

한국산 *Tipula*속(파리목: 각다귀과) 3종의 생태김동상\* · 이종은<sup>1</sup>경북과학고등학교, <sup>1</sup>안동대학교 자연과학대학 생명과학과Biology of Three Species of the Genus *Tipula* (Diptera: Tipulidae) in KoreaDong-Sang Kim\* and Jong-Eun Lee<sup>1</sup>

Gyungbuk Science High School, Pohang 791-170

<sup>1</sup>Department of Biological Science, College of Natural Sciences, Andong National University, Andong, 760-749

**ABSTRACT** : This study was conducted to investigate the biology of three species, *Tipula latemarginata* Alexander, *T. nova* Walker and *T. aino* Alexander, of the Genus *Tipula* in Korea. Field surveys for the biology of the species were carried out at the three sites of Neaseong Stream area in Bongwha County from January 2001 to December 2005. Also many individuals of the species were reared in laboratory to investigate the biology. The larval habitats of the species were streams, rivers, paddy fields, damp earth or leaky revetments. The *Tipula* larvae were herbivorous. Newly-hatched first instar larvae fed on soft algae, and the larvae gradually fed on leaves, stems and roots of a variety of plants or hard leaf litters, as they grew. During the molting of the larvae their body kept moving from left to right and up and down. Molting usually took not more than 2 hours, and about four hours after molting, the larvae started to eat heavily. The *Tipula* larvae in aquatic places moved to drier land for pupation and went through short prepupal stage lasting 1-2 days for pupation at fourth instar larval stage. When emerging, the *Tipula* pupae placed their head and thorax on the earth, but the other parts in the earth. Emergence from the pupal case required about 20 min. to one hour. Mating of *Tipula* adults took place within 5-7 min. after emergence and the duration of mating was about 40 min. The female adults of the species laid eggs by walking with 3 pairs of legs over the damp earth or algal beds. Their body was positioned vertically on the ground with their wings spread 120° and legs landed on the surface. The oviposition usually took place from one day to 4 days after emergence and the number of eggs carried by female adults were an average of 501-760 per individual. *Tipula* adults didn't normally feed, and drank water only occasionally. For a few days after emergence, the adults reared in the laboratory rarely drank water. As they neared to death, however, they frequently drank water. The longevity of adults reared in the laboratory with only water during the summer was ca. 4-9 days and males usually survived a little longer than females. The longevity of *T. nova* was increased 3 times or more as much by feeding them 3% sugar water. Male adults of *T. latemarginata* outnumbered female adults by 2.6 : 1 in the fields.

**KEY WORDS** : Biology, *Tipula*, *Tipula latemarginata*, *Tipula nova*, *Tipula aino*, Tipulidae

**초 록** : 한국산 *Tipula*속에 속하는 *Tipula latemarginata* Alexander (애아이노각다귀), *T. nova* Walker (애잠자리각다귀), *T. aino* Alexander (아이노각다귀) 3종의 생태를 조사하기 위하여 2001년 1월부터

