



2021년도 2학기 - 해충관리학

환경과 곤충

➤ 곤충의 식성과 생활형

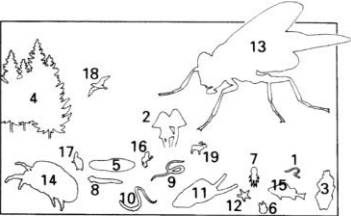
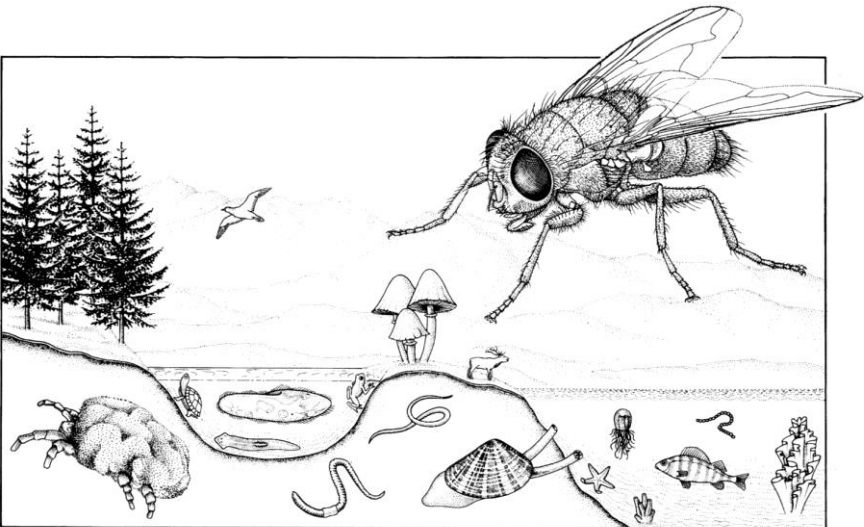
- ✓ 곤충 종 다양성 → 다양한 생태적 특징
- ✓ 종 및 개체수의 질적, 양적 측면에서 먹이사슬(food web)의 주체가 되는 경우가 많음.
- ✓ 곤충의 식성
 - 부식성(detritivory, detritivory, saprophagy) : 썩은 물질을 먹는 식성
 - 균식성(fungivory) : 버섯, 곰팡이 등을 먹는 식성
 - 초식성(phytophagy) : 식물성 먹이를 먹는 식성
 - 육식성(carnivory) : 동물성 물질을 먹는 식성
 - * 특화 : 목식성(xylophagy) 나무의 목질부만을 가해하는 식성

여과섭식(걸러먹기, filter feeding) 수중의 다양한 플라크톤(plankton)이나 유기물을 필터(filter)로 걸러 먹는 식성



환경과 생태

곤충의 식성과 생활형



- 1. 원핵생물(Prokaryotes): 2. 균류(Fungi): 3. 조류(Algae):
- 4. 식물계(Plantae): 5. 원생생물(Protozoa):
- 6. 해면동물(Porifera): 7. 자포동물(Cnidaria):
- 8. 편형동물(Platyhelminthes): 9. 선형동물(Nematoda):
- 10. 환형동물(Annelida): 11. 연체동물(Mollusca):
- 12. 극피동물(Echinodermata): 13. 곤충강(Insecta):
- 14. 절지동물(곤충강 제외)(Non-insect Arthropoda):
- 15. 어류(Pisces): 16. 양서류(Amphibia):
- 17. 파충류(Reptilia): 18. 조류(Aves): 19. 포유동물(Mammalia)

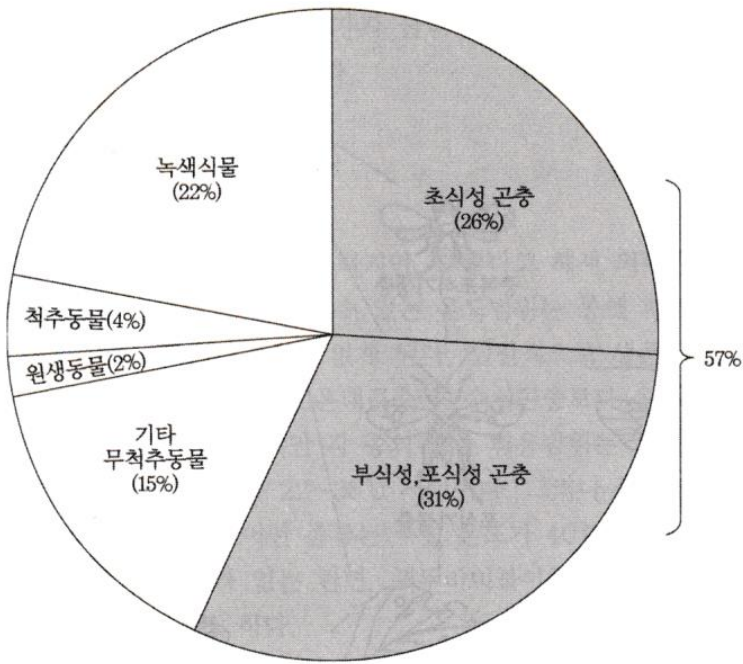
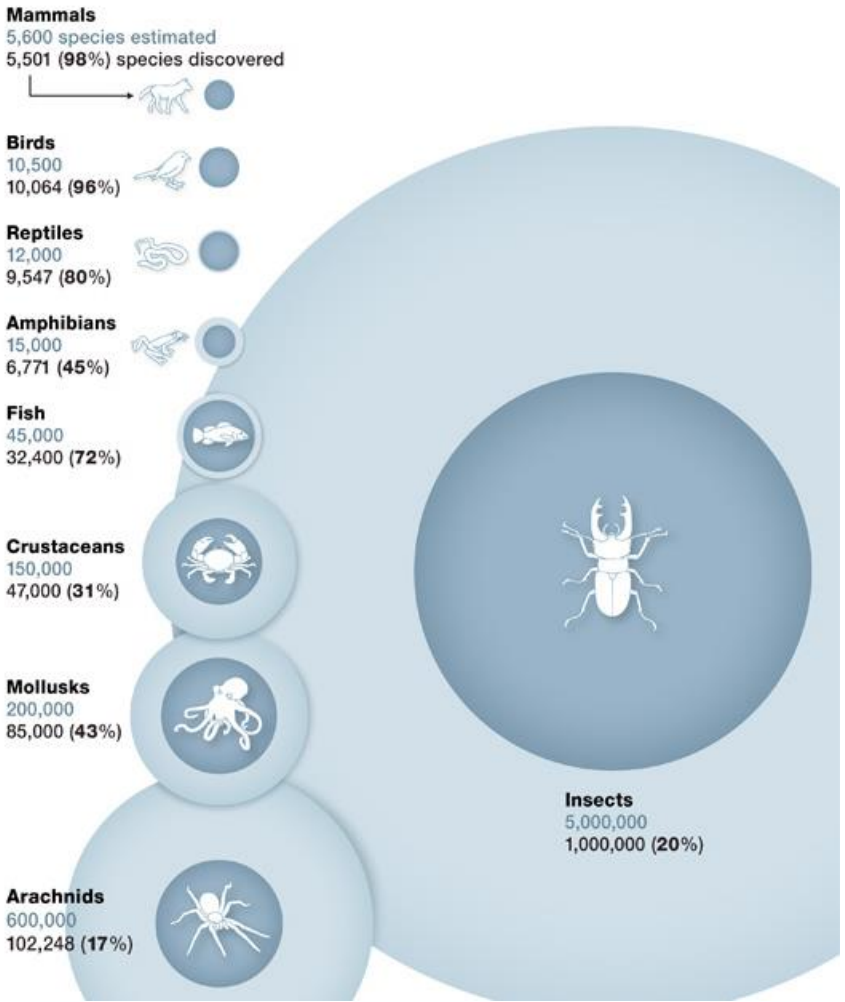


그림 1-53 미생물과 균류를 제외한 동식물계에서 곤충이 차지하는 비율 (ROMOSER & STOFFOLANO, 1981)

환경과 생태

➤ 곤충의 식성과 생활형

- ✓ 그룹이나 종에 따라, 육서형(terrestrial, 육상생활), 수서형(aquatic, 물 속 생활)
- ✓ 생활에 따라, 독거형(solitary), 군거형(gregarious), 사회성(social) 곤충 구분
- ✓ 곤충은 주어진 환경에 따라, 낮에 활동하거나 또는 밤에만 활동하도록 적응됨
(때로는 매우 덥거나 추운 환경에, 때로는 매우 습하거나 건조한 환경에 적응)

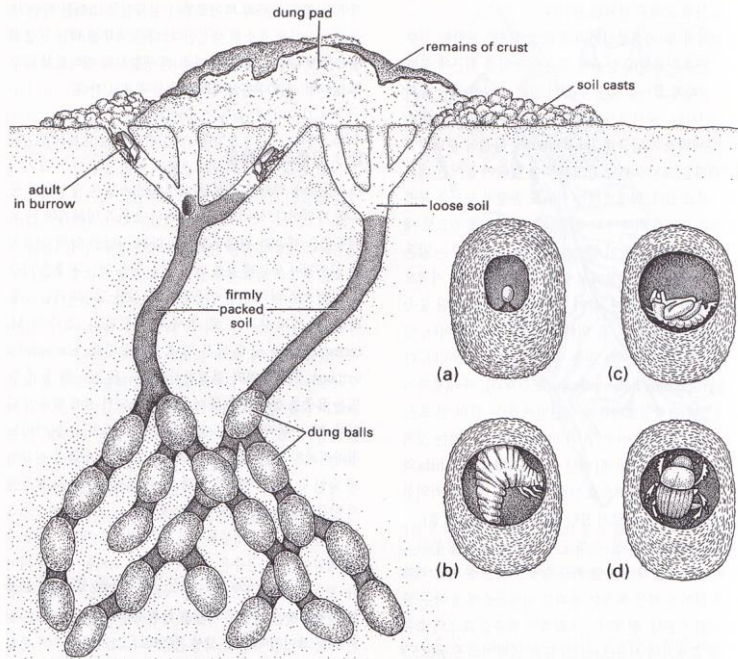
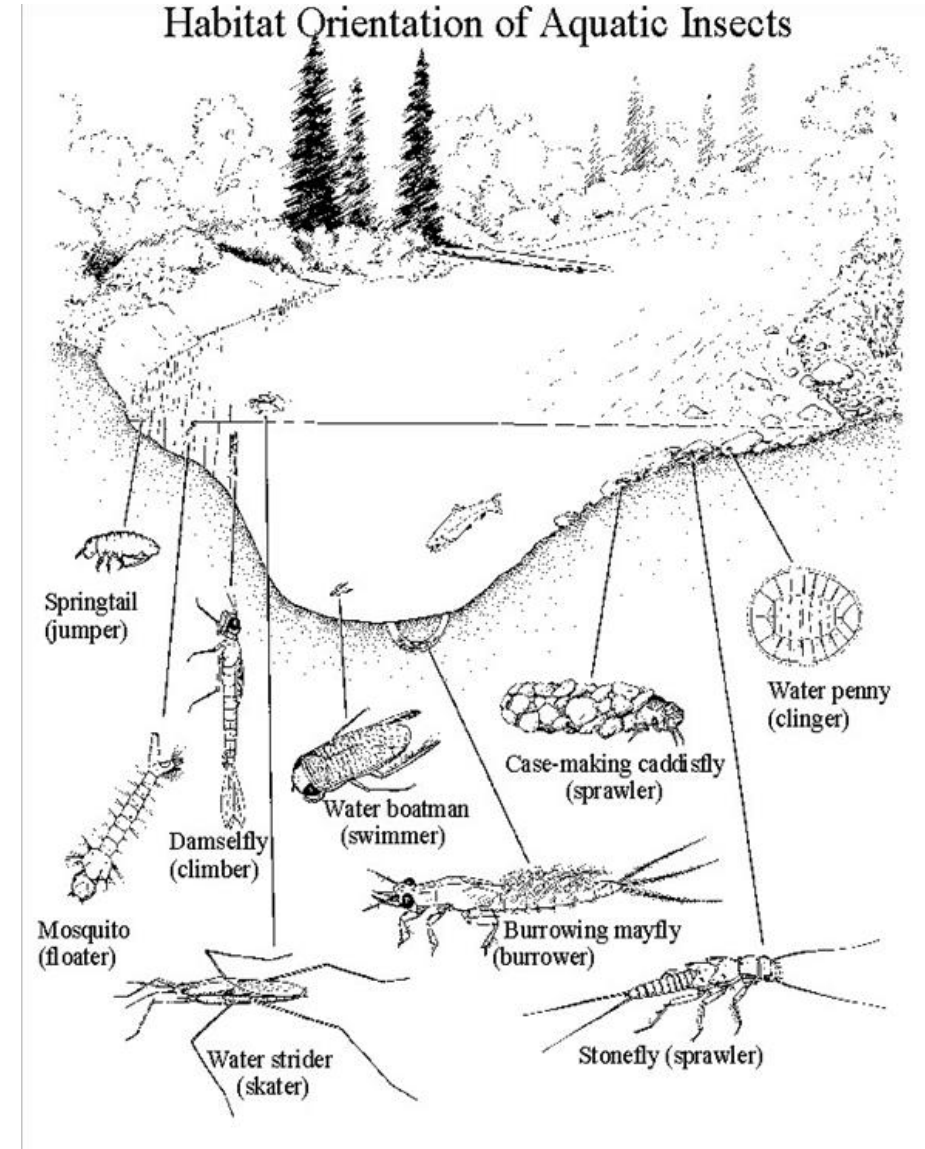


그림 9.5 소똥구리 동 패드 아래로 파서 똥은 터널에 가득 채워진 1령의 *Onthophagus gazella*(딱정벌레목:소똥구리과). 삽입한 그림은 딱정벌레의 발육이 일어나는 내부에서 각각의 소똥구리단계를 보여준다. (a)알, (b) 똥을 먹는 유충, (c) 번데기, (d) 우화직전의 성충. (Waterhouse 1974.)



