

곤충의 가해와 생물군집 구조 - 피해식물이 개재된 간접적 상호관계를 중심으로 -

현재선*

서울대학교 명예교수

Insect Damage to Plants and Structure of Ecological Community: Indirect Interaction Mediated by Insect Damaged Plants

Jai-sun Hyun*

Emeritus Professor, The Seoul National University

ABSTRACT: Plants can affect adversely the interaction among herbivores by inducing insect resistance chemicals and change of attack behavior of natural enemies. Also, plants may induce favorable effects to herbivores by production of allelochemicals, nutritional variation, or morphological changes. In this review, we examined the effects of the interaction among herbivores mediated by plants and plant-response induced by insect attack, or the life history strategies of insects on the community structure of herbivore insects, and discussed its ecological significance in community level.

Key words: Allelochemical, Plants, Insects, Interaction, Induced resistance

초록: 식물은 유도저항성이나 천적류의 공격활동 변화를 유발하여 관련 초식성 곤충류 간 상호작용관계에 불리한 영향을 미칠 뿐만 아니라 식물 체내 영양물질 동태나 타감물질 그리고 외부 형태적 변화 등을 통하여 초식곤충류에 유리한 영향을 미치기도 한다. 본고에서는 식물이 개재되었을 때 초식 곤충류간의 상호작용 관계와 초식성 곤충 가해에 대한 식물의 여러 가지 반응특성과의 관계나 곤충류 생활사 특성이 초식성 곤충군집의 구조에 미치는 영향을 살펴보고 그의 군집학적 의의를 고찰하였다.

검색어: 타감물질, 식물, 곤충, 상호작용, 유도저항성

자연 상태에서 생물들은 서로 영향을 주고받으면서 생활한다. 이와 같은 여러 생물들의 집합체를 생물군집이라고 한다. 생물군집은 동물, 식물, 미생물 등으로 구성되어 있으며 식물은 무생물계의 물질과 에너지를 이용하여 생물이 이용할 수 있는 물질을 합성하여 생물계와 무생물계를 연결한다. 생물계에 도입된 물질과 에너지는 먹고 먹히는 과정을 통하여 생물들 간 전환되고 생물의 배설물과 시체는 미생물에 의하여 분해되어 무생물계로 환원된다. 이와 같이 자연계의 구성요소들은 일차적으로 에너지 이전과 물질의 순환을 통하여 관계를 갖게 된다.

생물군집 내 생물들 간의 관계는 직접적일 수도 있고 제3의 생물을 통한 관계와 같이 간접적일 수도 있다. 그리고 이런 관계는 최근까지 군집문제에 있어서 부정적 상호관계가 긍정적 상호관계보다 더 많이 연구되어 왔다. 그리하여 1980년경까지만 하여도 경쟁현상과 먹고 먹히는 관계는 식식성 곤충군집 구조를 결정하는 결정적 요인으로 여겨왔다. 이 시기의 주요 연구 과제는 먹고 먹히는 포식자와 피식자의 관계나 기주와 기생자와의 관계와 한 영양단계내의 종내 또는 종간관계 즉 경쟁문제였다.

그런데 1980년대에 식식성 곤충군집의 구조와 관련 경쟁의 역할에 문제를 제기하게 된다. 즉 Hairston et al. (1960)은 경쟁은 자원이 충분치 못할 때 일어나는 현상인데 지상생태계에서

*Corresponding author: changgpark@korea.kr

Received May 20 2014; Revised April 18 2015

Accepted April 20 2015

이용할 수 있는 식물이 부족한 경우란 극히 드문 현상으로 초식동물의 밀도를 결정하는 것은 경쟁이 아니고 그들의 천적류라고 하였다. 그리고 초식곤충류의 분포나 공존관계를 보면 경쟁관계보다는 서로가 도움이 되는 긍정적 관계가 많으며 실제로 채워지지 않은 생태적 지위(Niche, 生態的地位)가 많아 경쟁이 초식동물의 밀도에 미치는 영향은 크지 않다는 것도 이와 같은 주장의 근거가 되었다.

그런데 Denno et al. (1995)은 초식성 곤충류에 관한 여러 가지 연구결과들을 검토한 바 있는데 그들에 따르면 193개 상호작용관계 중 흡즙성 곤충류에서는 93%, 저작성 곤충류에서는 78%가 경쟁관계가 있었다고 하여 초식성 곤충류에서도 경쟁은 흔한 현상임을 밝혔다. 그리고 여기서 주목할 점은 저작성 곤충류에서의 경쟁관계는 반 이상인 52%가 한 종의 가해로 유도되는 식물의 타감물질(Allelochemical)이나 식물체내의 영양조건 변화가 뒤따르는 곤충류에 불리한 영향을 미친다는 점이었다. 이것은 초식성 곤충류간의 경쟁관계는 가해로 유도된 식물의 저항성이 깊이 관련되어 있는데 초식성 곤충류간의 관계에서 경쟁이 경시되었던 것은 이 점이 무시되었던 때문인 듯하다. 그 후 여러 가지 연구결과를 보면 식물이 개재된 상호관계는 자연계에서는 흔한 현상이며 초식성 곤충류에서는 유도 저항성을 통하여 경쟁하게 되는 예가 많아 식물을 중심으로 한 곤충군집 구조는 경쟁과도 밀접한 관계가 있음이 많은 학자들에 의하여 밝혀졌다.

식물은 유도저항성이나 천적류의 공격문제와 관련 초식성 곤충류간 상호작용관계에 불리한 영향을 미칠 뿐 아니라 식물체내 영양물질 동태나 타감물질 그리고 외부 형태적 변화 등을 통하여 초식곤충류에 유리한 영향을 미치기도 한다. 따라서 여기서는 식물이 개재되었을 때의 초식 곤충류간의 상호작용관계와 관련 가해에 대한 식물의 여러 가지 반응특성과의 관계나 곤충류 생활사 특성의 초식성 곤충군집의 구조에 미치는 영향을 살펴보고 그의 군집학적 의의를 검토해 보려한다.