---

\*Corresponding author. E-mail: sang0229@hanmail.net

2005년 12월까지 봉화군 내성천 유역의 3개 지점에서 야외 조사와 함께 실험실에서 사육 실험을 병행하였다. 유충은 계류, 하천, 논, 습한 땅 또는 물이 새어나오는 웅벽 등에서 서식했으며, 부화 직후의 1령기 유충은 물 속에서 연한 조류(algae)를 섭식하나 성장하면서 여러 종류의 식물의 잎, 줄기, 뿌리, 딱딱한 낙엽 조각 등을 먹는 초식성으로 조사되었다. 탈피 시 유충은 몸을 좌우상하로 계속 움직이며, 탈피에 소요되는 시간은 2시간 이내였고, 탈피 후 4시간 정도 지나면서 왕성한 섭식 활동을 보였다. 유충은 용화 시기가 되면 물에서 흙으로 상륙하여 용이 되었으며, 4령기에서 1~2일 이내의 짧은 전용 단계를 거쳤다. 용은 우화 시, 두흉부는 흙 위로 내 놓고 몸 아래 부분은 흙 속에 넣은 상태로 우화하였으며, 용소(pupal case)에서 성충으로 우화되는데 약 20분에서 1시간 정도 걸렸다. 우화 후 약 5~7분 후에 교미를 하였으며, 약 40분 정도 교미 상태가 지속되었다. 암컷 성충은 물기가 많은 질퍽한 흙이나, 조류 층(algal bed) 위에 산란하였으며, 몸통은 지면에 수직으로, 날개는 120° 각도로 편 상태에서 3쌍의 다리로 지면 위를 걸어 다니면서 산란했다. 산란은 보통 우화 후 1~4일 사이에 일어났으며, 암컷 성충 1개체 당 평균 501~760개의 알을 보유하는 것으로 조사되었다. 성충은 일반적으로 먹이를 먹지 않고 가끔 물만 먹었으며, 사육한 개체의 경우, 우화 후 처음에는 물을 잘 먹지 않았으나, 수명이 다 되어갈수록 물을 자주 먹는 것으로 나타났다. 성충은 여름철에 물만 주고 사육하면, 그 수명이 4~9일 정도였으며, 수컷의 수명이 암컷보다 조금 더 길었다. *T. nova*는 3% 설탕물로 사육하면 물로 사육한 경우보다 수명이 3배 이상 긴 것으로 조사되었다. 성비는 *T. latemarginata*의 경우, 야생 상태에서 수컷 대 암컷의 비가 2.6 : 1로 수컷이 훨씬 많았다.

**검색어** : 각다귀과, 생태, 애아이노각다귀, 애잠자리각다귀, 아이노각다귀

*Tipula*속 각다귀류는 조류, 포유류, 어류는 물론 거미류와 육식성 곤충 등 다양한 생물의 먹이원으로서 생태적으로 중요한 역할을 하고 있다. 또한 소수 종에서 그 유충이 사료용 작물이나 농작물의 뿌리를 가해하기 때문에 농업 해충으로 알려져 있다(Alexander and Byers, 1981).

*Tipula*속 각다귀류의 생태에 관한 연구는 주로 *Tipula paludosa*나 *T. oleracea*와 같은 육상 생활을 하며 경제적으로 중요한 일부 종에 대하여 생활사 중심으로 이루어졌다(Rennie, 1917; Barnes, 1937; Laughlin, 1960, 1967; Coulson, 1962). White (1951)는 영국의 Lincolnshire에서 서식하는 *T. lateralis*의 생태를 연구하였고, Hofsvang (1972)은 남부 노르웨이의 고지대에 서식하는 *T. excisar*의 생활 주기를 밝혔으며, Pritchard (1976)는 캐나다 남부 알버타(Alberta)의 1,340 m 고도에 서식하는 *T. sacra*의 생활사를 규명하였다. 국내에서는 Kim and Lee (2005)의 *T. latemarginata*의 생활사에 관한 연구가 있을 뿐이며, 한국산 *Tipula*속 각다귀류의 일반적인 생태에 관한 연구는 거의 없는 실정이다.

본 연구는 *Tipula*속에 속하는 *T. latemarginata* (애아이노각다귀), *T. nova* (애잠자리각다귀), *T. aino* (아이노각다귀) 3종을 대상으로 야외 조사와 실내 사육을 통하여 이들의 일반적인 생태를 규명하였다.

## 재료 및 방법

### 조사 지점

2001년 1월부터 2005년 12월까지 경상북도 봉화군 내성천 유역의 3개 지점을 선정하여 야외 실험을 실시하였다(Fig. 1). 내성천은 문수산(1,205 m), 선달산(1,234 m), 옥석산(1,076 m) 등의 고산 지대에서 발원하여 봉화읍 삼계리, 영주시 평은면을 거쳐 예천군 풍양면에서 낙동강과 합류하며, 하천이 유역의 농지보다 높은 지대에 위치한 천정천으로 총 연장이 136 km에 달하는 하천이다. 선정된 3개 조사 지점의 특성은 다음과 같다.

