

곤충의 분산다형성-그의 다양성과 생태학적 의의

현재선

농촌진흥청 농업과학기술원 작물보호부 농업해충과

Dispersal Polymorphisms in Insects-its Diversity and Ecological Significance

Hyun Jai Sun

Entomology division, Department of Crop Protection, National Institute of Agricultural Science and Technology,
RDA, Suwon, 441-707, Republic of Korea

ABSTRACT : Dispersal polymorphism in insects is a kind of adaptive strategy of the life history together with the diapause, consisting of the “long-winged or alate forms” of migratory phase and the “short-winged or apterous forms” of stationary phase.

Dispersal polymorphism is a polymorphism related with the flight capability, and has three categories; the wing polymorphisms, flight muscle polymorphisms, and flight behavior variations. Phase variation is another type of dispersal polymorphism varying in morphology, physiology and wing forms in response to the density of the population.

The dispersal migration is a very adaptive trait that enables a species to keep pace with the changing mosaic of its habitat, but requires some costs. In general, wing reduction has a positive effect on the reproductive potential such as earlier reproduction and larger fecundity.

The dispersal polymorphism is a kind of optimization in the evolutionary strategies of the life history in insects; a trade-off between the advantages and disadvantages of migration.

Wing polymorphism is a phenotypically plastic trait. Wing form changes with the environmental conditions even though the species is the same. Various environmental factors have an effect on the dispersal polymorphisms. Density dependent dispersal polymorphism plays an important role in population dynamics, but it is not a simple function of the density; the individuals of a population may be different in response to the density resulting different outcomes in the population biology, and the detailed information on the genotypic variation of the individuals in the population is the fundamental importance in the prediction of the population performances in a given environment.

In conclusion, the studies on the dispersal polymorphisms are a complicated field in relation with both physiology and ecology, and studies on the ecological and quantitative genetics have indeed contributed to understanding of its important nature. But the final factors of evolution; the mechanisms of natural selections, might be revealed through the studies on the population biology.

KEY WORDS : Dispersal polymorphism, Wing polymorphism, Flight muscle polymorphism, Flight behavior variations, Phase variation

초 록 : 곤충의 분산다형성이란 비상능력과 관련된 다형성으로 그 구체적 내용으로는 시다형성, 비상근다형성 그리고 비상행동변이성 등과 이들과는 별개로 개체군 밀도의존적인 상변이성이 있다.

분산다형성은 시간적으로나 공간적으로 이질적인 서식처 환경에 대응하기 위하여 이동형인 “유시형이나 장시형”과 정주형인 “무시형이나 단시형”을 생활사에 적절히 짜넣은 적응적 형질이다.

*Corresponding author. E-mail: hhpark@rda.go.kr

점변태곤충류에서는 유충과 성충의 생태학적지위가 중복되어 있어 유충과 성충이 생활공간과 그 밖의 요구조건을 달리하고 있는 완전변태류나 반변태류에 비하여 분산다형성의 예가 대단히 많다.

무시형 또는 단시형곤충은 같은 종의 유시형 또는 장시형곤충에 비하면 초산연령이 빠르고 총산란수도 많은 것이 보통이어서 자연증가율(r)이 크다. 단시형과 관련된 환경요인으로는 서식처의 시간적 영속성이나 공간적 이질성, 먹이조건, 개체군밀도, 온도, 일장 기타 여러 가지가 알려져 있다.

서식처의 환경조건에 대한 분산다형성발현상은 종에 따라 다를 뿐 아니라 암수간에도 차가 있고 같은 종에서도 계통간에 차가 있는 극히 탄력적인 현상이다.

분산다형성의 문제는 생리학, 유전학 그리고 생태학등에 걸친 폭넓은 학문분야로 특히 생태유전학이나 정량유전학분야의 연구는 분산다형성의 유전적본질 구명에 중요하다 하겠다.

검색어 : 분산다형성, 시다형성, 비상근다형성, 비상행동변이성, 상변이성

곤충은 심해와 같은 극단적인 환경을 제외하면 지구 어디에나 분포하고 있으며 다른 어떤 동물군 보다도 종류가 다양하고 풍부하다. 곤충류의 이와 같은 번영의 이유로는 여러 가지를 들 수 있겠으나 비상능력은 대단히 중요한 요인중의 하나이다.

곤충류의 비상에는 먹이나 짝을 찾고 적의 공격을 피하는 등 일상행동에서 볼 수 있는 일상비상(Trivial flight)과 이와는 별도로 생활사의 한 시기(또는 단계)에 서식처를 옮기기 위한 이동 즉 이동비상(Migration flight)이 있는데 후자는 생태학적으로 중요한 의의를 갖고 있다.

이동비상은 종의 분포역 확대에 이어지는 곤충의 생활사 속에 짜 넣어진 적응적행동으로, 휴면과 더불어 생활사상의 기본적 전략의 하나이다. 즉 휴면은 불리한 환경조건이 호전될 때까지 번식을 미루기 위한 수단인데 반하여 이동분산은 불리한 환경을 떠나 유리한 환경에서 번식하기 위한 적극적 행동이라고 할 수 있다(Southwood, 1977).

이동비상은 단일이나 저온과 같은 계절적 조건이나 먹이 조건이 불리해졌을 때 흔히 일어나는데 이것은 휴면을 유기하는 조건들이기도 하다. 또 이동형 곤충은 체내에 지방체가 발달하고 생식소가 덜 발달 되어 있는 등 생태학적으로나 생리학적으로나 휴면곤충과 공통된 점을 갖고 있기도 하다.

곤충의 이동분산성의 적응적 의의에 관하여는 지금까지 많은 연구가 있어왔다. 가장 일반적인 주장은 이동분산성이 서식처의 시간적지속성(Temporal stability)이나 이질성(Heterogeneity)에 대응한 적응적 전략이라는 것이다(Roff, 1990). 시간적으로나 공간적으로 지속성이 적은 서식처에 서식하는 곤충류에서 이동성이 잘

발달하는 경향이 있다는 사실은 이런 주장을 뒷받침하는 것으로 보인다. 그러나 균질적 환경에서도 이론적으로는 이동분산이 발달할 수 있어 분산은 진화적인 안정화전략(Evolutionary stable strategy) 임이 알려져 있다(Hamilton and May, 1977). 또 이동분산은 종 개체군의 동태학적 안정성 유지, 종간 상호작용, 개체군의 유전자 확산동태(Gene flow) 그리고 그의 유전자형 구성 등과 밀접한 관계가 있어, 그의 유전적 기초나 생리, 생태적 문제에 관한 많은 연구가 이뤄지고 있다.

특히 멸구류를 비롯한 몇 가지 중요 해충들은 분산성이 크다. 따라서 분산의 진화에 관련된 요인들에 관한 연구는 생물학적 측면에서 뿐만 아니라 해충 관리적 측면에서도 대단히 중요하다 하겠다.

이와 같이 곤충류의 이동분산은 극히 중요한 적응적 형질이라고 할 수 있는데 이와 같은 비상능력을 이차적으로 상실하는 방향으로 진화한 곤충들도 다수 있다. 특히 완전한 비상능력 상실로 진화하는 계열에서 종내의 개체와 개체군에 따라 분산능력에 큰 차가 있음이 알려지고 있다.

여기서는 이런 분산다형성(Dispersal polymorphism)이란 어떤 것인가를 살펴보고 그의 적응적 의의와 관여요인들에 관한 지금까지의 연구결과를 소개하려한다.

I. 곤충류에서의 분산다형성

Harrison (1980)은 분산다형성을 “비상능력에 영향을 미치는 다형성” 이라고 하였다. 곤충의 이동비상에는 날개의 발달, 비상근의 발달, 그리고 비상능력의 발

달 등이 관련되어 있다. 그런데 완전한 비상능력을 상실하게 되는 진화계열에서 종내의 개체들간이나 개체군에 따라 이 세 가지 중 어느 형질에서나 큰 변이가 존재한다. 따라서 분산다형성에는 시 다형성(Wing polymorphism), 비상근 다형성(Flight muscle polymorphism) 그리고 비상 행동 변이성(Flight behavior variation) 등 세 가지와 이런 범주와는 다른 분산다형성 즉 상 변이성(Phase variation)이 있다.

1. 시 다형성(Wing polymorphism)

날개의 길이에 여러가지 차가 있는 경우를 말한다. 진딧물류에서는 유시형과 무시형이 있으며 멸구류에서는 장시형과 단시형이 있다. 이들의 경우 중간형은 없는 것이 보통이다. 그러나 날개의 길이가 여러 가지 계층으로 된 곤충도 있다(예, *Agonum retractum*, Carter, 1976; *Javesella pollucida*, Mochida, 1973; *Cavelerius saccharivorus*, Fujisaki, 1989).

단시형화는 소금쟁이과나 긴노린재과 또는 멸구과 등에서와 같이 앞, 뒷날개 모두에서 일어나는 경우와 딱정벌레과, 바구미과, 귀뚜라미과의 곤충류에서와 같이 뒷날개에서만 일어나는 수도 있다. 또 몇 가지 귀뚜라미류에서는 이동후 날개가 탈락하여 무시형화 하는 것도 있다. 대부분의 곤충류에서 단시형의 단시는 크기만 작을 뿐 시맥상이나 형상은 장시형의 그것들과 차가 없는 것이 보통이다.

이와 같이 시다형성에는 시형이 완전히 불연속적인 것에서부터 다소 연속적인 것까지 다양한 변이가 있다. 야외개체군의 시형률을 보면 종간에 큰 차이가 있음은 물론 종내에서도 지리적으로나 계절적으로 또는 환경조건에 따라 차이가 있으며 암수에 따라서도 다르다. Kishimoto (1996)는 일본에서 약 50종의 멸구과 곤충의 시장/체장을 조사하여 단시형인 *Chloriona tateyamana*에서는 그것이 약 0.5였고 장시형인 *Saccharosydne procerus*에서는 그 비율이 높았으나 한 종내에서 중간형은 없었다고 하였다. 나아가 개체군내의 두시형의 비율은 계절이나 발육조건에 따라 차이가 있을 뿐 아니라 암수간에도 차이가 있다고 하고, 시다형의 중간 차를 암수에서의 시형률을 바탕으로 Table 1과 같이 분류하였다.

