

염분변화가 망둑어과 어류 3종의 생존 및 성장에 미치는 영향

황 운 기¹ · 민 은 영 · 강 주 찬*부경대학교 수산생명의학과
¹국립수산과학원 서해수산연구소 해양생태위해평가센터

Effect of Salinity on Survival and Growth of 3 Gobiidae

Un-Gi Hwang¹, Eun-Yong Min and Ju-Chan Kang*Department of Aquatic Life Medicine, Pukyong National University, Busan 608-737, Korea
¹National Fisheries Research & Development Institute, West Sea Fisheries Research Institute,
Marine Ecological Risk Assessment Center, Incheon 400-420, Korea

Abstract – The gobiidae, *Tridentiger trionocephalus*, *Chasmichthys dolichognathus* and *Favonigobius gymnauchen* were reared for 4 weeks under 0~33.6‰ salinity conditions to examine the effects of various salinity on its survival and growth. Survival rate of *C. dolichognathus* and *F. gymnauchen* were significantly declined below 3.4‰ and 0‰, respectively. Growth rate of *T. trionocephalus* was significantly reduced 0‰ salinity. Growth rate of *C. dolichognathus* and *F. gymnauchen* exposed to ≥ 13.4 ‰ and ≥ 6.7 ‰ were significantly higher than those of gobiidae exposed to below ≤ 10.1 ‰ and ≤ 3.4 ‰ salinity, respectively. This study revealed that low salinity (≤ 3.4 ‰) reduced survival and growth rates of the 3 gobiidae suggesting potential influence on the natural mortality of gobiidae in the coastal areas.

Key words : Gobiidae, salinity, survival, growth

서 론

염분은 해양생태계에서 해양생물의 분포에 영향을 미치며, 염분변화는 때때로 해양생물의 생리적 변화를 야기시키기도 한다. 즉 염분은 어류의 대사활동, 삼투조절 및 생체리듬 등에 영향을 미치기 때문에 연어와 같은 회유성어류 및 기수지역에 서식하는 광염성어류 등의 생활에 있어서 대단히 중요한 요인으로 작용한다 (Mortensen and Damsgard 1998; Claireaux and Audet

2000). 따라서 염분에 대한 어류의 내성 및 적응기구 등을 구명하기 위하여 이들의 삼투조절 및 기타 생리학적 인 관점에서 연구들이 수행되어 왔다 (Handeland *et al.* 1998; Mortensen and Damsgard 1998; Claireaux and Audet 2000; Handeland *et al.* 2000). 하지만, 이들 대부분의 연구는 연어, 송어 및 넙치와 같은 대형이면서 경제성이 높은 어류에 한정되어 있으며, 망둑어와 같은 기수 및 천해해역의 중요한 생태적 지위에 있는 소형어류에 대한 연구는 극히 미비한 실정이다.

망둑어과 어류는 담수, 기수 및 연안 등지에 넓게 분포하는 소형 저서성 어류로 우리나라에는 40여종이 분포하는 것으로 알려져 있으며 (Kim *et al.* 1987), 이들에 대한 생태 및 생리에 관해서 일부 연구들이 수행되었다

* Corresponding author: Ju-Chan Kang, Tel. 051-629-5944,
Fax. 051-629-5938, E-mail. jckang@pknu.ac.kr

(Paik 1970; Ryu and Lee 1979; Baek and Lee 1985). 두줄 망둑, *Tridentiger trignocephalus*은 주로 강의 하류나 하구 같은 기수지역, 점망둑, *Chasmichthys dolichognathus*은 바위와 암벽으로 이루어진 조간대 바위틈, 날개망둑, *Favonigobius gymnauchen*은 기수역의 모래진흙 바닥 등에 서식하며, 우리나라 남해 및 서해 연안 등지의 많은 지역에 분포하는 체장 10cm 전후의 소형어류들이다. 이 같이 3종의 망둑어는 담수, 기수 및 연안의 많은 지역에서 어류군집의 중요한 위치를 차지함에도 불구하고, 염분에 대한 저항성, 특히 생존 및 성장에 대한 비교·연구는 없는 실정이다. 따라서 본 연구는 넓은 범위의 염분에 대한 망둑어 3종의 적응성을 파악하기 위하여 이들의 생존 및 성장에 미치는 염분의 영향을 검토하였다.

