

CO₂ 환경에서의 참문어의 급성 독성반응

이경선*

* 목포해양대학교 해양시스템공학부

Acute Toxic Responses of *Octopus vulgaris* to CO₂ Environment

Kyoung-Seon Lee*

* Division of Ocean System Engineering, Mokpo National Maritime University, Mokpo, 530-729, Korea

요 약 : 이산화탄소(CO₂) 해양격리처리 방안의 실효성을 검토하기 위해서는 해양에 처리된 CO₂가 해양생태계 및 해양생물에 미칠 수 있는 영향에 대해서 광범위하게 정보를 축적할 필요가 있다. 본 연구에서는 두족류인 참문어 *Octopus vulgaris*를 대상으로 고농도 CO₂ 환경(1, 2, 3%-CO₂)에서의 폐사율 및 1%-CO₂ 환경에서의 생리학적 반응에 대해서 조사하였다. 참문어는 혈액채취를 위하여 복부대동맥에 케뉴레이션을 행한 후 호흡실에서 회복시켰다. 회복된 개체에 대하여 헤모림프의 산염기 조절인자에 대한 측정을 행하였다. 참문어는 3%-CO₂ 환경에서 72시간 안에 100% 폐사하였다. 헤모림프의 pH는 1%-CO₂ 노출 30분 후 유의하게 감소하였으나 실험종료 때까지 회복되지 않았으며, [HCO₃⁻]는 CO₂ 노출 후 유의하게 증가하여 8시간에 7.8 mM를 나타내었으나 그 후 점차 감소하는 경향이였다. 헤모림프 이온([Cl⁻], [Na⁺], [K⁺])들은 유의한 변화를 보이지 않았다. 본 연구 결과 참문어는 방어, 넙치와 같은 경골어류 및 별상어와 같은 판새류보다 CO₂에 민감한 것으로 사료된다.

핵심용어 : 이산화탄소, 두족류, 참문어, 급성독성반응, 헤모림프, 산염기조절

Abstract : The proposal of the CO₂ ocean sequestration necessitates a thorough understanding of its consequences to aquatic organisms. This paper describes acute toxic responses to high CO₂ environment of a cephalopod, *Octopus vulgaris*. *O. vulgaris* was chronically cannulated in the abdominal aorta and recovered in a restrained chamber. Acid base variables as well as ion concentrations were estimated in samples of the blood collected from recovered *O. vulgaris*. 100% mortality occurred within 72h during exposure to 3%-CO₂ environment. Hemolymph pH significantly decreased after 30 min during exposure to 1%-CO₂ environment without any compensation thereafter. [HCO₃⁻] significantly increased from 2.2 mM at 0h to 7.8 mM at 8h, but gradually decreased thereafter. Hemolymph ions ([Cl⁻], [Na⁺], [K⁺]) showed no significant changes. *O. vulgaris* may be more sensitive than teleost, yellowtail, flounder and dogfish.

Key Words : CO₂, Cephalopod, *Octopus vulgaris*, Acute toxic responses, Hemolymph, Acid-base regulation

1. 서 론

수중의 CO₂ 농도가 증가하는 경우는 주로 폐쇄된 담수 환경에서 일어나는 것으로 알려져 있으며 CO₂에 대한 수중 생물 반응에 대한 연구도 담수어종을 대상으로 하여 많이 이루어져 왔다(Ishimatsu and Kita, 1999; Perry et al., 1999; McKenzie et al., 2002). 그러나 지구온난화가 가속화되면서 온난화의 주요 원인인 CO₂의 대기 중 농도상승으로 인하여 해수의 CO₂ 농도도 증가될 것으로 예상되며 이로 인한 해양 생태계 및 해양생물들에게 미칠 영향에 대하여 관심이 높아지고 있다. 특히, 대기 중의 CO₂ 농도의 급격한 상승을 억제하기 위한 하나의 수단으로 산업시설로부터 발생하는 CO₂를 회수하여 해양 심층이나 지중에 격리처리하는 방법이 제안되고

있는데, 지구온난화 대책으로서의 유효성 및 해양처리를 실시 하였을 때 CO₂의 해양환경에 대한 안전성에 대한 검증의 일환으로 해양생물에 대한 CO₂의 영향에 관한 연구가 추진되고 있다(Kita and Ohsumi, 2004). CO₂ 환경에서의 해양생물의 생리적 반응에 대한 연구는 주로 방어, 넙치 등과 같은 경골어류 및 별상어와 같은 판새류에 대해서 이루어져 왔으며(Lee et al., 2003; Hayashi et al., 2004), 어류 이외의 고등 해양생물에 대한 연구는 미비하다.

