

## 광릉늑대거미 (*Arctosa kwangreungensis*) 중추신경계 발생에 관한 연구

양 성 찬, 문 명 진\*  
단국대학교 생명과학과

## Development of the Central Nervous System in the Wolf Spider *Arctosa kwangreungensis* (Araneae: Lycosidae)

Sung-Chan Yang, Myung-Jin Moon\*

Department of Biological Sciences, Dankook University, Cheonan 330-714, Korea  
(Received May 18, 2012; Revised June 23, 2012; Accepted June 25, 2012)

### ABSTRACT

The morphological and histologic differentiation of the central nervous system (CNS) in the wolf spider *Arctosa kwangreungensis* with respect to postembryonic development are studied using light and scanning electron microscopes. The organization of CNS which consisted of supraesophageal ganglion (SpG) and subesophageal ganglion (SbG) are established prior to the postembryo stage. The brain of first instar spiderling after a molt of the postembryo is also made up of supraesophageal ganglion and subesophageal ganglion. Although development of the optic nerve and optic lobe in SpG are not completed during the postembryonic stage, completion of whole neural system resemble to that of adult are established during the second instar stage. In particular, optic ganglion is developed from the undifferentiated cell clusters of the SpG, moreover four pairs of appendage ganglia and another pairs of abdominal ganglia are produced from the SbG. Nerve cells of the most developing stages are composed of typical monopolar neurons, and total three types of neurons can be identified through the histological and morphological basis of present study. These cell clusters are differentiated into neurons and grow dendritic fibers according to further development of the CNS.

**Keywords :** CNS, Development, Spider, *Arctosa kwangreungensis*

### 서 론

절지동물의 중추신경계가 지닌 기본적인 체제는 몸의 분절구조와 깊은 연관을 가지는 것으로 알려져 있다(Babu, 1985). 해부학적 측면에서 거미류는 두부와 흉부가 하나로

합체되어 두흉부(cephalothorax)를 형성하고 있기 때문에, 거미의 신경계는 같은 절지동물의 곤충류나 갑각류와 다른 독특한 구조를 가지고 있다. 즉, 몸통이 두흉부와 복부의 두 체절로 구분되고, 더듬이(antennae)가 없으며, 복부에 방적돌기를 제외한 다른 부속지가 없다는 특징(Coddington & Levi, 1991; Foelix, 2011)으로 인해 부속지를 통제하는 신경

\* Correspondence should be addressed to Myung-Jin Moon, Department of Biological Sciences, Dankook University, Cheonan 330-714, Korea. Ph.: (041) 550-3445, Fax: (041) 550-3409, E-mail: moonmj@dankook.ac.kr

제가 주로 두흉부에 집중되어 있고, 더듬이가 없는 관계로 갑각류나 곤충류에서 관찰되는 중대뇌 (deutocerebrum)가 소실된 형태의 신경계 구조를 가지고 있다 (Babu, 1985).

거미의 중추신경계는 비교적 간단한 신경조직이나 신경절로 이루어져 있는데, 소화기관이 관통하는 위치를 기준으로 상부의 식도상신경절 (supraesophageal ganglion)과 하부의 식도하신경절 (subesophageal ganglion)로 구분된다 (Babu, 1985; Hwang & Moon, 2003; Hill, 2006). 이들 신경절로부터 많은 신경이 분지되어 몸의 나머지 부분에서 말초신경계를 이루게 된다. 식도 아래쪽에 분포된 모든 신경절들은 융합되어 두흉부의 대부분이 신경조직으로 채워져 있는 반면, 복부에서는 신경절이 분포하지 않는다 (Babu & Barth, 1984; Ruppert et al., 2004).

늑대거미과 (Lycosidae)에 속하는 배회성 거미는 전 세계에 걸쳐 약 3,000 종 이상이 서식하고 있으며 (Im & Kim, 2000), 거미류에서 가장 많은 종을 지닌 분류군으로 알려져 있다 (Foelix, 2011). 행동학적으로 늑대거미 암컷은 알주머니를 복부 끝에 매달고 다니는 습성을 지니고 있으며 (Buddle, 2000), 부화된 새끼 거미들은 일정 기간 동안 어미의 등에 업혀 생활하는 독특한 행동을 보이는 것으로 알려져 있다 (Eason & Whitcomb, 1965; Kim, 2002). 늑대거미는 잘 발달된 시각기를 이용하여 먹이를 포획하는 배회성 거미 종류로, 먹이 포획이나 배우자 선택, 그리고 포식자로부터 자신을 보호하는 일련의 행동 등에 예민한 감각과 뛰어난 운동능력을 십분 활용하고 있는데 (Griswold, 1993), 이러한 행동학적 특성들이 이들이 지닌 중추신경계로부터 기인되고 있다.

거미류의 중추신경계에 대한 조직학적 연구는 Babu (1975, 1985), Babu & Barth (1984), Weygoldt (1985) 등에 의해 수행되었고, 중추신경계의 포스파타아제 (phosphatase)의 활성 (Meyer, 1979)이나 특정 뉴런의 분포 (Babu et al., 1985; Babu & Barth, 1989) 등에 대한 연구가 이루어진 바 있다. 또한 Babu (1975)에 의해 거미의 중추 신경계 발생에 관한 초기의 연구가 수행되었고, Hill (2006)에 의해 보다 심층적인 형태적 관찰이 이루어진 바 있으나 같은 절지동물의 곤충류에서 이루어진 성과에 비하면 이 분야에 대한 연구는 매우 미미한 실정이다.

국내에서는 Hwang & Moon (2003)에 의해 별늑대거미 (*Pardosa astrigera*) 중추신경계에 대한 형태적 연구가 보고된 바 있고, 최근 Yang & Moon (2012)에 의해 늑대거미 배후발생과정에서 일부의 연구가 이루어 졌을 뿐, 이 분야에 대한 연구는 거의 전무한 실정이다. 따라서 본 연구는 소외된 분류군에 대한 기초자료를 확보하기 위한 시도의 일환으로 늑대거미과의 광릉늑대거미 (*Arctosa kwangreungensis*)를 실험재료로 하여 배후 발생에 따른 중추신경계의 형태적 분화와 그 조직학적 변화에 대해 고찰하였다.

## 재료 및 방법

본 연구는 절지동물문 (Arthropoda) 거미강 (Arachnida) 거미목 (Araneae) 늑대거미과 (Lycosidae)의 광릉늑대거미 (*Arctosa kwangreungensis*)를 사용하여 실험하였다. 7월부터 10월 사이에 단국대학교 천안캠퍼스 인근 지역에서 채집된 암수 성체를 중에서 알주머니를 가진 암컷 성체를 선별하여 실험실로 옮기고 안정화시킨 다음, 실험에 사용하였다. 각 개체를 분리하여 투명한 사육용기 속에 격리시킨 다음, 매일 적정량의 수분을 분무하여 공급하고, 어리쌀도둑거지 (*Tribolium confusum*) 유충을 먹이로 공급하며 사육하였다.

