

누에나방 (*Bombyx mori*) 성충의 생존시수에 따른 지방체 세포의 미세구조 변화

Age-Related Ultrastructural Changes in Fat Body of Silkworm Adult, *Bombyx mori*

강필돈 · 류강선 · 손흥대¹

Pil Don Kang, Kang Sun Ryu and Hung Dae Sohn¹

Abstract - This study was carried out with two types of silkworm, *Bombyx mori*, adults having different life span: long life span (adult living for more than fifteen days; **LLS**), and short life span (adult living less for than five days; **SLS**). The fine structures of fat body cells in the young and the senescent males and females were compared in an attempt to elucidate the aging physiology of the silkworm adult. In **SLS**, there were many rough endoplasmic reticula (RER) and glycogen granules in the female cytoplasm, whereas the smooth endoplasmic reticula (SER) were observed in the male cytoplasm. Also in **SLS**, the mitochondria were swollen and had many poor osmiophilic inclusions (fatty degeneration) at three days after emergence. In **LLS**, compared to **SLS**, comparatively normal mitochondria and nuclear membrane were observed in even five day old female. In fifteen day old **LLS** female, however most of cell membranes were disappeared and mitochondria were abnormally expanded. Many fat granules were observed in the cytoplasm of ten day old male (**LLS**) which died with full autophagic vacuole (AV) collapsed at fifteen days. Therefore, it is suggested that **SLS** type is recommended for the study of aging tissue, because it is easier to monitor the changes in tissue structure.

Key Words - Silkworm, *Bombyx mori*, Aging, Ultrastructure, Fat body

초 록 - 본 연구는 서로 다른 수명 패턴을 갖고 있는 누에성충 중 두가지 타입을 이용하여 수행되었다. 장명품종 (성충 수명이 15일 이상; **LLS**), 단명 품종 (성충 수명이 5일 미만; **SLS**). 누에성충의 노화 생리를 밝히기 위해 장단명 암수에 있어서의 지방체 미세구조를 비교해 보았다. 단명 품종에 있어서는, 암컷에는 조면소포체 및 글리코겐 과립이 세포질내에서 다량 확인된 반면, 수컷에는 활면소포체만이 세포질내에서 발견되었다. 또한 단명품종에 있어서는, 성충 3일째 이후 미토콘드리아의 용적이 비대해지는 경향을 보였으며, 많은 지방구 퇴화가 관찰되었다. 단명품종에 반해 장명품종에서는, 성충 5일째의 암컷은 비교적 정상적인 미토콘드리아와 핵막이 관찰되었다. 성충 15일째에 이르러서야 대부분의 세포막이 사라졌고 미토콘드리아가 비정상적으로 비대해졌다. 장명품종 수컷 (성충 10일째)의 세포질내에서 다량의 지방과립이 관찰되었으며, 이 개체는 성충 15일째에 세포내용물이 모두 고갈되어 사망하였다. 따라서, 금후 수명에 관한 조직 연구를 위해서는 조직의 변화상을 관찰하기 용이한 단명품종이 적절할 것으로 사료된다.

검색어 - 누에나방, 수명, 노화, 미세구조, 지방체

일반적으로 세포는 소위 aging에 의해 기능을 발현하고, 또 aging에 의해 노화하여 결국 퇴화 붕괴한다.

이와 같은 죽음을 생리적세포사 (physiological cell death)라고 한다. 곤충의 지방체는 영양물질의 저장소

농촌진흥청 농업과학기술원 잠사곤충부 (Department of Sericulture & Entomology, National Institute of Agricultural Science & Technology, RDA, Suwon 441-100, Korea)

¹ 동아대학교 생명자원과학대학 (College of Natural Resources and Life Science, Dong-A University, Pusan 604-714, Korea)

인 동시에 물질대사의 중심장소로 알려져 있다. 지방체에 관한 연구는 Buys(1924)의 형태학적 연구를 시작으로 Gilmour(1961)와 Urich(1961)의 지방체에서의 물질대사, 지방체의 세포학적 연구(Bishop, 1958; Gaudecker, 1963; Locke and Collins, 1965; Walker, 1965)들이 있다. 곤충의 지방체 세포에는 단백질과 글리코겐이 많이 축적되어 있고, 絶食 또는 攝食에 의해 단백질 및 glycogen은 급속한 감소 혹은 증가를 보인다(Wigglesworth, 1942, 1965, 1967). 누에나방(*Bombyx mori*)에 있어서도 이와 같은 현상이 나타나 절식에 의해 글리코겐량은 급속하게 감소되며(Horie, 1961), 한편 5령 후기의 지방체 세포에는 혈림프 단백질 중 주로 저장단백질이 합성되는 것으로 알려지고 있다(Shigematsu, 1960).

