

한국산 파파리반딧불이(*Hotaria papariensis* Doi)의 생태학적 연구

심 하 식

강원대학교 생물학과

I. 서 론

지구상에는 약 10만종의 발광생물이 서식하고 있는 것으로 추정되며, 이중 반딧불이는 약 2,000여종으로(中根과 大場, 1993) 국내에서는 8종이(한국곤충학회와 한국응용곤충학회, 1994) 알려져 있다. 반딧불이는 생태적인 습성에 따라 주행성, 야행성, 양행성으로 나눌 수 있으며, 야행성 반딧불이류는 연속발광과 점멸발광을 하는 것으로 구분할 수 있다(遊磨, 1993). 대부분의 야행성 반딧불이는 알, 유충, 번데기, 성충 등 모든 시기에 빛을 내며, 발광양상은 장연속광, 약연속광, 강점멸광, 약점멸광 등으로 나눌 수 있다. 국내에 서식하는 8종 중 4종만이 강한 발광양상을 보이며 늦반딧불이(*Pyrocoelia rufa* Olivier)는 강한 연속광을 내는 발광양상을 띠고, 애반딧불이(*Luciola lateralis* Motschlsky), 파파리반딧불이(*Hotaria papariensis* (Doi)) 그리고 운문산반딧불이(*H. unmunsana* (Doi))는 강한 점멸성 발광양상을 띠는 특성을 갖고 있다. 이중 가장 강한 점멸성 발광을 하는 종은 *Hotaria*속의 두 종이다.

반딧불이의 유충은 대부분이 유충시기를 육상의 초지, 습지, 연안습지 및 숲에서 서식하는데(Williams, 1917; Hess, 1920; Kaufmann, 1965; Mclean, 1972), 극히 일부분이 담수(Haneda, 1977; Ohba, 1988; Ohba *et al.*, 1994; 大場, 1988;)와 기수 및 해수에 적응하여(Lloyd, 1973c; Ballentyne, 1979; Lloyd *et al.*, 1989a, 1989b) 서식한다. 이들은 서식습성에 따라 육상형(terrestrial), 지중형(subterranean), 목서형(arboreal), 낙엽서식형(leaf litter inhabitants), 수서형(aquatic), 반수서형(semiaquatic)으로 나눌 수 있다(Buschman, 1988).

*H. papariensis*는 土居(1932)에 의해 함경남도 풍산군 파발리에서 채집한

개체를 지명을 따라 *Luciola papariensis*로 기재 발표되었으며, Yuasa(1937)에 의해 *Hotaria*속으로 분리 설정되었다. 최근 국내에서는 몇몇 연구자들에 의해 반딧불이 연구가 활발히 진행되어 왔으나 주로 *L. lateralis*와 *P. rufa*를 대상으로 하였으며 *H. papariensis*는 그 서식처와 생태가 거의 알려져 있지 않은 실정이다. 또한 도시화가 가속화됨에 따라 서식처 파괴 및 각종 환경오염 등으로 개체수가 감소하고 있으며, 일몰 후 가로등과 보안등으로 서식지 주변의 광원이 많아지고 광도 또한 높아짐에 따라 암컷과 수컷의 상호 인식기회가 줄어드는 등 생태적 교란을 받아 점차 서식밀도가 감소되고 있으며 채집에 어려움이 있어 국내의 연구는 미미한 실정이다.

따라서 본 연구는 *Hotaria papariensis*의 밀도 변화에 따른 개체군 동태, 발광양상, 서식처와 출현시기 및 분포양상을 파악하여 반딧불이 연구에 기초 자료로 제공하고자 한다.

II. 재료 및 방법

(1) 개체군 동태

개체군동태는 강원도 춘천시 사북면 지암리일대에서 1998년 5월 19일부터 동년 7월 9일까지 조사하였다.

① 개체군 밀도 - 서식밀도 조사는 일반적인 방법인 표식-재포획법 (mark-recapture)을 사용하였으며(Seber, 1973), 반딧불이를 표식하는 방법은 1·2·4·7 방법을 사용하였다.

② 성충의 수명 - 성충의 수명은 채집 후 표식하여 개체군내로 놓아준 개체중에서 재포획된 개체만을 대상으로 추정하였다. 즉 재 포획된 개체를 재포획된 날에서 처음 표식하여 놓아준 일을 뺀 일수를 각 개체의 수명으로 환산하였으며 이를 토대로 잠정적인 성충의 평균수명과 최대수명을 추정하였다.

③ 성비 - 암수의 성비는 채집당일 현장에서 계수하여 암컷과 수컷의 성비를 추정하였다. 이때 채집한 개체 중 재포획된 수컷은 합산하지 않았다.

(2) 고도별 출현 및 분포양상

조사기간은 1999년 5월 12일부터 동년 7월 21일까지 18개 지역을 대상으로 하였다(Table 3). 조사지점별로 *H. papariensis*와 *H. unmunsana*의 각 개체 수를 확인하여 고도별 출현시기와 분포를 확인하였다. HANNA instrument HI 8564를 이용하여 기온과 상대습도를 측정하였으며, 고도는 Thommen classic TX-12를 이용하여 고도를 측정하였다.

(3) 발광양상

강원도 춘천시 사북면 지암리 일대에서 1998년 6월에 채집한 파파리반딧불이(*H. papariensis*) 수컷 7개체와 암컷 5개체를 실험에 사용하였다.

① 발광양상 측정 - 발광양상은 Ohba(1984)의 방법을 응용하여 측정하였다. 채집한 암컷과 수컷 반딧불이를 온도 23℃, 습도 85%의 암 조건에서 30분간 적응시킨 후 발광양상을 정지발광(routine flashing)과 구애발광(courtship flashing)으로 구분하여 8mm 비디오카메라(Sony CCD-TR 3000)로 녹광을 하였다. 녹광한 비디오테이프를 TV 모니터로 출력하였고 출력된 빛을 광 센서(CdS)를 사용하여 전기적 신호로 전환하였으며 이를 증폭(Samsung MQ-455)하여 최종적으로 oscillograph(Harvard. U. K.)를 사용하여 10cm/sec 속도로 기록하였다. 출력된 기록지에서 발광지속시간(duration)과 발광간격(period)을 측정하였으며 단위시간당 발광회수를 계수하여 주파수(Hz)를 산출하였다.

② 파장영역 검출 - 파장영역의 분석은 Newport multi-function optical meter(Model 2835-C)와 암상자에 설치한 광 검출부를 이용하였다. 암상자 내에 수컷의 발광기(luminescent organ)가 광 검출부를 향하도록 고정시킨 후 발광되는 빛을 기록하였다. 발광기와 광 검출부 사이에 7개의 필터(각각 400nm, 450nm, 500nm, 550nm, 600nm, 650nm, 700nm)를 설치하였고 각 필터별로 50회씩의 출력된 광량의 세기를 측정하여 스펙트럼을 얻었다.

(4) 교미행동

현장에서 육안관찰과 심 등(1999)의 논문을 근거하여 도해하였다.

III. 결과 및 고찰

(1) 개체군 동태

*H. papariensis*는 일반적인 곤충과는 달리 연중 우화하지 않으며, 특정 지역(고도)에서 출현시기가 비교적 짧은 분류군이다. 특히 많은 개체를 확인할 수 있는 시기는 매우 단시간이며, 이러한 동향을 파악하고자 춘천시 지암리 일대에서 표식-재포획법(mark-recapture)을 사용하여 성충개체군의 밀도, 성충의 수명, 성비 등을 조사하였다.

① 성충 개체군 밀도

1998년 5월 19일부터 동년 7월 9일에 걸쳐 춘천시 서면 지암리에서 개체군 밀도를 조사하였으며 결과는 다음과 같다.

본 조사지역에서 파파리반딧불이는 5월 19일에 처음 발견되었고, 마지막으로 출현한 날은 7월 9일이다. 지암리의 출현시기는 5월 중순경에서 7월 초순경까지로 나타나 전체적인 출현일수는 52일로 추정되었다. 처음 목격한 날로부터 약 2주가 지난 6월 2일과 5일에 각각 149개체와 173개체로 최대 정점을 보였으며 이후 약 1주일정도 최대 개체수를 유지하다가 한달 가량의 지속적인 감소추세를 보이며 성충의 출현시기를 마감하는 양상을 나타내었다(Table 1).

