

## 논 생태계에 서식하는 생물과 긴꼬리투구새우가 분비한 화학물질이 물벼룩의 생활사와 형태에 미치는 영향

나금환 · 한은진 · 원두희<sup>1</sup> · 김정희 · 정주리 · 김현우\*

순천대학교 환경교육과, <sup>1</sup>(주)생태조사단 부설 두희생태연구소

**Life History and Morphological Responses of *Daphnia similis* against Chemical Compounds Exuded by Various Cohabiting Animals and *Triops longicaudatus* in the Rice Paddy Ecosystem. La, Geung-Hwan, Eun-Jin Han, Doo Hee Won<sup>1</sup>, Jeong-Hui Kim, Jyoo-Ri Jeong and Hyun-Woo Kim\* (Department of Environmental Education, Suncheon National University, Suncheon 57922, Korea; <sup>1</sup>Doohee Institute of Ecological Research (DIER), Korea Ecosystem Service Inc., Seoul 08506, Korea)**

**Abstract** The aim of this study was to assess the interaction between *Daphnia similis* and various organisms related to the rice paddy ecosystem. We selected several organisms that are likely to prey on *D. similis* and evaluate predation rate as well as responses of *D. similis* to the chemical compounds exuded by these organisms. As a result of predation experiment, larval dragonfly (*Anax parthenope*) and *Triops longicaudatus* were clearly shown decreasing abundances of *D. similis*. Especially, *Triops longicaudatus* was observed higher feeding rates on *D. similis* than larval dragonfly. Chemical compounds from the vertebrates such as fish (*Misgurnus anguillicaudatus*, *Pseudorasbora parva*, *Micropterus salmoides*) and tadpole of frog (*Rana nigromaculata*) did not affect the life history of *Daphnia*. However, a potential predatory fish *P. parva* induced significantly longer tail spine in *Daphnia*. In addition, among the invertebrates (*T. longicaudatus*, *A. Parthenope*, *Micronecta* spp., *Palaemon paucidens*), chemical compounds exuded by *T. longicaudatus* induced shorter body and significantly longer tail spine in *D. similis*.

**Key words:** *Daphnia similis*, rice paddy, invertebrates, vertebrates

### 서 론

논은 인공적인 습지로서, 친환경 농업에 대한 관심과 독특한 하나의 생태계라는 인식이 증가하면서 서식 생물과 기능에 대한 연구가 활발해지고 있다(Saito *et al.*, 2005; Han *et al.*, 2013). 논 생태계의 가장 큰 특징은 반복되는 담수와 건조로, 일반적으로 봄철 모내기부터 추수 이전까

지 담수화된 상태가 유지된다. 이러한 특성으로 인해 척추동물보다는 건조에 내성이 있는 휴면란을 낳는 물벼룩류(cladocerans) 및 패충류(ostracods)와 같은 갑각류, 깔따구류(chironomids)와 같이 일시적으로 수서생활을 하는 수서곤충의 유생 그리고 물방개류(dytiscids)를 포함하는 비행이 가능한 곤충류 등 무척추동물의 다양성이 높으며 이들을 중심으로 한 먹이사슬이 형성된다(Han *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2012). 국내 논 생태계에서 흔히 발견되는 무척추동물 중 하나인 물벼룩류는 전형적인 여과섭식자로 유기물 입자와 식물플랑크톤 등을 먹고 다양한 포식자의 먹이원으로 활용되어 논 생태계의 먹이사슬에서 중요한 역

Manuscript received 29 October 2015, revised 14 December 2015, revision accepted 15 December 2015  
\* Corresponding author: Tel: +82-61-750-3384, Fax: +82-61-750-3380, E-mail: hwkim@suncheon.ac.kr

할을 한다(Shapiro, 1980; Kim *et al.*, 2012).

논 생태계에서 물벼룩의 잠재적인 포식자로 물방개류와 잠자리류 유충 등이 있으며 특히 긴꼬리투구새우(*Triops longicaudatus*)는 일시적으로 형성되는 수환경에 적응한 생물로 유기농법을 하는 국내 일부 논에서 서식이 확인되고 있다(Burks *et al.*, 2001; Lundkvist *et al.*, 2003; Kwon *et al.*, 2010). 긴꼬리투구새우는 서식처가 담수화되어 있는 짧은 기간 동안 성체로 존재하며, 생산된 알은 겨울을 나고 이듬해부터 물과 온도 등의 조건이 갖추어지면 부화하는 것으로 알려져 있다(Scott and Grigarick, 1979). 열악한 환경을 회피하기 위한 휴면은 일시적인 서식처에 분포하는 무척추동물에게서 흔히 나타나며, 이러한 생활 방식은 서식처를 공유하고 있는 물벼룩류와도 일치한다(Pijanowska and Stolpe, 1996; Brendonck and De Meester, 2003; Alekseev *et al.*, 2007). 더욱이 성체가 된 긴꼬리투구새우류는 일부 종을 제외하고 잡식 또는 포식성향을 나타내므로 물벼룩류의 실질적인 포식자로 작용할 가능성이 높다(Pont and Vaquer, 1986; Dumont and Negrea, 2002). 유럽에 분포하는 긴꼬리투구새우의 근연종인 *T. cancriformis*는 장내용물 분석 결과 사상 조류, 유기물 입자, 동물 및 식물성 먹이, 태형동물의 휴면아 등을 먹는 것으로 밝혀졌으며 동물성 먹이의 경우 물벼룩류와 요각류가 대부분을 차지한다(Boix *et al.*, 2006). 긴꼬리투구새우류는 부화 후 수 주에 걸쳐 일차적으로 저토의 유기물을 먹는 것으로 알려져 있으나 성장하면서 주변의 무척추동물 또한 포식하는 경향이 있어 파리류나 모기류 개체군에 큰 영향을 미친다(Dodson and Frey, 1991; Fry *et al.*, 1994; Walton, 2001).