위의 분류는 전형적인 예로 같은 종에 있어서도 환경조건에 따라 시형이 변하기도 한다. 예를 들면 온대산으로 BM형에 속하는 종들의 암컷의 단시형률은 월

Table 1. Types of wing-morph in Delphacidae based on the rates of brachypter (Adapted from Kishimoto, 1996)

Types	Female	Male	Examples
M M	M	M	Tripidocephalinae Saccharosydinae Stirominae
B M	M, B	M, B*	<i>Sogatella furcifera</i> <i>S. longifurcifera</i> <i>S. panicicola</i>
B B	M, B	M, B	
B Ba	High brachypter in spring and fall, Medium in summer		<i>Nilaparvata muri</i> <i>N. bakeri</i> <i>Harmalia sameshimai</i> Others
B Bb	Brachypterous rates change, usually high in female		<i>Toya propingua</i> <i>Laodelphax striatella</i> <i>Dicranotrops tikuzenensis</i> <i>Unkanodes sapporonus</i>
B Bc	M, B*	B	<i>Zuleika nipponica</i> <i>Hirozunka japonica</i> <i>Mullerianella extrusa</i> <i>Delphacodes nigerrinea</i>
M B	M	B	Not found

M: Macropter, B: Brachypter, *: Very rare.

동세대에서 대단히 높고 여름부터 초가을에 걸친 세대에서는 장시형률이 20-50%가 되어 열대산의 BM형과는 차가 있어 BBb형과 구별이 어렵다(Kishimoto, 1996).

애멸구의 경우는 계절에 따라 시형률이 바뀌는 듯하다. 즉 월동세대(3-4월) 암컷에서는 단시형률이 장시형률과 비슷하여 BBa형이나 여름세대(5-6월)에는 BM형으로 되어 수컷에서는 단시형이 거의 나타나지 않으며 가을세대(10-11월)에서는 일장이 짧아지면서 유충이 휴면에 들어가기 전에는 암수에서 단시형이 출현하여 BBb형이 된다.

벼멸구의 경우 열대산에는 일본산에 비하여 단시형률이 극히 높은 계통의 존재가 보고된바 있다(Iwanaga et al., 1987; Kishimoto, 1989). 그리고 일본산에서도 단시형률이 높은 계통이 선발되었다. Kishimoto (1989)는 아세아 여러 지역산 벼멸구를 25°C, 16 hr 조명하에서 밀도를 1, 5, 10, 20으로 하여 사육하여 단시형률의 자웅상관을 조사하였을 때 수컷 단시형률은 중간밀도까지는 증가하고 그 이상에서는 감소하여 수컷 단시형 출현에는 최적밀도가 존재하나 그 륨은 산지에 따라 차이가 있다고 하였다.

Kishimoto (1996)는 꽃매미상과(Fulgoroidea)의 많

은 곤충은 다년생의 목본-초본을 숙주로 하고 장시형을 주로 하고 있는데, 멸구과 곤충류는 벼과(Gramineae)-사초과(Cyperaceae)의 다년생초본을 주로 숙주로 하면서 종의 다양화를 도모할 때 비교적 소수의 극상적 우점종을 숙주로 취하여 거기서 서식환경의 충화를 통하여 서식처를 다양화하고 비상기능을 일부 남긴 것과 정주를 목표로 한 극단적인 단시로 된 것이 생기면서 다양한 시다형을 가지게 된 것으로 추론하였다.

곤충의 시다형성의 유전기구에는 두 가지가 있다(Roff, 1986). 그 하나는 1 유전자좌 2 대립유전자의 지배를 받는 경우로 이때는 멘델 유전을 한다. 이런 예로는 바구미류(Jackson, 1928)와 딱정벌레류(Aukema 1990) 등의 갑충류에서 알려져 있으며 대개의 경우 단시가 우성이다. 그러나 일반적인 것은 Polygene에 의한 시형결정으로 이것은 단시의 기원이 단일유전자의 돌연변이에 의한 것일지라도 그 후의 자연선택이 Polygene 지배에 유리하게 작용하였음을 시사하고 있다(Roff, 1986). Polygene 기구는 단일유전자좌기구에 비하여 더 많은 분산양상을 낳을 수 있기 때문이다.

Roff (1986)는 시다형은 유약호르몬(JH)에 대한 역치 반응임을 전제로 시형결정의 유전적기구가 1 유전자좌 2 대립유전자기구거나 polygene기구거나를 막론하고 단시형이 되려면 JH의 혈중농도에 역치가 있어 이것을 넘느냐 그렇지 않느냐는 유전자형에 의하여 결정된다고 생각하고 결국 JH혈중농도는 어떤 특정 유전자좌에 의존하는 대립유전자의 상가적인 작용에 의하여 결정된다고 생각하였다.

즉 1 유전자 2 대립유전자의 경우 JH 생산량은 이형 접합체와 우성동형접합체 모두에서 역치를 넘게되어 단시형이 되고 열성동형접합체만이 JH 생산량이 역치 이하가 되어 장시형이 된다. Polygene의 경우 두개 이상의 유전자좌의 상가적작용으로 정규분포를 나타내는 JH 혈중농도개체의 유전자형분포가 생겨 어떤 역치를 넘는 JH 농도를 갖는 유전자형만이 단시형이 된다. 즉 개체군내의 개체가 갖는 JH 수준은 유전자형에 대응하여 연속적이나 장시나 단시와 같은 불연속적 표현형은 결국 JH에 대한 반응이 역치 반응이기 때문에 불연속적이 되는 것이다.

이와같은 시다형성의 유전적 기초는 같은 유전자형이라도 환경에 대응하여 표현형이 극히 가변성을 갖고 있음을 뜻하는 것으로 환경 변화에 반응하여 시형이 변하는 극히 융통성 있는 적응적 형질임을 말해주

는 것으로 진화 전략상 중요한 의미를 갖고 있다.

2. 비상근 다형성(Flight muscle polymorphism)

유시곤충 중에는 날개를 갖고 있으나 날지 않는 개체를 갖는 종이 있는데 이것은 일부 소금쟁이류(Andersen, 1973)나 물벌레류(Scudder, 1971), 들바구미류(Jackson, 1933) 에서와 같이 비상근이 처음부터 발달하지 않는 경우가 있는가 하면 원래는 나는 기능이 있었으나 이동후 비상근이 용해(Histolysis) 하였기 때문일 수도 있다.

차의 해충인 다색풍뎅이(*Heptophylla picea*)는 두 날개가 모두 발달하여 있으나 암컷에는 처음부터 비상근이 없는 것과 있는 것이 있다. 그러나 수컷은 모두가 비상근을 갖고 있다(Tada *et al.*, 1991). 그런데 비상근을 갖고 있지 않는 암컷들은 흉강내에 지방체가 가득차 있는데 이의 퇴화와 더불어 난세포성숙이 일어난다. 그리고 야외 채집충 중 비상근을 갖지 않는 개체들이 성숙한 보유수가 많은 것으로 보아 비상근 보유개체는 비상근 대신에 저장한 지방체를 난소발달에 이용하는 것으로 추측된다. 다색풍뎅이에서의 비상근 비보유형의 개체군비율은 지역에 따라 큰 차가 있으며(Fujisaki, 1994), 이와 같은 비상근이형은 셸펠트풍뎅이(*Anomala schonfeldti*)에서도 알려지고 있다(Tada *et al.*, 1993).

장시형에서 비상후 비상근이 용해하는 현상은 시다형곤충류에서는 비교적 흔한 일이다. 귀뚜라미의 일종 *Allonemobius fasciatus*의 장시형에서는 비상이동후에 날개가 자연히 떨어지는데, 이런 현상은 특수한 경우로 날개가 떨어지지 않아도 이동후의 비상근 용해는 일어난다. 긴노린재의 일종 *Horvathiolus gibbicollis*의 장시형의 번식노력(일당산란수×알의크기)은 우화 후 2주간정도에서 단시형보다 peak가 높는데 이것은 비상근의 용해에 의한 것으로 생각된다(Solbreck, 1986). 진딧물류중 초본류를 숙주로 하는 종류에서는 유시충형이 알맞은 식초에 정착하고 나면 비상근의 용해가 일어난다. 이것은 알맞은 숙주에서 떨어져나가는 것을 막기 위한 또 다른 형태의 적응전략으로 여겨지고 있다.

Gryllus firmus 귀뚜라미의 경우 선발된 장시형계통과 단시형계통 그리고 대조계통에서 각각의 장시형을 대상으로 비상근의 용해정도를 비교한 결과 그 정도가 가장 높은 것은 단시형 계통이었고, 반대로 가장 낮은

것은 장시형 계통이었다(Fairbairn and Roff, 1990). 이것은 비상근 용해잠재력이 계통에 따라 차가 있음을 뜻하는 것으로 비상근 용해에도 유전적 기초가 있음을 시사하고 있다. 북미산 소금쟁이류에 대한 장시형 출현율을 보면 장시형 출현율이 낮은 종일수록 장시형이라 할지라도 실제로 비상능력을 갖춘 개체의 비율이 낮고 정상적인 비상근을 갖춘 개체의 비율도 낮다(Fairbairn and Butler, 1990).

비상근의 용해와 생식소의 발달간에는 깊은 관계가 있다. 비상후 날개가 떨어지는 *A. fasciatus* 귀뚜라미의 경우 인위적으로 날개를 제거한 장시형은 날개를 제거하지 않은 것보다 배종주근이 빨리 용해하고 단시형에서와 같이 우화후 수일내에 난자가 성숙한다(Tanaka, 1986). 자연히 날개가 떨어지는 일이 없는 *G. firmus* 귀뚜라미(Roff, 1989)나 *Modeilogryllus confirmatus* 귀뚜라미(Tanaka, 1993)에서도 인위적으로 날개를 제거하면 같은 결과를 낳는다.

이와 같은 비상근의 용해로 생기는 이차적 비상근 다형과는 별개로 보통의 날개를 갖는 곤충에서 선천적으로 비상근이형인 종이 있다. 가장 잘 알려진 예로는 물벌레과 곤충류이다(Scudder, 1971; Young, 1965). 이들 곤충류에서는 유충기의 고온이 비상근 발달을 촉진하는 것으로 알려져 있다(Scudder and Meredith, 1972).

3. 비상행동 변이성(Flight behavior variation)

모든 개체가 비상능력을 갖고 있을지라도 개체군내의 개체들간 비상능력에는 상당한 차가 있을 수 있다. 비상행동상의 차를 야외개체군에서 찾기는 여러 가지 면에서 어렵다. 북미산 *Oncopeltus fasciatus* 긴노린재는 유명한 장거리 이동곤충이다. Dingle (1966)은 실내에서 *Oncopeltus* 속 긴노린재류를 공중에 달아 매 놓고 비상시간이 30분 이상인 개체들의 비율을 조사하여 그것이 종에 따라 다를 뿐 아니라 종내에서도 개체간 차가 있음을 보고하였다.

