

먹이농도와 포식자의 밀도가 *Daphnia*의 분포유형에 미치는 영향

라금환 · 정현기 · 김학표¹ · 신만균¹ · 김현우² · 주기재*

(부산대학교 생물학과, ¹울산대학교 생물학과, ²순천대학교 환경교육학과)

The Effect of the Food Concentration and Predator Density to the Distributional Pattern of *Daphnia*. La, Geunghwan, Hyun-Gi Jeong, Hak-Pyo Kim¹, Mann-Kyoon Shin¹, Hyun-Woo Kim² and Gea-Jae Joo*(Department of Biology, Pusan National University, Busan 609-735, Korea; ¹Department of Biological Science, Ulsan University, Ulsan 680-749, Korea; ²Department of Environmental Education, Suncheon National University, Suncheon 540-742)

The effects of food concentration (*Chlorella vulgaris*) and predator (*Pseudorasbora parva*) density on the distributional pattern of *Daphnia pulex* was evaluated in observation chambers. It was found that in the chamber with higher food concentration, *Daphnia* began to aggregate and formed tighter swarms. The close distance between each individual and distance from the center of swarm were observed in higher food conditions however, this distributional pattern was not seen in the chamber without food. Thus it suggests that the food is necessary for the swarming behavior of *Daphnia* in natural habitat. The swarming developed regardless of predator existence and the predator density did not affect swarming pattern of *Daphnia*.

Key words : *Daphnia*, behavioral response, food concentration, predator density, distributional pattern

지각류는 여러 종류의 포식자로부터 기원하는 화학물질을 매개로 상호작용을 하며 포식압이 높을 경우 생존률을 높이기 위한 다양한 방어반응을 나타낸다. 지각류 무리에 속하는 물벼룩류의 방어반응은 각자와 같은 특정 부위의 급격한 발달이 이루어지는 외부 형태학적 방어와 생활사의 변화 그리고 개체군의 일주기 수직이동과 무리형성을 포함하는 행동학적 방어로 구분된다(Tollian and Harvell, 1999).

행동학적 방어의 한 형태로 물벼룩류는 낮 동안에는 상대적으로 포식압이 높은 표층을 피하여 저층으로 이동하고 일몰 후 시각에 의존하는 포식자에 의한 포식압이 감소하면 표층으로 이동하며 먹이를 섭취하는 일주기 수직이동을 나타낸다(Stich and Lampert, 1981; Ringelberg

and Van Gool, 1995). 이러한 방어형태는 포식자의 유무 및 수체 내의 빛 조건에 따라 상이하며 형태적 방어(Barry, 1994)와 마찬가지로 행동학적 방어는 에너지의 손실(Dawidowicz and Loose, 1992a)과 먹이의 부족(Dawidowicz and Loose, 1992b)이 주요 제한요인으로 작용한다.

현장의 연구결과에 의하면 *D. longispina*의 경우 호수에서 최고 4,000개체 L⁻¹ 이상의 높은 밀도로 분포하기도 하며(Kvam and Kleiven, 1995), *D. hyalina lacustris*(Davis, 1985), *D. magna*(Young, 1978) 뿐만 아니라 *Bosmina longispina*(Jakobsen and Johnsen, 1988a), *Moina affinis*(Ratzlaff, 1974), *Dioithona oculata*(Buskey and Peterson, 1996) 등 다른 속의 지각류 및 요각류에도

* Corresponding author: Tel: 051) 510-2258, Fax: 051) 583-0172, E-mail: gjjoo@pusan.ac.kr

수체의 이동에 따른 수동적인 고밀도 분포가 아닌 능동적 무리형성이 존재한다. 무리형성은 포식자에 의한 피식의 확률을 감소시킬 뿐만 아니라 집단적인 경계, 짝짓기 기회의 증가라는 이점이 있는 것으로 알려져 있다 (Hamner and Carton, 1979). 기존의 연구에서는 분포의 특성을 구분할 때 특정 공간에 분포되어 있는 개체 수에만 의미를 부여하였을 뿐 분포하고 있는 각 개체들의 위치에 관한 정보를 통한 정량화는 미흡하였다. 따라서 본 연구에서는 기존의 연구에서 사용되어온 분포 특성에 관한 지수와 더불어 분포수심, 분포 중심과 각 개체간의 거리 그리고 모든 개체들 간의 평균적인 거리라는 지수를 도입하여 *Daphnia pulex*의 분포특성이 먹이농도 및 포식자인 어류에 대해 나타나는 변화를 정량화 하고자 하였다.

