

살오징어(*Todarodes pacificus*)와 갑오징어(*Sepia esculenta*)에 대한 광대역 음향산란특성의 비교

이대재*

부경대학교 해양생산시스템관리학부

Comparison of Broadband Acoustic Scattering Characteristics Between Japanese Flying Squid *Todarodes pacificus* and Golden Cuttlefish *Sepia esculenta*

Dae-Jae Lee*

Division of Marine Production System Management, Pukyong National University, Busan 48513, Korea

Cephalopods, such as the Japanese flying squid *Todarodes pacificus* and golden cuttlefish *Sepia esculenta*, are an important food source for all toothed whales, particularly bottlenose dolphins in costal and offshore waters around the Korean Peninsula. A controlled laboratory experiment was conducted to investigate the broadband acoustic backscattering from live individuals of these two cephalopod species using linear chirp signals (100-200 kHz). The backscattered echo signal was measured at about 1° intervals from -45° (head down) to +45° (head up) in the dorsal plane. The species-specific, frequency-dependent scattering characteristics were investigated by comparing the relationship between the wavelength-normalized backscattering cross-section (σ/λ^2) and the wavelength-normalized fish length L/λ for each species. The estimated σ/λ^2 value for Japanese flying squid was 9.51 at an L/λ range of 12.79-30.27 (mean, 21.26). This was approximately 7% of the σ/λ^2 value (136.1) for golden cuttlefish at an L/λ range of 9.07-25.49 (mean, 15.77).

Key words: Broadband acoustic backscattering, Japanese flying squid, Golden cuttlefish, Wavelength-normalized backscattering cross section, Wavelength-normalized fish length

서론

살오징어, 갑오징어 등의 두족류는 이빨고래류(toothed whales)가 가장 선호하는 주된 먹이생물이다(Au, 1993; Madsen et al., 2007; Ponnampalam et al., 2012). 그 중에서도 참돌고래과(dolphins)에 속하는 큰돌고래(bottlenose dolphin)는 우리나라의 제주도 연안과 내만을 비롯하여 서해, 남해 및 동중국해에 분포하는 돌고래류 중에서 가장 큰 대형 돌고래이다(NFRDI, 2000). 이들 큰돌고래는 오징어 채낚기 어선이 집어한 살오징어 어군을 섭이하거나, 또는 자망 등에 어획된 어족생물을 탈취하는 등의 문제를 야기하고 있어 많은 어민들이 이들의 퇴치를 위한 대책수립을 강력하게 요구하고 있는 실정이다.

어로 현장에서 소너를 사용하여 어족생물을 모니터링할 때,

또는 큰돌고래가 두족류를 탐지, 식별할 때, 이들 어종으로부터의 음향산란특성은 어체의 해부적인 구조와 밀접한 관계가 있다. 즉, 갑오징어의 체내에 존재하는 견고한 다공질의 갑(cuttlebone)의 음향 임피던스는 다른 생체조직에 비해 매우 작은 음향학적 특성을 갖는다. 이 때문에 갑과 다른 생체조직 사이에는 매우 뚜렷한 음향학적 불연속 경계영역이 형성된다(Lee and Demer, 2014; Lee, 2016). 오징어에 있어서도 체내에 유연한 등뼈(flexible backbone) 역할을 하는 pen이 존재하지만, 이것의 크기는 갑오징어의 갑에 비해 매우 작고, 그 구조 및 형상도 갑에 비해 매우 단순하다. 이 때문에 오징어에 대한 pen의 음향 임피던스는 다른 생체조직이나 주위 매질(해수)과 거의 유사하여 강한 음향 산란체로서 역할을 하지 않는다(Kang et al., 2005). 즉, 우리나라 주변 해역에 분포하는 큰돌고래가

*Corresponding author: Tel: +82. 51. 629. 5889 Fax: +82. 51. 629. 5885

E-mail address: daejael@pknu.ac.kr



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

<https://doi.org/10.5657/KFAS.2019.0709>

Korean J Fish Aquat Sci 52(6), 709-718, December 2019

Received 11 October 2019; Revised 4 November 2019; Accepted 6 November 2019

저자 직위: 이대재(교수)

살오징어나 갑오징어를 탐지할 때 내는 echolocation click의 명음(vocalization) 특성은 이들 어종의 음향산란 메커니즘과도 밀접한 관계가 있다. 일반적으로 야생의 큰돌고래(*Tursiops truncatus*, *Tursiops gilli*)의 경우, 명음의 peak 주파수 범위는 110-130 kHz, 대역 폭(3 dB)은 30-60 kHz, 지속시간은 50-80 μ s, 음원강도(source level)는 228 dB 정도이다(Au, 1993). 또한, 큰돌고래의 명음 패턴에 대한 -15 dB 부근의 상한(upper limit) 주파수는 약 200 kHz에 달한다(Wahlberg et al., 2011). 따라서, 본 연구에서는 우리나라 주변 해역에 널리 분포하는 큰돌고래가 echolocation에 사용하는 click 음의 상한 주파수 범위에 주목하여 큰돌고래의 주요 먹이생물인 살오징어와 갑오징어를 대상으로 100-200 kHz의 주파수 대역에 대한 음향산란특성을 조사, 분석하고, 이들을 서로 비교, 고찰하였다.

재료 및 방법

실험장치와 살오징어, 갑오징어의 생물학적 특성

본 연구에서는 Lee et al. (2015)가 실험적으로 구축한 100-200 kHz의 주파수 범위에서 동작하는 chirp 어군탐지 시스템(펄스 폭 0.3 ms, 펄스반복주기 0.02 s, 출력 100 W)을 사용하여 Table 1에 나타낸 살오징어(5마리)와 갑오징어(8마리)를 대상으로 음향산란신호의 시간-주파수 응답특성과 자세각에 대한 주파수 의존성 등을 비교, 분석하였다. 실험에 사용한 살오징어 및 갑오징어의 갑장(mantle length)은 각각 189-228 mm (평균 201 mm)와 134-192 mm (평균 157 mm)의 범위이었고, 체중은 각각 170-255 g (평균 217 g)과 170-255 g (평균 381 g)의 범위이었다.

실험은 먼저 활어 상태의 살오징어 및 갑오징어를 0.02%의 MS-222 (sigma chemical, Canada) 용액 속에 수용하여 마취시킨 후 수행하였다. 즉, 이들 각 개체를 투명 아크릴 수조(L×B×D, 1.8×1.2×1.2 m)에 설치된 광대역 음향변환기의 음축상 약 1.2 m 거리에 나이론 monofilament ($\varnothing=0.3$ mm)를 사용하여 현수시키고, 각 개체의 등 방향으로 음파가 입사되도록 정밀하게 자세를 제어하면서 수행하였다. 이 때, chirp echo 신호는 $\pm 45^\circ$ pitch 각 범위(+, head up; -, head down)에 대한 몸체(fish body)의 경사 상태를 모니터링하면서 $+45^\circ$, 0° , -45°

의 순서로 pitch 각의 변화에 따른 산란신호를 약 1° 간격으로 측정하였다. 각 자세각에 대한 chirp echo 신호는 대역필터와 전치증폭기(VP2000, Reson, Denmark)를 통해 필터링 및 증폭한 후, 디지털 오실로스코프(DS1530, EZ, Korea) 및 스펙트럼 분석기(LSA-30, LIG Nex1, Korea)의 USB 인터페이스를 통해 chirp echo 신호의 시간응답과 주파수 스펙트럼 등을 실시간으로 수록하였다.

