

## 깡충거미 표면 접착장치의 미세구조 분석

문 명 진\*, 박 중 구

단국대학교 첨단과학대학 생명과학과

## Fine Structural Analysis of the Attachment Devices in the Jumping Spider *Plexippus setipes*

Myung-Jin Moon\* and Jong-Gu Park

Department of Biological Sciences & Institute of Basic Sciences, Dankook University,  
29 Anseo-dong, Cheonan 330-714, Korea

(Received April 18, 2009; Accepted June 23, 2009)

### ABSTRACT

Fine structure of the dry adhesion system in the tarsal appendages of the jumping spider *Plexippus setipes* (Araneae: Salticidae) with examined using field emission scanning electron microscope (FESEM). The jumping spiders have the distinctive attachment apparatus for adhesion on smooth dry surface without sticky fluids. They attach to rough substrates using tarsal claws, however attachment on smooth surfaces is achieved by means of a tuft-like hair called a scopula. All eight legs have the scopulae with a pair of claws on the tip of feet, and each scopula is composed of two groups of setae that are capable of dry adhesion on smooth surface. The apex of each seta is flattened pad bearing many specialized adhesive setules on one side. The cuticular sensillae are interspersed at the dorsal surface of the seta. It has been revealed by this research that the contact area of the setule is always a triangular shape, and these cuticular surfaces are connected by the elongated stalks from the underlying setae. Moreover, adhesion between the numerous setules and the setae was prevented by the microscopic hairs, since these were interspersed on the upper side of the setae.

**Keywords** : Attachment device, Fine structure, Jumping spider, Scopula, Seta, Setule

### 서 론

동물의 부속지는 물체의 표면과 긴밀하고도 안정된 접촉을 유지하기 위하여 다양한 형태의 구조를 진화적으로 발달시켜 왔다. 특히 무미 양서류(Emerson & Diehl, 1980; Green, 1981; Hanna & Barnes, 1991)나 몸체가 작은 절지동물(Gorb, 1998; Gorb et al., 2001)은 식물의 잎처럼 미끄러운 표면을 따라 보행할 수 있는 능력이 생존에 유리한 조건으

로 작동하기 때문에 이러한 구조가 특별히 발달되어 있음이 보고되고 있다. 또한 곤충강의 파리목이나 거미강, 그리고 파충류의 도마뱀붙이 등은 벽이나 천정과 같은 매끄러운 표면을 보행할 수 있는 생체 접착장치를 지니고 있음이 알려지고 있다(Arzt et al., 2003).

이런 생물들이 지닌 생체 접착장치는 접착방식에 따라, 파리나 귀뚜라미처럼 접착력을 지닌 액체를 매개로 표면을 걷는 습식 접착방식(Walker et al., 1985; Gorb, 1998; Jiao et al., 2000; Gorb et al., 2002)과 도마뱀붙이(Gecko gecko)나 거미

이 연구는 2007년도 단국대학교 대학연구비 지원으로 연구되었음.

\* Correspondence should be addressed to Myung-Jin Moon, Department of Biological Sciences & institute of Basic Sciences, Dankook University, 29 Anseo-dong, Cheonan 330-714, Korea. Ph.: (041) 550-3445, Fax: (041) 550-3409, E-mail: moonmj@dankook.ac.kr

류처럼 건조한 표면을 보행할 수 있는 건식 접착방식(dry adhesion system)으로 구분된다. 특히 건식 접착방식에서 작동하는 힘의 본질에 대해서는, 현재 논란의 여지는 있지만, 생체 표면에 특수하게 분화된 미세한 털들과 물체 사이에서 발생하는 정전기적 혹은 반데르발스(van der Waals) 인력인 것으로 추정되고 있다. 또한, 생체와 물체 사이에서 이런 인력이 발생하는 주된 원인은 생체가 지닌 접착장치의 미세구조적 특성에서 기인함이 확인되고 있다(Williams & Peterson, 1982; Stork, 1983; Autumn et al., 2002; Kesel et al., 2003, 2004; Gao & Yao, 2004).

여러 분류군의 곤충들에서 발톱과 함께 존재하는 발목마디의 접착장치가 다양하게 보고되었는데, 바퀴벌레(Frazier et al., 1999)나 메뚜기(Slifer, 1950)에서는 arolia 구조가, 그리고 파리(Walker et al., 1985)에서는 pulvilli 구조가 알려지고 있다. 반면, 꿀벌(Federle et al., 2001)의 접착장치는 유연한 큐티클로 이루어져 가동성이 뛰어나고 펼칠 수도 있다는 사실이 알려진 바 있다. 생체 접착장치에서 발생하는 힘을 설명하기 위해 모세관현상, 정전기적 인력, 점착력, 반데르발스 힘 등과 같은 많은 가설들이 제기되었으며(Niederregger et al., 2002; Betz & Kölsch, 2004), 이외는 별도로 딱정벌레를 대상으로 한 실험에서 미세모로부터 생겨나는 접착력이 응결력이나 표면장력, 또는 분자간의 부착력 등에 의해 발생한다는 연구결과도 보고된 바 있다(Stork, 1983).