재료 및 방법

1. 시험어

시험에 사용한 망둑어 종류인 두줄망둑, *Tridentiger trignocephalus*, 점망둑, *Chasmichthys dolichognathus* 및 날개망둑, *Favonigobius gymnauchen*은 5월에서 6월에 걸쳐 부산 다대포 연안, 경상남도 양산군 일광해변, 남해안 연안 등지에서 투망 및 손 그물로 채집하였다. 채집된 망둑어류는 시험실로 운반하여 400 L 순환식 여과수조에 10일 이상 순치시켰다. 이때 수온, 염분 및 용존산소는 각각 22.8~23.2°C, 20.4~21.1‰ 및 6.5~7.0 mg L⁻¹ 이었고, 먹이는 *Artemia* 유생, 패류육질 및 시판용 넙치 사료를 혼합하여 공급하였다. 시험에는 유사한 체장의 개체 (두줄망둑, 4.2~5.0 cm; 점망둑, 2.9~3.8 cm; 날개망둑, 4.8~6.4 cm)를 선별하여 사용하였다.

Table 1. Test condition of 3 gobiidae exposed to various salinity concentrations

Test parameters	Conditions
Culture type	Renewal 2 days test
Photoperiod	Ambient light condition and 12L : 12D periods
Temperature	20 ± 1.0°C
pH	8.0 ± 0.1
Chamber volume	PVC container (52 × 36 × 30 cm)
Solution	Filtered (0.45 μm) and sterilized seawater
Number of organisms per chamber	10
Experiment period	4 weeks
Investigation item	Survival, growth

2. 시험방법

시험은 PVC수조 (52 × 36 × 30 cm)를 사용하였고, 시험용액은 2일마다 새로운 해수로 교환하였고, 기타 사육조건 Table 1과 같다. 염분농도는 33.6‰ 해수를 100%로 하여 각각 80 (27.4‰), 60 (20.2‰), 40 (13.4‰), 30 (10.1