참문어, 오징어와 같은 두족류는 해양생물자원의 중요한 위치를 차지하고 있으며 식량자원으로서도 세계적으로 어획되고 있는 종류이다. 또한 CO₂ 해양처리가 검토되고 있는 심해 중층역에도 두족류가 다양하게 분포하고 있어 CO₂를 해양에 처리하였을 때 직접적으로 영향을 받게 되는 대표적인 생물종이라고 할 수 있으며, 두족류의 생리적 기능에 CO₂가 어떠한 영

* 대표저자 : 종신회원, kslee@mmu.ac.kr , 061-240-7317

함을 미치는가에 대한 자세한 검토가 필요하다.

지금까지 두족류를 대상으로 하여 이루어진 연구는 단시간 (<1 hr) 혹은 1회성 채혈을 행하는 방법으로 연구가 이루어져 왔으며 반복채혈을 행하면서 수일 지속된 연구결과는 전무한 실정이다(Wells and Wells, 1982; Johansen et al., 1982; Driedzic, 1985). 따라서 본 연구에서는 고농도의 CO₂ 환경에서 폐사율을 알아보고, 72시간 동안 반복채혈을 행하면서 참문어의 생리적 기능에 미치는 급성영향에 대해서 살펴보고자 하였다.

2. 재료 및 방법

2.1 실험생물

참문어 *Octopus vulgaris*는 인근 어시장에서 구입하여 실험실로 운반한 뒤 한 마리씩 뱀장어 통발에 넣어 순환수조 (1 ton)에서 사육하면서 실험에 사용하였다. 실험에 사용한 참문어는 온도순치를 행하지 않았다. 순환수조는 용존산소가 충분히 포화되도록 유지하였으며, 염분은 약 35 psu 범위로 유지하였다. 먹이는 일주일에 3번 냉동 새우류 및 작은 어류를 잘라서 급이 하였으며, 실험 2일전에는 급이를 중단하여 절식시켰다. CO₂에 대한 폐사율 실험에 사용한 참문어는 평균 체중 1498±245 g(n=11), 산염기반응실험에는 1200±253 g(n=3)를 사용하였다.

2.2 케뉴레이션

산염기반응실험을 위한 참문어는 6% MgCl₂·6H₂O로 칩지 마취시켰다. 맨틀운동이 멈추면 참문어를 수술대로 옮겨서 케뉴레이션을 실시하였다. 케뉴레이션을 실시하는 동안에는 2% MgCl₂·6H₂O 농도의 마취액이 관류되도록 하였으며 관류액에는 산소를 주입하여 수술시 저산소증이 일어나는 것을 방지하였다.

참문어의 복부대동맥을 노출시킨 후 선단부분을 U자형으로 구부린 폴리에틸렌 세관(직경 1mm)을 심장부를 향하여 2-3 cm 삽입하였다. 혈관에 삽입된 폴리에틸렌 세관이 움직이지 않도록 폴리에틸렌 세관이 삽입된 주위의 혈관을 실로 고정시켰으며 맨틀 상부 외측으로 폴리에틸렌 세관을 빼낸 후 피부조직과 폴리에틸렌 세관을 함께 실로 동여 메어 폴리에틸렌 세관이 움직이지 않도록 고정시켰다. 케뉴레이션이 끝난 참문어는 몸체 구속용 챔버에 고정시킨 후 호흡실에서 24시간 회복시켰다.

2.3 CO₂ 노출실험

폐사율 측정을 위하여 케뉴레이션을 장착하지 않은 개체에 대하여 CO₂ 노출실험을 행하였다. CO₂ 농도는 1, 2, 3%로 0, 3, 8, 24, 48, 72시간 후의 폐사율을 기록하였다.

