

점박이응애(*Tetranychus urticae*) 알에 대한 긴털이리응애 (*Amblyseius longispinosus*)의 採食行動

Foraging behavior of *Amblyseius longispinosus* (Acarina: Phytoseiidae)
for *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae) Eggs*

김동순 · 이준호

Dong-Soon Kim and Joon-Ho Lee

ABSTRACT The experiment was conducted to study the foraging behavior of *Amblyseius longispinosus* for eggs of *Tetranychus urticae*. When preys were abundant, *A. longispinosus* repeated a series of foraging process (feeding, after-feeding movement, resting, and searching) The time (Mean±SD) spent for these components were 6.83±1.73, 3.00±1.66, 93.57±30.19, and ~0.00 min., respectively. After-feeding movement was characterized as a complex one-way circular moving path with a slow speed (0.09 mm/sec) and area-restricted. Escaping movement was fast (0.31 mm/sec), more straight in direction, and edge-oriented walking. Positions of prey consumption of *A. longispinosus* were distributed in clump.

KEY WORDS Foraging behavior, moving path, *Amblyseius longispinosus*, *Tetranychus urticae*.

초 록 점박이응애 알에 대한 긴털이리응애의 전반적 채식행동을 연구하였다. 먹이가 충분히 존재할 때, 긴털이리응애는 섭식-섭식후이동-휴식-탐색 등 일련의 과정을 반복했으며, 각각의 시간 소비(평균±표준편차)는 6.83±1.73, 3.00±1.66, 93.57±30.19분이었고 탐색시간은 0분에 가까웠다. 섭식후이동은 이동속도가 느리고(초속 0.09 mm) 한쪽 방향으로 연속하여 회전하는 범위제한적 탐색행동을 보였으며 이탈행동은 속도가 빠르고(초속 0.31 mm) 반응면적의 가장자리를 따라 이동하는 특징을 보였고, 탐색행동은 중간의 특징을 보였다. 또한 긴털이리응애의 섭식위치는 집중분포를 따랐다

검색어 채식행동, 이동경로, 긴털이리응애, 점박이응애

자연환경내에서 포식자가 이용할 수 있는 먹이(피식자)는 일반적으로 크기나 질의 차이가 많은 개체들이 혼재하고, 환경의 이질성으로 인하여 모자이크상과 같은 Patch 분포를 보이는 경우가 많다. 이러한 환경조건에 처한 포식자는 에너지 섭취율을 극대화하는 방향으로 채식행동(採食行動: foraging behavior)을 취하게 되는데, 이것은 에너지 효율측면에서 가장 이득을 많이 줄 수 있는 크기나 질의 먹이 및 장소 선택과 가장 효과적인 탐색행동(searching behavior)의 선택으로 나타난다(Krebs 1978). 포식자의 탐색행동은 피식자의 밀도 및 분포에 따라 달라지는 것으로 알려져 있다. 즉 피식자가 집중분포를 하는

경우에는 섭식후 이동속도를 늦추고 방향전환 횟수가 증가하는 범위제한적 탐색행동(area restricted searching behavior)을 보이고 분포변화에 따라 탐색경로(searching path)를 수정하는 행동을 보인다(Pyke et al. 1974, Smith 1974, Eveleigh & Chant 1982).

포식성 응애의 경우 포식효율(또는 피식자와의 조우율)은 포식자가 움직이는 이동경로(walking path 또는 moving path)의 영향을 많이 받는다(Sabelis 1981). 그것은 포식성 응애의 먹이탐색 및 이동과정이 감각기 역할을 하는 앞다리의 연속적인 운동에 의한 물체의 감지에 의존하고 또한 한 지점에서 주변을 감지할 수 있는 면적은 좌우로 몸을 움직이는

서울대학교 농업생명과학대학 농생물학과 곤충학 전공(Div. of Entomology, Dept of Agricultural Biology, College of Agriculture and Life Sciences, Seoul National University)

*이 연구는 과학재단 연구비 지원에 의한 결과의 일부임(과제번호 91-07-00-06)

범위와 앞다리가 도달할 수 있는 거리로 제한되기 때문이다(Sabelis & Dicke 1985) 따라서 포식성 응애의 이동경로는 그들을 피식자 무리(pre colony)에 계속 머물게 하거나 먹이가 없을 경우 다른 곳으로 이동하도록 하는데 영향을 많이 준다.