*D. pulex*는 울산인근에 위치한 수심 1 m 미만의 소형 물웅덩이에서(위도: 35° 33'32.43", 경도: 129° 15'8.51") 분리하였다. 암컷으로부터 성립된 클론을 3개월 이상 인근 저수지(위도: 35° 31'33.33", 경도: 129° 15'22.38") 표층수의 여과액에 *Chlorella vulgaris* (Bold's basal media 사용)를 먹이원으로 배양하였다. 배양기 상면에 설치된 조명을 이용하여 조도 3,000 lux, 온도는 20°C (±0.5°C)로 조절하였으며 명암주기는 14:10으로 설정하였다. 어류에 대한 물벼룩의 반응은 붕어류(*Carassius carassius*), 플라크톤 식성의 미꾸리류(*Rutilus rutilus*) 뿐만 아니라 직접적인 포식의 관계에 있지 않은 어식성 어류(*Esox lucius*)에 의해서도 유발되었으므로 (Loose et al., 1993) *D. pulex*의 포식자로서 채집 및 유지가 용이한 잉어과의 참붕어(*Pseudorasbora parva*; 체장 약 6 cm)를 사용하였다.

실험은 배양 조건과 동일한 조도, 온도 및 명암주기 하에서 진행되었으며 생후 7일이 경과한 개체들을(체장 1.5 mm, n=40) 사용하였다. 관찰수조로는 가로 14 cm, 높이 22 cm, 폭이 2 cm인 유리수조를 사용하였다. 먹이농도 및 어류의 밀도 별로 각각 3회의 반복구를 설정하였으며 모든 실험에는 새로운 개체들을 사용하였다. 먹이농도에 대한 분포특성을 평가하기 위하여 *C. vulgaris*가 탄소량으로서 0.0 mg CL⁻¹, 0.4 mg CL⁻¹, 1.0 mg CL⁻¹로 조절된 600 mL의 저수지 여과수가 담긴 관찰수조에 40개체의 *D. pulex*를 넣고 하루 동안 총 6회(4시간 간격) 실험동물의 위치를 사진촬영하고 여과섭식으로 인해 감소한 *C. vulgaris*의 농도를 보정하였다. 어류에 대한 분포특성의 변화는 어류의 배설물 만으로도 행동학적 방어반응(일주기 수직이동)이 유발되는 보고(Loose et al., 1993)를 고려하여 실험에 영향을 미칠 수 있는 요인들을 최소화하기 위하여 최소 24시간 이상 금식시킨 참붕어를 저수지

여과수에 5개체 L⁻¹의 밀도로 24시간 동안 노출시켜 어류 처리수를 준비하였다. 어류 처리수는 0.45 µm 셀룰로스 여과지로 여과한 후 저수지 여과수를 이용하여 희석해 참붕어의 밀도가 각각 0.0, 0.1, 0.5, 1.0 그리고 5.0개체 L⁻¹가 되게 하였다. 모든 포식자 밀도에서 먹이의 농도를 1.0 mg CL⁻¹로 조절한 후 40개체의 *D. pulex*를 어류 처리수가 담긴 관찰수조에 넣고 먹이농도에 대한 분포특성과 동일한 방법으로 측정하였다.

먹이와 포식자에 대한 분포특성의 변화를 평가하기 위한 지수로서 관찰수조에 분포하는 40개체의 평균 y 좌표 값인 평균 분포수심(MD: Mean Depth, cm), 모든 개체들이 가지는 x, y 좌표 값의 평균으로부터 분포상의 중심점을 산출한 후 각 개체와의 거리를 역산한 분포 중심과 각 개체간의 거리(DC: Distance from the Center, cm), 관찰수조 내의 40개체가 가지는 각각의 2차원상의 좌표로부터 한 개체와 이웃한 39개체간의 거리를 측정하여 평균한 모든 개체들간의 평균적인 거리(DI: Distance between Individuals, cm) 그리고 관찰수조의 면적을 4구획으로 구분하고(구획당 면적: 7×10.5 cm) 각 구획에 분포하는 개체수의 분포 특성을 파악하기 위해 PI(Patchy Index)를 사용하였다.

$$PI = \frac{s^2}{x^2} - \frac{1}{x} + 1 \quad (x: \text{각 구역내의 개체수}, s^2: \text{분산})$$

로 정의되는 PI(Lloyd, 1967)는 값이 1보다 클 경우 패치 분포(patchy distribution), 1일 경우 임의 분포(random distribution), 1보다 작을 경우 균등 분포(even distribution)로 정의된다. 먹이농도와 어류의 밀도에 따른 각 지수의 변화는 일원분산분석을 사용하여 분석하였다.