케뉴레이션을 행한 개체에 대해서 수술로부터 회복시킨 후(정상적으로 호흡을 하고 채혈이 이루어지는 개체) CO₂ 노출 실험을 행하였다. 먼저, 2회에 걸쳐 헤모리프를 채취한 후(0시

간) 1% CO₂ 농도에서 노출실험을 개시하였다. CO₂는 GAS Mixing Flowmeter(Cameron Instrument, Tex., USA)를 사용하여 CO₂가 일정한 농도로 유지되도록 하였다. CO₂ 노출 개시 0.5, 1, 3, 8, 24, 48, 72시간 후 헤모리프를 채취하여 분석에 사용하였다.

채취한 헤모리프는 pH, 총 CO₂ 농도를 바로 분석하였으며, [Na⁺], [K⁺], [Cl⁻] 및 단백질 농도분석을 위하여 분석 전까지 동결 보존하였다. 또한 헤모리프를 채취할 때 해수를 함께 채수하여 pH를 측정하였다.

2.4 분석 및 계산 방법

헤모리프의 pH는 혈액가스분석기(BGM, Cameron Instrument)를, 총 CO₂ 농도는 Capni-Con 5(Cameron Instrument)를 사용하여 측정하였다. 해수의 pH는 휴대용 pH meter(MP125, Mettler Toledo)를 사용하여 측정하였다. [Na⁺], [K⁺], [Cl⁻]은 전자동전해 질량치(PVA-aIII, A&T)를 사용하여 분석하였다. pK'를 계산하기 위한 단백질 농도는 혈청단백질결계(SPR-N, ATAGO)를 사용하여 분석을 행하였다.

$$PCO_2 = TCO_2 / (\alpha CO_2 \times (1 + 10^{pH - pK'})) \quad (1)$$

$$[HCO_3^-] = TCO_2 - \alpha CO_2 \times PCO_2 \quad (2)$$

$$\alpha CO_2 =$$

$$0.1008 - 29.80 \times 10^{-3} [M] + (1218 \times 10^{-3} [M] - 3.639 \times 10^{-3}) T - (19.57 \times 10^{-6} [M] - 69.59 \times 10^{-6}) T^2 + (71.71 \times 10^{-9} [M] - 559.6 \times 10^{-9}) T^3 \quad (3)$$

$$pK' =$$

$$6.583 - 13.41 \times 10^{-3} (T) + 228.2 \times 10^{-6} (T)^2 - 1.516 \times 10^{-6} (T)^3 - 0.341 I^{0.323} - \log \{ 1 + 0.00039 [Pr] + 10^{pH - 10.64 + 0.011 T + 0.737 T^0.323} \times (1 + 10^{1.92 - 0.01 T - 0.737 T^0.323 + \log [Na^+] + (-0.494 T + 0.651)(1 + 0.0065 [Pr]}) \} \quad (4)$$

T: temperature (°C)

I: ionic strength

헤모리프의 PCO₂와 [HCO₃⁻]는 TCO₂ 및 pH값으로부터 Henderson-Hasselbalch식을 이용하여 계산하였다. 이때, 헤모리프의 CO₂ 용해도계수(αCO₂) 및 pK'는 Heisler(1986)의 식을 이용하였다.

계산에 사용한 이온강도는 齋藤(1972)의 식을 이용하여 구했으며, 이온강도를 구하기 위한 [Ca²⁺], [Mg²⁺], [SO₄²⁻]는 Prosser(1950)의 *Eledone* 조성을 사용하여 11.6, 57.2, 43.1 (mg/kg)값으로 하였으며, 단백질 1g의 체적은 0.73±0.01 ml를 사용하였다(Slyke et al., 1950).

2.5 통계처리

산염기반응실험의 결과는 0시간의 측정치와 CO₂ 노출 후의 각 측정치를 비교하기 위하여, 일원배치 분산분석을 실시한 후,

Dunnett's test를 행하였다. 폐사에 의하여 개체수가 감소된 측정치(72시간의 결과 값)에 대해서는 통계처리를 행하지 않았다. 통계처리는 통계처리프로그램 SigmaStat (Jandel corporation, Version 2.0)를 사용하였다.