Oncopeltus fasciatus 긴노린재는 북미북부에서부터 카리부해의 열대도서까지 널리 분포하는데 공중에 매다는 방법으로 비상능력을 조사한바 Iowa나 Michigan의 북부지방 분포개체군의 비상력이 가장 강한데 이들은 매년 초여름에 남쪽에서 북쪽으로 이동해온 개체로 구성되어 있어 북부에서는 월동 할 수 없으므로 가을이 되면 남쪽으로 이동해야 한다. 한편 Puerto

Rico 지방의 열대도서의 개체군은 비상능력이 아주 약하였는데, 이들은 열대 지방에 분포하기 때문에 식초가 언제나 있어 이동의 필요성이 적은 것에 대한 적응과 격리된 도서이기 때문에 장거리이동능력을 갖는 개체들이 이출해 버렸기 때문으로 생각할 수 있겠다.

Rose (1972)는 매미충과의 여러 종을 대상으로 그들의 비상행동을 조사하여 비비상근과 비상근 그리고 중간근으로 분류하였다. 그밖에도 비상행동에서 변이가 진딧물류(Shaw, 1970), 팔바구미류(Caswell, 1960), 별노린재류(Dingle and Arora, 1973)등에서 보고된 바 있다.

*O. fasciatus*의 경우 이동성과 산란능력간에는 정의 유전상관이 있어 보통 시다형곤충의 경우와는 달라 Johnson (1969)의 난형성-비상증후군(Oogenesis-flight syndrome)은 존재하지 않는 것으로 보아야 하겠다. Rankin and Burchsted (1992)는 북미산 메뚜기의 일종 *Melanoplus sanguinipes*에서 소진할 정도로 비상케한 암컷은 비상시키지 않았거나 1시간 비상케한 것에 비하여 산란개시가 유의하게 빨랐을 뿐 아니라 산란수도 증가하였다고 하였다. 이것은 대부분의 곤충에서 유사형 암컷의 산란개시연령이 무시형보다 늦어지고 일생동안의 총산란수가 적다는 것과 상반되는 것이다. 이 곤충의 경우 비상이 자극되어 난세포발달이나 알라타체의 활성화에 필요한 신경분비요인이 해방되었기 때문으로 생각된다. 또 이종의 암컷은 이동 중에 탄수화물(예, Trehalose)을 우선적으로 이용하고 난형성에 이용되는 지방을 될 수 있는 대로 절약함으로써 비상의 번식에 대한 부담을 최소화시키는 것으로 생각되며 또 다른 측면의 생리적 적응으로 생각된다(Rankin and Burchsted, 1992).

4. 상 변이성(Phase variation)

곤충의 분산다형성에는 이상의 범주와는 좀다른 것으로 상 변이성이 있다. 이것은 Uvarov (1928)가 떼메뚜기에서 제기한 현상인데 동일종의 개체들의 형태, 색채, 생리, 행동 등 여러 가지 생물학적 특성이 개체군의 밀도에 따라 변화하는 현상을 말한다. 이런 현상은 떼메뚜기류외에 밤나방류에서도 발견되며 개체군 밀도가 낮을때는 고독상(Solitary phase), 고밀도시에는 군서상(Gregarious phase)이 생기며 중간 밀도 일때는 이행상(Transitory phase)이 생긴다.

풀무지 *Locusta migratoria*나 *Schistocerca gregaria*

메뚜기의 경우 군서상의 개체들은 앞날개의 길이가 길고 뒷다리 퇴절장이 짧으며 체중이 가볍다. 그리고 보유지방도 많아 확실히 장거리이동에 알맞은 특성을 갖고 있다. 채색은 고독상에서는 녹색이 짙으나 군서상에서는 흑색이 짙는데 이것은 복사열을 많이 흡수하여 대사가 활발하여져 발육속도가 촉진되고 성충에서는 비상활동을 활발하게 한다(Ito *et al.*, 1990)

아프리카산 *Spodoptera exempta* 밤나방은 옥수수나 밀의 대 해충인데 몇 세대에 걸쳐 아프리카의 남부에서 북부로 수 천 킬로를 이동한다. 이 해충의 경우 명백한 상변이성이 있어 고밀도하에서 우화한 성충은 저밀도하에서 우화한 개체들에 비하여 비상능력이 크다(Parker and Gatehouse, 1985). Gatehouse (1986)에 따르면 이 해충에는 비상력 면에서 3개형으로 명백히 구별되는데, 그것은 유충의 처리나 환경조건과는 관계없이 항상 장시간을 비상하는 형과 항상 단시간을 비상하는 형, 그리고 개체군밀도와 더불어 상변이하여 그에 따라 장시간 비행하는 가변성을 갖는 형 등이 그것이다. 이와 비슷한 것이 콩, 팥, 토란 등의 중요해충인 담배거세미나방(*Spodoptera litura*)에서도 보고된 바 있는데 야외에서 채집한 계통중에는 사육밀도에 따라 상변이를 일으키는 형뿐만 아니라 사육밀도와는 관계없이 언제나 흑화한 것과 황갈색의 것이 있음이 알려지고 있다(Tojo, 1991).

이런 곤충류의 비상능력이나 상변이성에서 볼 수 있는 큰 변이성은 유충기의 개체군 밀도에 대한 반응의 역치가 유전적으로 차가 있기 때문이라고 생각된다(Gatehouse, 1986). 곤충의 알라타체(corpora allata)가 분비하는 유약호르몬(JH)의 혈중농도가 시형결정과 밀접한 관계가 있음이 *Aphis fabae* 진딧물이나 벼멸구등에서 알려져 있는데 이 곤충의 경우 항상 단시간밖에 비상하지 않는 개체는 개체군밀도에 대하여 아무런 반응도 일으키지 않을 정도의 높은 역치를 갖고 있는데 반하여 항상 장시간 비상하는 개체는 저밀도에서도 장시간 비상하게 될 정도의 낮은 개체군 밀도 역치를 갖고 있으며 고밀도에서 사육할 때만 장시간비상을 하는 상변이개체는 이들의 중간정도의 역치를 갖고 있는 것으로 생각된다.

Schistocerca gregaria 메뚜기나 *Spodoptera exempta* 밤나방은 반사막지대에서 서식하는데 그의 번식장소에 존재하는 벼과 식물 초원의 크기나 분포는 우량의 영향을 받아 극히 불안정하다. 이런 상황하에서는 개체수의 변동이 심하여 대발생시는 먹이 부족이 일어

난다. 이러한 생태적 조건에 적응하여 이동성이 큰 이주형(군서형)이 진화한 것으로 생각된다(Iwao, 1967). 상변이를 일으키는 환경적 요인이 일장이나 온도 등의 계절과 같은 휴면 유기요인이 아니고 개체군밀도라는 점은 서식처의 변화를 일장이나 온도의 변화와 같은 간접적인 징후가 아니고, 직접적으로 감지하는 것을 뜻하는 것으로 이와 같은 휴면과 분산다형성간의 차는 진화 발전과정 구명에 흥미있는 일면이라 하겠다.

II. 단시형의 적응적 의의

유시곤충류는 보통 증홍과 후홍에 1쌍식의 날개를 갖고 있으나 앞서 설명한 바와 같이 이차적으로 퇴화하여 단시형 또는 무시형 곤충으로 된 것이 있다. 곤충의 시다형성의 적응적 의의를 생각하려면 곤충은 원래가 장시형이던 것이 단시형 또는 무시형으로 진화하였다는 것이 일반적인 견해인 고로 단시형 또는 무시형 곤충류의 적응적 의의를 생각해야 하겠다.

분산은 불리한 환경을 피하여 유리한 서식처로 이동할 수 있다는 장점을 갖고 있으나 부적절한 서식처에 도달하게 되는 위험성도 있다. 그리고 비상중의 대사율은 휴지기의 그것의 50배 이상이라고 한다(Roff, 1991). 이와 같이 비상활동은 많은 에너지가 필요하다. 비상근은 곤충체중의 10-20%에 달하며(Roff, 1990) 진딧물류에서는 비상근이 발달하면 난소의 크기가 20%나 감소함이 알려져 있다(Dixon *et al.*, 1993). 또 비상기관을 유지하거나 사용하는데도 에너지가 필요하다.

장시형 또는 유시형 또는 단시형 또는 무시형곤충의 발육기간이나 성충(최소한암컷)의 수명에는 차가 없는 듯하다(Roff, 1986). 그러나 그들간의 생식전기간과 총산란수에서는 명백한 차이가 있음이 여러 가지 곤충에서 알려져 있다. 무시형 또는 단시형 암컷은 산란전기간이 짧아 유시형이나 장시형 암컷보다 산란이 앞당겨지거나 같은 것이 보통이며 산란수가 많은 것이 보통이다. 그러나 *Ptinella apterae* (Taylor, 1981) 무궁화벼섯벌레나 애흰무늬독나방(*Orgyia thyellina*) (Kimura and Masaki, 1977)는 유시암컷의 산란수가 무시암컷의 그것보다 많아 예외적일 수도 있다.

Allonemobius fasciatus 귀뚜라미의 단시형 암컷은 장시형 암컷에 비하여 난자성숙이 빠르고 장시형 암

컷은 뒷날개가 탈락하기 전까지는 비상근이 유지되는데 이때까지는 발육난자수가 적다. 그리고 장시형 암컷의 뒷날개를 우화시 인위적으로 제거하면 비상근 용해가 일어나며 난자발달이 일어난다(Tanaka, 1986). 이런 사실들은 난형성과 비상근에는 밀접한 관계가 있음을 시사한다고 하겠다. 대부분의 곤충류에서 이동은 난자가 발달하기 전에 일어나며 나무좀류, 진딧물류, 귀뚜라미류 기타 곤충들에서 비상근의 용해는 난자발달과 밀접한 관계가 있음이 알려지고 있다.