피해식물의 반응이 초식 곤충류의 생태학에 미치는 영향

식물이 곤충류의 가해를 받으면 타감물질을 생산하거나 체내의 영양물질 동태나 형태가 변하며 천적류의 공격성에 변화를 일으켜 이것이 초식성 곤충류 군집에 영향을 미치게 된다. 그 영향은 유리할 수도 있고 불리할 수도 있다. 이런 관계에 관하여는 명백히 밝혀진 것도 있으나 대부분이 가해가 뒤따르는 같은 종에 미치는 영향 즉 종내 문제이고 다른 종에 미치는 영향 즉 종간관계에 관한 것은 별로 없다. 그러나 이와 같은 관계가 종간관계에도 있을 수 있겠다.

유도 타감물질

식물이 곤충류의 가해를 받으면 여러 가지 타감물질을 생산하는데 이런 물질은 다른 곤충류에 불리한 영향을 미치는 것이 보통이나 유리하게 작용하는 수도 있다. 이와 같은 물질은 곤충류의 가해로 생기는 것이 보통이나 기계적인 손상에 의해서도 생긴다. 이런 물질에는 단백질 분해효소 방해물질, 산화효소, 세포막 단백질, Phenylpropanoid 효소, Lectin류와 탄수화물 결속효소 등과 같은 ① 방어단백질류, Phenolic acid, Phenol glycoside류, Franocoumarin류, Coumarin류, Tannin류, Lignin 등과 같은 ② Phenol류, Monoterpene류, Diterpene aldehyde류, Phytoecdysteroid류 그리고 Cucubtacin류와 같은 ③ Terpenoid류 그리고 Nicotine, Quinolizidine, Tropane DIMBOA와 같은 Hydroxamid류 등과 같은 ④ Alkaloid류, 그 밖에 ⑤ Indole glucosinolate류가 알려지고 있다(Karban and Baldwin, 1997; Constabel, 1999).

이와 같은 타감물질들에는 식물의 대사과정에서 2차 대사물질로 생긴 것과 가해로 합성이 활성화하여 생긴 것이 있다(Karban and Baldwin, 1997). 2차 대사물질로 생긴 타감물질은 가해로 조직이 파괴되면서 방출되는 경우(예; 침엽수 수지관에 저장된 Monoterpene류)와 식물조직이 파괴되면서 두 가지 물질이 결합하면서 생기는 경우(예; 포플라에서 Phenolic glucoside가 보다 강력한 섭식 방해력을 가진 Salicin으로 변하는 경우)가 있다.

가해로 합성이 활성화되는 경우는 단백질 분해효소 방해물질이나 여러 가지 Alkaloid류에서 알려져 있는데 이 경우에는 가해가 있는 후 시간이 경과하면서 영향력은 커진다. 그 영향은 가해 후 빠른 것은 수 시간 내지는 수일 내에 나타나고 다음해에 나타나는 경우도 있다. 그런데 여기서 미리 합성된 것이라거나 가해로 합성이 유도된다는 것도 절대적인 것은 아니고 일종의 연속적인 개념이다. 예를 들면 Franocoumarin류나 Monoterpene류 그리고 Glucosinolate류는 미리 합성된 것이나 실제로는 가해기간 중에 생산량이 증가하여 가해로 합성이 유도되는 것으로 보인다. 2차 대사물질로 생성되어 저장된 타감물질이나 합성이 빠른 타감물질들은 거의 같은 시기에 활동하는 곤충류에 영향이 클 것이며 합성이 느린 것들은 활동시기를 달리하는 곤충류에 영향이 클 것이다.

지금까지 초식성 곤충류의 가해로 유도되는 타감물질의 유도나 식물이 개재된 초식곤충류간의 상호관계에 관하여는 많은 연구결과가 발표되고 있으나(Karban and Baldwin, 1997; Denno et al., 1995) 어떤 한 종의 초식곤충이 유도한 타감물질이 다른 종류의 초식곤충류에 미치는 영향에 관한 연구는 별로 많지 않다. 그러나 유도된 타감물질이 다른 초식성 곤충류에 영

향을 미쳤을 가능성이 있는 경우도 상당히 알려지고 있다. 예를 들면 토마토가 밤나방의 일종인 *Helicoverpa zea*의 가해를 받으면 단백질 분해 효소 방해물질과 Polyphenol 산화효소 생산이 촉진되는데 이것은 잎을 가해하는 다른 나방류 유충의 생장을 저해하고 진딧물류나 굴파리류의 밀도 증가에 불리한 영향을 미친다(Stout et al., 1999). 또 가루이의 일종인 *Bemisia argentifolii*가 양배추를 가해하면 방어 단백질 함량이 증가하여 밤나방의 일종인 *Trichoplusia ni*의 생장이나 생존율에 불리한 영향을 미치며, 토마토를 가해하면 굴파리의 일종인 *Liriomyza trifolii*는 산란이나 생존율에 불리한 영향을 미치는 물질을 생산하게 한다(Inbar et al., 1999).

한편 목화가 *Agriotes lineatus* 방아벌레의 가해를 받으면 지상부에 Terpenoid류의 함량이 증가하는데 이것은 잎을 가해하는 *Spodoptera exigua* 밤나방의 생장에 불리한 영향을 미치며(Bezemer et al., 2003), 무의 일종인 *Raphanus raphanistrum*이 흰나비의 일종인 *Pieris rapae*의 가해를 받으면 Glucosinolate가 생기는데 이것은 나방류나 진딧물류 그리고 굴파리류의 생장이나 밀도 증가에 불리한 영향을 미친다(Agrawal, 1998).