3. 결과 및 고찰

CO₂ 노출에 따른 참문어의 폐사율을 Table 1에 나타내었다. CO₂ 1% 농도에서 노출개시 72시간에 33%의 폐사율을 나타내었으며, 2% 농도구에서는 노출 72시간에 50%의 폐사율을, 3% 농도구에서는 노출 48시간에 25%, 72시간에 100%의 폐사율을 나타내었다.

Table 1. Mortality of *O. vulgaris* on CO₂ exposure

%CO ₂	N	T(°C)	Time (h)						
			0	3	8	24	48	72	
1	3	20	0	0	0	0	0	0	33
2	4	16	0	0	0	0	0	0	50
3	4	16	0	0	0	0	25	100	

* N; Number of individuals

CO₂ 노출에 따른 참문어 헤모림프의 pH, PCO₂, [HCO₃⁻]의 변화를 Fig. 1에 나타내었다. 1%-CO₂ 농도구에서 헤모림프의 pH는 노출 개시 30분 만에 7.38±0.02에서 7.20±0.09로 유의한 차이를 보이며 감소하여 72시간에 7.01±0.06까지 감소하였고, 시간이 경과되면서 pH는 회복되지 않았다. PCO₂는 CO₂ 노출 개시 후 0.33±0.07 kPa에서 30분에 1.26±0.20 kPa로 유의하게 증가하였으며 노출 3시간에 2.11±0.62 kPa로 증가하고 실험종료 때까지 평형상태를 나타내었다. [HCO₃⁻]는 노출 개시 2.19±0.52 mM에서 8시간에 7.83±1.35 mM까지 증가하였다가 점차 감소하여 72시간에 3.98±1.44 mM 까지 감소하였다.

헤모림프 이온의 변화에 대한 결과를 Fig. 2에 나타내었다. 헤모림프의 [Na⁺], [K⁺] 및 [Cl⁻]는 실험개시 때 386.3±14.6, 12.4±0.8 및 455.0±13.1 mM에서 실험종료 때까지 유의한 변화를 보이지 않았다(p>0.05).

CO₂ 환경에서 나타난 참문어의 반응은 지금까지 보고된 경골어류 및 연골어류와는 서로 다른 특성을 보였다. 경골어류인 방어는 경우 폐사가 일어나는 5%-CO₂ 농도구에서 노출 3시간 안에 pH가 거의 정상수준으로 회복이 되었으며, 넙치는 48시간 안에 pH의 회복을 보였다(Lee et al., 2003; Hayashi et al., 2004). 연골어류인 별상어는 경골어류보다 내성이 강한 것으로 나타났는데 7%-CO₂ 농도구에서 72시간에 20%의 폐사율을 보였다(Hayashi et al., 2004). 반면 참문어의 경우에는 1%-CO₂ 농도구에서 72시간에 33%의 폐사율을 보였으며 pH도 회복되지 않았다. 또한 1% CO₂ 농도구에서 pH의 감소폭도 방어가 최저치 -0.1±0.03, 넙치 -0.16±0.06, 별상어 -0.33±0.03 을 보이고, 회복시간도 방어, 넙치 및 별상어가 1