표식·재포획 방법에 의해 추정된 개체수는 5월 23일 44개체를 시작으로 조사지역에서 점진적으로 늘어나 6월 9일에 잠정적인 추정 현존량은 2624개체로 최대를 나타내었으며 이후 점차 감소하여 6월 27일에는 12개체로 최소치를 나타내었다(Table 1).

Table 1. Seasonal change in the individual number of male and estimated individual number by mark-recapture method

Collecting date	5/19	5/23	5/26	5/30	6/2	6/5	6/9	6/11	6/14	6/17	6/21	6/25	6/27	7/2	7/9
Male	4	11	17	52	143	173	91	67	38	24	48	4	3	4	1
individual NO. of recap.		1	1	1	7	12	6	4	5	3	4	2	1		
Estimated NO.	44	187	884	1062	2062	2624	1524	509	304	288	96	12			

② 성충 수명

1998년 5월 19일부터 7월 9일까지 조사기간 중 현장에서 재포획된 총 47 개체를 대상으로 성충수명을 추정하였으며 결과는 다음과 같다(Table 2).

2일 후에 재포획된 개체수는 6, 3일 후에 재포획된 개체수는 30, 4일 후의 재포획 개체수는 5, 5일 후의 재포획 개체수는 5, 6일 후의 재포획된 개체수는 1 이었다. 6일째 채집한 개체는 계속적인 실험을 위해 놓아주었으나 재포획되지 않았으며, 이러한 결과로 보아 최대 6일 이상 자연상태에서 서식하고 있는 것을 확인할 수 있었다. 이를 평균하여 보았을 때 파파리반딧불이 수컷성충의 평균수명은 3.26일로 나타났다(Table 2). 실험실에서 설탕물과 수분을 공급하여 약 1주일 이상을 생존하는 것으로 보았을 때 자연상태에서 성충의 수명은 상대적으로 짧게 나타났다.

일반적인 반딧불이는 성충시기에 구기(mouth parts)의 퇴화로 유충시기에 섭취한 영양에 의지하여 성충시기를 보내기 때문에 수명이 짧으며, 이들의 수명은 성충의 크기(저장 energy)와 가장 밀접다. 그밖에 주변온도, 수분의 섭취 유무, 주변환경 그리고 천적 등에 의해 영향을 받는다(Buschman, 1984; 遊磨正秀, 1993; Yuma and Ono, 1985). 본 실험에서 *H. papariensis*는 수명이 짧은 것으로 나타났으며, 이는 성충의 크기가 작고, 성충시기에 포식하지 않는 습성(mouthparts가 유충시기에는 머리부분의 반을 차지할 정도로 크나, 변태 과정을 거친 성충시기에는 mouth parts가 작아짐) 등이 주된 요인이라 생각된다.

Table 4. Number of Marked, released and recaptured *H. papariensis*

	No. of marked and released	No. recaptured from mark to recapture							Total	Estimated life span (mean)
		1	2	3	4	5	6	7		
No. of Male	633	6	30	5	5	1			47	3.26

③ 성비

성충의 성비를 채집한 현장에서 구분하여 시기별로 계수한 결과는 다음과 같다(Fig. 1). 채집된 703개체에서 수컷은 680개체였으나 재포획된 47개체를 제외한 수컷은 633개체, 암컷은 23개체이었다. 총 15회에 걸친 조사에서 암컷을 채집할 수 없었던 날은 6일이었으며 암컷의 경우 1에서 6개체에 이르기까지 채집이 되었고, 수컷의 경우 1에서 161개체에 이르기까지 큰 차이를 나타내었다. 암컷이 채집되지 않은 날을 제외하면 수컷과 암컷의 성비는 채집된 날마다 큰 차이를 보였으며 작게는 7월 9일에 0.33 /1, 크게는 6월 17일에 24/1의 비율로 나타났으므로 이를 조사지역 전체의 성비로 판단할 수 없었다(Table 1, Fig. 1). 따라서 조사기간 중 채집된 파파리반딧불이의 수컷과 암컷의 성비는 각 조사시기마다 새로 확인된 수컷의 총 합인 633개체, 암컷 23개체에 해당되는 상대적인 성비 27.5대 1로 나타났다. 그러나 조사기간 중에 반딧불이는 모든 수컷을 채집하지 못한 것을 감안할 때 수컷과 암컷의 성비는 더욱 차이가 날 것으로 사료된다. 한편 일본에 서식하며 성충이 하천주변에 서식하는 반딧불이(*L. cruciata*)의 수컷과 암컷의 상대적인 성비는 3대 1(遊磨正秀, 1993)이라 하였으며, 하천주변의 산지에 서식하는 본 종(*H. papariensis*)은 약 27.5대 1, 북미대륙의 초원에 서식하는 종의 상대적인 성비는 약 50대 1(Lloyd, 1981)로 나타나, 서식처와 종에 따라 상대적인 성비가 매우 차이가 남을 알 수 있다. 이는 일반적인 생물이 갖는 성비에 비해 크게 차이를 보이는 것이며, 유충의 서식지 환경과 성충의 출현지역을 볼 때 수서종 반딧불이들은 물가 또는 습지 주변의 협소한 지역에 한정 분포하여 상대적인 암·수의 조우 기회가 큰 반면, 상대적으로 넓은 산사면 또는 광활한 초지에 서식하는 육상종 반딧불이의 경우 암컷과 수컷이 서로 만날 수 있는 기회가 적을 것으로 생각된다. 또한 암컷의 성비가 월등히 높아지면 암수가 조우할 수 있는 문제를 해결할 수 있을 것 같으나 교미를 하지 못하는 암컷이 증가할 경우 결국 전체적인 종족 유지측면에서 효율이 떨어지는 결과를 발생시키므로 육상종의 성비는 수컷의 개체를 많이 확보해 상대적으로 적은 암컷을 찾는 것이 효과적일 것이라 생각된다. 따라서, 본 실험에서 *H. papariensis*의 성비(27.5/1)는 수

컷이 상대적으로 암컷을 찾기 어려운 지형 및 지세, 암컷이 날개가 없어 이동이 용이치 못한 점등의 복합적인 요인에 기인한 결과라 사료된다.

암컷과 수컷의 출현양상에 있어 암컷의 발생이 거의 수컷과 동조해서 증감하는 경향을 나타내나 성충출현 종료시기에 암컷이 소폭 증가하는 양상을 나타내었다. 이는 예견할 수 없는 미래환경에 대비하기 위한 개체군의 생태적 전략으로 양다리 걸치기(bet-hedging) 또는 위험분산(risk-spreading)효과로 해석될 수 있다(Hopper, 1999). 즉, 본 종의 암컷은 뒷날개가 없어 비행할 수 없고, 상대적인 암컷의 성비가 매우 낮아 서식지 내에 개체군이 교란을 받으면 쉽게 회복되지 않기 때문에 이를 보완하기 위하여 개체군내에서 동일한 출현시기에 암컷이 우화시기를 달리해 출현하는(ESS emergent) 양상을 보여 변동하는 환경하에서 위험을 분산시킴으로 개체군의 평균 적응도를 올리려는 생활사 전략이라 생각된다.

