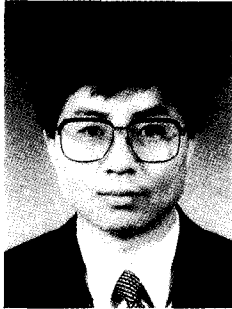


동물학논단

나비목(鱗翅目)의 분류 체계와 미소나방류의 분류학적 위치



배 양 섭

1983년 영남대학교 이과대 생물학과 (이학사)
 1989년 일본 오사카부립대학 (농학석사, 곤충학)
 1993년 일본 오사카부립대학 (농학박사, 곤충학)
 1993~1995년 일본 오사카부립대학 농학부 연구원
 1995~현재 인천대학교 자연과학부 생물학과 조교수

1. 서론

나비목은 현재까지 165,000종 이상이 지구상에 기록되어 있는 딱정벌레목 다음으로 큰 분류군으로서 아주 번영한 목 중의 하나라고 할 수 있다. 이와 같은 나비목의 일반적 특징으로서는 성충의 날개가 인분(scales)으로 덮여 있는 점을 들 수 있다. 인분은 나비목과 가장 근연 그룹인 날도래목의 날개의 털과는 상동성으로서 이것에서부터 분화한 것이라 할 수 있다. 더욱이, 인분은 날개 뿐만 아니라 두부, 흉부 및 부속지에도 뽕뽕이 덮여 있다. 그리고 머리에는 용수철과 같이 말려 있는 흡관식 구기(proboscis)가 발달해 있다. 나비목의 99.9% 이상의 종은 흡수식 구기로 되어 있다. 이 형질은 산누에나방과, 독나방과, 솔나방과 등의 구기는 2차적으로 퇴화해 있으며, 나머지 원시나방류인 잔날개나방과(Micropterigidae) 등에서는 발생단계에서부터 큰턱이 발달한 씹는 입으로 되어 있으나, 작은턱의 외엽(galea)이 길게 늘어나서 좌우로 합쳐져서 하나의 관을 형성한 흡관식 구기로 형질 전환이 일어난 것으로 추정하

고 있다.

나비목의 형태학적 특징 외에 중요한 형질로서, 이 그룹은 식물에 의존한다는 것을 들 수가 있다. 거의 대부분의 종의 성충은 화분, 수액을 먹이로 하며 대부분의 유충은 식식성이고 극히 일부가 부식성, 식육성 혹은 기생성이다. 식식성의 종에서는 피자식물에 관계되는 것이 압도적으로 많으며, 계통적으로 원시적인 이끼류, 고사리류 및 나자식물을 기주식물로 하는 것은 극히 일부의 원시적인 종에 한정된다. 나비목의 분류학적 연구는 일찍부터 시작되었으나 최근에 새로운 과에 소속되는 원시나방류가 계속 발견되고 있으므로 나비류의 초기 진화에 관해서도 연구의 진전을 보이고 있다. 그러나 아직 형질에 관한 정보는 절대적으로 부족한 실정이라 할 수 있다.

본문은 나비목 분류의 역사, 나비목+날도래목 계열의 초기 진화에 관한 계통관계와 현대 나비목의 분류와 계통, 잘 알려져 있지 않은 원시나방류의 생활사 및 편의상 분류하는 미소나방류와 큰나방류에 관한 고찰이다.

2. 나비목 분류의 역사

분류사는 근대 분류학의 기초를 구축한 Linné가 'Systema naturae' 제10판(1758)에서 나비목을 *Papilio*, *Sphinx*, *Phalaena*의 3군(속)으로 나누고, *Phalaena*를 7개의 아군으로 분류함으로써 시작되었다. Linné의 분류 기준은 촉각, 날개의 형상, 정지 자세, 성충의 활동 시간대 등이었으나, 그 후, 무수한 신종이 기재되어 Linné의 속은 세분되거나 새롭게 창설되었으며 19세기에는 나비목을 나방류(Heterocera)와 나비류(Rhopalocera) 혹은 Microlepidoptera(미소나방류, 작은나방류, 소시류, 소아류)와 Macrolepidoptera(큰나방류, 대시류)로 분류하였다.

나비목 분류의 현대적 발전에 기여한 것은

Table 1. Classification of suborder in Lepidoptera.