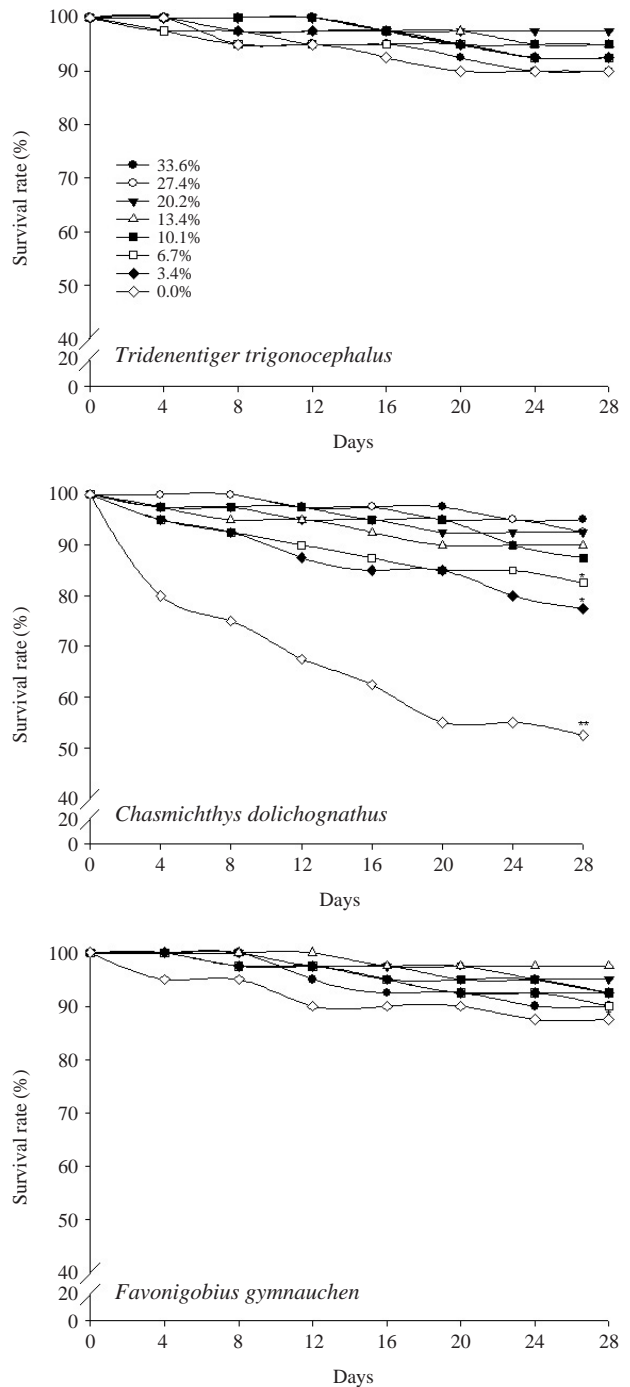


Fig. 1. Survival rate of 3 gobiidae exposed to various salinity concentrations.

%), 20 (6.7‰) 및 10% (3.4‰)을 천연담수와 혼합하여 조제하였고, 0%는 담수만을 사용하였다. 시험기간 중에 염분 (Water Checker, U-10, Horiba, Ltd.)을 비롯하여 수온 (봉상온도계), pH (pH meter, 250A, Orion Research Inc.) 및 용존산소 (Model-250A, ATI Orion, Co., USA)는 1일 1회 측정하였다. 모든 시험은 수온 $\pm 1^\circ\text{C}$ 의 조절이 가능한 항온실에서 실시하였으며, 산소발생기에 의해 지속적으로 산소를 공급하였다. 시험어류는 시험구에 따라 각각 10마리씩 수용하였고, 24시간마다 사망개체를 계수하여 생존율로 나타냈다. 성장은 실험수조에 수용하기 전에 체중을 측정하였고, 2주 단위로 이들을 다시 측정하였다. 이때, 먹이는 시험어의 순치동안에 투여한 같은 먹이 종류를 1일 2회 시험구별로 어체중당 2%를 동등하게 공급하였다. 시험은 4주간 2회 실시하였으며, 시험도중 사망한 개체는 평균값의 개체가 사망한 것으로 판단하여 일일성장률을 계산하였다.

3. 통계분석

본 시험결과에 대한 유의성 검정은 SPSS 통계프로그램 (SPSS Inc.)을 이용하여 ANOVA에 의해 최소유의차

검정으로 평균 간의 차이를 검정하였다 ($P < 0.05$).

결 과

1. 생존

염분농도에 따른 4주간의 망둑어 3종에 대한 생존율을 Fig. 1에 나타냈다. 두줄망둑의 생존율은 염분농도 3.4‰ 이상에서 90% 이상을 나타냈고, 담수에서는 87.5%를 나타냈으나 유의한 차이는 관찰되지 않았다. 점망둑은 염분농도 13.4‰ 이상에서 90% 이상의 생존율을 보였고, 3.4‰ 이하에서는 80% 이하의 생존율을 보여 유의한 차이가 관찰되었다 ($P < 0.05$). 또한, 날개망둑의 생존율은 염분농도 3.4‰ 이상에서 90% 이상을 나타내었으나, 담수에서는 87.5%를 나타내어 유의하게 감소하였다 ($P < 0.05$).

