

별늑대거미 (*Pardosa astrigera* L. Koch) 前側眼 網膜의
微細構造에 관한 연구

丁 文 鎮 · 文 明 珍

**Study on the Fine Structure of Retina of Anterior Lateral Eyes in
Pardosa astrigera L. Koch (Aranea: Lycosidae)**

Jeong, Moon Jin and Myung Jin Moon

(Received March 24, 1994)

ABSTRACT

Pardosa astrigera possessed eight eyes arranged in three rows on the frontal carapace. A pair of small anterior lateral eyes (ALE) flanked each side by an anterior median eyes (AME) lay along the anterior margin that was situated on the anterior row of clypeus. The anterior lateral eye was composed of cornea, vitreous body, and retina.

Cornea was made up mainly of exocuticle lining the cuticle. Lens in anterior lateral eye was biconvex type which bulged into the cavity of the eyecup. Outer and inner central region of lens were approximately spherical with radius of curvature $5.6\mu\text{m}$ and $12.5\mu\text{m}$, respectively. Vitreous body formed a layer between the cuticular lens and retina. They formed biconcave shape.

Retina of the anterior lateral eyes was composed of three types of cells: visual cells, glia cells, and pigment cells. The visual cells were unipolar neuron, as were the receptor of the posterior lateral eye. But cell body was unique to the anterior lateral eyes. They were giant cell, relatively a few in number, and under the layer of vitreous bodies.

Each visual cell beared rhabdomeres for a short stretch beneath the cell body. Rhabdomes were irregular pattern in retina and electron dense pigment granules scattered between the rhabdomes. Glia cell situated at the cell body of visual cell and glia cell process reached to rhabdomere portion.

Below the rhabdome, tapetum were about $30\mu\text{m}$ distance from lens, which composed of 4-5 layers. It was about $25\mu\text{m}$ length that intermediate segment of distal portion of visual cell. Electron dense pigment granules between the intermediate segment were observed.

Key words: Fine structure, retina, anterior lateral eye, *Pardosa astrigera*, Aranea, Lycosidae

緒 論

정주성 거미와는 달리 대부분의 행동을 시각에 의존하는 배회성거미는 4쌍의 발달된 단안을 지니고 있다 (Blest, 1978; Jackson, 1977; William, 1977). 이러한 눈들은 두흉부 앞이마에 위치하고 있으며, 발생기원에 따라 주안(principal eye)과 부안(secondary eye)으로 나뉜다(Homann, 1971). 즉, 주안인 전중안은 머리 제 1 절의 합입에 의한 복잡한 과정을 거쳐 발생하며, 부안인 나머지 6개의 눈(전측안, 후측안, 후측안)은 머리 제 2 절의 외배엽이 두꺼워져 발생한다(Babu, 1965; Weygoldt, 1985).

이러한 배회성 거미 단안들에 대한 연구는 Blest와 Land(1977), Blest와 Sigmund(1984), Blest와 Sigmund(1985b) 등에 의해서 미세구조와 상이 맺히는 망막에 관하여 다루어졌으며, 시세포 감전체의 형태적인 변화에 대한 것은 깡충거미과를 대상으로 Blest와 Maples(1979)에 의해서 수행되었다. 또한, 망막 시세포의 기능과 관련된 생리학적인 측면의 연구도 Devoe(1972), Chappell과 Devoe(1975) 등에 의해서 연구되었다.

최근에는 이들 눈의 크기와 망막의 위치에 따른 시각적 영역에 대하여도 연구되었으며(Opell and Ware, 1987), 깡충거미과 단안의 망막을 구성하는 시세포의 분포와 형태에 관한 미세구조적 연구도 수행되었다(Eakin and Brandenburger, 1971). 그러나, 이러한 대부분의 연구는 주안을 구성하는 망막 시세포만을 대상으로 진행되었을 뿐(Blest and Price, 1984), 부안의 조성에 대한 형태적, 수치적인 면에 관하여는 미흡한 실정이며, 깡충거미과를 제외한 배회성 거미 부안에 대한 눈의 연구는 거의 이루어지지 않았다.