Börner(1939)	Hinton(1946)	Inoue et al. (1982)	Kristensen (1984, 1998)
	Zeugloptera목	나비목	나비목
나비목	나비목	Zeugloptera아목	Zeugloptera
Monotrysia아목	Dacnonypha아목	Dacnonypha아목	Aglossata
Ditrysia아목	Monotrysia아목	Exoporia아목	Heterobathmiina
	Ditrysia아목	Monotrysia아목	Glossata
		Ditrysia아목	

Börner (1939)부터라고 할 수 있으며 그는 나비목의 암컷 생식기에 2가지 형 (실제로는 3가지 형)이 있음을 발견하였다. 이 특징에 의해서 나비목을 2아문, 즉 교미구와 산란구가 하나의 관으로 되어 있는 단문식 교미기를 가지는 단문아목 (Monotrysia)과 교미구와 산란구가 각각 분리되어 개구로 되어 있는 이문식 교미기를 가지는 이문아목 (Ditrysia)으로 분류하였다. 그 후 Hinton (1946)은 Börner의 단문아목은 이질적인 군의 집합으로 생각하여 단문아목을 Zeugloptera와 Dacnonypha의 2군으로 분류하고, 전자는 성충이 큰턱을 가지므로 나비목에서 분리하여 별개의 목으로 취급하였다 (Table 1).

Hinton 이후, Hennig (1953)나 Common (1975)이 아목 계급의 분류에 대해서 견해를 발표하였으나 모두 Börner의 단문아목의 이질성에 대해 주목하고 있다. Inoue et al. (1982)은 나비목을 원시나방아목, 선조나방아목, 박쥐나방아목, 단문아목, 이문아목으로 분류하고 있으나, 최근 Kristensen (1998)은 아목 취급을 하지 않고 있다.

지금까지의 분류학의 역사를 보면, 한가지 경향을 띠고 있다. 즉, Börner (1939)가 재창한 이문아목은 큰 변화가 없지만, 단문아목에는 점점 세분화되어 가는 경향이 있다. 왜냐하면 Börner의 Ditrysia는 단계통군이고, Monotrysia는 단계통군이 아니기 때문이라 할 수 있다. 이문식 교미기는 단문식 교미기로부터 1회 진화했다고 알려져 있으나, 만약 그렇다면 단문식 교미기는 원시형질 상태이고, 이문식 교미기는 파생형질 상태가 된다. 이문식 교미기 (파생형질)를 가진 종 (나비목의 95% 이상)은 공통조상으로부터 그 특징이 전해진 것이라 생각되며, 이와 같은 종을 정리한

그룹을 단계통군으로 생각하였다.

한편, 단문식 교미기는 단문아목만이 아니고 나비목에 근연인 날도래목 (Trichoptera)을 포함해서 다른 목에서도 나타나는 특징이므로 이 형질 (원시형질)을 가진 인시목의 종을 한 그룹으로 정리하여 이문식 교미기를 가지지 않는 그룹이라 하였다. 즉, 단문아목 (Börner의 단문아목)은 이문아목으로 정의 할 수 없는 것의 쓰레기통과 같은 것이었다. Börner에 의한 나비목의 아목 level의 분류 이외에도 학자에 따라서 나비목은 나방아목 (Heterocera)과 나비아목 (Rhopalocera), 미소나방아목, 큰나방아목, 동맥아목과 이맥아목 혹은 Jugatae 아목과 Frenatae아목 등으로 2개의 아목으로 분류하기도 하지만, 최근의 연구에 의해서 정리가 되고 있는 중이라고 할 수 있다.

3. 나비목 + 날도래목 계열의 초기진화

곤충의 목에 해당하는 고차분류군의 상호관계에 관해서는 현재 많은 가설이 제안되어 있다. 이들은 모두 충분히 지지되어 있는 것은 아니지만, 날도래목 (모시목)과 나비목 (인시목)으로 구성되어 있는 Amphiesmenoptera Kristensen (가칭 인모군)의 단계통성은 아주 높은 것으로 지지된다. 최근에는 “계통수사고”를 생활사의 특성에 적용하는 것이 진화적인 시나리오로서 확립되는 경향이 두드러지고 있으며, Kristensen (1998)은 최근의 계통분류학적인 지식으로부터 초기의 나비목과 날도래목 진화의 생태학적 시나리오에 관한 문제점을 언급하였다 (Fig. 1).