한편, 본 연구에서는 갑오징어의 음향산란특성에 대한 갑의 영향을 정량적으로 분석하기 위해 마취상태에서 실험을 종료한 4개체의 갑오징어로부터 갑을 추출하였는데, 이렇게 추출된 갑의 형태학적 특성은 Table 2와 같다. 이들 갑을 추출한 4개체의 갑오징어에 대한 평균 갑장과 평균 체중은 각각 162.5 mm, 436.3 g 이었고, 갑의 평균 길이, 폭, 높이, 무게는 각각 162.5 mm, 63.3 mm, 15.9 mm, 43.3 g 이었다.

갑 자체에 대한 chirp echo 신호의 주파수 응답특성은 갑이 추출되기 전의 갑오징어에 대한 주파수 응답특성과 같은 방법으로 측정하였고, 이들 두 주파수 의존적인 응답특성을 비교, 분석하여 갑오징어의 음향산란특성에 대한 갑의 영향을 정량적으로 추정하였다. 본 실험에서 사용한 살오징어와 갑오징어는 모두 두족류에 속하지만, 갑오징어에는 부력 조절을 위한 탄산칼슘(석회질) 성분의 매우 견고하면서도 다공성의 갑이 존재하는 반면, 살오징어에 있어서는 갑과 같은 단백질-키틴 복합물질(protein-chitin complex)의 생체조직이 퇴화된 매우 유연한 연골형태의 pen이 존재한다. 따라서, 이들 두족류의 음향산란특성을 정량적으로 비교, 분석하기 위하여 먼저 각 개체로부터 수록된 echo 신호의 시간-주파수 응답특성을 비교 분석, 고찰하였다. 또한, 본 연구에서는 살오징어와 갑오징어에 대한 echo 응답특성과 각 어체 내부의 생체조직과의 연관성을 파악하기 위해 먼저 이들 두족류에 대한 X-ray 이미지를 바탕으로 생물학적 및 형태학적 특성을 조사하였는데, 그 X-ray 영상은 Fig. 1 및 Fig. 2와 같다. Fig. 1의 a는 실험 직전에 0.02%의 MS222 수용액 속에서 마취시킨 갑오징어를 실험수조에 현수시킨 상태이고, b는 실험을 마친 a의 갑오징어에 대한 X-ray 사진이다. 또한, c는 b의 갑오징어로부터 갑을 매우 주의 깊게 추출하여 촬영한 X-ray 사진이다. c에서 알 수 있는 바와 같이 갑은 갑오징어 몸체로부터 거의 완전하게 추출되었음을 알 수 있다. 본 연구에서는 Fig. 1b의 갑을 다시 수조에 현수시켜 자세각에 따른 chirp echo 신

Table 1. Biological measurements for Japanese flying squid *Todarodes pacificus* and golden cuttlefish *Sepia esculenta* used in the study

Species	Fish body		No. of fish
	L (mm)	W (g)	
Golden cuttlefish	134-192 (157)	270-635 (381)	8
Japanese flying squid	189-228 (210)	170-255 (217)	5

L, mantle length; W, body weight; (), mean values of length and weight.

Table 2. Morphometric measurements for the cuttlebone extracted from golden cuttlefish *Sepia esculenta*

No. of fish	Cuttlefish		Cuttlebone			
	L (mm)	W (g)	CL (mm)	CB (mm)	CH (mm)	CW (g)
4	162.5	436.3	162.5	63.3	15.9	43.3

L, mean mantle length; W, mean body weight; CL, CB, CH and CW, mean length, mean width, mean height and mean weight of cuttlebone.

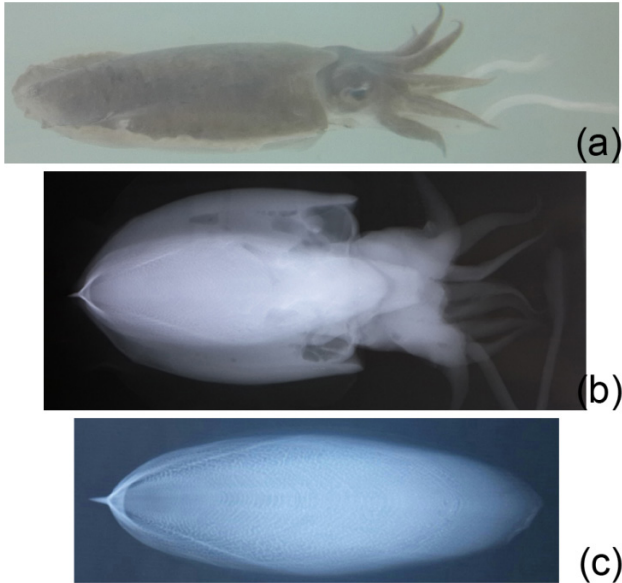


Fig. 1. (a) Photograph of golden cuttlefish *Sepia esculenta* suspended in the experimental tank. (b, c) X-ray images of intact golden cuttlefish and cuttlebone extracted carefully from the golden cuttlefish used in the experiment. The cuttlefish was anaesthetized before being placed in the experimental tank. The dorsal radiograph images were taken after measured the broadband backscattered echoes, respectively.

호를 측정하였다. 또한, 갑을 제거한 갑오징어 몸체에 대해서는 가능한 한 Fig. 1a의 형상이 유지되도록 갑과 동일한 방법으로 수조에 현수시켜 chirp echo 신호를 측정하였다. chirp echo 신호의 처리는 이들 3가지의 경우, 즉, 갑을 갖는 갑오징어, 갑이 추출된 갑오징어 몸체, 갑오징어로부터 추출된 갑 자체에 대한 echo 신호의 자세각 및 주파수 의존성을 각각 측정하여 비교, 분석하였다. 한편, Fig. 2의 a는 실험 직전에 0.02%의 MS222 수용액 속에서 마취시킨 살오징어를 실험수조에 현수시킨 상태이고, b는 실험을 마친 a의 살오징어에 대한 X-ray 사진이다. Fig. 2의 b에서 알 수 있는 바와 같이 살오징어의 외투강(mantle) 내부에는 일부 영역에 물이 유입되어 있었고, 또한, pen은 다른 생체조직과 뚜렷하게 식별되지 않았다. 본 연구에서는 이와 같은 상태에서 자세각의 변화에 따른 chirp echo 신호의 변동특성을 조사, 분석하였다.

결과 및 고찰

광대역 음향산란신호의 시간-주파수 분석

갑오징어나 살오징어와 같은 두족류의 음향산란강도는 어류에서와 같이 자세각 및 주파수에 따라 매우 민감하게 변동한다. 이 때문에 본 연구에서는 몸체(외투강) 내부에 존재하는 생체조

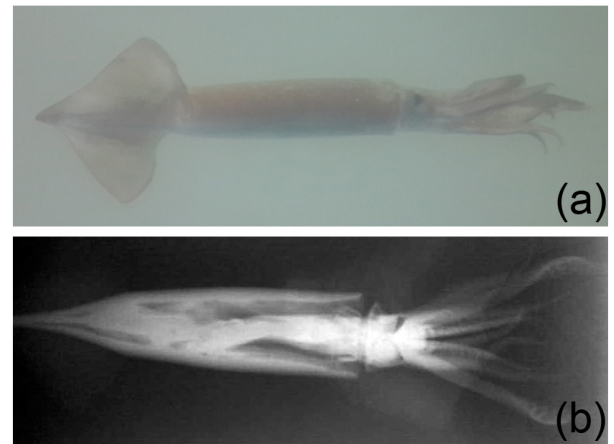


Fig. 2. (a) Photograph of Japanese flying squid *Todarodes pacificus* suspended in the experimental tank. (b) X-ray image of Japanese flying squid used in the experiment. The squid was anaesthetized before being placed in the experimental tank. The dorsal radiograph image was taken after measured the broadband backscattered echoes.