완전변태를 하는 곤충은 변태기간 중에 심한 組織解離와 組織形成을 하기 때문에 세포학적 연구에 많은 관심의 대상이 되어 왔다. 이러한 組織更新 현상은 곤충 특유의 것으로, 특히 지방체는 물질대사의 중심기관으로 변태에 따라 형태적 변화가 심한 조직으로 알려지고 있다. 즉, 조직의 발달이 잘 이루어진 유충의 지방체는 蛹時期에 일단 조직해리 현상을 나타내다가 성충시기에 다시 재구성되는 것으로 알려져 있다(Horie, 1961). 누에성충의 지방체 세포에 관해서 Waku and Sumimoto(1969)는 수컷의 경우 蛹後期에 재구성되어진 지방조직의 세포가 작게 블록화하여 腹部皮下 및 體腔에 충만하지만 蛋白質顆粒은 소실되며, 핵은 작은 별모양이고, 基底膜은 명료한 막으로 존재한다고 밝혔다. 암컷의 지방체 조직은 매우 빈약하여 복부피하에 작은 덩어리를 형성하여 존재할 뿐, 복부체강 및 胸部에는 전혀 존재하지 않는다고 하였다. 지방체 세포의 대사 활성은 체액내의 단백질, 지방, 탄수화물의 恒常性 유지를 포함한다(Keeley, 1985). 나비목 유충과 성충의 지방체는 발육단계에 따라 특수한 기능을 갖는다. 즉 유충의 지방체는 혈림프 단백질을 그리고 암컷 성충의 지방체는 卵黃蛋白質을 주로 생산한다(Haunerland and Shirk, 1995). 누에의 vitellogenin은 지방체에서 합성되어져 혈액중으로 분비되어진 후 난모세포에 들어간다고 보고하고 있다(Doira & Kawaguchi, 1972; Ono et al., 1975). 전자현미경에 의한 곤충 지방체 세포의 형태학적 연구에 많은 진전을 보여, 變態時의 *Calpodex ethlius*와 누에나방에서 성충의 지방체는 유충의 지방체세포 중 蛹時期의 組織崩壞로 부터 잔존하는 세포로부터 만들어지는 사실을 확인하였다(Waku and Sumimoto, 1969). 또한 발육에 따른 누에나방 지방체 세포의 미세구조 및 기능의 변화를 구명하기 위해 유충기로부터 蛹時期에 이르기까지 지방체 세포를 관찰한 결과 脂肪小球와

글리코겐 과립이 蛹時期에 상호 매우 밀접한 관계가 있는 것으로 보고되고 있다(Mori et al., 1970). 곤충의 수명에 따른 조직학적 변화에 관한 많은 연구보고가 있었으나 대부분은 파리목 곤충(초파리류: *Drosophila*, 집파리류: *Musca*, 금파리류: *Phormia*, 검정파리류: *Calliphora*)을 대상으로 하고 있다. 이들의 주요 관찰의 대상조직은 날개근육으로 곤충의 노화에 따르는 消盡過程을 관찰하고 있다(Rockstein and Bhatnagar, 1965; Simon et al., 1969; Takahashi et al., 1970; Miquel, 1971; Johnson and Rowley, 1972; Webb and Tribe, 1974; Sohal, 1976; Turturro and Shafiq, 1979). 밀들이과(*Panorpidae*)는 파리목 곤충의 경우와 달리 초기성충의 지방체에 지질이 풍부한 편이다(Miquel et al., 1972; Sohal, 1973).

그러나 파리목 곤충의 지방체에 풍부한 글리코겐은 밀들이과의 어린幼蟲 및 老熟成蟲의 지방체에서는 관찰되지 않았다. 집파리의 노숙 성충의 지방체에서 지질의 증가가 보고되고 있다(Sohal, 1973). 우화 1일째의 성충 지방체에는 電子密度가 높은 封入體와 밀도가 낮은 봉입체가 혼재 해 있다. 이들 봉입체는 지질로서 전자밀도가 높은 봉입체는 不飽和 脂肪球이다. 우화 91일째 된 노숙 성충의 지방체에서는 매우 커진 포화 지방구가 발견되는데, 이는 인접한 지방구들간의 合體에 의해 형성되는 것으로 확인되었다(Collatz and Collatz, 1981).

그밖에 집파리의 幼蟲 및 노숙 수컷 성충 뇌의 신경세포 밀도에서 우화 3일과 30일 성충간에 유의성이 인정되고 있으며(Sohal and Sharma, 1972), 노령화가 진전될수록 세포수의 감소와 더불어 리보솜의 감소 및 세포의 변성이 나타나는 것으로 보고되고 있다(Sohal and Sharma, 1972). 한편 암컷 집파리의 우화 37일과 68일의 성충 등날개근육의 미세구조 변화상에서 글리코겐 입자의 감소와 미토콘드리아의 크리스타 밀도가 약 55% 감소한다는 연구보고도 있다(Turturro and Shafiq, 1979).

이와 같이 곤충의 수명에 따른 지방체세포의 조직 미세구조 변화에 대해서 많은 보고가 있지만 암수와 장단명 품종에 따른 연구 등 우화 후 먹이 섭취가 중단된 누에나방과 같은 곤충에서의 관찰은 전혀 없었다.

따라서 누에나방의 경우는 세대가 짧고, 크기가 작고, 저비용으로 개체수를 많이 확보할 수 있고, 취급이 용이하며 사육면에서의 유리성과 유전형질이 잘 조사되어 있다는 점에서 앞으로의 수명 관련 실험곤충으로서의 장점이 있다. 이에 본 연구에서는 누에나방 장단명 품종의 암수별 생명 시수에 따른 조직의 변화상을 조사하고자 연구를 수행하였다.

재료 및 방법

1. 누에나방 품종

본 실험에 사용한 누에나방 품종은 '97년 봄누에때 농촌진흥청 잠사곤충연구소에서 유전자원으로 보존중인 277개 품종에 대하여 성충수명을 조사하여 암수 평균수명이 16.0일인 J037품종을 長命品種으로, 평균수명이 4.3일인 Daizo (*sdi*) 품종을 短命品種으로 사용하였다. 이들 품종의 특징은 長命品種 J037은 백색고치를 짓고 유충기간 23일 3시간, 번데기 암수 평균 1개 무게는 1.65g, 산란수는 530개 정도이고, 短命品種 Daizo (*sdi*)는 담록색 고치를 짓고 유충기간 21일 21시간, 번데기 암수 평균 1개 무게는 1.07g, 산란수는 510개 정도이다. 누에나방의 사육은 1~3령은 온도 25~26°C, 습도 75~80%로 사육하였고, 4~5령은 온도 23~24°C, 습도 65~75%로 사육하였으며, 각 령 1일 3회 뽕잎을 주었다.

2. 성충의 보호

품종별로 번데기를 生殖腺 鑑別法 (암컷: 아랫면 8째 배마디 중앙에 X자 모양 선이 있음, 수컷: 아랫면 9째 배마디 중앙에 작은 점이 한개 있음)에 의해 암수로 구분하고 이후 성충의 시료 채취까지 온도 23~24°C, 습도 70~75% 및 자연광 조건하에서 번데기 및 成蟲을 보호하였다.