환경과 생태

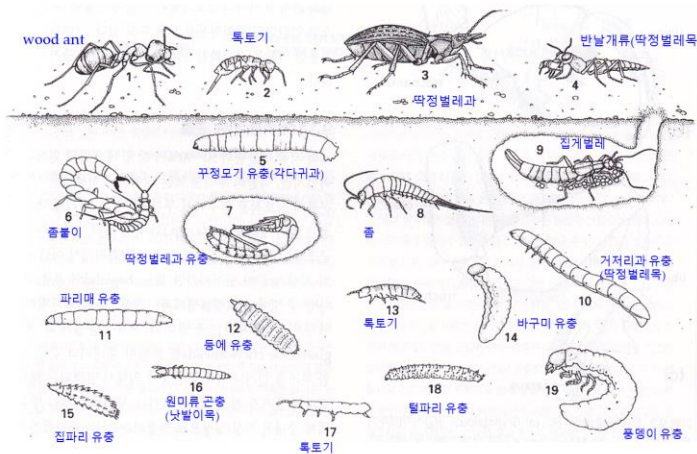
➤ 곤충의 식성과 생활형

✓ 곤충은 생태계에서 매우 필수적인 역할 담당

- 나무/나뭇잎 등을 분해
- 동물 사체나 배설물 처리
- 흙을 갈아엎어주면서 영양분의 재활용
- 식물의 수분 매개자
- 씨앗을 퍼뜨리는 역할

✓ 많은 곤충이 식성을 보이면서, 씨앗을 비롯하여 식물의 여러 부분을 가해 → 식물군의 구성 및 구조 유지

✓ 새, 포유류, 양서/파충류, 물고기 등의 먹이 → 곤충을 포식하는 동물에게 도움



전형적인 부식도 및 토양 곤충을 보여주는 토양 측면의 도식도(Gullan and Cranston, 2011)



환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 곤충에 영향을 미치는 환경요인

- 생물적 환경요인 : 먹이, 생태계나 생태적 지위(ecological niche)
- 비생물적 환경요인 : 기상 요인, 대피 장소, 공간 등

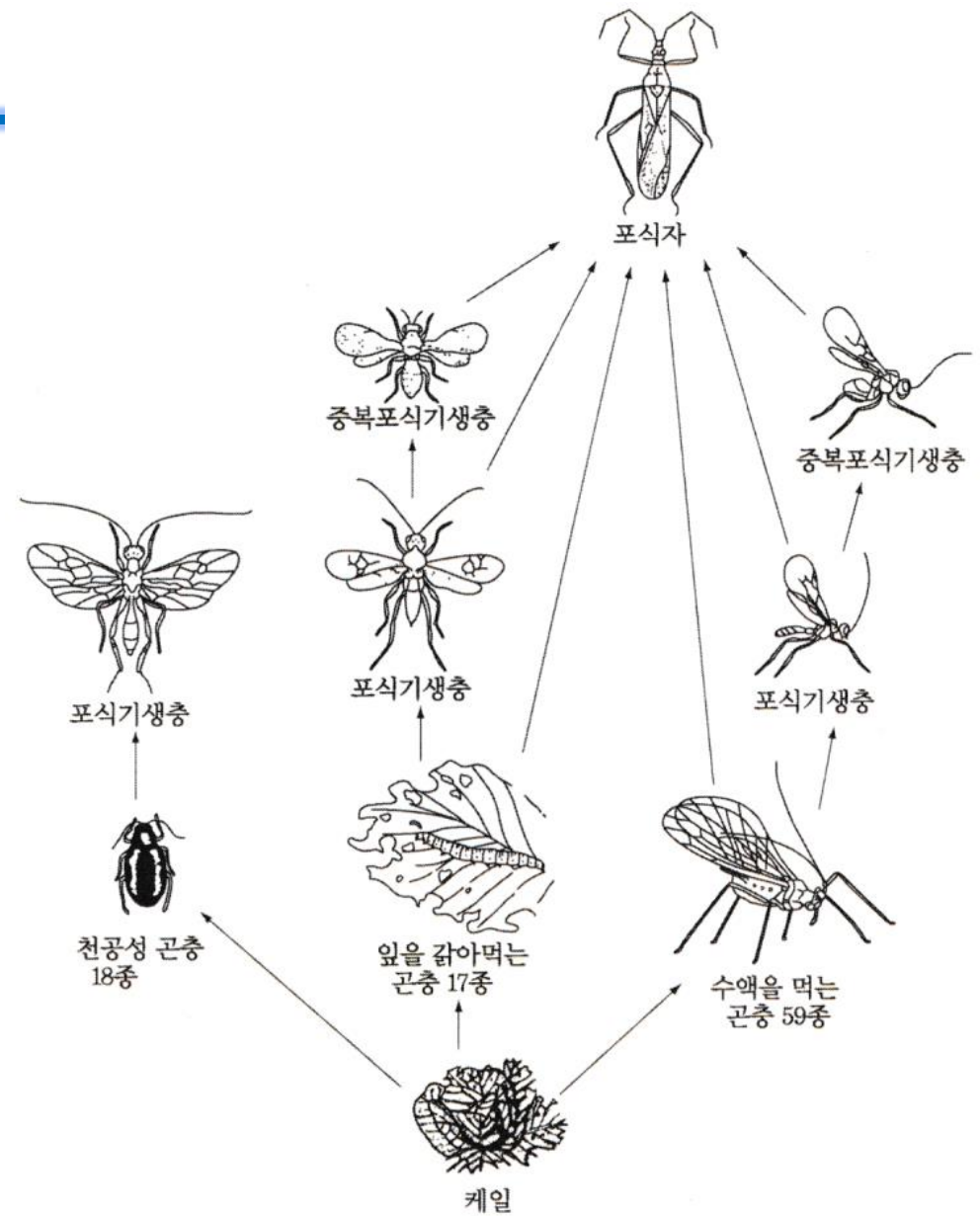


그림 1-54 생태계 내 하나의 식물에서 유래되는 먹이망(food web)

〈TRIPLEHORN & JOHNSON, 2005〉

환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 환경요인

• 온도 - 1

- 곤충의 활동 가능한 온도 범위는 '종'에 따라 상이 (그 이상/그 이하의 온도가 될 때 생존 어려움)

- 일반적으로 생존 가능한 허용범위(tolerance range) : 온대곤충>열대곤충, 육서곤충>수서곤충

- 생존 가능 허용 범위 : 0~50도 (최적범위 22~38도) (종에 따라 상이)

* 예외 : 좀 일종(주변 온도가 40도 이상에서 생존), 귀뚜라미붙이목(갈르와벌레) (영하에 가까운 온도가 최적온도)

- 휴면(dormancy) : 정상적인 활동이 어려운 시기(온도 조건)에 발생

* 휴면(diapause) : 발육을 멈추고 좋은 환경이 다시 올 때까지 휴면상태 유지

* 휴지(quiescence) : 좋지 않은 환경에 맞추어 대사율을 떨어뜨리는 것

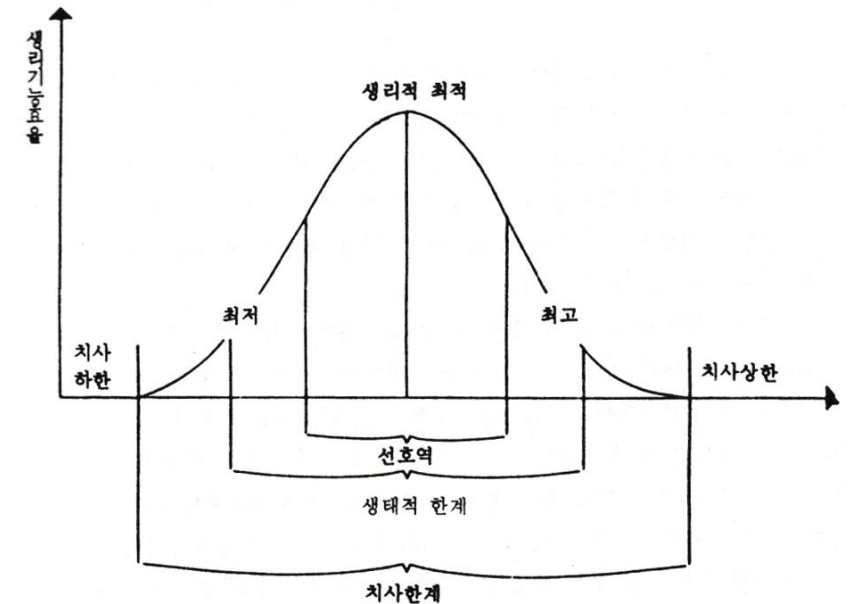
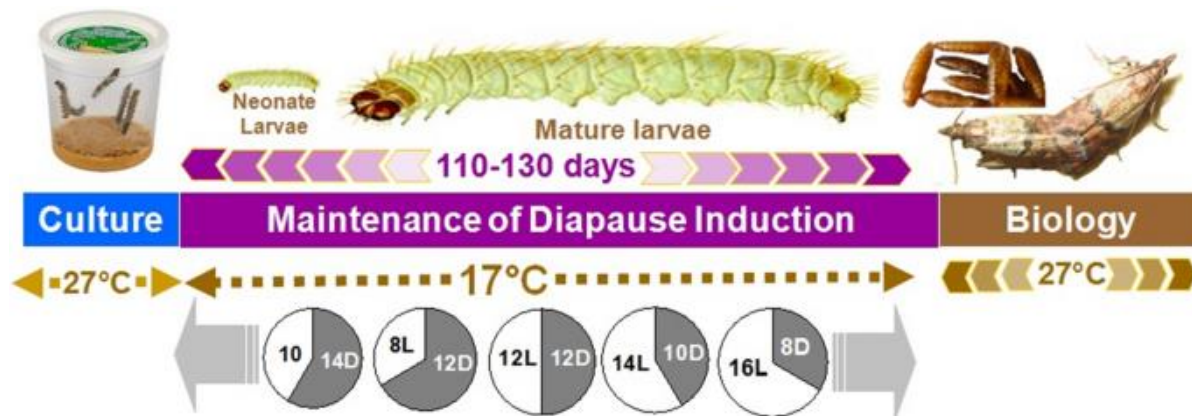


그림 21 환경조건의 변동에 따르는 생물의 반응

현 (1992)

환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 환경요인

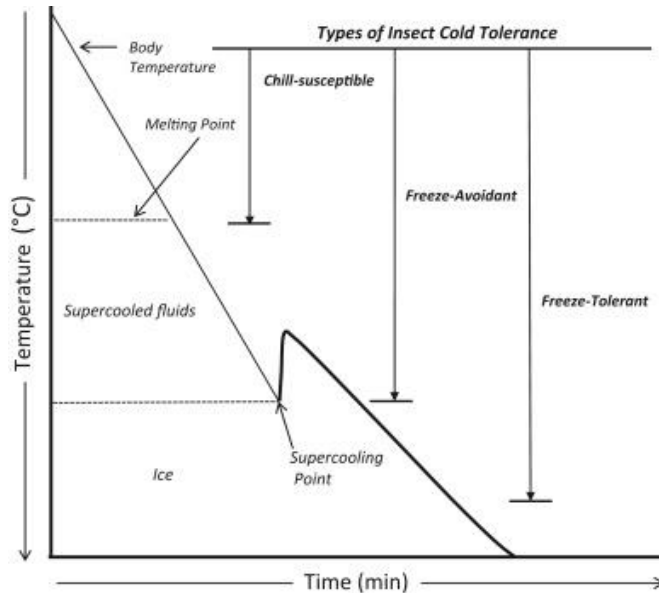
• 온도 - 2

- 겨울을 나는 곤충

* 과냉각(supercooling) : 영하의 상태이지만, 얼지 않은 상태에 이르면 세포 내 빙핵(ice crystal) 형성을 막기 위해, 글리코겐(glycogen) 분해하여 글리세롤(glycerol) 등으로 변환하면서 체내빙결점(과냉각점, supercooling point) 낮춤

- 온도는 곤충의 수명, 증식, 발육속도에 큰 영향

* 일반적으로 높은 온도 → 성충 산란력과 발육속도(알, 애벌레, 번데기) 증가 / 대사율 증가시켜 생존율 저하



환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 환경요인

• 수분

- 곤충 체내 수분 함량 : 절반 이상 ~ 90% 이상
- 특히 작은 체구로 체내 보관 가능한 수분량 제한, 체표면적이 크므로 외골격의 방수성을 통해 수분 손실 최소화
- 과습 : 병원균에 쉽게 감염, 먹이식물에도 영향

→ 수분은 '곤충의 생존에 중요한 요소'

- 수분 부족 시, 이를 이겨내는 방식(은폐휴면, cryptobiosis)에 들어감

(예) 아프리카 깔따구 일종 : 비가 오지 않아 물이 마를 경우, 완전 탈수상태에서 몇 년간이나 은폐 휴면 상태로 존재

• 빛

- 직접적인 곤충 생명에 영향을 주기보다, '광 주기'가 계절을 반영하여 곤충의 발육과 휴면에 영향을 미침
- 짧게는 밤낮의 변화가 '곤충의 주기적 행동, 즉 먹이를 찾거나 교미, 산란의 시점, 우화의 시점'에 영향을 미침
- 빛 자체서 발생하는 파장/편광각 등도 곤충의 행동에 영향
- 편광은 곤충 이동 또는 비행 경로에 기준이 됨

* 초식성 곤충은 식물로부터 반사되는 파장을 인지하여 먹이식물 찾음.