거미류의 접착장치는 주로 늑대거미과(Lycosidae)(Rovner, 1978)나 깡충거미과(Salticidae)(Hill, 1977)의 배회성 거미류만이 지니고 있음이 확인되는데, 거미줄을 치지 않고 먹이를 사냥하는 오랜 습성으로 인해 기어오르거나 거꾸로 매달릴 수 있는 특수한 부속지를 지니게 된 것으로 추정되고 있다(Foelix, 1996). 일부의 거미류가 이처럼 특수하게 분화된 접착장치를 지니고 있다는 사실(Kesel et al., 2003)에도 불구하고, 미세구조적인 측면에 대한 연구나 역학적 해석은 현재까지 매우 미비된 실정이다. 따라서 본 연구는 국내에 서식하는 세줄깡충거미(*Plexippus setipes*)를 실험재료로 이들이 지닌 생체 접착장치를 고배율의 주사전자현미경으로 관찰하고, 그 기능적 특이성을 미세구조적 측면에서 논의하였다.

## 재료 및 방법

절지동물문(Arthropoda) 거미강(Arachnida) 거미목(Araneae) 깡충거미과(Salticidae)에 속하는 세줄깡충거미(*Plexippus setipes*) 암수 성체를 충남 천안시 안서동 소재 단국대학교 천안캠퍼스 인접 지역에서 채집하여 실험실로 옮기고 안정화시킨 다음, 실험에 사용하였다. 건강한 암수 성체를 선별하여 이산화탄소로 마취시킨 후 희생시킨 다음, 해부현

미경 하에서 해부용 가위로 네 쌍의 다리를 몸통으로부터 분리하였다. 시료 처리시 체액의 상태를 유지하기 위하여 생리적 식염용액(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 사용하였다.

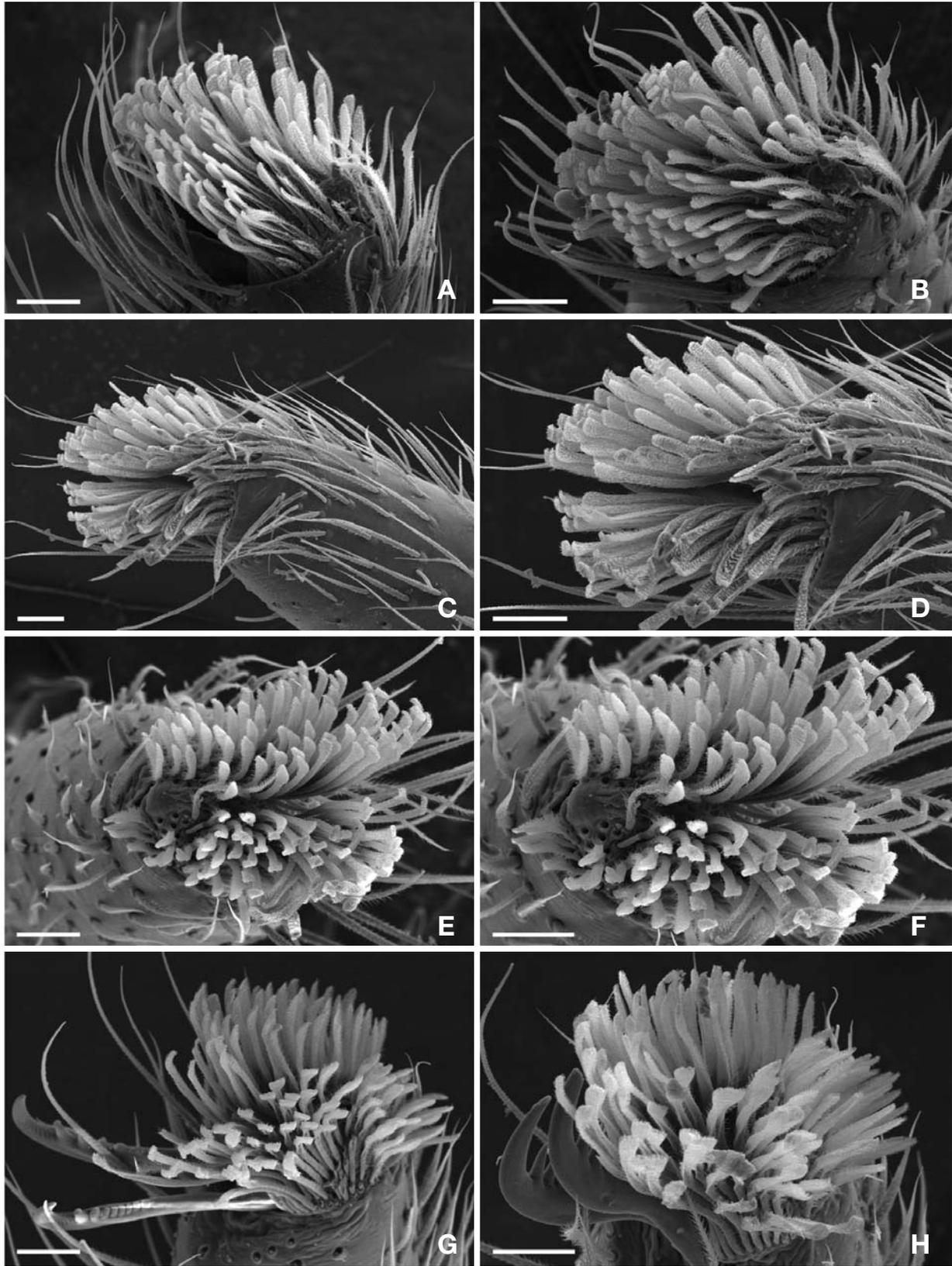
주사전자현미경 관찰을 위해 분리된 시료는 형태 변형을 방지하기 위하여 0.1 M phosphate buffer(4°C, pH 7.4)로 완충시킨 2% paraformaldehyde와 2.5% glutaraldehyde 혼합용액(Karnovsky, 1965)을 제조하여 고정 처리한 후, 동일 완충용액으로 3회 수세하였다. 수세된 시료는 0.1 M phosphate buffer(4°C, pH 7.4)로 완충시킨 1% osmium tetroxide 용액으로 후고정한 후, 동일 완충용액을 사용하여 충분히 세척하였다.