따라서, 배회성 거미종 들과 건조에 많이 서식하는 늑대거미과 거미의 시각기 미세구조를 규명하기 위한 연구의 일환으로 부안인 전측안의 조직학적 구성과 망막의 미세구조를 광학현미경과 전자현미경으로 관찰하였다. 또한, 전측안을 구성하는 각 조성의 길이를 측정하였으며, 망막을 구성하는 시세포의 형태와 분포를 같은 부안인 후측안(Jeong and Moon, 1992), 주안인 전중안(Jeong and Moon, 1993), 그리고 깡충거미과의 것들과 비교하여 논의하였다.

材料 및 方法

해부현미경 하에서 벌레대거미 성체 두흉부를 자른 후, 2.5% paraformaldehyde-glutaraldehyde(4°C) 용액 속에서 전측안이 위치한 앞이마를 남기고 나머지 부분을 제거하였다. 준비된 시료를 phosphate buffer로 pH 7.4를 맞춘 2.5% paraformaldehyde-glutaraldehyde(4°C)로 전고정하였으며, 1% OsO₄(4°C, pH 7.4, phosphate buffer)로 후고정한 다음, ethanol 농도상승 순서로 탈수하였다. 탈수된 시료를 propylene oxide로 치환하여 Epon-Araldite 혼합액에 포매하였다.

광학현미경 관찰을 위하여, 포매된 조직은 LKB-V형 ultramicrotome 으로 semithin section 하여 1% toluidine blue로 염색한 다음 관찰하였다. 계속해서 초박절편을 제작하여 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색하여 JEM 100 CX-II형 투과전자현미경으로 80kV에서 관찰하였다.

주사전자현미경 관찰을 위한 시료는 해부현미경 하에서 배자루(pedicel)를 절단하여 두흉부 부위를 위와 동일한 방법으로 전·후 고정하였으며, ethanol 농도상승 순서로 탈수하였다. 이어서 Isoamyl acetate로 치환한 뒤, CO₂ 임계점 건조기(Bio-Rad, USA)로 건조시킨 다음, gold plasma로 피복하여 JEOL 840A(JAPAN)형 주사전자현미경으로 15kV에서 관찰하였다.

結 果

벌레대거미의 전측안은 전중안과 함께 전방을 향하여 두흉부에 위치하고 있었다. 성체에서 관찰된 전측안 렌즈의 평균 직경은 약 30 μ m로서, 전중안과 거의 동일하였으나, 제 2 열과 제 3 열에 각각 분포되어 있는 후측안(173 μ m)과 후측안(167 μ m)의 크기에 비해 현저히 작은 것으로 관찰되었다(Fig. 1).

전측안의 표면에는 표피의 외큐티클(exocuticle)과 연결된 큐티클성 각막층이 형성되어 있었다. 각막의 두께는 약 1.9 μ m이며, 표피를 둘러싼 전체 큐티클층 중에서 외큐티클의 두께 2.5 μ m와 거의 유사하였다(Fig. 2).

각막층의 내부에는 두개의 볼록렌즈가 내외 양 방향으로 연결된 biconvex type의 렌즈가 형성되어 있었다.

렌즈층은 표피의 내큐티클(endocuticle) 층과 연결되어 있었고, 평행한 물결무늬의 존재가 확인되었고, 종단면으로 관찰한 렌즈층의 바깥쪽과 안쪽의 곡률반경은 각각 $5.6\mu\text{m}$, $12.5\mu\text{m}$ 인 것으로 측정되었다(Fig. 2).

초자체는 단층의 원주세포로 렌즈의 중심은 $1.9\mu\text{m}$ 의 길이로 관찰되었고, 렌즈의 주변에서 망막까지의 길이는 $19\mu\text{m}$ 였다(Fig. 2). 즉, 전체적으로 오목렌즈 모양이었으며, 원주세포는 렌즈를 중심으로 방사상으로 배열되어 있었고, 전체적으로 전자밀도가 낮았다. 또한 많은 이질염색질을 포함하는 핵은 원주세포의 기저부에 위치하였으며, 주변의 세포질에서는 소포, 소포체들이 분포하고 있었다(Fig. 3).