2. 성장

염분농도에 따른 망둑어 3종에 대한 성장률을 Tables 2~4에 나타냈다. 두줄망둑의 체중은 염분농도에 따라

Table 2. Mean growth rates of *T. trigonocephalus* exposed to various salinity concentrations

Salinity (‰)	Water quality			Body weight (g)		Mean growth rate (g day ⁻¹)
	Temp. (°C)	DO (mg L ⁻¹)	pH	Initial	Final	
0	20±0.5	6.8±0.9	7.8±0.4	0.269±0.017	0.332±0.011	0.0225 ^a
3.4	20±0.3	6.8±0.5	8.0±0.6	0.272±0.021	0.338±0.012	0.0236 ^{ab}
6.7	20±0.5	6.9±0.5	7.9±0.5	0.270±0.017	0.335±0.022	0.0232 ^{ab}
10.1	20±0.6	6.8±0.7	8.0±0.4	0.266±0.023	0.333±0.012	0.0239 ^{ab}
13.4	20±0.4	6.7±0.6	8.0±0.6	0.266±0.019	0.351±0.018	0.0304 ^b
20.2	20±0.3	6.8±0.4	7.9±0.5	0.274±0.022	0.362±0.013	0.0314 ^b
27.4	20±0.2	6.7±0.4	8.0±0.6	0.268±0.020	0.343±0.020	0.0267 ^{ab}
33.6	20±0.4	6.6±0.5	8.1±0.3	0.272±0.017	0.340±0.014	0.0242 ^{ab}

Data are represented as mean \pm S.E.M. (n=16). Mean within each column followed by the same letter are not significantly different ($P < 0.05$)

Table 3. Mean growth rates of *C. dolichognathus* exposed to various salinity concentrations

Salinity (‰)	Water quality			Body weight (g)		Mean growth rate (g day ⁻¹)
	Temp. (°C)	DO (mg L ⁻¹)	pH	Initial	Final	
0	20±0.6	6.9±0.6	7.9±0.4	0.172±0.012	0.176±0.019	0.0143 ^a
3.4	20±0.7	7.0±0.8	8.1±0.3	0.177±0.016	0.182±0.020	0.0179 ^a
6.7	20±0.5	6.9±0.7	7.9±0.4	0.174±0.018	0.180±0.029	0.0214 ^{ab}
10.1	20±0.3	7.2±0.9	8.0±0.4	0.176±0.019	0.183±0.014	0.0250 ^{ab}
13.4	20±0.4	7.1±0.4	8.1±0.3	0.173±0.025	0.181±0.022	0.0286 ^b
20.2	20±0.5	6.9±0.5	7.9±0.5	0.175±0.021	0.184±0.031	0.0321 ^{bc}
27.4	20±0.2	6.8±0.8	8.2±0.4	0.174±0.023	0.185±0.022	0.0393 ^c
33.6	20±0.6	7.1±0.7	7.9±0.5	0.173±0.016	0.183±0.033	0.0357 ^{bc}

Data are represented as mean \pm S.E.M. (n=12). Mean within each column followed by the same letter are not significantly different ($P < 0.05$)

Table 4. Mean growth rates of *F. gymnauchen* exposed to various salinity concentrations

Salinity (‰)	Water quality			Body weight (g)		Mean growth rate (g day ⁻¹)
	Temp. (°C)	DO (mg L ⁻¹)	pH	Initial	Final	
0	20±0.8	6.7±0.8	7.9±0.6	0.295±0.019	0.348±0.011	0.0189 ^a
3.4	20±0.5	6.8±0.6	8.0±0.5	0.292±0.021	0.370±0.010	0.0279 ^{ab}
6.7	20±0.7	6.9±0.3	7.9±0.3	0.284±0.013	0.372±0.020	0.0314 ^b
10.1	20±0.3	6.8±0.5	8.1±0.2	0.286±0.022	0.387±0.012	0.0361 ^{bc}
13.4	20±0.5	6.6±0.4	8.0±0.7	0.290±0.018	0.404±0.019	0.0407 ^{bc}
20.2	20±0.6	6.8±0.3	7.9±0.6	0.311±0.020	0.429±0.011	0.0421 ^c
27.4	20±0.2	6.7±0.2	8.0±0.5	0.298±0.018	0.427±0.022	0.0461 ^c
33.6	20±0.3	6.5±0.7	8.1±0.4	0.310±0.017	0.402±0.011	0.0329 ^b

Data are represented as mean ± S.E.M. (n=16). Mean within each column followed by the same letter are not significantly different (P<0.05)