*D. pulex*는 먹이농도가 0.0 mg CL⁻¹일 때 관찰수조의 중간 수심 부근인 10.28 cm에 분포하였으며 먹이농도가 0.4, 1.0 mg CL⁻¹로 증가하면서 MD 값이 12.03 cm와 12.17 cm로 다소 상승하여 분포하였으나 통계적인 유의성은 나타나지 않았다(Fig. 1a). 본 실험에 설정된 먹이농도는 *C. vulgaris*의 탄소량으로(Strathmann, 1967), 0.4 mg CL⁻¹와 1.0 mg CL⁻¹의 먹이농도에서 지각류는 체성장 또는 번식이 가능하지만(Gliwicz, 1990) 본 실험에서 먹이농도의 변화에 따른 상승 및 하강 분포는 나타나지 않았으므로 먹이농도라는 조건은 *D. pulex* 클론의 분포수심에 직접적인 영향을 미치는 요인은 아닌 것으로 사료된다.

먹이농도에 따른 PI는 먹이농도 0.0 mg CL⁻¹에서 1.25로 가장 낮았고 먹이농도의 증가와 더불어 통계적 유의

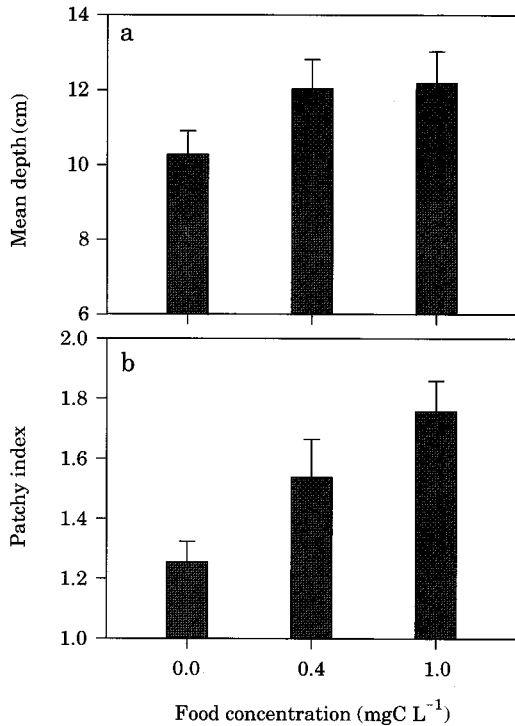


Fig. 1. The mean depth (MD) and patchy index (PI) under different food concentration (mean \pm s.e., n=18).

성을 가지고 ($F=6.702$, $p=0.004$) 각각 1.54, 1.76으로 증가하였으며 다중비교 결과에 따르면 이러한 차이점은 먹이농도 0.0 mg CL⁻¹와 1.0 mg CL⁻¹에서만 관찰되었다 ($p=0.003$) (Fig. 1b).

DC는 먹이농도 0.0 mg CL⁻¹에서 6.40 cm로 가장 분산된 분포를 하였고 먹이농도의 증가에 따라 각각 4.84 cm, 5.11 cm로 감소하였다. 이러한 먹이농도에 따른 DC의 감소는 통계적 유의성을 가지며 ($F=6.70$, $p=0.003$), 다중비교 결과 0.0 mg CL⁻¹와 0.4, 1.0 mg CL⁻¹간에는 유의적이었으나 (각각 $p=0.003$, $p=0.018$) 비교적 높은 두 먹이농도 (0.4, 1.0 mg CL⁻¹) 간에는 차이가 없었다 (Fig. 2a). 관찰수조 내에 분포하는 개체들은 체성장이나 번식이 가능한 먹이농도에서만 각 개체들이 분포상의 중심점으로부터 가까운 거리에 분포하였으며 주변의 먹이가 부족할 경우 (0.0 mg CL⁻¹) 경쟁의 완화를 위해 최대로 분산된 분포를 하였다. DI 또한 먹이의 농도가 0.0 mg CL⁻¹일 때 가장 큰 값인 9.6 cm로 각 개체들간의 거리가 가장 멀게 산포하였으며, 먹이농도의 증가와 함께 통계적인 유의성을 가지고 ($F=7.77$, $p=0.001$) 각각 7.94 cm와 8.04 cm로 감소되어 밀집된 분포를 하는 특징을 보였다 (Fig. 2b). Tessier (1980)는 지각류인 *Holpedium gibberum*이