한편 가해로 유도된 타감물질이 다른 곤충류의 기주식물 탐색에 길잡이가 되기도 한다. 예를 들면 무의 일종인 *R. raphanistrum*이 *P. rapae* 흰나비의 가해를 받으면 Glucosinolate류를 생산하는데 이것은 *Phyllotreta* sp. 벼룩잎벌레를 유인하고 산란을 도와 피해를 증가시킨다(Agrawal and Sherriffs, 2001).

또 *Choristoneura pinus* 애기잎말이나방의 유충은 수지관을 절단하여 수지의 이동을 막는데 이것은 *Ips grandicollis* 나무좀이나 *Monochamus carolinensis* 긴수염하늘소를 유인하여 피해를 증가시킨다. 이와 같은 현상은 유액관을 갖고 있는 식물에서도 볼 수 있는데 잎의 잎맥이 절단되는 일은 여러 가지 초식성 곤충류 가해에서 흔히 볼 수 있는 현상의 하나로 이 때 유액관이 절단되면 이것은 절단한 곤충류 뿐 아니라 다른 곤충류에도 유리한 영향을 주게된다. 예를 들면 *T. ni* 밤나방의 가해를 받아 유액관이 절단된 *Lactuca* 슝바귀에서의 *Spodoptera ornithogalli* 밤나방 유충의 생육은 빨라진다(Dussourd and Denno, 1994).

이상에서 알 수 있는 바와 같이 곤충의 가해로 유도되는 식물의 타감물질은 활동 시기나 활동공간을 달리하는 다른 곤충류나 분류학적으로 거리가 먼 곤충류에 여러 가지 영향을 미칠 수 있다.

형태적 변화

식물이 곤충의 가해를 받으면 잎 표면 조직이 변하거나 새

잎이 나오고 분지나 꽃의 형태가 변하고 잎이 말리는 등 여러 가지 형태적 변화가 생기는데 이런 형태적 변화는 뒤따르는 곤충류의 활동이나 생존율에 여러 가지 영향을 미친다(Karban and Baldwin, 1997). 가해로 일어나는 잎 표면 모상체 밀도의 변화나 꽃의 크기나 수의 감소는 뒤따르는 곤충류에 불리하게 작용하는 수가 많은데 이와 같은 식물의 형태적 변화는 상당한 시간을 요하게 되므로 그 영향은 활동시기를 달리하는 다른 곤충류에 대한 영향이 되겠다. 예를 들면 *Alnus incana* 물오리나무가 *Agelastica alni* 잎벌레의 가해를 받으면 많은 모상체를 가진 새 잎이 생겨 뒤따르는 곤충류의 활동에 불리한 영향을 미친다. 그리고 *R. raphanistrum* 무가 *P. rapae* 흰나비 유충의 가해를 받아 유도된 모상체는 잎을 가해하는 나비, 나방류, 진딧물류, 굴파리류 등 여러 가지 곤충류의 생장이나 증식에 불리한 영향을 미친다(Agrawal, 1998).

또 잎이 가해를 받으면 일반적으로 꽃의 크기나 수 그리고 화분이나 화밀의 생산이 영향을 받는데 이것은 초식성 곤충류와 화분매개곤충류와의 관계로 이어지겠다. 그런데 꽃파리류나 꿀벌은 사실상 화분이나 화밀을 이용하는 일종의 초식성 곤충류이다. 지금까지 주로 대상으로 한 것은 초식성 곤충류로 생긴 화학 변화가 수분율에 미치는 영향이었고 그의 화분매개곤충류의 활동에 미치는 영향에 대한 것 즉 화분매개곤충류의 활동에 미치는 영향에 관한 것은 별로 없다.

한편 잎에 가해를 받은 식물이 생산하는 종자는 건전한 식물의 그것보다 작은 경우가 많은데 이것은 종자를 가해하는 곤충류에는 큰 영향이 있겠다. 예를 들면 *Carduus nutans* 엉겅퀴가 잎을 가해하는 *Trichosiocalus horridus* 바구미의 가해를 받으면 꽃대가 짧아지고 꽃수가 감소하며 개화시기가 1주일 정도 늦어지는데 이것은 종자를 가해하는 *Rhinocyllus conicus* 바구미의 산란이나 생존에 불리한 영향을 미친다(Milbrath and Nechols, 2004).

곤충류의 가해로 유도되는 식물의 형태적 반응이 뒤따르는 곤충류에 유리하게 작용하는 수도 있다. 즉, 가해로 새 가지나 잎이 생기고 잎을 말아 은신처를 만들고 충영을 만들면 이런 것들은 다른 곤충류에 유리한 조건을 제공하게 된다. 예를 들면 *Solidago altissima* 미역취의 경우 생육초기에 생장점이 가해를 받아 충영이 생기면 많은 새 가지를 생기게 하여 진딧물류나 거꿀벌레류와 같은 흡즙성 곤충류를 유인하고 증식에 도움이 된다(Pilson, 1992). 그리고 참나무류가 생육초기에 나방류 유충의 가해를 받거나 버드나무에 충영이 생기면 새 잎이 생기면서 여기에는 진딧물류나 잎벌레류 그리고 잎말이나방류의 발생이 많아진다(Hunter et al., 1992; Nakamura et al., 2003). 이런 경우에는 형태적인 것 뿐 아니라 새 잎은 질소함량이 많아

이것이 흡즙성 곤충류에 유리한 영향을 미치기도 한다. 그리고 새로 나온 잎은 부드러워 섭식이나 잎을 말기가 쉬워지는 장점도 있다.

