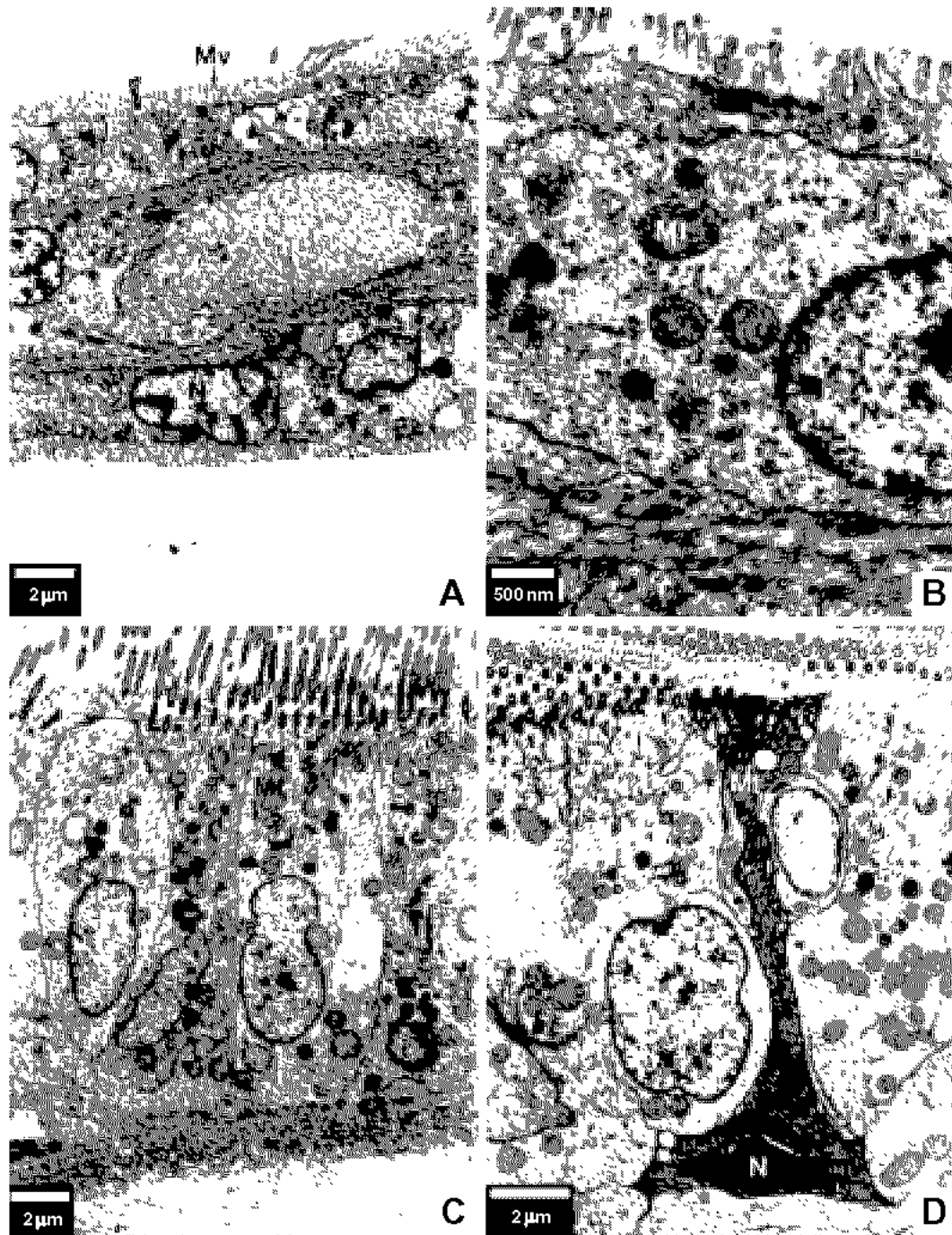
섬모세포들은 새엽의 측면섬모대와 새엽 말단부의 정단섬모대에서 쉽게 관찰할 수 있는데, 이들 세포는 높이 13 µm 내외의 원주형이다. 섬모세포들은 자유면

에 잘 발달된 섬모들을 가지며, A와 B 두 종류로 구분할 수 있었다.