3. 지방체 채취

단명품종 Daizo (*sdi*)는 성충 1일, 성충 3일째 채취하였으며, 장명품종 J037은 성충 1일, 성충 5일, 성충 10일, 성충 15일째 암·수별로 固定液 (1% paraformaldehyde)에서 解剖하여 채취하였다.

4. 전자현미경 관찰

1.6% paraformaldehyde와 3% glutaraldehyde가 함유된 0.1 M sodium cacodylate 완충액내에서 해부하여 지방체세포와 표피를 시료로 채취한 후, 3% glutaraldehyde로 고정하고 0.5% sodium cacodylate 완충액으로 충분히 세척한 후, 같은 완충액의 1% osmium tetroxide로 2차 고정하였다. 그후 50, 70, 90, 100%의 에탄올 및 100% 아세톤으로 탈수, Epon 樹脂 (Epon 812)에 包埋, LKB-Ultratome (MT-5000)으로 超薄切片하여 전자현미경 (HU-12A型)으로 관찰하였다.

결과 및 고찰

1. 단명품종 Daizo (*sdi*)의 암컷

성충 1일째의 경우 核內에는 核小體가 크게 응집

되어 있으며, 염색질이 산재되어 있고 核膜은 매우 견재하며 명료하게 2중막으로 관찰되었다 (Fig. 1). 그리고 세포질에는 粗面小胞體와 다수의 미토콘드리아가 잘 발달되어 있고 단백질과 글리코겐 과립이 관찰되고 있다 (Fig. 2). 성충 3일째가 되면 미토콘드리아가 비대해지면서 크리스테의 윤곽이 더욱 뚜렷해지는 반면 성충 1일째에 잘 발달되었던 조면소포체가 거의 소실되고 글리코겐도 관찰되지 않았다 (Fig. 3). 그러나 *Musca domestica* 암컷의 성충에서 잘 발달된 조면소포체와 곤충의 성충 등날개근육에서 관찰되는 글리코겐 및 미토콘드리아 크리스타의 감소 등 (Turturro and Shafiq, 1979)은 Daizo (*sdi*) 성충에서 거의 관찰되지 않았다.

2. 단명품종 Daizo (*sdi*)의 수컷

성충 1일째 수컷의 핵은 암컷의 핵과 달리 응집된 핵소체는 관찰되지 않고 염색질만이 산재되어 있으며 (Fig. 4), 세포질에는 조면소포체 대신 활면소포체만이 관찰되었다. 한편 성충 3일째에는 電子密度가 낮은 지방구가 다수 관찰되었다 (Fig. 5). Collatz and Collatz (1981)는 *Panorpa vulgaris* 성충의 수명에 따른 지방체 세포의 변화에서 성충 1일째는 지방구로 생각되는 전자밀도가 높은 봉입체와 낮은 봉입체가 혼재해 있으나, 91일째 된 성충의 지방체에서는 포화된 지방구 즉 전자밀도가 낮은 봉입체를 확인하여 이들이 퇴화되는 지방구임을 밝혔다. 본 실험에서도 전자밀도가 낮은 거대 지방구가 다수 관찰되고 있는데 이는 이 시기에 이미 성충의 수명이 거의 끝나고 있음을 의미한다고 하겠다.

3. 장명품종 J037의 암컷

장명품종인 J037의 성충 1일째 암컷의 지방체세포에서는 비교적 거대한 단백질과립이 관찰되고 있다 (Fig. 6). 이는 암컷에만 존재하는 卵黃蛋白質이 아닌 과립추출하고 있다. 성충 5일 후에는 단백질 과립은 관찰되지 않으나 핵과 세포질의 큰 변화없이 세포질에는 골지체가 관찰되었다 (Fig. 7). 성충 15일째에도 별다른 변화없이 핵막이 명료한 2중막을 유지하고 있으며 세포질에는 글리코겐이 일부 관찰되고 미토콘드리아가 다소 비대해진 양상을 보이고 있다 (Fig. 8). 이러한 세포상의 변화는 단명품종인 Daizo (*sdi*)에서는 관찰할 수 없었던 장명품종만의 조직학적 특성이었다. 암컷의 장명품종은 경우에 따라 20일 이상 생존하는 개체도 있기 때문에 본 실험에서 채취한 조직의 개체가 15일보다 수명이 긴 개체일 경우 단명품종에서와 같은 뚜렷한 세포상의 변화를 관찰하기가 어려웠을 가능성도 배제할 수 없다.