긴털이리응애는 현재까지 우리나라 사과원에서 알려진 점박이응애 친적중 우점종이며 점박이응애에 대한 생물적방제 이용 가능성이 제시된 바 있다(이 1990). 그러나 긴털이리응애의 실용화를 위해 필요한 점박이응애와 긴털이리응애의 상호작용에 대한 연구는 부족한 상태이며 특히 긴털이리응애의 채식행동에 대해서는 연구된 바가 없다 Kim & Lee(1993)는 점박이응애 알의 공간분포 차이에 따른 긴털이리응애의 기능반응 연구에서 알이 집중분포 할 때 긴털이리응애의 탐색률이 높고 잔류시간이 길어지는 현상을 제시하고, 이에 는 긴털이리응애의 포식행동 특성이 관여하고 있을 것임을 추론하여 긴털이리응애의 채식과정 중 어느 한 공간에 머물거나 떠나는 행동은 그들의 이동경로로써 구체화 할 수 있음을 시사하였다. 따라서, 본 연구는 긴털이리응애의 채식행동과 관련한 이동경로 및 포식위치의 분포 등의 분석을 통하여 점박이응애 알에 대한 긴털이리응애의 채식행동 특성을 밝히고자 수행하였다.

재료 및 방법

이 실험에 이용된 점박이응애와 긴털이리응애 그리고 강낭콩은 Kim & Lee(1993)의 방법으로 준비하였다.

긴털이리응애 채식행동의 구성요소 및 이동경로

채식행동의 구성요소 : 기본 실험장치는 페트리디쉬(직경 9 cm, 높이 1.4 cm)에 물을 적신 스폰지를 깔고 4×4 cm로 자른 강낭콩잎을 엮어서 놓은 다음 점박이응애 암컷성충을 가는 붓으로 옮겨서 산란시키고, 24시간후 제거하여 알이 150개 되도록 하므로써 준비되었다. 이러한 실험장치를 12개 준비한 후 긴털이리응애 암컷성충(최종탈피후 2~3일 된 것)을 각각 1마리씩 접종하고 6시간동안 연속적으로 해부현미경하에서 관찰하면서 알섭식시간, 섭식후 이동시간, 휴식시간 등을 각각 기록하였다. 충분한

먹이밀도조건을 제공하면 탐색시간이 거의 0이되고 탐색행동을 제외한 모든 행동요소를 파악할 수 있기 때문에 150개의 알 밀도를 선택하였으며, 이것은 긴털이리응애의 점박이응애 알밀도에 대한 기능반응 실험에서 알 밀도가 80일 때 곡선이 평행에 도달했다는 결과(Kim & Lee 1993)에 근거하였다 탐색행동에 대한 조사는 아래의 이동경로 조사에서 수행하였다.

이동경로 : 이동경로 작성은 실험시작 6시간 후에 하였다. 페트리디쉬 위에 유리판(두께 2 mm)을 깔고 긴털이리응애의 이동에 따라 눈의 각을 수직으로 유지하면서 5분동안 섭식후경로, 탐색경로, 이탈경로에 해당하는 이동경로를 작성했다. 섭식후경로는 1개의 알을 섭식한 직후 이동경로이며, 탐색경로는 긴털이리응애가 휴식상태에 있을 때 주위의 모든 알을 제거한 상태에서 섭식을 위해 행동을 재개한 10분 이내 이동경로이고, 이탈경로는 모든 알을 제거한 상태에서 행동을 재개한 1시간 이후의 이동경로이다. 탐색경로는 포식자가 한 지점에서 새로운 먹이를 찾기까지의 경로를 의미하므로 긴털이리응애와 같이 섭식후 휴식을 취하다가 새로운 먹이를 찾아가는 경우, 휴식을 끝낸후 짧은 시간내의 이동은 탐색경로로 판단하였다. 이탈경로는 예비실험결과 먹이가 존재하지 않는 조건(4×4 cm 강낭콩잎)에서 약 40~60분이면 긴털이리응애가 그 공간을 이탈하기 시작하므로 적어도 1시간 이후의 이동경로는 이탈경로로 판단하였다 경로작성에 이용된 도구는 0.5 mm 일반용 펜이었으며, 실험기간 동안 특별한 조명은 하지 않았다. 이동경로를 30초 간격으로 표시하면서 각 해당 행동을 3개의 실험장치에서 작성하였다.