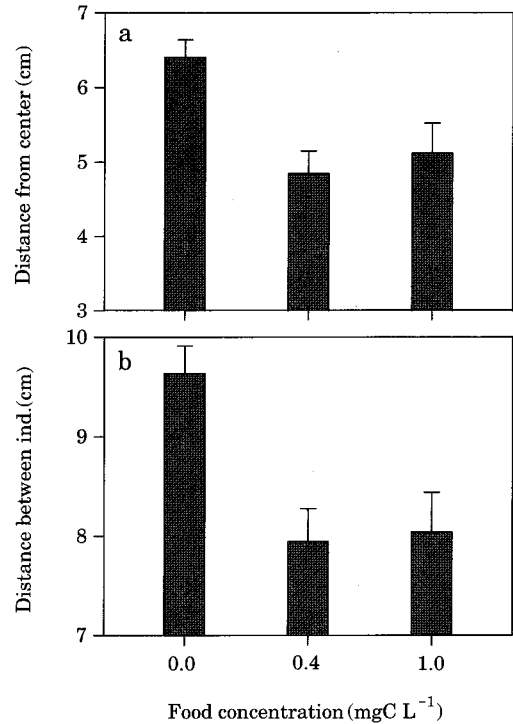


Fig. 2. The distance from the center (DC) and distance between individuals (DI) under different food concentration (mean \pm s.e., n=18).

형성한 무리내의 먹이농도의 차이가 개체군 분포에 영향을 주는 것으로 보고하였다. 본 실험에서 나타난 먹이농도에 따른 DC 및 DI의 변화는 각 개체간의 근접한 분포로 인해 먹이농도가 감소되었을 때 높은 먹이원이 존재하는 곳을 향해 이동하여 (Jakobsen and Johnsen, 1988 b) 결과적으로 분포의 특성이 변화될 수 있음을 나타내었다.

포식자에 의한 *D. pulex*의 각 지수의 변화는 포식자의 밀도의 증감에 따라 뚜렷한 변화를 보이지 않았다 (Table 1). 포식자에 대한 반응은 분포수집 및 무리형성에 관한 기존의 연구 고려할 때 MD, DC, DI의 경우 가장 높은 포식압을 의미하는 5개체 L⁻¹에서 가장 낮은 값이 예상되고 (가장 낮은 수집에서의 보다 밀집된 분포) PI의 경우 반대로 가장 높은 값이 예상된다 (참봉어의 밀도가 높을수록 패치 분포의 경향을 보임).

Elert and Pohnert (2000)는 *D. magna*가 붕어류에 대한 수직이동을 나타낼 때 0.005~0.025개체 L⁻¹의 낮은 밀도에도 반응을 나타낸다고 보고하였다. 본 실험에서는 최대 5개체 L⁻¹ 밀도에서도 수직이동성향을 비롯한 여러 지수 값의 변화를 보이지 않았다. 참봉어는 광범위하게

Table 1. The four indices of *D. pulex* under different predator density.

Predator density (Ind. L ⁻¹)	MD		PI		DC		DI	
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE
0.0	12.18	0.85	1.76	0.10	5.11	0.41	8.04	0.40
0.1	11.98	0.45	1.82	0.10	5.35	0.30	8.41	0.30
0.5	13.74	0.46	1.68	0.12	4.85	0.28	8.08	0.37
1.0	10.99	0.52	1.38	0.08	5.90	0.31	8.74	0.36
5.0	12.75	0.56	1.59	0.10	5.37	0.28	8.34	0.31