3.1. 조상적인 인모군 (Amphiesmenoptera)

나비목과 날도래목의 조상은 성충의 단계에서 아주 원시적인 입틀을 공유하는 특징을 가지고 있었으며, 이들의 원시형질은 원시적인 나비목에서는 찾을 수 있으나, 근연 그룹인 밀들이목 (Mecoptera)에서는 발견되지 않는다. 원시적인 인모군의 성충은 현생 원시나방류와 같이 포자나 꽃가루를 먹었을 가능성이 높은 것으로 알려져 있다. 원시적인 나방류는 먹이섭식 습성과 관련하여 입틀의 구조적인 특수화가 일어났으며, 이

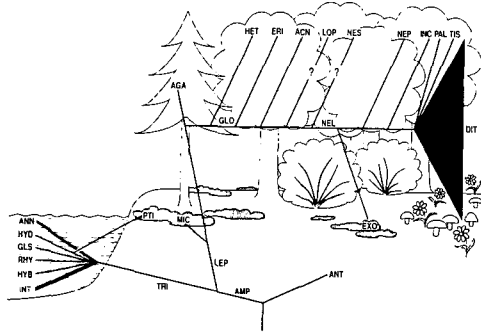


Fig. 1. Cladogram and the type of main habitat of Amphiesmenoptera (Trichoptera +Lepidoptera). ACN: Acanthopteroctetioidea, AGA: Aglossata, AMP: Amphiesmenoptera, ANN: Annulipalpia, ANT: Antilopora (Mecoptera + Siphonaptera + Diptera), DIT: Ditrysia, ERI: Eriocranidae, EXO: Exoporia, GLO: Glossata, GLS: Glosso-somatidae, HYB: Hidrobiosidae, HYD: Hydroptilidae, HTB: Heterobathmiidae, INC: Incurvarioidea, LEP: Lepidoptera, LOP: Lophocoronoidea, NEL: Neolepidopterta, NES: Neopseustoidae, NEP: Nepticuloidea, PAL: Palaephatiidae, PTI: Pilocolepinae, RHY: Rhyacophilidae, TRI: Trichoptera, TIS: Tischeriidae.

와 같은 특수화는 꽃가루를 먹이로 한 원시적인 벌목과 아주 유사하다. 벌목과 Antliophora 상목 (밀들이 + 벼룩 + 파리)의 목을 포함하는 커다란 단계통군에 있어서 성충이 포자 혹은 꽃가루를 먹이로 하는 것은 조상적 상태라는 가설과 곧바로 관련된다. Antliophora 상목 곤충 (밀들이, 벼룩, 파리)의 stem계열의 유충은 「토양성 곤충」으로 특징지을 수 있을 것이다(Fig. 1). 호주에 서식하는 밀들이류인 Nannochoristidae과 (나머지 밀들이목 전체의 자매군으로 추정)는 수서성이지만 독립적으로 진화한 것으로서 원시적인 형질상태가 아닌 것으로 확실시된다. 왜냐하면, Nannochoristidae과의 종령유충은 개방형 기문을 가지며, 최종적인 단계에서는 물에서 육지로 올라와서 토양 속에서 생활하기 때문이다. 그리고 파리목의 유충에서 관찰되는 물 속에서의 생활양식도 모두 2차적으로 일어난 것으로 추정된다. 이와 같이 원시적인

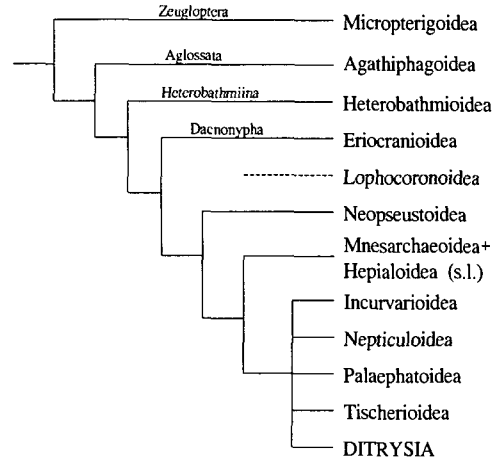


Fig. 2. Cladogram of main lineages of Lepidoptera, after Scoble (1992).

인모군의 유충도 토양 서식자였다는 것, 즉 원시 나방류에 속하는 잔날개나방과 (Micropterigidae)의 화분이나 포자를 먹이로 하는 생활양식은 조상적 형질상태로 인정되고 있다.

4. 현대 나비목의 분류와 계통

1960년대 이후, 원시적인 나비목 중에서 아래와 같이 기존의 분류 체계로부터 이질적인 그룹으로 분리되거나 혹은 통합시킬 수 없는 새로운 과가 계속 발견되었다 (*는 가칭임).