St. 1. 내성천(Neaseong Stream): 봉화군 봉화읍 삼계리에서 봉화군 물야면 북지리에 이르기까지 4 km에 이르는 내성천 본류 지점.

St. 2. 해저리(Heajeo-ri): 봉화군 봉화읍 해저리 일대 논의 수로 지점.

St. 3. 적덕리(Jeodeok-ri): 봉화군 봉화읍 적덕리 일대 논의 수로 지점.

내성천의 조사 지점은 하폭이 70 m 정도이고, 하상은 자갈로 덮여 있으며 하천의 제방 쪽으로 갈수록 모래가 많아진다. 건기에는 하천의 중앙부에만 물이 흐르고, 가장자리에는 모래 언덕이 형성되어 있다. 해저리의 조사 지점

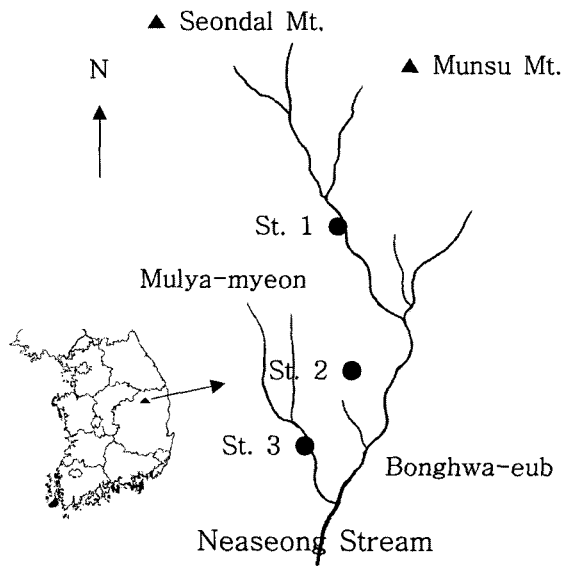


Fig. 1. Map of the study area.

은 넓은 논이 있으며, 야산에 위치한 봉화공설운동장의 높은 축대에서 스며 나오는 물이 수로를 따라 이 곳을 지나며, 주변에는 잡초가 무성한 초지가 있다.

적덕리의 조사 지점은 넓은 논이 있고, 연중 물이 흐르는 수로가 있으며, 논 주변에는 잡초가 무성하게 자라는 풀밭이 있다. 이곳도 각다귀류가 서식하기 좋은 조건을 구비하고 있으며, *T. aino*의 연구는 주로 이곳에서 이루어졌다.

### 채집 방법

성충은 현장에서 포충망을 사용하여 채집하였다. 유충의 채집은 하천에서는 계류용 정량 채집망인 Surber net (50×50 cm)과 뜰채를 이용하였다. 유충이 물에서 흙으로 이동하는 시기는 삽으로 하천 바닥을 파헤쳐 핀셋으로 채집하였다. 논에서는 삽으로 흙을 파헤친 후 핀셋으로 채집하였다. 용은 삽으로 흙을 파헤쳐 용이 드러나면 핀셋으로 채집하였고, 알은 알을 포함하고 있는 흙이나 조류(algae)를 떠와서 실험실에서 해부 현미경으로 관찰하면서 채집하였다. 표본의 동정은 일본 도치기현 Tochigi Prefectural Museum의 Takeyuki Nakamura 박사의 도움을 받았다.