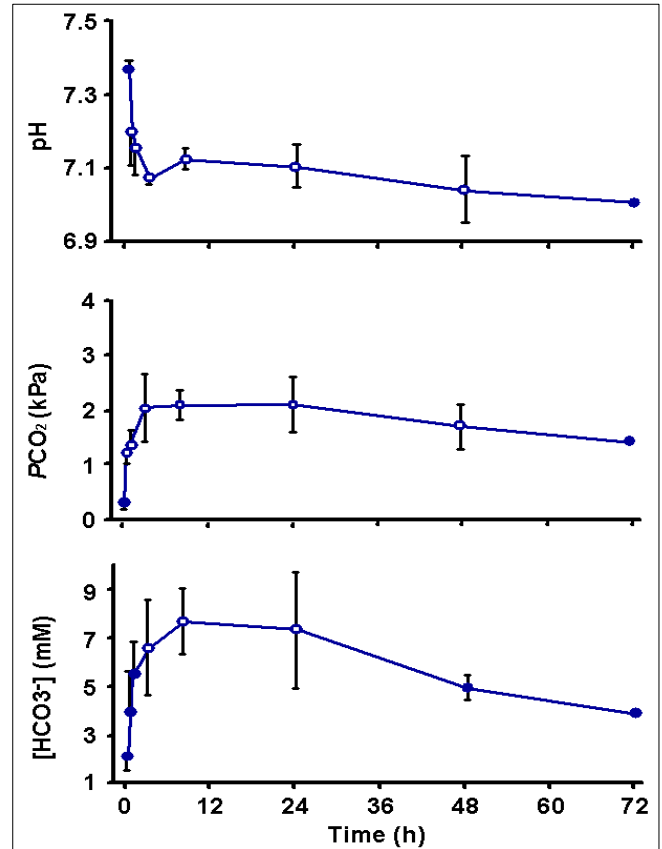


Fig. 1. Changes in arterial hemolymph pH, PCO₂, [HCO₃⁻] in *O. vulgaris* exposed to 1%-CO₂ environment. Open symbols indicate a significant difference from control values(p<0.05).

시간, 3시간 및 72시간 안에 회복된 결과(Hayashi et al., 2004)와는 달리 참문어의 경우에는 CO₂ 노출 72시간 후에 최저치 -0.37를 나타내어 참문어는 방어보다 pH 저하폭이 크고 pH 최저값도 상당히 큰 것을 알 수 있다. 이러한 결과로부터 두족류인 참문어가 해산경골어류 및 판새류와 비교하여 CO₂에 대한 내성이 약한 것으로 판단된다. Lenfant and Johansen (1965)은 *Octopus dofleini*의 혈액에서 높은 Root 효과를 관찰하였다. 즉, 높은 Root 효과를 나타내는 혈액은 PCO₂ 환경아래에서 O₂ 운반효율 O₂-carrying efficiency에 있어 치명적인 영향을 받게 된다. 따라서 참문어가 방어와 넙치와 같은 경골어류 및 별상어와 같은 판새류 보다 CO₂에 대한 내성이 약한 것은 CO₂ 환경에서 참문어 헤모림프의 O₂ 운반능의 저하로 인하여 체내 산소공급이 원활하게 이루어지지 못한 것이 크게 작용한 것으로 보인다.

일반적으로 어류에 있어서, 환경수의 CO₂가 증가하게 되면 CO₂ 배출에 대한 새로운 평형상태에 도달할 때까지 체내의 PCO₂는 증가하게 된다. 이때 혈액의 pH는 감소하게 되며 아가미에서의 H⁺ 및 HCO₃⁻의 상피교환에 의하여 pH는 회복 된다(Cameron, 1986). 이러한 회복기작에는 Na⁺/H⁺ 및 HCO₃⁻/Cl⁻ 교환 기작(acid-base relevant transfer mechanisms)이 작용하게

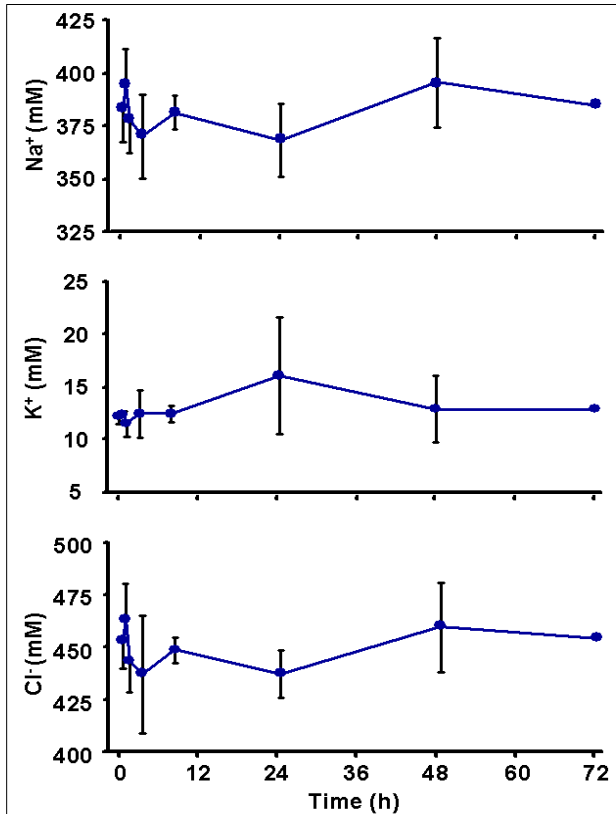


Fig. 2. Changes in arterial hemolymph $[Cl^-]$, $[Na^+]$ and $[K^+]$ in *O. vulgaris*. Open symbols indicate a significant difference from control values.