- Agathiphagidae (1967) 남방원시나방과*
- Lophocoronidae (1973) 호주잔날개나방과*
- Acanthopteroctetidae (1978) 좁은날개나방과*
- Heterobathmiidae (1979) 남미원시나방과*
- Palaephatiidae (1986) 옛좁나방과*

학자에 따라서 많은 견해차가 있으나, 가장 신뢰할 만한 계통 시나리오로서 Kristensen (1984, 1998), Scoble (1992)은 이상의 과를 포함해서 나비목의 계통 관계를 고찰하였고 계통 해석의 결과는 Micropterigidae (Agathiphagidae (Heterobathmiidae, Glossata))로 나타났으며 (Fig. 2), 이것은 최근 Wiegmann (1994)에 의한 18S rDNA의 해석에 의해서도 지지된다. 오늘날은 그 결과에 준하여 인시목은 보통 4개의 아목으로 분류하고 있다. 또

한 최초의 원시적인 3개의 아목 (Zeugloptera, Aglossata, Heterobathmiina)의 성충은 흡수식 구기가 결여되어 있는 저작식 구기를 가지고 있지만 이 형질은 3그룹의 파생형질은 아니므로 3아목을 한 개의 그룹으로 정리할 수 있는 근거는 되지 않는다.

결론적으로 현재 나비목은 크게 4개의 clade (분지군) 혹은 아목으로 분류하고 있으며 이를 간단히 정리하면 다음과 같다. 단, Kristensen (1998)은 나비목에서 아목이나 하목으로 취급하는 분류는 피할 것을 주장하고 있다.

I. 원시나방아목 Zeugloptera

Micropteroidea상과의 잔날개나방과 (Micropterigidae) 1과 10속 100종으로 구성. 개장 (날개를 펼친 길이)은 약 10 mm 정도이고 흡관 주둥이 (proboscis)는 없으며, 기능적인 큰턱을 가진다. 성충은 주행성으로 습기가 많은 산림에 서식하며 꽃가루 혹은 고사리류의 포자를 먹는다. 유충은 이끼류나 낙엽 등을 먹이로 한다.

II. 남방원시나방아목* Aglossata

Agathiphagoidea상과의 남방원시나방 (Agathiphagidae) 1과 1속 2종으로 구성. 호주 및 Solomon제도 등에 분포하며, 언뜻 보아 날도래류와 유사하다. 성충은 흡관 주둥이 (proboscis)는 없으며 기능적인 큰턱을 가지고, 유충은 석송식물인 *Agathis* spp.의 구과에 심식한다.

III. 남미원시나방아목* Heterobathmiina

Heterobathmioidea상과에 속한 남미원시나방과* (Heterobathmiidae)의 1과 1속 10종으로 구성. 남미의 Patagonia에 분포하는 개장 약 10 mm 정도의 작은 나방으로 흡관 주둥이 (proboscis)는 없으며, 기능적인 큰턱을 가진다. 성충은 남방너도밤나무류 *Nothofagus* spp.의 꽃에 모이고 잔날개나방류처럼 꽃가루를 섭취하는 것으로 추측되며, 유충은 잠엽성이다.

IV. 흡관아목* Glossata

나비목의 99.9%가 여기에 속하며 코일형의 흡관 주둥이 (proboscis)를 가지는 대신에 큰턱은 퇴

화되어 기능이 소실되어 있다. Glossata는 6개의 clade가 인정되며 형태학적 형질에 의한 분지분석의 결과로서 Eriocraniidae (Acanthopteroctetidae (Lophocoronidae (Neopseustidae (Exoporia, Heteroneura))))가 가장 지지되고 있다 (Fig. 2).

지금까지 분류에 사용되어 온 Dacnonypha는 Eriocraniidae, Acanthopteroctetidae, Lophocoronidae로 구성되어 있지만 단계통군이 아니므로 사용하지 말아야 할 것이다. 위에서 언급한 6개의 단계통군을 요약하면 다음과 같다.

1. 좀날개나방상과 Eriocranioidea

좀날개나방과 (Eriocraniidae)의 1과로 구성되고, 개장 6-16 mm의 작은 나방으로서 주행성이며 유충은 Fagaceae과와 Betulaceae과의 식물에 잠엽한다. Holarctic Region에 30종이 기록되어 있다.

2. 좁은날개나방상과* Acanthopteroctetioidea

북미 서부에만 분포하는 좁은날개나방과* (Acanthopteroctetidae)의 1과 1속 5종으로 구성되어 있고, 개장 8.5~16 mm의 작은 나방으로 좀날개나방류와 유사하며, 유충은 *Ceanothus*속(Rhamnaceae)에 잠엽하는 것이 알려져 있다.

3. 호주잔날개나방상과* Lophocoronioidea

호주 남부의 건조지에 분포하는 호주잔날개나방과* (Lophocoronidae)의 1과 1속 3종으로 구성되어 있고, 개장 11~14.5 mm의 작은 나방이다. 현재까지 유충에 관해서는 알려진 것이 없으나 암컷 산란관의 형태에 의해서 잠엽성이거나 혹은 종자의 내부에서 생활할 것으로 추정된다.