Dixon *et al.* (1993)은 22종의 무시형과 43종의 유시형 진딧물류의 체중(건조중)에 대한 생식소의 비율빈도분포를 조사하였는데, 무시충의 경우 난소건조중의 건조체중에서 차지하는 비중이 30%이상인 경우가 대부분이고 그 이하인 경우는 극히 낮은 반면 유시충에서는 그것이 30% 이하의 빈도가 극히 높고 50% 이상인것의 빈도는 극히 낮아 생식력의 지표인 난소중량 유, 무시충간에 차가 있음을 알 수 있다(Fig. 1). 그리고 이것은 한종내에서도 사실이였다고 한다(예, *Megoura viciae* 볼록진딧물의 유, 무시충에서의 생식소중의 건조체중에 대한 비중은 각각 0.19와 0.58였다)(Dixon *et al.*, 1993). Dixon과 Wratten (1971)은 *Aphis fabae* 진딧물을 대상으로 같은 체중의 유시충과 무시충의 생식력을 비교한바, 성충이 되었을 때 처음 5일간의 산자수에는 차가 없었으나 총산자수에서는 유시충은 무시충의 70%에 불과하였다고 하였다. 그런데 유시충은 우화후 이른시일내에 대부분의 생식이 집중되어 있어 자연증가율 r의 값은 유, 무시충에서 큰 차가 없었다고 하여 유시충은 산자양상의 변화를 통하여 총산자수의 감소를 벌충하고 있다.

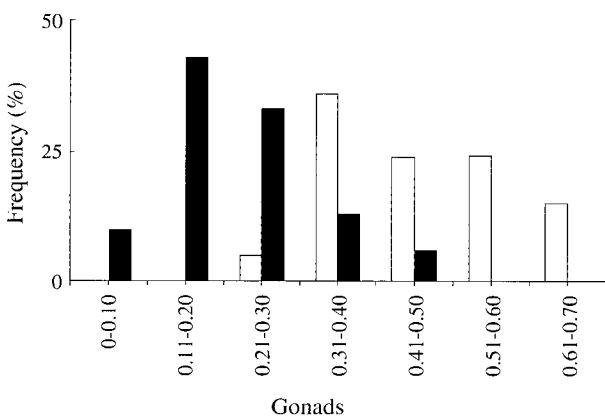


Fig. 1. Frequency distribution of the proportion of the dry weight made up of gonads for aptera (□) of 22 species and alate (■) of 43 species of aphids (From Dixon *et al.*, 1993).

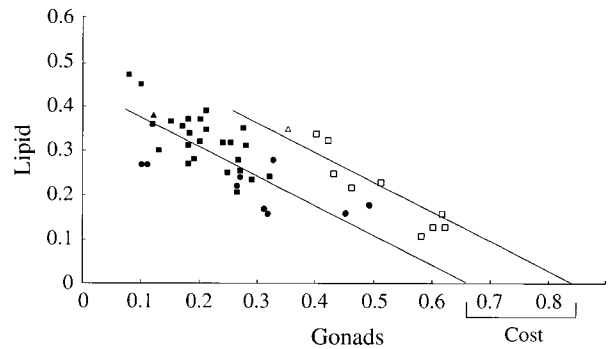


Fig. 2. Relationship between the proportion of the dry weight made up of lipids and gonads for apterae (open symbols) and alatae (closed symbols) (● *Drepanosiphidae*; □ *Aphidae*; △ *Lachnidae*). The difference in the intercepts of the two trade-off curves in the x-axis indicates the cost in terms of gonad size of developing a flight apparatus (From Dixon *et al.*, 1993).

생식소와 대부분의 지방체는 복부에 존재하며 복부 건조중의 체중에 대한 비율은 종에 따라 정해져있는 것이 보통이다. Dixon *et al.* (1993)은 *Drepanosiphidae* (알락진딧물과), *Aphidae* (진딧물과) 그리고 *Lachnidae* (왕진딧물과) 등 세 개와 진딧물류의 유시형과 무시형에서의 지방체와 생식소 건조중 비율을 조사하였다 (Fig. 2).

유시형과 무시형 모두에서 지방체와 생식소의 건조중량비간에는 부의 상관관계가 있음을 알 수 있으며, 두 시형에서의 그 관계는 비슷하나 그 값에는 차가 있어 무시충류가 유시충류에 비하면 생식소비가 큰 경향을 보이고 있다. 만약 생식소와 지방체간의 관계가 완전히 주고받는 관계라면 이때의 기울기는 1이 될 것이나 실제로는 이보다 상당히 적다. 두 시형의 기울기간의 차는 비상과 연관된 것으로 생각할 수 있겠다.

진딧물과와 알락진딧물과 진딧물 유시개체에는 비상후 비상근이 용해하는 개체와 그렇지 않은 개체가 있다. 이와 같은 비상근 용해여부는 그들의 우화후, 성충초기의 생식소 크기가 증가하는 것과 관계가 있어 비상근을 일생동안 유지하는 알락진딧물류에서는 생식소크기가 감소하나 비상근이 용해하는 진딧물류에서는 생식소의 크기가 증가한다.

Javesella pllucida 멸구의 경우 장시충은 생식숙기가 단시충보다 늦어진다고 한다(Mochida, 1973). 비슷한 결과는 매미충류나 멸구류에서도 보고된 바 있다. Tanaka (1976)는 좀방울벌레(*Pteronemobius mikado*) 장시형의 최대산란기는 단시형에 비하며 약 15일 늦

어지는데 이것은 그의 날개가 용해하는 시기와 일치한다고 하였다. 그런데 장시형에 대하여 우화시 인위적으로 날개를 제거하면 비상근이 퇴화하면서 산란지연은 일어나지 않는다고 하여 날개의 탈락과 비상근의 용해가 생식활동과 밀접한 관계가 있음을 밝혔다.

많은 곤충류에서 암컷뿐 아니라 수컷에도 시다형성이 알려지고 있는데 지금까지 시다형성의 적응적 의의에 관한 연구는 주로 암컷에 대한 것 이었다. 수컷에서의 다시형은 자웅간의 유전적 상관의 결과일 따름이라고 여겨져 왔다(Roff and Fairbairn, 1991). 사실 *Gryllus firmus* 귀뚜라미(Roff and Fairbairn, 1993) 이나 *Cavelerius sacchavorus* 긴노린재(Fujisaki, 1993)에서 암수간 시장에 명백한 정의 유전적 상관관계가 있음이 알려져 있다. 그러나 수컷에서도 단시화가 적응적 의의가 있음을 시사하는 사실이 최근 많이 알려지고 있다. 수컷에서의 단시화가 갖는 적응적 의의 중 가장 일반적인 것은 성적성숙이 빨라진다는 것이라고 생각된다. *Cavelerius saccharivorus* 긴노린재의 단시형 수컷은 장시형 수컷보다 성적으로 빨리 성숙하는데 이것은 같은 곳에 살고 있는 단시형 암컷은 물론 이동전의 장시형 암컷과도 교미할 수 있어 유전자 확산에 도움을 준다(Fujisaki, 1992). 또 이종은 수컷에서 단시형률이 높아 암컷에서 보다 수컷에서의 단시형화가 적응적인 면에서 유리하다는 것을 암시하고 있다. 식균성인 *Hoplothrips pedicularius* 관충채벌레의 단시형 수컷은 장시형 수컷에 비하여 앞다리의 넓적다리가 잘 발달하여 있는데 이것은 암컷에 대한 수컷들간의 경쟁을 유리하게 한다(Crespi, 1986). 반면 *Trichogrammatoidea armigera* 알기생벌의 유시형 수컷은 무시형 수컷보다 더 많은 암컷을 수정케한다고 한다(Manjunatha, 1972).

Roff와 Fairbairn (1993)가 시2형곤충류에서의 수컷의 장시형률을 조사하여 정리한 결과, 대부분의 곤충류에서 수컷의 장시형종률은 암컷의 그것과 비슷하거나 높은 것이 보통인데 메뚜기목 곤충류에서는 장시형 암컷의 종률이 다른 목에 비하여 특이하게 높았다(Table 2). Crnokrak 과 Roff (1995)는 *G. firmus* 귀뚜라미에서 단시형 수컷은 장시형 수컷보다 calling 시간이 길다고 하였는데 메뚜기류 수컷은 calling 행동이 생식을 통한 유전자확산에 중요한 의의가 있음을 생각할 때 이와 같은 사실은 시사하는바가 크다고 하겠다. 즉 이것은 수컷에서도 장시형으로 되는 것과 교미능력간에는 Trade-off 관계가 존재하며 이것은 수컷의

Table 2. A summary of percentage of macroptery in the male compared to the female sex of wing dimorphic insects (From Roff and Fairbairn, 1993)

Order	%Mac ♂ > %Mac ♀	%Mac ♂ = %Mac ♀	%Mac ♂ < %Mac ♀
Orthoptera	1	1	12
Homoptera	19	21	0
Hemiptera	5	10	3
Coleoptera	1	41	2
Psocoptera	2	0	3
Hymenoptera	1	0	2
Thysanoptera	0	0	1

시다형성 유지와 깊은 관계가 있음을 뜻한다. 따라서 수컷의 시다형성은 암컷과의 유전적 상관과 아울러 그 자체의 적응도라는 두 가지 진화적 의의를 갖고 있다고 하겠다.

III. 단시형화의 생태학적 요인

지금까지 곤충류에서의 단시형화가 갖는 적응적 의의를 개략적으로 설명하였다. 그런데 단시형화가 적응적의의를 갖고 자연선택에 의하여 진화를 하려면 거기에 단시화를 촉진하는 생태학적 요인이 존재하여야 할 것이다. 지금까지 이러한 요인들로 거론된 것으로는 서식처의 ① 시간적지속성(Persistancy), ② 공간적 불연속성(Patchness) ③ 서식환경의 시간적 공간적 이질성(Temporal and spatial heterogeneity) ④ 비상에 부적합한 기상 조건 그리고 ⑤ 일상생활에서의 날개의 불용 등이 있는데 앞의 두가지가 보다 중요한 것으로 여겨지고 있다.

1. 변태의 형태와 시 다형성

Roff (1990)는 많은 문헌을 조사하여 온대산 곤충류에서의 무시(날 수 없는)종 비율을 정리하였는데(Table 3), 완전변태류중 벌목의 Bethyidae, Thiphiidae, Mutillidae 등의 암컷은 무시형으로 수컷의 교미기에 붙어서 이동하는 소위 “편승(Phorecy)” 종인데 이것은 주로 먹이가 있는 곳으로의 이동을 목적으로 한다고 한다(Roff, 1990). 이 밖에도 딱정벌레류중에는 유충이 벌목 곤충류의 몸에 편승하여 다른 벌집으로 이동하는 것이 있다. 한편 나비목곤충류중 짙시나방이나 집나방의 암컷은 무시인데 이들의 유충은 실을 토하여 바람의 힘을 빌려 이동한다.