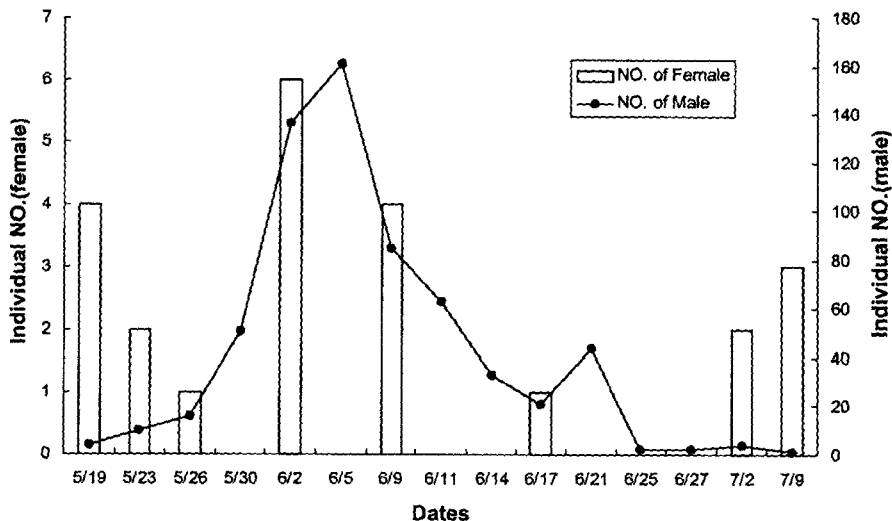


Fig. 1. Seasonal changes of adult sex ratio at Jiamri (*H. papariensis*).

(2) 고도별 출현시기 및 지역별 출현양상

본 조사는 동일 서식처에 공서하며, 동시출현 양상을 보이는 *H. papariensis*와 *H. unmunšana*의 고도별 출현시기와 지역별 출현양상을 규명하기 위하여 국내의 18개 지역을 대상으로 조사하였으며, 환경요인으로 기온과 상대습도를 측정하였다.

① 기온과 상대습도

조사기간 중 기온은 최소 16.0℃, 최대 22.3℃를 보였으며, 평균기온은 19.7℃를 나타내 두 종 반딧불이의 적정출현시기는 서식지의 저녁 기온 분포가 20℃내외를 나타내는 시기임을 알 수 있다(Table 3).

상대습도는 최대 99.4%, 최소 85.0%를 보였으며, 평균 94.76%를 나타내 비교적 서식지내에 상대습도가 높게 나타났다(Table 3). 서식지 주변에는 항상 소규모 지천 또는 하천이 흐르고 있어 서식지 내에 풍부한 습도를 공급해주는 근원이 되는 것으로 판단된다. 그러나 남제주군 덕수리(Table 3의 18지역)에서는 서식지 주변에 흐르는 하천은 없었으며 조사지역이 해안에 인접해 있어 풍부한 습기를 공급받는 것으로 생각된다.

② 고도별 출현시기

본 조사에서 채집된 개체 중 가장 저지대에서 채집된 개체는 해발고도 약 40m로 경기도 파주시 직천리(Table 3와 Fig. 2의 9지역)와 남제주군 덕수리(Table 3과 Fig. 2의 18지역)이었으며, 해발고도 약 800m인 양양군 갈천리(Table 3과 Fig. 2의 6지역)가 가장 높은 고도이었다.

각각의 서식지에 대하여 1회 내지 2회씩 채집을 수행하였으며 이중 2회씩 채집된 지역의 첫번째 조사를 제외한 나머지 조사시기로 추정해본 성충의 출현 최고 성기는 다음과 같다. 해발 200m 이하 고도(Table 3과 Fig. 2의 5, 7, 9, 10, 13, 17, 18지역)에서 6월 초순에서 중순, 200-400m 고도(Table 3과 Fig. 2의 1, 4, 8, 11, 15, 16지역)에서는 6월 중순부터 6월말, 400-600m 고도(Table 3과 Fig. 2의 2, 3지역)에서는 6월 말경부터 7월 초순, 600-800m 고도(Table 3

과 Fig. 2의 6, 12, 14지역)에서는 7월 초순에서 중순에 각각 최고 성기에 이르는 것으로 나타났다. Fig. 2의 5, 7, 8, 11, 17, 18지역에서 *는 1차 채집을 시도하였을 때 1개체 내지 2개체가 채집된 고도로 이 지역을 약 2주를 전후해서 다시 채집을 시도하였을 때 다수의 개체를 채집할 수 있었다. 이를 기준으로 해발 200m이내 고도(Table 3과 Fig. 2의 5, 7, 17, 18지역)에서는 5월 중순에서 말경부터 출현하기 시작하고 해발 400m이내의 고도(Table 3과 Fig. 2의 8, 11지역)에서는 6월 초순경에 출현하기 시작함을 알 수 있었으며, 나머지 고도는 채집상황을 고려해 볼 때 600m 이내 고도에서는 6월 중순, 해발 800m 이내의 고도에서는 6월 말경부터 성충이 출현할 것으로 생각된다. 한편 함경남도 풍산군 파발리(Fig. 2의 A)에서 土居(1932)는 1932년 7월 3일에 *H. papariensis*를 채집하였으며 채집장소의 해발고도는 1200m로 *H. papariensis*는 고산에도 서식함을 밝힌바 있어 800m 이상 지역에서는 7월 초순부터 성충이 출현할 것으로 생각된다. 또한 본 조사에서 *H. unmunsana*도 *H. papariensis*(제주도 제외)와 함께 대부분의 지역에서 같이 출현하고 있어 서식지 내에 고도만 충분하다면 높은 고도에서도 서식할 수 있을 것으로 생각된다.

한편, 국내에서 가장 늦게 출현하는 늦반딧불이(*Pyrocoelia rufa*)의 경우는 이와 상반되는 출현양상을 보인다. 즉 고위도 지역이나 고도가 높은 곳에서 먼저 성충이 출현하기 시작하여, 저위도 지역이나 저고도지역에서 늦게 출현하는 양상을 보여 늦반딧불이의 경우 7월 말에서 10월 초순까지 성충을 볼 수 있다. 또한 애반딧불이(*Luciola lateralis*)의 경우는 *Hotaria* 속과 유사한 경향을 보이며, 성충출현시기는 약 2-3주 정도 늦게 시작하는 경향을 보인다(자료 미제시).

본 조사에서 *H. papariensis*와 *H. unmunsana*는 해발고도가 높아질수록 출현시기가 늦어지는 경향을 보였으며 이는 우화하는데 필요한 상대적인 적산온도의 누적이 고도가 높아짐에 따라 늦어지기 때문인 것으로 생각된다(phenological event). 두 종의 출현시기는 전체적으로 5월 초순부터 7월 중순까지 채집이 되었으며 이들의 서식고도와 평균수명을 감안할 때 5월 초순부터

8월 초순까지 출현할 것으로 생각된다.

한편, 고도별 출현시기는 국내에 서식하는 *Hotaria*속의 전체적인 경향을 파악하기 위한 결과이며, 각 서식지의 고도별, 경사면, 적산온도 등에 따라 출현시기가 달라질 것으로 사료된다.

Table 3. Collection sites, altitude, temperature, relative humidity, collecting dates and number of specimen of genus *Hotaria* collected in 1999

Collection sites	Altitude (m)	Temp. (°C)	Relative humidity (%)	Date	No. of specimen	Male	Female
1: Kangwon-do, Yanggu-gun, Pangsang-myon, Omi-ri	360	19.6	95.6	6/25	A 22	20	2
					B 6	6	-
2: Kangwon-do, Inje-gun, Sangnam-myon, Sangnam-ri	480	20.1	95.2	6/30	A 102	100	2
					B 2	2	-
3: Kangwon-do, Chongson-gun, Puk-myon, Kujol-ri	440	19.1	94.0	7/3	A 66	64	2
					B 50	43	7
4: Kangwon-do, Chunchon-shi Tong-myon, Kamjong-ri	380	20.4	90.4	6/30	A 32	32	-
					B 1	1	-
5: Kangwon-do, Hongchon-gun, Namsan-myon, Paegyong-ri	80	16.0	85.0	5/12, 6/1	A 20	15	5
					B 2	2	-
6: Kangwon-do, Yangyang-gun, So-myon, Kalchon-ri	800	22.3	89.1	7/12, 7/17	A 16	16	-
					B 12	12	-
7: Kangwon-do, Hongchon-gun, So-myon, Pangok-ri	130	18.0	96.0	5/25, 6/3	A 97	94	3
					B 15	15	-
8: Kangwon-do, Hoengsong-gun, Anhung-myon, Anhung-ri	400	19.9	98.3	6/4, 6/27	A 37	32	5
					B 3	3	-
9: Kyonggi-do, Paju-shi, Popwon-up Chikchon-ri	40	19.6	97.3	6/3, 6/17	A 74	71	3
					B 11	11	-
10: Chungchongnam-do, Chonan-shi Kwangdok-myon, Kwangdok-ri	200	22.2	97.2	6/14, 6/26	A 24	24	-
					B 30	29	1
11: Chungchongbuk-do, Chechon-shi Tokshin-myon, Worak-ri	280	21.1	87.0	6/8, 6/22	A 4	4	-
					B 54	50	4
12: Kyongsangnam-do, Mirang-shi Sannae-myon, Samyang-ri	640	22.1	99.1	7/21	A 9	9	-
					B 45	45	-
13: Kyongsangnam-do, Sanchong-gun, Sichon-myon, Chungtae-ri	180	16.7	94.7	6/10	A 20	20	-
					B 41	41	-
14: Kyongsangbuk-do, Yongyang-gun, Subi-myon, Shinam-ri	680	17.1	87.7	7/7	A 25	25	-
					B 41	41	-
15: Kyongsangbuk-do, Chongdo-gun, Unmun-myon, Ojin-ri	260	19.7	97.8	6/21	A 3	3	-
					B 35	35	-
16: Chollabuk-do, Muju-gun, Solchon-myon, Kilsan-ri	390	18.9	98.6	6/20	A 11	10	1
					B 77	72	5
17: Chollabuk-do, Imshil-gun, Tokchi-myon, Heomun-ri	190	20.3	99.4	5/19, 6/11	A 19	18	1
					B 52	47	5
18: Cheju-do, Namjeju-gun, Andok-myon, Toksu-ri	40	21.4	93.4	5/20, 6/2	A -	-	-
					B 38	31	7