4. 옛나방상과* Neopseustioidea

옛나방과* (Neopseustidae)의 1과 4속 10종으로 구성되어 있으며, 아시아 (Assam, Myanmar, Taiwan, 중국남서부)와 남미의 삼림 지대에 불연속적으로 분포한다. 성충은 개장 14~27 mm로서 보통 날개의 폭이 넓고 인분이 많지 않아 풀잠자리와 유사하다. 현재까지 유충에 관해서는 알려진 것이 없으나 암컷 산란관의 형태에 의해서 잠엽성 혹은 종자의 내부에서 생활할 것으로 추정된다.

5. 박쥐나방류 Exoporia

암컷교미기는 외도식 (exoporian type)으로서, Mnesarchaeoidea상과와 박쥐나방 (Hepialoidea)상과

로 구성되어 있다.

Mnesarchaeidae는 뉴질랜드에만 분포하며 개장은 8~12 mm이고 유충은 썩은 나무 줄기, 선대류, 양치식물의 포자 또는 하등식물이나 균사 등을 먹이로 한다. 박쥐나방상과는 1과에 약 550종이 알려져 있으며, 성충은 소형에서 대형까지(개장 18~200 mm) 매우 다양하다. 유충은 다식성으로 초본, 목본의 줄기나 뿌리에 잠입한다.

6. 이맥류 Heteroneura

나비목의 98% 이상이 이문류(Ditrysia)를 포함하는 이맥류(Heteroneura) clade에 속한다. 이맥류 내의 관계에 관한 정설은 없지만 Nepticuloidea(Incurvarioidea (Palaephatoidea, Tischerioidea, Heteroneura))가 현 시점에서 가장 지지되고 있다. 전시와 후시의 시맥상이 다르고 연결 장치가 날개기시형(frenate type)인 점이 이 군의 중요한 특징이다. Incurvarioidea, Nepticuloidea, Palaephatoidea 및 Tischerioidea는 암컷생식기가 monotrysian type이며, 나머지 이문류는 ditrysian type이다. 29개의 상과(95%)가 이문류에 속한다.

Ditrysia의 계통에 관해서는 Nielsen (1989), Scoble (1992) 등에 의한 해설이 있으나 현재로서는 이 분류군에 단계통성이 불명확한 과가 많고 종 수가 풍부하므로 계통해석에 있어서 혼란이 있다고 할 수 있다. 그 중에서 Minet (1991)에 의한 cladogram은 Fig. 3과 같다. 몇몇 clade에 관한 형질을 소개하면 다음과 같다.

· Apoditrysia : (Cossoidea-Obtectomera)

성충은 S2의 내돌기(apodeme)가 짧고 뒤쪽으로 뻗어 있으며, 유충의 제1·8복절의 L1과 L2가 근접해 있거나 혹은 하나의 pinaculum에 있다. 유충의 형질은 큰나방류에서는 2차적으로 소실되어 있다.

· Macrolepidoptera(큰나방류) : (Mimallonoidea-Noctuoidea) 11개의 상과로 구성.

다음 원시형질의 결합에 의해서 특징지워진다.

- i) 유충의 배다리(proleg)의 crochets이 관상(cornate)으로 배열, ii) 유충의 제1·8복절의 setae L1과 L2가 근접, iii) 번데기에 작은턱수염이 있다. 파생형질로서 앞날개 기부 1Ax(first axillary sclerite)가 중배시돌기(median notal wing process)에 접촉할 정도로 후각이 신장되어 있는 것에 의해서 하

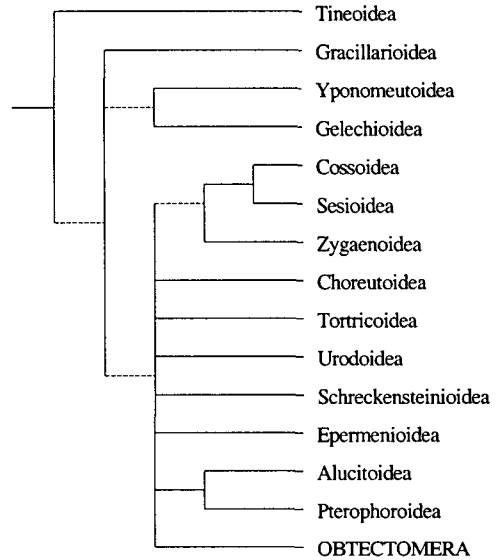


Fig. 3. Cladogram of the basic ditrysian lineages (Minet, 1991).

나의 clade로 지지된다.