### 사육 방법

야생 상태에서 암수의 교미가 확인된 후, 암컷 성충을 산채로 포획하여 Laughlin (1958)의 방법으로 알을 채란

하였다. 먼저 암컷 성충의 머리와 날개 및 다리를 제거한 후, 물을 담은 페트리디쉬에 이 성충의 몸을 띄워두면 빠르게 산란했다. 산란된 알은 물을 담은 페트리디쉬에서 실온으로 부화시켰다. 부화된 유충은 다음의 두 가지 방법으로 사육하였다. 첫째, 1령에서 3령 유충까지는 페트리디쉬에서 조류로 사육하고, 4령기부터는 사육 상자에서 사육하였다. 둘째, 갓 부화한 1령 유충을 페트리디쉬에서 조류로 2, 3일 키운 다음, 사육 상자에 바로 넣어서 사육하였다. 사육 상자(450×300×200 mm)는 모래를 담은 플라스틱 수조를 이용하였으며, 여기에 물을 부어 고이도록 하였다. 받침대를 사용하여 물이 사육 상자의 한 쪽 면에만 고이도록 하고, 다른 한 쪽은 흙으로 언덕을 만들고, 위에 이끼(moss)로 덮어 두었다(Fig. 5G). 이끼는 유충의 좋은 먹이가 되었으며, 다른 먹이를 주지 않아도 유충은 이 이끼를 먹고 잘 자랄 수 있었다.

## 결과 및 고찰

### 알

*Tipula*속 3종의 알은 모두 난각이 매끄럽고 검은 색이며, 코일 모양의 필라멘트를 가지고 있다. 이 필라멘트는 물 속에서 알이 떠내려가지 않도록 닻의 역할을 한다(Fig. 5A). 특히 *T. latemarginata*의 알은 표면에 끈적끈적한 점액이 많이 묻어 있었다. 알은 부화가 진행되면서 짙은 검은 색에서 갈색으로 변했으며 색깔이 옅어지고 크기도 커졌다. 알의 부화는 알의 장축을 따라 난각이 쪼개지면서 일어났다. 공기 중에 노출된 *T. nova*의 알은 시간이 지나면 바로 수축이 일어났다. 공기 중에 노출된 후, 수 시간이 지나면 본래 크기의 1/3 정도로 줄어들었으며, 수축된 알을 물에 넣으면 곧 바로 부피가 회복되었다. *T. nova*의 알은 여름 철(7월) 공기 중에 하루 노출되면, 수축이 일어나서 그 부피가 원래 부피의 20~30%가 되었으며, 이 수축된 알들을 물에 넣으면 원래 부피가 곧 회복되었고 시간이 지나면 물속에서 부화가 일어날 수 있었다.

*T. latemarginata*는 암컷 성충 1개체 당 평균 501개의 알을 보유하고 있었으며, *T. nova*는 평균 697개, 최대 936개의 알을 가지고 있었고, *T. aino*는 평균 760개의 알을 보유하고 있었다(Table 1). 암컷 성충이 처음 우화할 때는 미성숙 상태의 노란색의 알을 가지고 있었으며, 우화 후 시간이 지나면서 알이 검은 색으로 변했다. 대개 우화 후 1~2 일이 지나면 노란 색의 알이 검은 색으로 모두

**Table 1.** Number of eggs carried by female *Tipula* collected from the study area in 2002

	<i>T. latemarginata</i>	<i>T. nova</i>	<i>T. aino</i>
Number	212-851	593-936	573-935
Mean±S.E.	501±1	697±1	760±1
Individuals	30	25	25

바뀌었다. 알의 색 변화는 수정과는 관계가 없었다. 암컷을 교미를 시키지 않고 그대로 두어도, 시간이 지나면 알은 노란 색에서 검은 색으로 바뀌었다.