Table 5. Optimum salinity for growth of fishes

Species	Optimum growth salinity (‰)	Reference
Grey mullet, <i>Mugil cephalus</i>	20	DsSilva and Perera (1976)
Brown spotted grouper, <i>Epinephelus tauvina</i>	25	Akatsu <i>et al.</i> (1983)
European sea bass, <i>Dicentrarchus labrax</i>	25	Dendrinis and Thorpe (1985)
European flounder, <i>Platichthys flesus</i>	5~15	Gutt (1985)
Atlantic cod, <i>Gadus morhua</i>	7~14	Lambert <i>et al.</i> (1994)
Spotted, <i>Pomadasys commersonnii</i>	12~35	Deacon and Hecht (1999)
Gobiidae, <i>Tridentiger trigonocephalus</i>	3.4~33.6	Present study
Gobiidae, <i>Chasmichthys dolichognathus</i>	20.2~33.6	Present study
Gobiidae, <i>Tridentiger trigonocephalus</i>	10.1~27.4	Present study

0.266~0.274 g의 범위에서 4주 후에 0.332~0.362 g의 범위로 성장하여 염분농도 10.1~20.2‰에서 가장 높았다. 점망둑은 0.172~0.177 g의 범위에서 4주 후에 0.176~0.185 g의 범위로 체중이 증가하였고, 20.2‰ 이상의 염분에서 가장 높게 나타났다. 날개망둑은 초기 0.284~0.310 g의 체중 범위에서 4주 후에 0.348~0.429 g의 범위로 성장하여 10.1~27.4‰의 염분에서 가장 높은 성장을 보였다. 염분농도에 따른 두줄망둑의 일일성장률은 염분농도 13.4 및 20.2‰에서 가장 높게 나타났고, 담수에서는 유의하게 감소하였다 (P<0.05, Table 2). 점망둑의 일일성장률은 염분농도 20.2~33.6‰ 이상에서 가장 높게 나타났고, 10.1‰ 이하에서 가장 낮아 유의한 감소를 보였다 (P<0.05, Table 3). 날개망둑의 일일성장률은 염분농도 10.1~27.4‰에서 가장 높았고, 염분농도 3.4, 6.7 및 33.6‰에서 다음으로 높게 나타났으며, 담수에서 가장 낮게 나타났다 (P<0.05, Table 4).

고 찰

일반적으로 어류는 서식지의 외부환경에 대해 어류가 체액 내의 삼투조절이 실패 했을 때, 대사변동을 일으키게 되며, 극단적인 경우에는 사망한다 (Woo and Fung

1981). 4주간의 시험에서 두줄망둑의 생존율은 염분농도에 따라 유의한 변화가 없었으나, 점망둑의 생존율은 염분농도 3.4‰ 이하에서 80% 이하를 나타내어 유의한 차이를 보였고, 날개망둑은 담수에서 87.5%의 생존율로 유의하게 감소하였다. 염분에 따른 어류의 저항성은 그들의 서식지역에 따라 다양하게 나타나는데, 기수지역에 서식하는 어류는 담수 혹은 해수지역에 한정되어 서식하는 어류보다 넓은 범위의 염분에서도 강한 내성을 나타내며, 삼투조절이 가능한 것으로 알려져 있다 (Otto 1971; Blaber 1974; Martin 1990). 두줄망둑은 주로 강의 하류나 하구 같은 기수지역, 점망둑은 바위와 암벽으로 이루어진 조간대 바위틈, 날개망둑은 기수역의 모래진흙 바닥 등에 서식하는 종들이다. 따라서 이들 3종의 망둑어는 담수나 해수지역에 한정되어 서식하는 어류에 비해 6.7~33.6‰의 넓은 염분 범위에서도 생존에는 큰 영향이 없을 것으로 생각된다. 한편, Nordlie (1978)은 *Mugil cephalus*, *Oncorhynchus mykiss*와 같은 광염성 어류일지라도 극히 광범위한 염분범위에서는 삼투조절의 실패로 인해 사망을 초래한다는 사실을 지적하였다. 따라서 점망둑 및 날개망둑의 생존율이 각각 3.4‰ 이하 및 0‰의 염분에서 유의하게 감소하는 것으로 보아 이들 중에 있어서는 삼투조절 등의 실패로 인하여 사망한 것으로 예상된다.