나비목의 계통분류학적인 체계는 아니라고 하더라도 전통적으로 소아류(미소나방류)와 대아류(대시류, 큰나방류)로 구분하여 연구되어 왔다. 소아류는 Zeugloptera, Aglossata, Heterobathmiina아목 및 흡관아목(Glossata)의 명나방을 포함한 이보다 원시적인 과로 구성되며, 대아류는 나머지 흡관아목으로 구성된 그룹을 말한다. 그 중에서 Cossidae, Zygaenidae, Limacodidae, Thyrididae, Pterophoridae, Pyralidae 등은 대아류로 취급하거나 소아류에서 제외하는 학자도 있다. 이와 같이 2군으로 분류하는 이유로는 성충의 크기, 유충의 섭식습성의 특징으로 grouping 가능하며, 또한 채집방법, 연구 방법에 있어서도 차이가 있기 때문일 것이다. 일반적으로 소아류는 통상 날개를 펼친 길이가 25 mm 이하로서 소형이며, 날개는 좁고 긴 연모를 가지며, 앞날개 중실이 길다. 유충은 통상 잎을 말거나 칠한 잎의 안쪽, 잎·종자·과실·줄기·뿌리 등의 식물체내에 숨어서 생활하며, 몸통의 색채도 녹색, 황백색 등 단색으로 되어 있어서 반문을 가지는 경우는 드물다. 한편, 큰나방류는 보통 개장 20 mm 이상이며, 유충은 보통 식물체의 바깥에 노출되어 있으며 몸통에는 여러 가지

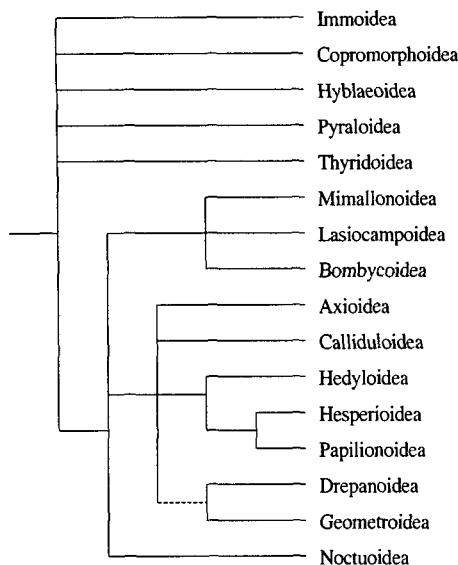


Fig. 4. Cladogram of the obtectomeran superfamilies (Minet, 1991).

반문이나 2차 자모, 독침이 발달되어 있다.

· Mimallonoidea + Lasiocampoidea + Bombycoidea의 단계통성은 다음 6개의 주관적 공유파생형질 (Subjective (syn) apomorphy)에 의해서 지지된다. i) 유충의 복각에 2차 자모가 있음, ii) 번데기에 명확한 작은턱수염이 없음, iii) 성충은 단안이 없거나, 흔적기관으로 남아 있음, iv) 중흉배판의 전면에는 등쪽으로 볼록해진 prescutal cleft가 존재, v) 중흉은 precoxal sutures의 상부 부분이 없음, vi) 중흉후측판 (mesepimeron)과 부기절 (meron)이 긴 선에 의해 융합되어 있으며, 그 선은 중흉후측판의 등쪽 끝과 평행으로 놓여 있다.

· Hedyloidea+(Hesperioidea+Papilionoidea) : 소위 나비 clade라고 할 수 있는 그룹의 단계통성은 다음 9개의 파생형질에 의해서 지지된다. i) 직립형의 알, ii) 종령유충이 다수의 2차자모를 가짐, iii) 번데기는 silken girdle을 가짐, iv) 성충의 중흉 대동맥이 특징적인 loop를 형성하며, 등쪽 소실은 세로로 길게 뻗어 있음, v) 전시의 chorda가 R맥에 대해서 long fold로 전환, vi) 전후시의 고정장치인 spinarea의 소실, vii) 중배시들기 근처의 중흉순판에 2차적인 선이 있음, viii) 후흉소순판이 후흉 배면에서 좁아져 있음, ix) 성충의 제1~2복

절사이에 제1~2배판이 융합한 lateral arm이 있음. 한편, Scoble (1986)은 Hesperioidea와 Hedyloidea + Papilionoidea의 사이에 최초의 분지가 있었다고 주장한다.

5. 이문류 이외의 나방의 생활사 pattern

Glossata아목 이외의 나방에서 기주식물이 별로 알려진 것이 없으나 Micropterigidae과의 성충이 양치식물의 포자를 먹이로 하며, 큰턱에 파쇄면이 없는 것으로 보아 딱딱한 먹이는 이용하지 않았던 것으로 추정된다. 그 후 큰턱은 기능을 잃고, 작은턱 외엽의 신장에 의한 코일형의 빠는 입으로 전환되어 모든 고등한 나비목의 성충은 액체영양물에만 의존하도록 진화되었다.