Total number of 1096 individuals: *H. papariensis* 584(male: 560, female: 24), *H. unmunšana* 512(male: 483, female: 29)

A: *Hotaria papariensis*, B: *Hotaria unmunšana*

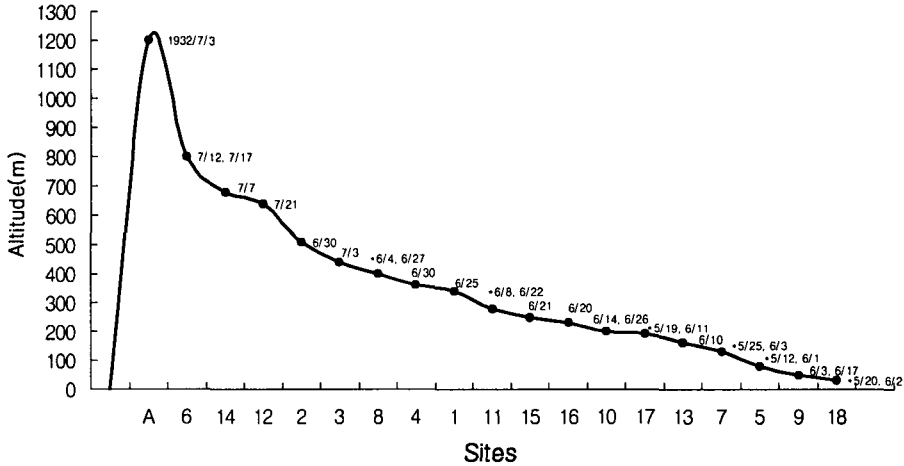


Fig. 2. Patterns of altitudinal presence in each sites (Numbers of collecting site used in this figure are the same site used in Table 3).
A: Hamkyongnam-do, Pungsan-gun, Pabal-ri(土居, 1932)

③ 지역별 출현양상

조사기간 동안 1096개체를 확인한 결과 *H. papariensis*는 총 584개체 (53.28%)를 채집하였으며 이중 수컷은 560개체, 암컷은 24개체였다. *H. unmunsana*는 512개체(46.72%)를 채집하였으며 수컷은 483개체, 암컷은 29개체였다. 수컷과 암컷의 상대적인 성비는 *H. papariensis*는 23.3 : 1로 나타났고, *H. unmunsana*는 16.7 : 1로 나타나 자연상태에서 수컷과 암컷의 상대적인 성비가 매우 높게 나타났다(Table 3). *H. papariensis*가 가장 많이 채집된 곳은 2지점(N=102, 98.08%)이었으며, 가장 적게 채집된 곳은 15지점(N=3, 7.89%)이었다. *H. unmunsana*가 가장 많이 채집된 곳은 16지점(N=77, 87.50%)이었으며, 가장 적게 채집된 곳은 4지점(N=1, 3.03%)이었다(Fig. 3).

본 조사에서는 제주도(Fig. 3의 18지역)를 제외한 17개 조사지역에서 *H. papariensis*와 *H. unmunsana*가 서식지마다 공서 하는 것으로 나타났다. 공서

비율은 중부권(Fig. 3의 10, 11, 14지역)을 중심으로 북쪽지역은 *H. papariensis*의 상대적인 비율이 높게 나타났으며, 남쪽지역은 *H. unmunšana*의 상대적인 비율이 높게 나타나는 경향성을 보였으며, 일부 영동지역의 개체군에서도 *H. unmunšana*의 상대적인 비율이 높게 나타났다(Fig. 3). 김과 남(1981)은 *H. papariensis*는 중부이북의 북방계열이고 *H. unmunšana*는 중부이남의 남방계열임을 언급한바 있으며 본 조사 결과에서도 이와 같은 경향성을 보였다.

본 연구지역 이외에도 전국적으로 서식처가 밝혀지고 있으나 서식처내에 환경적 교란으로 인해 지역 개체군이 감소하고 있는 실정이다. 서식처에 도로나 건물이 들어서는 등의 서식처파괴는 유충과 성충의 서식공간의 축소와 이동로의 차단을 가져올 것이며 환경오염 및 농약살포 또한 서식에 악영향을 준다. 또한 가로등과 보안등에 의해 주변의 조도가 높아지면 암컷과 수컷의 상호인식 기회를 줄여 교미의 기회를 줄여 개체군 유지에 악영향을 줄 것으로 사료된다.

특히, *H. papariensis*와 *H. unmunšana* 두 종 암컷은 앞날개는 있으나 실제 비행에 이용되는 뒷날개가 퇴화되어 비행하지 못하므로 이동력이 약하다. 따라서 특정 지역의 개체군이 사멸되게 된다면 이식되기 전에는 자생하기 어려운 생태적인 특징을 갖고 있다. *H. papariensis*와 *H. unmunšana* 뿐만 아니라 국내에 서식하고 있는 야행성 반딧불이인 애반딧불이(*Luciola lateralis*)와 늦반딧불이(*Pyrocoelia rufa*)도 인가성 곤충이라 이들의 서식처에 항상 앞에서 지적한 문제가 산재해 있어 그 서식처가 협소해지고 있는 실정이다.

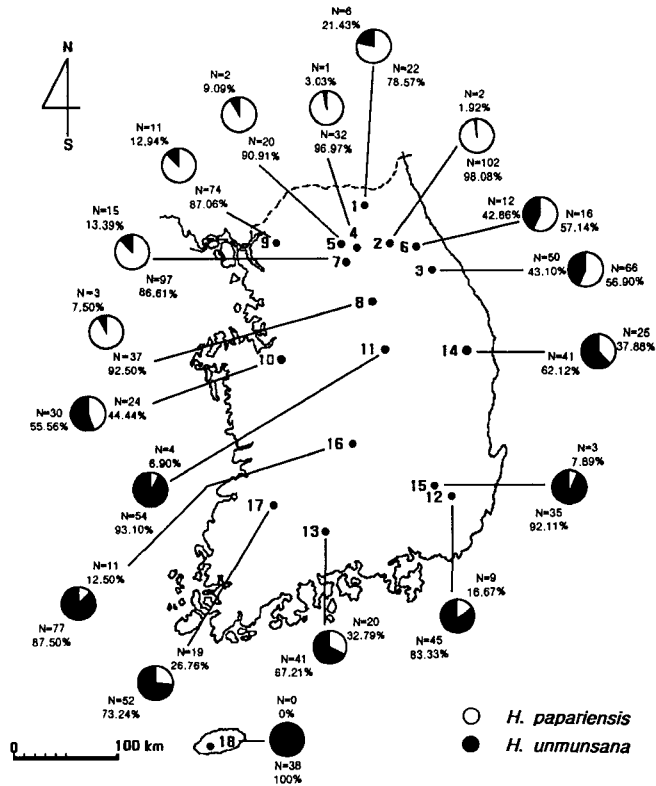


Fig. 3. Distribution pattern of *H. papariensis* and *H. unmunsana* in each collecting sites (Numbers of collecting site used in this figure are the same site used in Table 3).