잎을 말거나 엮어서 숨을 곳을 만들거나 충영이 생기는 것은 다른 곤충류에게는 새로운 서식처를 제공하는 것이 되기도 하여 이것이 곤충류에 유리한 영향을 미치기도 한다. 예를 들면 인위적으로 잎을 말거나 묶어 주면 다른 잎말이나방류나 진딧물류와 같은 것의 개체군 밀도가 증가한다. 반대로 기존의 말린 잎이나 묶인 잎을 제거하면 다른 초식곤충류의 밀도는 현저하게 감소한다(Lill and Marquis 2003). 그런데 말린 잎에는 진딧물류 같은 것이 많이 발생하여 진딧물류에는 유리한데 이 때 진딧물류가 분비하는 감로에 개미가 유인되는 것이 보통이며, 개미류는 진딧물류는 보호하나 다른 곤충류(예; 잎벌레류)에게는 불리하게 작용하여 종 다양도를 감소시킨다(Nakamura and Ohgushi 2003).

영양물질 동태

진딧물류와 같은 흡즙성 곤충류가 흡즙하면 체관을 통하여 이동하는 영양물질 동태에 변화가 생기겠다. 진딧물류는 잎의 동화물질을 섭식 부위로 끌어 모아 영양물질 동태에 변화를 일으킨다. 따라서 잎의 주맥에서 흡즙하는 진딧물류는 다른 부위에서 흡즙하는 것에 비하면 동화물질 이용에 유리하겠다. *Pistacia palaestina* 옷나무에는 *Geocica* sp. 땅면충과 *Forda formicaria* 면충이 기생하는데 충영을 형성하는 부위가 전자는 잎의 기부이고 후자는 보다 끝 부위여서 동시에 기생할 때는 후자의 사망률은 84%에 까지 달한다고 한다(Inbar et al., 1995). 그리고 미국 대서양 연안에 자생하는 *Spartina alteriniflora* 화본류에는 *Prokelisia dolus*와 *P. marginata* 두 종의 멸구가 기생하는데 앞서 *P. dolus* 멸구가 가해한 잎에는 필수 단백질량이 감소하여 *P. marginata* 멸구의 생존율이 감소하는데 반대로 *P. marginata* 멸구가 먼저 기생하였을 때는 그것이 *P. dolus* 멸구에 미치는 영향은 그리 크지 않다고 한다. 이와 같은 차이는 *P. dolus*는 비교적 낮은 단백질 함량에서는 섭식량을 증가시켜 부족을 보충하기 때문이라고 한다(Denno et al., 2000).

한편 진딧물류나 멸구류의 경우 밀도가 증가하면 그의 밀도 효과와 영양조건의 변화로 이동성인 유시충이나 장시형 출현율이 높아지는데 이것은 같은 종에서 뿐 아니라 다른 종에 대하여도 생기는 현상이다. 이와 같은 상호관계는 한 종이 다른 종의 이동형 출현에 영향을 미쳐 같은 서식처에의 이탈을 촉진하는 결과를 낳는 것이어서 일종의 경합현상이다(Denno and Roderick, 1992).

가해로 인한 식물체내 영양물질 동태변동은 흡즙성 곤충류에서 뿐만 아니라 저작성 곤충류의 생태학에도 영향을 미친다. 예를 들면 *Quercus robur* 참나무에는 잎을 가해하는 여러 가지 나방류나 굴나방류가 있는데 초기의 나방류 유충가해는 잎의 단백질 함량을 감소시켜 뒤따르는 굴나방류나 나방류의 생존율 감소를 초래한다. 또 *Populus tremuloides* 사시나무에서 짙시나방의 가해가 있는 다음에 *Papilio canadensis* 호랑나비가 기생할 때는 감소된 단백질 때문에 그의 생장이나 생존율이 감소한다(Redman and Scriber, 2000).

특히 흡즙성 곤충류에서 그러하지만 초식성 곤충류가 가해를 할 때에는 그들은 주변의 양분을 가해 부위로 모이게 하는데 이 때 주위에서 가해하는 곤충류는 불리한 영향을 받을 것이나 가해 부위에서 같이 생활하는 곤충류는 도움을 받을 것이다. 예를 들면 여러 가지 진딧물류는 다른 종 진딧물이 존재하는 곳을 선호한다(Salyk and Sullivan, 1982). 이와 같은 현상은 *Idiocerus* sp. 매미충에서도 알려져 있다. 이 매미충은 충영을 형성하는 *Pemphigus* sp. 진딧물이 기생하고 있는 포플라 가지를 선호하여 밀도가 높은데 이런 경우 이 매미충은 충영을 섭식하기도 한다(Waltz and Whitham, 1997).

가해로 유도된 식물체내 영양물질 동태의 변화는 한 식물에서 지상부와 지하부에서 활동하는 두 곤충류 간을 연결하기도 한다. 예를 들면 뿌리를 가해하는 딱정벌레류의 가해는 지상부 잎의 단백질 함량을 증가시켜 잎에 기생하는 진딧물류나 꽃잎을 가해하는 과실파리의 생장이나 증식에 유리하게 작용한다(Masters et al., 2001).

천적류 활동 변화

곤충류의 가해는 식물이 발산하는 휘발성 물질이나 화기의 밀선이나 형태에 변화를 일으키는데 이런 일들은 해충류의 천적 활동에 영향을 미쳐 초식동물들 간의 관계에 영향을 미친다(Paré et al., 1999; Ness, 2003). 곤충류의 가해를 받은 식물은 Terpenoid류나 Indole과 같은 휘발성 물질을 방출하는데 이런 물질은 저장된 것일 수도 있고 가해가 자극이 되어 합성되는 것도 있는데 해충의 천적류는 이런 물질을 대상 해충류의 위치 추적에 이용한다. 이런 휘발성 물질 중에는 종 특유의 것도 있어 숙주선택에 도움이 되는 것도 있고 한 곤충의 가해로 생기는 휘발성 물질이 여러 가지 천적을 유인하는 것도 있다. 전자의 예로는 토마토나 옥수수 또는 목화는 *Heliothis virescens*와 *Helicoverpa zea* 밤나방류의 가해를 받았을 때 특이한 휘발성 물질을 발산하는데 *Cardiochiles nigriceps* 고치벌은 식물이 발산하는 물질에 의하여 *H. virescens*를 선택한다(De Moraes et

al., 1998). 후자의 예로는 짚시나방의 가해로 생기는 사시나무의 휘발성 물질이 호랑나비 유충을 비롯한 여러 가지 나방류 유충에 기생하는 천적들을 유인한다(Redman and Scriber, 2000). 그리고 *Tupiocoris notatus* 장님노린재의 가해를 받은 담배는 여러 가지 해충류를 포식하는 *Geocoris pallens* (딱부리긴노린재)를 유인하는 물질을 내는데 *G. pallens*는 *Manduca quinquemaculata* 박쥐나방의 유충도 포식한다(Kessler and Baldwin, 2001).