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 sputter coater(E-1030, Hitachi, Japan)를 사용하여 약 20 nm 두께로 백금 도금한 후 Hitachi-4300(Hitachi Co., Tokyo, Japan) 주사전자현미경(FESEM)으로 5~15 kV의 가속전압에서 관찰하였으며, 촬영된 이미지들은 디지털 파일의 형태로 화상 처리하여 분석에 사용하였다.

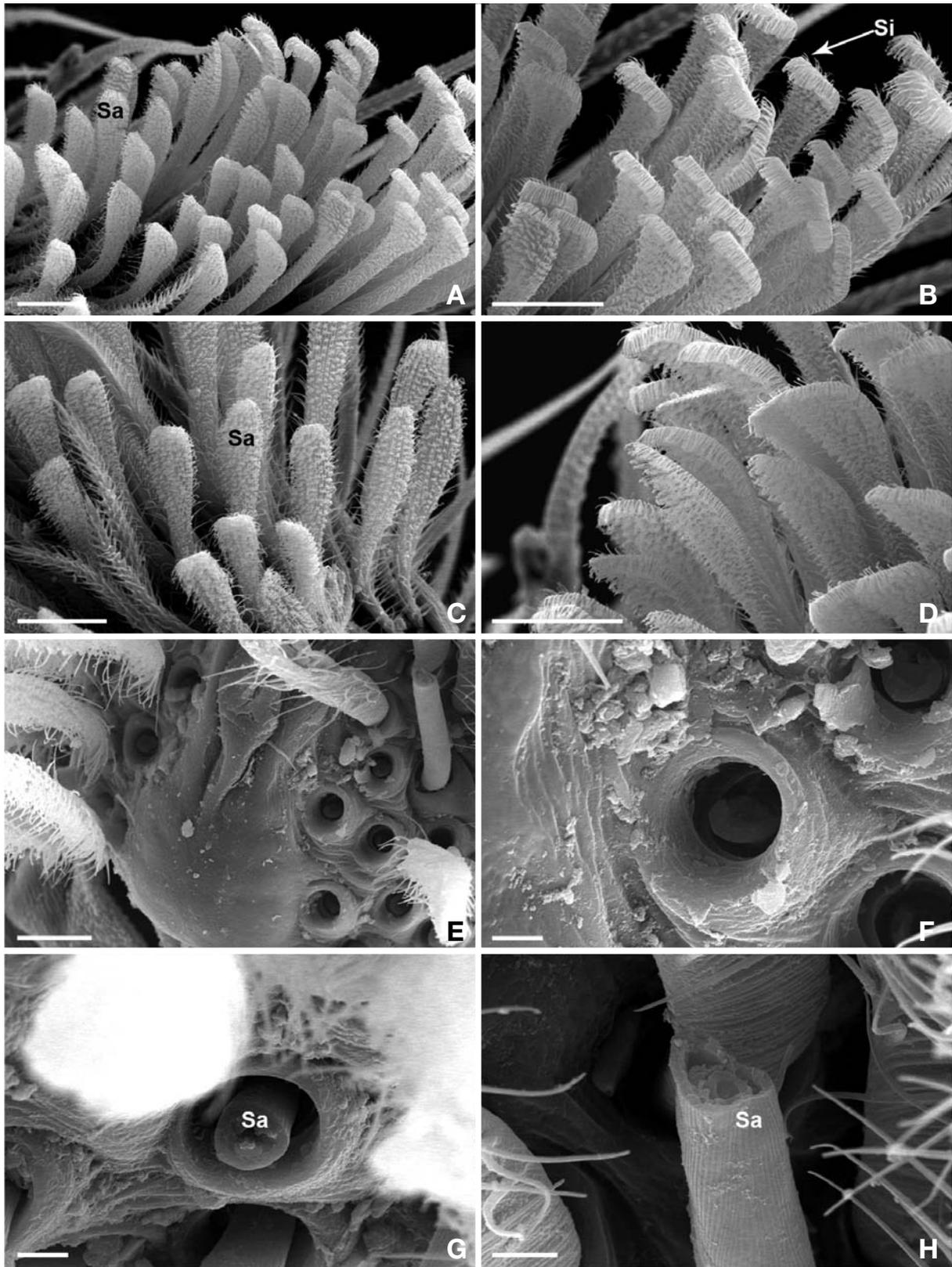
## 결 과

몸통으로부터 분리한 세줄깡충거미(*Plexippus setipes*)의 다리는 기본적으로 밀마디(coxa), 도래마디(trochanter), 넓적다리마디(femur), 무릎마디(patella), 종아리마디(tibia), 발바닥마디(metatarsus), 발목마디(tarsus), 앞발목마디(pretarsus) 등의 마디로 이루어져 있었다. 거미의 생체 접착장치는 발목마디의 말단부를 형성한 앞발목마디에 형성되어 있었고, 근위부의 발바닥마디와는 유연한 관절을 이루며 연결되어 있었다. 발목마디와 앞발목마디 사이의 관절은 서로 독립적으로 움직이는 가동성 구조를 형성하고 있었으며, 생체 접착장치는 두 개의 발톱(claw)과 한 쌍의 발판(foot pad) 표면에 형성된 강모다발(scopula)로 이루어져 있음이 관찰되었다(Fig. 1).