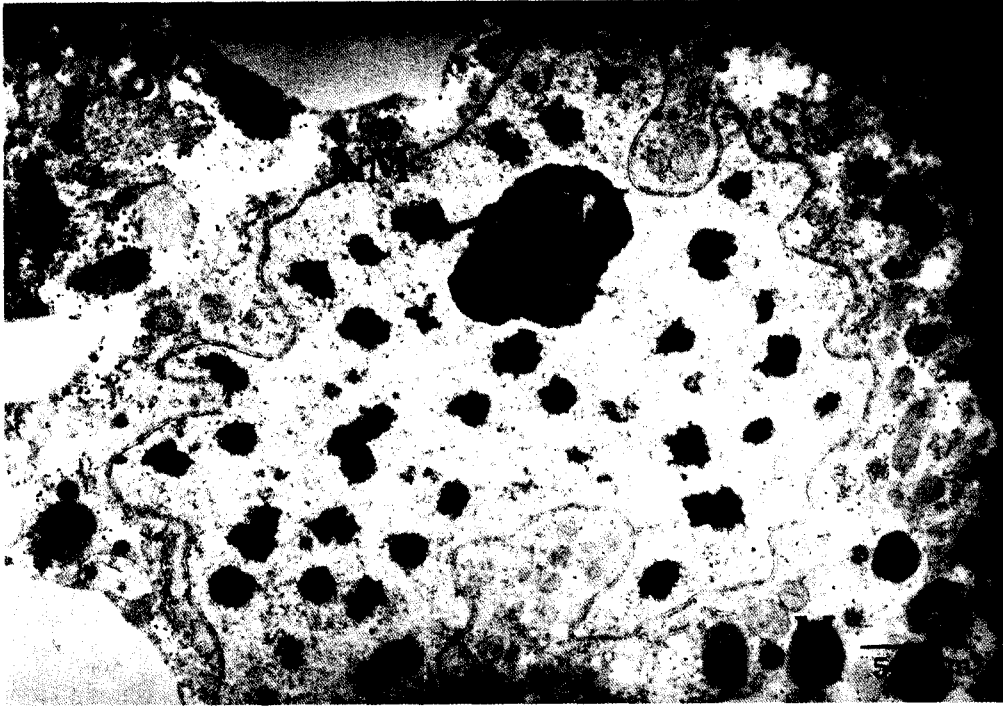


Fig. 1. The fat body from 1-day-old Daizo (*sdi*) variety female adult of silkworm, *Bombyx mori*. The normal nucleus (N), Mitochondria (M) and nuclear membrane (NM) are observed.

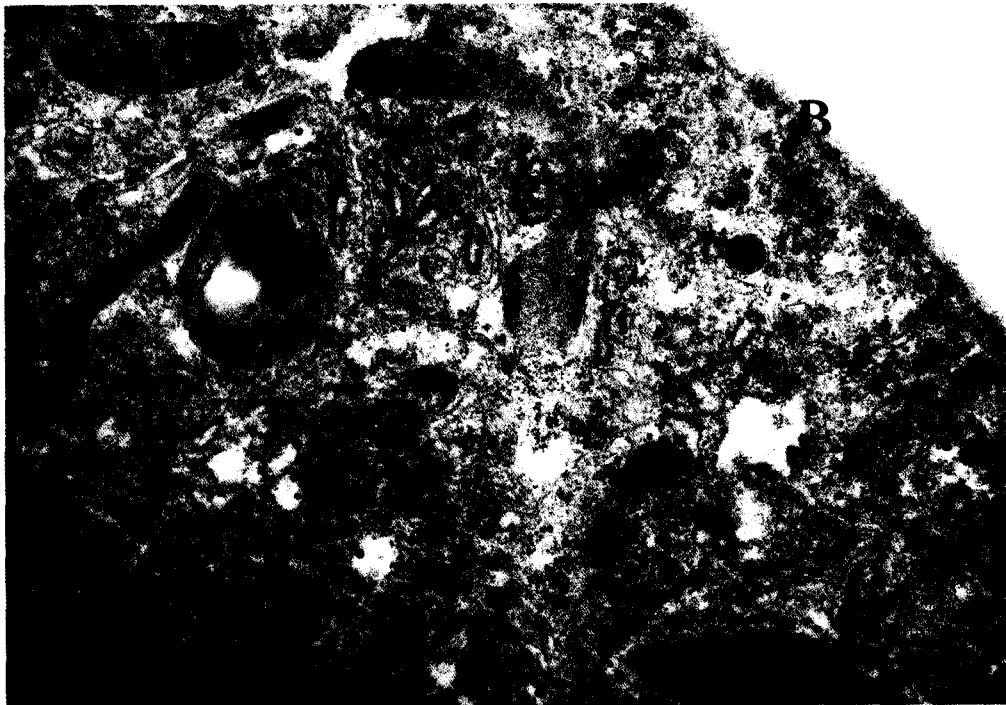


Fig. 2. A part of the cytoplasm enclosed by the basement membrane in a fat body cell from a 3-day-old Daizo (*sdi*) variety female adult of silkworm. The basement membrane (B), glycogen granules (G), rough endoplasmic reticula (RER) and mitochondria (M) are observed.



Fig. 3. A part of cytoplasm in the fat body cell from a 3-day-old Daizo (*sdi*) variety female adult of silkworm. Many glycogen granules (G) and mitochondria (M) are observed in all areas of the cytoplasm.



Fig. 4. The fat body cell from an 1-day-old Daizo (*sdi*) variety male adult of silkworm. Many smooth endoplasmic reticula (SER) are observed in all areas of the cytoplasm. Basement membrane (B), mitochondria (M) and nucleus (N) are observed.