직 중에서 특히, 갑오징어의 갑이나 살오징어의 pen 등과 같은 견고한 생체조직에 주목하여 100-200 kHz 주파수 범위에 대한 echo 신호의 변동특성을 분석, 고찰하였는데, 그 결과는 Fig. 3과 같다. Fig. 3은 외투장 214 mm, 체중 255 g의 살오징어를 대상으로 echo 신호의 시간-주파수 이미지 패턴을 추출한 결과이다. Fig. 3에서 100-200 kHz 주파수 범위와 0.08-0.28 ms의 시간구간에 출현하는 시간-주파수 echo 이미지 패턴은 살오징어의 외투강, 두부(braincase), 다리(arm), 촉수(tentacle), 안구, pen, 부리(beak) 등과 같은 생체조직으로부터 생성된 echo 신호 성분들이 서로 보강, 또는 상쇄 간섭을 일으켜 생성된 결과이다. 이 때문에 시간-주파수 이미지 패턴에서 echo 응답성분이 강하게 나타나는 영역과 약하게 나타나는 영역, 또한 거의 출현하지 않는 영역 등은 각 생체조직의 밀도 및 음속 contrast의 복잡한 조합에 의해 출현하는 성분들이므로 판단된다.

따라서, 본 연구에서는 이와 같은 시간-주파수 응답특성의 변동패턴에 주목하여 갑오징어의 음향산란특성에 대한 갑의 영향과 갑이 거의 퇴화된 형태의 pen을 갖는 살오징어의 음향산란현상을 서로 비교, 분석하였다. 이를 위해 먼저 갑오징어의 갑에 대한 음향산란특성 및 그 음향학적 기여도를 평가, 분석한 결과는 Fig. 4-Fig. 6과 같다. Fig. 4는 외투장 178 mm, 체중 505 g의 갑오징어와 갑을 제거한 몸체(무게 465 g), 또한 갑오징어로부터 추출한 갑(무게 40 g) 자체 등을 대상으로 각각 자세각에 따른 echo 신호의 이미지 패턴을 도출한 결과이다. Fig. 4에서 a는 갑을 체내에 갖고 있는 갑오징어, b는 갑이 제거된 갑오징어 몸체, c는 갑오징어로부터 추출된 갑 자체에 대한 자세각-주파수 echo 응답특성이다. 또한, Fig. 5는 $\pm 20^\circ$ 의 자세각 범위에 대해

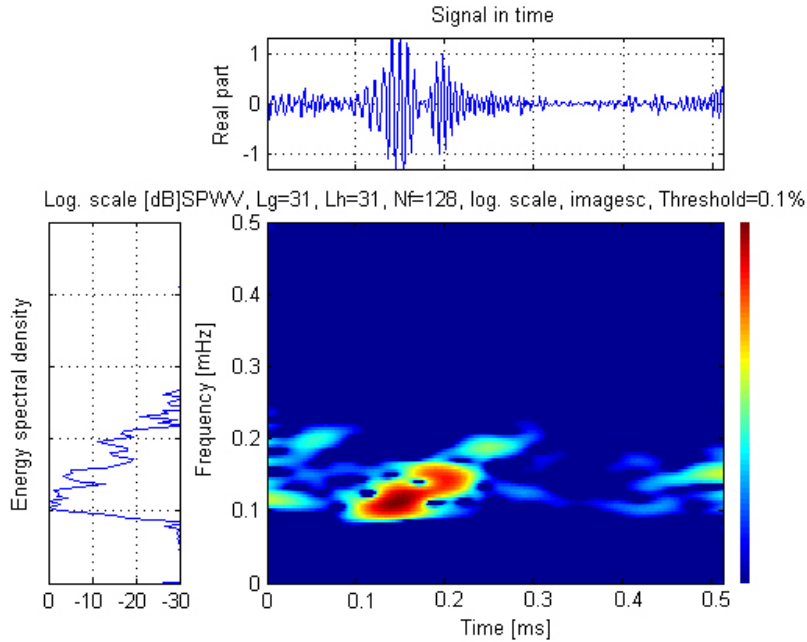


Fig. 3. Time-frequency representation of the chirp pulse signal from a Japanese flying squid *Todarodes pacificus* (mantle length 214 mm, weight 255 g) measured in the experimental tank. The smoothed pseudo Wigner-Ville distribution (SPWVD, Hanning window, $g=h=31$ points) was calculated using the “tfrspwv” function in the Time-Frequency Toolbox for Matlab.

여 추출한 평균반사강도의 주파수 의존성이다. Fig. 5에서 ●은 갑이 존재하는 갑오징어, △은 갑오징어로부터 갑이 제거된 몸체, ○은 갑오징어로부터 추출한 갑 자체에 대한 반사강도 데이터이고, 자주색, 흑색 및 적색의 점선은 각각 이들 반사강도 데이터의 스플라인(spline) 근사곡선이다.

한편, 갑오징어에 대한 음향학적 특징인자 중에서 갑의 영향을 정량적으로 평가, 고찰하기 위해 갑이 존재하는 경우와 갑을 제거한 경우에 대한 각 개체별 주파수 의존적인 음향산란특성을 분석한 결과는 Fig. 6과 같다. Fig. 6에서는 음향산란단면적(σ)과 갑오징어의 갑장(L)을 각각 파장(λ)으로 정규화하여 나타내었는데, 종축은 음향산란단면적을 파장의 2승으로 정규화한 값(σ/λ^2)이고, 횡축은 갑오징어의 외투장, 또는 갑장을 파장으로 정규화한 값(L/λ)이다. 먼저, Fig. 4에 나타난 갑오징어의 echo 응답특성에 대한 자세각 및 주파수 의존성을 살펴볼 때, 체내에 갑을 갖고 있는 경우(a)와 갑이 제거된 경우(b), 또한, 갑 자체(c)의 경우, 주파수가 100 kHz에서 200 kHz로 증가함에 따라 echo 신호가 강하게 나타나는 peak contour와 약하게 나타나는 null contour가 매우 복잡하게 출현하였다. 또한, 이들 contour 궤적은 주파수가 증가함에 따라 자세각 0° 를 향해 대칭적으로 수렴해 가는 경향을 나타내었다. 이들 그림 중에서 Fig. 4a의 갑이 존재하는 경우에 대한 주파수 의존적 echo 응답을 살펴보면, 갑, 외투강, 두부, 다리, 촉수, 안구, 부리 등의 생체조직으로부터 생성된 각 주파수의 echo 성분들이 head-up과 head-down의 $\pm 10^\circ$ 자세각 범위에서 매우 강한 보강간섭을 나타내었다. 이로

인해 이들 자세각 범위에서는 주파수가 높아질수록 echo peak와 null 이미지의 contour 간격이 자세각 0° 를 향해 방사선 모양으로 점차 좁아지는 수렴현상을 나타내었다. 이와 같은 현상은 주파수가 높아질수록 갑장(L) 대 파장(λ)의 비, 즉, L/λ 값이 점차 증가하여 갑을 둘러싸고 있는 생체조직과 갑 사이에 형성되는 밀도 및 음속 contrast의 불연속 경계면이 더욱 복잡하게 형성되었기 때문이라 판단된다. 특히, 이와 같은 음향학적 불연속 경계면에서는 주파수가 높아질수록 Fig. 4a에서 알 수 있는 바와 같이 자세각에 따른 echo 신호성분이 갑의 체적공간보다는 갑의 표면에 수직인 입사방향에서 더욱 강하게 생성되었다. 이 때문에 다른 주파수 보다는 200 kHz 부근에서 더욱 강한 수렴 현상이 나타난 것으로 판단된다. 반면, Fig. 4b의 갑이 제거된 경우에 대한 주파수 의존적인 음향산란특성은 Fig. 4a의 갑을 갖는 경우와 뚜렷한 차이를 나타내었다. 즉, 주파수가 증가함에 따라 $\pm 10^\circ$ 의 좁은 자세각 영역에 집중되어 나타나던 강한 echo peak 응답이 매우 약화되는 경향을 나타내었다. 반면, null contour 궤적이 상대적으로 더 증가하는 현상을 나타내었다. 특히, 갑오징어로부터 갑이 제거된 후에는 각 생체조직에 대한 밀도 및 음속 contrast 사이에 뚜렷한 음향 임피던스의 차이가 발생하지 않았다. 이 때문에 이들 조직으로부터 생성되는 echo 신호성분은 갑이 존재할 때와 비교하여 보강, 또는 상쇄간섭패턴에 큰 차이가 있었다. 즉, 갑이 제거된 후에는 입사각 0° 를 중심으로 head-up과 head-down의 양측 자세각 영역에서 거의 대칭적인 echo peak와 null contour 패턴이 출현하여 입사각 0° 방향