이동경로 분석

이동속도 : 이동속도는 투명한 1 mm 방안트레싱지를 이동경로 그림 위에 겹쳐놓고 Frasz(1974)가 사용한 $V = \mu \cdot n \cdot s / t$ 식으로 추정하였다 여기서 V: 이동속도, L: 상수, n: 이동중 건너간 격자수, s: 격자 한번의 길이, t: 시간(초)을 의미한다.

방향전환 횟수 : Eveleigh & Chant(1982)가 분석했던 방법과 같이 출발점에서 긴털이리응애의 이동경로 방향으로 직선을 그어 첫번째 기준선을 잡은

Table 1. The components of overall foraging behavior of *A. longispinosus* and time (min) spent for each component

Feeding	Movement After-feeding	Resting	Handling time ^a	
			Observed	Expected ^b
6.83± 1.73	3.00± 1.66	93.57± 30.19	102.83± 31.16	97.98± 11.73

The values are Mean±SD; Sample sizes are 12 to 21

^aThe time taken by the predator to pursue, capture, kill, eat and digest prey (feeding+after-feeding movement+resting time).

^bHandling time was estimated by random predator equation (Kim & Lee 1993)

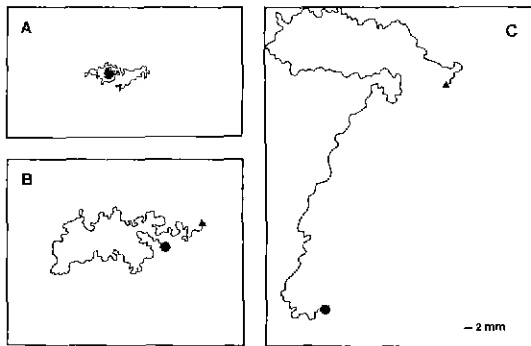


Fig. 1. Typical examples of the moving path (• start, →end) of adult females of *A. longispinosus*. (A) moving path after feeding (right after feeding), (B) moving path in searching (within 10 minutes after searching was resumed on the arena where all eggs were removed), and (C) moving path in escaping (1 hour after searching was resumed on the arena where all eggs was removed).

다음 이 기준선과 이동경로가 서로 분리되는 지점에서 다시 두번째 기준선을 긋는 방법으로 30초간 이동경로에 대하여 연속적으로 기준선을 작성했다. 방향전환 횟수는 총 기준선 수 -1로 하였다. 방향전환 중 바로 앞의 기준선과 비교해서 현재의 기준선이 왼쪽에 위치하면 왼쪽방향전환(L), 오른쪽에 위치하면 오른쪽방향전환(R)으로 취급하였다. 또한 R과 L의 차에 대한 절대값(|R-L|)으로 이동경로의 특성을 분석하였다. 즉 0에 가까운 값일수록 좌우로의 방향전환은 임의적이어서 직선적인 방향으로 움직이고, 큰 값일수록 한쪽으로의 회전수가 많아 보다 복잡한 형을 나타내는 것으로 판단하였다

포식위치의 분포

페트리디쉬에 물을 적신 스폰지를 깔고 4×4 cm로 자른 강낭콩잎을 얹어서 올려 놓고 이를 다시 1×1 cm 세구로 나눈 다음 각 세구에 10개의 접박이용에 알을 접종한 실험장치를 7개 마련하였다. 여기에 긴털이리응애 성충암컷(최종탈피후 2~3일 된 것)을 각각 1마리씩 접종하고 25±1℃, 50~60% RH, 16 L:8D 광조건하에서 24시간 방치하였다. 24시간후 포식수에 대한 세구의 빈도수를 분류하여 부의이항 분포의 적합성을 Ludwig & Reynolds(1988)의 방법을 이용하여 검정하였다.