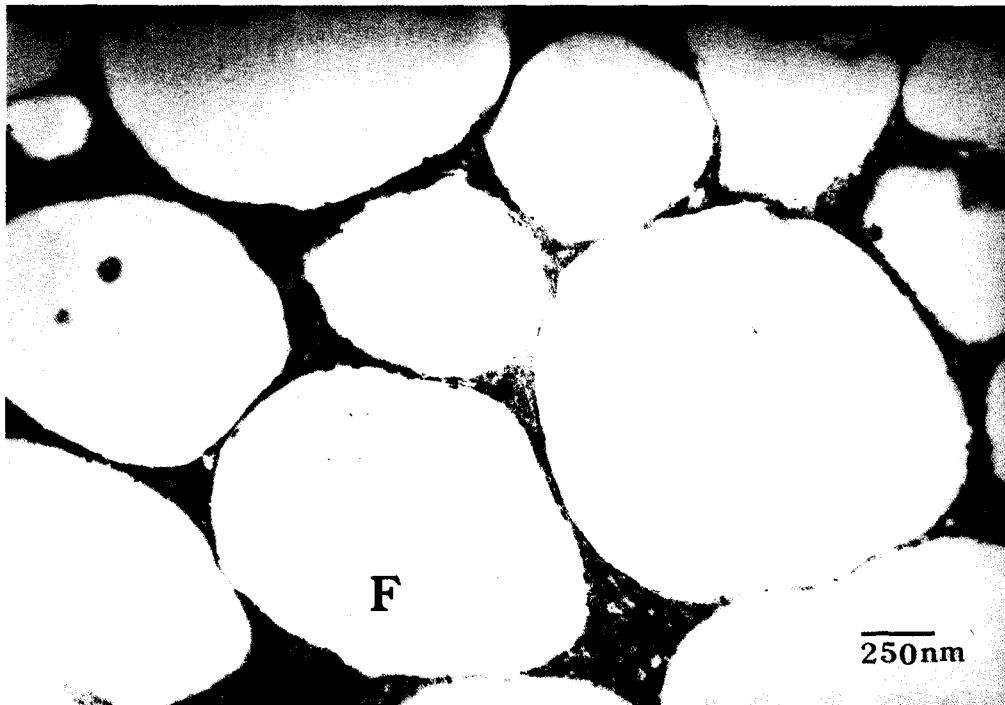


Fig. 5. A part of cytoplasm of fat body cell at a 3-day-old Daizo (*sdi*) variety male adult of silkworm. Fatty (F) degeneration. Many poor osmiophilic inclusions (saturated lipids) are shown. The droplets with saturated lipids are very enlarged and tend to coalesce.

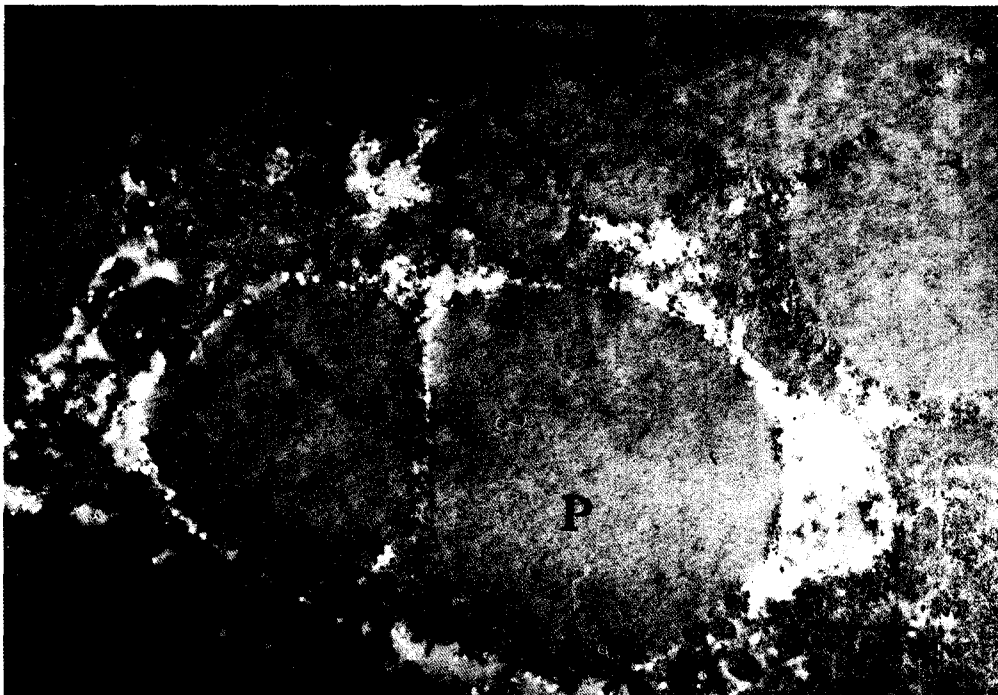


Fig. 6. Fat body cell of an 1-day-old J037 variety female adult of silkworm showing electron-dense bodies assumed as protein granules (P).

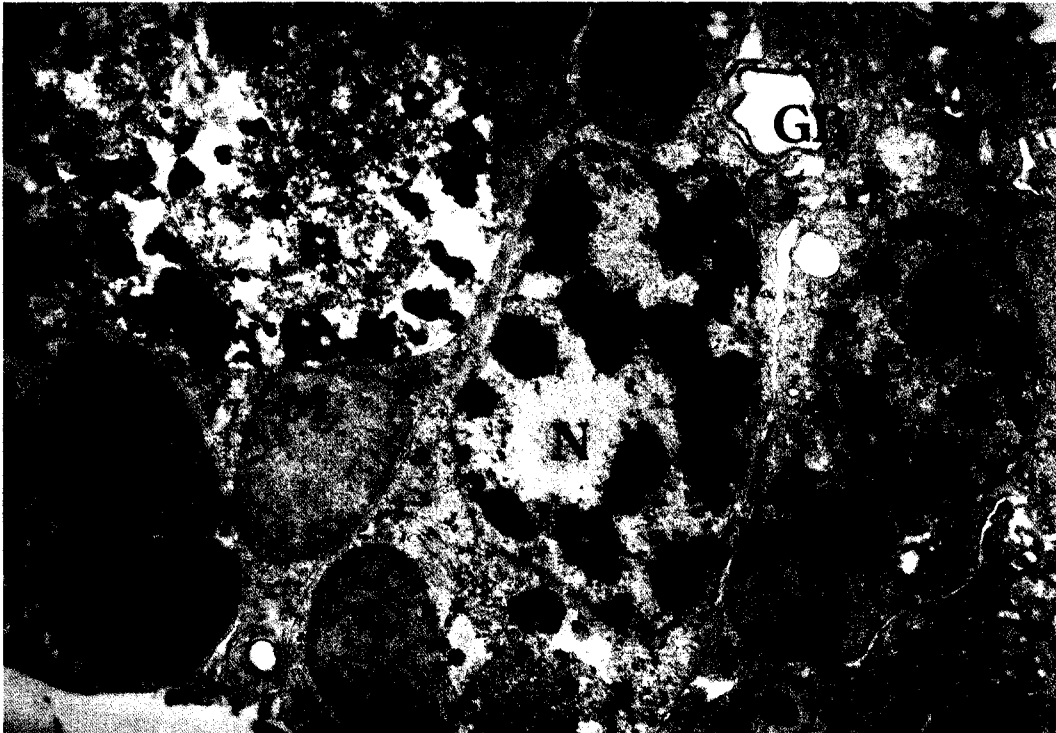


Fig. 7. A part of fat body after 5 days old female at the same variety mentioned in Fig. 6. The normal nucleus (N) has many chromatin. The mitochondria (M) are very enlarged. Golgi body (GB) is seen in the cytoplasm.