한편 식물이 곤충류의 가해를 받으면 화외밀선의 분비량을 증가시키는 경우가 있는데 이것은 천적류를 유인하여 초식성 곤충류 발생에 영향을 미치게 된다. 예를 들면 *Ceratomia catalpae* 박쥐나방의 가해를 받으면 화외밀선의 분비량이 2배로 증가하여 이 때문에 *Forelius pruinosus* 개미의 밀도가 증가하고 이에 따라 박쥐나방 유충의 밀도가 감소한다고 한다(Ness, 2003). 이 개미는 다른 해충류도 공격하므로 다른 곤충류에도 영향을 미칠 수 있겠다.

가해로 유도된 식물의 형태적 변화가 천적류의 활동에 영향을 미쳐 이것이 해충류 발생의 변동으로 이어질 수도 있겠다. 예를 들면 나방류 유충의 기생으로 생기는 *Salix miyabeana* 버드나무에는 잎이 말린 은신처가 생겨 여기에는 *Chaitophorus saliniger* 털진딧물이 기생하는데 이 진딧물은 개미를 유인하게 되어 버들꼬마잎벌레(*Plagiodera versicolora*)의 생존율을 60%까지 감소시킨다고 한다(Ohgushi, 2005).

곤충류에 대한 유도저항성은 곤충류의 발육을 지연시키는 경우가 많은데 이것은 천적류의 공격을 증가시킬 수 있겠다. 이런 문제에 관하여는 1:1의 초식곤충류와 천적류 간의 관계에 관한 것이 많으나 한 해충이 유도한 저항성이 다른 곤충류의 발육을 지연시켜 이 때문에 생기는 천적류의 영향에 관한 연구는 별로 없다. *T. notatus* 장님노린재의 가해를 받은 담배에는 단백질 분해효소 방해물질이 유도되는데 이것은 *M. quinquemaculata* 박쥐나방 유충의 발육을 지연시켜 *Geocoris pallens* 딱부리긴노린재의 포식율을 증가시킨다(Kessler and Baldwin, 2001). 이 경우에는 이 장님노린재가 식물에 *Geocoris* 노린재를 유인하는 휘발성 물질을 생산하도록 하므로 이런 유인작용도 가세한다. 또 감자가 *Empoasca fabae* 애매미충의 가해를 받으면 감자 체내 물질이나 형태가 영향을 받는데 이런 감자를 가해하는 콜로라도감자잎벌레의 발육은 많이 지연되어 *Podisus maculiventris* 침노린재의 포식율이 증가한다.

초식성 곤충류에 미치는 유도저항성의 영향을 생각할 때는 타감물질이나 영양동태, 형태적 변화에 의한 직접적인 것뿐만 아니라 천적과의 관계와 같은 간접적인 영향도 아울러 고려해야 한다. 예를 들면 감자를 중심으로 한 생물군집을 대상으로 할 때 애매미충류의 가해는 감자잎벌레의 생장이나 생존에는 불

리한 영향을 미치는데 이 영향은 포식자인 *Podisus* 노린재의 존재로 그 영향은 더욱 커진다. 그런데 이 때 유도저항성은 가해 곤충류에 불리하게 작용하는 동시에 가해곤충의 질을 저하시켜(예; 크기의 감소) 상위영양단계(포식자)의 영향을 감소시킬 수도 있다. 따라서 초식성 곤충류들 간의 상호작용관계의 이해에는 이런 문제를 포함한 총체적 연구가 필요하겠다.

식물이 개재된 간접적 상호작용관계와 군집생태학

생물군집은 어떤 지역의 생물들의 집합체로 군집 내 생물들은 직, 간접적으로 관계를 갖고 있다. 이와 같은 생물군집 내 생물들 간의 관계는 일차적으로 생물들 간의 물질과 에너지의 이동을 주축으로 한 영양단계의 문제와 한 영양단계 내에서 같은 자원을 이용하는 생물들 간의 관계 즉 경쟁문제가 주요 연구대상이었다. 먹이사슬 문제는 주로 먹고 먹히는 관계를 통한 생물군집구조 추궁이기 때문에 한 영양단계 내나 한 영양단계 이상에 걸친 생물들 간의 포식 이외의 관계는 대상이 아니다. 그런데 자연계에는 이와 같은 영양문제와는 직접적으로 관계가 없는 간접적 상호관계가 많으며 식물의 형질변화에 의한 절지동물 군집에의 영향이 중요하다는 것이 최근 많이 알려졌다. 따라서 영양과 무관한 간접적 관계가 무시된 먹이사슬 관계는 생물군집의 구조이해에는 충분한 것이 되지 못함을 알게 되었다.

자연 상태에서 모든 생물들은 서로 직, 간접적으로 관계를 맺고 있으며 두 종간의 상호관계에는 최소한 제3의 종이 관련되어 있는 것이 보통이다. 따라서 생태계에는 간접적인 관계가 개재되어 있는 경우가 많다. 간접적 영향은 개재종의 밀도와 관계가 있는 경우(밀도 관련 간접적 상호관계(Density-mediated indirect effects, 密度 關聯 間接的 相互關係))와 개재 생물의 형질 변화와 관계가 있는 경우(형질 관련 간접적 상호관계(Trait-mediated indirect effects, 形質 關聯 間接的 相互關係))가 있겠다.