Glossata아목 외의 유충의 생태는 상대적으로 다양하지 않지만 Micropterigidae과의 유충은 토양에 서식하며 이끼류, 식물 조각, 균사 등을 먹이로 하며, 생활장소는 아주 습기가 많은 곳으로 제한되어 있다. Agathiphagidae의 유충은 원시식물의 종자에 심식하며, 성장은 종자가 지상에 떨어진 후 완료된다. Heterobathmiidae의 유충은 *Nothofagus* 속(참나무과)에 잠엽 (leaf-miner)하며 땅속에 고치를 튼다. 아주 원시적인 Glossata중에서 Eriocraniidae과의 유충은 Heterobathmiidae과의 유충과 생활사가 아주 유사하여 참나무목 식물로 거의 제한되며 땅 속에서 고치를 튼다. 그러나 Heterobathmiidae과의 성충은 기주식물의 잎표면에 산란하지만 Eriocraniidae과는 식물조직을 절단하여 산란한다. 소형의 이맥류는 대부분 살아있는 피자식물을 기주로 하며 이들의 공통조상도 같았을 것이다. 현재 나방류의 cladogram에서 볼 때 Heterobathmiidae+Glossata의 stem계열에서 피자식물을 먹는 식성이 진화하고 이들은 수간부에서 생활하고 여기에 산란하였다는 것이 최절약적이다 (Kristensen, 1998). 균류의 균사, 이끼류의 포자를 먹이로 하든 원시적인 나방이 피자식물을 먹이로 하게된 것은 유충이 토양에서 생활하고 성충이 피자식물의 꽃가루를 이용함으로써 형질전환된 것이라 할 수 있다.

6. 결 론

현재 165,000종 이상이 지구상에 분포하는 것으로 기록되어 있는 나비목 곤충 중에서, 현재 약 1/4이 미소나방류이지만, 실제 분포종은 미소나방류가 큰나방류보다 많을 것으로 추정하고 있다. 또한 최근에 연구의 진전을 보이고 있다고는 하지만, 특히 미소나방류의 분류체계의 문제점에 관해서도 보고가 있다. 최종적으로는 나비목의 분지 순서를 그대로 표현하면서도, 논리적이고 객관성 있는 일반적인 감각에 부합하는 체계를 작성하기 위해서는, 일반적인 형태학적 형질 외에 분자생물학적 데이터, 정자와 난자의 구조 및 발생학적 형질 등을 기재하고 평가하여 확인하는 작업이 반드시 필요할 것으로 본다.

참 고 문 헌

- Ax, P., 1984. *Das phylogenetische System. Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese*. Stuttgart: G. Fischer, 349p.
- Börner, C., 1939. Die Grundlagen meines Lepidopteren-systems. *Verhandlung. VII Int. Kong. Entomol.* 2: 1372-1424.
- Carter, D. & N. P. Kristensen, in press. Classification and keys to higher taxa. In Kristensen, N.P. (ed.) *Lepidoptera: Moths and butterflies 1. Handbook of Zoology*, Berlin & New York: De Gruyter.
- Common, I. F. B., 1975. Evolution and classification of the Lepidoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 20: 193-203.
- Davis, D. R., 1986. A new family of monotrysian moths from austral South America (Lepidoptera: Palaephatidae) with a phylogenetic review of the Monotrysia. *Smiths. Contr. Zool.* 434, i-iv, 1-202.
- Davis, D.R., 1987. Micropterigidae, Eriocraniidae p. 341-346., Nepticulidae, Opostegidae, Tischeriidae, Heliozelidae, Adelidae, Incurvariidae, Prodoxidae, p. 350-362. In Stehr, F. (ed.) *Immature insects* [1]. Dubuque: Kendall/Hunt.
- Davis, D. R. & D. C. Frack, 1987. Acanthopteroctetidae, p. 347. In Stehr, F. (ed.) *Immature insects* [1]. Dubuque: Kendall/Hunt.
- Denis, J. R. & J. Bitsch, 1973. Morphologie de la tête des Insects. In Grassé P. P. (ed.) *Trait. Zool.* 8: 1-593. Paris: Masson.
- Frana, H. E. & G. B. Wiggins, in press. Analysis of morphological and behavioural evidence for the phylogeny and higher classification of Trichoptera (Insecta). *R. Ontario Mus. Life Sci. Contr.*
- Gibbs, G. W. 1979. Some notes on the biology and status of the Mnesarchaeidae. *N. Z. Entomol.* 7: 2-9.
- Grehan, J. 1989. Larval feeding habits of the Hepialidae. *J. Nat. Hist.* 23: 803-824.
- Hennig, W., 1953. Kritische Bemaerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. Ent.* 3: 1-85.
- Hinton, H. E., 1946. On the homology and nomenclature of the setae of lepidopterous larvae, with some notes on the phylogeny of the Lepidoptera. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 97: 1-37.
- Hinton, H. E., 1958. The phylogeny of the panorpoid orders. *Ann. Rev. Entomol.* 3: 181-206.
- Kristensen, N. P., 1971. The systematic position of the Zeugloptera in the light of the recent anatomical investigations. *Proc. 13th Int. Congr. Entomol., Moscow, 1968* 1: 261.
- Kristensen, N. P., 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). *Steenstrupia* 10: 141-191.
- Kristensen, N. P., 1995. Forty years' insect phylogenetic systematics: Hennig's "Kritische Bemerkungen." and subsequent developments. *Zool. Beitr. (N. F.)* 36: 83-124.
- Kristensen, N. P., 1998. [Early evolution of the Lepidoptera + Trichoptera lineages], p.188-200. In Yasuda *et al.* (eds.), Syougarui no Seibutugaku. Osaka.
- Kristensen, N. P., (in press) The non-glossatan moths. In Kristensen, N. P.(ed.) *Lepidoptera: Moths and butterflies 1. Handbook of Zoology*, Berlin & New York: De Gruyter.