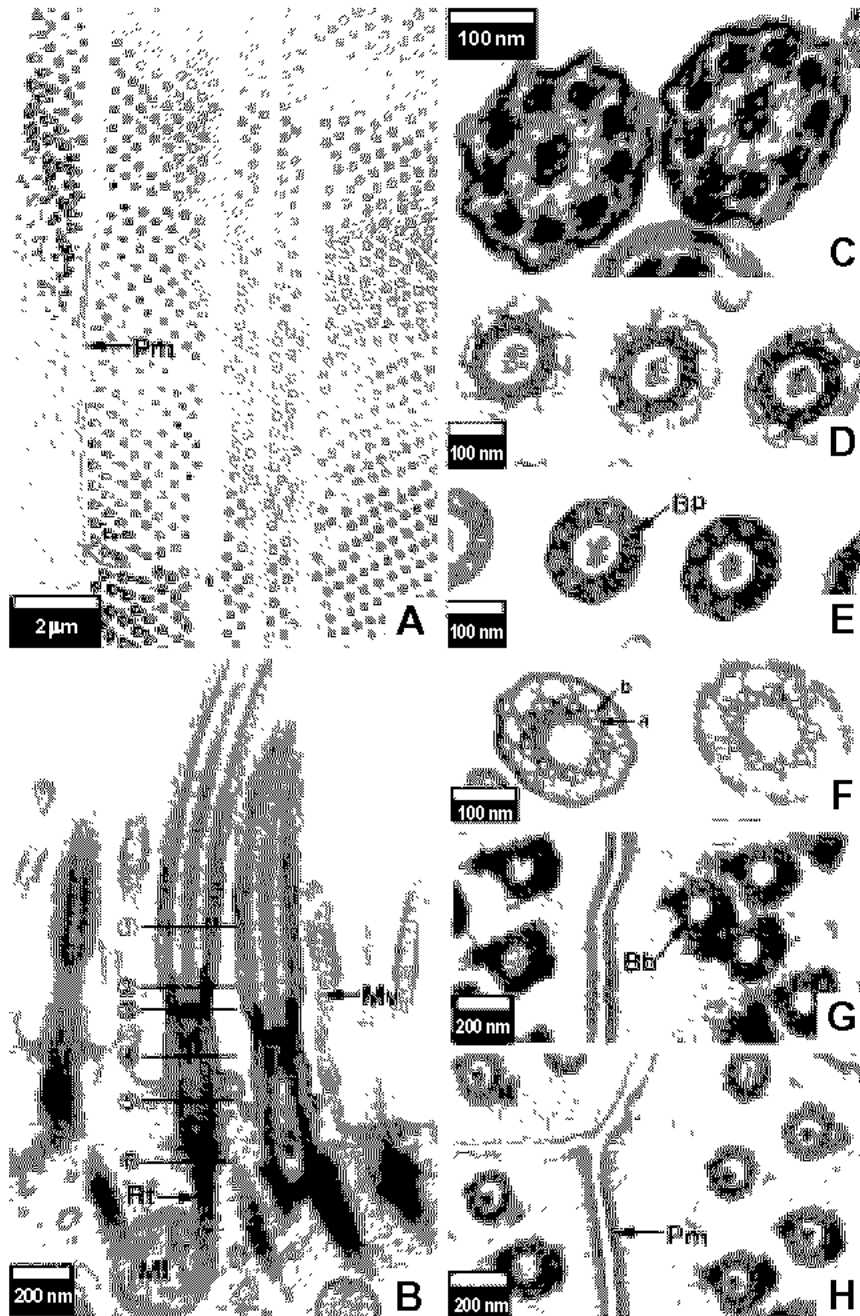
A형 섬모세포들은 B형 섬모세포에 비해 분포 비율이 높으며, 세포의 전체적인 전자밀도는 낮고, 세포의 핵은 크며, 장방형에 가깝다. 세포질에는 잘 발달된 골지체와 전자밀도가 높은 과립들이 일부 존재하며, 미토콘드리아들이 세포질 전체에 산재하고 있었다 (Fig. 2, C).