## 유충

### 1) 서식지

각다귀류 유충의 서식지는 매우 다양하다. 흐르는 물에서부터 꽤 건조한 토양에 이르기까지, 또는 바다의 조간대로부터 육상 식물의 잎에 이르기까지 폭 넓은 서식 환경을 보이고 있다(Alexander, 1920). 유충의 서식 환경으로 수분 조건이 가장 먼저 충족되어야 하며, 먹이 또한 중요한 제한 요인이 된다. 특히 부식성인 종류(detritivorous)는 먹이가 유충 분포에 중요한 요인이 된다(Brittain and Lillehammer, 1978; Merritt and Lawson, 1981). *Antocha*는 맑은 물, 특히 물 흐름이 빠른 하천에 서식하며, *Tipula*는 대부분 물가의 축축한 땅 혹은 물속에 서식하고, *Limonia*의 일부는 가파른 절벽에 붙어서 자라는 축축한 조류에 서식하며, *Cylindrotominae*는 바위나 땅 위에 붙은 축축한 이끼 위에 서식한다(Alexander and Byers, 1981). *Limoniinae*는 서식지가 다양하나 *Tipulinae*보다는 더 습한 지역을 선택한다(Pritchard, 1983). *T. simplex*와 같은 *Tipulinae*의 일부는 상당히 건조한 토양 속에도 살 수 있으며, *Cylindrotominae*의 분포는 그들의 기주 식물에 의하여 제한된다(Peus, 1952).

본 연구의 *T. latemarginata* 유충은 계류나 하천의 물속의 자갈이나 토사에 묻혀 살거나, 물가의 질퍽질퍽한 흙 속에 서식했다. 이 종의 유충은 벼를 재배하는 논 그리고 연못이나 웅덩이 주변의 질퍽질퍽한 흙 속과 지대가 낮은 건축물이나 담장 밑의 물기가 질퍽한 흙 속에도 서식하는 것이 관찰되었다. 심지어는 물이 새어 나오는 웅덩이에 붙어서 사는 경우도 있었다(Fig. 4F). 물이 새어 나오는 웅덩이에는 조류(algae)가 붙어 있는 데, 유충은 이것을 먹이로 하여 살아갔다. 그러나 겨울철이 되어 웅덩이 얼음으로 덮이게 되면 이 유충들은 대부분 얼어 죽었다. *T. nova* 유충의 서식 환경도 *T. latemarginata*와 비슷했고, 계류,

하천, 강, 연못 등의 물속 또는 물가의 질퍽질퍽한 흙 속에서 살았으며, 논가의 질퍽질퍽한 논둑에도 발견되었다. 그러나 *T. nova*는 *T. latemarginata*보다 더 건조에 적응한 것으로 생각된다. 하천에 서식하는 *T. nova*는 4령기에는 물에서 나와 축축한 흙 속에서 살았다. *T. aino* 유충은 주로 논에 서식하는 종류로, 논가의 질퍽질퍽한 흙 속에서 발견되었으며, 계류나 하천 또는 강에는 서식하지 않는 것으로 추정된다.

### 2) 섭식

각다귀아과(Tipulinae) 유충은 일반적으로 조류나 이끼 또는 썩어가고 있는 식물질을 먹으며, 콩무늬각다귀아과(Cylindrotominae) 유충은 살아 있는 이끼나 고등 식물을 먹고, 애기각다귀아과(Limoniinae) 유충의 일부는 육식성인 종류도 있다(Pritchard, 1983). 각다귀류 유충은 많은 토양에서 낙엽을 잘게 분해하므로 토양 미생물의 활동을 증진시킨다(Stebaev, 1958; Standen, 1978). *T. sacra* 유충의 중요한 먹이는 구조류이며(Hall and Pritchard, 1975), *T. paludosa*의 먹이는 다양하여 풀, 잔디, 담배, 감자, 딸기, 배추, 클로버, 상추, 땅콩 등 심지어는 솔방울까지도 먹는다. 각다귀류 유충은 먹이의 종류에 따라서 성장이 달라질 수 있으며, *T. paludosa*는 흰 클로버를 먹을 때 가장 잘 성장한다(Maercks, 1939).