밀도 관련 간접적 상호관계는 주로 영양단계 문제와 경쟁문제를 중심으로 연구되었다. 영양단계 문제는 열역학적 원리와 관련 다단계 영양단계 간 관계나 영양단계와 관련된 상향성과 하향성 문제의 상대적 중요성 그리고 주축 포식자의 영향과 같은 중간 상호관계의 여러 가지 군집에서의 특성이 많이 연구되었다. 그리고 경쟁 문제와 관련하여서는 공통된 천적의 존재 하에서는 먹이 생물들 간에는 부의 상호작용이 있어 생물군집의 구조와 안정에 여러 종이 관련된 먹이와 포식자 또는 숙주와 기생자 간 상호관계가 중요함을 말해주고 있다.

형질 관련 간접적 상호관계는 관련종의 행동이나 형태, 생리, 계절학 그리고 생활사 특성의 차이가 상호작용 관계에 미치는 영향인데 이것은 전자에 비하면 연구된 것이 적다. 형질 관

런 간접적 상호관계는 지상군집에서는 포식자가 피식자를 죽이지 않는 경우가 많아 피식자의 행동이나 생리작용에 미치는 포식자의 영향이 주요한 연구대상이었고(Sih et al., 1998) 식물이 개재된 간접적 상호관계에 관한 것은 별로 없었다.

지상에서 초식동물이 소비하는 일차생산량은 대체로 4~18% 정도로 수계에서의 그것이 50%를 넘는 것에 비하면 훨씬 적다(Hairston and Hairston, 1997). 이와 같은 낮은 초식동물 소비율은 식물이 개재된 다양한 간접적 상호작용 관계를 낳는다. 또 수계 생태계에서의 생산자는 식물성 plankton인데 동물성 plankton은 식물성 plankton을 먹어 죽게 하는데 반하여 지상의 초식동물은 식물을 치사케 하는 일은 극히 드물고 식물에 형태적 생리적 변화를 초래케 하는데 이것은 식물을 중심으로 한 생물군집 내지는 생태계에 여러 가지 중요한 영향을 미치게 된다.

식물이 개재된 간접적 상호관계는 ① 초식동물이나 포식자에 새로운 생태학적 지위를 제공하여 군집 내 종 다양성을 증가시키고 ② 영양관계와는 무관한 연관관계나 간접적 연관관계를 만들어 다양한 상호관계를 낳으며 ③ 시간적으로나 공간적으로 떨어져 있고 분류학적으로 관계가 먼 생물들 간에 상호작용을 할 수 있는 기회를 증가시키고 ④ 초식동물들에게는 자원이 이용율을 높이고 포식자에게 먹이를 찾는 길을 터주어 식물과 포식자 간을 이어주며 ⑤ 상호관계의 결과는 긍정적일 수도 있고 부정적일 수도 있으나 광역적으로는 서식처 Mosaic이 생겨 군집 내 총 수나 각 종의 상대적 밀도를 증가시키며 ⑥ 각 영양단계 내의 자원 이질성을 증가시켜 상향성인 영향을 증가시킨다. 그리고 ⑦ 군집 내 다른 생물들과 관계를 갖게 될 각 종의 길을 증가시켜 종수, 관련밀도, 연결성 그리고 영양단계 수를 증가시키기도 한다. 이와 같은 간접적 상호관계에서의 종 풍부도나 상호작용 다양성 문제는 생물종 다양도 유지와 깊은 관련이 있고 다양도와 안정성 간의 문제와도 깊은 관계가 있다.

생물군집의 복잡성은 종 풍부도(Species richness, 種豐富度), 연관밀도(Link density, 聯關密度), 연결성(Connectance, 連結性) 그리고 영양단계 수(Number of trophic levels, 營養段階數)에 의하여 결정되는 것이 보통이다.

연관밀도란 종당의 연관수이고 연결성이란 잠재적 연관수에 대한 실제 연관수를 말한다. 간접적 상호관계는 군집에서 직접적 관계를 통한 종간의 기존 연관성을 증가시키는 동시에 새로운 종과의 연관성도 생기게 한다. 식물이 개재된 간접적 상호관계는 새로운 종의 관여로 군집의 종 풍부도를 증가시킨다. 즉 생태계 공작자는 숨을 곳을 만들거나 충영을 형성하며 줄기에 굴을 만들거나 잎에 굴을 만드는데 이것은 새로운 종에 대한 생태학적 지위를 형성하는 것이다. 그리고 상호부조현상 역시 종 다양도에 영향을 미친다. Wimp와 Whitham (2007)에 따르면

진딧물과 개미류 간의 공생관계(상호부조관계)는 한 식물에서 종 풍부도에 복잡한 영향을 미치는데 군집 수준에서는 생물 다양도를 크게 증가시킨다고 한다.

간접적 상호관계는 영양단계 수도 증가시킨다. 먹이사슬관계는 보통 4~5 단계가 보통이다. Schoenly et al. (1991)에 따르면 곤충이 중심이 된 영양단계는 열대지방에서는 평균 2.4이고 사막지대에서는 2.8 그리고 온대지방에서는 3.2 정도라고 한다. 그런데 Ohgushi et al. (2007)의 보고에 따르면 일본에서 버드나무를 중심으로 한 간접적 상호관계에서는 영양단계 관계가 10개 정도라고 한다. 이것은 먹고 먹히는 직접적인 영양단계 관계에는 열역학적 관계가 관련되어 있으나 영양단계와 무관한 간접적 상호관계에서는 열역학적 문제가 꼭 관련되어 있는 것은 아니기 때문이다.