Hackman (1966)은 나비목 곤충류 중 무시류는 온

Table 3. Percentage of flightless (including dimorphic) species in temperate regions, with a categorical assessment for the world fauna (From Roff, 1990)

Order	No. of species	% flightless or dimorphic		Principal † sex
		Temperate	World*	
Group A. Hemimetabolous (gradual metamorphosis with a naiid)				
Ephemeroptera	2000	0	0	...
Odonata	4870	0	0	...
Plecoptera	1550	< 10	R	Male
Group B. Paurometabolous (gradual metamorphosis with a nymph)				
Gryllobattodea	20	100	100	...
Orthoptera	12,500	30-60	C	Both
Phasmatodea	2,000	90-100	V	Female
Blattodea	4,000	50-60	V	Female
Mantodea	1,500	0	C	Female
Isoptera	1,900	0	R	...
Dermaptera	1,100	20-40	C	Both
Embioptera	800	20-30	C	Female (100%)
Zoraptera	24	100	V	Both
Psocoptera	2,500	10-20	C	Female
Mallophaga	5,000	100	100	...
Anoplura	500	100	100	...
Hemiptera	50,000	20-30	C	Both, female †
Homoptera	32,000	> 30	C	Both
Thysanoptera	4,000	10-20	C	Male
Group C. Holometabolous (complete metamorphosis)				
Neuroptera	4,670	< 1	R	Female
Coleoptera	29,000	< 10	U	Both
Trichoptera	7,000	< 1	R	Both
Lepidoptera	112,000	< 1	R	Female
Mecoptera	480	20-30	U	Both
Hymenoptera	103,000	< 10	R	Female
Diptera	98,500	< 1	R	Female
Siphonoptera	2,259	100	100	...

* R (rare) < 5%; 5% < U (uncommon) < 10%; 10% < C (common) < 50%; V (very common) > 50%.

† Sex which is most frequently flightless.

‡ Insufficient data to differentiate.

대지방에서의 저온기에 흔히 우화한다고 하였는데 이런 현상은 지나방과 곤충에서 주로 볼 수 있다. 독나방과의 애흰무늬독나방은 2화성인데 여름세대의 암컷은 유시이나 가을세대의 그것은 무시이다(Kimura and Masaki, 1977). Mitter *et al.* (1979)은 *Alsophila pometaria* 겨울자나방의 무시형과 단위생식은 난 부화 시기와 신엽전개시기간의 일치성과 관계가 있다고 하였는데, 이들은 모두가 임목을 숙주로 하며 그의 난 부화 시기와 나무의 신엽전개시기와 일치여부는 부화직후 유충의 생존에 결정적 의미를 갖는다.

반변태곤충류에서는 무시 또는 2시형곤충은 극히 적고, 완전변태류에서는 벼룩목을 제외하면 무시 또는 2시형곤충류는 아주 드물고 점변태류에서는 아주 흔한 것이 보통이다.

반변태곤충류와 점변태곤충류는 완전변태곤충류와

는 달리 유충기와 성충기 사이에 용기를 거치지 않으며 변태과정에서의 형태적 변화를 보면 시포가 밖으로 노출되어 있고 발생이 진행되면서 성충에 가까운 형태를 갖게 된다. 그러나 점변태곤충류의 유충과 성충은 먹이나 기타의 요구조건이 같아 소위 생태학적 지위(Ecological niche)가 일치하는데 반하여 반변태곤충류의 유충은 소위 Naiid로 모두가 수서이고 성충은 공중생활을 하며 먹이나 기타 생활요구조건이 유충과 다르다. 한편 완전변태곤충류에서는 딱정벌레목이나 파리목 그리고 날도래목 등의 일부 곤충류중에서 유충이 수서생활을 하나 이들 유충은 이동력이 적고 먹이나 그밖의 생활요구조건이 풀이나 화분을 먹이로 하며 공중생활을하는 성충과는 다르다. 이런 면에서 보면 반변태곤충류는 유충과 성충사이에 용기를 갖고 있지 않는다는 점에서는 점변태류와 공통점을 갖고 있으나 유충과 성충의 생태적지위가 다른 완전변태류와 생태학적인 공통점을 갖고 있다고 하겠다.

이와같은 진화계통학적으로는 완전히 다른 두 변태형 곤충군에서 시다형성 또는 시2형성면에 유사한 경향을 볼 수 있다는 것은 시다형성의 진화는 계통학적 분류군과는 독립적으로 생태학적 요구조건을 바탕으로 진행되어 왔음을 시사하는 것으로 생각할 수 있겠다.

2. 서식장소의 영속성과 시형

Southwood (1977)는 생물의 서식처에 대한 적응과정을 cost와 benefit상의 진화적 trade-off라는 견지에서 논하며 자연계의 생물서식처는 ① 생식가능기간 ② 생존가능기간 ③ 어떤 지점이 갖는 증식에 알맞은 기간 등과 같은 시간적 연속성과 ④ 구식 활동 등과 같은 일상활동공간 ⑤ 이동공간 ⑥ Patch의 크기 ⑦ Patch간 공간 그리고 ⑧ Patch 간에 존재하는 불리한 지역의 크기 등과 같은 공간적 연속성의 측면에서 검토되어야함을 강조하면서 서식처의 생태학적전략판형론(Habitat template)을 제기한바 있다. Roff (1986)는 분산이 개체군밀도변동에 중요한 안정적 기능을 갖고 있는 것은 사실이나 분산전략은 환경조건의 질적 양적 영향을 받기 때문에 분산전략의 진화는 분산에 요하는 cost와 서식처의 특성 상호간의 작용 결과일 것이라고 하였다.

일반적으로 단시형이 장시형에 비하면 증식력이 큰 것이 보통인 고로 이동의 필요성이 상대적으로 적은 안정된 영속성서식처에서는 단시형화가 진행될 것이

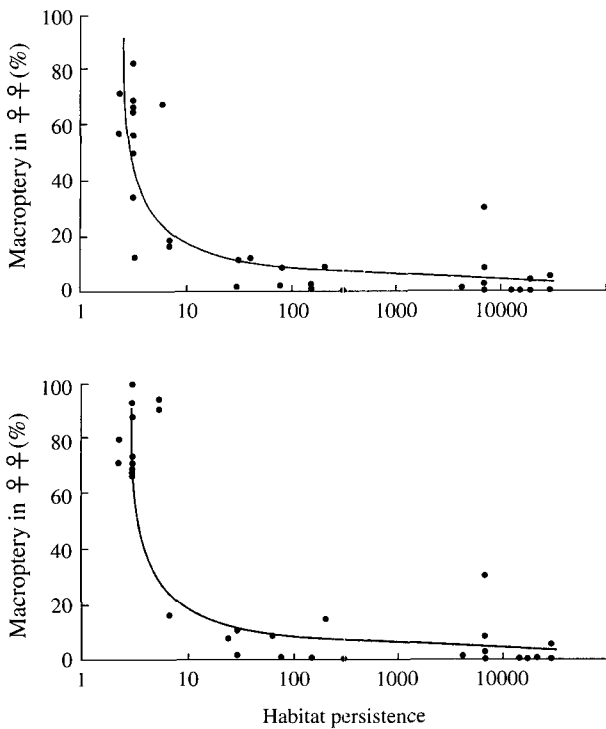


Fig. 3. Relationship between macroptery (%) in the field and habitat persistence (the maximum number of generations attainable) for the females of 35 species (41 populations) of planthoppers. Habitat persistence was estimated by multiplying habitat age (yrs) by the number of generations attainable/habitat/yr for each species (from Denno *et al.*, 1991).

다. Denno *et al.* (1991)은 서식처의 시간적영속성(절대 시간이 아니고 서식처에서 경과할 수 있는 세대수)과 35종의 멸구류 야외개체군에서의 장시형률과의 관계를 조사하여 장시형률과의 관계를 조사한 바 있다 (Fig. 3).

영속성이 짧은 서식처의 예로는 벼의 재배지나 사탕수수재배지와 같은 1년 이하의 지속성을 갖는 곳이고 가장 영속적이 큰 서식처로는 소택지나 습지 같은 곳을 말한다. 여기서 대상이 되었던 종은 1m 이하의 초장을 갖는 식물에 기생하는 종이였다. 초장이 커지면 층상구조에 따른 또 하나의 차원이 고려 되어야 한다.

장시형률과 서식처의 영속성간에는 암수를 막론하고 모두 명백한 부의 상관관계가 있다. 그러나 일시적 서식처와 영속성 서식처에서의 밀도와 시형률간의 관계는 종에 따라 차가 있었다. *Prokelisia marginata* 멸구나 벼멸구와 같이 영속성이 짧은 서식처에서 생활하는 종은 *Prokelisia dolus*나 *Muellerianella fairmairei* 멸구류와 같은 영속성이 긴 서식처에서 생활하는 것에 비하면 비교적 저밀도에서도 장시형이 출현한다.

그리고 일시적 서식처에서 생활하는 종에서는 암수에 따라 밀도-시형간 관계에 차가 있다(Denno *et al.*, 1991). 즉 일시적 서식처에서 생활하는 종의 수컷은 밀도와 관계없이 장시형이 출현하나 암컷에서의 장시형 출현률은 밀도 의존적이었다. 그러나 영속적인 서식처에서 생활하는 종의 경우 장시형 출현율은 암수 모두에서 밀도와 더불어 증가한다. 이와 같은 암수간 차는 야외개체군에서의 시형률에 반영되게 된다. 그래서 대체적으로 야외개체군에서의 장시형률은 일시적 서식처에서 생활하는 종의 경우 수컷에서는 암컷의 그것의 약 2.5배인데 반하여 영속적 서식처에서 생활하는 종에서는 암수에서 비율이 비슷하다.

서식처의 영속성이 단시형 출현과 관계가 깊다는 사실은 안정성이 보다 큰 호수에서 서식하는 소금쟁이류나 귀뚜라미류에서도 무시형 출현율이 높은 종은 삼림, 동굴, 고산 그리고 툰드라 지대와 같은 안정성이 큰 서식처에 서식하는 종에 많다는 사실로도 짐작할 수 있다.

한편 단시형률이 고위도지방이나 고산지대에서 저위도지대나 같은 위도의 저지대보다 높은 예가 딱정벌레류에서 보고되었는데 이것은 저온에 의한 비상억제가 원인이라고 생각되어왔다. 그러나 Roff (1990)는 그의 정당성에 관하여 부정적 견해를 표하였다. 고산이나 고위도지대에서 무시형화하는 종수가 많아지는 경향이 있는 것에 대하여는 온도가 낮아 식물천이단계의 수가 적고 진행속도가 느려 한 천이단계의 존속기간이 길어 결과적으로 곤충의 서식장소로써 안정되어 있기 때문이라고 일반적으로 생각하고 있다.