B형 섬모세포들은 A형 섬모세포들 보다 분포비율이 현저히 낮았다. 세포의 전체적인 전자밀도는 높고, 세포의 핵은 작고 삼각형으로 세포의 기저부에 존재하며, 잘 발달된 미토콘드리아들이 세포질 전체에 밀집되어 있었다 (Fig. 2, D).

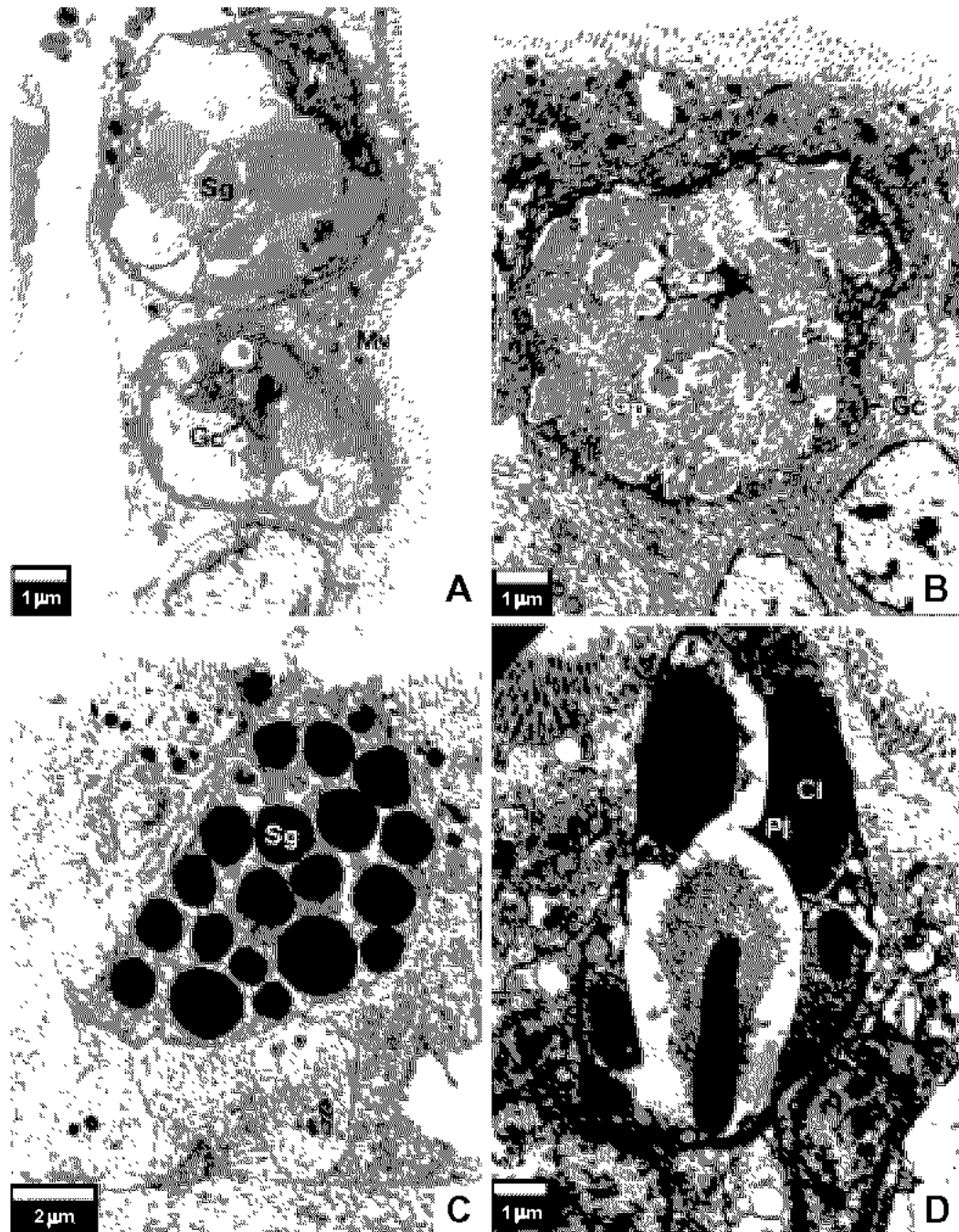
정단섬모대의 횡단면 표본에서 섬모들은 매우 규칙



**Fig. 2.** Epithelial ultrastructure of the gill filament of the granular ark, *Tegillarca granosa*. A: Squamous epithelial cells are covered with microvilli on the free surface. B: Section of epithelial cell showing well developed mitochondria in the cytoplasm. C: Section of type A ciliated cells showing elliptical nucleus and low electron density. D: Type B ciliated cells showing well developed mitochondria and high electron density. Mt: mitochondria, Mv: microvilli, N: nucleus.



**Fig. 3.** Cilia ultrastructure of the gill filament of the granular ark, *Tegillarca granosa*. A: Cross section of free surface of the ciliated cells. B: Longitudinal section of cilia. C: Cross section of figure B-①. Notice the "9+2" microtubular structure. D: Cross section of figure B-②. E: Section of figure B-③. Notice the basal plate. F: Section of figure B-④. Notice the "2×9" proximal centriole structure. a: primary microtubule, b: secondary microtubule. G: Section of figure B-⑤. H: Section of figure B-⑥. Bb: basal body, Bp: basal plate, Mt: mitochondria, Mv: microvilli, Pm: plasma membrane of ciliated cell, Rt: rootlet.