포식은 수생태계에서 군집구조를 결정짓는 중요 요소로 피식자와 포식자 간의 다양한 반응을 수반한다(Black and Hairston, 1988; Brucet *et al.*, 2005). 포식성 무척추동물 또는 어류의 포식압에 노출된 물벼룩류는 성체가 되기까지의 시간, 새끼의 수와 같은 생활사의 변화나 꼬리 가지, 몸통 크기, 몸 표면의 돌기 등과 같은 형태의 변화를 나타낸다(Laforsch and Tollrian, 2004; Petrusek *et al.*, 2009). 이러한 방어반응은 포식자에게서 기원한 화학물질이 존재할 때만 일어나는 유도방어의 형태를 가지며, 피식자의 생존율 증가로 인해 먹이사슬 전반의 에너지 흐름에 큰 영향을 미치기도 한다(Dodson, 1974; Lass and Spaak, 2003; Sakamoto *et al.*, 2015). 논 생태계에 대한 관심에도 불구하고, 학술적 접근은 서식하는 종다양성의 측면에서 활발하게 이루어지고 있는 반면, 담수화된 기간에 집중적으로 발생하는 수서생물 간의 상호작용에 대한 연구는 거의 없는 실정이다. 이에 따라 본 연구에서는 논 생태계에 서식하는

피식자인 물벼룩에 대한 긴꼬리투구새우, 왕잠자리 유충 그리고 참개구리 올챙이의 포식 정도를 밝히고, 화학적인 상호작용이 가능한 잠재적인 포식자들이 분비하는 화학물질에 대해 물벼룩이 나타내는 생활사 및 형태변화를 평가함으로써 논에서 형성되는 먹이사슬과 생물들 간의 상호작용에 관한 정보를 제공하고자 한다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험동물 및 서식처

본 실험에 사용된 물벼룩은 경남 고성군 나선리의 친환경 논(북위 35°07'16.1" 동경 128°18'51.7")에서 분리한 *Daphnia similis* 클론을 사용하였다. 현장 채집 당시, 논에는 *D. similis* 이외에 *Moina* spp.와 같은 지각류뿐 아니라 패충류, 풍년새우(*Branchinella kugenumaensis*) 등이 서식하고 있었다. 물벼룩이 서식하는 논에는 상류의 선동저수지에서 기원한 개천천의 물이 인공수로를 통해 봄부터 여름까지 간헐적으로 유입된다. 논 생태계의 물벼룩 서식환경을 고려하여 논에 함께 서식하는 생물(긴꼬리투구새우; *T. longicaudatus*, 꼬마물벌레류; *Micronecta* spp., 왕잠자리 유충; *Anax parthenope*, 참개구리 올챙이; *Rana nigromaculata*)와 인근 하천 및 저수지에 서식하는 생물(줄새우; *Palaemon paucidens*, 미꾸리; *Misgurnus anguillicaudatus*, 참붕어; *Pseudorasbora parva*, 큰입배스; *Micropterus salmoides*)을 실험 대상으로 하였다. 긴꼬리투구새우의 경우 생태조사단 부설 두희생태연구소에서 증식된 개체를 사용하였다. 나머지 생물들은 각 생물의 서식처에서(Table 1) 소형 뜰채 또는 족대를 사용하여 채집하였으며 큰입배스의 경우 실험실에서 사육 중인 개체를 사용하였다.

### 2. 물벼룩 포식 실험

왕잠자리 유충, 참개구리의 올챙이 그리고 긴꼬리투구새우(각 종의 크기는 Table 1을 참고) 1개체씩을 각각 500 mL의 M4 배지(Elendt, 1990)가 담긴 투명 플라스틱 용기(가로 18 cm, 세로 11 cm, 높이 11 cm)에 각각 넣고 10분간 순치하였다. 생후 5일간 실험실에서 배양한 물벼룩 10개체씩을 순치된 논생물이 들어있는 용기에 넣고 총 6시간 동안 1시간 간격으로 살아있는 물벼룩의 개체 수를 관찰하여 실질적인 상호작용 여부와 포식률을 파악하였다. 포식 실험은 실온에서 수행되었으며 각 생물별로 5회 반복하였다.

**Table 1.** Test organisms and concentrations of their chemical compounds on the *D. similis*. Size indicates total length of body, and in the case of *P. paucidens*, length of antenna was excluded. Asterisks indicate the animals for predation experiment.