환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 곤충의 분포

- 곤충은 다양한 환경에 적응하여 지구상 곳곳에 분포
- 종에 따라, 광범위하게 분포하는 종 / 특정 환경 또는 지역에만 분포하는 종
- 종의 분포는 서로 다른 기후와 생태만이 결정요인이 되는 것은 아님
 - (예) 호주에도 열대우림이 있지만, 열대우림에서 흔히 발견되는 종은 존재하지 않음
 - (예) 사과나무는 거의 전세계적 분포하지만, 사과를 가해하는 일종인 사과애모무늬잎말이나방은 우리나라에만 분포
 - * 사과나무가 있고 환경조건이 유사해도 다른 나라에도 사과애모무늬잎말이나방이 존재하는 것은 아님.
 - (유사 종인 애모무늬잎말이나방은 전세계 분포)
- **고유종(endemic species)** : 어떤 종의 분포범위가 한 지역에만 국한되는 종
 - 우리나라에만 국한되어 분포하는 종 "한국 고유종"
- **범존종(광역분포종, cosmopolitan species)** : 넓은 지역 특히 둘 이상의 대륙에 분포하는 종
 - 인류 이전부터 넓은 지역에 분포하는 경우
 - 한 지역에 고유종이었던 종이 인위적(사람 등)으로 다른 지역으로 옮겨지는 경우



Adoxophyes orana
(나비목: 잎말이나방과)

© Andrey Ponomarev, Lepidoptera.ru

환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 곤충의 분포

- 곤충이 범세계적으로 또는 몇 개 대륙에 걸쳐 분포하게 되는 이유 중(인간에 의한 사례)
 - 바퀴나 집파리처럼 인간의 거주환경을 좋아하는 경우
 - 야외보다 인간에 의한 인위적인 환경에 더 잘 적응하는 경우
 - 가축이나 인간에 외부기생 또는 내부기생을 하는 경우
 - 곡식 등을 가해하는 경우
 - 생물적 방제, 취미 등을 위해 인위적으로 도입을 하는 경우



환경과 생태

➤ 곤충의 물리적 환경과 분포

✓ 곤충의 분포

- 직접 또는 간접적으로 도입되는 곤충의 경우, 심각한 해충화 가능성

- 우리나라의 생태계는 없던 외래곤충이 들어오면 이들의 수를 조절해 줄 천적이 대개는 존재 하지 않음

* 외래해충의 개체수의 폭발적 증가

→ 검역활동

→ 생물적 방제나 실험, 취미활동을 위해 도입하려는 곤충의 경우, 국내 월동 가능여부, 국내 먹이원 존재 여부, 생물적 방제의 야외효과가 확실한지 등에 대한 사전 연구 필요

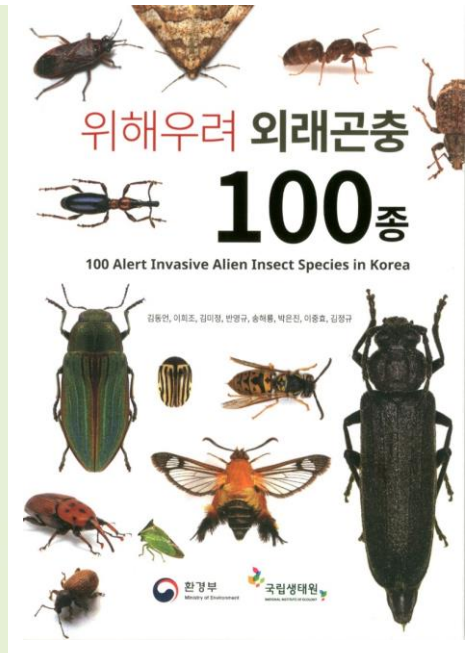
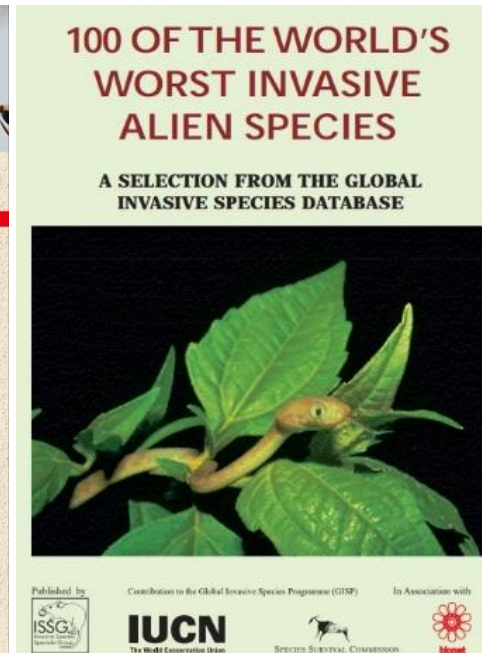


Our work

- IUCN European Work Programme 2017-2020
- + Policy
- Biodiversity Conservation
- + European Red List of Threatened Species
- Invasive alien species

Invasive alien species

Invasive alien species are species that are introduced, accidentally or intentionally, outside of their natural geographic range and that become problematic. They are often introduced as a result of the globalisation of economies through the movement of people and goods, for instance via shipping, consignments of wood products carrying insects, or the transport of ornamental plants to new areas. The EU has developed Regulation (EU) 1143/2014 to actively deal with the problem of invasive alien species.



환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 성 결정

- 곤충에도 상염색체(autosome)와 성염색체(sex chromosome) 존재
- 암수를 결정짓는 데, 성염색체가 요인이 되지만, 수컷의 성향을 갖게 되는 것은 '상염색체'에 있고, 암컷의 성향은 'X 염색체'에 있어서 상염색체와 X의 균형이 암수를 결정하는 요인
- X 염색체 1개 → 수컷, X 염색체 2개 → 암컷

• 단위생식(parthenogenesis)

- 암수 간 교미에 의한 수정 없이도 암컷 혼자서 새끼를 낳는 경우(처녀생식)
- 종에 따라, 양성생식과 단위생식을 함께 활용
- 종류
 - * 수컷생산단위생식(arrhenotoky) : 미수정란의 반수체 배아가 수컷으로 되는 경우
 - * 암컷생산단위생식(thelytoky) : 미수정란이 암컷으로 되는 경우
 - 반수체 n 이 아닌 배수체 $2n$ 으로 암컷이 됨. 이는 무수정란 형성 시 감수분열 없이 $2n$ 을 유지하거나, 반수체인 핵시 2개가 모여 $2n$ 을 만들면서 암컷이 됨.



환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 자웅혼성(간성, intersex)

- 유전적 변이의 하나. 자웅동체(암수한몸)처럼 암수의 두 가지 성향과 특징을 함께 섞어서 가지고 있는 경우
- 유전적 불균형에 따른 (다)배수체(polyploidy)가 형성되는 경우, 자웅혼성이 나타남.

(예) 초파리에서 XXY성은 자웅혼성이며 불임

• 자웅양형(gynandromorphy)

- 어느 한쪽은 암컷인데, 다른 쪽은 수컷인 경우
- 벌목, 나비목에서 드물게 발견되는 돌연변이

(예) 암수의 날개형태가 다른 나비에 있어서 왼쪽 날개는 수컷, 오른쪽 날개는 암컷인 경우 등



자웅양형(매미나방)



자웅양형(호랑나비과)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 알

- 곤충의 출생방식

* **난생(oviparity)** : 가장 흔한 방식. 알(egg)을 낳아 증식

* **난태성(ovoviviparity)** : 알이 몸 안에서 부화되어 애벌레 상태로 밖으로 나오는 방식

* **태생(viviparity)** : 처음부터 애벌레를 몸 안에서 키워 다 큰 애벌레를 밖으로 낳는 방식

- 곤충은 한번에 낳는 알의 수가 종에 따라 매우 다양 : 보통 몇 십개~몇 백개

- 곤충은 알은 모양, 크기, 색깔 등 각양각색

- 산란에서 가장 중요한 것

* **보호기능** : 알이 부화할 때까지 다른 생물에게 들켜서 먹히지 않도록 하는 것

→ 바퀴, 사마귀의 난협(ootheca, 알주머니) 형성

→ 매미나방이 몸의 털을 이용하여 알을 덮는 경우

→ 알을 땅속이나 식물의 줄기 속에 낳아 알을 숨기는 것

* **섭식기능** : 깨어난 애벌레가 먹을 음식이 가까이 있도록 하는 것



난생 - 방패광대노린재(진도)



태생 - 진딧물류



난협(ootheca) (좌: 사마귀, 우: 바퀴)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 알

- 배자발생(embryogenesis)

* 곤충의 알은 자라기 위해, 세포분열이 일어날 때 표할(superficial cleavage)이라는 방식으로 시작

(사람의 수정란은 등할(수정란 하나가 2개의 세포가 되면서 같은 크기로 나누어지고, 다시 4개, 8개의 같은 크기의 세포로 분할)

* 곤충 세포 분열 과정

- 1) 곤충은 먼저 핵이 세포분열을 7~8회 거듭
- 2) 약 5,000여개의 핵 생성
- 3) 딸핵들은 수정란의 가장자리 쪽에 한 층으로 배열
- 4) 각 핵이 세포막으로 구분되면서 각각의 세포로 전환
- 5) 알의 표층에 단세포층(포배엽, blastoderm) 형성

환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 알

* 포배엽 시기(포배기에 이어 낭배기): 한 쪽의 세포벽이 두꺼지면서 배대(germ band) 형성,
→ 이 배대가 분열을 계속해서 외배엽(ectoderm), 중배엽(mesoderm), 내배엽(endoderm) 형성

* 배엽의 구분은 나중에 어떤 기관 또는 조직을 만드는지를 결정짓는다는 점에서 중요함.

* 곤충의 경우 각 배엽이 구성하는 부분

1) 외배엽 : 체벽, 기관계, 신경계, 소화계(전장, 후장)

2) 중배엽 : 근육, 순환계, 혈액, 내분비샘, 지방체, 정소와 난소

3) 내배엽 : 소화계의 중장



환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 알

* 알이 세포분열을 계속하여 어느 정도 자라게 되면, 머리와 입을 구성할 여러 마디들이 하나씩 구분되어 짐

* 가슴과 배에서도 마디의 구분이 시작됨 = 분절 또는 마디형성(segmentation)

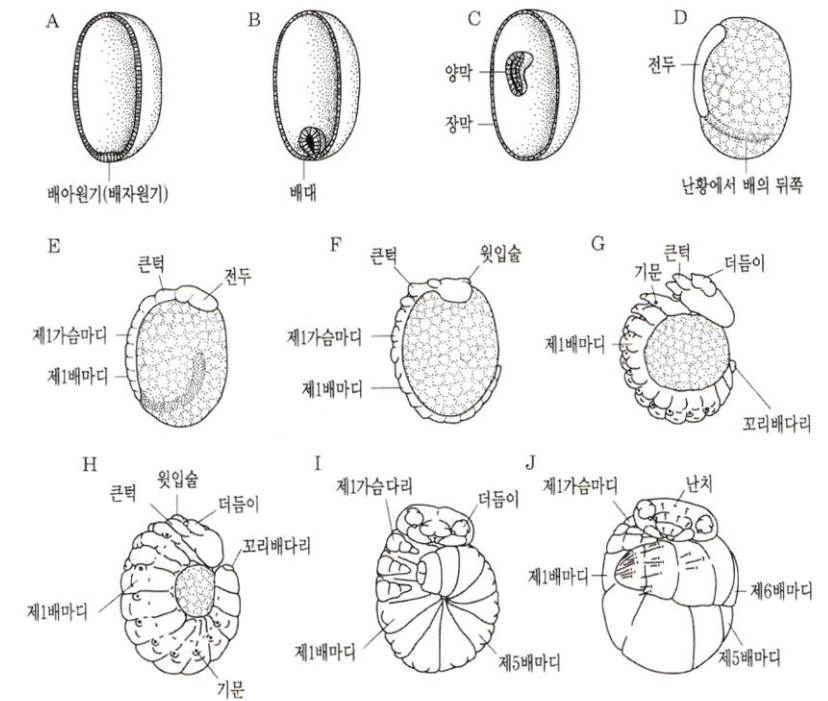


그림 1-55 밀들이류의 배 발달과정 (GULLAN & CRANSTON, 1994)