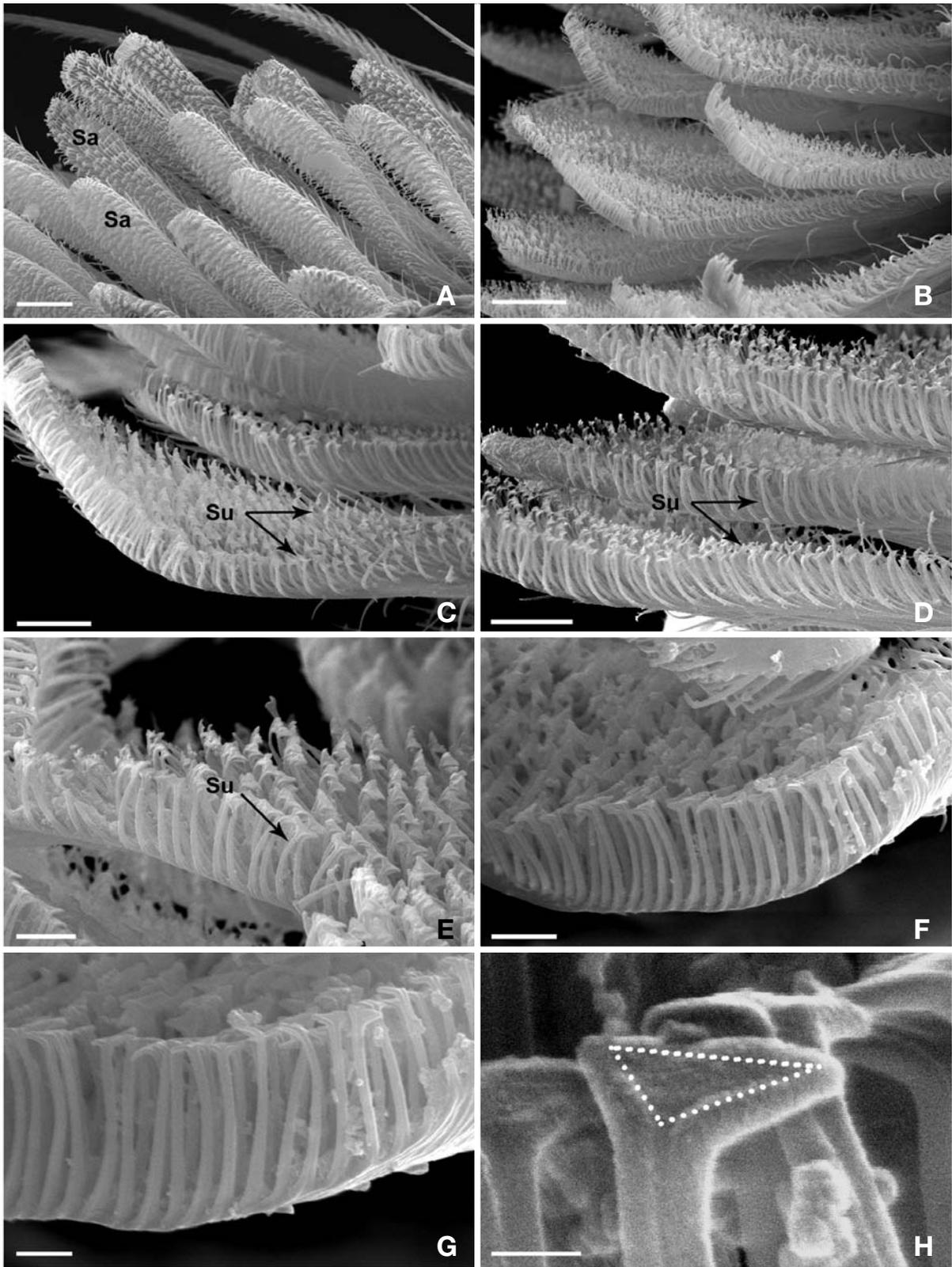
세줄깡충거미의 발톱은 두발톱류에 속하는 다른 배회성 거미류의 특징과 동일하게, 쌍을 이룬 두 개의 발톱이 배면(dorsal part)을 따라 좌우로 나란히 배열되어 있었고 기부와는 유연한 관절을 형성하고 있었다. 두 개의 발톱은 동일한 크기로 위치에 따른 차이는 없었으나 발톱의 갈고리(hook) 구조와 동일한 방향으로 형성된 다수의 큐티클 돌기(cuticular teeth)는 위치에 따른 현저한 형태적 변화를 나타내었다. 즉, 앞쪽의 발톱이 뒤쪽에 비해 돌기의 수가 많은 반면,



**Fig. 1.** Scanning electron micrographs of the of tarsal attachment apparatus in the jumping spider *P. setipes*. The pretarsus of this spider is consisted of a dorsal pair of claws and a pair of foot pads. They attach to rough substrates using tarsal claws, however, attachment on smooth surfaces is achieved by means of a tuft-like hairs called a scopula. A, B: leg I, C, D: leg II, E, F: leg III, G, H: leg IV. All scale bars indicate 50  $\mu\text{m}$ .