서식처의 안정성 또는 영속성이 시다형성이나 무시화의 진화에 중요한 생태학적인 요인이라는 주장이 일반적이거나 Dixon *et al.* (1993)은 이것을 다른 측면에서 논하고 있다. 그들은 곤충의 이동전략과 그와 관련된 생태학적 요인에 관하여 진딧물류를 대상으로 개체군의 내적자연증가율, 이동개체율, 그리고 이동성공률등을 고려한 적응도에 대한 Model을 이용하였는데, 이동성공률의 역수 즉 서식처의 비연속성(Habitat fragmentation)의 정도가 증가함에 따라 비상하는 임계밀도가 높아진다고 추론하였다. 이것은 서식장소가 연속적으로 분포 할때는 언제든지 비상하나 반대일때는 개체군밀도가 어느 정도 높아질 때까지 비상하지 않음을 의미한다.

그들은 진딧물과, 왕진딧물과, 알락진딧물과등에 속하는 근 30종에 대한 비교생리생태학적 연구를 통하

여 참나무류와 같은 목본류에서 서식하는 알락진딧물과의 진딧물은 주로 유시대생단생식암컷만을 생산하는 경향이 강하고, 비상능력을 성충기를 통하여 유지하는 수가 많다고 하였다. 이것은 알맞은 숙주식물이 풍부하여 이동성공률이 높고 서식밀도도 높아 비상으로 종내경쟁을 피하는 것이 비상의 cost보다 유리하기 때문이라고 하였다.

한편 진딧물과의 곤충은 수목에 비하면 영속성이 짧은 숙주인 초본류를 숙주로 하며 무시형을 낳는다. 그러나 과밀상태가 되면 무시형을 낳아 새로운 서식처로 이동하며 정착 후에는 비상근이 용해하여 비상능력을 상실하는 수가 많다. 이것은 그의 에너지를 난소발육에 이용한다는 의의가 있으며 동시에 우연히 숙주에서 떨어져 버리는 것을 막기도 한다고 생각된다. 그리하여 초본류와 같이 숙주가 많지 않고 그의 분포가 극히 불연속적인 때는 이동성공률이 낮고 발생량도 적어 무시형이 유리하다 하겠다(Dixon *et al.*, 1993).

이와 비슷한 예를 *Spodoptera exempta* 밤나방의 경우에도 생각할 수 있다(Gatehouse, 1986). 이 밤나방의 경우는 이동형의 출현이 우기와 관계가 있다. 이 곤충의 전기개체군은 숙주식물이 생육을 유지할 수 있는 충분한 습도와 고온 조건을 갖는 동부 아프리카의 탄자니아와 케냐의 해안의 광대한 초원지대에서 유지된다. 이 초원이 넓기는 하나 서로 격리 되어 있어 장거리 이동을 하여도 알맞은 서식장소에 정착할 수 있는 확률은 낮다. 그런데 전기의 개체군은 밀도가 낮아 고독상 개체군으로 되어있어 상변이성 유전자형의 장거리 이동은 별로 없고 같은 Patch 내에서의 이동에 그친다. 우기가 되면 초본류의 변성으로 장거리 이동개체의 정착확률이 증가한다. 그 결과 자연선택은 이주자에게 유리하게 작용한다. 이렇게 이동비상률이 증가하여 개체군의 분포는 넓어진다. 그런데 기압골의 영향을 받아 특정장소에 성충이 집중하게 되면 대발생을 일으켜 개체군은 군서상으로 변한다. 이렇게 우기의 적극적 이동분산은 고밀도 조건을 벗어나기 위한 적응적 행동일 뿐만 아니라 전기가 되면 유충의 생육에 적합한 서식처에서의 정착 확률을 높이기도 하다.

3. 서식장소의 수직적 불균질성과 시형

Denno (1994)는 멸구류의 종내 시형구조상과 숙주식물의 높이를 공간적 구조상의 지표로 한 성장형간

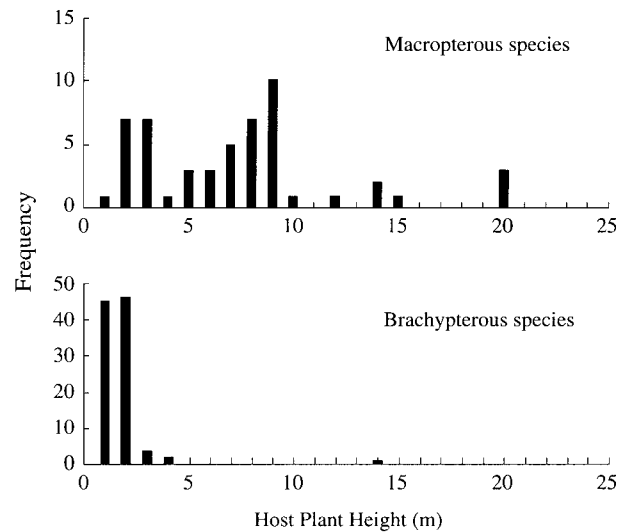


Fig. 4. Frequency distribution of host plant height (m) for 52 macropterous (top) and 98 species of brachypterous Hawaiian delphacids (bottom) (Adapted from Denno, 1994).

의 관계를 조사하였다(Fig. 4).

장시형류와 단시형류의 숙주식물들 크기의 빈도분포는 상당한 차를 보이고 있어 단시형류의 숙주식물 크기는 1 m 이하의 관목류나 초본류였으나 장시형류의 그것은 평균 7 m 이상의 수목이나 관목류였는데, 이것은 수목류에서의 복잡한 서식처충화에 따르는 이동 정착률이 높은 것과 관계가 있다고 하겠다.

단시형은 비상기능을 빼고 그 에너지를 다른 기능에 동원할 수 있으나 비상에 의한 배우상대의 탐색이나 새로운 서식처의 개척과 같은 기능은 희생된다. 다년생극상형의 숙주에서는 비상에 의한 탈출의 필요는 별로 없고 비상이동에 따른 위험성이 클 수도 있겠다. 이런 이유로 다년생 극상형의 식물이나 영속성식물을 서식처로 하는 종류들에서는 단시형률이 높은 것이 보통이다.

한편, Kishimoto (1996)는 멸구과의 여러종의 시형군을 비교하고 숙주체에서의 부위에 따라 차가 있음을 보고하고 있다. 즉 갈대군락에 서식하는 멸구류에서 그의 초관부에는 MM형인 *Terauchiana singularis*나 *Stenocranus matsumurai*가, 중간-하부에는 BM형인 *Euides speciosa*, *Chloriona japonica*가, 그리고 하부-지체부에는 BBb형인 *Changeodelphax velitchkovskiy* 등이 서식하고, 줄의 경우 초관부에는 MM형인 *Saccharosydne procerus*, 지체부에는 BBc형인 *Zuleika nipponica*, 역새에서는 초관부에 MM형인 *Hosunka hako-*

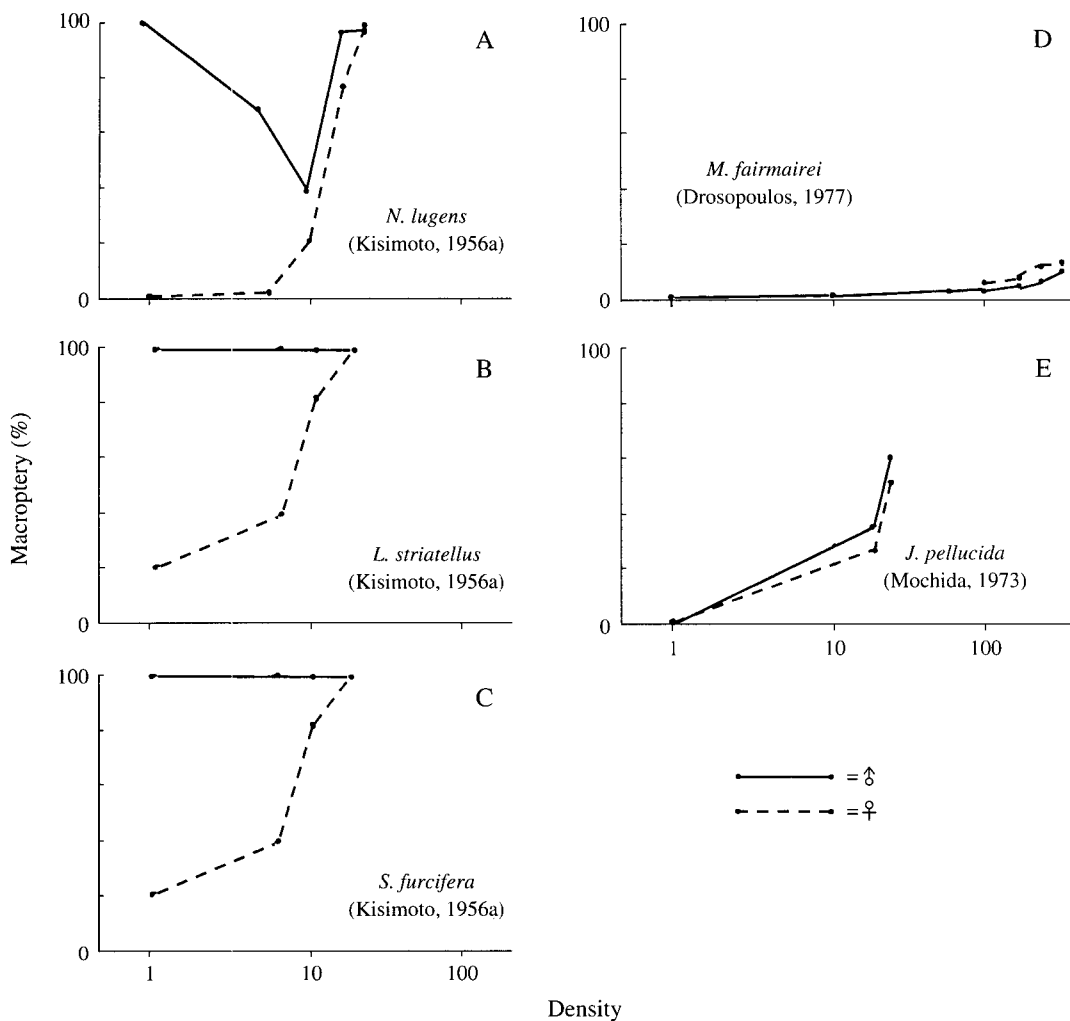


Fig. 5. Wing-from responses (% macroptery) to rearing density (no. planthoppers/cage) of the males and females of *Nilaparvata lugens* (A), *Laodelphax striatellus* (B), *Sogatella furcifera* (C), *Muellerianella fairmairei* (D), and *Javesella pellucida* (E). All species are migratory and occur in temporary habitats except *M. fairmairei*, which resides in more persistent grasslands. Data from A-C, D, and E were extracted from Kisimoto (1956a), Drosopoulos (1977), and Mochida (1973), respectively.

nensis, 지체부에는 BBa형인 *Garaga nagragawana* 등이 서식하는등 숙주식물의 부위별로 분포하는 시형에 공통점이 있다고 하였다.