Type	Treatment species	Habitat	Size (mm)	Test concentration (ind. L <sup>-1</sup> )
Vertebrate	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	Stream	65~70	0.1
	<i>Pseudorasbora parva</i>	Stream	45~50	0.5
	<i>Micropterus salmoides</i>	Reservoir	150	0.1
	<i>Rana nigromaculata</i> tadpoles*	Rice paddy	30	0.1
Invertebrate	<i>Triops longicaudatus</i> *	Rice paddy	40~45	0.1
	<i>Micronecta</i> spp.	Rice paddy	2~3	10
	<i>Anax parthenope</i> larvae*	Rice paddy	20~25	10
	<i>Palaemon paucidens</i>	Stream	30~35	0.1

### 3. 척추동물 및 무척추동물의 화학물질 처리

무척추 및 척추동물에서 기원한 화학물질이 물벼룩에게 미치는 영향을 파악하기 위해 선택된 생물들을 M4 배지에 각각 넣고 폭기하며 24시간 동안 노출시킨 후 GF/F로 여과하여 각 종이 분비한 화학물질을 포함하는 처리수를 준비하였다. 처리수는 분주 후 냉동보관 하였으며, 매일 해동 후 M4 배지로 희석하여 물벼룩에게 처리하였다(Table 1). 실험은 2회에 걸쳐 수행되었으며 척추동물 처리수에 대한 반응을 관찰하는 첫 번째 실험에는 어미 *D. similis*들이 첫 배에 낳은 새끼들을, 무척추동물 처리수에 대한 반응을 보는 두 번째 실험에는 넷째 배에 낳은 새끼들을 사용하였다. 어미 암컷들은 새끼였을 때부터 500 mL 비커에 20~30 개체씩 넣어 배양하였으며, 성장 속도가 유사하여 탈피 주기에 큰 차이가 없는 개체들을 매일 배지교환 시 선별하는 방법으로 크기와 산란 주기의 차이를 최소화하였다. 두 실험 모두 선별된 어미들이 생산한 생후 6시간이 경과하지 않은 새끼 물벼룩들을 사용하였고, 대조구(M4 배지) 및 각각의 처리수별로 15 반복구(15 개체)를 설정하였다. 물벼룩들은 1개체씩 100 mL 플라스틱 비커에서 성체가 될 때까지 배양되었으며(20°C, 12L:12D) *Chlorella vulgaris*를 사용하여 탄소량이 2.5 mg L<sup>-1</sup>로 조절된 M4 배지 및 각각의 처리수로 교환하여 주었다. 실험 시작 4일 후부터 12시간 간격으로 성체 유무를 확인하였으며 성체가 되어 배란한 개체는 즉시 수크로스 포르말린(Haney and Hall, 1973)으로 고정하고 생활사 변화(첫 배란까지 걸린 시간과 알 수)를 파악하였다. 그 밖에 현미경(Zeiss, Axiovision ver. 4.8)을 사용하여 형태 변화와 관련된 특성(체장; 머리 끝부터 꼬리 가시의 기부까지, 극장; 꼬리 가시의 기부부터 끝까지 그리고 상대극장; 꼬리 가시가 전체 몸 길이에서 차지하는 비율)을 측정하였다. 대조구와 처리구 간의 생활사 및 형태적 특성의 차이는 일원분산분석(SPSS ver. 22)을 활용하여 평가하였다.

## 결 과

### 1. 논 생태계 생물의 물벼룩 포식

섭식 실험 결과 왕잠자리 유충과 긴꼬리투구새우가 단 시간 내에 높은 비율로 물벼룩을 포식하는 것으로 나타났다. 왕잠자리는 실험 시작 1시간 후에 물벼룩의 78%를 포식하였으며, 2시간 후에 80%의 최고 포식률을 나타냈다(Fig. 1). 긴꼬리투구새우는 1시간 후에 84%, 2시간 후에 86% 그리고 3시간 후에는 98%로 실험에 사용된 논생물 중 가장 높은 물벼룩 포식률을 나타냈다. 참개구리의 올챙이에 의한 물벼룩 포식 효과는 미미하여 실험 종료 시점인 3시간 후에도 2%의 낮은 포식률을 유지하였다(Fig. 1). 높은 포식률을 나타낸 두 포식자 중 잠자리 유충은 움직임이 없이 근처로 다가오는 물벼룩을 포식하였던 반면, 긴꼬리투구새우는 실험 용기 안을 활발하게 헤엄쳐 다니며 마주치는 물벼룩을 적극적으로 포획하는 행동적 특징을 나타냈다.

### 2. 척추동물 및 무척추동물의 화학물질 처리

물벼룩은 논 생태계와 연관성이 있는 여러 척추동물(어류 및 양서류)의 화학물질에 대해 생활사 상의 뚜렷한 변화를 보이지 않았다. 성체가 되기까지 걸린 시간은 대조구가 102시간이었으며 미꾸리, 참붕어, 큰입배스 그리고 올챙이 화학물질 처리구도 모두 98~100시간으로 거의 유사한 시간대를 나타냈다. 첫 배에 배란한 물벼룩의 평균(n=15) 알 수의 경우 대조구(9.9)와 큰입배스(10.5)는 거의 동일한 수준이었다. 미꾸리(14.9), 참붕어(14.3) 그리고 올챙이(15.3)에서 상대적으로 많은 알 수를 나타냈으나 통계적 유의성은 관찰되지 않았다(Fig. 2, Table 2). 생활사와 달리 물벼룩은 어떤 생물이 분비한 화학물질인가에 따라 뚜렷하게 다른 형태 반응을 보였다. 물벼룩의 체장은