**Fig. 4.** Secretory cells of the gill filament of the granular ark, *Tegillarca granosa*. A and B: Type A secretory cell. Notice the secretory granules with fibrous materials, developed Golgi complex and glycogen particles. C: Type B secretory cell. Notice the secretory granules of membrane bounded and high electron density. D: Type C secretory cell. Secretory granules are divided into core layer of electron dense and granular peripheral layer. Cl: core layer, Gc: Golgi complex, Gp: glycogen particles, Mv: microvilli, N: nucleus, Pl: peripheral layer, Sg: secretory granules.

적인 배열상을 나타냈다(Fig. 3, A). 섬모세포의 종단면 표면에서 섬모는 부위별로 다른 구조를 나타냈으며, 섬모의 기저 뿌리(root)는 섬모세포의 세포질 상부에 위치하는 미토콘드리아와 연결되어 있었다(Fig. 3, B). 섬모세포들의 섬모 미세구조 가운데 축사(axial filament)의 횡단면에서도 부위별로 다른 구조를 나타냈는데(Figs. 3, C-H), 섬모의 기저부를 제외한 대부분 부위는 직경 220 nm 정도이며, 주변 미세소관과 중심 미세소관의 전형적인 "9+2"의 미세소관 구조를 나타냈다(Fig. 3, C). 그리고 섬모 기저부의 횡단면에서 관찰된 기저 중심립(proximal centriole)의 구조는 안쪽 미세소관과 바깥쪽 미세소관이 두 개씩 짝을 이룬 아홉 쌍의 미세소관으로 구성된 "2×9"의 구조를 보였다(Fig. 3, F).

분비세포는 세포의 형태와 분비과립의 미세구조적 특징에 따라 A, B, C 세 종류로 구분할 수 있었다.

A형 분비세포는 세 종류의 분비세포들 가운데 분포 정도가 가장 높고, 세포의 형태는 원형에 가깝다. 분비과립의 전체적인 전자밀도는 낮았으며, 내부는 미세한 과립상의 물질로 채워져 있었고, 세포질에는 polysome와 소포체가 발달되어 있었다(Figs. 4, A & B).