되며, 어류는 또한 이러한 교환에 의하여 체액의 삼투압을 유지하게 된다(Davenport, 1974; Claiborne and Heisler, 1986). 그러나 이러한 이온들의 운반교환에 대한 정확한 메카니즘 및 운반 프로세스에 대해서는 명확하게 밝혀진 것이 없으며 특히 해양 생물에 대해서는 정보가 미비한 상태이다. Toews et al.(1983)은 1%-CO₂에 노출된 *Conger conger*에 있어서 10시간 안에 HCO₃⁻의 증가에 의하여 pH가 90% 정도로 회복되었는데 Na⁺/H⁺ 및 HCO₃⁻/Cl⁻의 상호교환이 중요한 역할을 하는 것으로 보고하였다. Hayashi et al.(2004)은 해산경골어류 두 종(*Seriola quinqueradiata* and *Paralichthys olivaceus*) 및 판새류(*Mustelus manazo*)를 대상으로 CO₂ 환경에서의 산염기 조절기작에 대해서 보고하였는데, 방어 및 넙치의 경우에는 폐사가 나타나는 5%-CO₂ 환경에서 Δ[HCO₃]_p와 Δ[Cl⁻]_p 및 Δ[Na⁺]_p 사이에 유의한 상관관계가 나타났으나, 별상어의 경우에는 해산경골어류와 다른 [Cl⁻]_p 및 [Na⁺]_p의 거동을 보인 점으로부터 판새류가 경골어류와는 다른 산염기 조절시스템을 이용하고 있을 가능성을 제시하였다. 참문어에 있어서는 헤모림프의 Δ[HCO₃]_p는 최대 5.64 mM의 변화를 보였으며 pH는 72시간 CO₂ 노출 동안 감소된 상태로 유지되었다. 또한 CO₂ 환경에서 헤모림프의 Cl⁻ 및 Na⁺의 농도에 있어서도 유의한 변화가 나타나지 않은 결과로부터 참문어가 어류와 비교하여

체내 pH 감소에 대한 산염기 조절시스템이 정상적으로 이루어지지 않은 것으로 판단된다. 오징어는 Na⁺의존성 Cl⁻-HCO₃⁻에 의한 산염기 조절시스템 뿐만 아니라 축색에서의 K⁺-HCO₃⁻의존성 산염기 조절시스템이 세포의 pH 회복에 기여하고 있을 가능성이 제시되었으나(Hogan et al., 1995) 참문어에 있어서 이온수송기구 및 산염기 조절시스템의 존재에 관한 정보는 전무한 실정이다. 앞으로 참문어에 관한 생리학적 완충작용을 파악하기 위하여 이온교환기구의 존재 혹은 교환능력에 대한 규명이 필요하리라 생각된다.

4. 결 론

본 연구에서는 두족류인 참문어를 대상으로 CO₂ 환경에서의 폐사율을 알아보고, 헤모림프를 채취하기 위하여 복부대동맥에 케뉴레이션을 행하고 CO₂ 노출 후 헤모림프의 PCO₂, [HCO₃], pH, [Cl⁻], [Na⁺], [K⁺]의 경시반응을 조사하였다. 참문어는 1%-CO₂ 농도에서 노출 72시간에 33%의 폐사율을 보여 1%-CO₂ 농도구에서 폐사가 일어나지 않는 어류보다 CO₂에 대한 내성이 약한 것으로 보인다. 또한 CO₂ 노출 후 pH가 유의적으로 감소하였으나 HCO₃⁻의 농도증가에 의한 pH 회복은 나타나지 않은 점으로부터 참문어에 있어 HCO₃⁻에 의한 완충작용은 어류보다 약하거나 존재하지 않는 것으로 판단된다.