한편 식물이 개재된 상호관계의 결과는 관련된 종 개체의 유전적 특성이나 상호작용관계의 수나 강도에 따라 달라진다. Baily and Whitham (2007)은 미국의 생태학 잡지 Ecology 1999년 4월호부터 2000년 11월호까지의 연구 결과를 검토하여 대상요인 수와 상호관계 간에는 밀접한 관계가 있다고 하였다. 즉 두 개 요인을 대상으로 하였을 때는 유의한 상호관계는 53%였는데 3개 요인을 대상으로 하였을 때는 71%, 4개 요인을 대상으로 하였을 때는 94%가 유의한 상호관계가 있었다고 한다. 따라서 대상요인 수의 증가는 유의한 상호관계를 증가시킬 수 있다.

여기서 또 하나 중요한 것은 대상요인 수와 결과(상호작용의 결과)가 반대로 되는 비율이 밀접한 관계가 있었다는 점이다. 즉 두 개 요인을 대상으로 하였을 때의 결과가 반대로 되는 예는 11%였으나 3개 요인을 대상으로 하였을 때는 31%, 4개 요인을 대상으로 하였을 때 75%의 결과가 반대로 되는 경우가 있었다. 이것은 상호작용관계에 있어서 결과는 조건에 따라 변할 수 있으며 특히 대상요인의 수가 증가하면 그의 결과가 반대가 될 수 있는 확률이 증가한다는 것을 뜻하는 것으로 공간적 범위나 시간적 범주가 생물학적으로 직접, 간접으로 관계가 있음을 뜻한다. 또 연구의 범주(예; 하나하나의 잎에서 가지, 식물전체, 임목 또는 삼림 등으로 대상이 확대되는 경우)와 두 요인 간 상호작용관계는 깊은 관계가 있어 한 가지 요인이 중요한 경우는 작은 범주에서 흔하나 큰 범주에서는 두 요인 간의 상호작용관계가 중요한 경우가 많다. 예를 들면 잎이나 꽃에서의 상호작용관계가 밝혀진 것은 39%였으나 임분이나 삼림수준에서는 상호작용관계가 있는 것으로 보이는 경우는 약 두 배(72%)가 되었다. 또 연구기간도 관련이 있어 1년인 경우에는 상호작용관계가 밝혀진 것은 57%였으나 5년인 경우에는 83%에서 상호작용관계가 있다고 한다(Baily와 Whitham 2007).

이상 설명한 바와 같이 간접적 상호관계는 군집의 구조와 관련 직접적인 관계보다 중요할 수도 있음을 알 수 있다. 즉 여러 가지 요인들 간의 상호작용관계는 전술한 바와 같이 94% 이상에서 찾아볼 수 있을 정도로 흔한 것인 고로 한 가지 요인이 단독으로 작용하는 예는 극히 드물다. 그리고 75% 이상의 경우 여러 가지 생태학적 요인들이 미치는 영향은 조건에 따라 그 결과가 정반대가 되기도 한다. 이와 같은 상반된 결과가 흔히 존재한다면 생태학자들은 이와 같은 현상이 얼마나 자주 일어나는가에 보다 깊은 관심을 갖고 중간 상호작용관계에 보다 많은 요인을 포함시켜 연구를 해야 하겠다. 상호작용관계가 상호 부조적인지 또는 일방적인지는 생물 간 상호작용관계의 이해에 중요한 것이며 이것은 실제 문제와도 깊은 관계가 있다.

식물이 개재된 간접적 상호관계는 초식동물은 식물을 죽이지 않으며 식물은 가소성을 갖고 있다는 두 가지 중요한 점을 전제로 하고 있다. 지상 생태계에서의 식물과 초식동물 간 관계는 형질 관여 간접적 상호작용관계가 밀도 관련 상호관계보다 흔하게 볼 수 있는 현상이다. 반면에 하향성 영양단계 관계나 먹이 생물 두 종간의 경쟁 같은 먹고 먹히는 관계에서는 밀도 관련 간접적 상호관계가 보다 흔한 현상이겠다. 이것은 포식자는 먹이 생물을 죽여 먹이 생물의 밀도에 영향을 미치나 초식동물은 식물의 형질 변화를 초래하기 때문이다. 따라서 포식자-피식자 관계에서 보다 식물과 초식동물 간 관계에 있어서는 밀도 관련 상호작용관계보다는 형질 관련 상호관계가 중요하겠다. 또 한 가지 중요한 점은 초식동물의 행동적 변화로 생기는 간접적 상호작용의 영향은 잡아먹기 전의 일인데 반하여 식물이 개재된 간접적 상호관계는 섭식 후의 일이라는 점이다.

자연 상태에서 생물들은 여러 가지 다른 생물들과 관계를 갖게 된다. 따라서 1:1의 상호작용을 중심으로 한 연구는 간접적 상호작용관계를 무시 또는 경시한 연구이기 때문에 그들 간의 관계를 충분히 반영하지 못하겠다. 최근 30여 년 간의 연구는 이와 같은 간접적 상호관계에 관한 많은 것이 밝혀지고 있다. 이것은 여러 가지 영양단계 간 상호관계나 한 먹이 생물에 대한 여러 가지 포식자의 영향, 여러 가지 생물 간 상호 부조적 관계, 여러 가지 식물과 여러 가지 동물 간 상호관계, 공진화의 지리적 특성, 영양단계를 통한 관계 그리고 경쟁 관계 등에 관한 것들이다. 이것은 생물다양성과 생태계 기능 간의 관계로 이어진다. 따라서 앞으로의 연구는 1:1의 연구에서 한 걸음 나아가 여러 가지 공간과 시간적 범위에서의 여러 가지 생물에 미치는 식물이 개재된 간접적 상호작용관계에 관한 보다 깊이 있는 연구가 필요하다고 하겠다.