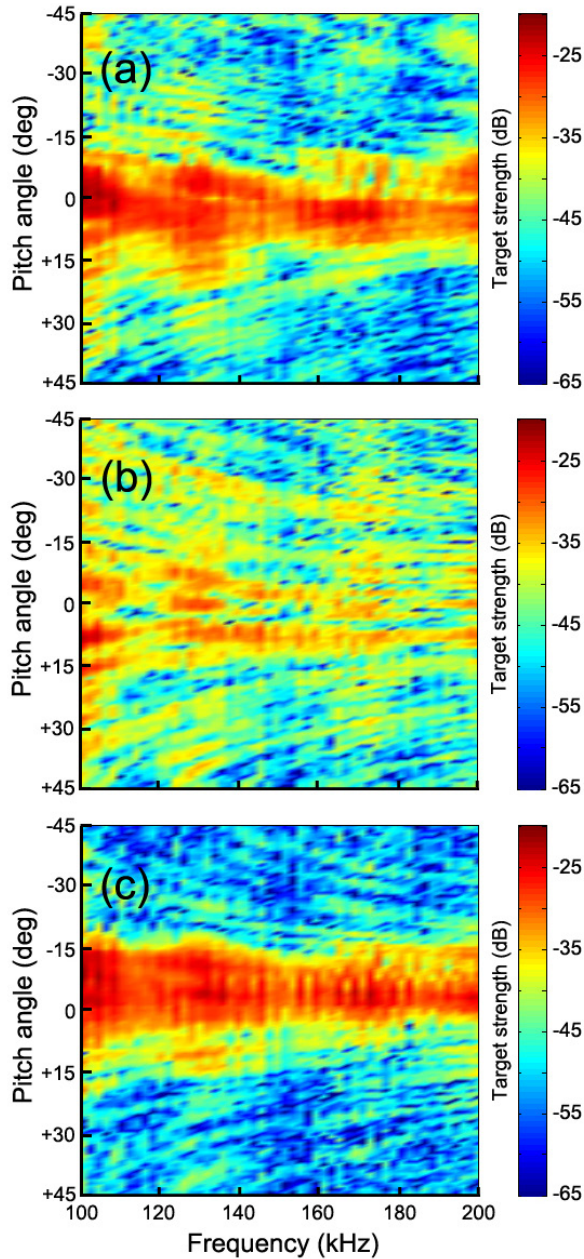


Fig. 4. Pitch angle dependence of target strength as a function of frequency for the intact golden cuttlefish *Sepia esculenta* (mantle length 178 mm, weight 505 g) including cuttlebone (a), the cuttlefish after extracted cuttlebone (b) and the cuttlebone alone extracted from cuttlefish (c). The measurement of broadband echoes was conducted in steps of about 1° over the pitch angle range of $\pm 45^\circ$ relative to dorsal incidence.

으로 매우 완만하게 수렴해 가는 경향을 나타내었다. 이와 같은 echo 응답신호로부터 갑오징어의 주파수 의존적인 음향산란특성은 주로 갑에 의해 지배되고 있다고 판단된다. 특히, Fig. 4b

에서 갑이 제거되었음에도 불구하고 echo 응답이 $\pm 45^\circ$ 자세각의 거의 모든 영역에서 선명하게 출현하였는데, 이 현상은 갑이 제거되더라도 외투강, 두부, 다리, 촉수, 안구, 부리 등의 조직이 하나의 산란체로 작용하여 이들로부터의 echo 신호성분이 복잡하게 보강 및 상쇄간섭을 일으킨 결과라 판단된다. 다만, Fig. 4b의 갑이 제거된 상태에 대한 주파수 의존적인 echo peak 및 null contour 패턴은 갑을 갖는 Fig. 4a의 갑오징어의 경우보다 contour 간격이 넓고, 또한, contour의 수렴 기울기도 매우 완만하게 변화하였다. 한편, Fig. 4c의 갑 자체에 대한 응답특성을 살펴보면, Fig. 4a의 갑을 갖는 갑오징어에 비해 자세각 $\pm 10^\circ$ 영역에서 보강간섭의 영향이 더욱 뚜렷하게 나타났다. Fig. 4c에서는 Fig. 4a와 Fig. 4b의 자세각 $\pm 10^\circ$ 밖의 head-up, head-down 영역에 출현하던 peak 및 null contour의 echo 응답이 매우 약화되는 경향을 나타내었다. 이와 같은 현상은 주파수가 높아질수록 갑 자체와 주변의 매질(물) 사이의 밀도 및 음속 contrast의 불연속 경계면으로부터의 echo 신호성분이 주로 수직입사 부근의 자세각 범위에서 집중적으로 발생하였기 때문이라 판단된다. Fig. 4의 a-c의 echo 응답특성을 종합적으로 비교, 고찰해 볼 때, 갑이 제거된 Fig. 4b의 경우, 저주파수 영역에 대한 echo 응답에서는 echo peak 및 null contour가 $\pm 45^\circ$ 자세각의 모든 영역에 걸쳐 매우 광범위하게 분포하였다. 그러나, 주파수가 높아짐에 따라 산란 지향성 패턴이 나타나는 범위가 수직입사 방향의 좁은 영역으로 집중되었고, 그 측엽(side lobe) contour 레벨도 점차 약화되는 경향을 나타내었다. 반면, Fig. 4a의 갑이 존재하는 경우에는 갑과 다른 생체조직이 서로 조합되어 하나의 산란체로서 작용하였음에도 불구하고, 갑오징어의 등 방향으로 입사하는 음파 에너지의 대부분은 갑으로부터 산란되는 패턴을 나타내었다. 한편, Fig. 4c의 갑 자체의 echo 응답에서는 갑이 곡면상의 독립된 산란체로서 작용하였기 때문에 주위의 다른 생체조직에 의한 echo 성분과 간섭이 발생하지 않아 echo 응답이 수직입사 방향 부근의 좁은 자세각 범위에 집중된 것으로 판단된다.

한편, Fig. 5에서 갑을 갖는 갑오징어 (●)의 100-200 kHz 범

Table 3. Comparison of mean target strength values for whole golden cuttlefish *Sepia esculenta* (L=178 mm, W=505 g), body without cuttlebone and cuttlebone alone extracted from golden cuttlefish. The target strength was measured at about 1° intervals spanning the 90° range in aspect angles from -45° (head down) to $+45^\circ$ (head up) and over the frequency range of 100-200 kHz. The measured target strength values were averaged over the range of $\pm 25^\circ$ in aspect angle and the frequency range of 100-200 kHz

Parts of cuttlefish	TS (dB)	σ_{bs} (m^2)
Whole cuttlefish	-28.1	1.541×10^{-3}
Cuttlebone only	-27.8	1.647×10^{-3}
Body without cuttlebone	-32.3	0.589×10^{-3}

TS, mean target strength; σ_{bs} , mean backscattering cross section.