결 과

먹이가 충분한 조건에서 긴털이리응애의 전반적 채식행동은 섭식-섭식후이동-휴식-탐색의 과정을 되풀이 하였다. 표 1은 긴털이리응애의 전반적 채식행동의 구성요소와 그 시간소비를 나타낸 것으로 대부분의 시간을 휴식으로 이용하였다. 또한 직접관찰에 의하여 얻어진 처리시간(handling time)은 약 102분으로써 Random predator equation(Royama 1971, Rogers 1972)에 의한 추정값(Kim & Lee 1993)과 일치하였다.

긴털이리응애의 전형적인 이동경로를 보면 그림 1과 같다. 전체적으로 볼 때 알 섭식직후 이동경로(섭식후경로)는 작은 공간을 복잡하게 움직이는 형태이고, 알 제거 10분내 이동경로(탐색경로)는 보다 큰 범위의 원을 그리면서 움직이는 형이었으며, 알 제거 1시간후 이동경로(이탈경로)는 반응면적(arena)을 전체적으로 이용하는 형으로 이동경로가 직선적이고 반응면적의 경계에 제한을 받았다. 표 2는 각 이동경로의 차이점을 속도와 방향전환 횟수, |R-L| 등의 매개변수(parameter)를 이용하여 분석한

Table 2. Analysis of moving path of adult female *A. longispinosus*

	Moving path after feeding	Moving path in searching	Moving path in escaping
Movement(mm/sec)			
Speed	0.09±0.02	0.16±0.05	0.31±0.09
Length/30 sec	2.57±0.57	4.72±1.57	9.35±2.60
Turns/30 sec(number)			
R+L ^a	3.19±0.73	7.85±3.37	7.93±1.64
R-L ^b	1.62±1.14	0.95±0.72	0.82±0.73

The values are Mean±SD; Sample sizes are 30

^aTotal number of Right and Left turns; ^bThe absolute values of right turns minus left turns

Table 3. The frequency table of consumed eggs per subunit

x	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
F(x)	67	17	12	9	2	2	1	1	0	1

x=The number of killed eggs per subunit; F(x)=Frequency of subunits having x=0, 1, 2, 3...

Table 4. The chi-square test statistics, and negative binomial probability, P(x), for number(x) of consumed eggs per subunit

Probability	Observed value F(x)	Expected value E(x)	(F(x)-E(x)) ² / E(X)
P(0)=0.5893 ^a	67	67.0085	0.0000
P(1)=0.1826	17	20.4501	0.5821
P(2)=0.0903	12	10.1099	0.3541
P(3)=0.0503	9	5.6375	2.0056
P(4)=0.0296	2	3.3178	0.5224
P(5)=0.0489	5	5.4762	0.0414
			$\chi^2=3.5056^{ns}$

^{ns}p>0.1, df=3; ^ap(x)=[$\mu/(\mu+k)$]^x·{(k+x-1)!/[x!(k-1)!]}·[1+($\mu+k$)]^{-k} where μ is estimated from sample mean and k is measure of the degree of clumping (Ludwig & Reynolds 1988)

결과이다. 속도의 경우 섭식후경로, 탐색경로, 이탈경로 각각 0.09, 0.16, 0.31 mm/sec로 이탈경로에서 빨랐다. 또 30초동안의 방향전환 횟수는 섭식후경로에서 적었으며(3.19회), 탐색경로와 이탈경로는 비슷한 값(각각 7.85, 7.93)을 보였다. 방향전환의 대칭성을 나타내는 |R-L|은 탐색경로와 이탈경로의 경우 각각 평균 0.95, 0.82였으나 섭식후경로에서는 1.62로써 이동중 어느 한쪽방향으로 연속적인 방향

전환을 하고 있음을 보여주었다.

포식위치의 분포분석에서 표 3은 포식수에 대한 세구의 빈도수를 나타낸 것으로 포식수가 0인 빈도수가 많은 부분을 차지하고 있어 긴털이리움에는 한 지점에서 집중적으로 먹이를 포식하고 있음을 보여주고 있다. 포식위치의 분포도 부의이항분포를 보여($\chi^2=3.5056$, df=3) 집중분포를 나타냈다(표 4).