(3) 성충 발광양상

*H. papariensis*는 강한 점멸성 발광을 하는 종으로 암컷과 수컷의 발광양상에 차이가 있다. 특히 발광하는 빛갈이 아름다운 종이다. 본 종의 생태를 규명하기 위하여 암컷과 수컷의 발광양상, 발광지속시간, 발광주기 파장영역 등을 조사하였다.

① 발광양상

수컷의 경우 육안으로 관찰하였을 때 단순하게 발광하는 것처럼 보이나 발광파형은 1회 발광에 2개 내지 4개의 짧은 명멸이 있고, 암컷의 경우에 발광파형은 1회 발광에 1개내지 3개의 큰 파형과 그 파형 내에는 각기 3개에서 7개이상의 짧은 명멸을 갖는 것으로 나타남으로 빛이 흔들리는 것처럼 보인다. 정지발광에서 수컷은 발광세기(intensity)가 점진적으로 증감하며 비교적 주기성을 가진 반면 암컷의 발광세기는 수컷에 비하여 비교적 강하게 나타났고 발광주기는 비 주기적이다. 정지발광보다 구애발광에서 암컷과 수컷의 발광세기는 강하여지고 발광주기도 짧아지는 경향을 나타내었으며 그중 암컷의 발광강도는 정지발광보다 구애발광에서 현저하게 높게 나타난다. 수컷과 암컷의 정지발광의 경우 각각 0.79 Hz와 0.33 Hz에서 주요 peak가 보여 서로 독립적으로 발광할 경우 동기성이 없으나 구애발광에서는 수컷이 0.89 Hz, 암컷이 0.94 Hz로 완전하게 일치하지는 않았으나 암수 모두 약 0.9 Hz에서 발광에 동조하려는 양상을 나타내었다(Table 4).

암컷과 수컷의 발광양상에서 정지발광보다 구애발광에서 발광주파수와 각 파형내의 짧은 명멸이 증가한다. 이는 발광교신(communication)에서 파형성분이 중요한 역(Ohba *et al.*, 1995)을 하는데 발광지속시간과 발광주기를 일치시키는 동기현상(synchrony) 역시 반딧불이의 교미시 동종의 암컷과 수컷이 상대를 인식하는 중요한 역할을 하는 것으로 판단된다. 한편 일본에 서식하는 같은 속의 *Hotaria pavula* 대형종에서는 1 Hz, 소형종은 2 Hz, *Hotaria tsushimana*는 0.9 Hz(Ohba, 1995)로 나타났고 본 종의 발광주파수는 수컷의 경우 0.79 Hz로 나타나 종마다 약간의 차이가 있음을 알 수 있었다.

Table 6. Flashing frequency in Hertz of *H. papariensis*

	Male	Male-C*	Female	Female-C*
Frequency (Hz)	0.79	0.89	0.33	0.94

(C* = courtship)

② 발광지속시간

발광지속시간(duration)은 수컷의 경우 정지발광(81, n=7)에서 평균 0.12초(SD=0.02)이고, 구애발광(57, n=7)에서는 정지발광보다 약 1.4배 증가한 0.17초(SD=0.02)로 나타났다(Table 5, Fig. 4 - A). 암컷은 정지발광에서 평균 0.15초(SD=0.04)로 나타났고, 구애발광에서는 약 1.5배 증가한 평균 0.19초(SD=0.07)이었다(Table 5, Fig. 4 - B). 발광지속시간은 정지발광보다 구애발광에서 암수 모두 증가하는 경향을 나타내었다.

수컷들이 동기명멸(synchronous flashing)을 하는 종으로 알려져 있는 일본의 *Luciola cruciata*는 발광지속시간이 2초에서 4초로 상당히 길며(Ohba, 1984), 태국의 *Pteroptyx valida*도 0.4초에서 0.7초(Lloyd *et al.* 1989)로 상대적으로 발광지속시간이 길어 동기명멸이 가능하나 국내에 서식하는 파파리반딧불이의 경우 발광지속시간이 0.12초로 매우 짧아 수컷들의 동기명멸을 기대할 수 없을 것으로 생각된다. 본 실험에서는 교미시에 발광을 측정하지 않았으나 교미시 미약한 발광을 지속하고 있었는데 상대적으로 광량이 적어지는 이유는 같은 종의 수컷들로부터 잠재적인 교란을 받지 않으려는 것이라 추정된다(Otte, 1972; Carlson and Copeland 1985).

수컷과 암컷의 발광세기가 정지발광과 구애발광에서 차이를 보이고 있는데 이는 발광기관의 구조와 크기의 차이에 의한 것으로 생각된다. 즉 *H. papariensis* 성충의 발광기관은 수컷과 암컷 모두 복부 말단에 2마디씩 있다. 수컷은 2마디 모두 황백색의 발광기로 되어있고 암컷의 경우 두 마디가 수컷의 발광기관보다 크며 전체적으로 갈색의 반사층으로 구성되어 있고, 그중 5번째 마디에만 양쪽에 두 개의 작은 점으로 된 황백색의 발광기가 있다(Fig. 7). 비행 중이거나 정지발광 중에 수컷은 1개 내지 2개 발광기에서 발광을 하며, 상대적으로 작은 발광기를 갖고있는 암컷의 광량에 비해 수컷이 강한 빛을 낸다. 그러나 구애발광시 암컷의 발광세기가 증가하는 이유는 수컷은 두마디 모두 발광을 하며 광도를 높이는 하나 암컷은 작은 2개의 발광기에서 내는 빛이 나머지 반사층 마디에 이르러 빛을 내게되어 수컷보다 더 강한 빛을 내는 것으로 생각된다.

③ 발광주기

발광주기(period)는 수컷의 경우 정지발광(81, n=7)에서 평균 1.26초(SD=0.33)로 나타났고, 구애발광(57, n=7)은 약 0.88배 감소한 1.12초(SD=0.23)로 나타났다(Table 5, Fig. 4 - A). 암컷의 정지발광(78, n=5)은 평균 2.99초(SD=2.79)로 나타났고, 구애발광(126, n=5)에서는 약 0.35배 감소한 평균 1.06초(SD=0.64)이었다(Table 5, Fig. 4 - B). 정지발광보다 구애발광에서 암컷과 수컷 모두의 발광주기는 감소하는 경향이 있다. 특히 암컷의 정지발광은 최소 0.33초에서 최대 11.94초에 이르는 매우 불규칙적인 간격을 나타내었다(Table 5). 암컷의 정지발광(평균 2.99초)을 제외하면 대체로 약 1초의 발광주기를 나타내었다. 암컷과 수컷의 구애발광에서는 구애행동(Lloyd, 1979)으로서 암컷과 수컷이 발광지속시간과 발광주기를 일치시키려는 경향이 현저하게 나타나 동기명멸을 확인할 수 있었으며, Ohba(1983)가 제안한 비연속적으로 강하게 발광하며 수컷과 암컷이 동시에 응답발광하는 교신양식인 HP system과 일치하는 발광양상을 보였다. 발광주기 측면에서는 Branham과 Greenfield(1996)가 북미대륙의 *Photinus consimilis*의 경우 교미의 전조현상으로서 수컷의 발광주기가 빨라질 때 암컷의 응답발광 선호도가 높게 나타난 결과를 얻었고 본 종도 수컷이 구애발광으로 들어서면서 발광주기가 빨라지는 경향을 나타내, 이러한 주기의 증가는 반딧불이의 상호 교미 성사율을 높이려는 교미전략이라 생각된다. 한편 국내에는 이와 같은 특징을 모두 갖고 있으며 형태와 서식처, 유충의 서식습성 및 발광습성 등이 매우 유사한 운문산반딧불이(*H. unmunzana*)가 국내 대부분의 지역에서 공생 하고있다(심과 권, 2000).