분포하는 잡식성 어류로 *D. pulex*와 같은 서식처에 공존할 경우 포식자의 역할을 할 것으로 예상된다. 그러나 실험에 사용된 *D. pulex*는 참붕어를 비롯한 어류가 존재하지 않는 환경에 적응해온 개체군에서 기원한 클론으로 어류보다는 포식성 무척추동물에 의한 포식을 경험하였을 가능성이 높을 것으로 유추된다. 여러 선행 연구결과에 따르면 지각류는 털모기류 유충 (chaoborid) (Havel and Dodson, 1984), 송장해엄치개류 (notonectid) (Dodson, 1989) 또는 포식성 요각류 (predacious copepod) (Caramujo and Boavida, 2000)와 같은 다양한 포식성 무척추동물에도 반응을 나타내었다. 따라서 본 실험결과에서 보여진 참붕어에 대한 무반응성은 실험에 사용된 *D. pulex* 클론이 *D. magna*의 무리형성에서 알려진 바와 같이 포식자에 대한 방어가 아닌 짝짓기 기회의 증가를 위해 무리를 형성하거나 (Young, 1978), 어류 이외의 무척추동물에 선택적으로 반응을 보일 수도 있으며, 행동학적 방어 형태인 수직이동 및 분포형태의 변화보다는 항상 더 높은 먹이원이 보장되는 표층에 분포하여 빠른 성장 및 높은 번식율을 통해 생존율을 높이는 생활사의 변화를 통한 방어형태 (Reede and Ringelberg, 1998)를 나타낼 것으로 예측할 수 있다.

인 용 문 헌

Barry, M. 1994. The cost of crest induction in *Daphnia carinata*. *Oecologia* **97**: 278-288.
 Buskey, E.J. and J.O. Peterson. 1996. The swarming behavior of the copepod *Dioithona oculata*: In situ and laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 513-521.
 Caramujo, M.J. and M.J. Boavida. 2000. Induction and cost of tail spine elongation in *Daphnia hyalina* x *galeata*: reduction of susceptibility to copepod predation. *Freshw. Biol.* **45**: 413-423.
 Davis, J. 1985. Evidence for a diurnal horizontal migration

in *Daphnia hyalina lacustris* Sars. *Hydrobiologia* **120**: 103-105.
 Dawidowicz, P. and C.J. Loose. 1992a. Cost of swimming by *Daphnia* during diel vertical migration. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 665-669.
 Dawidowicz, P. and C.J. Loose. 1992b. Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **37**: 1589-1595.
 Dodson, S.I. 1989. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia* **78**: 361-367.
 Elert, E. and G. Pohnert. 2000. Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos* **88**: 119-128.
 Gliwicz, Z.M. 1990. Food threshold and body size in cladocerans. *Nature* **343**: 746-748.
 Hamner, W. and J. Carton. 1979. Copepod swarms: Attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 1-14.
 Havel, J.E. and S.I. Dodson. 1984. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: Behavioral observations. *Limnol. Oceanogr.* **29**: 487-494.
 Jakobsen, P.J. and G.H. Johnsen. 1988a. Differences in individual protection against predation from fish in swarming *Bosmina longispina*. *Anim. Behav.* **36**: 986-990.
 Jakobsen, P.J. and G.H. Johnsen. 1988b. Behavioural response of the water flea *Daphnia pulex* to a gradient in food concentration. *Anim. Behav.* **35**: 1891-1895.
 Kvam, O.V. and O.T. Kleiven. 1995. Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*. *Hydrobiologia* **307**: 177-184.
 Lloyd, M. 1967. Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* **36**: 1-30.
 Loose, C.J., E. Von Elert and P. Dawidowicz. 1993. Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: A new bioassay for kairomones exuded by fish. *Arch. Hydrobiol.* **126**: 329-337.
 Ratzlaff, W. 1974. Swarming in *Moina affinis*. *Limnol. Oceanogr.* **19**: 993-995.
 Reede, T. and J. Ringelberg. 1998. Differential life history responses of several pelagic *Daphnia* clones differing in migratory behaviour. *Aquat. Ecol.* **32**: 245-253.
 Ringelberg, J. and E. Van Gool. 1995. Migrating *Daphnia* have a memory for fish kairomones. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* **26**: 249-257.
 Stich, H.B. and W. Lampert. 1981. Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Science* **293**: 396-398.
 Strathmann, R.R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma

volume. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 411-418.

Tessier, A.J. 1980. Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* (Cladocera). *J. Zool. Lond.* **172**: 549-569.

Tollian, R. and C.D. Harvell. 1999. The ecology and evolu-

tion of inducible defenses. Princeton University Press.

Young, J.P. 1978. Sexual swarms in *Daphnia magna*, a cyclic parthenogen. *Freshw. Biol.* **8**: 279-281.

(Manuscript received 15 February 2007,

Revision accepted 15 May 2007)