대조구(2,262 μm)가 전체 실험군 중 가장 작았으며 올챙이(2,369 μm) 및 큰입배스(2,382 μm)의 화학물질 처리구

는 대조구에 비해 다소 큰 체장을 나타냈다. 특히 미꾸리(2,403 μm)와 참붕어(2,444 μm)의 화학물질을 처리하였을 때 대조구에 비해 뚜렷하게 큰 체장이 관찰되었으며, 참붕어 처리구의 경우 통계적 유의성을 나타냈다. 극장은 대조구(663 μm)에서 가장 짧았고, 올챙이(684 μm)와 미꾸리(691 μm)의 화학물질 처리구도 대조구와 유사한 수준이었다. 이와 달리 큰입배스(736 μm)와 참붕어(754 μm) 화학물질 처리구는 상대적으로 긴 극장을 나타냈으며, 이 중 참붕어 처리구는 유의적인 차이를 보였다. 상대극장의 경우 대조구(22.7%)에 비해 미꾸리(22.3%)와 올챙이(22.4%) 처리구는 낮았던 반면 참붕어(23.6%) 및 큰입배스(23.5%) 처리구는 다소 높은 편이었다. 전체적으로 보았을 때, 양서류인 올챙이보다 어류(미꾸리, 참붕어 및 배스)의 화학물질을 처리했을 때 대조구에 비해 각 특성별 측정 값이 차이가 나는 경우가 많았다. 참붕어의 화학물질은 물벼룩의 체장과 극장을 모두 증가시켰던 반면, 미꾸리가 분비한 화학물질은 체장에, 큰입배스의 화학물질은 극장에 보다 뚜렷한 증가를 나타내었다(Fig. 2, Table 2).

무척추동물(갑각류 및 곤충류)이 분비한 화학물질을 처리하는 실험에서 대조구의 물벼룩은 성체가 되기까지 120

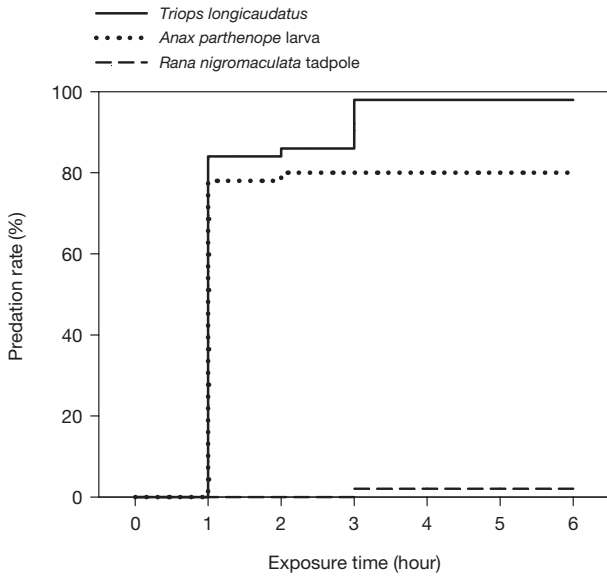


Fig. 1. Predation rate (%) of *D. similis* during six hours with co-habiting organisms.