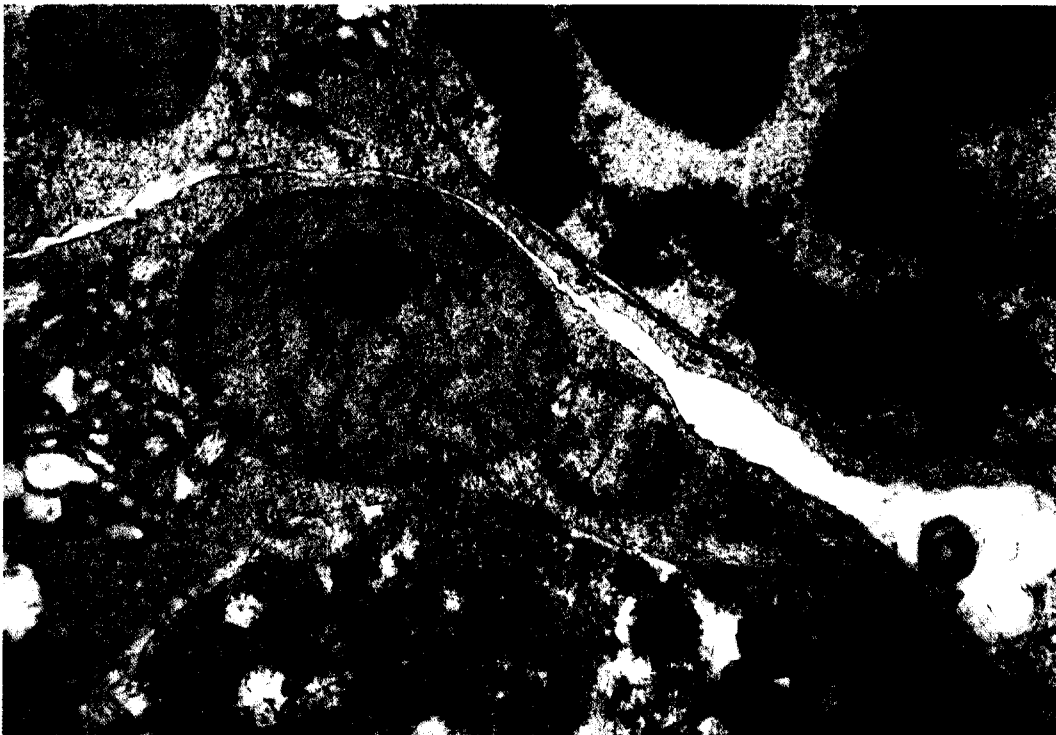


Fig. 8. A part of the fat body after 15 days old female of the same variety mentioned in Fig. 6. The normal nucleus (N) has clear nuclear membrane with double membrane. The mitochondria (M) are very enlarged.

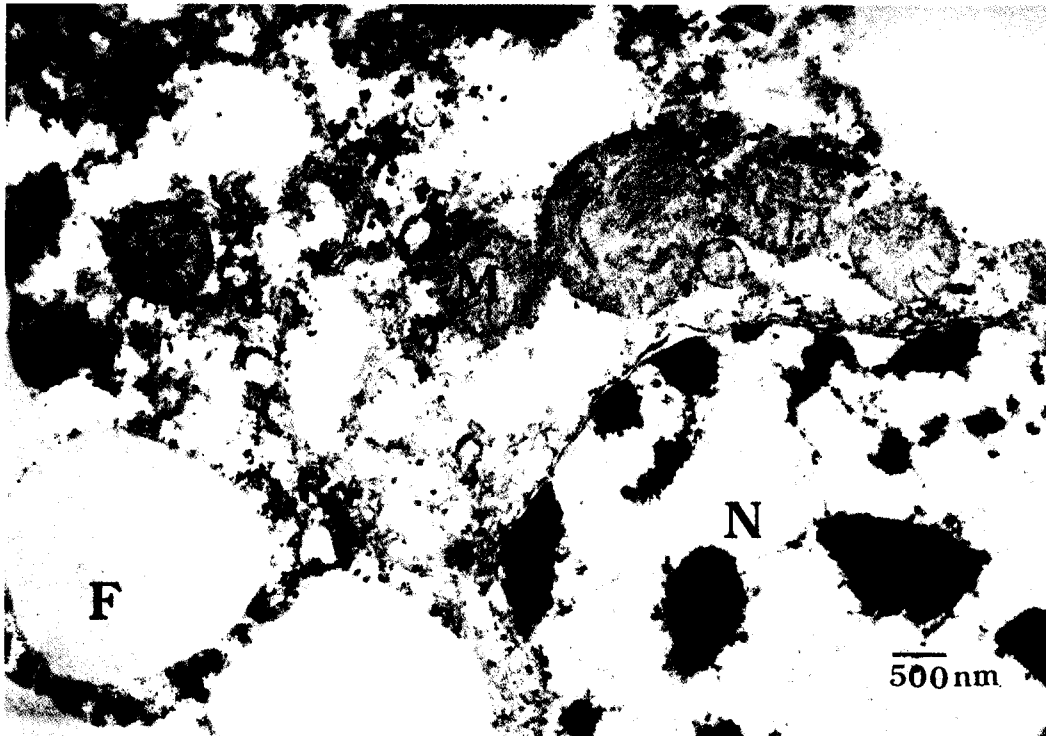


Fig. 9. The fat body from a 5-day-old J037 variety male adult of silkworm. Nucleus (N), fatty granules (F) and mitochondria (M) are shown.