알주머니에서 유충이 부화되어 탈피가 진행되는 과정을 관찰하며, 발생의 각 단계별로 일정 개체를 추출하여 실험을 진행하였다. 어미의 등에 올라 생활하는 기간이 끝나고 분산이 이루어지기 시작한 유충들은 뚜껑이 달린 원통형의 사육용기에 수용하여 인공 사육을 계속하였으며, 탈피가 이루어진 시점을 기준으로 발생 단계를 구분하여 실험재료로 사용하였다.

발생 단계별로 선별된 시료들은 이산화탄소를 이용하여 마취시킨 후 희생시킨 다음, 해부현미경 하에서 해부용 가위로 복부를 분리하고, 두흉부에 있는 네 쌍의 다리와 한 쌍의 더듬이다리 (pedipalp)도 함께 제거하였다. 시료 처리가 진행되는 동안 거미의 체액 상태를 유지하기 위하여 거미 생리식염용액 (spider Ringer's solution: 160 mM NaCl, 7.5 mM KCl, 4 mM CaCl<sub>2</sub>, 1 mM MgCl<sub>2</sub>, 4 mM NaHCO<sub>3</sub>, 20 mM glucose, pH 7.4) (Groome et al., 1991)을 사용하여 해부하였다.

광학현미경을 이용한 조직관찰 시료는 체표의 큐티클에 대한 투과성이 좋은 부황용액 (Bouin's fixative)을 제조하여 두흉부 전체를 24시간 동안 충분히 고정하였다. 고정이 완료된 시료는 흐르는 물로 약 2시간 동안 수세하여 여분의 고정액을 제거한 후, ethanol 농도상승 순으로 (70%, 80%, 90%, 95%, 100%) 처리하여 탈수하였다. 탈수된 시료는 xylene 용액으로 치환하여 투명화 (clearing) 처리한 후, Paraplast Plus Medium (Fisher Scientific Co., Pittsburgh, Pa, USA)을 이용하여 포매 (embedding)하였다.

포매된 시료는 RM-2135 조직절편제작기 (Leica, Germany)로 5 µm 두께의 절편을 만들어 슬라이드에 부착시킨 후, xylene 용액을 사용하여 조직에 침투한 파라핀을 제거하였다. 이어서 ethanol 농도하강 (100%, 95%, 90%, 80%, 70%) 순으로 친수화 처리시킨 후, hematoxylin-eosin (H-E) 용액으로 이중 염색하여, Nikon 80i 광학복합현미경 (Nikon, Japan)으로 관찰하고 디지털 파일의 형태로 화상을 저장하였다. 또한 관찰 시료에 대한 정밀한 계측과 구조 해석을 위하여 Motic Image Analysis Program (Motic Instruments Inc., Cana-

da)을 이용한 다각적인 화상분석도 병행 실시하였다.

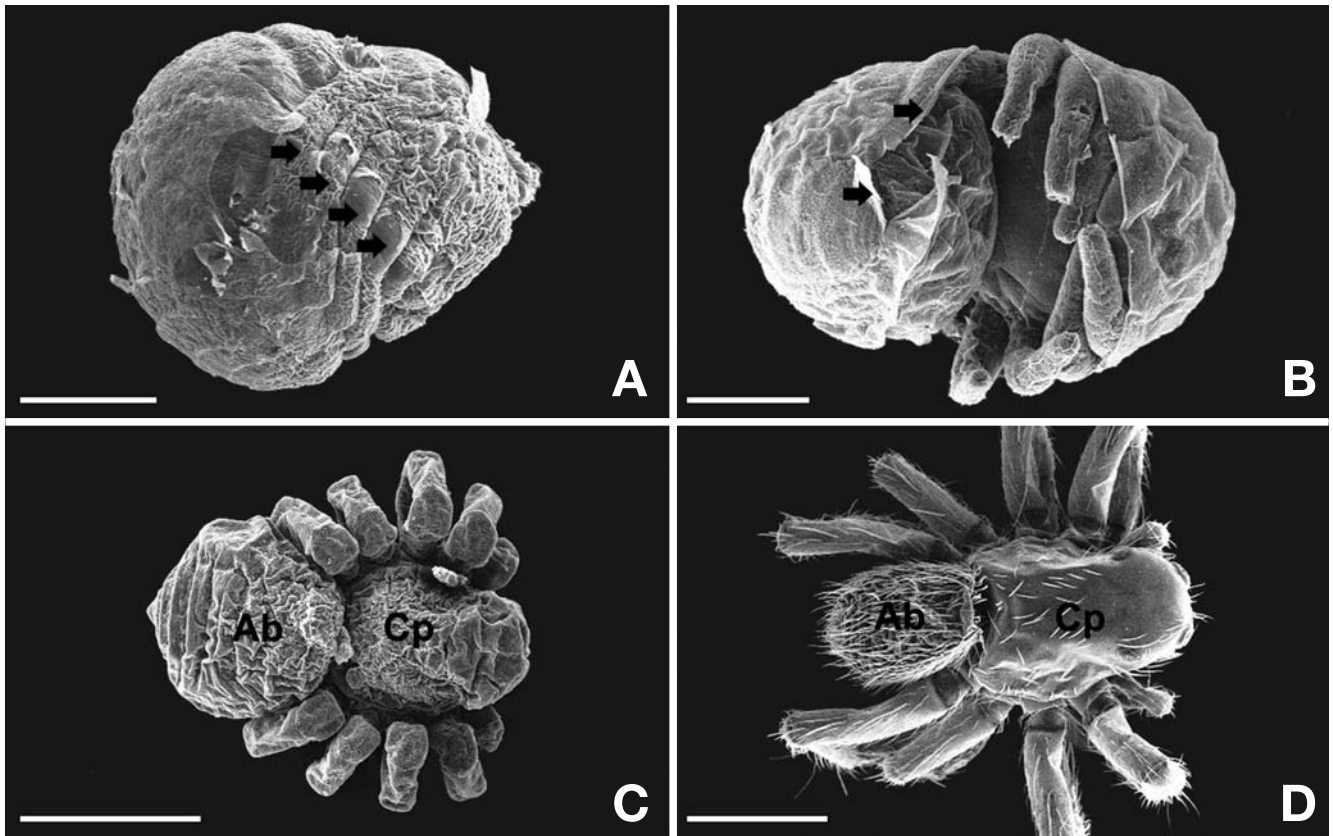
주사전자현미경 관찰을 위한 시료는 형태 변형을 방지하기 위하여 0.1 M phosphate buffer (4°C, pH 7.4)로 완충시킨 2% paraformaldehyde와 2.5% glutaraldehyde 혼합용액 (Karnovsky, 1965)을 제조하여 고정 처리한 후, 동일 완충용액으로 3회 수세하였다. 수세된 시료는 0.1 M phosphate buffer (4°C, pH 7.4)로 완충시킨 1% osmium tetroxide 용액으로 후고정한 후, 동일 완충용액을 사용하여 충분히 세척하였다.