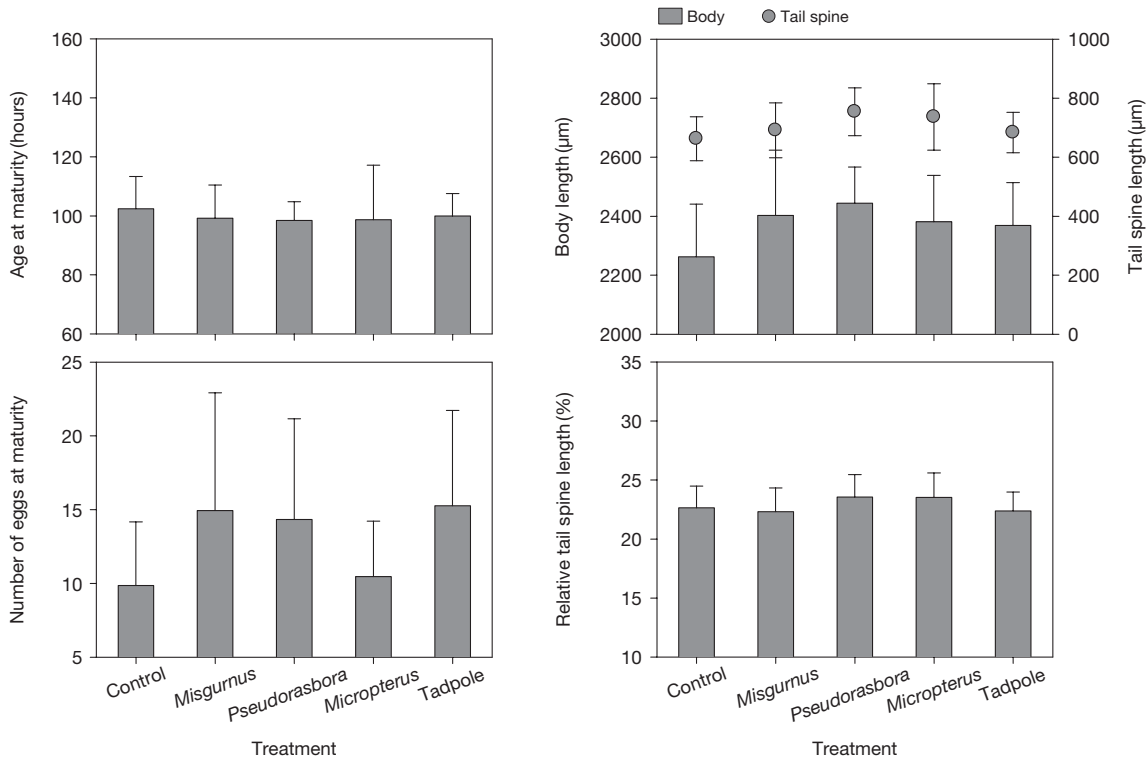
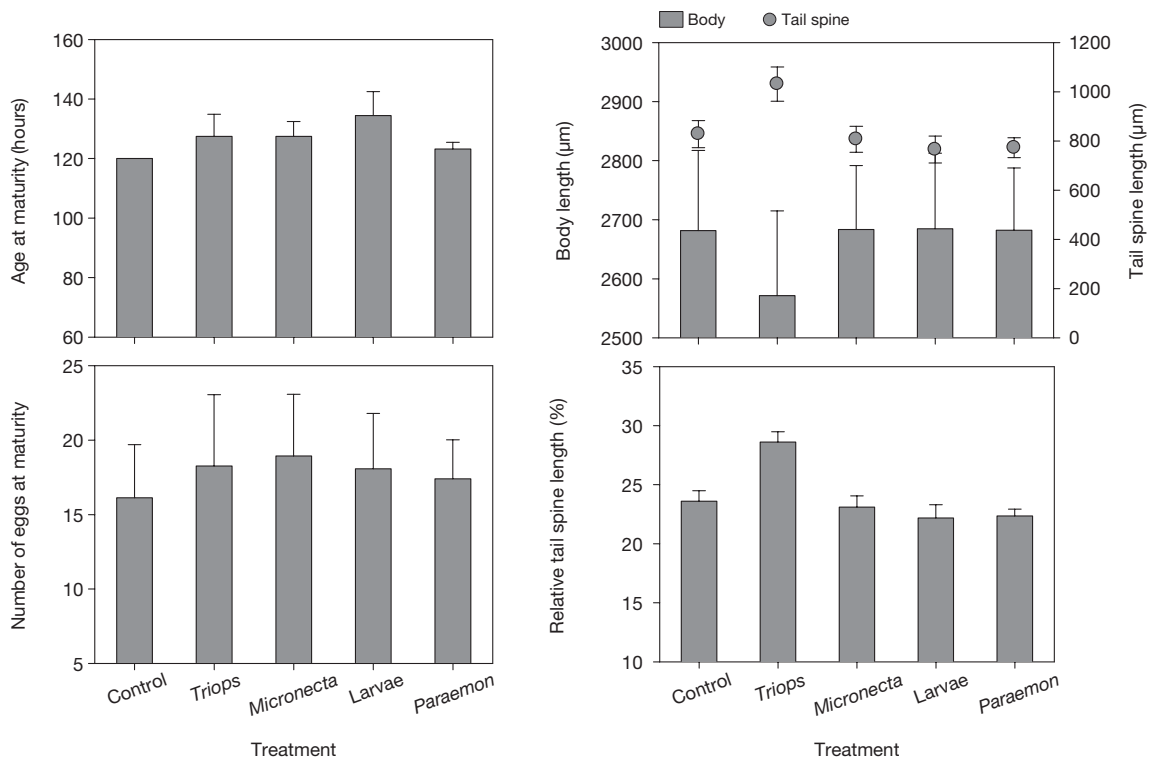


Fig. 2. Life history (age at maturity and number of eggs at maturation) and morphological changes (mean body length, mean spine length and relative spine length) of *D. similis* against vertebrate exuded chemicals (*Misgurnus*; *M. anguillicaudatus*, *Pseudorasbora*; *P. parva*, *Micropterus*; *M. salmoides* and Tadpole; *Rana nigromaculata* tadpole). Error bars indicate standard deviations.



**Fig. 3.** Life history (age at maturity and number of eggs at maturation) and morphological changes (mean body length, mean spine length and relative spine length) of *D. similis* against invertebrate exuded chemicals (*Misgurnus*; *M. anguillicaudatus*, *Pseudorasbora*; *P. parva*, *Micropterus*; *M. salmoides* and Tadpole; *Rana nigromaculata* tadpole). Error bars indicate standard deviations.

**Table 2.** Results of statistical analysis (ANOVA, *p* value) for the effect of vertebrate and invertebrate-exuded chemicals on traits of *D. similis*.

Type	Treatment species	Life history		Morphology		
		AM	EGG	BL	SL	RTL
Vertebrate	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	0.994	0.172	0.229	0.987	1.000
	<i>Pseudorasbora parva</i>	0.972	0.330	0.033	0.027	0.818
	<i>Micropterus salmoides</i>	0.982	1.000	0.458	0.159	0.846
	<i>Rana nigromaculata</i>	0.999	0.113	0.627	0.999	1.000
Invertebrate	<i>Triops longicaudatus</i>	0.438	0.978	0.578	0.000	0.000
	<i>Micronecta</i> spp.	0.438	0.887	1.000	0.999	0.997
	<i>Anax parthenope</i>	0.001	0.989	1.000	0.356	0.219
	<i>Palaemon paucidens</i>	0.994	1.000	1.000	0.546	0.413

AM; age at maturity, EG; number of eggs at maturation, BL; body length, SL; tail spine length and RTL; relative tail spine length