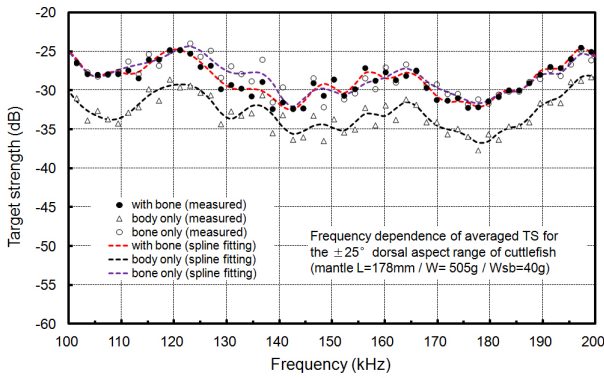


Fig. 5. The frequency dependence pattern of mean target strength (TS) for the intact golden cuttlefish *Sepia esculenta* (mantle length 178 mm, weight 505 g) including cuttlebone (black circle), the cuttlefish after extracted cuttlebone (white triangle) and the cuttlebone alone extracted from cuttlefish (white circle). The tilt angle-averaged frequency dependence curves of TS were derived by fitting a set of echo data points with a spline curve using a least-squares algorithm based on the mean echo amplitude averaged over the pitch angle range of $\pm 20^\circ$ at each frequency.

위에 대한 반사강도는 Table 3에서 알 수 있는 바와 같이 -28.1 dB로서, 갑을 제거한 갑오징어(Δ)의 반사강도 -32.3 dB 보다 약 4.2 dB 더 컸다. 그러나, 갑이 존재하는 갑오징어와 몸체로부터 추출된 갑 자체(\circ)에 대한 반사강도를 비교해 볼 때, 갑 자체의 반사강도는 -27.8 dB로서 갑이 존재하는 경우보다 0.3 dB 더 컸지만, 이들 두 경우에 대한 차이는 매우 미소하였다. 즉, 갑오징어의 평균반사강도는 갑 자체에 대한 평균반사강도와 거의 같았다. 또한, 갑을 포함하는 몸체와 갑 자체에 대한 음향산란 단면적은 각각 $1.541 \times 10^{-3} \text{ m}^2$, $1.647 \times 10^{-3} \text{ m}^2$ 로서, 갑을 제거한 몸체($0.589 \times 10^{-3} \text{ m}^2$)보다 각각 2.62배, 2.80배 더 컸다. 이들의 결과는 갑오징어의 반사강도는 갑에 의해 지배된다는 것을 암시한다.

또한, Fig. 4a와 Fig. 5의 갑을 갖는 갑오징어(\bullet), Fig. 4c와 Fig. 5의 갑(\circ) 자체, 또한, Fig. 4b와 Fig. 5의 갑을 제거한 몸체(Δ)에 대한 echo 응답패턴을 서로 비교, 고찰해 볼 때, 갑을 갖는 갑오징어와 갑 자체의 주파수 응답 패턴은 거의 일치하였다. 그러나, 갑이 제거된 몸체의 경우에는 이들 패턴과 echo 응답의 경향은 유사하지만, 그 반사강도 값에 있어서는 큰 차이를 나타내었다. 즉, Fig. 5에서 이들 세 경우에 대한 평균반사강도 패턴

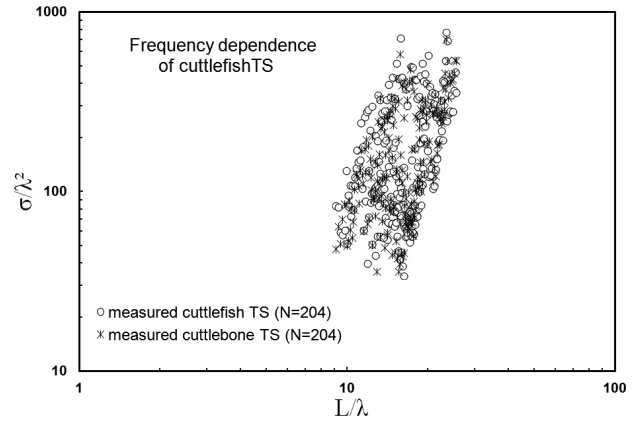


Fig. 6. Comparison of frequency-dependent characteristics of target strength for the 4 samples of intact golden cuttlefish *Sepia esculenta* with cuttlebone and the 4 cuttlebones itself extracted from the golden cuttlefish after finished the experiments.

에서 125 kHz, 165 kHz, 200 kHz에서는 peak mode가 출현하였고, 110 kHz, 145 kHz, 180 kHz에서는 null mode가 출현하였다. 특히, Fig. 5에 나타난 평균반사강도의 주파수 의존성을 종합적으로 고찰해 볼 때, 갑오징어의 갑 자체에 대한 echo 응답은 갑을 제외한 다른 생체기관에 대한 echo 응답에 비하여 매우 월등하게 우세하기 때문에 외투강, 두부, 다리, 촉수, 안구, 부리 등에 대한 echo 응답이 갑에 대한 echo 응답에 masking 되어 거의 부각되지 않고 있음을 알 수 있었다.

한편, Fig. 6에 나타난 데이터를 바탕으로 음향 echo 에너지의 생성에 대한 갑의 기여도를 분석한 결과는 Table 3 및 Table 4와 같다. Fig. 6과 Table 4는 Table 2에 나타난 4 마리의 갑오징어에 대한 echo 응답과 이들 실험에 사용한 갑오징어로부터 추출된 갑 자체에 대한 echo 응답특성을 비교, 분석한 결과이다. 실험에 사용한 갑오징어(갑)의 L/λ 값은 9.07-25.49 (평균 16.28) 범위이었다. 이들로부터 수록한 204개의 측정 데이터를 바탕으로 갑이 존재하는 경우(\circ)와 갑이 제거된 경우(Δ)에 대한 echo energy ($\sigma\lambda^2$)의 주파수(L/λ) 의존성 패턴을 비교해 본 결과, 갑이 존재하는 상태에 대한 $\sigma\lambda^2$ 값은 34.20-773.72의 범위로서, 그 평균 값은 191.12이었다. 반면, 갑 자체에 대한 $\sigma\lambda^2$ 값은 34.20-773.72의 범위로서, 그 평균 값은 181.81이었다. 즉, 갑이 존재하는 경우에 대한 echo energy가 갑 자체에 의한 echo energy 보다 약 5% 더 컸다. 이들의 결과로부터 갑오징어의 음

Table 4. The contribution of cuttlebone on the wavelength normalized backscattering cross section ($\sigma\lambda^2$) from golden cuttlefish *Sepia esculenta*

Species	Wavelength n. length (L/λ)	Wavelength n. cross section ($\sigma\lambda^2$)	CB contribution	No. of data
Golden cuttlefish	16.28	191.12	0.9513	204
Cuttlebone	16.28	181.81		

L , mantle length; λ , wavelength; σ , backscattering cross section; CB, cuttlebone.

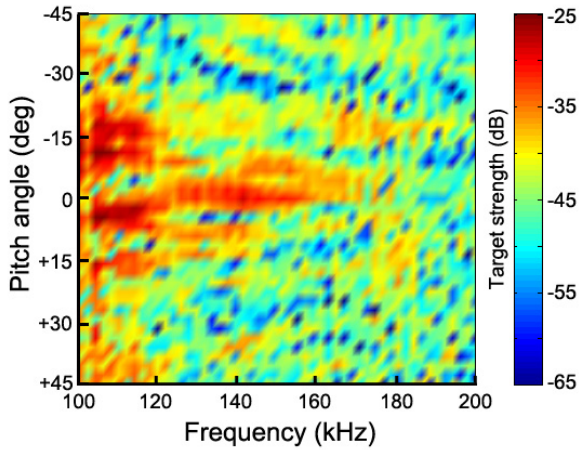


Fig. 7. Pitch angle dependence of target strength as a function of frequency for a Japanese flying squid *Todarodes pacificus* (mantle length 215 mm, weight 230 g). The measurement of broadband echoes was conducted in steps of about 3° over the pitch angle range of $\pm 45^\circ$ relative to dorsal incidence.