초자체의 아래에 위치하는 망막은 시세포, 교질세포, 색소세포로 구성되어 있었고, 단극성 신경세포(unipolar neuron)로 관찰된 시세포의 세포체는 매우 불규칙한 크기로 분포하고 있었으며, 크기는 약 $16\mu\text{m}$ 였다. 세포질에는 많은 유리리보솜, 미토콘드리아, 소포체들이 분포하고 있었다(Fig. 4). 시세포의 세포체는 렌즈를 향하고 있었으며, 시세포의 길이에 비하여 현저하게 크게 관찰되었다(Fig. 5).

감간은 세포체의 아래부분에 원형질막의 일부가 특수화된 2개의 감간체로 구성되어 있었으며, 내부에는 다수의 미세소관과 소포들이 산재되어 있었다(Fig. 5). 감간은 서로 불규칙하게 분포하고 있었으며, 주변에는 전자밀도가 높은 색소과립이 관찰되었다(Fig. 6).

교질세포는 시세포의 세포체 사이에 분포함이 관찰되었고, 비교적 전자밀도가 높은 교질세포의 돌기들이 시세포 사이에 위치하고 있음이 확인되었다(Fig. 6).

반사층(tapetum)은 렌즈로부터 약 $30\mu\text{m}$ 떨어진 곳인 감간의 아래 부위에 존재하고 있었으며, 4-5 정도의 층으로 이루어져 있었다(Fig. 7).

시세포미부(intermediate segment)는 약 $25\mu\text{m}$ 정도의 길이로 감간의 아래쪽 부분에 위치하고 있었으며, 주변에는 전자밀도가 높은 색소과립이 관찰되었다(Fig. 8). 세포질 내막을 따라 많은 미토콘드리아가 존재하였으며, 조면소포체를 포함하고 있는 것이 관찰되었다(Figs. 8, 9).

考 察

일반적으로 거미는 두흉부에 3열로 배열된 4쌍의 단안

을 지니고 있으며(Eakin and Brandenburger, 1971), 각 눈의 크기는 과마다 형태적 차이를 나타낸다(Opell, 1988). 배회성 거미인 강충거미과(Salticidae)인 *Dinopis*, *Portia*에서 가장 큰 눈은 제 1 열에 위치하는 전중안으로 나머지 눈들에 비해 현저하게 큰 것으로 보고되었다(Blest *et al.*, 1980; Forster, 1982). 늑대거미과(Lycosidae) 별늑대거미는 제 2 열에 위치한 후중안이 제 1 열에 있는 전측안, 전중안(Jeong and Moon, 1993)에 비하여 현저하게 큰 것으로 확인되었으며(Jeong and Moon, 1992), 이러한 단안의 크기는 늑대거미과의 공통적인 특징일 것으로 생각된다.

강충거미과에서 관찰된 각막은 렌즈를 보호하며 굴절율을 높인다고 보고되었다(Opell and Ware, 1987). 별늑대거미 전측안의 각막은 렌즈의 바깥부분을 싸고 있으며, 전중안(Jeong and Moon, 1993), 후측안(Jeong and Moon, 1992)에서와 동일하게 표피의 외큐티클과 연결되어 형성된 점으로 미루어 이것은 렌즈와 함께 배회성 거미 단안에서 관찰할 수 있는 기본적인 구조로 확인되었다.

양쪽이 볼록한 렌즈는 광학에서 수렴렌즈(converging lens)라 하며, 실상을 같은 크기의 역상으로 망막에 맺게 한다(Williams and McIntyre, 1980). 만약, 렌즈 바깥쪽의 곡률보다 안쪽 곡률이 더욱 크다면 실상보다 큰 역상이 망막에 맺히게 될 것이다(Snyder and Miller, 1978). 전측안에서 관찰된 렌즈는 바깥쪽과 안쪽의 곡률반경이 각각 $5.6\mu\text{m}$, $12.5\mu\text{m}$ 로 약 2배 정도 안쪽이 크게 측정되었다. 그러므로, 전측안의 망막에는 실상과 같은 크기의 역상이 망막에 맺히는 것이 아니라, 약 2배 정도 큰 역상이 맺힌다는 것을 알 수 있다.