**Fig. 2.** Scanning electron micrographs of setae in the jumping spider *P. setipes*. A, B: The cuticular sensillae (Si) are interspersed at the dorsal surface of the seta (Sa). C, D: The ventral side of the seta is densely covered by numerous setules. The apex of each seta is flattened pad bearing many specialized adhesive setules on one side. E, F: Each of the foot pads is comprised of a plate with hexagonal array of sockets. G, H: A seta attached to the foot plate. Scale bars indicate 20  $\mu\text{m}$  (A-D), 10  $\mu\text{m}$  (E), and 2  $\mu\text{m}$  (F-H), respectively.



**Fig. 3.** At high magnification electron micrographs of setules in the spider *P. setipes*. A, B: Single seta (Sa) is densely covered with numerous setules, and each setule is composed of an elongated stalk and a triangular contact area. C, D: Setules (Su) emerge from the tenent pad on the ventral side. Each setule narrows and then bifurcates near the apex. E, F: The setule tips on the ventral side of the setae were broadened towards their distal end and forming a flattened triangular surface. G, H: A triangular depression (triangle) and a longitudinal cuticular groove on the ventral surface of the setule can be seen. Scale bars indicate 10  $\mu\text{m}$  (A, B), 5  $\mu\text{m}$  (C, D), 2  $\mu\text{m}$  (E, F), 1  $\mu\text{m}$  (G), and 200 nm (H), respectively.

크기는 작으며 돌기들 간의 간격도 좀더 조밀한 구조를 형성하고 있음이 확인되었다(Fig. 1G, H).

세줄강충거미의 경우, 거친 표면과 매끈한 표면 모두를 보행할 수 있는 효과적인 생체 접촉장치를 지니고 있음이 확인되는데, 거친 표면에서는 갈고리 모양의 발톱을 이용하는 반면, 매끈한 물체의 표면에 대한 부착력은 발톱의 복면(ventral part)에 형성된 강모다발로부터 기인하는 것으로 관찰되었으며, 이들 구조를 제외한 생체 접촉장치는 네 쌍의 부속지 어디에서도 관찰되지 않았다. 부속지의 말단부에 형성된 강모다발은 수많은 강모(seta)로 이루어져 있었고, 부드럽고 탄력성을 지닌 강모의 한 쪽 표면에는 다시 나노-수준(nano-scale)의 미세강모(setule)가 밀집되어 건조 표면에 대한 생체 접촉장치를 이루고 있음이 확인되었다(Fig. 2A, B).

세줄강충거미의 모든 다리의 말단부에서 두 개의 발톱과 강모다발이 관찰되었고, 강모나 미세강모가 연결된 큐티클의 어느 부위에서도 접촉성 액체의 분비구조가 관찰되지 않았다. 강모다발은 기본적으로 한 쌍의 발판 표면을 통해 연결되어 발톱을 중심으로 대칭적인 배열을 이루고 있음이 확인되었다. 완전히 성숙한 성체의 경우 한 쪽 다리에 약 80쌍의 강모가 밀집되어 두 개의 분리된 다발을 이루고 있으므로 8개의 다리를 가진 한 개체의 거미에 대략 1,280개의 강모가 형성되어 있음을 추정할 수 있었다(Fig. 2A-D).

개개의 강모는 가늘고 긴 원통형의 털 구조로 강모의 길이는 다양하여 분포된 위치에 따라 40~230  $\mu\text{m}$ 의 범주에 속하며, 평균 직경은 4.2  $\mu\text{m}$  (기부)에서 9.8  $\mu\text{m}$  (말단부)로 기부에 비해 말단부의 폭이 넓은 특징을 지니고 있었다. 기저부를 제외한 강모의 대부분은 편평형으로 변형되어 있었는데, 물체와 접하는 복면에는 무수한 미세강모들이 형성되어 있는 반면, 배면에는 큐티클성 감각모(sensilla)가 일정한 간격으로 분포되어 인접 강모들끼리의 불필요한 접촉을 차단하여 유효한 접촉면을 증대시키는 역할을 수행할 것으로 추정되었다(Fig. 2C, D).

강모의 복면을 따라 고밀도로 밀집된 미세강모는 공간을 가장 효율적으로 사용하는 육각형의 배열을 이루며 강모 표면의 tenent pad에 밀생되어 있었다. 부분적으로 강모가 탈락된 부분에서는 강모의 기부가 연결되어 있던 소켓(socket)의 구조가 잘 관찰되었는데, 소켓과 결합되는 강모의 기부 지름(3  $\mu\text{m}$ )에 비해 비교적 여유 있는 공간(6  $\mu\text{m}$ )을 확보하고 있었으며, 이에 따라 강모의 역동적인 움직임이 가능한 구조를 형성하고 있었다(Fig. 2E, F). 부분적으로 강모가 파쇄된 부분에 대한 주사전자현미경 관찰을 통해, 강모 내부의 미세구조를 일부 관찰할 수 있었는데, 강모의 내부에는 지름이 약 1  $\mu\text{m}$ 인 빈 공간이 형성되어 있어, 접촉 장치의 자체 무게를 경감시키고 있을 뿐 아니라, 탄력성과 강인성도 함께 확보하고 있음을 확인할 수 있었다(Fig. 2E-

H).