4. 개체군밀도와 시다형성

일반적으로 장시형률은 고밀도하에서 높은 것이 보통인데 이것은 먹이조건이 부적해진데 따른 적응적의 미가 있다고 하겠다. Denno *et al.* (1991)은 두 종의 멸구 *Prokelisia marginata*와 *P. dolus*에서의 시형률과 밀도와의 관계를 조사하여 종간에 차가 있을 뿐 아니라 암수에 따라서도 차가 있다고 하였다. 즉 일시적 서식처에서 생활하는 *P. marginata*의 수컷은 사육밀

도와 관계없이 대부분이 장시형이었고, 중간밀도에서는 소수의 단시형 개체가 출현하였다. 반면 암컷에서의 장시형 출현율은 밀도의존적으로 수컷의 경우와는 명백히 차가 있었다. 그러나 연속적 서식처에 서식하는 *P. dolus*는 암수모두에서 밀도의존적이었으며 그 반응은 암수에서 큰 차가 있었다고 하며 장시형 출현을 초래하는 한계밀도는 *P. marginata*에서 훨씬 낮았다.

벼멸구, 흰등멸구 그리고 애멸구에서의 장시형 출현율과 사육밀도관계를 보면 *P. marginata*에서와 비슷하며 그 관계는 암수간에 차가 있다(Fig. 5). 수컷은 대체로 사육밀도와의 관계없이 장시형이되며 암컷에서는 사육밀도가 높아짐에 따라 장시형률이 높아진

다. 벼멸구 수컷의 경우는 개별 사육시에도 장시형이 되며 단시형 출현은 중간정도의 사육밀도에서 출현할 뿐이다. 그리고 암컷에서 장시형이 생기는 최저밀도는 수컷의 그것보다 낮다. 그런데 좀 더 영속적인 서식처에서 생활하는 *Mullerianella fairmairei*와 *Javesella pellucida*에 있어서의 시형률과 사육밀도간의 관계는 *P. dolus*와 유사하다.

J. pellucida 밀구의 경우 장시형률과 사육밀도관계는 영속적 서식처 서식종과 마찬가지로 밀도의존적이고 그 관계는 암수에 있어서 비슷하다(Mochida, 1973). Ammar (1973)는 본종의 여러 계통을 대상으로 장시형 출현률과 사육밀도와의 관계를 조사하여 일시적 서식처의 서식종과 같은 결과를 보고하였다. 즉 어떤 계통의 수컷은 87%가 사육밀도와 관계없이 장시형이었고 암컷의 장시형률은 밀도 의존적이었다고 하였다.

한편 일시적 서식처에서 생활하는 *P. marginata* 뉴저지 개체군의 경우 사육밀도와 관계없이 수컷은 장시형이었고 암컷의 장시형률은 암수에서 밀도 의존적이었으며 그 패턴도 암수에서 비슷하였다(Denno *et al.*, 1991).

결 론

이상 곤충의 분산다형성에 관한 지금까지의 연구결과를 소개하였으나 이것은 극히 복잡한 현상이기 때문에 그의 본질 구명에는 더 많은 연구가 이뤄져야 하겠다. 분산다형성이란 서식처의 이질성에 대응하기 위한 이동형인 장시형과 유시형을 생활사에 적절히 출현케 하는 능력을 갖는 단시형화의 진화전략이다. 비상에 의한 이동분산은 극히 적응적 형질이라는 하나 동시에 에너지면에서 많은 cost를 요하는 적응적 형질이며 초산연령이나 산란수등 중요한 적응적 형질이 제약을 받게 된다.

이와 같은 상호모순된 문제를 해결하기 위한 하나의 진화적 과정이 이동형과 정주형이라는 두 가지 형질을 생활사에 마련하는 시다형성이라고 생각된다.

시다형성의 진화기구는 생리적 측면과 유전적 측면을 고려하지 않고는 생각할 수 없다.

한편 밀도의존적 분산은 해충의 개체군 동태에 중대한 영향을 미치나 그것은 개체군 밀도의 단순한 함수가 아니고 개체군밀도에 대한 개체군의 반응성이

다르면 이동분산의 정도도 달라서 결과적으로 개체군 동태에도 중대한 영향을 미칠 것이다. 따라서 개체군을 구성하는 개체들의 유전적 특성을 정확하게 파악하는 것은 개체군동태 예측에 특히 중요하다 하겠다.

분산다형성의 문제는 생리학, 생태학에 걸친 폭넓은 학문분야이며 특히 생태유전학과 정량유전학 분야의 연구는 많은 도움이 되어 왔다. 그러나 진화의 궁극적 요인 즉 자연선택의 기구 구명에는 개체군 생태학적 접근이 불가결하다 하겠으며 이 분야의 연구에 기대를 하는 바가 크다 하겠다.

사 사

이 종설을 정리하는데는 많은 분들의 도움이 있었습니다. 이러한 일을 할 수 있도록 여러 가지 편의를 제공하여 주신 농과원 해충과의 최동로 과장님에게 감사를 드리며, 그리고 문헌조사에 적극 협력해주신 동과 박홍현 박사님과 김황용 연구사 두 분의 노고에 진심으로 감사의 뜻을 포함합니다.

Literature Cited

- Ammar, E.D. 1973. Factors related to the two wing forms in *Javesella pellucida* (FAB.) (Homoptera: Delphacidae). *J. Ang. Ent.* 74: 211~216 (Cited from Roff, 1986).
- Anderson, N.M. 1973. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters, (Hem. Gerridae). *Entomol. Scand.* 4: 1~20.
- Aukema, B. 1990. Wing-length determination in two wing-dimorphic *Calathus species* (Coleoptera: Carabidae). *Hereditas* 113: 189~202 (Cited from Fujisaki, 1994).
- Carter, A. 1976. Wing polymorphism in insect species, *Agonum retractum* Leconte. (Coleoptera: Carabidae). *Can. J. Zool.* 54: 1375~1382.
- Caswell, G.H. 1960. Observation on the abnormal form of *Callosobruchus maculatus* (F.). *Bull. Entomol. Res.* 50: 671~680.
- Crespi, B.J. 1988. Adaptation, compromise, and constraint: the development, morphometrics, and behavioural basis of a fighter-flier polymorphism in male *Hoplothrips karnyi* (Insecta: Thysanoptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 93~104.
- Crnokrak, P. and D.A. Roff. 1995. Fitness differences associated with calling behavior in the two wing morphs of male sand Crickets, *Gryllus firmus*. *Anim. Behav.* 50: 1475~1481.
- Denno, R.F., G.K. Roderick, K.L. Olmstead and H.G. Dobel. 1991. Density-related migration in planthopper (Homoptera: Delphacidae): The role of habitat persistence. *The Amer. Nat.* 138: 1513~1541.
- Denno, R.F. 1994. The evolution of dispersal polymorphisms in insects. The influence of habitats, host plants, and mates. *Res. Popul. Ecol.* 36: 127~135.
- Dingle, H. 1966. Some factors effecting flight activity in individual milk weed bugs (*Oncopeltus*). *J. Exp. Biol.* 44: 335~343 (Cited from Roff and Fairbairn, 1991).