Table 5. Measurements of flashing patterns of male and female (*H. papariensis*)

Sex	Flashing style	Measurement no.		duration	period
Male	routine flashing	81(N=7)	Max.	0.16	2.63
			Mean	0.12	1.26
			Min.	0.07	0.86
			SD.	0.02	0.33
	courtship flashing	57(N=7)	Max.	0.21	2.33
			Mean	0.17	1.12
			Min.	0.12	0.89
			SD.	0.02	0.23
Female	routine flashing	78(N=5)	Max.	0.23	11.94
			Mean	0.15	2.99
			Min.	0.07	0.33
			SD.	0.04	2.79
	courtship flashing	126(N=5)	Max.	0.39	3.36
			Mean	0.19	1.06
			Min.	0.05	0.02
			SD.	0.07	0.64

*SD. : standard deviation, N: individual number.

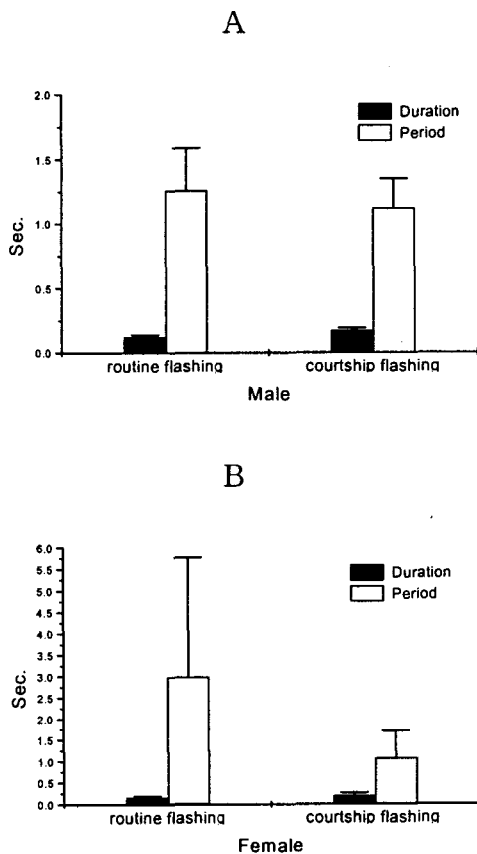


Fig. 4. Flash pattern of duration and period of *H. papariensis*.

A: Male, B: Female

④ 파장영역

파파리반딧불이 발광을 7개의 필터를 사용하여 파장영역을 분석한 결과 전 파장영역(400 ~ 700 nm)에서 모두 검출되어 가시광선 영역에 포함된 모든 빛을 내는 것으로 나타났고 스펙트럼은 600 nm에서 가장 높은 첨두치를 보였으며 500 nm와 600 nm에서 비교적 높게 나타났다. 또한 녹색계열(500 nm)에서 주황색계열(600 nm)사이에서 강한 스펙트럼 복사가 있으므로 육안으로 보았을 때 노란 형광빛을 보이는 것으로 나타났다(Fig. 5). 일본에 서식하는

Luciola kuroiwae(Ohba, 1983)와 북미 대륙에 서식하는 *Photinus pyralis*, *Phengodes laticollis*, *Photuris pennsylvanica*(Bora and Baruah 1990, 1991; Baruah 1996)에서도 파장영역은 5000 Å에서 6750 Å의 사이인데, 종마다 주요 침투치를 이루는 파장대가 다른 것으로 보아 스펙트럼으로도 종을 구별할 수 있는 형질이 될 수 있을 것으로 생각되며 육안으로 보았을 때 파파리반딧불이와 운문산반딧불이는 노란 형광빛을 띄며 애반딧불이와 늦반딧불이는 연두색의 형광빛을 띄어 종간의 특징을 구분할 수 있는 근거가 될 수 있을 것으로 생각된다. 또한 *H. papariensis*는 일몰 후 약 30분이 지난 20:15분경부터 발광을 시작하여 05:00 시경까지 발광을 하는 습성으로 보아 야행성이라고 할 수 있다. Lall et al.(1980)과 Lall(1993)은 야행성 반딧불이의 발광빛은 육안으로 보았을 때 초록빛으로 보이며 황혼 무렵에 활동하는 반딧불이는 노란빛으로 보인다고 하였다. 그러나 본 종의 발광빛이 노란빛이므로 야행성은 초록빛을 띤다는 제안과는 상이하였다.

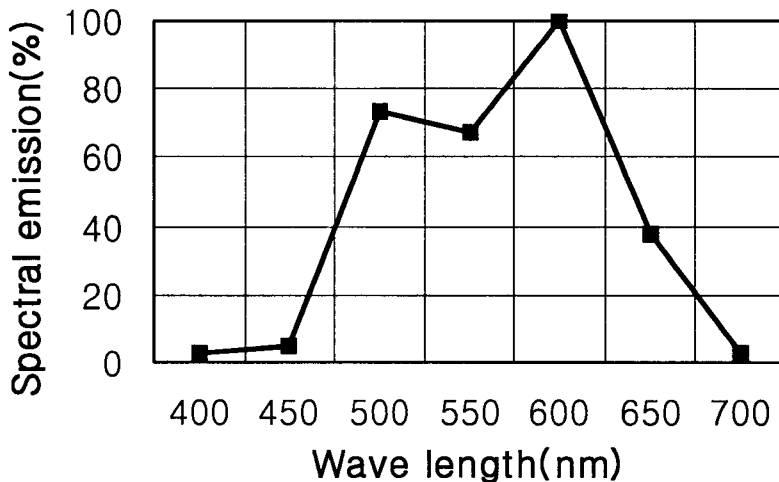


Fig. 5. Emission spectrum from the luminescent organ of the *H. papariensis*.

(4) 교미 행동

반딧불이는 성충시기의 행동방식에 따라 야행성, 양행성, 주행성으로 나뉘며(遊磨, 1993), 이러한 구분은 발광유무와 성페로몬(sex pheromone)의 사용유무, 복안(compound eyes)과 더듬이의 형태로서 구별할 수 있다(Matsuda and Ohba, 1991). 야행성 반딧불이는 상대적으로 성페로몬에 의존하지 않기 때문에 더듬이가 작은 편이며, 어두운 곳에서 적은 광량을 쉽게 감지하기 위하여 복안이 크고 개안이 균일하게 잘 발달되어 있으나, 양행성과 주행성의 경우 발광보다는 상대적으로 성페로몬에 의존하기 때문에 복안은 작고 개안이 불규칙적인 형태이며 더듬이가 잘 발달한 형태를 취한다(Matsuda and Ohba, 1991). *H. papariensis*의 경우 발광 빛을 이용해 암컷과 수컷이 상대를 인식하는 전형적인 야행성 반딧불이로 더듬이는 작은 편이고, 복안이 잘 발달된 형태를 취하고 있다.

*H. papariensis*의 발광양상과 조화된 교미행동을 요약하면 다음과 같다(Fig. 6, 7). 주간에는 직사광선을 피해 풀잎이나 나뭇잎 뒤에 숨어 있다가 일몰 직후 약 20-30분이 지나면 활동하기 시작한다. 갓 우화한 수컷들은 낮은 초지에 머물다가 시간이 지나면서 넓은 시야를 확보하기 위해 주변이 확트인 나무위로 자리를 정한다(Yuma and Hori, 1990). 이때 상대적으로 높은 위치에 자리잡는 이유는 암컷은 뒷날개가 퇴화되어 비행하지 못하므로 항상 낮은 풀숲이나 저지대에 머물기 때문에 이를 쉽게 발견하기 위한 생태적 전략이라 생각되며, 또한 다른 수컷들과 경쟁을 하기 위한 목적도 있을 것이라 생각된다.