본 연구의 *Tipula*속 3종의 유충은 모두 초식성이었다. 처음 부화된 1령기 유충은 물속에서 연한 조류를 먹고 자랐다. 차츰 성장하면서 딱딱한 낙엽 조각이나 식물의 잎 또는 뿌리를 먹었다. *T. latemarginata*와 *T. nova* 유충은 부화된 후, 해감과 같은 부드러운 녹조류를 먹고 자랐다. 물속에서 생활할 때는 주로 조류를 먹고 살아가다가 4령기가 되어 땅위로 올라오면 나뭇잎, 풀잎 또는 나무뿌리를 먹었다. *T. aino*는 논에 서식하는 종류이므로, 어릴 때는 논흙 표면에 부착한 조류를 먹다가 성장하면 식물 잎이나 뿌리를 먹었다. 때로는 벼의 뿌리를 갹아먹기 때문에 벼의 해충으로 알려져 있다.

사육 실험의 경우, 3종의 유충들은 잎이 부드러운 식물을 잘 먹었고, 특히 선호하는 식물은 닭이장풀(*Commelina communis*), 제비꽃(*Viola mandshurica*), 나팔꽃(*Pharbitis nil*), 썸바귀(*Ixeris dentata*) 등이었다. 닭이장풀은 잎이나 줄기 모두 잘 먹었고, 염육이 비교적 딱딱한 개망초(*Erigeron annuus*) 잎은 잘 먹지 않았으나 먹이가 부족할 때는 먹었다. *T. latemarginata* 유충은 부화 직후부터, 2령기, 3령기 유충에 이르기까지 왕성한 섭식을 보였으며, 생장이 빠르게 일어났다. 이 유충은 4령기가 되면 섭식이 느려지고,

활동량도 적어졌다. *T. nova*도 *T. latemarginata*와 같은 경향을 보였다. 실내 사육된 *T. latemarginata* 유충은 알에서 부화 직후부터 먹이를 왕성하게 먹었는데, 먹이를 제공하지 않으면 이 신생 유충은 2일 후면 죽었다. *T. nova*는 페트리디쉬에서 밀집 사육시킬 때 공식현상이 가끔 나타났다. 원래 이 종의 유충들은 초식성으로 육식은 하지 않으나, 밀집 사육한 경우에 공식현상이 종종 나타났다.

### 3) 체색 변화

사육 실험에서 *T. latemarginata* 유충은 3번 탈피를 하여 4령기가 되면 등 쪽의 특유한 단추형 무늬가 나타났다. *T. nova*는 1령에서 4령으로 갈수록 체색이 점점 짙어져서 검은 색이 많이 나타나며, 등 쪽의 초승달 모양의 무늬(crescent-like markings)는 3령기 유충부터 나타났다.

### 4) 탈피

*Tipula* 속 3종 유충의 탈피는 머리에서부터 미부 쪽으로 허물(exuviae)을 벗으며, 처음 탈피해서 나온 유충들은 체색이 아주 연했다. 사육 과정에서 유충의 탈피를 확인할 경우, 몸의 허물은 시간이 지나면 분해가 되므로 확인이 어렵고, 딱딱한 head capsule은 분해되지 않고 오랫동안 남아 있으므로, 그 크기로 영기를 파악했다(Fig. 4D).

*T. latemarginata*의 탈피 행동은 1령기 유충에서 2령기 유충이 되는 첫 번 탈피에서는 탈피하는 동안 몸을 좌우상하로 심하게 움직였으며, 2령기에서 3령기가 되는 두 번째 탈피부터는 몸의 움직임이 약해졌고(Figs. 4E, 5B), 3령기에서 4령기가 되는 세 번째 탈피가 일어날 때는 몸을 거의 움직이지 않았다. 첫 번째와 두 번째 탈피의

경우 탈피가 시작되어 완전히 마칠 때까지 소요되는 시간은 2시간 이내였으며, 탈피가 끝난 다음에는 얼마간 몸을 거의 움직이지 않았다. 그러나 빛과 같은 자극을 주면 잘 움직였다. 탈피를 할 때 장 안에 먹이가 많이 들어 있는 상태에서 탈피를 했다. 탈피를 한 후 4시간 정도 지나면 몸을 움직이면서 왕성히 먹이(조류)를 먹기 시작했다.