렌즈의 안쪽 곡률에 대하여 평행하게 분포된 초자체는 강충거미과의 전중안에서 분산렌즈(diverging lens)의 역할을 한다고 보고되었으며(Blest and Sigmund, 1985a), 이는 실상보다 훨씬 커다란 역상을 망막에 맺게 한다. 하지만, 전측안의 초자체는 상을 확대하는 오목렌즈 형태이고, 2배 정도로 상을 확대할 수 있는 렌즈를 지니고 있다. 그러므로, 렌즈를 향하여 볼록하게 형성된 망막에는 중심이 크고 주변이 작게 보이는 왜곡된 상이 맺힌다. 따라서, 전측안은 광각렌즈의 기능을 하므로, 비슷한 크기의 전중안에 비해 좀 더 넓은 시야를 볼 수 있음을 알 수 있다.

전측안의 망막을 구성하는 시세포는 앞쪽에 세포체가

위치하며, 그 아래 부분에 감간이 존재하는 단극성 신경세포(unipolar neuron)으로 확인되었다. 또한, 후측안에서도 동일한 형태로 관찰되었으며(Jeong and Moon, 1992), 강충거미과를 대상으로 보고된 몇몇 부안들에서도 전측안의 시세포 형태와 일치하는 것으로 확인되었다(Eakin and Brandenburger, 1971). 그러나, 벌늬대거미 전측안의 망막 시세포는 이극성 신경세포(bipolar neuron)로 관찰되었고(Jeong and Moon, 1993), 강충거미과의 전측안에서도 동일한 것으로 보고되었다(Blest and Land, 1977; Blest and Maples, 1979). 이러한 결과들로 미루어, 배회성 거미의 망막 시세포는 주안인 경우 이극성 신경세포이며, 부안의 시세포는 단극성 신경세포인 것으로 확인되었다.

곤충의 복안은 수십개에서 수백개의 개안으로 구성되어 있으므로(Toh and Sagara, 1982), 상의 해상도(resolution)가 뛰어나고(Goldsmith, 1962), 배회성 거미 단안은 망막을 구성하는 시세포의 수가 많고 적응에 의해서 상의 해상도가 결정된다고 보고되었다(Land, 1969). 따라서, 상의 해상도(resolution)는 망막을 구성하는 시세포의 밀도에 의해서 결정된다(Homann, 1971). 벌늬대거미 후측안의 망막은 많은 시세포가 규칙적으로 배열되어 있는 것이 관찰되었다(Jeong and Moon, 1992). 그러나, 전측안의 시세포는 수가 적었으며, 망막에 세포체가 커다랗게 발달된 시세포가 존재하였고, 이들은 불규칙하게 분포하고 있었다. 따라서, 전측안은 후측안에 비하여 해상도가 낮은 것으로 사료된다.

摘 要

벌늬대거미의 전측안은 전측안과 함께 전방을 향하여 앞이마 제 1 열에 위치하고 있었으며, 조직학적 조성은 각막, 렌즈, 초자체, 그리고 망막으로 이루어져 있었다.

큐티클성 각막층은 표피의 외큐티클(exocuticle)과 연결되어 있었고, 렌즈는 두개의 볼록렌즈가 내외 양방향으로 연결된 biconvex type이었고, 초자체는 단층의 원주세포로 오목렌즈 모양으로 관찰되었다.

망막을 구성하는 시세포는 단극성 신경세포(unipolar neuron)로 확인되었으며, 크기가 시세포의 길이에 비하여 큰 세포체가 매우 불규칙한 크기로 분포하고 있었다. 미세융모로 이루어진 감간체는 세포체 아래에 분포하고

있었으며, 이 부위의 시세포 사이에서는 전자밀도가 높은 색소과립이 관찰되었다.