고정이 끝난 시료는 ethanol 농도 상승 순 (30%, 50%, 70%, 90%, 95%, 100%)으로 처리하여 탈수하였으며, 탈수된 시료는 hexamethyldisilazane (HMDS) 용액으로 처리한 다음, 자연건조 처리하였다. 준비된 시료는 stub에 부착하고 Hitachi E-1030 sputter coater (Hitachi Co., Japan)를 사용하여 약 20 nm 두께로 platinum-palladium 합금으로 도금한 후, Hitachi 4300 (Hitachi Co., Japan) 주사전자현미경 (FESEM)으로 5~15 kV의 가속전압에서 관찰하였으며, 촬영된 이미지들은 디지털 파일의 형태로 화상 처리하여 분석에 사용하였다.

## 결 과

광릉늑대거미 발생에 따른 외부형태의 변화를 주사전자현미경으로 관찰한 결과, 알주머니 속의 미부화된 알들은 난각에 싸여 있었고, 부속지의 출현에 따라 발생 단계를 구분할 수 있었다. 부화가 임박한 개체의 표본에서는 두흉부와 복부 마디의 경계가 확연히 구분되었고 부속지의 분절 구조도 확인되었다 (Fig. 1A). 부화과정을 끝내고 난각을 벗어난 알들은 후기배아 (postembryo)로 발생되었는데, 후기배아의 체표에서는 파쇄된 난각의 잔여체가 부착되어 있었다 (Fig. 1B). 부화가 완료된 후기배아의 외형은 성체와 유사하였지만, 복부 마디에는 난황의 잔여체가 함유되어 팽창된 모습으로 관찰되었다 (Fig. 1C).

후기배아는 이어지는 일련의 성장과 탈피과정을 통해 제1령 유충 (first instar)과 제2령 유충 (second instar)으로 발생하였으며, 제2령 유충 단계에서 알주머니를 벗어나 어미의 등으로 이동하였다. 이 시기를 전후하여 본격적인 먹이활동



**Fig. 1.** Scanning electron micrographs of the early development in *A. kwangrungensis*. A: Microstructure of unhatched embryo. Arrows indicate primitive appendages of the embryo. B: Postembryo after rupturing its chorion. Note the chorion (arrows) wrapping the surface of embryo. C: Postembryo out of chorion. Note the swollen abdomen (Ab) because of yolk material. Cp: cephalothorax. D: Third instar spiderlings after emerging from egg case. At this stage, spiderlings have segmented appendages and pigmented body with surface bristles. Scale bar indicates 200  $\mu$ m (A, B) and 500  $\mu$ m (C, D).

이 시작되고 주기적인 탈피과정을 통해 지속적인 성장이 이루어지는 것으로 관찰되었다. 제3령 유충의 부속지에는 강모가 나타나고 큐티클 표면으로 돌출된 시각기의 구조가 확립되었으며, 개체의 크기가 증가하여 전반적으로 성체와 유사한 형태를 가지게 되었다(Fig. 1D).

복부를 제거한 두흉부 전체를 조직 표본으로 제작하여 관찰한 결과, 광릉늑대거미의 중추신경계는 식도를 중심으로 위쪽의 식도상신경절과 아래쪽의 식도하신경절이 서로 연결된 구조를 가지고 있었다. 식도상신경절의 상부와 식도하신경절의 하부에는 신경세포의 핵들이 집중적으로 분포되어 있었고, 신경섬유의 분지가 상대적으로 복잡한 식도상신경절에서는 전대뇌 (protocerebrum)와 후대뇌 (tritocerebrum)의 영역이 구분되었다.

후기배아에서 성체로 발생하는 각 발생 단계에서 두흉부의 조직학적 변화를 관찰한 결과, 중추신경계를 구성하는 신경세포와 신경섬유의 상대적 비율에서 현저한 차이가 확인되었다. 후기배아의 경우, 신경조직들이 두흉부의 대부분을 채우고 있는 반면, 근육조직을 비롯한 다른 결합조직의 발달은 매우 미약하였다(Fig. 2A). 제1령 유충의 중추신경계에 분포된 세포들은 주로 외곽을 따라서 배열되어 있었고, 미분화된 신경핵이 산재된 전대뇌 신경절 (protocerebral ganglion)이 구분되었으며, 신경절의 중심 영역에서는 신경섬유층의 분화도 관찰되었다(Fig. 2B).

제2령 유충의 식도상신경절은 시각기의 발달과 더불어 시신경의 분화가 매우 현저하였고, 신경절로부터 분지된 신경다발이 시각기와 연결된 구조가 명확히 관찰되었다. 섭식과 보행이 본격화됨에 따라 신경절로부터 협각(chelicera)쪽으로 분지된 말초신경계의 신경섬유들이 구분되었다(Fig. 2C). 제3령 유충의 식도상신경절에서는 중심체(central body) 영역이 확연하게 구분되었고, 성체에 비해 식도상신경절의 상대적인 크기에 차이가 있지만, 조직학적으로 성체와 유사한 체제가 구축되었음을 확인할 수 있었다(Fig. 2D).

관상면으로 관찰한 광릉늑대거미 성체의 중추신경계는 앞쪽의 작은 식도상신경절과 뒤쪽으로 광범위하게 펼쳐진 식도하신경절로 이루어져 있었다. 식도상신경절로부터 분지된 신경섬유들은 두흉부에 분포된 여러 감각기관들과 연결되어 있었으며, 식도하신경절의 신경섬유들은 대부분이 네쌍의 부속지를 향해 분지되어 있었다. 특히 두흉부의 근육은 소화관과 독선 등과 연결되어 두흉부에 광범위한 분포를 형성하고 있음이 관찰되었다(Fig. 2E).

광릉늑대거미 초기 발생단계에서 식도하신경절의 분화는 식도상신경절에 비하여 매우 미비한 것으로 관찰되었다. 후기배아의 경우, 두흉부의 대부분은 미분화된 세포들로 채워져 있었고, 부속지 방향으로 분지된 식도하신경절의 전형적인 구조가 명확하지 않았다(Fig. 2F). 제1령 유충의 두흉부에서는 미분화된 신경세포의 핵들과 함께 부속지의 방향을

따라 쌍을 이룬 부속지 신경절이 뚜렷이 관찰되었다(Fig. 2G). 알주머니를 벗어나 섭식을 시작한 제2령 유충의 두흉부에서는 이전의 발생단계에 비하여 근육조직의 발달이 현저하였고, 식도하신경절은 네 쌍의 부속지 신경절과 복부 신경절이 분화되어 미세한 차이는 있지만 성체와 유사한 체제를 구축한 것으로 관찰되었다(Fig. 2H).