한편, 암컷은 앞날개는 있으나 뒷날개가 퇴화되어 비행할 수 없으므로 가급적 시야가 확트인 풀잎이나 나무가지의 가장자리 혹은 비교적 편평한 돌위에서 발광을 하며 수컷을 유인한다. 수컷은 상대적으로 수가 적은 암컷에게 자기 자신을 알리기 위하여 1개체가 발광하기 시작하면 이를 신호로 주변에 있는 수컷들 모두가 서로 경쟁적으로 발광하기 시작하며, 이때 발광양상은 비교적 주기적으로 짧은 명멸(routine flashing)을 반복한다.

암컷을 찾기 위한 비행은 높은 나무 위에서 지면쪽으로 거의 직활강하듯이 내려온 후 주변을 지그재그 형태로 비행하면서 지면 가까이서 발광하는 암

컷을 찾아다니게 된다. 암컷은 이때 비주기적 발광양상으로 확장된 공간을 향해 발광을 한다. 암컷을 발견한 수컷은 암컷이 자리하고 있는 근처에 내려앉아 서로 동종유무를 확인하며 mating에 들어가기 위한 전조 행동으로 구애 발광(courtship flashing)에 들어서는데, 이때 발광세기는 강해지며 주기는 짧아지는 경향을 보인다. 암컷은 비주기적 발광에서 주기적인 발광(구애발광)으로 발광양상을 전환하며, 발광세기는 매우 밝아져 수컷 보다 더 강한 빛을 내게 된다. 일상적 발광(routine flashing)시는 5번째 배마디의 발광기에서만 빛을 내나 구애발광에 들어서면 6번째마디의 반사층까지 발광하므로 강한 빛을 내게 된다(심 등, 1999).

동종임이 확인되면 암컷과 수컷이 서로의 발광주기를 거의 일치시키면서 교미에 들어가게 된다. 교미는 수컷이 암컷의 등면에 올라서는 mounting 자세를 취하면서 파악기로 암컷의 산란관에 삽입한 후 교미에 들어가게 된다(Fig. 6). 이때도 암컷과 수컷이 발광을 하나 매우 미약한 발광세기를 갖으며, 비주기적인 발광을 한다. 이는 다른 수컷들로부터 교미를 방해받지 않으려는 전략으로 보여진다. 이후 mounting 자세에서 암컷과 수컷이 양방향을 향하는 자세로 교미자세를 전환시키고 일정시간이 지나면 교미를 마치게 된다. 전체적으로 교미시간은 약 30분에서 2시간정도 소요되는 것으로 관찰되었다. 교미를 마친 수컷은 숲으로 날아가고 암컷은 산란장소를 찾아 이동하며, 교미직후 약 2-3일 후에 수 차례에 걸쳐 미색 또는 담황색의 점착성난을 1회에 1개씩산란하며, 약 100여개의 알을 산란한다. 산란직후 암컷은 수명을 마감한다. 발광양상과 어우러진 파파리반딧불이의 교미행동은 Ohba(1983)가 제안한 Hp system과 매우 유사하였다.

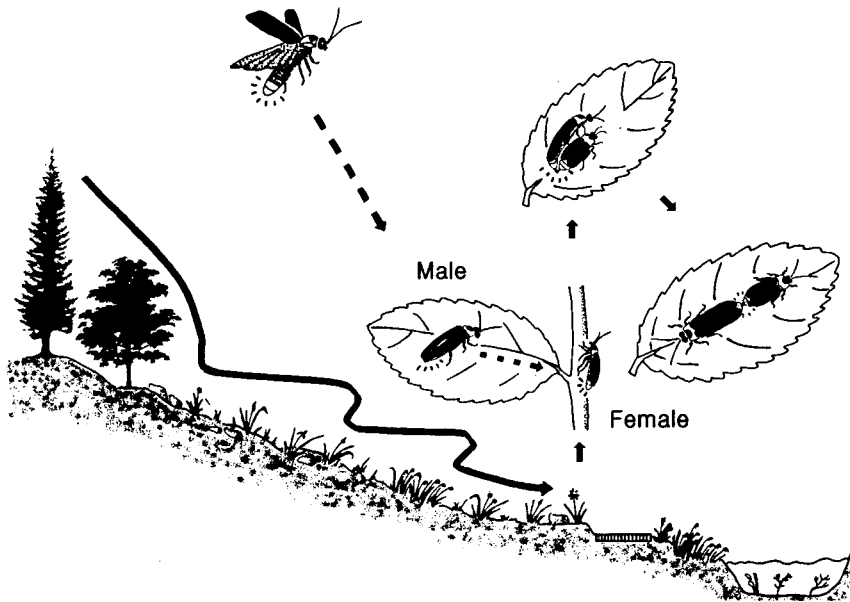


Fig. 6. Mating behaviors of *H. papariensis*

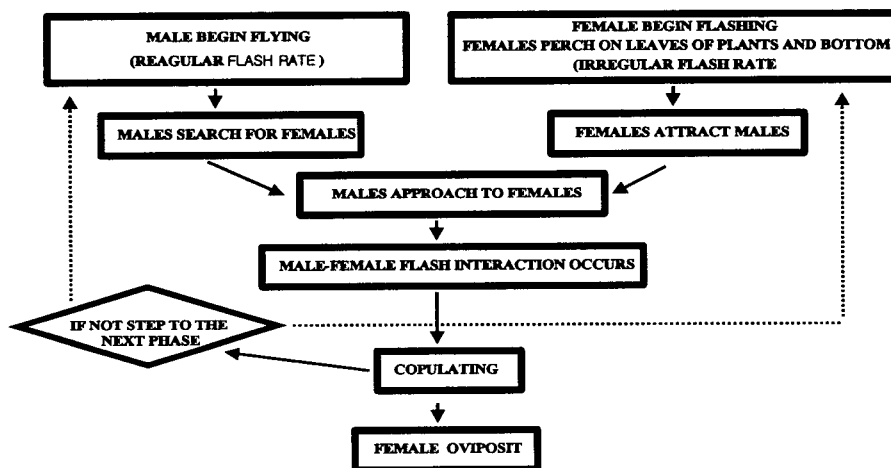


Fig. 7. Flowchart of mating behavior of *H. papariensis*.

VI. 적 요

파파리반딧불이(*H. papariensis*)의 생태학적 특성을 규명하고자 서식처 환경, 개체군, 고도별 출현양상과 지역별 분포양상, 발광양상, 교미행동을 조사하였다.

춘천시 서면 지암리에서 *H. papariensis* 성충의 개체군 밀도를 1998년 5월부터 7월에 걸쳐 조사하였으며, 전체 채집 개체수는 703개체였다. 이중 수컷은 680개체, 암컷은 23개체를 채집하였다. 지암리에서 전체 출현기간은 50여일로 추정되었다. 처음 출현한 날로부터 2주에서 3주사이에 최대 정점을 나타내었으며, 이후 점진적으로 감소하는 출현양상을 나타내었다. 수컷 680개체중 47개체는 재 포획되었으며, 이로서 추정된 최대수명은 6일 이상, 평균수명은 3.26일로 나타났으며, 수컷과 암컷의 상대적인 성비는 27.5/1로 나타났다.

한국산 *Hotaria*속 반딧불이 2종의 고도별 출현 및 지역별 분포양상에 대하여 1999년 5월부터 7월까지 18개 지역을 선정하여 조사하였다. 전체 채집 개체수는 1096개체였으며 이중 *H. papariensis*는 584개체, *H. unmunšana*는 512개체였다. 두 종은 제주도를 제외한 전 조사지역에서 공서 하고 있었으며 *H. papariensis*는 북쪽지역에 우세하게 분포하였고 *H. unmunšana*는 남쪽지역에 우세하게 분포하는 양상을 나타내었다. 성충 반딧불이의 최고 출현성기는 고도가 높아질수록 늦어지는 경향을 나타내었다. 고도별로 200m 이하 지역에서는 6월 초순에서 중순, 200-400m 지역에서는 6월 중순에서 말경, 400-600m 지역에서는 6월말 경부터 7월 초순, 600-800m 지역에서는 7월 초순부터 중순에 각각 최고 성기를 나타내었다.