A : 32시간 B : 2일 C : 7일 D : 12일 E : 16일 F : 19일

G : 23일 H : 25일 I : 25~26일 J : 32일째 부화 직전

환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

- 부화(hatching) : 다 자란 애벌레가 알 껍질을 깨고 나오는 과정

▪ 방법

- 씹는 입을 이용하여 껍질을 씹어 자르는 방법
- 알의 약한 부분을 몸을 움직이거나 공기를 들이마셔 내압을 높여서 파괴하는 방법
- 주로 머리에 위치한 난각 파쇄기(egg tooth, 난치) 같은 작고 날카로운 난파기(egg burster)를 이용하여 알껍질을 절단하는 방법



나비 유충의 부화

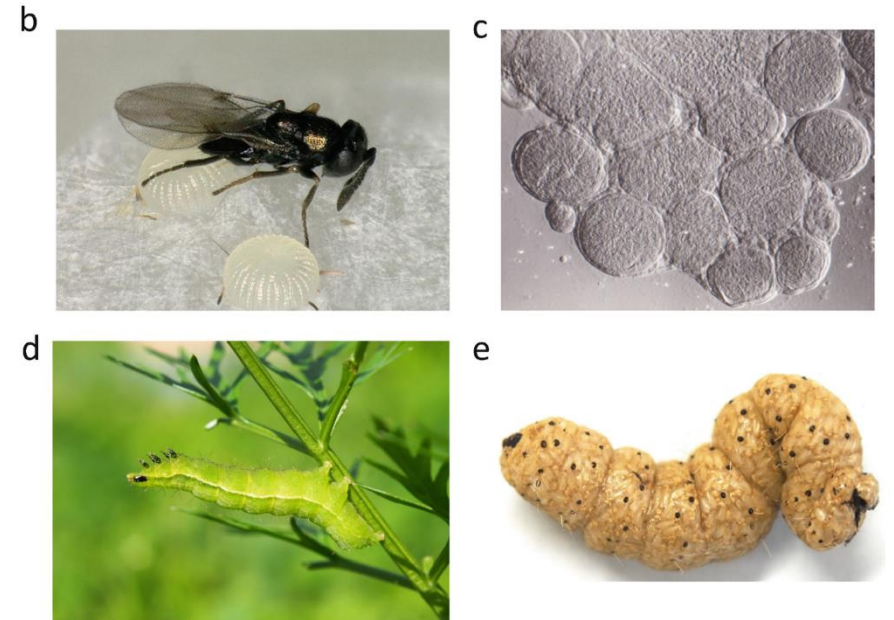
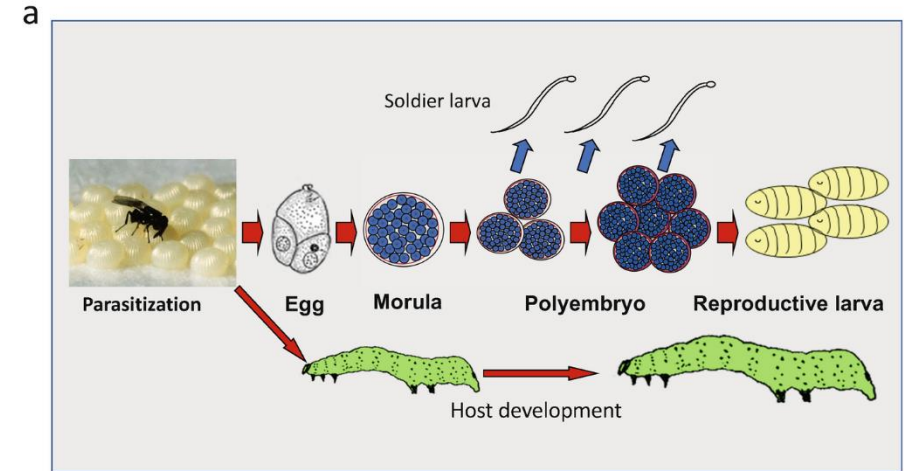
환경과 생태

➤ 성장

✓ 성 결정과 생식

• 다배발생(polyembryony)

- 알이 부화하면 보통 1개의 알에서 한 마리의 애벌레가 나옴
- 때로는, 하나의 알에서 여러 마리가 나오는 경우도 존재
 - 1개의 핵이 여러 개로 나누어지면서 각각이 배로 발달하여 여러 개의 배가 동시에 발달하고 결국 여러 마리가 나오는 경우
- 주로 기생벌(기생봉)에서 발견
 - 기생벌은 다른 곤충의 몸이나 알 안에 산란
 - 숙주에게 들키지 않도록 빠른 시간 내에 낳아야 함
 - (하나의 알 산란으로 여러 마리가 될 수 있다면 가장 효율적인 기생 방식)
 - 1개의 알이 몇 마리로 되느냐는 보통 숙주와 기생벌 애벌레의 크기에 따라 달라짐
 - 숙주에서 얻을 수 있는 양분의 정도에 따라 일부는 자라지 못하거나 때로는 서로 잡아먹기도 함
 - (예) 강충좀벌 : 1,500여 마리 이상으로 발달하는 경우도 보고



다배발생의 예(좀벌과)
(Iwabuchi, 2020)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 탈피

- 탈피의 주요 2과정 : 표피층 분리(apolysis) → 탈피(허물벗기, ecdysis)
 - 표피층 분리 : 현 큐티클이 그 아래에 있는 진피(epidermis)에서 떨어지는 과정 자체
 - 진피 : 자라면서 새 큐티클을 만들고 동시에 현 큐티클의 내원표피 흡수
 - 탈피 과정
 - 1) 표피층 분리 : 진피로부터 기존의 외골격 분리
 - 2) 진피로부터 불활성 상태의 탈피액 분비
 - 3) 새 외골격 위에 큐티쿨린층(cuticulin layer) 형성
 - 4) 탈피액(molting fluid) 활성화
 - 5) 탈피액에 의한 내원표피(endocuticle) 소화 및 흡수
 - 6) 동시에 진피로부터 새로운 원표피(procuticle) 분비
 - 7) 탈피 : 현 외원표피와 상표피를 벗어버림
 - 8) 새로운 체벽의 팽창
 - 9) 새 외원표피(exocuticle) 경화 및 색소 침착

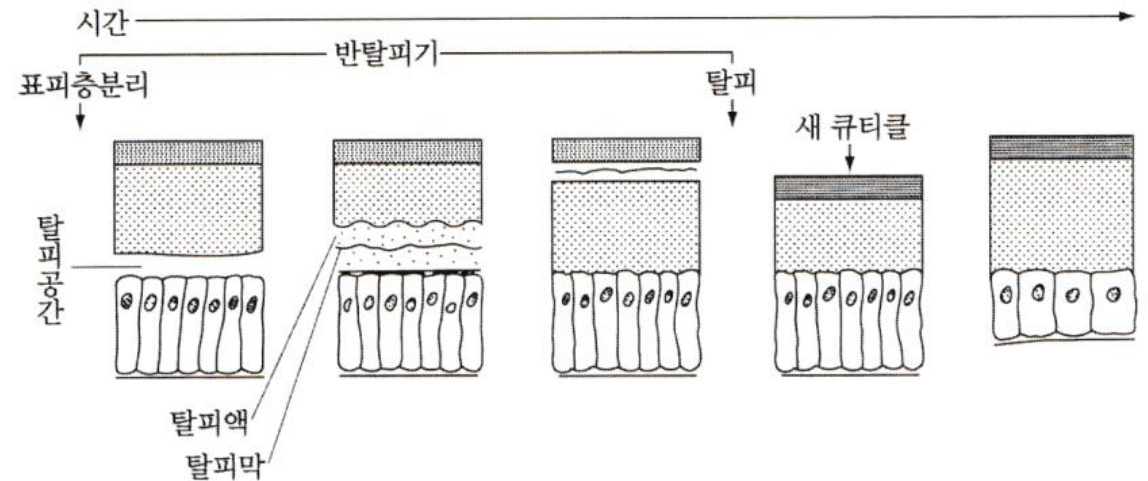


그림 1-56 탈피호르몬에 의하여 시작된 탈피과정은 원 큐티클의 일부는 흡수, 재활용하고 일부는 벗어버리는데, 탈피액에 의한 소화 및 흡수와 새 큐티클 분비가 동시에 일어나므로 새 큐티클도 다시 흡수될 수 있다. 이를 방지하기 위해 큐티쿨린층이 형성되면서 현 큐티클과 새 큐티클을 구분하는 탈피막이 생긴다(DALY, DOYEN & PURCELL III, 1998)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 탈피

• 탈피각(exuvia) : 곤충이 벗어버린 허물

- 탈피가 일어나는 부분은 외골격 뿐만 아니라, 외배엽성 부위는 대부분 탈피, 숨관/전위/후위/내골격 구조들이 해당
- 기관의 내벽 막(lining)은 체벽에 붙어 있어 체벽과 함께 벗고, 장의 막은 잘라져서 배설
- 허물을 벗은 초기
 - 색깔이나 몸이 연하고 부드러우나 보통 1~2시간이면 몸이 단단해지고 색깔도 진해짐
 - 현 큐티클(cuticle)에 싸여 있는 몸을 팽창시켜 몸의 굳기 전에 크기를 키움(혈액압 이용)
- 성장하면서 허물을 벗는 경우는 보통 4~8회(종에 따라, 수십회에 이르는 경우도 존재)

* (예) 하루살이 : 다 자란 날개를 단 성충이 다시 한번 탈피

→ 생식적 발달이 완성되지 않은 성충 : 아성충

→ 생식적 발달이 완성 : 성충



매미의 탈피각



장수하늘소의 우화과정(탈피각)



매미의 우화

환경과 생태

➤ 성장

✓ 변태(metamorphosis)

• 정의

- 곤충의 형태가 탈피와 함께 바뀌는 것
- 알에서 깨어난 애벌레(유충/약충)나 성충로의 변태 또는 그 사이에 더해지는 번데기(용)로의 변태 과정

• 변태의 종류

- 무변태(ametaboly) : 형태는 변하지 않고 크기만 커지는 탈피만 계속(성충과 약충의 형태적 차이 없음)(낫발이목)

▪ 불완전변태(hemimetaboly)

- 알, 애벌레(약충), 성충의 과정으로 중간에 번데기 과정이 없는 경우
- (특징) 약충의 모양이 대체로 성충과 유사(날개눈이 조금씩 성장)

▪ 완전변태(holometaboly)

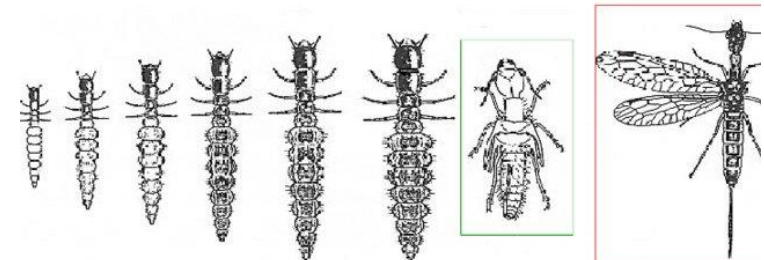
- 알, 유충, 번데기, 성충의 과정
- 유충 시기가 형태적으로 성충시기와 크기 차이남



Ametabolan mode (Example: Archaeognatha)



Hemimetabolan mode (Example: Orthoptera)



Holometabolan mode (Example: Raphidioptera)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 애벌레(유충/약충)의 종류

• 쏘불이형(campodeiform)

- 쏘불이목 쏘불이과나 뱀잠자리목 쏘뱀잠자리과의 애벌레와 같이 입이 전구식이고 몸이 뒤로 가늘어지며 전체적으로 납작, 다리가 김

• 딱정벌레유충형(carabiform)

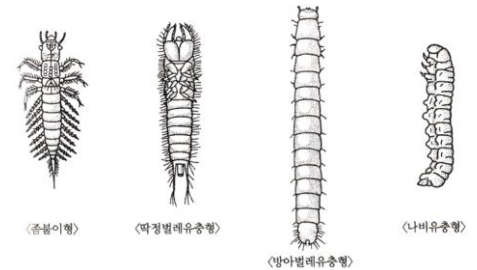
- 딱정벌레목 딱정벌레과의 애벌레가 대표적. 쏘불이형과 유사하나 다리가 더 짧고 몸이 납작. 배 끝 미모가 짧거나 없음.