교질세포는 시세포의 세포체 사이에 분포하였고, 반사층(tapetum)은 감간과 시세포 미부(intermediate segment) 부위 사이에 4-5 정도의 층을 이루어 존재하였다.

参 考 文 献

- Babu, K.S., 1965. Anatomy of the central nervous system of arachnids. *Zool Jahrb Anat*, 82 : 1-154.
- Blest, A.D., 1978. The rapid synthesis and destruction of photoreceptor membrane by a dinopid spider: a daily cycle. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 200 : 463-483.
- Blest, A.D. and M.F. Land, 1977. The physiological optics of *dinopis subrufus* L. Koch: a fish-lens in a spider. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 196 : 197-222.
- Blest, A.D. and J. Maples, 1979. Exocytic shedding and gliassl uptake of photoreceptor membrane by a Salticid spider. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 204 : 105-112.
- Blest, A.D. and G.D. Price, 1984. Retinal mosaics of the principal eyes of some jumping spiders (Salticidae: Araneae): Adaptations for high visual acuity. *Protoplasma*, 120 : 172-184.
- Blest, A.D. and C. Sigmund, 1984. Retinal mosaics of the principal eyes of two primitive jumping spiders, *Yaginumanis* and *Lyssomanes*: clues to the evolution of Salticid vision. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 221 : 111-125.
- Blest, A.D. and C. Sigmund, 1985a. Retinal mosaics of a primitive jumping spider, *Spartaeus* (Salticidae: Aranea): A transition between principal retinae serving low and high spatial acuities. *Protoplasma*, 125 : 129-139.
- Blest, A.D. and C. Sigmund, 1985b. The cytoskeletal architecture of interdigitated microvilli in the photoreceptors of some nocturnal spiders. *Protoplasma*, 125 : 153-161.
- Blest, A.D., D.S. Williams, and L. Kao, 1980. The

- posterior median eyes of the dinopid spider *Meneus*. *Cell Tissue Res.*, 221 : 391-403.
- Chappell, R.L. and R.D. Devoe, 1975. Action spectra and chromatic mechanisms of cells in the median ocelli of dragonflies. *J. Gen. Physiol.*, 65 : 399-419.
- Devoe, R.D., 1972. Dual sensitivities of cells in wolf spider eyes at ultraviolet and visible wavelengths of light. *J. Gen. Physiol.*, 59 : 247-269.
- Eakin, R.M. and J.L. Brandenburger, 1971. Fine structure of the eyes of jumping spiders. *J. Ultrastruct. Res.*, 37 : 618-663.
- Forster, L., 1982. Vision and prey-catching strategies in jumping spiders. *Amer. Sci.*, 70 : 165-175.
- Goldsmith, T.H., 1962. Fine structure of the retinulae in the compound eye of the honey-bee. *J. Cell Biol.*, 14 : 489-494.
- Homann, H., 1971. Die Augen der Araneae: Anatomie, Ontogenie und Bedeutung für die Systematik (Chelicerata, Arachnida). *Z. Morphol. Tiere.*, 69 : 201-272.
- Jackson, R.R., 1977. Courtship versatility in the jumping spider, *Phidippus johnsoni* (Araneae: Salticidae). *Anim. Behav.*, 25 : 953-957.
- Jeong, M.J. and M.J. Moon, 1992. Fine Structure of the Posterior Lateral Eyes in Wolf Spider, *Pardosa astrigera* (L. Koch). *Korean Arachnol.*, 8(1,2) : 115-128.
- Jeong, M.J. and M.J. Moon, 1993. Fine structure of the retinal visual cells of the anterior median eyes in wolf spider, *Pardosa astrigera* L. Koch. *Korean J. Electron Microscopy*, 23(3) : 126-135.
- Land, M.F., 1969. The optical mechanism of the eye of *Limulus*. *Nature*, 280 : 396-397.
- Opell, B.D., 1988. Ocular changes accompanying eye loss in the spider family Uloboridae. *J. Morphol.*, 196 : 119-126.
- Opell, B.D. and A.D. Ware, 1987. Changes in Visual Fields Associated With Web Reduction in the Spider Family Uloboridae. *J. Morphol.*, 192 : 87-100.
- Snyder, A.W. and W.H. Miller, 1978. Telephoto lens system of falconiform eyes. *Nature*, 275 : 127-129.
- Toh, Y. and H. Sagara, 1982. Ocellar system of the swallowtail butterfly larva. (I). Structure of the lateral ocelli. *J. Ultrastruct. Res.*, 78 : 107-119.
- Weygoldt, P., 1985. Ontogeny of the Arachnid Central Nervous System, In: Barth FG (ed) *Neurobiology of Arachnids*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York Tokyo, pp. 20-37.
- Williams, D.S., 1977. Aggressive chemical mimicry by a Bolas spider. *Science*, 198 : 1173-1174.
- Williams, D.S. and P. McIntyre, 1980. The principal eyes of a jumping spider have a telephoto component. *Nature*, 288 : 578-580.