- Kristensen, N. P. & A. W. Skalski, in press. Phylogeny and palaeontology *In* Kristensen, N.P. (ed.) *Lepidoptera: Moths and butterflies. 1. Handbook of Zoology*, Berlin & New York: De Gruyter.
- Labandeira, C. C., D. L. Dilcher, D. R. Davis & D. L. Wagner, 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Palaeobiological insights into the meaning of coevolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 91: 12278-12282.
- Miller, J. S. & J. W. Wenzel, 1995. Ecological characters and phylogeny. *Ann. Rev. Entomol.* 40: 389-415.
- Minet, J., 1991. Tentative reconstruction of the Ditrysian Phylogeny (Lepidoptera: Glossata). *Ent. Scand.*, 22: 69-95.
- Nielsen, E. S. 1989: Phylogeny of major lepidopteran groups. *In* Fernholm, B., Bremer, K. & H. Jörnvall, (eds.) *The Hierarchy of Life*, p. 281-294. Elsevier.
- Nielsen, E. S. & N. P. Kristensen, 1996. The Australian moth family Lophocoronidae and the basal phylogeny of the Lepidoptera-Glossata. *Invertebrate Taxonomy* 10: 1199-1302.
- Powell, J., C. Mitter & B. Farrel, in press. Evolution of larval food preferences. *In* Kristensen, N.P. (ed.) *Lepidoptera: Moths and Butterflies. Handbook of Zoology* 1, Berlin & New York: De Gruyter.
- Robinson, G. S., K. R. Tuck & M. Shaffer, 1994. *A field guide to the smaller moths of South-East Asia*. Malaysia Nature Society, Kuala Lumpur.
- Schellauf, H., 1994. Zur Funktionsmorphologie und Phylogenie der larvalen Abdominalbeine primitiver Lepidopteren. *Mitt. Deuts. Gesel. Allgemeine Angewandte Entomol.* 8: 463-466.
- Scoble, M. J., 1991. Classification of the Lepidoptera. *In* Emmet, A. M. and J. Heat (Eds). *The moths and butterflies of Great Britain and Ireland* 7(2): 11-45. Harley Books, Colchester.
- Scoble, M. J., 1992. *The Lepidoptera: Form, function and diversity*. 404 pp. Oxford University Press.
- Strong, D. R., J. H. Lawton & T.R.E. Southwood, 1984 *Insects on Plants*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University press, 313 p.
- Weaver, III, J. S. 1992. Further remarks on the evolution of Trichoptera: a reply to Wiggins. *Cladistics* 8: 187-190.
- Weaver, III, J. S. & J. C. Morse, 1986. Evolution of feeding and case-making behaviour in Trichoptera. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 5: 150-158.
- Wiggins, G. B., 1992. Comments on the phylogeny of pupation behaviour in Trichoptera: A response to Weaver. *Cladistics* 8: 181-185.
- Wiggins, G. B. & W. Wichard, 1989. Phylogeny of pupation in Trichoptera, with proposals on the origin and higher classification of the order. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 8: 260-276.
- Wiegmann, B. M., 1994. *The earliest radiation of the Lepidoptera: Evidence from 18S rDNA*. PhD dissertation, University of Maryland.