제3령 유충의 식도하신경절은 이전의 발생단계에 비해 부속지 신경절 사이의 경계가 보다 명확히 관찰되었고, 특히 현저한 복부 신경절의 분화가 확인되었다(Fig. 2I). 성체의 식도하신경절은 식도 아래쪽에서 나타나며 전체의 두흉부의 절반 이상을 차지하고 있었다. 대부분은 융합된 부속지 신경절이 차지하고 있었고 부속지 신경절 사이의 신경연결에 의해 하나로 융합된 형태를 유지하고 있었다. 식도하신경절과 복부 신경절(abdominal ganglion)에 분포된 신경세포의 핵들은 복부와 측면에 한정되어 관찰되었다(Fig. 2J).

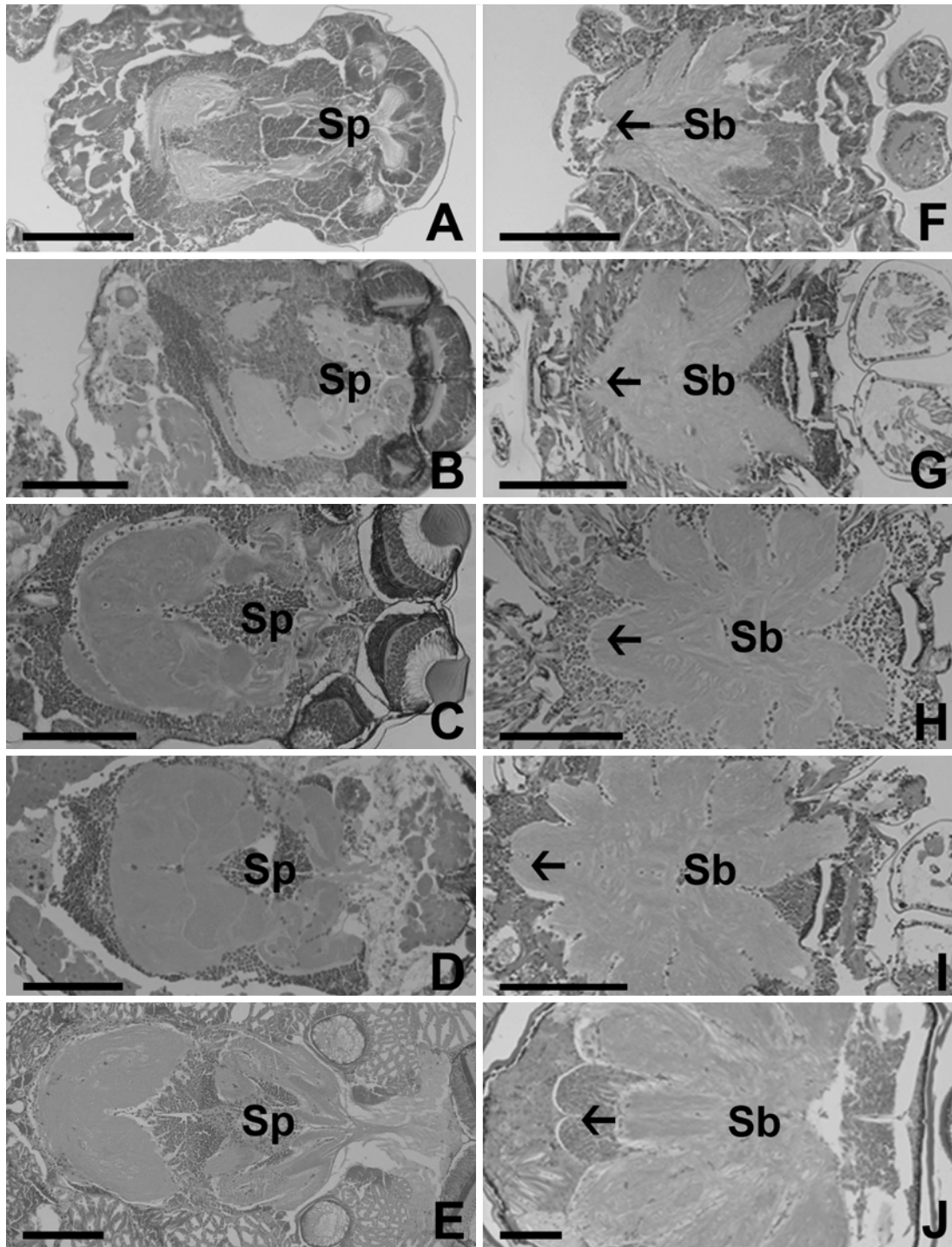
한편, 광릉늑대거미의 식도상신경절에서는 핵의 염색질이 치밀한 A형 세포(type A cell)와 과립상의 염색질이 발달된 B형 세포(type B cell), 그리고 대형의 핵을 지닌 D형 세포 등, 세 가지 유형의 신경세포가 구분되었다. 후기배아의 경우 B형 세포들은 식도상신경절의 배측에 다량으로 존재하고 있었으며, 특히 배면 표면부에서는 B형 세포들이 고도로 집적된 층을 확인할 수 있었다(Fig. 3A). 또한 전대뇌에서 다수의 A형 세포들이 관찰되었고 다수의 신경교세포들도 관찰되었다(Fig. 3B). 시신경을 받아들이는 시엽(optic lobe) 구조가 완성될 자리에는 A형 세포들이 일정한 형태를 이루어 모여 있는 것이 확인되었다(Fig. 3C).

제2령 유충의 경우 후기배아 시기와 마찬가지로 다수의 신경교세포를 가지고 있는 것이 확인되었으며 전대뇌에서는 다수의 A형 세포들의 집단이 관찰되었다. 하지만 이전 발생단계에 비해 신경교세포의 수는 감소하였다(Fig. 3D). B형 세포 역시 후기배아 시기와 유사하게 식도상신경절의 배측에 주로 존재하고 있었고(Fig. 3E), 배면 외곽을 따라서 층을 이루고 있는 신경핵의 집단들이 관찰되었다(Fig. 3F).

성체의 식도상신경절에 분포된 신경세포들은 기본적으로 앞쪽과 등쪽 그리고 측면부위에 집중되어 있었으며 뒷쪽과 복측에서는 관찰되지 않았다. 식도상신경절의 최상부에서는 다른 부위에 비해 상대적으로 많은 신경세포가 집적된 전대뇌가 관찰되며 여기서 시각 신경절이 분지되었다(Fig. 3G). 전대뇌에서는 다수의 A형 세포 집단이 관찰되었는데 식도상신경절의 신경섬유들은 체축을 기준으로 가로 및 세로 방향으로 뻗어 있었다(Fig. 3H, I).