## 용

### 1) 용화

*Tipula*속 3종의 유충은 용화 시기가 되면 물에서 흙으로 올라와서 용이 되었다. *T. latemarginata*나 *T. nova* 유충들은 하천이나 계류의 물속 또는 물가에 살다가 4령기를 지나 용화 시기가 되면 보다 건조한 흙으로 이동하여 흙속에서 살다가 곧 용이 되었다. 그러나 유충이 흙으로 올라올 수 없는 환경이면, 물에서 그대로 수초나 조류에 몸을 의지하여 용이 되었다. *T. aino*도 눈에 사는 종류로 유충 때는 질퍽질퍽한 눈 흙 속에 살다가 용화 시기가 되면 보다 건조한 눈둑으로 올라와서 눈둑의 흙속에서 용이 되었다. 유충은 4령기에서 전용(pre-pupa) 단계를 거쳐 용으로 변하는데, *T. nova*, *T. latemarginata*의 경우는 1~2일 이내의 짧은 전용 단계를 거쳤다(Fig. 4G). 전용에서 용으로 변할 때 탈피 과정을 거치며, head capsule과 몸의 허물을 함께 벗어버리고 용이 되었다(Fig. 5C).

### 2) 용의 크기

용의 크기를 성별로 보면 암컷이 수컷보다 체장, 체폭 및 체고(body depth)가 모두 컸다(Table 2).

**Table 2.** Comparisons of pupal size among the three species of genus *Tipula* collected in the fields or reared in the laboratory from March to October in 2002

Sex	Size (mm)	<i>T. latemarginata</i>	<i>T. nova</i>	<i>T. aino</i>
Male	Body length	15.0-20.0	21.0-26.5	19.0-24.5
	Mean±S.E.	17.2±0.40	24.1±0.52	21.3±1.64
	Body width	2.5-3.3	2.8-4.2	2.8-3.5
	Mean±S.E.	2.9±0.07	3.5±0.12	3.1±0.21
	Body depth	2.4-3.1	2.9-4.2	2.7-3.3
	Mean±S.E.	2.7±0.08	3.4±0.11	3.0±0.17
	Number of Individuals	30	30	30
Female	Body length	16.0-24.8	22.0-33.0	28.0-30.0
	Mean±S.E.	20.3±0.77	27.7±0.88	28.7±0.67
	Body width	2.7-3.9	3.4-5.2	3.9-4.7
	Mean±S.E.	3.3±0.12	4.2±0.17	4.3±0.23
	Body depth	2.7-3.8	3.2-5.0	3.9-4.3
	Mean±S.E.	3.2±0.12	4.0±0.15	4.1±0.12
	Number of Individuals	30	30	30

### 3) 용의 행동

야생 상태에서 *T. latemarginata*, *T. nova* 용은 서식 장소가 건조해지면 다른 곳으로 몸을 꿈틀거리며 이동할 수 있었다. 그러나 용은 물속에서 헤엄은 치지 못하였다. 사육 상태에서 *T. latemarginata* 용을 물에 넣으면 헤엄은 치지 않고, 머리를 수면으로 하고 몸과 미부는 물속에 잠긴 상태로 물에 비스듬하게 떠있었으며, 유리 막대나 핀셋을 물속으로 가까이 가져가면 용은 유리막대나 핀셋을 따라와서 붙었다. 용 앞에서 유리막대나 핀셋을 이리저리 움직이면 용도 이리저리 이 기구를 따라 이동했다.