FIGURE LEGENDS

- Fig. 1.** *Pardosa astrigera* possessed eight eyes arranged in three rows on the frontal carapace. A pair of small anterior lateral eyes (ALE; arrow) flanked each side by an anterior median eyes (AME; arrow head) lay along the anterior margin that was situated on the anterior row of clypeus. The diameter of lens was average $30\mu\text{m}$ similar to AME's, whereas the posterior median eye and posterior lateral eye were respectively large size in second and third row. ($\times 100$)
- Fig. 2.** Cornea (co) was made up mainly of exocuticle lining the cuticle. Most of the cornea measured average $1.9\mu\text{m}$ in thickness. Lens (ls) in anterior lateral eye was biconvex type which bulged into the cavity of the eyecup. Outer and inner central region of lens were approximately spherical with radius of curvature $5.6\mu\text{m}$ and $12.5\mu\text{m}$, respectively. vb: vitreous body, cb: cell body, rh: rhabdome, t: tapetum, is: intermediate segment.
- Figs. 3, 4.** Vitreous body formed a layer between the cuticular lens and retina. They were $1.9\mu\text{m}$ length in central

region but $19\mu\text{m}$ in peripheral region. That is, they formed biconcave shape. Cytoplasm of the vitreous body contained nucleus (N), small vesicle, and ER. The cytoplasmic electron density was low. Nucleus had many heterochromatin and situated in basal part of columnar cell. Figure 4 show that transverse view of vitreous body. Left: ($\times 4,800$), Right: ($\times 3,400$)

- Fig. 5.** Retina of the anterior lateral eyes was composed of three types of cells: visual cells, glia cells, and pigment cells. The visual cells were unipolar neuron, as were the receptor of the posterior lateral eye. But cell body was unique to the anterior lateral eyes. They were giant cell, relatively a few in number, and under the layer of vitreous bodies. Cell body containing the nucleus (N) was situated near the inner surface of the retina. Cytoplasm contained free-ribosomes, ER, and mitochondria. GC: Glia Cell Process. ($\times 6,700$)
- Fig. 6.** Each visual cell beared rhabdomeres for a short stretch beneath the cell body and then continued as neurite passing through the floor of eyecup. The microvilli and contents of the visual cell resembled these in posterior lateral eye. Rhabdomeres (RH) were irregular pattern in retina and electron dense pigment granules scattered between the rhabdomeres. Glia cell situated at the cell body of visual cell and glia cell process reached to rhabdomere portion. ($\times 6,000$)
- Fig. 7.** Below the rhabdome, tapetum were about $30\mu\text{m}$ distance from lens, which composed of 4-5 layers. ($\times 12,000$)
- Figs. 8, 9.** It was about $25\mu\text{m}$ length that intermediate segment of distal portion of visual cell. Electron dense pigment granules between the intermediate segment were observed. Mitochondria were along inner plasma membrane. And RER populated in cytoplasm of intermediate segment. Left: ($\times 13,000$), Right: ($\times 14,000$)