향산란특성에 대한 갑의 기여도는 약 95% 정도라 판단된다.

한편, 살오징어와 갑오징어에 대한 음향산란특성을 비교, 분석할 때, 가장 먼저 주목한 생체기관은 살오징어의 pen과 갑오징어의 갑이다. 이들 두 조직은 기본적으로 chitin 질의 유기물질로 구성되어 있지만, 오징어의 pen은 매우 유연한 생체조직으로서, 밀도는 외투막보다 커서 1.085-1.235 g/m^3 (평균밀도 약 1.151 g/m^3)의 범위이다(Becker and Warren, 2015). Madsen et al. (2007)이 오징어로부터 연골 뼈(pen), 안구, 부리 등의 부위를 제거하기 전과 후에 대한 반사강도를 조사한 바에 따르면, 음향산란에 가장 크게 기여하는 요소는 외투막 근육(muscular mantle)과 지느러미(fin)이고, 뼈, 안구, 부리의 기여는 외투막 근육과 지느러미에 비해 매우 작았다. 본 연구에서는 이 점에 주목하여 살오징어에 대한 100-200 kHz의 주파수 범위에 대한 echo 응답특성을 측정하고, 이것을 갑오징어의 echo 응답특성과 비교, 분석하였다. 이를 위해 살오징어에 대한 echo 응답특성의 자세각 및 주파수 의존성을 분석한 결과는 Fig. 7-Fig. 9와 같다. Fig. 7은 외투장 215 mm, 체중 230 g의 살오징어를 대상으로 자세각에 따른 echo 신호의 주파수 응답 패턴을 구한 결과이다. Fig. 8은 $\pm 20^\circ$ 의 자세각 범위에 대하여 추정된 평균 반사강도의 주파수 의존성으로서, ●은 측정 데이터이고, 적색의 점선은 이들 반사강도 데이터의 스플라인 근사곡선이다. 또한, 살오징어의 100-200 kHz의 주파수 범위에 대한 echo 응답의 주파수 의존성을 분석한 결과는 Fig. 9와 같다. Fig. 9에서는 음향산란단면적(σ)과 살오징어의 갑장(L)을 각각 파장(λ)으로 정규화하여 나타내었는데, 종축은 음향산란단면적을 파장의 2승으로 정규화한 값(σ/λ^2)이고, 횡축은 살오징어 갑장을 파장으로 정규화한 값(L/λ)이다. 먼저, Fig. 7에 나타난 살오징어의 자세

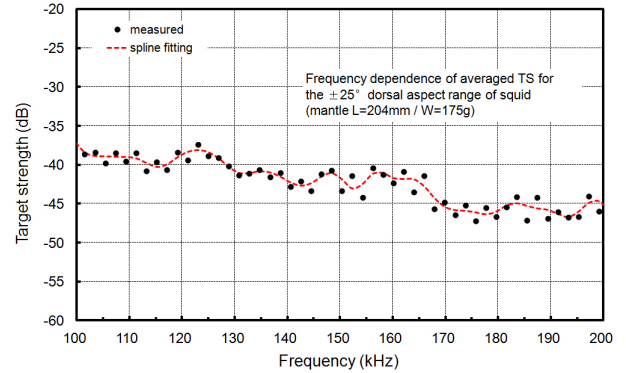


Fig. 8. The frequency dependence pattern of mean target strength (TS) for a Japanese flying squid *Todarodes pacificus* (mantle length 215 mm, weight 230 g). The tilt angle-averaged frequency dependence curves of TS were derived by fitting a set of echo data points with a spline curve using a least-squares algorithm based on the mean echo amplitude averaged over the pitch angle range of $\pm 20^\circ$ at each frequency.

각에 따른 echo 응답의 주파수 의존성을 살펴볼 때, pen을 체내에 갖고 있는 살오징어에 있어서는 Fig. 4a의 갑오징어와는 다르게 음파가 등 방향에 수직으로 입사하는 자세각 부근에서 뚜렷한 echo 응답이 출현하지 않았다. 다만, 저주파수 영역에서는 $\pm 20^\circ$ 자세각 범위에서 비교적 강한 echo 응답이 출현하였지만, 갑오징어에서와 같이 head-up과 head-down 영역에 대칭적으로 출현하던 peak 및 null contour 패턴은 관찰할 수 없었다. 또한, echo 신호가 강하게 나타나는 peak contour와 약하게 나타나는 null contour의 궤적이 높은 주파수를 향해 수렴해 가는 경향도 관찰할 수 없었다. 이와 같은 현상은 pen과 주변의 생체조직 사이의 밀도 및 음속 contrast의 불연속 경계면이 뚜렷하게 형성되지 않아 이들 생체기관으로부터의 echo 성분의 보강 및 상쇄 간섭이 충분히 발생하지 않았기 때문이라 판단된다.

Fig. 8에서 살오징어(●)의 100-200 kHz의 주파수 범위에 대한 평균반사강도는 -41.5 dB이었다. 특히, 100-130 kHz 구간의 저주파수 영역에서는 -39 dB 부근에서 완만하게 변동하였지만, 130-170 kHz의 주파수 구간에서는 -40 dB로부터 -45 dB 까지 감소한 후, 170 kHz 이후의 고주파 영역에서는 -47 dB 부근에서 완만하게 변동하는 경향을 나타내었다. 이와 같은 변동 특성은 Fig. 5의 갑오징어에 대한 반사강도의 주파수 의존성과 매우 큰 차이를 나타내었다. 또한, Fig. 9에서 살오징어에 대한 echo 응답을 측정 후, echo energy (σ/λ^2)의 주파수(L/λ) 의존성 패턴을 분석한 결과, 살오징어의 L/λ 값은 12.79-30.27 (평균 21.04)의 범위이었고, 이 범위에서 수록한 255개의 측정 데이터를 바탕으로 추출한 σ/λ^2 값은 3.07-39.51의 범위로서, 그 평균 값은 9.51이었다

한편, 갑오징어의 갑은 단단한 강성(stiffness), 다공성(porosity) 및 투과성(permeability) 조직으로서, 전부 체임버에 수용

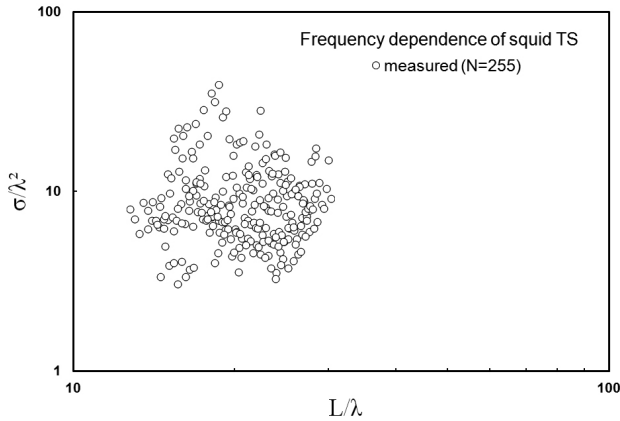


Fig. 9. The frequency-dependent characteristics of target strength (TS) for a Japanese flying squid *Todarodes pacificus* (mantle length 215 mm, weight 230 g).