B형 분비세포는 A형 분비세포들 보다는 분포 정도가 낮았으나 C형 분비세포들 보다는 분포 정도가 높았다. 이들 세포의 형태는 타원형이었으며, 세포질에는 소포체가 발달되어 있었다. 분비과립은 거의 원형으로 막을 가지고 있었으며, 내부는 전자밀도가 매우 높은 균질한 물질로 채워져 있었다(Fig. 4, C).

C형 분비세포들은 다른 분비세포들과 비교해 볼 때 분포 정도가 가장 낮았으며, 세포의 형태는 타원형이었다. 이들 세포의 분비과립은 전자밀도가 매우 높은 장방형의 균질한 물질이 가운데에 위치하며 이를 과립상의 물질들이 싸고 있는 형태였다(Fig. 4, D).

## 고 찰

부족강(Pelecypoda) 조개류의 아가미는 형태와 구조에 따라 크게 원새(protobranch), 사새(filibranch), 판새(lamellibranch)로 나누어지며, 이 가운데 어떤 형태의 아가미를 가지는가에 따라 부족강은 크게 원새아

강(Protobranchia), 사새아강(Filibranchia), 진판새아강(Eulamellibranchia)으로 나뉜다(Yoo, 1988).

원새는 호두조개, *Yoldia limatula*와 맵시조개, *Saccella confusa* 등의 조개류에서 볼 수 있는 아가미 형태로서 아가미 측 양쪽으로 새엽이 번갈아 가면서 존재하고, 주 기능은 호흡이지만 음식물을 가려내는 기능도 한다. 원새의 측면섬모(lateral cilia)는 새엽의 사이에 존재하고, 물이 아가미를 통해 흐를 수 있도록 해 준다(Morse & Zardus, 1997).

사새는 *Argopecten irradians*, *Placopecten magellanicus*, 가리비, *Patinopecten yessoensis*와 진주담치, *Mytilus edulis* 등의 조개류가 가지는 아가미로서 사새형 아가미는 새엽이 ciliary discs에 의해 약하게 결합되어 있는 것을 제외하고는 새엽의 결합이 거의 없다(Morse & Zardus, 1997).

판새는 *Mercenaria mercenaria*를 비롯한 백합과(Veneridae)에 속하는 대다수의 조개들이 가지는 아가미 형태로 광학현미경상으로 볼 때 새엽이 뚜렷하게 구분되지 않고, 길이가 서로 다른 새엽이 서로 연결되어 있어 하나의 얇은 판처럼 보인다(Eble, 2001).

본 연구 결과 꼬막 아가미의 각 새엽은 측면섬모대에 의해서 약하게 결합되어 있어서 새엽의 기저부를 제거하면 각각의 새엽은 분리되는 사새형 아가미였다.

많은 연구 결과(Atkins, 1982; Beninger et al., 1988; Morse & Zardus, 1997; Gregory et al., 1999) 아가미의 형태는 분류군에 따라 다르지만 기본적으로 새엽을 구성하는 세포들의 형태와 구조들은 비교적 유사한 특징을 보인다.

앞에서 언급한 것처럼 *Placopecten magellanicus* (Beninger et al., 1988)는 사새형의 아가미를 가지는데, 이들의 새엽을 구성하는 세포들은 상피세포, 섬모세포 그리고 점액세포들로 구분된다. 이 가운데 상피세포들은 편평형 또는 입방형으로 자유면에 미세융모를 가지며 혈림프동의 대부분을 싸고 있다. 섬모세포들은 주로 섬모대를 구성하는 원주형세포로서 세포질에 풍부한 미토콘드리아를 가진다.

그리고 *Acila castrensis* (Morse & Zardus, 1997)의 경우에는 원새형의 아가미를 가지지만 이들 아가미 새엽의 구성은 *Placopecten magellanicus* (Beninger et al., 1988)를 비롯한 많은 다른 조개류와 유사하며, 대

복, *Gomphina veneriformis* (Park, 2003)이 가지는 판새형 아가미 새엽의 구성도 이와 유사하며, 본 연구에서도 꼬막 아가미 새엽의 구성은 점액세포의 다양성을 제외한 대부분이 다른 조개류와 유사하게 관찰되었다.