식도상신경절과 마찬가지로 식도하신경절에서도 기본적으로 두 가지 유형의 신경세포가 분포되어 있었다(Fig. 4A). 후기배아 시기에는 A형 세포가 관찰되지 않았고 B형 세포와 일부의 신경교세포들이 관찰되었다(Fig. 4B). 식도상신경

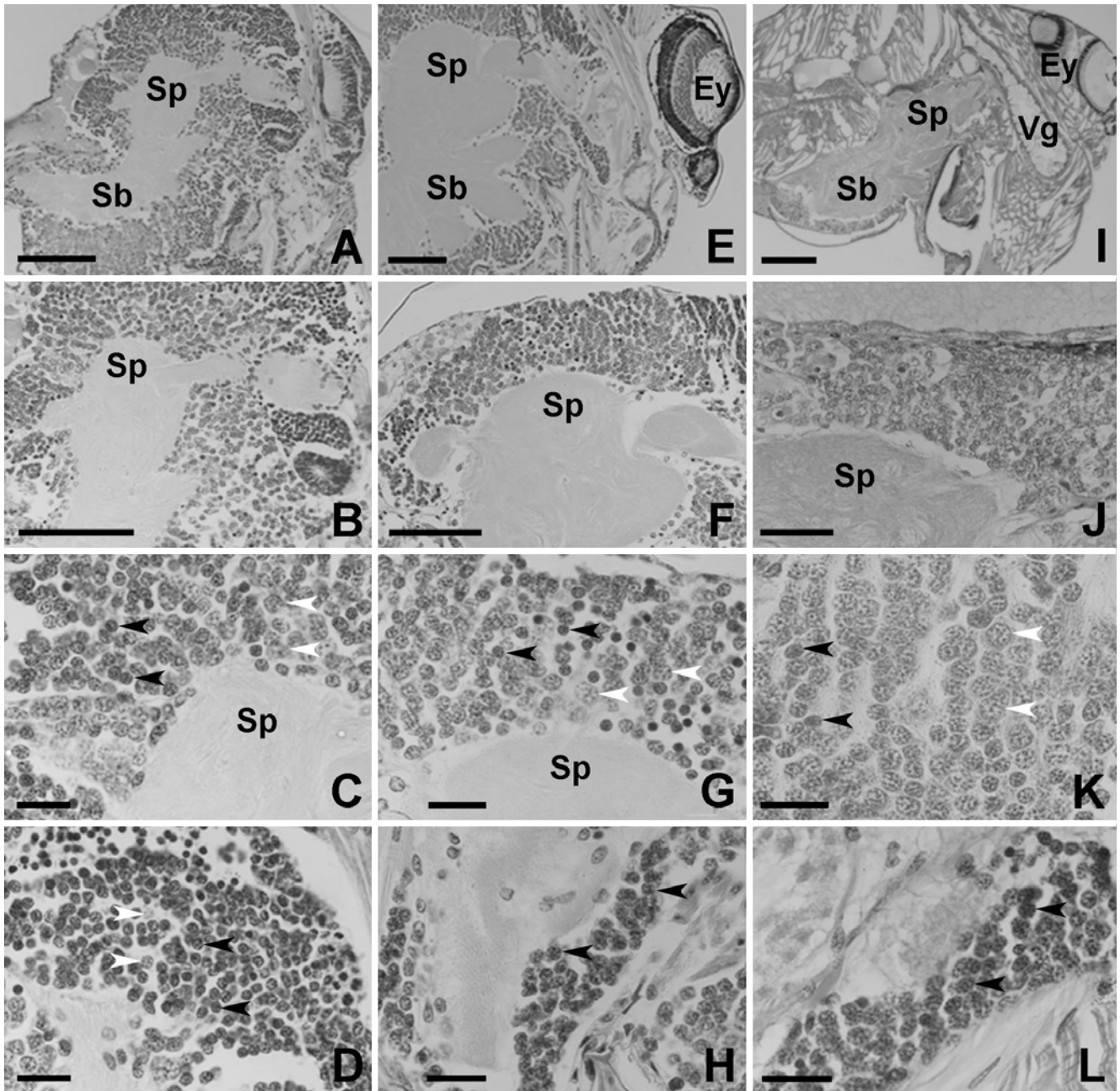




**Fig. 2.** Frontal sections of cell clusters in supraesophageal ganglion (Sp) and subesophageal ganglion (Sb) in *A. kwangreungensis*. A~E: Dorsal part of the supraesophageal ganglion has a quite condensed cell body compared with other parts of CNS. F~J: A pair of pedipalpal and four pairs of appendage nerves including pairs of abdominal nerves (arrow) arise from the subesophageal ganglion (Sb). A, F: Postembryo stage. B, G: First instar stage. C, H: Second instar stage. D, I: Third instar stage. E, J: Adult stage. All scale bars indicate 200  $\mu$ m.

절의 배면과 마찬가지로 식도하신경절의 복면에서도 B형 세포들로 집적된 층이 관찰되었다(Fig. 4C). 제2령 유충 시기에도 B형 세포들이 신경세포의 대부분을 차지하고 있었

으며(Fig. 4D), 이전 시기에 비해 신경교세포의 수적 감소가 현저하였다(Fig. 4E). 반면, 대형의 핵을 지닌 D형 신경세포들의 경우 이전 발생단계에 비해 높은 빈도로 관찰되었으