시간이 소요된 반면, 출새우는 123시간, 긴꼬리투구새우와 꼬마물벌레류의 화학물질 처리구에서는 모두 127시간으로 대조구에 비해 다소 늦었다. 특히, 왕잠자리 유충의 화학물질에 노출된 경우 성숙까지 134시간으로 유의적인 생활사의 변화를 보였다. 첫 배의 평균(n=15) 알 수는 대조구(16.1)에서 가장 적었으며 출새우(17.4)를 제외한 긴꼬리투구새우, 꼬마물벌레류 그리고 왕잠자리 화학물질 처리구에서 모두 18개 이상을 배란하였으나 통계적인 유의

성은 없었다(Fig. 3, Table 2). 형태 반응 중 체장은 꼬마물벌레류, 왕잠자리 유충 그리고 출새우 화학물질 처리구 모두 대조구(2,682 µm)와 유사한 것으로 파악되었다. 그러나 긴꼬리투구새우의 화학물질에 노출된 물벼룩은 상대적으로 작은 체장(2,572 µm)을 보였다. 특히, 긴꼬리투구새우에 대한 반응성은 극장에서 가장 뚜렷하게 나타나 측정 값이 1,031 µm에 달했고, 대조구(828 µm)뿐만 아니라 다중 비교 분석 결과 다른 모든 처리구에 비해서도 유의적인 증



가를 나타냈다. 상대극장은 대조구(23.6%)를 비롯하여 꼬마물벼룩류(23.1%), 왕잠자리 유충(22.2%) 그리고 줄새우 처리구(22.4%)에서 유사한 수준이었으나 긴꼬리투구새우 처리구는 28.6%로 유의적으로 큰 상대극장을 나타냈다(Fig. 3, Table 2).

## 고 찰

본 연구에서 포식 실험 결과 긴꼬리투구새우는 가장 많은 수의 물벼룩을 포식하였으며, 왕잠자리와 더불어 논 생태계에서 물벼룩류의 주요 포식자로 작용할 것으로 예상된다. 이에 반해 올챙이의 포식 효과는 매우 미미한 결과를 보여, 저토에 가라앉은 물벼룩의 사체를 먹을 가능성은 있지만 논 생태계에서 실질적인 포식 효과는 낮을 것으로 판단된다. 논 생태계에서 봄부터 여름까지 일시적으로 출현하는 물벼룩과 긴꼬리투구새우의 생활사는 거의 일치하며 국내 및 국외에 분포하는 물벼룩류의 경우 이른 봄 15~20°C의 수온이 유지되는 기간에 휴면란의 부화가 가장 잘 이루어지나, 긴꼬리투구새우의 경우 이보다 높은 수온인 20~35°C 부근에서 최적의 부화율을 보인다(Vandekerckhove *et al.*, 2005; Kwon *et al.*, 2009; La *et al.*, 2009). 따라서 논 생태계에서 물벼룩과 긴꼬리투구새우 간의 실질적인 상호작용은 논의 담수화 후 먼저 물벼룩류의 부화와 번성이 이루어진 다음 상대적으로 늦게 부화한 긴꼬리투구새우의 포식이 여름 기간을 중심으로 높아질 것으로 예상할 수 있다.

척추동물이 분비한 화학물질을 처리하는 실험에서 물벼룩은 세 종의 어류 및 한 종의 양서류에 대해 생활사 상의 변화를 나타내지 않았으며 유일한 반응성은 참붕어의 화학물질에 대한 형태 변화로 매우 제한적이었다. 일반적으로 포식자에 대한 물벼룩의 생활사, 형태 그리고 행동의 변화와 같은 방어반응에는 에너지가 수반되므로, 세 가지 반응이 한꺼번에 나타나는 경우는 없으며, 가장 즉각적인 효과를 거둘 수 있는 행동 변화 다음으로 형태 및 생활사 변화가 시간차를 두고 발현된다(Tollrian and Harvell, 1999; Caramujo and Boavida, 2000). 연구가 수행된 논에는 참붕어가 서식하지 않았으나 일반적으로 참붕어는 잘 알려진 플랑크톤식성 어류로 포만에 이르기까지 많은 수의 물벼룩을 포식하는 것으로 알려져 있다(Asaeda *et al.*, 2001). 그러므로 물벼룩은 같은 환경에 서식하는 포식자가 아니며, 오랜 기간 동안 경험하지 않았던 잠재적인 포식자에 대해서도 반응성을 유지하고 있는 것으로 볼 수 있다. 이와 유사한 예로, 물벼룩은 직접적인 포식의 관계에

있지 않은 어식성 어류의 성체가 분비한 화학물질에도 방어 반응을 나타낸다(Von Elert and Pohnert, 2000). 이는 모든 어류의 치어가 물벼룩을 비롯한 동물플랑크톤을 먹으므로, 특정 어종에 대한 반응보다는 전체 어종이 보편적으로 분비하는(실제로는 어류의 점액을 세균이 분해하여 생성되는) 물질에 대해 반응을 보이는 것이 유리하기 때문이다(Beklioglu *et al.*, 2006). 아울러 본 실험에서 물벼룩은 참붕어에 대해 체장과 극장을 동시에 키우며 알 수 또한 감소하지 않는 에너지 사용 상의 모순을 보였다. 이는 최근 밝혀진 특정한 크기 이상의 먹이를 먹지 못하는 포식자에 대해 물벼룩은 체적(체장과 극장)의 증가에만 에너지를 집중하여 포식을 피하는 방어전략과 유사한 것으로 보인다(Rabus and Laforsch, 2011). 실험 결과와 같이 참붕어의 화학물질보다 큰입배스가 분비한 화학물질의 처리 농도가 높았음에도 불구하고 큰입배스에 대한 뚜렷한 반응을 나타내지 않아 추가적인 연구가 필요하다.