• 방아벌레유충형(eleteriform)

- 딱정벌레목 방아벌레과의 애벌레 대표적. 몸이 길고 단면이 둥글며 다리가 매우 짧음

• 나비유충형(eruciform)

- 나비목 대부분의 애벌레처럼 원통형의 부드러운 몸을 가지고 있으며 배에는 배다리가 있음



쏘불이형(풀잠자리 유충)



딱정벌레유충형



방아벌레유충형



나비유충형(밤나무누에나방)

환경과 생태

➤ 성장

✓ 애벌레(유충/약충)의 종류

• 판형(platyform)

- 딱정벌레목 물샧갓벌레과의 애벌레처럼 몸이 매우 납작한 경우
- 물 속에서 물살을 이겨내는 수단으로 바위에 납작하게 붙은 특징을 가진 애벌레

• 굼벵이형(scarabaeiform)

- 딱정벌레목 개나무좀과의 애벌레처럼 뚱뚱한 원통형의 부드러운 몸을 가지고 있으며, 느리게 움직이고 흔히 옆에서 볼 때 C자형

• 구더기형(vermiform)

- 파리목 쉬파리과의 애벌레처럼 머리가 발달하지 않고 다리도 없는 구더기를 닮은 경우



구더기형(파리목)



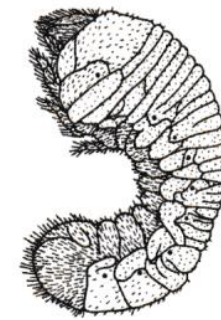
판형(날도래목 유충)



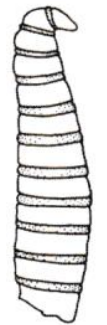
굼벵이형(딱정벌레목-사슴벌레과)



〈판형〉



〈굼벵이형〉



〈구더기형〉

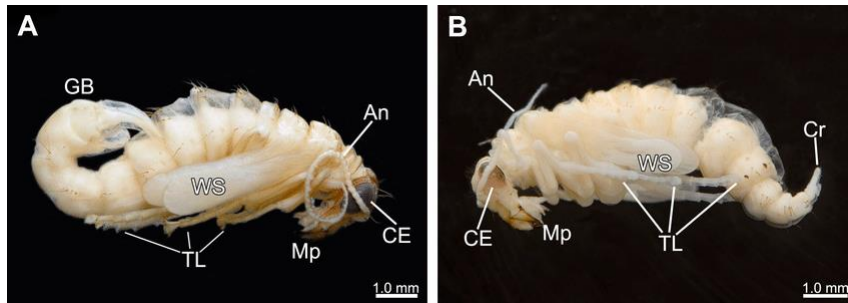
환경과 생태

➤ 성장

✓ 번데기의 종류 : 다리/큰턱과 같은 부속지가 몸에 붙어 움직일 수 없는지/있는지에 따라 구분

• 나용(exarate pupa)

- 번데기가 되면서 부속지가 몸으로부터 떨어진 상태에서 움직일 수 있도록 형성된 경우
- 부속지 중에서 큰턱을 움직여 씹을 수 있는지 없는지에 따라,
 - 저작형 나용 : 밀들이목, 뱀잠자리목, 풀잠자리목, 날도래목, 일부 원시적인 나비목
 - 비저작형 나용 : 나비목과 파리목을 제외한 나머지 목들에서 관찰



밀들이목의 저작형 나용

하늘소과의
비저작형 나용

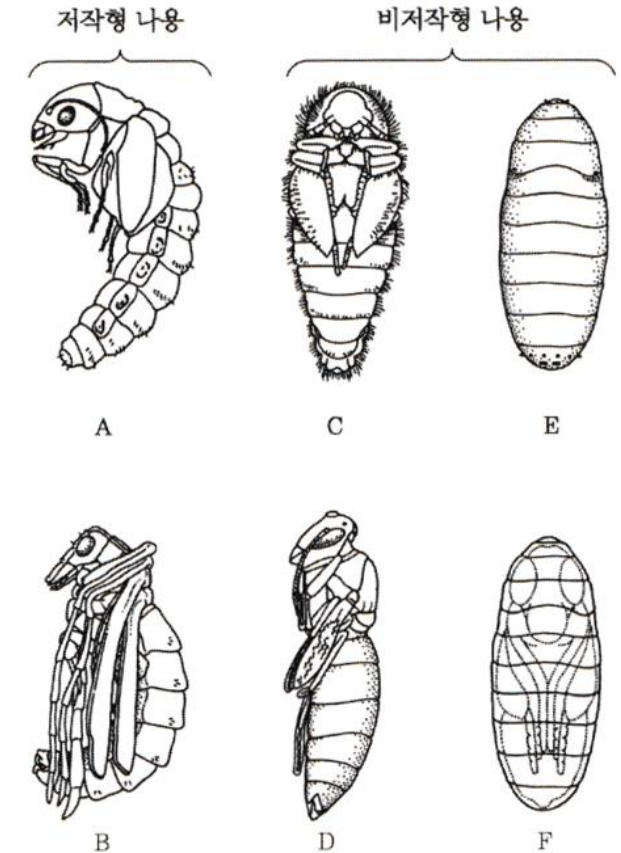


그림 1-58 번데기의 다양한 유형 (ROMOSER & STOFFOLANO, 1981)

A : 뱀잠자리류 B : 밀들이류 C : 딱정벌레목-수시렁이류 D : 벌류 E : 파리류-유각 F : 파리류-유각 내 번데기 G : 나비목-원시형 H : 나비목-나방류 I : 나비목-나비류의 접용 J : 딱정벌레목-무당벌레류

환경과 생태

➤ 성장

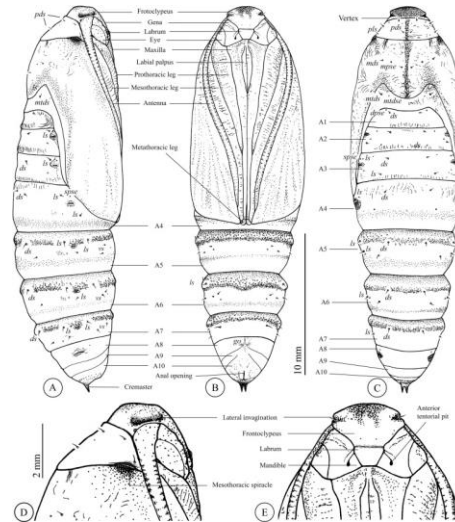
✓ 번데기의 종류 : 다리/큰턱과 같은 부속지가 몸에 붙어 움직일 수 없는지/있는지에 따라 구분

• 피용(obtect pupa)

- 번데기가 되면서 부속지가 몸에 붙어 있는 상태로 형성되어 다리나 큰턱을 따로 움직일 수 없는 번데기
- (예) 나비목과 모기 등

• 위용(coarctate pupa)

- 번데기가 될 때, 종령 유충의 외피를 벗어버리지 않고 뒤집어 쓴 채로 그 속에서 번데기가 되어 애벌레 껍질을 마치 고치처럼 이용하는 경우
- (예) 고등한 파리류



나비목의
피용

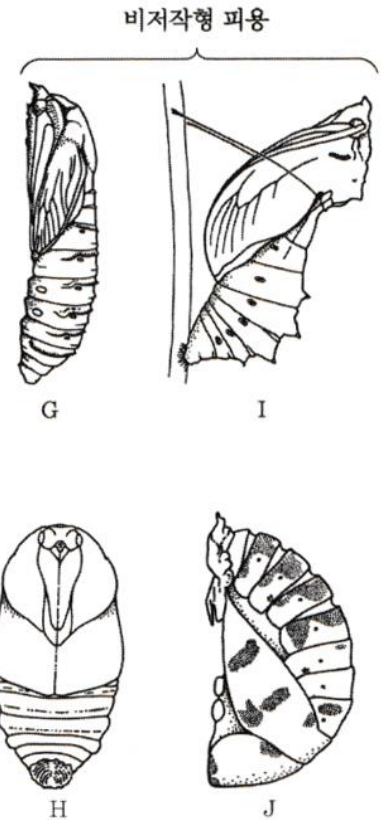


그림 1-58 번데기의 다양한 유형 (ROMOSER & STOFFOLANO, 1981)

A : 뱀장자리류 B : 밀들이류 C : 딱정벌레목-수시렁이류 D : 벌류 E : 파
리류-유각 F : 파리류-유각 내 번데기 G : 나비목-원시형 H : 나비목-나방
류 I : 나비목-나비류의 접용 J : 딱정벌레목-무당벌레류

곤충의 행동

➤ 행동(생명체가 환경에 적응하며 반응하는 것)의 유형 → 선천적 행동과 학습적 행동으로 구분

✓ 선천적 행동

- 운동성/무정위운동성(kinesis) : 동물이 자극의 세기나 변화에 적응하되 일정성이 없는 경우
- 정위(orientation)/정위운동 : 몸의 종축에 대해 일정한 방향이나 각도를 가지고 움직이는 등 일정성을 나타내는 경우
 - (예) 빛을 보면 반대방향으로 움직이는 음성 주광성과 같은 주성(taxis)이 관여되기도 하고, 빛에 대한 체축의 각도를 기억해서 일정하게 움직이는 개미의 경우과 같이 같은 횡축정위 등이 나타나기도 함
- 선천적 행동에는 정위 이외에, 뒤집힌 몸 바로세우기와 같은 비교적 단순한 반사(reflex) 행동, 어떤 자극이나 동기에 의하여 시작되지만 이미 프로그램화 되어 있는 복잡하고 선천적인 행동인 고정행동방식(fixed action pattern)이 있음



방아벌레류(=click beetle)의
몸 뒤집기

곤충의 행동

➤ 행동(생명체가 환경에 적응하며 반응하는 것)의 유형 → 선천적 행동과 학습적 행동으로 구분

✓ 선천적 행동

• 주성(taxis) : 동물이 외부의 자극에 반응하여 운동을 일으킬 때 그 운동에 방향성이 일정하게 나타나는 것

- 주광성(phototaxis) : 빛에 대한 주성
- 주풍성(anemotaxis) : 바람에 대한 주성
- 주지성(geotaxis) : 중력에 대한 주성
- 주촉성(thigmotaxis) : 접촉자극에 의해 몸 전체가 이동하는 것
- 주온성(thermotaxis) : 온도에 대한 주성
- 주류성(rheotaxis) : 물고기처럼 물이 흐르는 방향으로 머리를 향하는 성질
- 주화성(chemotaxis) : 화학물질의 자극에 대한 주성
- 주음성(phonotaxis) : 음성에 대한 주성



주광성



무등산(광주) (2011.3.) 첫 출현하는 나비 조사(기후변화) - 주풍성



주화성
(목재집하장 등)

곤충의 행동

➤ 행동(생명체가 환경에 적응하며 반응하는 것)의 유형 → 선천적 행동과 학습적 행동으로 구분

✓ 학습적 행동

• 곤충의 뇌는 학습적 행동이 가능하도록 프로그램화되어 있음.