고 찰

긴털이리움에는 먹이가 충분히 존재할 때 섭식-섭식후이동-휴식-탐색이라는 연속적인 행동을 반복하나 탐색시간은 거의 0에 가까워 대부분을 휴식으로 이용하고 있었다. 휴식은 암컷성충에 있어서 산란을 위한 준비과정이나 에너지 축적시간으로 생각된다. 섭식후이동에 있어서 섭식한 위치를 반복적으로 회전하는 행동은 긴털이리움에를 일정 범위내에 유지시키는 결과를 낳아 집중분포의 기능반응(Kim & Lee 1993)에서 보듯이 이출을 지연시키며 또한 성공적으로 인접한 알을 포식할 수 있도록 해주는 것으로 생각된다.

일반적으로 활동적으로 먹이를 찾는 포식자는 단위시간당 최적의 에너지 섭취율을 얻거나, 먹이발견

을 및 포식효율을 높일 수 있는 행동기작을 취한다(Krebs 1978). 이와 같은 관점에서 긴털이리응애의 채식행동을 다음과 같이 분석할 수 있다. 섭식후이동과 같이 한쪽방향으로 회전하여 그 주위에 머무르면서 복잡한 경로를 만드는 행동(범위제한적 탐색 행동)은 긴털이리응애의 대표적 먹이인 점박이응애가 한잎내에서도 집중분포를 하고 있다는 사실로 볼 때 이에 대한 적응기작으로 생각할 수 있다. 또한 자연상태에서 피식자는 환경의 이질성 때문에 집중분포를 하고 있으므로, 1마리의 피식자를 섭식한 후 이런 행동기작은 포식자가 선택할 수 있는 가장 유용한 전략이라 할 수 있으며, 많은 포식성곤충 및 조류 등에서 범위제한적 탐색행동이 보고되고 있다(Smith 1974, Cook & Hubbard 1977, Zach & Falls 1977). 탐색경로는 한쪽방향으로 연속하여 회전하지 않고 비교적 넓은 공간을 이용하여 원형을 그리며 이동하고 있는데, 이는 한쪽방향으로 연속적인 회전을 하지 않기 때문에 보다 넓은 공간을 탐색할 수 있으며, 방문했던 곳을 다시 찾아가는 낭비를 줄일 수 있는 효율성을 갖고있다(Pyke et al. 1977). 이탈경로는 빠른 속도로 반응면적을 전체적으로 이용하며 특히 반응면적의 가장자리를 따라 이동하는 특징을 갖고 있는데, 이와 같은 특징은 긴털이리응애가 먹을 것이 없는 어느 공간(잎)에 속해있을 때 다른 곳으로 이탈하는 성공률을 높이는 행동으로 보인다(Sabelis & Dicke 1985) 또 Smith(1974)는 피식자가 집중 또는 임의분포시에는 포식자가 범위제한적탐색을 보이나 균일분포시에는 탐색행동이 달라졌으며, Eveleigh & Chant(1982)도 피식자의 분포에 따라 포식자는 탐색행동을 변화시켜 포식효율을 증대시킨다고 보고하고 있는데, 긴털이리응애도 3가지의 이동경로를 통해서 볼 때 주위의 조건에 따라 행동을 변화시켜 포식효율을 높이는 것으로 보인다

포식위치의 분포가 집중분포를 따르는 원인은 앞에서 언급했던 범위제한적 탐색행동과 섭식위치와 휴식위치가 일치하는 특성이 관련되어 있다. 정상적인 긴털이리응애는 연속적으로 알을 섭식하지 않으며 보통 1개(가끔 2개)씩의 알을 섭식하면서 섭식-섭식후이동-휴식-탐색의 과정을 반복한다. 그러므로 섭식후이동은 2개 이상의 알을 연속적으로 섭식할

때는 인접한 먹이를 쉽게 발견하도록 하여 포식위치가 집중분포를 따르도록 하며, 또한 1개의 알을 섭식했을 때는 섭식주위에서 휴식 위치를 정하도록 하는 것으로 보인다 실제 51회의 관찰 중 34회, 즉 65%가 3mm반경의 범위에서 일치성을 보여 주었다 그리하여 휴식후 다시 탐색에 나설 때 피식자가 집중분포를 하고 있으면 쉽게 포식할 수 있어 포식위치를 집중적으로 만든다.