Literature Cited

- Agrawal, A.A., 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279, 1201-1202.
- Agrawal, A.A., Sherriffs, M.F., 2001. Induced plant resistance and susceptibility to late-season herbivores of wild radish. *Annals of the Entomological Society of America* 94, 71-75.
- Bailey, J.K., Whitham, T.G., 2007. Biodiversity is related to indirect interactions among species of large effects, in Ohgushi, T., Craig, T.P., Price, P.W. (eds.), *Ecological Communities: Plant mediation in indirect interactions webs*, Cambridge University press, pp. 306-328.
- Bezemer, T.M., Wagenaar, R., Van Dam, N.M., Wäcker, F.L., 2003. Interactions between above-and belowground insect herbivores as mediated by the plant defense system. *Oikos* 101, 555-562.
- Constabel, C.P., 1999. A survey of herbivore-inducible defensive proteins and phytochemicals, in Agrawal, A.A., Tuzov, S., Bent, E. (eds.), *Induced plant defenses against pathogens and herbivores*, St. Paul, MN: American Phytopathological Society Press, pp. 137-166.
- De Moraes, C.M., Lewis, W.J., Paré, P.W., Alborn, H.T., Tumlinson, J.H., 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393:570-573.
- Denno, R.F., McClure, M.S., Ott, J.R., 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects-competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology* 40, 297-331.
- Denno, R.F., Roderick, G.K., 1992. Density-related dispersal in planthoppers: effects of interspecific crowding. *Ecology* 73, 1323-1334.
- Denno, R.F., Peterson, M.A., Gratton, C., Cheng, J., Langellotto, G.A., Huberty, A.F., Finke, D.L., 2000. Feeding induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology* 81, 1814-1827.
- Dussourd, D.E., Denno, R.F., 1994. Host-range of generalist caterpillars-trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology* 75, 69-78.
- Hairston, N.G. Jr., Hairston N.G. Sr., 1997. Does food web complexity eliminate trophic-level dynamics? *American Naturalist* 149, 1001-1007.
- Hairston, N.G., Smith, F.E., Slobodkin, L.B., 1960. Community structure, Population control and Competition. *American Naturalist* 44, 421-425.
- Hunter, M.D., Ohgushi, T., Price, P.W., 1992 (eds.). *Effects of resource distribution on animal-plant interactions*. San Diego, CA: Academic Press.
- Inbar, M., Doostdar, H., Leibee, G.L., Mayer, R.T., 1999. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. *Journal of Chemical Ecology*

- 25, 1961-1979.
- Inbar, M., Eshel, A., Wool, O., 1995. Interspecific competition among phloem-feeding insects mediated by induced host-plant sink. *Ecology* 76, 1506-1515.
- Karban, R., Baldwin, I.T., 1997. *Induced Responses of Herbivory*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Kessler, A., Baldwin, I.T., 2001. Defensive function of herbivore-induced volatiles in nature. *Science* 291, 2141-2144.
- Lill, J.T., Marquis, R.J., 2003. Ecosystem engineering by caterpillars increases insect herbivore diversity on white oak. *Ecology* 84, 682-690.
- Masters, G. J., Jones, H., Rogers, M., 2001. Host-plant mediated effects of root herbivory on insect seed predators and their parasitoids. *Oecologia* 127, 246-250.
- Milbrath, L.R. Nechols, J.R., 2004. Individual and combined effects of *Trichosirocalus horridus* and *Rhinocyllus conicus* (Coleoptera: Curculionidae) on musk thistle biological control. *Biological Control* 31, 418-429.
- Nakamura, M., Miyamoto, Y., Ohgushi, T., 2003. Gall initiation enhances the availability of food resources for herbivorous insects. *Functional Ecology* 17, 851-857.
- Nakamura, M., Ohgushi, T., 2003. Positive and negative effects of leaf shelters on herbivorous insects: linking multiple herbivore species on a willow. *Oecologia* 136, 445-449.
- Ness J.H., 2003. *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia* 134, 210-218.
- Ohgushi, T., 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36, 81-105.
- Ohgushi, T., Craig, T.P., Price, P.W., 2007. Indirect interaction webs propagated by herbivore-induced changes in plant traits, in Ohgushi, T., Craig, T.P., Price, P.W. (eds.), *Ecological Communities: Plant mediation in indirect interaction webs*. Cambridge University Press, pp. 379-410.
- Paré, P.W., Lewis, W.J., Tumlinson, J.H., 1999. Induced plant volatiles: biochemistry and effects on parasitoids, pp. 167-180 in A. A. Agrawal, S. Tuzun, and E. Bent (eds.) *Induced Defenses against Pathogens and Herbivores*. St. Paul, MN: American Phytopathological Society Press.
- Pilson, D., 1992. Aphid distribution and the evolution of goldenrod resistance. *Evolution* 46, 1358-1372.
- Redman, A.M., Scriber, J.M., 2000. Competition between the gypsy moth, *Lamantria dispar*, and the northern tiger swallowtail, *Papilio canadensis*: interactions mediated by host plant chemistry, pathogens, and parasitoids, *Oecologia* 125, 218-228.
- Schoenly, K., Beaver, R.A., Heumier, T.A., 1991. On the trophic relations of insects: a food-web approach. *American Naturalist* 137, 597-638.
- Sih, A., Englund, G., Wooster, D., 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 350-355.
- Salyk, R.P., Sullivan, D.J., 1982. Comparative feeding behavior of two aphid species: bean aphid (*Aphis fabae* Scopoli) and pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harris) (Homoptera: Aphididae). *Journal of the New York Entomological Society* 90, 87-93.
- Stout, M.J., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S., Bostock, R.M., 1999. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 54, 115-130.
- Waltz, A.M., Whitham, T.G., 1997. Plant development affects arthropod communities: opposing impacts of species removal. *Ecology* 78, 2133-2144.
- Wimp, G.M., Whitham, T.G., 2007. Host plants mediate ant-aphid mutualisms and their effects on community structure and diversity, in Ohgushi T., Craig T.P., Price, P.W. (eds.), *Ecological communities : Plant mediation in indirect interaction webs*. New York (NY): Cambridge University Press. pp. 275-305.