된 gas 양과 후부 체임버에 수용된 액체 양의 비율에 따라 그 밀도가 0.55-0.65 g/m³이 범위에서 변한다(Willmer et al., 2005). 특히, 이들 체임버에 수용된 gas나 액체는 서로 인접하는 체임버로 자유롭게 이동하는 투과성을 갖고 있기 때문에 중성부력을 유지하기 위해 gas나 액체가 체임버 사이를 이동하지만, 그 평균밀도는 약 0.60 g/m³ 정도이다, 만일, 체임버 공간의 10% 정도가 액체로 채워지면, 갑의 밀도는 0.5 g/m³ 정도가 되고, 30% 정도가 액체로 채워지면 갑의 밀도는 0.7 g/m³까지 증가한다(Denton and Gilpin-Brown, 1961). 따라서, 이와 같은 갑의 밀도 변화는 주위 매질과의 밀도 및 속도 contrast의 변화를 유발시켜 음향산란신호의 변동을 초래한다. 반면, 살오징어에는 갑오징어의 갑과 유사한 골격조직인 pen이 존재하지만, 이것은 유연하면서도 연골조직과 유사한 뼈 조직(chamber shell)이기 때문에 갑과 같은 기능은 거의 없다. 따라서, 살오징어의 어체 밀도는 해수 보다 약 4% 더 커서 항상 음성부력(negative buoyancy)을 갖게 되므로, 어떤 수심에 머무르기 위해서는 끊임없이 움직여야 한다. 이에 반해 갑오징어에 대한 갑의 체적은 전체 몸체 체적의 약 9.3%로서, 갑을 제외한 몸체의 무게는 해수보다 약 4% 정도 더 무겁다(Denton and Gilpin-Brown, 1961; Denton and Taylor, 1964). 그러나, 갑오징어에 존재하는 갑이 약 4%의 부력을 제공하기 때문에 어느 수심에서도 중성부력(neutral buoyancy)을 유지할 수 있어 유영행동을 할 때, 에너

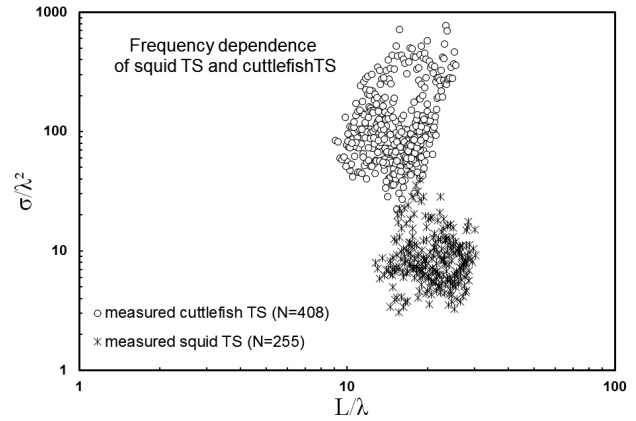


Fig. 10. Comparison of frequency-dependent characteristics of target strength for 5 samples of Japanese flying squid *Todarodes pacificus* and 8 samples of golden cuttlefish *Sepia esculenta*.

지의 소비를 절약할 수 있다(Willmer et al., 2005).

따라서, 중성부력을 유지하기 위해 갑에 수용되는 gas와 액체의 비율은 갑오징어의 echo 응답특성과 밀접한 관계가 있기 때문에 본 연구에서는 이 점에 주목하여 갑오징어와 살오징어의 echo 응답특성을 비교, 분석하였는데, 그 결과는 Fig. 10 및 Table 5와 같다. Fig. 10과 Table 5는 Table 1에 나타난 5 마리의 살오징어(평균갑장 201 mm)와 8 마리의 갑오징어(평균갑장 157 mm)을 대상으로 측정된 음향산란신호의 자세각-주파수 응답특성을 비교, 분석한 것이다. 실험에 사용한 살오징어(*)의 L/λ 값은 12.79-30.27 (평균 21.26) 범위이었고, 갑오징어(○)에 대한 L/λ 값은 9.07-25.49 (평균 15.77) 범위이었다. 살오징어로부터 수록한 255개의 측정 데이터를 바탕으로 echo energy (σ/λ²)의 주파수(L/λ) 의존성 패턴을 비교해 본 결과, σ/λ² 값은 3.07-39.51의 범위로서, 그 평균 값은 9.51이었다. 반면, 갑오징어에 대한 σ/λ² 값은 22.29-773.72의 범위로서, 그 평균 값은 136.10이었다. 즉, 살오징어에 대한 echo energy는 갑오징어에 대한 echo energy의 약 7%를 나타내었다.

일반적으로 갑오징어의 갑 내부의 체임버 구조는 인간의 해면골(cancellous bone)과 같이 수많은 공극(pore)으로 형성되어 있고, 해면 골에 대한 음속은 공극율의 변화에 따라 변동한다. 이 공극률(porosity)이 80%일 때, 저속파(slow wave)의 음속은 약 1100 m/s로서 가장 빠르고, 공극률이 증가함에 따라 점차 갑

Table 5. Relationship between wavelength normalized fish length (L/λ) and wavelength normalized backscattering cross section (σ/λ^2) for Japanese flying squid *Todarodes pacificus* and golden cuttlefish *Sepia esculenta*

Species	Wavelength n. length (L/λ)	Wavelength n. cross section (σ/λ^2)	B/A	No. of data
Golden cuttlefish	15.77	136.10 (A)	0.0699	408
Japanese flying squid	21.26	9.51 (B)		255

L, mantle length; λ, wavelength, σ, backscattering cross section.

소하는 경향을 나타내는데, 갑오징어 갑의 공극률에 해당하는 93% 부근에서의 음속은 약 900 m/s가 된다(Yoon et al., 2012). 실제 인간의 해면골은 전체가 액체로 채워진 다공성의 뼈이지만, 갑오징어의 갑은 다공성의 탄산칼슘(calcium carbonate) 재질의 매우 가벼운 뼈로서, 앞쪽의 체임버에는 gas로 채워져 있고, 뒤쪽의 체임버에는 액체로 채워져 있다. 이 때문에 갑오징어 갑에 대한 음속은 인간의 해면 골에 대한 음속과 약간 다른 값을 나타낼 것으로 판단되지만, 본 연구에서 주목한 것은 갑오징어의 갑과 같은 다공성의 뼈에서는 공극률, 즉, 전체 체적에 대한 gas나 액체가 들어 있는 공극, 또는 체임버의 체적 비율에 따라 음속이 변한다는 점이다(Yoon et al., 2012; Lee et al., 2007). 또한, 갑오징어의 갑은 형태학적으로 상부의 외피(dorsal shield)와 하부의 내부 공극(lamellar matrix)으로 이루어져 있다. 이들 외피와 내부 공극을 구성하는 주요 유기성 성분(organic component)은 모두 키틴-단백질 복합물로서, 내부 체임버에 대한 이 복합물 성분의 비율은 그 무게의 3-4.5%를 점유한다. 또한, 갑의 외피에서는 키틴-단백질 복합물이 그 무게의 30-40%를 차지한다(Birchall and Thomas, 1983; Gutowska et al., 2010). 이들의 석회질(탄산칼슘) 때문에 갑은 외부의 압력에도 쉽게 손상되지 않고 견딜 수 있는 압축강도(약 1.1 Mpa)를 지니고 있어 갑오징어의 몸체를 지탱하는 척추골 역할을 하기도 한다(Zhang and Vecchio, 2013). 특히, 갑의 외피는 내부 체임버(공극)를 덮고 있는 두껍고 단단한 껍질로서, 3층으로 구성되어 있다. 즉, 가장 바깥의 외피 층은 두께 약 1 mm의 석회화된 껍질 층이고, 중간층은 경화된 키틴질의 두께 약 0.3 mm의 섬유상의 층이며, 내피 층은 얇은 석회질 층이다. 특히, 갑의 외피는 틈새가 없는 매우 견고한 비다공성 층(non-porous layer)으로서 갑각류의 껍질과 같은 유기성 성분을 포함한다(Birchall and Thomas, 1983). 이 때문에 주위 매질(해수)과의 음향 임피던스의 불연속 경계층이 매우 뚜렷하게 형성되는 관계로 갑의 표피층으로부터 매우 강한 음향 산란신호가 생성된다. 한편, 갑의 외피 하부의 내부 공극 영역은 키틴을 포함하는 석회질(탄산칼슘)의 평편한 판막(lamellar sheet)과 이들 판막을 수직으로 지탱하는 격벽(pillar)에 의해 수많은 체임버가 형성되어 있는데, 판막과 격벽의 간격은 각각 약 200-600 μm , 약 100 μm 정도이다(Birchall and Thomas, 1983; Gutowska et al., 2010; Zhang and Vecchio, 2013). 향후에는 본 연구의 성과를 바탕으로 갑오징어에 대한 음향산란 파라미터 중에서 갑의 외피 하부에 위치하는 수많은 체임버, 즉, 공극의 존재와 크기, gas와 액체의 분포 위치와 비율, 주위 매질과의 밀도 및 음속 contrast, 갑오징어 자세 등에 따른 echo 응답특성의 변화를 구명하기 위한 연구를 수행할 계획이다.