어류의 성장에 있어 염분의 영향은 흔히 삼투 및 이온조절에 소비되는 에너지가 가장 적게 드는 염분에서 가장 양호한 성장을 할 수 있다. 즉, 등장액의 환경조건에서 삼투조절에 소비되는 에너지가 가장 적게 소모되는 염분범위가 성장에 최적 조건이라는 것을 의미한다 (Morgan and Iwama 1991). 지금까지의 보고에 의하면, 하구역 등에 서식하는 광염성 어류에 있어 성장에 필요한 최적 염분 농도는 종에 따라 다르다. 즉, 광염성 어류의 성장에 있어 최적염분 범위는 Table 5에 나타낸 바와 같이 5~35‰ 범위 내에서 다양한 값을 보이고 있다. 염분 농도에 따른 두줄망둑의 성장률은 염분 13.4 및 20.2‰에서 가장 높게 나타났고, 담수에서 유의한 감소를 보였으며, 점망둑은 염분 20.2~33.6‰ 이상에서 가장 높았으나, 10.1‰ 이하에서는 유의하게 감소하였다. 또한, 날개망둑의 성장률은 염분농도 10.1~27.4‰에서 가장 높았고, 염분농도 3.4, 6.7 및 33.6‰에서 다음으로 높게 나타났으며, 담수에서 가장 낮게 나타났다. 따라서 두줄망둑은 3.4~33.6‰, 점망둑은 20.2~33.6‰, 날개망둑은 10.1~27.4‰의 넓은 염분범위에서 *Pomadasys commersonnii* 종과 같이 정상적인 성장이 이루어질 것으로 생각된다.

이상의 결과와 논의로부터 두줄망둑은 염분 3.4~33.6‰, 점망둑은 염분 20.2~33.6‰, 날개망둑은 염분 10.1~27.4‰의 범위에서 정상적인 생장과 성장이 이루어질 것으로 생각되나, 두줄망둑과 날개망둑은 담수, 점망둑은 3.4‰ 이하의 염분에서는 생리기능의 저하 등으로 인해 정상적인 성장이 이루어지지 않을 것이며, 특히 점망둑은 3.4‰ 이하의 염분에서는 삼투조절의 실패 등으로 인하여 생존율이 감소가 예상된다.

적 요

넓은 범위의 염분에 대한 망둑어 3종의 적응성을 파악하기 위하여 이들의 생존 및 성장에 대한 염분농도의 영향을 검토하였다. 두줄망둑은 0~33.6‰의 염분범위에서 유의한 생존율 차이가 없었고, 점망둑의 생존율은 염분농도 13.4‰ 이상에서 90% 이상을 나타내었으며, 3.4‰ 이하에서는 80% 이하로 유의하게 감소하였다. 또한, 날개망둑의 생존율은 염분농도 3.4‰ 이상에서 90% 이상을 나타내었으나, 담수에서는 87.5%로 유의한 감소가 관찰되었다. 두줄망둑은 염분농도 13.4 및 20.2‰에서 가장 높은 일일성장률은 나타냈고, 담수에서 유의한 감소가 관찰되었다. 점망둑의 일일성장률은 염분농도 20.2~33.6‰ 이상에서 가장 높았고, 10.1‰ 이하에서 가장 낮아 이

들 사이의 유의한 차이를 나타냈다. 날개망둑의 일일성장률은 염분농도 10.1~27.4‰에서 가장 높았으나, 담수에서 유의한 감소가 나타났다. 이상의 결과는 3종의 망둑어, 특히 점망둑은 낮은 염분에 노출되었을 때, 그들의 생존 및 성장에 영향을 받는다는 것을 의미하고 있어 이들의 분포 및 개체수에 잠재적인 영향을 받을 수 있을 것으로 예상된다.

사 사

본 연구는 국립수산물과학원 R&D 과제 “생태독성 평가기법을 이용한 어장건강성 평가” 연구 지원으로 수행하였다.