한편, 강모의 복측 표면에 형성된 미세강모의 분포 밀도는 강모에 따라 상당한 편차를 지니고 있음이 관찰되었는데, 주로 빈번한 사용에 의한 자연적인 마모현상인 것으로 추정되었다. 일반적으로 강모의 외측으로 갈수록 미세강모의 밀도가 낮으며 말단부의 표면적도 약간씩 감소하는 것으로 관찰되었다(Fig. 3A, B). 미세강모의 길이는 분포된 위치에 따라 변이가 커서 1.4~6.5  $\mu\text{m}$ 의 범주에 속하며 말단부로 갈수록 점차 가늘어지다 첨단부에서 역삼각형의 주걱 모양으로 펼쳐진 구조를 형성하고 있음이 확인되었다(Fig. 3C, D).

이 구조에 대한 고배율의 전자현미경 관찰을 통해 미세강모의 첨단부가 바로 건조한 표면에 대한 접촉력을 발생시키는 가장 핵심적인 부위이며, 큐티클로 이루어져 접촉점(contact point)으로서의 역할을 수행하는 이 부위의 미세구조적 특성으로 인해 물체 표면과의 인력이 발생됨을 확인할 수 있었다(Fig. 3E, F). 한편, 고배율의 주사전자현미경 관찰 과정에서 미세강모 첨단부에 삼각형으로 형성된 얇은 함몰부(depression)와 미세강모의 줄기를 따라 형성된 미세한 홈(groove) 구조가 발견되었는데, 이들 구조가 지닌 미세구조적 특성으로 미루어 물체로부터 생체 접촉장치가 분리될 때 접촉력을 상쇄시키는 구조로 작동할 것이라는 가능성을 확인할 수 있었다(Fig. 3G, H).

## 고 찰

미끄러운 표면에 부착할 수 있는 동물의 접촉장치는 크게 습식과 건식으로 구분된다(Kesel et al., 2003, 2004). 습식 접촉장치는 무미 양서류(Emerson & Diehl, 1980; Green, 1981; Hanna & Barnes, 1991)나 절지동물의 파리류(Walker et al., 1985; Gorb, 1998; Niederegger & Gorb, 2003)에서 발견되는데, 특수한 분비선이나 분비공을 통해 분비되는 접촉성 액체를 통해 기질과의 접착이 일어나게 된다. 반면에 건식 접촉장치는 도마뱀붙이와 같은 파충류(Ruibal & Ernst, 1965; Williams & Peterson, 1982; Stork, 1983; Autumn et al., 2002)나 절지동물의 거미류(Kesel et al., 2003, 2004)에서 관찰되고, 발판에서 발생하는 반데르발스 힘이나 정전기적 인력에 의해 건조한 표면과의 접착을 일으키게 된다.

습식 접촉방식은 기질과 접촉장치 사이에 매개된 접촉액의 표면장력(Walker et al., 1985; Dixon et al., 1990)이 물리적인 원동력이 되는 반면, 도마뱀붙이(*Gecko gecko*)의 건식 접촉장치에서 발생하는 반데르발스 힘은 접촉하는 물체의 성질과는 비교적 무관하지만 매우 근접한 거리에서만 발생하는 약한 인력인 관계로 물체와의 긴밀한 접촉이 필수적인 것으로 알려지고 있다(Autumn et al., 2002; Huber et al.,

2005). 세줄강충거미의 강모다발(scopula)에 대한 주사전자 현미경 관찰에서도 물체의 표면에 부착된 개개의 미세강모는 표면과 매우 근접한 위치로 접근되어 있었고 긴밀한 접촉이 유지됨을 관찰할 수 있었다.

최근의 연구 결과에 의하면, 다양한 기질의 표면과 접촉하기 위해 상이한 두 가지 방식의 생체 접촉구조가 절지동물에 존재하는데, 부드러운 부착판을 이용하는 방식과 미세한 털의 표면을 이용하는 방식이 바로 그것이다(Gorb et al., 2002). 부드러운 표면에 부착할 수 있는 능력은 식물의 잎이나 바위의 표면 등에서 생활하는 작은 절지동물에게 매우 유용한 것으로, 일부의 곤충들이 지닌 접촉장치는 미끄러운 표면에서도 체중의 백배나 되는 하중을 견뎌낸다고 보고된 바 있다(Eisner & Aneshansley, 2000; Federle et al., 2000). 거미의 경우에도 유사한 결과가 보고되었는데, Hill (1977)은 거미의 접촉장치가 여유 있는 접착력을 지니고 있음을 제시하고, 포획한 먹이의 무게가 자신의 체중을 훨씬 초과하는 경우가 많다는 이유 등을 지적한 바 있다.

배회성거미류인 강충거미는 먹이를 포획하기 위해 거미줄을 치는 종류가 아니기 때문에 거미줄을 다루는 특수한 장치를 가지고 있지 않으며, 진화적으로 발목의 강모(bristled hairs)나 세 번째 발톱 등도 결여된 것으로 추정되고 있다. 그러나 거미줄을 치는 정주성 거미류는 거미줄을 움켜쥐는 세 번째 발톱을 지니게 되어, 다리마다 3개씩의 발톱이 있으므로 발톱의 수는 거미류의 분류에 매우 유용한 형질이 되고 있다. 반면, 강충거미과의 거미들 대부분은 두 개의 발톱을 지니고 있으며(Maddison & Hedin, 2003), 먹이나 물체의 거친 표면을 움켜쥐는 용도로 발톱을 사용하고 있다(Hill, 1977).