물벼룩은 무척추동물 중 긴꼬리투구새우가 분비한 화학물질에 대해 매우 뚜렷한 형태 변화를 나타냈다. 특히 극장과 상대극장의 증가는 체구에 비해 긴 가시를 가지는 것을 의미하며, 어류인 참붕어에 대한 반응과 유사하다. 그러나, 물벼룩은 참붕어에 대한 반응과 달리 긴꼬리투구새우의 화학물질에 대해 극장은 증가시키고 체장은 감소시키는 차이를 나타냈다. 이는 포식자의 종류에 따라 전체 사용 가능한 에너지를 어느 방어에 배분하는가가 크게 다를 수 있음을 보여주는 것이다. 이러한 차이는 작은 입으로 섭식하는 참붕어에 비해 여러 개의 발로 먹이를 감싸 쥐는 긴꼬리투구새우의 섭식 특성을 감안할 때, 체적의 증가를 통한 포식 회피보다는 확연하게 긴 가시를 통한 방어가 더 효율적이기 때문인 것으로 판단되며, 실제로 극장의 증가는 다양한 크기의 긴꼬리투구새우류(*T. cancriformis*)에게 광범위한 방어효과를 보이는 것으로 알려져 있다(Rabus *et al.*, 2012).

본 연구의 척추동물 및 무척추동물에 대한 반응을 관찰하는 실험에서 사용된 물벼룩은 각기 다른 생활사 상의 이력을 가지고 있다. 동일한 조건에 있는 두 실험의 대조구 물벼룩들을 서로 비교해 보면, 첫 배에 태어난 개체들보다 네 번째 배의 개체들이 약 20시간 가까이 느리게 성숙하나 상대적으로 큰 크기에 도달하며 낳는 알 수 또한 많다. 이러한 차이는 상대극장을 제외하고 모두 통계적인 유의성( $p < 0.05$ )을 보였다. 일부 물벼룩 종은 생후 몇 번째령(instar)에서 포식자의 화학물질에 노출되는가에 따라, 혹은 서식지에서 얼마나 강한 포식압을 행사하는 포식자 인가에 따라서 방어반응의 유형과 강도가 달라지기도 한다(Stibor and Lampert, 2000; Mikulski and Pijanowska,

2010). 그러므로 본 실험에서 관찰된 일부 어류에 대한 불명확한 반응의 원인을 밝히고, 다양한 포식자가 존재하는 실제 논 생태계에서 물벼룩의 역할을 보다 명확하게 파악하기 위해서 추후 다양한 생물들과의 상호작용을 연구할 필요가 있다.

## 사 사

이 논문은 2012년 순천대학교 학술연구비 공모과제로 연구되었습니다.

## REFERENCES

- Alekseev, V.R., B.T. De Stasio and J.J. Gilbert. 2007. Diapause in aquatic invertebrates. theory and human use. *Monographiae Biologicae*.
- Asaeda, T., T. Priyadarshana and J. Manatunge. 2001. Effects of satiation on feeding and swimming behaviour of planktivores. *Hydrobiologia* **443**: 147-157.
- Beklioglu, M., M. Telli and A. Gozen. 2006. Fish and mucus-dwelling bacteria interact to produce a kairomone that induces diel vertical migration in *Daphnia*. *Freshwater Biology* **51**: 2200-2206.
- Black, R.W. and N.G. Hairston. 1988. Predator driven changes in community structure. *Oecologia* **77**: 468-479.
- Boix, D., J. Sala, S. Gascón and S. Brucet. 2006. Predation in a temporary pond with special attention to the trophic role of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca). *Hydrobiologia* **571**: 341-353.
- Brendonck, L. and L. De Meester. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in sediment. *Hydrobiologia* **491**: 65-84.
- Brucet, S., D. Boix, R. López-Flores, A. Badosa, R. Moreno-Amich and X.D. Quintana. 2005. Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Archiv für Hydrobiologie* **162**: 535-555.
- Burks, R.L., E. Jeppesen and D.M. Lodge. 2001. Pelagic prey and benthic predators: impact of odonate predation on *Daphnia*. *The North American Benthological Society* **20**: 615-628.
- Caramujo, M.J. and M.J. Boavida. 2000. Induction and costs of tail spine elongation in *Daphnia hyalina* × *galeata*: reduction of susceptibility to copepod predation. *Freshwater Biology* **45**: 413-423.
- Dodson, S. and D. Frey. 1991. Cladocera and other Branchiopoda. p. 723-786. In: Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (Thorp, J.H. and A.P. Covich, eds.). Academic Press, San Diego.
- Dodson, S.I. 1974. Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation - new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnology and Oceanography* **19**: 721-729.
- Dumont, H.J. and S.V. Negrea. 2002. Introduction to the class Branchiopoda. Backhuys Publishers, Leiden.
- Elendt, B.P. 1990. Selenium deficiency in Crustacea: an ultrastructural approach to antennal damage in *Daphnia magna* Straus. *Protoplasma* **154**: 25-33.
- Fry, L.L., M.S. Mulla and C.W. Adams. 1994. Field introductions and establishment of the tadpole shrimp, *Triops longicaudatus* (Notostraca, Triopsidae), a biological-control agent of mosquitos. *Biological Control* **4**: 113-124.
- Han, M.S., K.K. Kang, M.R. Kim, Y.E. Na, H.R. Kim and M.H. Kim. 2013. Characteristics of benthic invertebrates in organic and conventional paddy field. *Korean Journal of Environmental Agriculture* **32**: 17-23.
- Han, M.S., K.K. Kang, Y.E. Na, H.S. Bang, M.H. Kim, M.P. Jung, J.T. Lee, H.K. Hong and D.U. Yoon. 2010. Aquatic invertebrate in paddy ecosystem of Korea. National Academy of Agricultural Science. Suwon, Korea, 416pp.
- Haney, J.F. and D.J. Hall. 1973. A preservation technique for cladoceran. *Limnology and Oceanography* **17**: 331-333.
- Kim, M.H., M.S. Han, H.K. Nam, K.K. Kang and M.R. Kim. 2012. Geological distribution of aquatic invertebrates living in paddy fields of South Korea. *Korean Journal of Soil Science and Fertilizer* **45**: 1136-1142.
- Kwon, S.J., H.Y. Kwon, Y.C. Jun, J.E. Lee and D.H. Won. 2009. Effect of temperature on hatching rate of *Triops longicaudatus* (Triopsidae, Notostraca). *Korean Journal of Limnology* **42**: 32-38.
- Kwon, S.J., Y.C. Jun, J.H. Park, D.H. Won, E.W. Seo and J.E. Lee. 2010. Distribution and habitat characteristics of Tadpole Shrimp (Crustacea: Notostraca; *Triops longicaudatus* (LeConte)). *Korean Journal of Limnology* **43**: 142-149.
- La, G.H., H.G. Jeong, M.C. Kim, G.J. Joo, K.H. Chang and H.W. Kim. 2009. Response of diapausing eggs hatching to changes in temperature and the presence of fish kairomones. *Hydrobiologia* **635**: 399-402.
- Laforsch, C. and R. Tollrian. 2004. Inducible defenses in multi-predator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology* **85**: 2302-2311.
- Lass, S. and P. Spaak. 2003. Chemically induced anti-predator defenses in plankton: a review. *Hydrobiologia* **491**: 221-239.
- Lundkvist, E., J. Landin, M. Jackson and C. Svensson. 2003. Diving beetles (Dytiscidae) as predators of mosquito larvae (Culicidae) in field experiments and in laboratory tests of prey preference. *Bulletin of Entomological Research* **93**: 219-226.
- Mikulski, A. and J. Pijanowska. 2010. When and how can *Daphnia* prepare their offspring for the threat of predation?