조개류의 아가미는 호흡기능과 함께 먹이 여과와 수송에 중요한 기능을 하는데, 아가미에서 먹이 여과와 수송기능은 새엽의 섬모대와 점액세포들에 의해서 주로 이루어진다.

꼬막과 같은 형태의 아가미를 가지는 가리비류의 일종인 *Placopecten magellanicus*와 진주담치, *Mytilus edulis*의 아가미 새엽에는 다수의 섬모로 구성된 섬모대가 존재하는데, 이러한 섬모대는 아가미를 통한 물 이동에 관여한다 (Beninger et al., 1993).

꼬막 아가미의 새엽에도 정단부와 측면부에 섬모대가 존재하는데, 섬모대를 구성하는 섬모세포들은 세포질에 잘 발달된 미토콘드리아를 가지며, 이들 미토콘드리아는 섬모 뿌리와 연결되어 있어 섬모들은 물과 먹이의 수송에 관여 할 것으로 판단된다.

많은 동물에서 섬모 또는 편모의 기저중심립 (proximal centriole)은 횡단면에서 a, b, c 세 개씩 짝을 이룬 미세소관이 아홉 쌍인 "3×9"개의 구조를 보인다 (Cross & Mercer, 2002). 하지만 꼬막의 섬모세포들이 가지는 섬모의 기저중심립은 a와 b 두 개씩 짝을 이룬 미세소관이 아홉 쌍인 "2×9"의 구조를 보였는데, 이러한 기저중심립의 구조적 차이의 원인에 관해서는 명확한 결론을 내릴 수 없었다.

이매패류의 점액세포 구성성분에 대해서 Beninger et al. (1993)은 가리비류의 일종인 *Placopecten magellanicus*와 진주담치, *Mytilus edulis*의 아가미 새엽에서 AB-PAS 반응을 기초로 점액세포를 구분하였는데, *Placopecten magellanicus*의 경우에는 산성과 중성의 뮤코다당류가 혼합된 점액을 가지는 점액세포와 산성의 뮤코다당류만을 가지는 점액세포가 구분되었다. 하지만 진주담치, *Mytilus edulis*의 경우에는 중성의 뮤코다당류를 가지는 점액세포와 산성의 뮤코다당류를 가지는 점액세포가 구분되었다. 그리고 버지니아굴, *Crassostrea virginica*의 아가미에서도 위와 동일한 방법에 의해 산성의 뮤코다당류를 가지는 점액세포와 중성의 뮤코다당류를 가지는 점액세포가 구분되었다 (Beninger & Dufour, 1996). 이러한 연구 결과 산성점

액과 중성점액은 서로 점성의 차이를 보이는데, 이러한 차이는 물질 수송의 기계적인 과정이 종 (species)과 아가미의 부위에 따라 차이를 나타내는 이유라고 설명하고 있다.

꼬막 아가미에서는 세 가지 형태의 분비세포가 관찰되었는데, 그 가운데 가장 많이 분포하는 A형의 분비세포는 PAS 반응과 Mallory 삼중염색, 그리고 AF-AB 반응결과 약산성의 당단백질로 sulfated mucopolysubstance와 carboxylated mucopolysubstance로 구성된 물질을 함유하고 있음을 알 수 있었다.