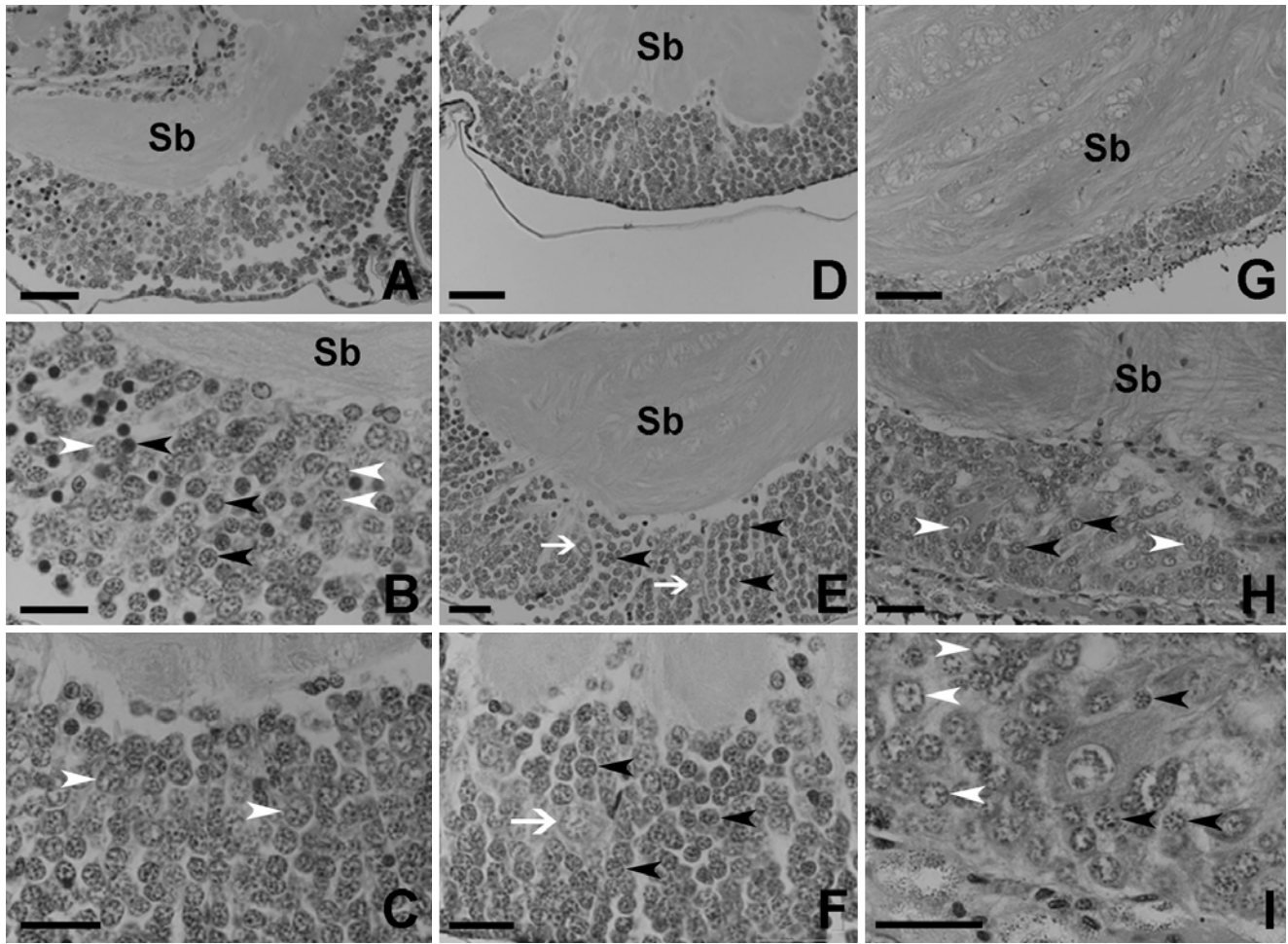


**Fig. 3.** Development of neural cell clusters in supraesophageal ganglion (Sp). The cells are packed in the frontal, dorsal, and lateral regions, but are absent from the posterior and ventral regions. The upper part of supraesophageal ganglion (Sb) has a numerous cell bodies of Type-A (black arrowheads) and Type-B cells (white arrowheads). A ~ D: Postembryo stage. E ~ H: Second instar stage. I ~ L: Adult stage. Ey: Eye, Vg: Venom gland. Scale bars indicate 500  $\mu$ m (I), 100  $\mu$ m (A, B, E, F), 50  $\mu$ m (J), and 25  $\mu$ m (C, D, G, H, K, L).

나 성체에 비하면 미미한 수준이었다 (Fig. 4F).

성체의 식도하신경절에 분포된 신경세포의 분포는 전반적으로 제2령 시기와 유사하였다. 식도하신경절에서 네 쌍의 부속지와 연결된 부속지 신경절과 더듬이다리와 연결된 더듬이다리 신경절은 절단면에 따라서 다소 차이는 있지만, 조직학적인 체제는 제2령 유충 이후의 표본에서 거의 유사

하게 관찰되었고, 주변조직의 발달이 제2령 유충에 비해 매우 현저하였다 (Fig. 4G, H). 식도하신경절에서 분화된 복부 신경절은 매우 치밀한 신경세포의 복합구조를 이루고 있었으며 신경세포가 집중 분포된 구획도 복부말단에서 명확히 관찰되었다 (Fig. 4I, J).



**Fig. 4.** The ventral part of subesophageal ganglion (Sb) has more condensed cell bodies comparing with other parts. The cell bodies are basically arranged in the peripheral area, and three kinds of cells including Type-A (black arrowheads), Type-B cells (white arrowheads), and Type-D cells (white arrows) are observed in the subesophageal ganglion. A~C: Postembryo stage. D~F: Second instar stage. G~I: Adult stage. Scale bars indicate 100  $\mu$ m (G), 50  $\mu$ m (A, D), and 25  $\mu$ m (B, C, E, F, H, I).

## 고 찰

일반적으로 거미류의 경우 개체군 사이의 크기 차이나 변이가 그 어느 동물군보다 큰 것으로 알려지고 있다(Weygoldt, 1985). 실제로, 왕거미과의 *Nephila clavipes*나 미투거미과(Miturgidae) 등에서 측정된 결과에 의하면, 섭식환경에 따라 개체의 크기나 성장율에 큰 편차가 나타날 뿐만 아니라, 유충의 섭식 상태나 먹이의 공급주기에 따라서 발생의 단계가 조절되거나 탈피시기에도 변화가 초래될 수 있음이 보고된 바 있다(Pfannenstiel, 2008). 따라서 거미의 발생단계를 구분하는 척도로 다양한 기준들이 병행되어 사용되고 있는 실정이다(Schaefer, 1976; Jackson, 1978; Stradling, 1978; Vollrath, 1983; Coyle, 1985).

이런 원인으로 거미류의 발생과정은 변태를 하는 곤충류

나 다른 절지동물에 비해 비교적 단순하지만, 발생 단계를 구분하는 용어상의 혼란이 심각한 실정이다(Yang & Moon, 2012). 최근 Robert (2005)에 의해 제시된 발생 단계의 구분이 거미강에 속하는 여러 분류군에 공통적으로 적용할 수 있는 종합적이고도 합리적인 기준인 것으로 평가되고 있는 바, 본 연구에서는 이를 토대로 광릉늑대거미의 초기 발생 단계를 구분하고 중추신경계의 발생과 분화과정을 분석하였다. 즉, 난자를 깨고 알에서 부화되어 유충으로 발생한 단계를 후기배아로 규정하였고, 후기배아에서 첫 번째 탈피를 마친 단계를 제1령 유충으로, 그리고 두 번째 탈피를 마치고 알주머니에서 빠져 나온 단계를 제2령 유충 등으로 구분하고, 순차적으로 다음 단계의 유충시기를 규정하였다.

다른 절지동물과 마찬가지로 거미류의 신경계도 두흉부에 집중되어 있고, 중추신경계는 몸의 정중면을 중심으로 대칭적으로 분포된 신경절과 소화관 아래쪽에 분지된 신경

다발(nerve cord)로 구분되어 몸의 각 마디에서 조절 중추의 기능을 수행하고 있다(Ruppert et al., 2004). 원시적인 Mesothelae 아목에 속하는 거미류의 경우 복부나 두흉부의 후부에 있는 신경절의 일부가 융합되지 않은 상태로 존재한다는 보고가 있으나(Coddington & Levi, 1991), 대부분의 Opisthothelae 아목의 거미류에서 중추신경계의 신경절은 서로 융합하여 대형의 신경 덩어리를 형성함이 보고되고 있다(Babu & Barth, 1984). 따라서 식도 아래쪽 모든 신경절들은 융합하여 두흉부의 대부분을 신경조직으로 채우게 되고 복부에는 신경절이 존재하지 않는 것으로 알려지고 있다(Ruppert et al., 2004). 본 연구에서 관찰된 광릉늑대거미의 중추신경계도 식도가 관통하는 위치를 중심으로 식도상신경절과 식도하신경절로 구분되었으며, 식도상신경절은 신경의 덩어리가 서로 융합된 구조를 형성하고 있었고, 식도아래쪽에 분포된 신경들은 복부신경삭(ventral nerve cord)과 융합되어 식도하신경절을 형성하였다.