곤충의 접촉장치에서 관찰되는 강모는 매우 유연한 큐티클 물질로 이루어져 있어서 부착하는 기질의 표면 윤곽을 쉽게 복제할 수 있다는 특성이 보고된 바 있는데(Eisner & Aneshansley, 2000; Federle et al., 2000), 이로 미루어, 미세한 털 구조를 지닌 건식 부착장치에서 접착력을 결정하는 가장 중요한 요소는 말단부의 유연성이며 이런 측면에서 거미류의 접촉장치도 그 체계가 유사한 것으로 판단된다. 이처럼 미세모를 지닌 생체 접촉장치는 이미 여러 종의 거미류에서 보고된 바 있는데, 늑대거미류의 경우에는 접촉모가 발목마디 전체에 형성되어 있는 반면(Rovner, 1978), 강충거미류는 앞발목마디 부분에 강모다발의 형태로 집중되어 있다고 보고되었다(Hill, 1977). 본 실험에서 세줄강충거미의 접촉장치는 두 개의 발톱과 함께 앞발목마디에 강모다발을 형성하고 있음이 관찰되었다. 앞서 보고된 다른 동물의 접촉장치와 비교했을 때, 강모의 길이나 밀도, 그리고 분포상의 차이를 제외하면 형태적으로 매우 유사하다는 사실을 확인할 수 있었다.

한편, 발톱의 복면을 따라 형성된 강모다발은 개개의 강

모(seta)로 이루어져 있었고, 한 쪽다리에 약 160여 개의 강모가 두 개의 집단을 형성하며 분리되어 있음이 관찰되었다. 따라서 8개의 다리를 지닌 한 개체의 거미에 형성된 강모의 수는 총 1,280여 개에 달하는 것으로 추정되었다. 각 강모의 안쪽 표면에는 다시 무수한 미세강모(setule)가 형성되어 있고 여기서 발생하는 인력을 이용하여 거미가 건조한 표면을 보행하게 되는데, Kesel et al. (2003)의 계산에 의하면, 한 다리에 형성된 미세강모의 수는 78,000개에 달하며, 8개의 다리를 통해 총 624,000개의 부착점이 제공된다고 보고하였다. 세줄강충거미를 실험재료로 한 본 연구에서, 개개의 강모가 지닌 미세강모의 수를 정확히 헤아리지는 못하였지만, 다른 연구자들의 결과(Kesel et al., 2003, 2004)와 비교하면, 평균적으로 약 500개 정도인 것으로 추정되었다. 따라서 강모와 미세강모의 복합적인 체계를 지닌 세줄강충거미의 건식 부착장치가 어떠한 기질과도 효과적으로 부착할 수 있는 광대한 접촉면을 지녔다는 사실을 본 연구를 통해 확인할 수 있었다.

고배율의 전자현미경 화상을 분석한 결과, 세줄강충거미의 미세강모는 가늘고 긴 줄기(stalk) 부분과 첨단부의 부착부로 이루어져 있음이 관찰되었는데, 특히 미세강모의 말단은 끝 부분으로 갈수록 넓어져 표면부가 역삼각형의 주걱모양을 이루고 있었다. 이러한 미세구조적 특성은 파충류의 도마뱀붙이(Autumn et al., 2002; Huber et al., 2005)나 다른 강충거미류에서 보고된 것(Kesel et al., 2003, 2004)과 놀랍도록 유사하였다. 따라서 이러한 유사성은 수렴진화의 전형으로 거미류와 파충류가 유사한 방식으로 생체 부착장치를 적응시켜 왔다는 사실을 반증하는 것이라 생각되며, 강충거미의 미세강모에서 발생하는 접착력도 도마뱀붙이에서 보고된 반테르발스 힘(Autumn et al., 2002)이나 모세관의 인력(Huber et al., 2005) 등이 작용할 것으로 추정된다.

## 참 고 문 헌

- Autumn K, Sitti M, Liang YA, Peattie AM, Hansen WR, Sponberg S, Kenny TW, Fearing R, Israelachvili JN, Full RJ: Evidence for van der Waals adhesion in gecko setae. *Proc Natl Acad Sci USA* 99 : 12252-12256, 2002.
- Arzt E, Gorb S, Spolenak R: From micro to nano contacts in biological attachment devices. *Proc Nat Acad Sci USA* 100 : 10603-10606, 2003.
- Betz O, Kölsch G: The role of adhesion in prey capture and predator defence in arthropods. *Arthropod Struct Dev* 33 : 3-30, 2004
- Dixon AFG, Croghan PC, Cowing RP: The mechanism by which aphids adhere to smooth surfaces. *J Exp Biol* 153 : 243-253, 1990.
- Eisner T, Aneshansley DJ: Defense by foot adhesion in a beetle