- Dingle, H. and G. Arora. 1973. Experimental studies of migratory in bugs of the genus, *Dysdercus*. *Oecologia* 12: 119~140.
- Dixon, A.F.G. and S.D. Wratten. 1971. Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull. Entomol. Res.* 61: 97~111.
- Dixon, A.F.G., S. Horth and P. Kindlmann. 1993. Migration in insects : cost and strategies. *J. Anim. Ecol.* 62: 182~190.
- Fairbairn, D.J. and T.C. Butler. 1990. Correlated traits for migration in the Gerridae (Hemiptera, Heteroptera) : a field test. *Ecological Entomology* 15: 131~142 (Cited from Fujisaki 1994).
- Fairbairn, D.J. and D.A. Roff. 1990. Genetic correlations among traits determining migratory tendency in the sand cricket, *Gryllus firmus*. *Evolution* 44: 1787~1795.
- Fujisaki, K. 1994. Adaptive significance and Evolution of dispersal polymorphisms in insect. *Gazette in Agri. Sci. Okayama University* 83: 113~132 (In Japanese with English summary).
- Fujisaki, K. 1989. Wing from determination and sensitivity of stages to environmental factors in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 24: 287~294.
- Fujisaki, K. 1992. A male fitness advantage to wing reduction in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). *Res. Popul. Ecol.* 34: 173~183.
- Fujisaki, K. 1993. Genetic correlation of wing polymorphism between females and males in the oriental chinch bug, *Cavelerius saccharivorus* Okajima (Heteroptera: Lygaeidae). *Res. Popul. Ecol.* 35: 317~324.
- Fujisaki, K. 1994. Evolution of dispersal polymorphisms in insects : A close examination of Roff's theory. *Jan. J. Appl. Entomol. Zool.* 38: 231~244 (In Japanese).
- Fujisaki, K. 1996. Function and evolution of wing polymorphism. *Plant Protect.* 50: 211~264 (In Japanese).
- Gatehouse, A.G. 1986. Migration in the African armyworm *Spodoptera exempta*: genetic determination of migratory capacity and a new synthesis. In *Insect Flight: Dispersal and migration* (W. Danthanarayana, ed.) pp. 128~144, Springer-Verlag, Berlin (Cited from Fujisaki, 1994).
- Gomi, T., T. Okuda and S. Tanaka 1995. Protein synthesis and degradation in the flight muscles of adult crickets (*Gryllus bimaculatus*). *J. Exp. Biol.* 198: 1071~1077.
- Hackman, W. 1966. On wing reduction and loss of wings in Lepidoptera. *Notulae Entomologica* 46: 1~16 (Cited from Roff, 1990).
- Hamilton, W.D. and R.M. May. 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature* 269: 578~581.
- Harrison, R.G. 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 11: 95~118.
- Iwanaga, K., F. Nakasuji and S. Tojo. 1987. Wing polymorphism in Japanese and foreign strains of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Entomol. Exp. Appl.* 43: 3~10 (Cited from Kishimoto, 1996).
- Iwao, S. 1962. Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects. *Mem. Coll. Agr., Kyoto Univ.* 84: 1~80 (Cited from Fujisaki, 1994).
- Iwao, S. 1967. Phase variation in the grasshoppers and noctuidae. *Plant Protect.* 21: 228~237 (In Japanese).
- Iwao, S. 1967. The phase variations in locust and noctuid moth. *Plant Protect.* 21: 228~237 (In Japanese).
- Jackson, D.L. 1928. The inheritance of long and short wings in the weevil, *Sitona hispidula*, with a discussion of wing reduction among beetles. *Tans. Roy. Soc. Edinburgh* 55: 665~735.
- Jackson, D.L. 1933. Observations on the flight muscles of *Sitona* weevils. *Ann. Appl. Biol.* 20: 751~769 (Cited from Harrison, 1980).
- Johnson, C.G. 1969. *Migration and dispersal of insects by flight*. Methuen, London.
- Kimura, T. and S. Masaki. 1977. Brachypterian and seasonal adaptation in *Orgyia ithyellina* Butler (Lepidoptera, Lymantridae). *Kontyu.* 45: 97~106.
- Kishimoto, R. 1965. Polymorphism in the brown planthopper and its roles in the population increase. *Bull. Kyushu Agr. Exp. Sta.* 13: 1~106. (In Japanese with english summary).
- Kishimoto, R. 1989. 1st Asia-Pacific conference on Entomology., Abstract. 9. (Cited from Kishimoto, 1996)
- Kishimoto, R. 1996. Wing polymorphism in planthoppers, Delphacidae, Its Diversity and Adaptive meanings. *Plant Protect.* 50: 255~260 (In Japanese).
- Manjunath, T.H. 1972. Biological studies on *Trichogammatoida armigera*, Nagaraja, a new dimorphic egg parasite of *Heliothis armigera* (Hubner) in India. *Entomophaga* 17: 131~147.
- Mitter, C., D.J. Futuyama, J.C. Schneiderand and J.D. Hare. 1979. Genetic variation and host plant relations in a parthenogenetic moth. *Evolution* 33: 777~790 (Cited from Roff, 1990).
- Mochida, O. 1973. The characters of the two wing-forms of *Javesella pollucida* (F.) (Homoptera: Delphacidae), with special reference to reproduction. *Trans. R. Entomol. Soc. London* 125: 177~225.
- Mole, S. and A.S. Zera. 1993. Differential allocation of resources underlies the dispersal-reproduction trade-off in the wing-dimorphic cricket, *Gryllus rubens*. *Oecologia* 93: 121~127.
- Mori, K. and F. Nakasuji. 1991. Effects of day length and density on development and wing form of the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Res. Popul. Ecol.* 32: 279~287.
- Mori, K. and F. Nakasuji. 1991. Inheritance of body coloration in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus* (Hemiptera: Delphacidae). *Appl. Ent. Zool.* 26: 551~555.
- Morooka, N. 1992. Genetic control of wing length in the brown planthopper. *Bull. Pop. Ecol.* 49: 12~14 (In Japanese with English summary).
- Muraji, M. and F. Nakasuji. 1988. Comparative studies on life history traits of three wing dimorphic water bugs, *Microvelia* spp. *Westwood* (Heteroptera: Veliidae). *Res. Popul. Ecol.* 30: 315~327.
- Ooshiro, Y. 1981. Studies on the population dynamics of *Cavelerius saccharivorus* (Okajima) (Heteroptera, Lygaeidae). II. Effects of temperature, day length and densities on the production of macropter. *Kontsu* 49: 385~389 (In Japanese with English summary).
- Parker, W.E. and A.G. Gatehouse. 1985. The effect of larval rearing conditions on flight performance in females of the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Ent. Res.* 75: 35~47.
- Partridge, L. and P.H. Harvey. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449~1455.
- Rankin, M.A. and J.C.A. Burchsted. 1992. The cost of migration in insect. *Ann. Rev. Entomol.* 37: 533~559.
- Reznick, D. 1985. Costs of reproduction: an evolution of the empirical evidence. *Oikos* 44: 257~267.
- Roderick, G.R. 1996. Geographic structure of insect populations: gene flow, phylogeography, and their uses. *Ann. Rev. Entomol.* 41: 325~352.
- Roff, D.A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40: 1009~1020.
- Roff, D.A. 1989. Exaptation and the evolution of de-alation in insects. *J. Evol. Biol.* 2: 109~123 (Cited from Fujisaki, 1994).
- Roff, D.A. 1990. Antagonistic pleiotropy and the evolution of wing dimorphism in the sand cricket, *Gryllus firmus*. *Heredity* 65: 169~177.
- Roff, D.A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. *Ecological Monographs* 60: 389~421.
- Roff, D.A. 1994. Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects. *Amer. Nat.* 144: 772~798.
- Roff, D.A. and D.J. Fairbairn. 1991. Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the insecta. *Amer. Zool.* 31: 243~251.

- Roff, D.A. and D.J. Fairbairn. 1993. The evolution of alternate morphologies : fitness and wing morphology in male sand crickets. *Evolution* 47: 1572~1584.
- Rose, D.J.W. 1972. Dispersal and quality in populations of *Cicadulina* species (Cicadellidae). *J. Anim. Ecol.* 41: 589~609.
- Scudder, G.G.E. and J. Meredith. 1972. Temperature-induced development in the indirect flight muscle of adult *Cenocorixa* (Hemiptera: Corixidae). *Developmental Entomology* 29: 330~336.
- Shaw, M.J.P. 1970. Effects of population density on alienococcolae of *Aphis fabae* Scop. I. the effect of crowding on the production of alatae in the laboratory. *Ann. Appl. Biol.* 65: 191~196.
- Shaw, M.J.P. 1970. Effects of population density on alienococcolae of *Aphis fabae* Scop. II. the effects of crowding on the expression of migratory urge among alatae in laboratory. *Ann. Appl. Biol.* 65: 197~203.
- Shaw, M.J.P. 1970. Effects of population density on alienococcolae of *Aphis fabae* Scop. III. the effect of isolation on the development of form and behavior in a laboratory clone. *Ann. Appl. Biol.* 65: 205~212.
- Shaw, M.J.P. 1970. Effects of population density on alienococcolae of *Aphis fabae* Scop. IV. the expression of migratory urge among alatae in the field. *Ann. Appl. Biol.* 74: 1~7.
- Shaw, M.J.P. 1970. Effects of population density on alienococcolae of *Aphis fabae* Scop. V. variations in size, relative wing length and numbers of antennal sensoria of field alatae. *Ann. Appl. Biol.* 74: 9~16.
- Solbreck, C. 1986. Wing and flight muscle polymorphism in a lygaeid bug, *Horvathiolus gibbicollis*: determinants and life history consequences. *Ecological entomology* 11: 435~444.
- Solbreck, C., D.B. Anderson and J. Forare. 1990. Migration and the coordination of life cycles as exemplified by lygaeinae bugs. In *insect life cycles: Genetics, Evolution and Co-ordination* (F. Gilbert, ed.), pp. 197~214, Spring-Verlag, New York (Cited from Fujisaki, 1994).
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* 46: 337~365.
- Statzner B., A.G. Hildrew and V.H. Resh. 2001. Species traits and environmental constraints : Entomological research and the history of ecological theory. *Ann. Rev. Entomol.* 46: 291~316.
- Stearns, S.C. 1976. Life history tactics : A review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.* 51: 3~47.
- Tada, S., A. Yamamoto and J. Nishigaki. 1991. Flight muscle dimorphism of female adults in the yellowish elongate chafer, *Heptophylla picea* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 26: 515~521.
- Tada, S., S. Tsutsumi, M. Hatsukade, K. Honma, K. Fujisaki and F. Nakasuji. 1993. Sexual difference in flight abilities and flight muscle dimorphism in female adults of a chafer, *Anomala schonfeldti* Ohaus (Coleoptera: Scarabaeidae). *Appl. Entomol. Zool.* 28: 33~338.
- Tanaka, S. 1986. De-alation, flight muscle histolysis, and oocyte development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physio.* 39: 493~498.
- Tanaka, S. 1991. Genetic compatibility and geographic profile of two closely related species of *Allonemobius* (Gryllidae: Orthoptera). *Ann. Ent. Soc. Amer.* 84: 29~36.
- Tanaka, S. 1994. Endocrine control of ovarian development and flight muscle histolysis in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. *J. Insect Physiol.* 40: 483~490.
- Tanaka, S. 1996. Physiological characteristics of wing dimorphism in insects : Trade-offs between reproduction and migration. *Plant Protect.* 50: 265~268 (In Japanese).
- Taylor, V.A. 1981. The adaptive and evolutionary significance of wing polymorphism and pathenogenesis in *Ptinella motschulsky* (Coleoptera: ptilinidae). *Ecol. Entomol.* 6: 89~98 (Cited from Roff, 1986).
- Tojo, S. 1991. Variation in phase polymorphism in the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Appl. Entomol. Zool.* 26: 571~578.
- Uvarov, B.P. 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (Pachytylus Fieb.) with a new theory as to the periodicity and migration of locusts. *Bull. Ent. Res.* 12: 135~163 (Cited from Fujisaki, 1994).
- Yamada, S. 1991. Dual wing form determination mechanism in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera: Delphacidae). *Appl. Entomol. Zool.* 26: 590~592.
- Young, E.C. 1965. Flight muscle polymorphism in British Corixidae and description of the morphs. *J. Zool.* 146: 567~576 (Cited from Fujisaki, 1994).
- Zera A.J. and M.A. Rankin. 1989. Wing dimorphism in *Gryllus rubens*: genetic basis of morph determination and fertility differences between morphs. *Oecologia* 80: 249~255.
- Zera, A.J. and S. Mole. 1994. The physiological costs of flight capability in wing-dimorphic cricket. *Res. Popul. Ecol.* 36: 151~159.
- Zera, A.J., S. Mole, and K. Rokke. 1994. Lipid carbohydrate and nitrogen content of long- and short-winged *Gryllus firmus*: Implications for the physiological cost of flight capability. *J. Insect Physiol.* 40: 1037~1044.

(Received for publication 10 October 2003;
accepted 8 December 2003)