참 고 문 헌

- [1] 齊藤幸一郎(1972), 電解質としての血液. 齊藤幸一郎 (編), 酸鹽基平衡の基礎, 朝倉書店, 東京. pp. 1-20.
- [2] Cameron, J. N.(1986), Acid-base equilibria in invertebrates in Acid-base Regulation in Animals (ed. N. Heisler), New York, Elsevier, pp. 357-394.
- [3] Claiborne, J. B. and N. Heisler(1986), Acid-base regulation and ion transfers in the carp (*Cyprinus carpio*): pH compensation during graded long- and short-term environmental hypercapnia, and the effect of bicarbonate infusion. Journal of Experimental Biology, Vol. 126, pp. 41-61.
- [4] Davenport, H. W.(1974), The ABC of acid-base chemistry, 6th edn. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 39-41.
- [5] Driedzic, W. R.(1985), Contractile performance of cephalopod hearts under anoxic conditions. Journal of Experimental Biology, Vol. 117, pp. 471-474.
- [6] Hayashi, M., J. Kita and A. Ishimatsu(2004), Acid-base responses to lethal aquatic hypercapnia in three marine fish. Marine Biology, Vol. 144, pp. 153-160.
- [7] Heisler, N.(1986), Acid-base regulation in fishes. in N. Heisler, ed., Acid-Base Regulation in Animals. Elsevier, Amsterdam, pp. 309-356.

- [8] Hogan, E. M., M. A. Cohen and W. F. Boron(1995), K⁺ and HCO₃⁻ dependent acid-base transport in squid giant axons. II. Base influx. Journal of General Physiology, Vol. 106, pp. 845-862.
- [9] Ishimatsu, A. and J. Kita(1999), Effects of environmental hypercapnia on fish. Japanese Journal of Ichthyology, Vol. 46, pp. 1-13.
- [10] Johansen, K., O. Brix and G. Lykkeboe(1982), Blood gas transport in the cephalopod, *Sepia officinalis*. Journal of Experimental Biology, Vol. 99, pp. 331-338.
- [11] Kita, J. and T. Ohsumi(2004), Perspectives on Biological Research for CO₂ Ocean Sequestration. Journal of Oceanography, Vol. 60, pp. 695-703.
- [12] Lee, K. S., J. Kita and A. Ishimatsu(2003), Effects of lethal levels of environmental hypercapnia on cardiovascular and blood-gas status in yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. Zoological Science, Vol. 20, pp. 417-422.
- [13] Lenfant, C. and K. Johansen(1965), Gas transport by hemocyanin-containing blood of the cephalopod *Octopus dofleini*. American Journal of Physiology, Vol. 209, pp. 991-998.
- [14] McKenzie, D. J., E. W. Taylor, A. Z. Dalla Valle and J. F. Steffensen(2002), Tolerance of acute hypercapnic acidosis by the European eel (*Anguilla anguilla*). Journal of Comparative Physiology B, Vol. 172, pp. 339-346.
- [15] Perry, S. F., R. Fritsche, T. M. Hoagland, D. W. Duff and K. R. Olson(1999), The control of blood pressure during external hypercapnia in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Journal of Experimental Biology, Vol. 202, pp. 2177-2190.
- [16] Prosser, C. L.(1950), Inorganic Ions. in Prosser C. L. and F. A. Brown, Jr. eds., Comparative Animal Physiology Second Edition. W. B. Saunders Company, London, pp. 57-80.
- [17] Slyke Van, D. D., A. Hiller, R. A. Phillips, P. B. Hamilton, V. P. Dole, R. M. Archibald and H. A. Eder(1950), Journal of Biological Chemistry, Vol. 183, p. 331.
- [18] Toews, D. P., G. F. Holeton and N. Heisler(1983), Regulation of the acid-base status during environmental hypercapnia in the marine teleost fish *Conger conger*. Journal of Experimental Biology, Vol. 107, pp. 9-20.
- [19] Wells, M. J. and J. Wells(1982), The circulatory response to acute hypoxia in octopus. Journal of Experimental Biology, Vol. 104, pp. 59-71.

원고접수일 : 2008년 09월 23일

원고수정일 : 2008년 12월 04일

게재확정일 : 2009년 03월 06일