한편, 갑오징어로부터 갑을 제거한 경우나, 또는, 살오징어로부터 pen을 제거한 경우, 이들 어종으로부터의 echo 신호를 생성하는 주요 음향산란인자로서 검토되어야 할 생체요소는 외투막(mantle)과 두부(head)이다. 만일, 이들 어종에 대한 외투

막과 두부에 의한 육질의 구성성분이 서로 다르다면, 주위 매질과의 임피던스 contrast에도 차이가 존재할 것이다. 이 경우, echo 신호의 산란특성에도 변화를 초래할 것으로 판단된다. 갑오징어 및 살오징어의 외투막에 대한 구성성분은 단백질(protein), 지방(fat) 및 회분(ash) 등으로서, 갑오징어의 두부 및 외투막에 대한 100 g 당 단백질, 지방, 회분의 구성비율은 각각 13.16-13.51%, 0.8%, 0.7-0.9%이고(Nurjanah et al., 2012), 살오징어의 경우에는 각각 13.41%, 1.30%, 1.14%로서(Ryu et al., 1992), 이들 두 어종 사이에 큰 차이가 없다. 특히, Fig. 10의 갑오징어와 살오징어에 대한 L/λ 와 σ/λ^2 사이의 관계에서 알 수 있는 바와 같이 조사 대상으로 한 L/λ 값이 서로 중첩되는 구간(13-23)에 대한 σ/λ^2 값은 살오징어보다 갑오징어의 경우에서 매우 크게 나타났다. 이와 같은 현상은 갑오징어의 경우, 몸체보다는 갑에 의한 음향산란이 매우 우세하였기 때문이다. 또한, 해산어류의 육질을 구성하는 성분 중에서 단백질(protein)과 지방성분의 밀도는 각각 1.33 g/m^3 , 0.91 g/m^3 으로서, 이들 성분의 100g 당에 대한 해수 중의 무게는 단백질이 +1.1 g, 지방이 -0.5 g이다(Tait and Dipper, 1998). 따라서, 갑오징어와 살오징어의 외투막은 기본적으로 해수(1.027 g/m^3) 보다 무거워 침강력을 유발시키는 인자로 작용하고, 지방은 부력을 유발시키는 인자로서 작용한다. 그러나, 외투막과 해수 사이에 형성되는 음향 임피던스의 차이는 매우 작아 음향산란에 대한 기여도는 크지 않을 것으로 판단된다.

사 사

이 논문은 부경대학교 자율창의학술연구비(2019년)에 의하여 연구되었음.

References

- Au WWL. 1993. Sonar of dolphins. Springer Verlag, NY, U.S.A., 115-139.
- Becker KN and Warren JD. 2015. Material properties of Pacific hake, Humboldt squid, and two species of myctophids in the California Current. J Acoust Soc Am 137, 2524-2532.
- Birchall JD and Thomas NL. 1983. On the architecture and function of cuttlefish bone. J Mat Sci 18, 2081-2086.
- Denton EJ and Gilpin-Brown JB. 1961. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia Officinalis* (L.). J Mar bio Ass UK 41, 319-342.
- Denton EJ and Taylor DW. 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia Officinalis*. J Mar bio Ass UK 44, 203-207.
- Gutowska MA, Melzer F, Portner HO and Meier S. 2010. Cuttlebone calcification increases during expose to elevated seawater $p\text{CO}_2$ in the cephalopod *Sepia officinalis*. Mar Bil 157, 1653-1663. .
- Kang D, Mukai T, Iida K, Hwang DJ and Myoung JK. 2005.

- The influence of tilt angle on the acoustic target strength of the Japanese common squid (*Todarodes pacificus*). ICES J Mar Sci 62, 779-789.
- Lee DJ and Demer DA. 2014. Target strength measurements of live golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) at 70 and 120 kHz. Korean J Fish Aquat Sci 17, 361-367. <http://dx.doi.org/10.5657/FAS.2014.0361>.
- Lee DJ, Kang HY and Kwak MS. 2015. Analysis and classification of broadband acoustic echoes from individual live fish using the pulse compression technique. Korean J Fish Aquat Sci 48, 207-220. <http://dx.doi.org/10.5657/KFAS.2015.0207>.
- Lee DJ. 2016. The influence of cuttlebone on the target strength of live golden cuttlefish (*Sepia esculenta*) at 70 and 120 kHz. Fish Aquat Sci 19, 1-11.
- Lee KI, Humphery VF, Leighton TG and Yoon SW. 2007. Predicted of the modified Biot-Attenborough model for the dependence of phase velocity on porosity in cancellous bone. Ultrasonics 46, 323-330.
- Madsen PT, Wilson M, Johnson M, Hanlon RT, Bocconcelli A, Aguilar de Soto N and Tyack PL. 2007. Clicking for calamari: toothed whales can echolocate squid *Loligo pealeii*. Aquat Biol 1, 141-150.
- NFRDI (National Fisheries Research and Development Institute). 2000. Whales and dolphins off Korean peninsula. Hanguel Graphics, Busan, Korea, 100-101.
- Nurjanah, Mardiono A, Jaecoeb, Nugraha R, Sulastri S, Nurzakhiah and Karmila S. 2012. Proximate, Nutrient and mineral composition of cuttlefish (*Sepia recurvirostra*). Advan J Food Dci Tech 4, 220-224.
- Ponnampalam LS, Collins TJQ, Minton G, Schulz I, Gray H, Ormond RFG and Baldwin RM. 2012. Stomach contents of small cetaceans stranded along the Sea of Oman and Arabian Sea coasts of the Sultanate of Oman. J Mar Biol Assoc UK 92, 1699-1710.
- Ryu HS, Mun SI and Lee KH. 1992. Changes in quality of seasoned and smoked squid during processing. Bull Korean Fish Soc 25, 406-412.
- Tait RV and Dipper FA. 1998. Elements of marine ecology. Butterworth-Heinemann, Oxford, U.K., 127-134.
- Wahlberg M, Jensen FH, Soto NA, Beeholm K, Bejder L, Oliveira C, Rasmussen M, Simon M, Valladsgaard A and Madsen PT. 2011. Source parameters of echolocation clicks from wild bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus* and *Tursiops truncatus*). J Acoust Soc Am 130, 2263-2274.
- Willmer P, Stone G and Johnston I. 2005. Environmental physiology of animals. Blackwell Publishing, Oxford, U.K., 419-420.
- Yoon YJ, Chung JP, Bae CS and Han SY. 2012. The speed of sound through trabecular bone predicted by Biot theory. J Biomech 45, 716-718.
- Zhang X and Vecchio KS. 2013. Conversion of natural marine skeletons as scaffolds for bone tissue engineering. Front Mater Sci 7, 103-117.