• 학습적 행동의 종류

▪ **관습화(습관화)**: 반복되는 자극에 대해 반응이 무디어지는 현상

→ 곤충 입장에서, 불필요한 에너지 소비 방지

▪ **조건화**: 자극과 함께 주어진 다른 추가 자극이 반복되었을 때, 나중에는 추가자극에만 반응하는 현상

→ (예) 파블로프의 개와 종소리 실험: 식사시간에 종소리를 들려주어 나중에는 식사 없이도 종소리만 들어서 개가 침을 흘림

(예) 설탕을 주기 직전에 쿠마린(coumarin)(방향성 유기화합물, 달콤)을 주다가 나중에 쿠마린만 주면 여전히 꿀벌이 주둥이를 미치는 것

▪ **잠재학습**: 뚜렷한 보상이나 벌칙 없이도 주어진 환경요인들을 학습하여 인지하는 현상

→ (예) 사회성 곤충: 꿀벌이 집 주변의 특징을 기억하여 자기 집에 돌아오거나, 사냥벌이 먹잇감을 넣고 알을 낳기 위해 파 놓은 구멍을 기억



곤충의 행동

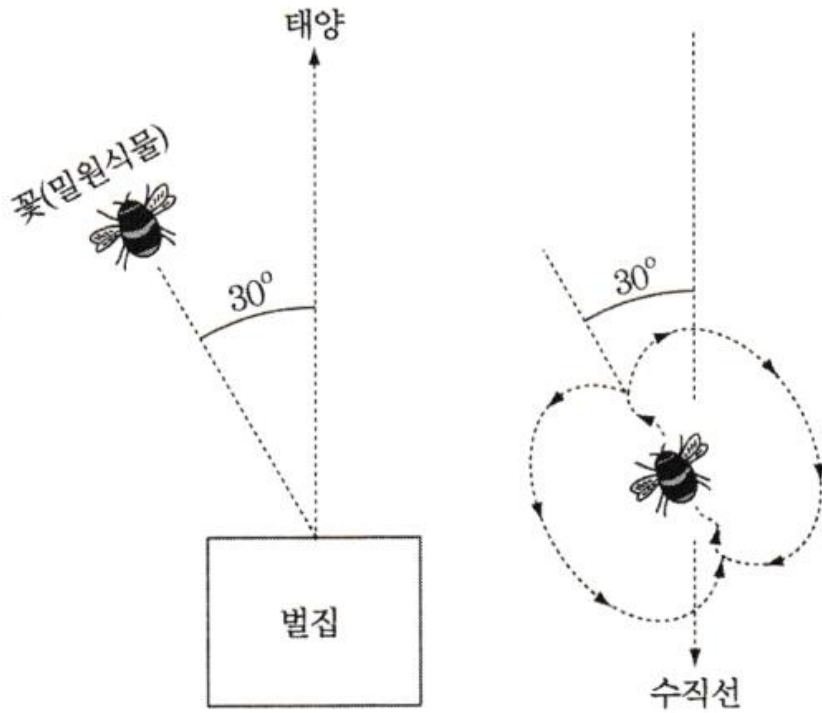
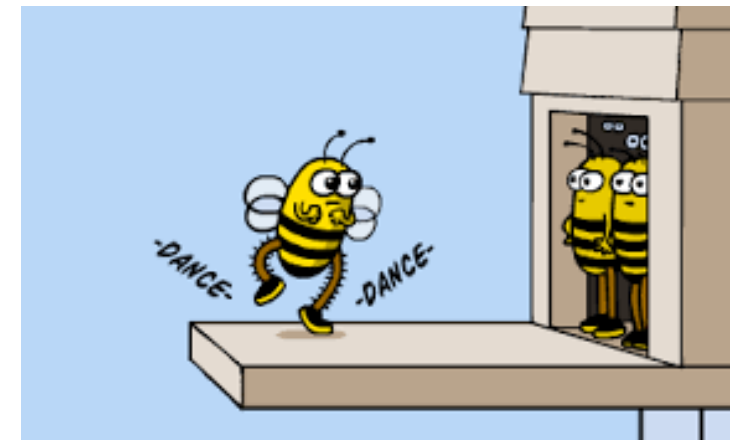
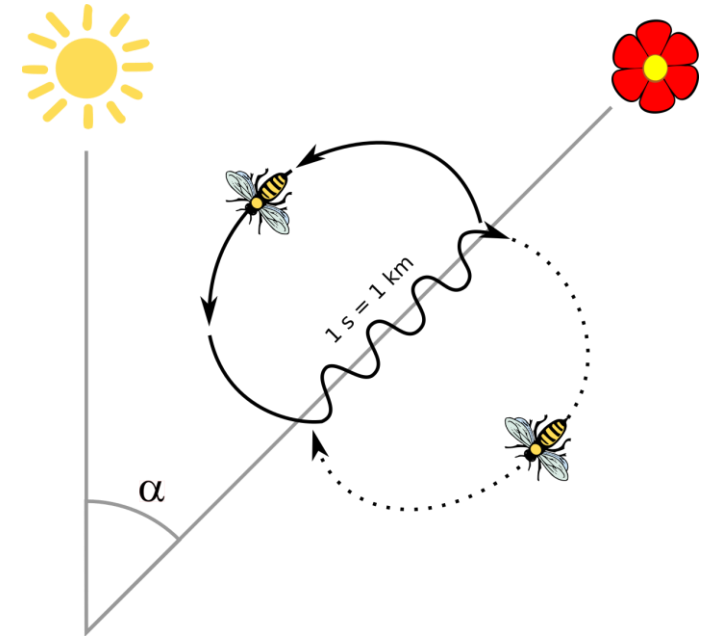


그림 1-59 꿀벌의 춤(집과 태양을 이은 선을 기준으로 몇 도의 각도로 날면 밀원식물이 있는지를 벌집에서 춤을 추어 다른 벌들에게 정보를 전달함)

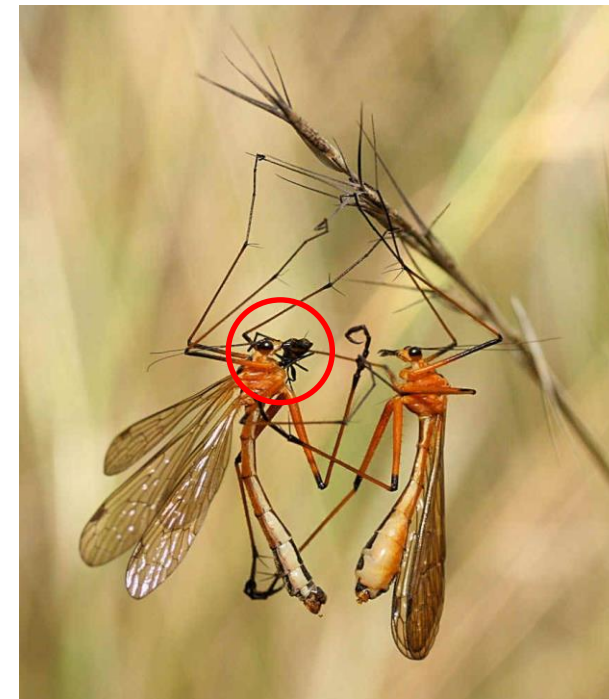
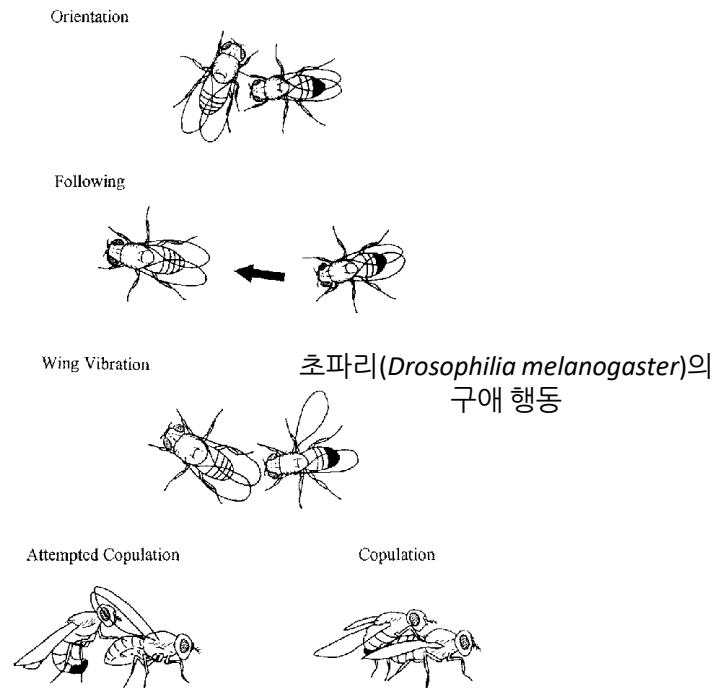
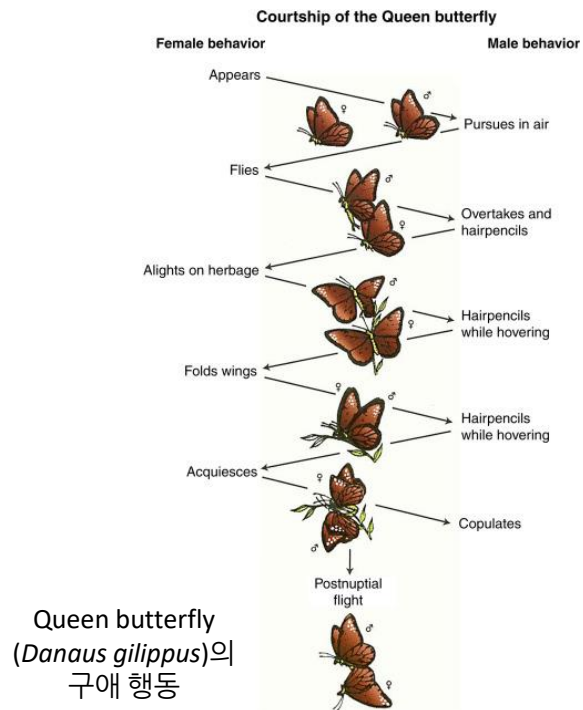


곤충의 행동

➤ 짝찾기

✓ 구애 행동

- 수컷이 암컷을 찾게 되면 바로 교미에 들어가거나, 많은 경우 암컷의 관심을 끌고 교미를 허락받기 위해 수컷의 구애 행동(courtship) 시작
- 구애행동에는 '시각적 표현', '춤 또는 촉각적 자극', '소리'를 이용하는 경우도 있고, 짝짓기선물(nuptial gift) 제공
 - (예) 밑들이목 각다귀붙이과 : 수컷은 페로몬으로 암컷 유인. 암컷에게 줄 먹이선물을 파악한 후 마음에 들면 이 먹이를 먹기 시작하고, 그 동안 수컷은 여전히 먹이를 들고 매달린 상태에서 교미함
 - 교미에 들어가도 정자의 전달이 성공으로 끝나는 것이 아니며, 먹이의 상태와 크기에 따라 교미지속시간 결정



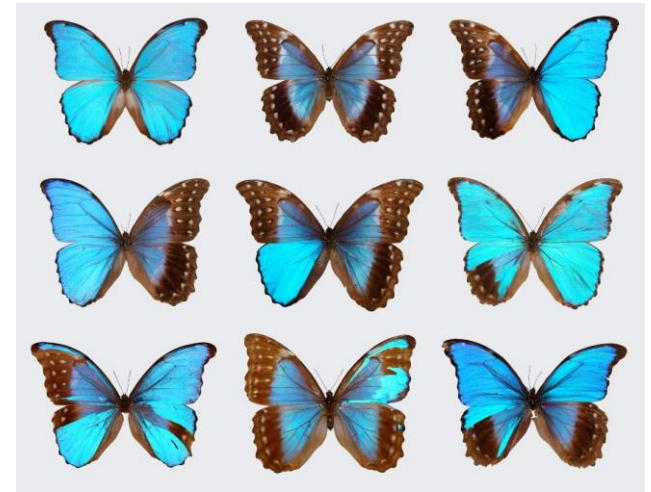
각다귀붙이과의 먹이선물

곤충의 행동

➤ 짝찾기

✓ 구애 행동

- 수컷이 암컷을 찾게 되면 바로 교미에 들어가지만, 많은 경우 암컷의 관심을 끌기 위해 수컷의 구애 행동(courtship) 시작
- 구애행동에는 '시각적 표현', '춤 또는 촉각적 자극', '소리'를 이용하는 경우도 있고, 짝짓기선물(nuptial gift) 제공
 - 수컷은 암컷에게 잘 보이기 위해 노력, 진화 / 암컷은 수컷의 어떤 특성을 선호하게 됨
- 성 도태(sexual selection) : 그 특성을 더 잘 나타내는 방향으로 수컷의 형태적 진화
 - (예) : 풍뎅이 뿔의 크기, 매미 울음소리의 크기, 나비의 날개 색 등



곤충의 행동

➤ 짝찾기

✓ 구애 행동

- 암컷 유인을 위한 짝짓기 선물 외에도 교미를 이루면서 또는 이룬 후에 제공하는 교미 선물도 존재
(예) 베짚이류 : 교미를 통해 정자를 전달하면서 정협보(spermatophylax)를 암컷 배 끝에 붙여 놓음. 암컷은 교미 후 정협조를 영양분으로 섭취
- 사마귀류 : 교미 선물 없이 스스로 포식되는 경우. 교미 중 암컷의 눈에 띈 수컷은 가장 가까운 머리부터 잡아 먹히게 되고, 머리가 없는 상태에서 수컷은 교미를 억제하는 식도하신경절의 역할이 제거됨으로써 교미의 활성이 더 높아짐.



베짚이류의 정협조(spermatophylax)

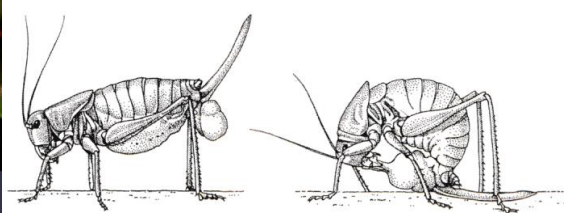


그림 1-60 여치의 일종에서 볼 수 있는 짝짓기 선물(수컷은 교미와 함께 암컷의 배 끝에 정협보를 붙여 놓아 암컷이 알의 성숙을 위한 영양분을 섭취하도록 도와줌) (GULLAN & CRANSTON, 1994)



사마귀류의 교미와 동종포식(cannibalism)



곤충의 행동

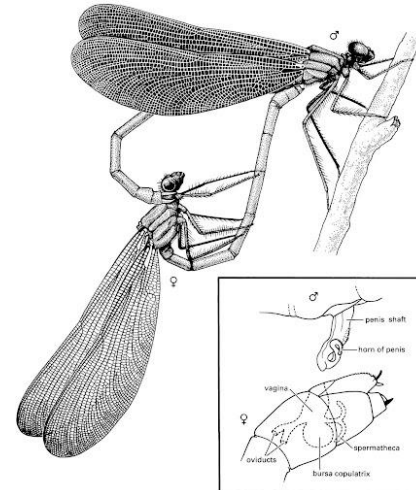
➤ 짝찾기

✓ 정자들의 경쟁

- 정자 → 암컷 체내 저장낭에 보관 → 영양분 공급을 받을 수 있어서 수년간도 살아 있을 수 있음.
- 수정을 위해 1개의 난자에 다량 정자 필요 → 난자 정공(micropyle)을 정확하게 찾아 갈 정자 확보
- 정자우선권(sperm precedence)
 - (예) 암컷 체내에 남아 있는 다른 수컷 정자를 저장낭의 맨 뒤로 밀어 넣고 → 자신 정자를 수정을 시작할 때 우선적으로 사용될 수 있도록 함
 - (예) 선입된 다른 수컷 정자를 자신의 생식기 중 일부를 이용하여 긁어내고 자신 정자를 넣는 경우
- 교미마개(mating plug) : 자신이 교미를 하고 나서 다른 수컷과 교미를 할 수 없도록 장치를 하거나 경계를 서는 경우
 - (예) 모시나비 : 수컷이 교미 후에 암컷의 배 끝에 교미마개라는 교미방지대를 부착해 놓음
 - (예) 잠자리류 : 교미 후 암컷을 다른 수컷이 채어가지 못하도록 알을 낳을 때까지 암컷을 붙잡고 있거나 주변 경계