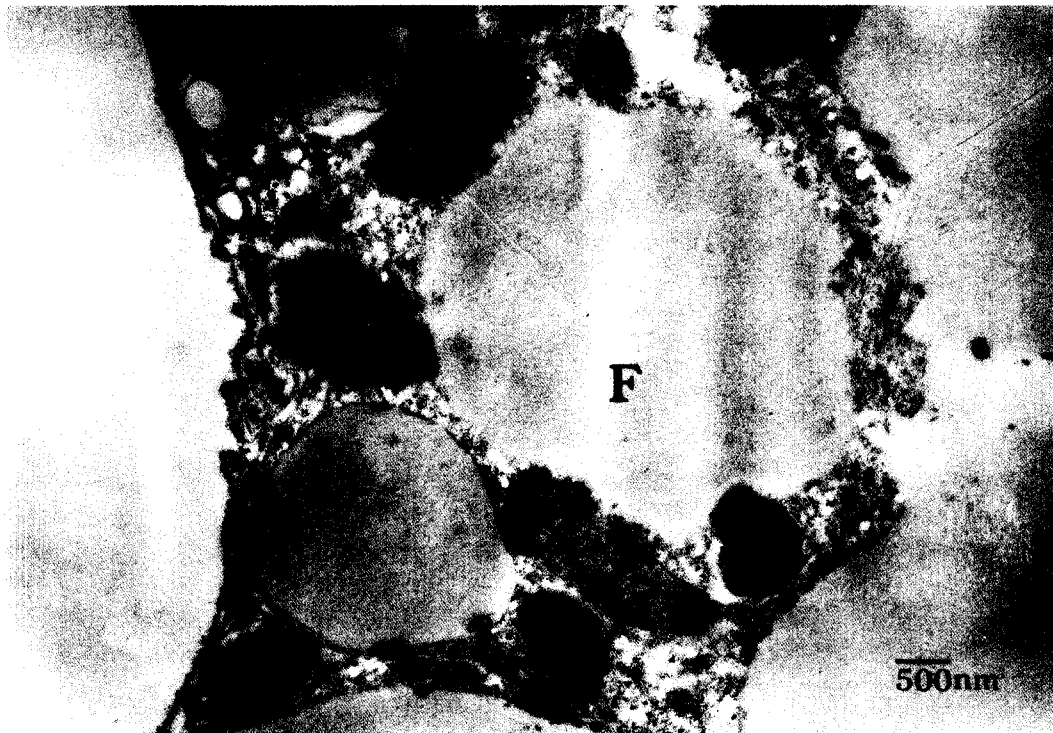


Fig. 10. A part of the fat body after 10 days old male at the same variety mentioned in Fig. 9. Many fatty granules (F) are observed in the cytoplasm.

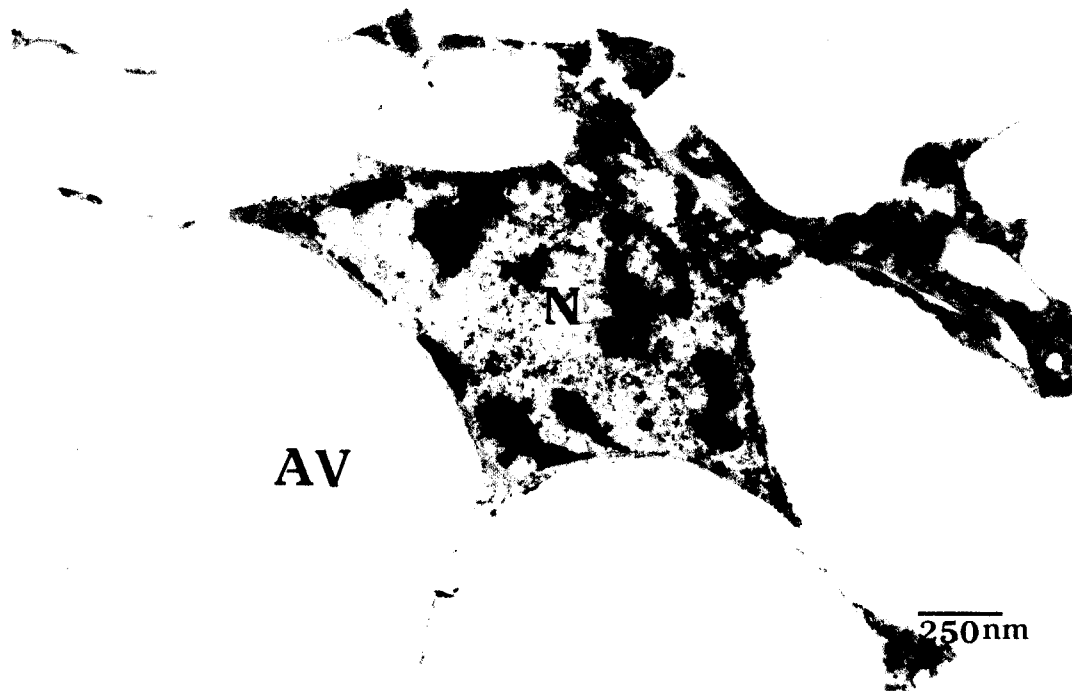


Fig. 11. A part of the fat body after 15 days old male at the same variety mentioned in Fig. 9. Many autophagic vacuoles (AV) are observed in the cytoplasm.

4. 장명품종 J037의 수컷

성충 5일째 지방체 세포의 핵은 정상이며 세포질내의 단백질과립은 관찰되지 않았으나, 불포화지방구가 다수 관찰되었다(Fig. 9). 성충 10일째가 되면 지방구가 더욱 거대해지면서 세포질내에 산재하다가(Fig. 10) 거의 수명이 다하는 성충 15일째에는 거대한 액포와 핵만이 남고 세포질은 거의 붕괴되었다(Fig. 11). 수명이 다해 가는 시점의 지방체세포는 심한 조직의 붕괴와 함께 거대한 액포만이 가득차 있어 죽음에 도달한 조직의 전형적 특성을 보여주고 있다. 이러한 조직상의 특성은 세포질에 리소솜 혹은 리소솜 모양의 소체 축적과 自噬胞 (autophagic vacuole)의 출현에 유도되고 있다는 Hasegawa (1979)의 보고와도 일치하고 있다. 한편, 단백질과립이나 글리코겐과립은 암컷보다 그 양이 현저하게 적은 것으로 판단되며 지방구는 암컷보다 수컷이 많은 것으로 관찰되었다.