이상의 결과를 통해서 볼 때 긴털이리응애의 채식행동은 비임의적(non random)이며 피식자의 집중분포에 잘 적응되어 있는 것으로 판단되고 또한 직면한 상황에 따라 이동경로를 수정하여 먹이의 발견효율을 증대시키는 것으로 보인다. 이 실험에서는 탐색행동이 이탈행동으로 전환되는 임계시간에 대한 정량적인 결과를 얻지는 못했지만, 피식자의 밀도가 아주 낮거나 피식자와의 거리가 멀어서 일정한 시간내에 피식자를 발견하지 못하면 행동양식이 이탈행동의 양상으로 바뀌어서 결국 그 공간(잎 또는 구역)을 떠나는 결과를 낳는다고 생각된다. 이와 같은 특성은 이론적으로 중요한 의미를 갖고 있어서, 피식자 밀도가 높은 공간으로의 집중반응을 일으키는 원인이 될 수 있으며 산적작용과 함께 시스템의 안정에 중요한 요소가 될 수 있을 것이다(Sutherland 1983, Free et al. 1977).

인 용 문 헌

- Cook, R. M. & S F Hubbard 1977. Adaptive searching strategies in insect parasites. *J Anim. Ecol.* **46**: 115-125
- Eveleigh, E S. & D A. Chant 1982 The searching behavior of two species of phytoseiid mites, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Hennot and *Amblyseius degenerans*(Berlese), in relation to the density and distribution of prey in an homogeneous area (Acarina: Phytoseiidae). *Can. J. Zool.* **60**: 648-659.
- Fransz, H G. 1974 The functional response to prey density in an acanthe system Wageningen: Centre for agricultural publishing and documentation. 143pp
- Free, C. A., J. R. Beddington & J A. Lawton. 1977. On the inadequacy of simple models mutual interference for parasitism and predation *J. Anim. Ecol.* **46** 543-554
- Kim, D. S. & J. H Lee 1993 Functional response

- of *Amblyseius longispinosus* (Acarina: Phytoseiidae) to *Tetranychus urticae* (Acarina: Tetranychidae): effects of prey density, distribution, and arena size. *Korean J. Appl. Entomol.* **32**: 61-67.
- Krebs, J. R. 1978. Optimal foraging: Decision rules for predators pp. 23-63. In: G. A. Clark(Ed.), *Behavioural ecology: an Evolutionary approach*. Blackwell, Oxford.
- 이순원. 1990. 사과원 해충상과 응애류 종합관리에 관한 연구. 서울대학교 농학 박사학위 논문. 87pp.
- Ludwig, J. A. & J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: A primer on methods and computing*. pp 337. John Wiley & Sons, New York.
- Pyke, G. H., H. R. Pulliam & E. L. Chamov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* **52**: 137-154.
- Rogers, D. J. 1972. Random search and insect population models. *J. Anim. Ecol.* **41**: 369-383.
- Royama, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism. *Res. Popul. Ecol. Suppl.* **1**: 1-91.
- Sabelis, M. W. 1981. Biological control of two-spotted spider mites using Phytoseiid predator. Part I: Modelling the predator-prey interaction at the individual level Wageningen: Centre for agricultural publishing and documentation. 242pp.
- Sabelis, M. W. & M. Dicke. 1985. Long-range dispersal and searching behavior. pp 141-160. In: W. Hele and M. W. Sabelis(Eds.), *Spider Mites Their Biology, Natural Enemies and Control Vol. 1B*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Smith, J. N. M. 1974. The food searching behavior of two European thrushes. I. Description and analysis of search patches *Behaviour* **48**: 276-302.
- Sutherland, W. J. 1983. Aggregation and the 'Ideal Free' distribution *J. Anim. Ecol.* **52**: 821-828
- Zach, R. & J. B. Falls. 1977. Influence of capturing a prey on subsequent search in the ovenbird (Aves: Parulidae). *Can. J. Zool.* **55**: 1985-1989.

(1994년 1월 21일 접수)