## 참 고 문 헌

- Atkins D: Fluid mechanics of the mussel gill: the lateral cilia. *Mar Biol* 70 : 275-281, 1982.
- Axiak V, George JJ: Effect of exposure to petroleum hydrocarbons on the gill functions and ciliary activities of a marine bivalve. *Mar Biol* 94: 241-249, 1987.
- Beninger PG, Dufour SC: Mucocyte distribution and relationship to particle transport on the pseudolamellibranch gill of *Crassostrea virginica* (Bivalvia: Ostreidae). *J Shellfish Res* 15(2): 502, 1996.
- Beninger PG, Le Pennec M, Salaun M: New observations of the gills of *Placopecten magellanicus* (Mollusca: Bivalvia), and implications for nutrition. I. General anatomy and surface microanatomy. *Mar Biol* 98 : 61-70, 1988.
- Beninger PG, St Jean S, Poussart Y, Ward JE: Gill function and mucocyte distribution in *Placopecten magellanicus* and *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia): the role of mucus in particle transport. *Mar Ecol Prog Ser* 98 : 275-282, 1993.
- Choe BL, Park MS, Jeon LG, Park SR, Kim HT: Commercial Molluscs from the Freshwater and Continental Shelf in Korea. National Fisheries Research and Development Institute, Pusan, pp. 197, 1999. (Korean)
- Cross PC, Mercer KL: Cell and tissue ultrastructure: a functional perspective. WH Freeman and Company, New York, pp. 420, 2002.
- Eble AF: Anatomy and histology of *Mercenaria mercenaria*. In: Kraeuter JN, Castagna M, eds, *Biology of the hard clam*, pp. 117-220, Elsevier, New York, 2001.
- Fiala Médioni A, Métivier C, Herry A, Le Pennec M: Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent mytilid



- Bathymodiolus* sp.. Mar Biol 92: 65-72, 1986.
- Gregory MA, George RC, Marshall DJ, Anandraj A, Mcclurg TP: The effects of mercury exposure on the surface morphology of gill filament in *Perna perna* (Mollusca: Bivalvia). Mar Pollut Bull 39(1): 116-121, 1999.
- Morse MP, Zardus JD: Bivalvia. In: Harrison FW, Kohn AJ, eds, Microscopic anatomy of invertebrates, Vol. 6A, Mollusca II, pp. 7-118, A John Wiley & Sons, Inc., Publication, New York, 1997.
- Park JJ: Histological change of the mantle cavity organs of the equilateral venus, *Gomphina veneriformis* (Bivalvia: Veneridae) exposed to cadmium. Thesis of Master, Yosu Nat'l Univ, pp. 58, 2003.
- Way CM, Hornbach DJ, Deneka T, Whitehead RA: A description of the ultrastructure of the gills of freshwater bivalves, including a new structure, the frontal cirrus. Can J Zool 67: 357-362, 1989.
- Yoo JS: Korean shells in colour, Iljisa, Seoul, pp. 196, 1988. (Korean)

### < 국문초록 >

광학현미경과 투과전자현미경을 이용하여 꼬막, *Tegillarca granosa* 아가미의 미세구조를 기재하였다. 꼬막의 아가미는 전형적인 사새형 아가미 구조를 가진다. 새엽은 다수의 측면섬모대와 정단섬모대를 가지며, 혈림프동을 둘러싸고 있는 새엽 상피층은 단층으로 상피세포, 섬모세포 그리고 분비세포들로 이루어져 있다. 상피세포들은 대부분 미세융모를 가진 편평형이다. 섬모세포는 원주형으로 두 종류(A와 B)로 구분되는데, A형 섬모세포는 B형 섬모세포에 비해 분포 비율이 높으며, 세포질의 전체적인 전자밀도는 낮다. 횡단면 표본에서 섬모 축사는 전형적인 "9+2" 구조를 나타냈으며, 기저 층집림은 "2×9"의 구조를 보였다. 분비세포들은 새엽의 정단부에서 주로 관찰되며, 분비과립의 특징에 따라 세 종류(A, B, C)로 구분할 수 있다. A형 분비세포는 다른 분비세포들에 비해 분포 정도가 높고 전자밀도가 낮은 분비과립을 함유한다. B형 분비세포는 막으로 싸여진 전자밀도가 높은 분비과립을 가지며, C형 분비세포들의 분비과립은 타원형으로 층심부의 균질한 물질을 과립상의 물질들이 싸고 있는 형태이다.