인용문헌

- Bishop, G.H. 1958. Nuclear and cytoplasmic changes in the fat body cells of the queen bee during metamorphosis. J. Exp. Zool. 137: 501-516.
- Buyts, K.S. 1924. Adipose tissue in insects. J. Morph. 38: 485-527.
- Collatz, K.G. and S. Collatz. 1981. Age dependent ultrastructural changes in different organs of the mecopteran fly *Panorpa vulgaris*. Exp. Geront. 16: 183-193.
- Doira, H. and Kawaguchi, Y. 1972. Changes in haemolymph and egg protein by the castration and implantation of the ovary in *Bombyx mori*. J. Fac. Agric. Kyushu Univ. 17: 117-125.
- Gaudecker, B.V. 1963. Über den formwechsel einiger zellorganellen bei der bildung der feservestoffe im fettkorper von *Drosophila* larven. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. 61: 56-95.
- Gilmour, D. 1961. The biochemistry of insect. Academic press. New York.
- Hasegawa, K. 1979. Phycochemicals of insect metamorphosis. Namkangdang pp.29-33.
- Hauerland, N.H. and P.D. Shirk. 1995. Regional and functional differentiation in the insect fat body. Annu. Rev. Entomol. 40: 121-145.
- Horie, Y. 1961. Physioplogical studies on the alimentary canal of the silkworm, *Bombyx mori*. III. Absorption and utilization of carbohydrates. Bull. Sericul. Exp. Sta. 16: 287-309.
- Johnson, B.G.J. and W.A. Rowley. 1972. Age-related ultrastructural changes in the flight muscle of the mosquito, *Culex tarsalis*. J. Insect Physiol. 18: 2375-2389.

- Keeley, L.L. 1985. Physiology and biochemistry of the fat body. *Comprehensive insect physiology, biochemistry, and pharmacology*. Oxford : Pergamon Vol. 3 pp.211~248.
- Locke, M. and J. V. Collins. 1965. The structure and formation of protein granules in the body of an insect. *J. Cell Biol.* 26: 857~884.
- Miquel, J. 1971. Aging of male *Drosophila melanogaster*. In *Adv. Geront. Res. (Ed by B.L. Strehler)*, Academic Press, New York. Vol. 3 pp.39~71.
- Miquel, J., K.G. Bensch, D.E. Philpott and H. Atian. 1972. Natural aging and radiation-induced life shortening in *Drosophila melanogaster*. *Mech. Ageing Devel.* 1: 71~79.
- Mori, T., H. Akai and M. Kobayashi, 1970. Ultrastructural changes of the fat body in the silkworm during post-embryonic development. *J. Sericult. Sci. Jap.* 39: 51~61.
- Ono, S., Nagayama, H. and Shimura, K. 1975. The occurrence and synthesis of female and egg-specific proteins in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem.* 5: 313~329.
- Rockstein, M. and P.L. Bhatnagar. 1965. Age changes in size and number of the giant mitochondria in the flight muscle of the common housefly (*Musca domestica* L.). *J. Insect Physiol.* 11: 481~491.
- Shigematsu, H. 1960. Protein metabolism in the fat body of the silkworm, *Bombyx mori*, L. *Bull. Sericul. Exp. Sta.* 16: 141~170.
- Simon, J., P.L. Bhatnagar and N.S. Milburn. 1969. An electron microscope study of changes in mitochondria of flight muscle of aging houseflies (*Musca domestica*). *J. Insect Physiol.* 15: 135~140.
- Sohal, R.S. and S.P. Sharma. 1972. Age-Related changes in the fine structure and number of neurons in the brain of the housefly, *Musca domestica*. *Exp. Geront.* 7: 243~249.
- Sohal, R.S. 1973. Fine structural alterations with age in the fat body of the adult male housefly, *Musca domestica*. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.* 140: 169~175.
- Sohal, R.S. 1976. Aging changes in insect flight muscle. *Gerontology* 22: 317~333.
- Takahashi, A., D.E. Philpott and J. Miquel. 1970. Electron microscope studies on aging *Drosophila melanogaster*. I. Dense bodies. *J. Geront.* 25: 210~217.
- Turturro, A. and A.S. Shafiq. 1979. Quantitative morphological analysis of age-related changes in flight muscle of *Musca domestica*. *L. J. Geront.* 34: 823~833.
- Urich, K. 1961. Mitteldarmdrüsen und Insektenfettkörper als Zentralorgane des Stoffwechsels. *Ergeb. Bio.* 24: 155~190.
- Walker, P.A. 1965. The structure of the fat body in normal and starved cockroaches as seen with the electron microscope. *J. Insect Physiol.* 2: 1625~1631.
- Waku, Y. and K. Sumimoto, 1969. Light and electron microscopical study of the fat cell in the metamorphosing silkworm. *Bulletin of the faculty of textile science K.I.T., Jap.* 5: 256~287.
- Webb, S. and M.A. Tribe. 1974. Are there major degenerative changes in the flight muscle of aging diptera. *Exp. Geront.* 9: 43~49
- Wigglesworth, V.B. 1942. The storage of protein, fat, glycogen and uric acid in the fat body and other tissue of mosquito larvae. *J. Exp. Biol.* 19: 56~77.
- Wigglesworth, V.B. 1965. *The principles of insect physiology*. Dutton, New York.
- Wigglesworth, V.B. 1967. Cytological changes in the fat body of *Rhodnius* during starvation feeding and oxygen want. *J. Cell Sci.* 2: 243~256.

(1998년 9월 14일 접수, 1999년 7월 10일 수리)