거미의 중추신경계에서 뇌에 해당하는 부분은 주로 두부 영역에 분포된 신경절의 융합에 의해 형성된 부분을 한정적으로 지칭하고 있다(Palmgren, 1980). 실제로 거미의 중추신경계 전체를 뇌로 규정하기에는 구조상으로는 기능상으로 부족한 부분이 많은 실정이다. 그러나 절지동물의 다른 분류군에서 규정하고 있는 뇌(Babu, 1985; Foelix, 2011)의 영역과 비교해 보면, 거미의 중추신경계도 고도로 확산된 뉴런들의 복합구조에 형성되므로 어느 면에서는 뇌라는 용어를 사용하는 것이 타당하다는 의견이 많으며(Babu, 1985; Hwang & Moon, 2003; Foelix, 2011), 거미의 식도상신경절이 사실상 척추동물의 뇌에 해당하는 영역이라는 주장(Babu & Barth, 1984)에 의견이 일치하고 있다. 또한, 거미류의 중추신경계를 척추동물의 뇌처럼 대칭형의 좌우 반구로 구분하기에는 해부학적 및 형태적 증거가 부족한 실정이다.

기능적으로 거미의 식도상신경절은 다시 전대뇌와 후대뇌의 영역으로 구분되어 시신경을 통해 유입되는 시각 정보만을 수용한다고 알려지고 있다(Babu, 1985). 거미류의 분류군에 따라 시각기의 수와 배열이 다르고, 이에 따라 시신경의 배열이 다양하지만(Blest et al., 1990), 공통적으로 두 집단의 시신경이 보고되고 있다(Barth, 2002; Foelix, 2011). 광릉늑대거미의 발생과정에서도 시각기의 분화가 활발히 진행되는 제2령 유충단계에서 내측 시신경과 전대뇌의 아래쪽에서부터 분지된 외측 시신경이 확연히 구분되었는데, 이들 시신경의 초기 분화과정은 이보다 좀 더 앞서 진행될 것으로 추정된다.

실제로 거미의 발생과정에서 부화가 일어나는 시점에 이미 중추신경계에 존재하는 모든 신경절과 모든 신경세포들이 형성이 완료되며, 후부체절의 신경절이 식도하신경절과 융합되는 집중과정도 부화가 일어나는 시점을 전후하여 완료되는 것으로 추정되고 있다(Babu, 1985). 광릉늑대거미의

발생단계에서 관찰된 결과도 부화가 끝난 후기배아의 단계에서 이미 중추신경계의 영역이 확립되어 있었고 신경절의 분화도 부분적으로 확인되었다. 그러나 후기배아의 두흉부 대부분이 미분화된 세포들로 채워져 있었고 부속지 방향으로 분지된 식도하신경절의 전형적인 구조도 명확하지 않는 등, 성체나 다른 유충단계의 중추신경계와 조직학적으로 상당한 차이를 보이는 것으로 관찰되었다.

광릉늑대거미의 성체의 식도상신경절 중심부에서는 고도로 분화된 신경섬유의 다발이 관찰되고 대부분의 신경세포들은 신경절의 가장자리를 따라서 주로 앞쪽과 등쪽, 그리고 외측부를 따라서 분포되어 있음이 확인되었다. Babu (1985)는 등쪽에 집중 분포된 신경세포들은 거미 중추신경계의 주요 기억영역에 해당되며 전면과 외측의 시경세포들은 시각기나 협각, 엄니(fang) 등의 기능과 연관되어 있음을 보고한 바 있다.

다른 거미강을 대상으로 보고된 결과에서도 전대뇌에 고밀도로 집적된 신경세포의 존재와 신경섬유의 중요성을 강조하고 있다(Strausfeld & Barth, 1993; Strausfeld et al., 1993). 전대뇌에 존재하는 중심체가 거미류의 선천성 행동을 통제하는 조절중추임을 확인하고 있으며, 최근 Hill (2006)도 전대뇌의 상엽이 감각성 정보를 통제하는 반면 하엽은 주로 운동성 뉴런을 통제하는 중추적인 영역임을 주장한 바 있다.

한편, 호랑거미속(*Argiope*)의 배후발생과정에서 보고된 바에 의하면(Babu, 1985), 중추신경계에 존재하는 신경세포의 총 수는 발생과 성장이 진행되는 모든 단계에서 거의 동일한 것으로 보고된 바 있다. 이는 대부분의 신경세포들이 일정 시점 이후 더 이상의 세포분열을 하지 않는다는 특성이 거미류의 신경계에도 적용됨을 시사하고 있다. 그러나 두흉부의 신경조직의 총량이 제1령 유충시기에서부터 성체 시기에 도달할 때까지 24배 이상 증가하였다는 다른 보고도 있는데, 이는 세포 체적의 증가와 신경교세포의 숫적 증가에서 기인한 것으로(Babu, 1975; Babu & Barth, 1984), 신경섬유의 분지와 중추신경계로 유입되는 감각성 신경섬유의 수적 증가가 신경계 성장의 주된 원인임을 알 수 있었다.

거미강의 중추신경계에 분포된 신경세포들은 전형적인 단극성 뉴런(unipolar neuron)으로 이루어져 있으며, 은환원 염색법을 적용한 조직학적 특징에 따라 네 가지 유형이 확인되고 있다. A형 세포는 전대뇌 영역에서 주로 관찰되며 치밀하게 배열된 세포들은 염색질이 풍부한 핵을 지니고 있는 반면, 세포질의 염색성이 낮은 특징을 지니고 있다. B형 세포는 주로 뇌와 식도하신경절, 그리고 복부 신경절에 집중적으로 분포된 세포로 과립상의 염색질을 지닌 핵과 투명한 세포질을 지니고 있다. 이와 함께 신경분비세포인 C형 세포와 운동 및 연합 신경세포인 대형의 D형세포가 보고되고 있다(Babu, 1985). 광릉늑대거미의 중추신경계에서



는 신경세포의 조직학적 특성을 기준으로 3가지 유형의 신경세포가 명확히 구분되었으나, 신경분비세포인 C형 세포는 확인하기 어려웠다. 신경분비 기능을 지닌 이들 세포를 구분하기 위해서는 신경전달물질에 대한 세포화학적 실험이 병행되어야 할 것으로 사료된다.