- (*Hemisphaerota cyanea*). Proc Natl Acad Sci USA 97 : 6568-6573, 2000.
- Emerson SB, Diehl D: Toe pad morphology and mechanisms of sticking in frogs. Biol J Linn Soc 13 : 199-216, 1980.
- Federle W, Rohrseitz K, Hölldobler B: Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. J Exp Biol 203 : 505-512, 2000.
- Federle W, Brainerd EL, McMahon TA, Hölldobler B: Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. Proc Natl Acad Sci USA 98 : 6215-6220, 2001.
- Foelix RF: Biology of Spiders (2nd ed.). Oxford Univ Press, London, pp. 1-330, 1996.
- Frazier SF, Larsen GS, Neff D, Quimby L, Carney M, DiCaprio RA, Zill SN: Elasticity and movements of the cockroach tarsus in walking. J Comp Physiol A 185 : 157-172, 1999.
- Gao H, Yao H: Shape insensitive optimal adhesion of nanoscale fibrillar structure. Proc Natl Acad Sci USA 101 : 7851-7856, 2004.
- Gorb SN: The design of the fly adhesive pad: distal tenent setae are adapted to the delivery of an adhesive secretion. Proc R Soc Lond B 265 : 747-752, 1998.
- Gorb S, Gorb E, Kastner V: Scale effects on the attachment pads and friction forces in syrphid flies (Diptera: Syrphidae). J Exp Biol 204 : 1421-1431, 2001.
- Gorb SN, Beutel RG, Gorb EV, Jiao Y, Kastner V, Niederegger S, Popv VL, Schwars U, Votsch W: Structural design biomechanics of friction-based releasable attachment devices in insects. Int Comp Biol 42 : 1127-1139, 2002.
- Green DM: Adhesion and the toe-pads of treefrogs. Copeia 1981: 790-796, 1981.
- 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.
- Hanna G, Barnes WJP: Adhesion and detachment of the toe pads of tree frogs. J Exp Biol 155 : 103-125, 1991.
- Huber G, Mantz H, Spolenak R, Mecke K, Jacobs K, Gorb SN, Arzt E: Evidence for capillarity contributions to gecko adhesion from single spatula nanomechanical measurements. Proc Nat Acad Sci USA 102 : 16293-16296, 2005.
- Hill DE: The pretarsus of salticid spiders. Zool J Linn Soc Lond 60 : 319-338, 1977.
- Jiao Y, Gorb S, Scherge M: Adhesion measured on the attachment pads of *Tettigonia viridissima* (Orthoptera: Insecta). J Exp Biol 203 : 1887-1895, 2000.
- Karnovsky MJ: A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. J Cell Biol 27 : 137A, 1965
- Kesel AB, Martin A, Seidl T: Adhesion measurements on the attachment devices of the jumping spider *Evarcha arcuata*. J Exp Biol 206 : 2733-2738, 2003.
- Kesel AB, Martin A, Seidl T: Getting a grip on spider attachment: an AFM approach to microstructure adhesion in arthropods. Smart Mater Struct 13 : 512-518, 2004.
- Maddison WP, Hedin MC: Jumping spider phylogeny (Araneae: Salticidae). Invertebrate Systematics 17 : 529-549, 2003.
- Niederegger S, Gorb S: Tarsal movements in flies during leg attachment and detachment on a smooth substrate. J Insect Physiol 49 : 611-620, 2003.
- Niederegger S, Gorb S, Jiao Y: Contact behaviour of tenent setae in attachment pads of the blowfly *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae). J Comp Physiol A 187 : 961-970, 2002.
- Rovner JS: Adhesive hairs in spiders: behavioral functions and hydraulically mediated movement. Symp Zool Soc Lond 42 : 99-108, 1978.
- Ruibal R, Ernst V: The structure of the digital setae of lizards. J Morphol 117 : 271-94, 1965.
- Slifer EH: Vulnerable areas on the surface of the tarsus and pretarsus of the grasshopper (Acrididae: Orthoptera) with special reference to the arolium. Ann Ent Soc Am 43 : 173-188, 1950.
- Stork NE: A comparison of the adhesive setae on the feet of lizards and arthropods. J Nat Hist 17 : 829-835, 1983.
- Walker G, Yule AB, Ratcliffe J: The adhesive organ of the blowfly, *Calliphora vomitoria*: a functional approach (Diptera: Calliphoridae). J Zool Lond A 205 : 297-307, 1985.
- Williams EE, Peterson JA: Convergent and alternative designs in the digital adhesive pads of Scincid lizards. Science 215 : 1509-1511, 1982.

### < 국문초록 >

거미의 외골격은 그 특성상 소수성이며 접착성이 없는 구조를 지니고 있지만, 일부 배회성 거미들은 부드럽고 건조한 표면을 따라 보행할 수 있는 독특한 접착장치를 지니고 있다. 본 연구는 거미류 접착보행 장치의 미세구조적 특성을 규명하기 위하여 깡충거미과의 세발깡충거미 (*Plexippus setipes*)를 실험재료로 하여 4쌍의 보행지에 형성된 접착장치를 고배율의 주사전자현미경으로 관찰하였다. 그 결과, 각각의 보행지에서 2개의 발톱(claw)과 강모다발(scopula)이 관찰되었는데, 건조한 표면에 대한 부착력은 강모다발의 특이한 구조로부터 발생됨이 확인되었다. 각 보행지마다 약 160개의 강모(seta)가 관찰되었는데, 표면과 접촉을 이루는 방향에 따라 두 집단의 강모다발로 구분되었다. 강모의 배면을 따라 형성된 무수한 감각모로 인해 인접 강모들과의 접촉이 차단되어 있었고, 강모의 복면에서는 고밀도로 밀집된 미세강모(setule)들이 관찰되었다. 미세강모의 첨단부는 역삼각형의 주걱모양으로 펼쳐져 충분한 접촉면을 확보하고 있었으며, 미세강모의 유연성과 그 표면에 형성된 큐티클 함몰부의 미세구조 등이 깡충거미류 부착장치의 특성임을 확인할 수 있었다.