모시나비 암컷
(교미방지대 형성)



잠자리류의 교미

곤충의 행동

➤ 먹이 탐색과 포식기생

✓ 먹이 탐색(foraging)

- 방법 : 에너지효율을 극대화하는 앉아서 기다리는 방법(sit and wait), 함정(trap), 먹이 찾기 시간 최소화하는 능동적 찾기(active search)
- 기다리는 방법
 - 자신의 모습이 드러나지 않도록 하기 위한 은폐(crypsis) 또는 위장(camouflage).
 - 주로 움직이지 않거나 매우 천천히 움직이지만, 경우에 따라서는 빨리 움직임
 - (예) 난 꽃을 닮은 외래종 꽃사마귀, 숨어 있다가 지나가는 먹이를 빠르게 낚아채는 파리매 등
- 함정을 이용하는 경우 : (예) 풀잠자리의 유충(개미귀신). 모래땅에 파 놓은 깔때기 모양의 함정을 개미지옥으로 함
- 능동적으로 찾아다니는 경우 : 무당벌레, 꽃등에 유충. 종에 따라 특정한 방향성 없이 다니는 경우, 특정한 종류나 냄새를 따라서만 움직이는 경우



꽃사마귀(일명 orchid mantis라 불림)



명주잠자리 유충(=일명 개미귀신, antlion) 및 성충



무당벌레 유충의 포식

곤충의 행동



그림 1-62 파리류의 다리를 붙잡고 편승하는 의전갈 (pseudoscorpion)(의전갈은 곤충은 아니지만 주 형강에 속하는 동물로서, 이들 역시 다른 지역으로의 이동을 위해 편승을 활용함)



A tiny pseudoscorpion. Quite common, but rarely seen due to their small size and nocturnal nature. (Photo: J.A. Neethling)

곤충의 행동

➤ 먹이 탐색과 포식기생

✓ 포식기생

- 기생충(parasite, parasitic insect) : 곤충이 어떤 숙주를 정하여 그 숙주의 외부 또는 내부로부터 필요한 영양분의 대부분을 확보하면서 사는 곤충
- 포식기생충 : 그 숙주를 결국 죽이고 마는 경우
- 동종기생(autoparasitism) : 포식기생의 대상이 같은 종인 경우
- 포식기생은 대개 내부기생성(endoparasitism)을 보임.



침벌과(나방살이머리침벌-*Odontepyrus telortis* Lim and Lee)
(내부기생성 - endoparasitism)

곤충의 행동

➤ 먹이 탐색과 포식기생

✓ 포식기생

• 포식기생의 종류

- 다배발생(polyembryony)

- 1개의 알이 여러 마디로 되는 것
- 기생을 위해 숙주에 알을 낳을 때, 1개의 알만 낳으면 그 알이 배발생 과정에서 여러 마디로 되기 때문에 기생효율 높음

- 과기생(superparasitism)/과포식기생(superparasitoidism)

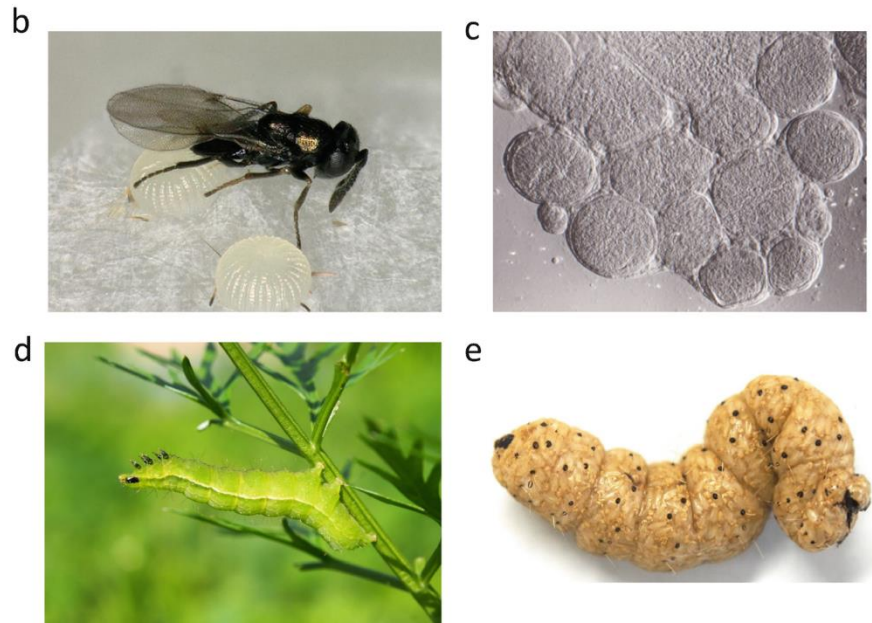
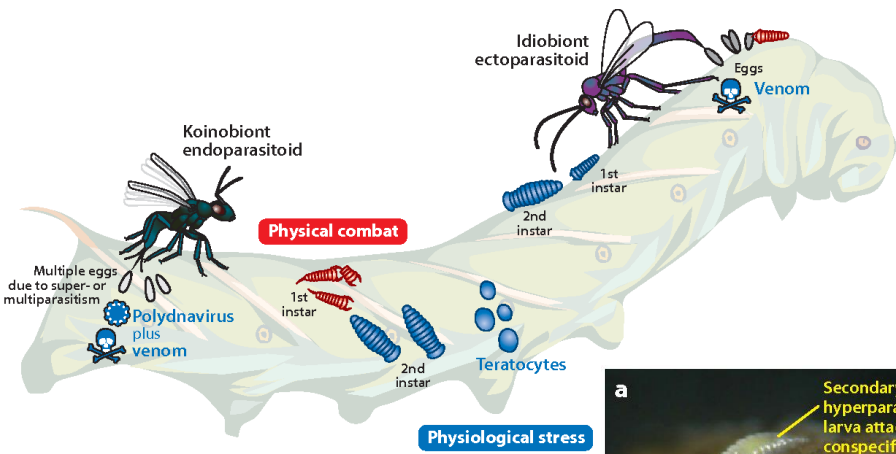
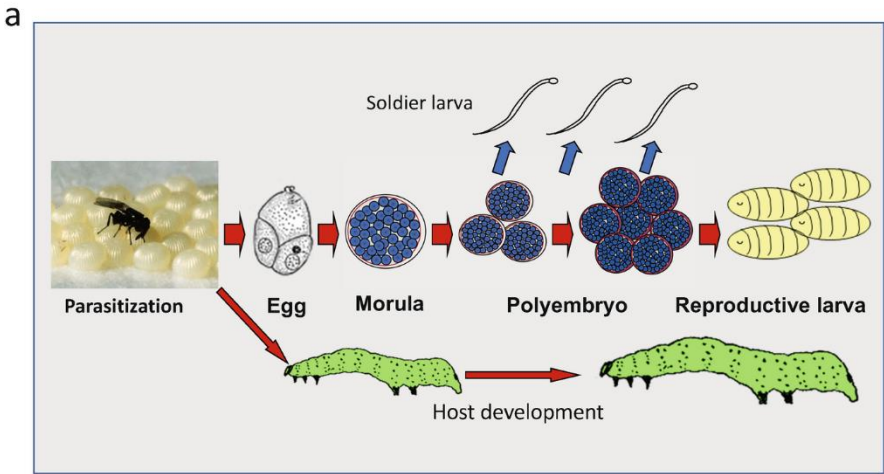
- 한 숙주에 여러 마리가 알을 낳는 경우(한 마리가 여러 알 산란 또는 한 종의 여러 마리가 여러 개의 알 산란)

- 다기생(다중기생)(multiparasitism) : 두 종 이상의 기생충이 하나의 숙주에 알을 낳는 경우.

- 중복포식기생(hyperparasitism)

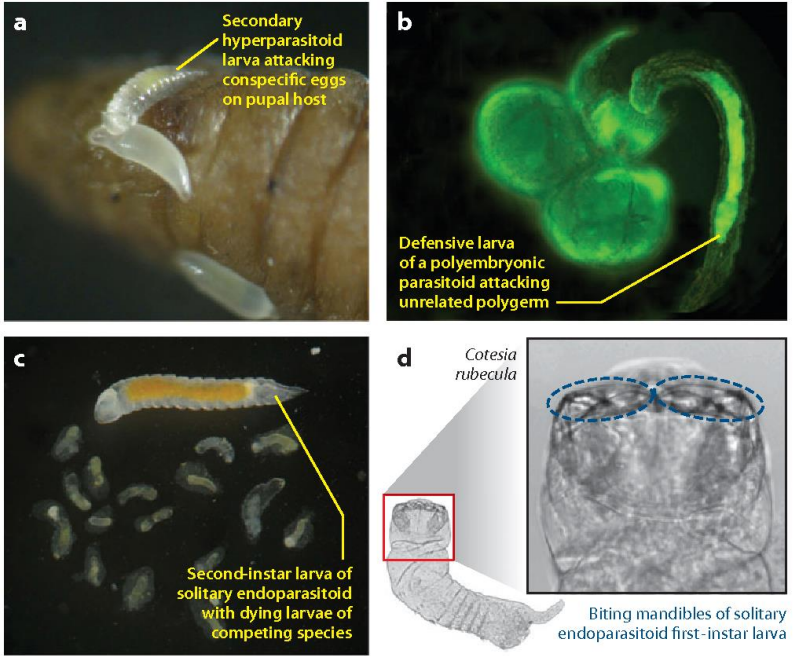
- 숙주에 1차적으로 기생한 포식기생충(1차 기생자)의 냄새를 인식, 이 기생충을 숙주로 삼기 위해 기생하는 2차적 포식기생충(2차 기생자)
(때로는 2차 기생자에 다시 기생하는 3차 기생자 존재)

곤충의 행동



다배발생의 예(좀벌과)
(Iwabuchi, 2020)

과기생
(Harvey and Tanaka, 2013)



곤충의 행동

➤ 먹이 탐색과 포식기생

✓ 포식기생

• 포식기생의 종류

- 절대중복포식기생(obligate hyperparasitoid) : 1차 포식기생충의 애벌레 안에 기생하는 경우
- 임의중복포식기생(facultative hyperparasitoid) : 숙주에 먼저 기생한 다음 기생충의 애벌레 외부에서 기생하는 경우

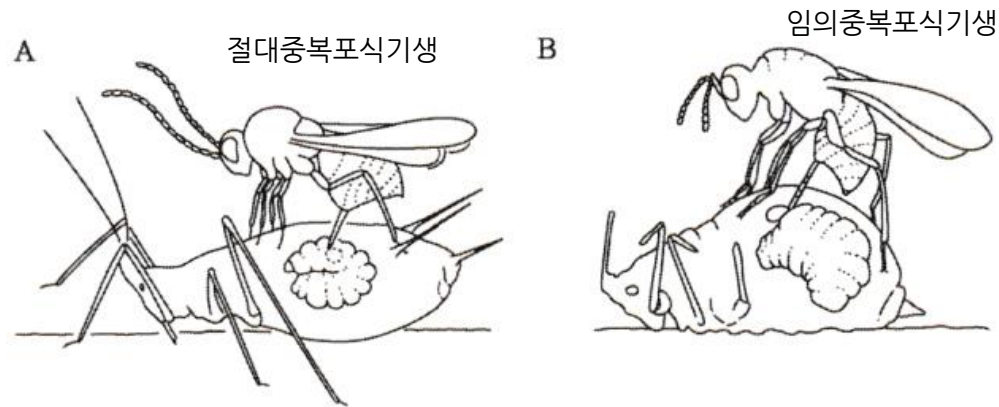
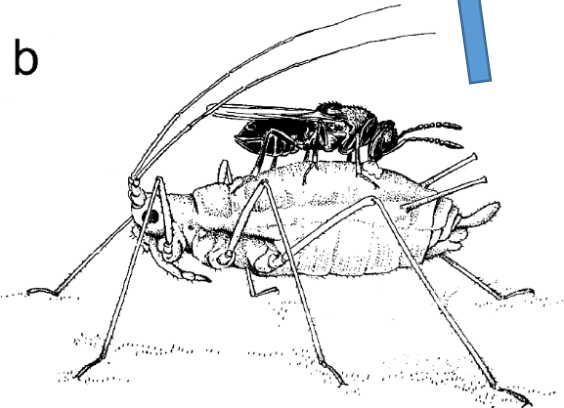
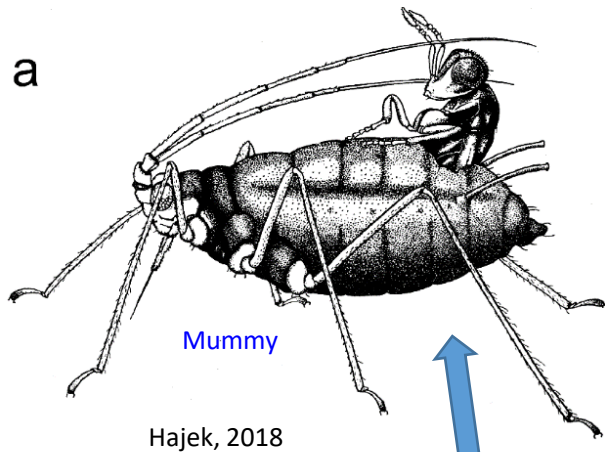
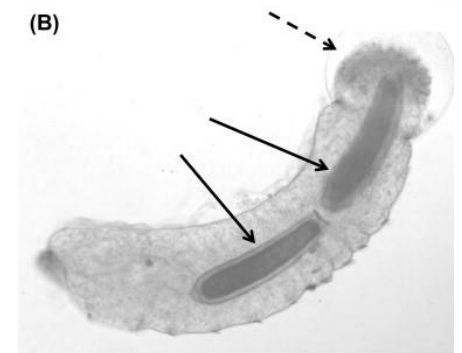