## 참 고 문 헌

- Babu KS: Post embryonic development of the central nervous system of the spider *Argiope aurantia* (Lucas). J Morphol 146 : 325-342, 1975.
- Babu KS: Patterns of arrangement and connectivity in the central nervous system of arachnids. In: Barth FG, ed, Neurobiology of Arachnids. pp. 3-19, Springer-Verlag, New York, 1985.
- Babu KS, Barth FG: Neuroanatomy of the central nervous system of the wandering spider, *Cupiennius salei* (Arachnida, Araneida). Zoomorphology 104 : 344-359, 1984.
- Babu KS, Barth FG: Central nervous projections of mechano-receptors in the spider *Cupiennius salei* Keys. Cell Tissue Res 258 : 69-82, 1989.
- Babu KS, Barth FG, Strausfeld NJ: Intersegmental sensory tracts and contralateral motor neurons in the leg ganglia of the spider *Cupiennius salei* Keys. Cell Tissue Res 241 : 53-57, 1985.
- Barth FG: A Spider's World, Senses and Behavior. pp. 1-394, Springer-Verlag, New York, 2002.
- Blest AD, O'Carroll DC, Carter M: Comparative ultrastructure of layer I receptor mosaics in principal eyes of jumping spiders: the evolution of regular arrays of light guides. Cell Tissue Res 262 : 445-460, 1990.
- Buddle CM: Life history of *Pardosa Moesta* and *Pardosa Mackenziana* (Araneae, Lycosidae) in central Alberta. Can J Arachnol 28 : 319-328, 2000.
- Coddington JA, Levi HW: Systematics and evolution of spiders (Araneae). Ann Rev Eco Syst 22 : 565-592, 1991.
- Coyle FA: Ballooning behavior of *Ummidia* spiderlings (Araneae, Ctenizidae). J Arachnol 13 : 137-139, 1985.
- Eason R, Whitcomb WH: Life history of the dotted wolf spider, *Lycosa Punctulata* Hentz (Araneida: Lycosidae). Arkansas Acad Sci Proc 19 : 11-20, 1965.
- Foelix RF: Biology of Spiders (3rd ed). pp. 1-419, Oxford Univ. Press, New York, 2011.
- Griswold CE: Investigations into the phylogeny of the lycosoid spiders and their kin (Arachnida, Araneae, Lycosoidea). Smithsonian Contrib Zool 539 : 1-39, 1993.
- Groome JR, Townley MA, de Tschaschell M, Tillinghast EK: Detection and isolation of proctolin-like immunoreactivity in Arachnids: Possible cardioregulatory role for proctolin in the orb-weaving spiders *Argiope* and *Araneus*. J Insect Physiol 37 : 9-19, 1991.
- Hill DE: The structure of the central nervous system of jumping spiders of the genus *Phidippus* (Araneae: Salticidae). MS Thesis (Republ. ver.), Oregon State Univ., 2006.
- Hwang HJ, Moon MJ: Fine structural analysis of the central nervous system in the spider, *Achaearanea tepidariorum* (Theridiidae: Araneae). Kor J Entomol 33 : 119-126, 2003.
- Im MS, Kim ST: Field Guide of Korean Spider. pp. 162-176, Konkuk Univ. Press, Seoul, 2000.
- Jackson RR: Life history of *Phidippus johnsoni* (Araneae, Salticidae). J Arachnol 5 : 145-149, 1978.
- Karnovsky MJ: A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. J Cell Biol 27 : 137A, 1965.
- Kim JP: Coloured Spider of Korea. pp. 260-290, Academy Press, Seoul, 2002.
- Meyer MKP: African Tetranychidae (Acari: Prostigmata)-with reference to the world genera. Entomology Mem Dep Agric Wat Supply Repub S Afr 69 : 1-175, 1987.
- Palmgren P: Some comments on the anatomy of spiders. Ann Zool Fennici 17 : 161-173, 1980.
- Pfannenstiel RS: Development of the cursorial spider, *Cheiracanthium inclusum* (Araneae: Miturgidae), on eggs of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). J Entomol Sci 43 : 418-422, 2008.
- Robert GBIII: Arachnid developmental stages: Current terminology. College of the Southwest, Carlsbad, New Mexico, USA. pp. 1-5, 2005.
- Ruppert EE, Fox RS, Barnes RD: Invertebrate Zoology (7th ed). pp. 531-569, Brooks / Cole, 2004.
- Schaefer M: An analysis of diapause and resistance in the egg stage of *Floronia bucculenta* (Araneida: Linyphiidae). Oecologia 25 : 155-174, 1976.
- Stradling DJ: The growth and maturation of the "tarantula", *Avicularia avicularia* L. Zool J Linn Soc 62 : 291-303, 1978.
- Strausfeld NJ, Barth FG: Two visual system in one brain: neuropils serving the secondary eyes of the spider *Cupiennius salei*. J Comp Neurol 328 : 43-55, 1993.
- Strausfeld NJ, Weltzien P, Barth FG: Two visual system in one brain: neuropils serving the principal eyes of the spider *Cupiennius salei*. J Comp Neurol 328 : 63-72, 1993.
- Vollrath F: Relative and absolute growth in *Nephila clavipes*. Verh Naturwiss Ver Hamburg 26 : 277-289, 1983.
- Weygoldt P: Ontogeny of the arachnid central nervous system. In: Barth RG, ed, Neurobiology of Arachnids. pp. 20-37, Springer-Verlag, New York, 1985.
- Yang SC, Moon MJ: Histologic and microstructural analyses on postembryonic development in the wolf spider *Arctosa kwangreungensis* (Araneae: Lycosidae). Kor J Microsc 42 : 17-26, 2012.

## < 국문 초록 >

배회성거미류인 광릉늑대거미 (*Arctosa kwangreungensis*)를 실험재료로 배후발생에 따른 거미 중추신경계의 형태적 분화와 그

조직학적 변화를 관찰하였다. 식도를 중심으로 위쪽의 식도상신경절과 아래쪽의 식도하신경절이 서로 연결된 구조를 지닌 광릉늑대거미의 중추신경계는 부화가 이루어지는 후기배아 시기 이전에 확립되었고, 전대뇌 (protocerebrum) 영역도 구분되었다. 후기배아 단계에서는 시각정보를 수용하는 시엽 (optic lobe)의 발달이 미진하였으나 알주머니를 벗어나 본격적인 먹이활동을 시작하는 제2령 시기를 전후하여 성체와 동일한 신경계의 체제가

구축되었다. 후기배아 시기에 관찰된 식도상신경절의 미분화 세포들로부터 시각기 신경절이 발생되었고, 식도하신경절에서는 네 쌍의 부속지 신경절과 복부 신경절이 분화되었다. 또한, 발생 중인 유충의 중추신경계에서는 조직학적 특성이 다른 세 유형의 신경세포들이 관찰되었고, 발생단계에 따라 이들 세포집단의 이동과 분포상의 차이가 확인되었다.