참 고 문 헌

- Akatsu S, A Abdul, KM Elah and S Teng. 1983. Effects of salinity and water temperature on the survival and growth of brown spotted grouper (*Epinephelus tauvina*, Serranidae) larvae. *J. of the World Mar. Soc.* 14:624-635.
- Baek HJ and TY Lee. 1985. Experimental studies on the mechanism of reproductive cycle in the Longchin Goby *Chasmichthys dolichogmathus* (Hilgendorf). *Bull. Korean Fish. Soc.* 18:243-252.
- Blaber SJM. 1974. Osmoregulation in juvenile *Rhabdosargus holubi* [Steindacher (Teleostei: Sparidae)]. *J. Fish Biol.* 6: 797-800.
- Claireaux G and C Audet. 2000. Seasonal changes in the hypo-osmoregulatory ability of brook charr: the role of environmental factors. *J. Fish Biol.* 56:347-373.
- Deacon N and T Hecht. 1999. The effect of reduced salinity on growth, food conversion and protein efficiency ratio in juvenile spotted grunter, *Pomadasy commersonnii*. *Aquacul. Res.* 30:13-20.
- Dendrinis P and JP Thorpe. 1985. Effects of reduced salinity on growth and body composition in the European bass *Dicentrarchus labrax* (L.). *Aquacul.* 49:1149-1156.
- DeSilva SS and PAB Perera. 1976. Studies on young grey mullet, *Mugil cephalus* L. I. Effectis of salinity on food intake, growth and food conversion. *Aquacul.* 7:327-338.
- Gutt J. 1985. The growth of juvenile flounders (*Platyichthys flesus* L.) at salinities of 0, 5, 15 and 35‰. *J. Appl. Ichthy.* 1:17-26.
- Handeland SO, A Berge, B Bjornsson and SO Stefansson. 1998. Effects of temperature and salinity osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquacul.* 168:289-302.

- Handeland SO, A Berge, B Bjornsson and SO Stefansson. 2000. Seawater adaptation by out-of-season Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts at different temperatures. *Aquacul.* 181: 377-396.
- Kim IS, YJ Lee and YU Kim. 1987. A taxonomic revision of the subfamily Gobiidae (Pisces, Gobiidae) from Korea. *Bull. Korean Fish. Soc.* 20:529-542.
- Lambert Y, J Dutil and J Munro. 1994. Effects of intermediate and low salinity conditions on growth rate and food conversion of Aquatic cod (*Gadus morhua*). *Canadian J. Fish. and Aquatic Sci.* 51:1569-1576.
- Martin TJ. 1990. Osmoregulatory in three species of Ambassidae (*Osteichthyes: Perciformes*) from estuaries in Natal. *South African J. of Zool.* 25:229-234.
- Morgan JD and GK Iwama. 1991. Effects of salinity on growth, metabolism, and ion regulation in juvenile rainbow and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) and fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian J. of Fish. and Aquatic Sci.* 48:2083-2094.
- Mortensen A and B Damsgard. 1998. The effect of salinity on desmoltification in Atlantic salmon. *Aquacul.* 168:407-411.
- Nordlie FG. 1978. The influence of environmental salinity on respiratory oxygen demands in the euryhaline teleost. *Ambassis interrupta* Bleeker. *Comp. Biochem. and Physiol.* 59A:271-274.
- Otto RG. 1971. Effects of salinity on the survival and growth of pre-smolt coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Board of Canada* 28:343-349.
- Paik EI. 1970. Length-weight relationship of *Syneohogobius hasta*. *Bull. Korean Fish. Soc.* 3:117-119.
- Ryu BS and JH Lee. 1979. The life form of *Periophthalmus cantonensis* in the Gum river in summer. *Bull. Korean Fish. Soc.* 12:71-77.
- Woo NYS and ACY Fung. 1981. Studies on the biology of red sea bream. 2. salinity adaptation. *Comp. Biochem. and Physiol.* 69A:237-242.

Received: 19 January 2012

Revised: 10 February 2012

Revision accepted: 15 February 2012