- Hydrobiologia* **643**: 21-26.
- Petrusek, A., R. Tollrian, K. Schwenk, A. Haas and C. Laforsch. 2009. A "crown of thorns" is an inducible defense that protects *Daphnia* against an ancient predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**: 2248-2252.
- Pijanowska, J. and G. Stolpe. 1996. Summer diapauses in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plankton Research* **18**: 1407-1412.
- Pont, D. and A. Vaquer. 1986. Influence du phyllopoде *Triops cancriformis* (Bosc.) sur la biocénose des rizières de Camargue. *Acta Oecologica* **7**: 75-88.
- Rabus, M. and C. Laforsch. 2011. Growing large and bulky in the presence of the enemy: *Daphnia magna* gradually switches the mode of inducible morphological defences. *Functional Ecology* **25**: 1137-1143.
- Rabus, M., A. Waterkeyn, N.V. Pottelbergh, L. Brendonck and C. Laforsch. 2012. Interclonal variation, effectiveness and long-term implications of *Triops*-induced morphological defences in *Daphnia magna* Strauss. *Journal of Plankton Research* **34**: 152-160.
- Saito, M., A. Miyata, H. Nagai and T. Yamada. 2005. Seasonal variation of carbon dioxide exchange in rice paddy field in Japan. *Agricultural and Forest Meteorology* **135**: 93-109.
- Sakamoto, M., T. Nagata, J.Y. Ha, S. Kimijima and K.H. Chang. 2015. Inducible defenses as factor determining trophic pathways in a food web. *Hydrobiologia* **743**: 15-25.
- Scott, S.R. and A.A. Grigarick. 1979. Laboratory studies of factors affecting egg hatch of *Triops longicaudatus* (Leconte) (Notostraca : Triopsidae). *Hydrobiologia* **63**: 145-152.
- Shapiro, J. 1980. The importance of trophic-level interactions to the abundance and species composition of algae in lakes. p. 105-116. *In*: Hypertrophic Ecosystems (Barica, J. and L.R. Mur, eds.). Dr Junk, Netherlands.
- Stibor, H. and W. Lampert. 2000. Components of additive variance in life-history traits of *Daphnia hyalina*: seasonal differences in the response to predator signals. *Oikos* **88**: 129-138.
- Tollrian, R. and C.D. Harvell. 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, 383pp.
- Vandekerkhove, J., S. Declerck, L. Brendonck, J.M. Conde-Porcuna, E. Jeppesen and L. De Meester. 2005. Hatching of cladoceran resting eggs: temperature and photoperiod. *Freshwater Biology* **50**: 96-104.
- Von Elert, E. and G. Pohnert. 2000. Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos* **88**: 119-128.
- Walton, W.E. 2001. Effects of *Triops newberryi* (Notostraca: Triopsidae) on aquatic insect communities in ponds in the Colorado Desert of Southern California. *Israel Journal of Zoology* **47**: 491-511.