*H. papariensis*의 암컷과 수컷의 발광양상을 분석하고자 정지발광과 구애발광을 구분하여 조사하였고 각각의 발광지속시간과 발광주기를 구분하여 측정하였다. 수컷의 발광지속시간은 정지발광(0.12초)보다 구애발광(0.17초)에서 1.4배 증가하였으며 암컷의 발광지속시간은 정지발광(0.15초)보다 구애발광(0.19초)에서 1.5배 증가하였다. 발광주기는 수컷에서 정지발광(1.26초)보다 구애발광(1.12초)에서 0.88배 감소하였고, 암컷에서 정지발광(2.99초)보다 구애발

광(1.06초)에서 0.35배 감소하였다.

발광양상에서 발광주파수는 수컷의 정지발광에서 0.8 Hz, 수컷 구애발광에서 0.9 Hz, 암컷의 정지발광에서 0.3 Hz, 암컷의 구애발광에서 0.9 Hz로 각각 나타났다. *H. papariensis*의 발광파장영역은 400 nm에서 700 nm에 이르는 모든 영역에서 확인되었으며 가장 높은 첨두치는 600 nm에 있고 500에서 600 nm 사이의 파장대가 가장 두드러지게 나타났다.

발광양상과 어우러진 교미행동은 Hp system과 같은 결과를 얻었다.

참고문헌

- Ballentyne, L. A. and E. Buck, 1979. Taxonomy and behavior of *Luciola* (*Luciola*) *aphrogeneia*, a new surf firefly from Papua New Guinea. *Trans. Amer. Ent. Soc.* **105**: 117-137.
- Baruah, G. D., 1996. Bioluminescence of fireflies, Purkinje effect and analogy with superconductivity. *Asian J. Phys.* **5**: 379-386.
- Bora, L. and G. D. Baruah, 1990. Nature of the *in vivo* bioluminescence emissions of fireflies. *Gauhati Univ. J. Sci.* **30B**: 277-287.
- Bora, L. and G. D. Brauah, 1991. Bioluminescence emission of few species of fireflies. *Indian J. Phys.* **65B**: 551-557.
- Branham, M. A. and M. D. Greenfield, 1996. Flashing males win mate success. *Nature.* **381**: 745-746.
- Buschman, L. L., 1977. Life-span of two sibling *Photinus* fireflies. *The Florida Entomologist.* **60**: 200.
- Buschman, L. L., 1984. Biology of the firefly *Pyraclonema lucifera* (Coleoptera: Lampyridae). *The Florida Entomologist.* **67(4)**: 529-542.
- Buschman, L. L., 1988. Light organs of immature fireflies (Coleoptera: Lampyridae) as eye-spot/false-head displays. *Coleopterists Bull.* **42**: 94-97.

- Carlson, A. D. and J. Copeland, 1985. Flash communication in fireflies. *Quart. Rev. Biol.* **60**: 415-436.
- Haneda, Y., 1977. Report on experimental process of cultivation of Japanese fireflies *Luciola cruciata* and *L. lateralis*. *Ann. Rept. Yokosuka City Mus.* **23**: 23-26.
- Hess, W. N., 1920. Notes on the biology of some common Lampyridae. *Biol. Bull.*, **38**: 39-76.
- Hopper, K. R., 1999. Risk-spreading and Bet-hedging in Insect population biology. *Ann. Rev. Entomol.* **44**: 535-560.
- John Tyler, 1982-1984. The Ecology and Conservation of the Glow worm, *Lampyrus noticula* (L.) in Britain. *ATALA*. **10-12**: 17-19.
- Kaufmann, T., 1965. Ecological and biological studies on the west African firefly *Luciola discicollis* (Coleoptera: Lampyridae). *Ann. Ent. Soc. Am.* **58**: 414-426.
- Lall, A. B., W. H. Biggley and J. E. Lloyd, 1980. Ecology of colors of firefly bioluminescence. *Sci.* **210**: 560-562.
- Lall, A. B., 1993. Action spectra for the initiation of bioluminescent flashing activity in males of twilight-active firefly *Photinus scintillans* (Coleoptera : Lampyridae) *J. Insect Physiol.* **39**: 123-127.
- Lloyd, J. E., S. R. Wing and T. Hongtrakul, 1989a. Ecology flashing, and behavior of congregating Thai fireflies. *Biotropica*. **21**: 373-376.
- Lloyd, J. E., S. R. Wing and T. Hongtrakul, 1989b. Flash behavior and ecology of Thai *Luciola* fireflies (Coleoptera: Lampyridae). *Florida Entomol.* **72**: 80-85.
- Lloyd, J. E., 1973c. A firefly inhabitant of costal reefs in New Guinea (Coleoptera:Lampyridae), *Biotropica* **5**: 168-174.
- Lloyd, J. E., 1979. Mating behavior and natural selection. *Florida Entomol.* **62**: 17-33.

- Lloyd, J. E., 1981. Mimicry in the sexual signals of fireflies. *Sci. Amer.* **245**: 139-145.
- Matsuda, M. and N. Ohba, 1991. The relationship between the head structure and the communication system in the Japanese fireflies. *Ann. Rept. Yokosuka city Mus.*, **39**: 7-29.
- McLean, M., J. Buck, and F. Hanson, 1972. Culture and larval behavior of *Photuris fireflies*. *Am. Midl. Nat.* **87**: 133-45.
- Ohba, N., 1983. Firefly fauna in Kanagawa prefecture. *Ann. Rept. Yokosuka city Mus.* **29**: 17-19.
- Ohba, N., 1983. Studies on the communication system of Japanese fireflies. *Ibid.* No. **30**. 62p.
- Ohba, N., 1984. Synchronous flashing in the Japanese firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae). *Ibid.* **32**: 23-32.
- Ohba, N., 1988. Genji-firefly. Bunichi-sougou Press, Tokyo. 198pp.
- Ohba, N. H. Suzuki and T. Yamasaki, 1995. Luminescent pattern of Japanese fireflies based on computer analysis. *Ibid.* **43**: 17-24.
- Ohba, N. S. Azuma, K. Nishiyama, Y. Goto, H. Suzuki, Y. Sato, and I. Kawashima, 1994. Morphology, life history and behaviour of the firefly, *Luciola owadai*(Coleoptera:Lampyridae). *Sci. Rept. Yokosuka City Mus.* **42**: 13-26.
- Otte, D., 1972. Simple vs elaborate behavior in grasshoppers: An analysis of communication in the genus *Syrbula*. *Behav.* **42**: 291-322.
- Seber, G. A. F., 1973. *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Griffin, London.
- Williams, F. X., 1917. Notes on the life-history of some North American Lampyridae. *J. New York Entomol. Soci.* **25**: 11-13.
- Yuasa, H., 1937. Description of a new genus of the family Lampyridae (Coleoptera). *Kontyu.* **11**: 107-109.

- Yuma, M. and K. Ono, 1985. Seasonal changes and population estimate of the adult firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera: Lampyridae), along the Biwako canal, Kyoto City. *Sci. Rep. Yokosuka City Museum*, **33**: 1-11.
- Yuma, M., and M. Hori, 1990. Seasonal and age-related changes in the behaviour of the Genji firefly, *Luciola cruciata* (Coleoptera, Lampyridae). *Jap. J. Entomol.* **58**: 863-870.
- 김창환, 남상호, 1981. 한국산 반딧불이의 실태조사와 그 보호 및 관리에 관한 연구. 자연보존연구보고서 제3집, 311-328.
- 大場信義, 1988. 水生のホタル. 昆虫と自然 **23**: 8-13.
- 심하식, 권오길, 2000. 한국산 *Hotaria*속 반딧불이 2종의 고도별 출현 및 분포 양상. 한국생태학회지 **23**: 211-215.
- 심하식, 권오길, 조동현, 최준길, 1999. 한국산 파파리반딧불이의 발광양상, 한국생태학회지. **22**: 271-276.
- 遊磨正秀, 1993. ホタルの水, 人の水. 新評論. 東京 pp 204.
- 中根猛産, 大場信義, 1993. ホタルの飼い方と観察. ハート出版.
- 土居寛暢, 1932. 朝鮮産 螢ノ 一新種パパリボタルニ就テ. 朝博誌 **14**: 63.
- 한국곤충학회, 한국응용곤충학회. 1994. 곤충명명집, 건대출판부. 서울. P. 676.