그림 1-63 중복포식기생의 예<GULLAN & CRANSTON, 1994>

A : 주로 절대중복포식기생충에서 볼 수 있는 형태로, 1차 포식기생충의 몸 안에 산란함 B : 주로 임의중복포식기생충에서 볼 수 있는 형태로, 1차 포식기생충의 몸 밖에 산란함



좀벌과 일종(*Baryscapus galactopus*)의 중복포식기생 (Harvey et al., 2012)

RESEARCH ARTICLE

Hyperparasitism in a Generalist Ectoparasitic Pupal Parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), on Its Own Conspecifics: When the Lack of Resource Lead to Cannibalism

Wei Chen, Zhang He, Xiao-Li Ji, Si-Ting Tang, Hao-Yuan Hu*

Key Laboratory of Biotic Environment and Ecological Safety in Anhui Province, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui, P. R. China

* haoyuanhu@126.com



Fig 2. Two types of *P. vindemmiae* females and hind tibia. Upper and lower parasitoids are normal females and those from hyperparasitism, respectively. Offspring from hyperparasitism were smaller. Photograph by W Chen.

doi:10.1371/journal.pone.0124305.g002



OPEN ACCESS

Citation: Chen W, He Z, Ji X-L, Tang S-T, Hu H-Y (2015) Hyperparasitism in a Generalist Ectoparasitic Pupal Parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), on Its Own Conspecifics: When the Lack of Resource Lead to Cannibalism. PLoS ONE 10(4): e0124305. doi:10.1371/journal.pone.0124305

Academic Editor: Claude Wicker-Thomas, CNRS, FRANCE

Received: October 19, 2014

Accepted: March 11, 2015

Published: April 24, 2015

Copyright: © 2015 Chen et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper.

Funding: This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31172145), the Specialized Research Fund for the Doctoral Program of Higher Education of China (20113424120005), the National Science Foundation of Anhui Province (1408085MKL24), and the Provincial Key Laboratory of Conservation and Utilization for Important Biological Resource in Anhui Province.

Abstract

Hyperparasitism is a normal behavior of parasitoids, which often happens among species. Conspecific hyperparasitism, such as some kinds of heteronomous hyperparasitic behaviors, has been only reported in some species belonging to Aphelinidae. In this article, the conspecific hyperparasitism of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Pteromalidae) is reported, with *Drosophila* puparia as hosts. Hosts were exposed to *P. vindemmiae* females twice to parasitism with nine, twelve, and fifteen day intervals between the two exposures. None of the infested hosts emerged more than one offspring, and emergence of parasitoid offspring occurred in two obvious events, synchronously with the exposure time intervals, which suggested that offspring emerging during the first and second events would come from the primary and secondary parasitoids, respectively, and the inference with the developmental duration of offspring also indicated this. With two *P. vindemmiae* strains that could be identified by a simple sequence repeat marker, the above speculation of the origin of those offspring emerging during the two events was confirmed. Dissection of hosts exposed twice revealed a cannibalism behavior of larvae from the secondary foundresses on the primary conspecific pupae. Our results suggested a conspecific hyperparasitism behavior of the secondary parasitoids on the primary conspecifics. Measures showed a reduced body size for the adults from the conspecific hyperparasitism. Foundresses from the conspecific hyperparasitism had less fitness variables than those from primary parasitism, with shorter longevity, less life time fecundity, lower values of infestation degree, and lower success rate of parasitism. However, when the parasitoids from the conspecific hyperparasitism met healthy *Drosophila* puparia, their offspring would recover to normal size. Frequency of the conspecific hyperparasitism behavior enhanced with the decreasing of proportion of healthy hosts in the oviposition patch. The conspecific hyperparasitism of *P. vindemmiae* on the primary conspecifics would be helpful to last the population when healthy hosts are absent in the oviposition patch.

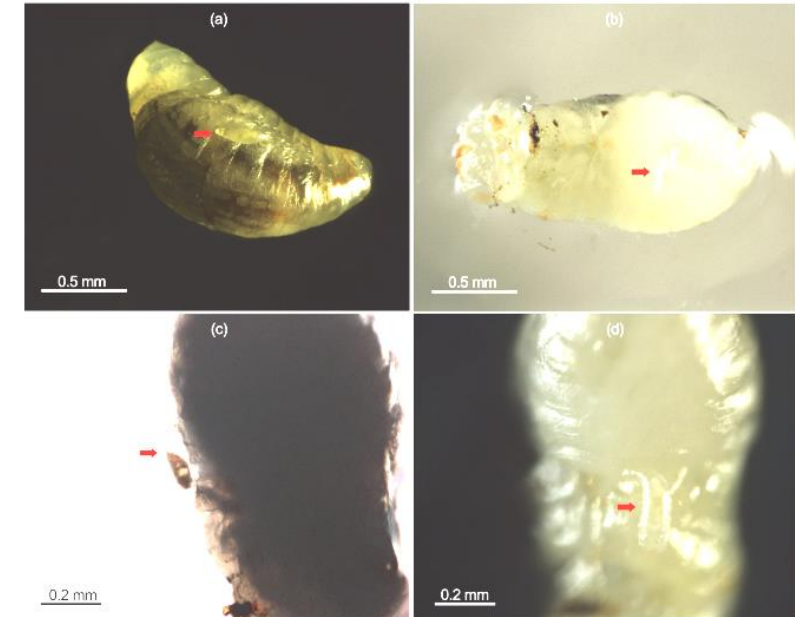


Fig 5. Eggs and larvae of secondary parasitoids on the prepupae of primary parasitoids. Eggs (a) were laid on the surface of the prepupae of primary parasitoids (infested nine days before). Larvae (b-d) fed on the primary conspecifics. Photograph by W Chen.

곤충의 행동

➤ 방어

✓ 숨기

- 곤충은 숨는 방법에서 효과를 극대화할 수 있도록 진화 중
- 은폐(crypsis)
 - 종종 풀잎에 앉은 곤충이 사람이 다가서면 풀잎 뒤로 숨어버리는 것은 자신의 모습이 보이지 않도록 함
- 위장(camouflage) : 주변과 유사하게 변화하는 것
 - (예) 초식성 메뚜기류 - 대부분 초록색
- 의태(mimesis) : 다른 것의 모양을 흉내 내는 것
 - (예) 대벌레, 자나방 유충(자벌레), 나비/나방류(낙엽을 흉내내는 것)
 - (예) 새똥을 닮은 거미, 나방, 딱정벌레의 애벌레 및 성충 등



자벌레류
(나방-자나방과의 유충 총칭)



Photo: jneal



Photo: jneal

위장(camouflage)
(메뚜기 - 여치류)



의태(mimesis)
(나방류 유충)



의태(mimesis)
(새똥하늘소 - *Pogonocherus seminiveus* Bates)

곤충의 행동

➤ 방어

✓ 방어기작

- 숨거나 속이는 방어기작이 실패할 경우 → 2차적인 방어기작 발현
 - (예) 의사(thanatosis) : 갑자기 죽은 체하기(딱정벌레 중)
 - (예) 날개나 애벌레의 머리 쪽이 부엉이눈이나 뱀의 머리와 닮은 모양을 하며 이를 드러내는 경우
 - (예) 나비의 날개 가장자리에 있는 눈 모양 무늬(바로 눈을 공격당하는 것보다 위험 감소)



부엉이나비(*Caligo brassilensis*)



의사 행동(thanatosis)
(좌: 바구미류, 우: 방아벌레류)



노린재류



밤나방류

곤충의 행동

➤ 방어

✓ 방어기작

- 물리적 방어기작
 - (예) 날도래 유충/주머니나방의 이동형 집
 - (예) 잎벌레 일종 : 자신의 똥을 배 끝에 쌓아 붙여서 자신을 가리는 도구
 - (예) 깍지벌레/가루이 : 밀랍 분비물을 이용하여 자신을 숨김
 - (예) 대벌레/각다귀 : 자신의 다리를 떼고 도망



날도래 일종 유충의 집
(수중 부유물을 이용하여 집 구성)



남방차주머니나방 유충 집



주머니깍지벌레



대벌레



곤충의 행동

➤ 방어

✓ 방어기작

• 화학적 방어기작

- 곤충은 경고의 방식으로 색깔을 사용하거나, 냄새/소리 이용 : 벌의 노란색, 무당벌레/불나방류의 붉은색 등
- 몸 안에 가지고 있는 화학성분이 방어기작의 주가 되는 경우(1급/2급)

* 1급 : 유독성(포식자를 다치게 함) (예) 모나크왕나비(*Danaus plexippus*)의 카데놀리드(cardenolide) 성분

→ (급성효과) 포식자의 외부 접촉부위만 자극

→ (만성효과) 자신을 방어하기에는 늦었다 하더라도, 포식자로 하여금 앞으로 자신의 동료들을 잡아먹지 못하게 하는 효과

* 2급 : 무독성(주로 맛 없게 하는 성분) (예) 호랑나비 애벌레의 냄새뿔에서 나는 냄새, 개미산(formic acid)

- 객충(inquiline) : 개미집 안에서 생활하는 부전나비 유충/반날개 종류 → 개미를 진정시키는 물질 분비하여 자신 보호
- 화학적 방어기작은 대부분 '식물성 먹이'를 통해 확보



모나크왕나비 성충과 유충 모습



개미집에서 생활하는 좀목 일종
(*Atelura formicaria*)



호랑나비 유충



곤충의 행동

➤ 방어

✓ 방어기작

• 화학적 방어기작

- 자신의 몸 안에서 생성하는 경우 : 폭탄먼지벌레 : 퀴논 성분

→ 하이드로퀴논(hydroquinone)과 과산화수소(hydrogen peroxide)를 만들어 보관

→ 분사 직전에 산화효소와 반응시켜 97~100도에 이르는 뜨거운 벤조퀴논(*p*-benzoquinone) 분비하여 자신 방어

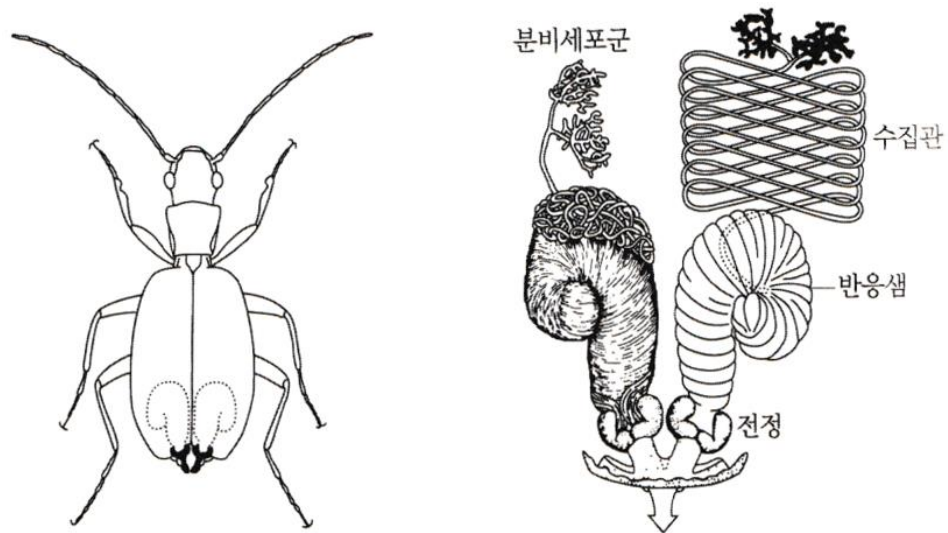


그림 1-64 폭탄먼지벌레의 방어기작(분비세포군에서 만들어진 두 가지 화학성분은 반응샘에 보관되었다가 전정에서 효소반응을 일으키며 뜨거운 벤조퀴논이 되면서 발사됨)〈DANFORTH B.N. & C.J. MARSHALL, 2001〉



폭탄먼지벌레