## 성충

### 1) 우화

*Tipula*속 3종은 우화할 때, 용의 가슴 등 쪽에 세로로 틈이 생기면서 성충이 빠져 나왔다. *T. nova*의 경우, 가슴 등 쪽에 틈이 생기기 시작하면서부터 성충이 완전히 빠져 나오는 데까지 걸리는 시간은 20분에서 1시간 정도였다. 이 때 강한 빛을 비추어 자극을 주면 성충의 몸이 빠져 나오는데 걸리는 시간이 약간 단축되었다. 용소(pupal case) 이탈 후 성충은 바로 날 수도 있으나, 보통은 10분 정도 지난 후 날아다녔다.

*T. latemarginata*, *T. nova*가 우화할 때는 두흉부는 흡위로 내 놓고 몸 아래 부분은 흡 속에 넣은 상태로 우화하였다(Fig. 4I). 이 때 공기 중에 노출된 두흉부는 건조한 상태가 되고, 용체는 보통 땅 위에 곳곳이 세운 상태에서 성충이 빠져 나왔으며, 성충이 빠져 나올 때는 몸이 희고 투명하나, 용소 이탈 후 수분도 안 되어 체색이 짙어지며 원래의 색으로 돌아갔다.

### 2) 교미

각다귀류는 우화할 때 이미 성적으로 성숙해 있고(Cuthbertson, 1929; Hadley, 1969; Neumann, 1958), 교미는 암컷이 용소를 탈출하는 직후에 이루어진다(Barnes, 1937; Coulson, 1962; Pritchard and Hall, 1971; White, 1951). 수컷은 때때로 용소에서 빠져 나오려고 하는 암컷에 달라붙거나, 암컷이 완전히 빠져 나올 때까지 옆에서 기다리기도 하며, 때로는 수컷이 암컷을 찾아 땅 위나 나무 가지 위 또는 풀밭 사이를 걸거나 날아다니기도 한다(Alexander, 1919, 1920; Hadley, 1969; Oldroyd, 1964; Rogers, 1933). Traynier와 Burton (1970)은 수컷은 우화

하려는 암컷에는 달라붙지만 용에는 유인되지 않는다고 했다. 각다귀아과(Tipulinae)에서 교미 행동은 암수 몸의 물리적 접촉으로 촉발된다는 보고가 있고(Alexander, 1919; Binns, 1975; Byers, 1961; Stich, 1963), Cuthbertson (1929)과 Neumann (1958)은 교미 행동은 수컷이 암컷을 시각적으로 인식함으로써 촉발된다고 했다. Freeman (1968)은 *T. lividia*는 성유인 물질(pheromone)을 가지고 있다고 보고했으며, 이 유인 물질은 안테나가 성에 따라 현저하게 다른 속(genus)이나, *T. paludosa*처럼 수컷의 안테나가 암컷의 그것보다 큰 일부 *Tipula*속에서 분비된다고 생각했다.

각다귀아과(Tipulinae)는 교미를 할 때, 무리(swarm)를 형성하지는 않으나, 어떤 때는 교미중인 개체를 포함하여 여러 개체가 한데 모여 있는 집단은 발견된다(Binns, 1975). 애기각다귀아과(Limoniinae)의 일부(Hexamini와 Eriopterini)는 교미를 할 때 무리를 형성하며(Alexander, 1920), 무리 형성(swarming)은 보통 해질 무렵에 일어나고, 수백 마리의 수컷들이 날아다니는 속에, 암컷들은 이 무리에 유도되어 비상(flight) 중에 교미가 일어난다.

본 연구의 *T. latemarginata* 암컷 성충은 우화할 때, 용소에서 이탈 후 5~7분 지나면 교미할 수 있었고, 수컷도 우화 후 5분 정도 지나면 교미를 할 수 있었다. *T. latemarginata*는 한 쌍의 암수가 교미를 할 때, 그 지속 시간은 약 40분 정도 소요되었다. 이는 사육 상태에서 관찰된 시간이며, 경우에 따라서는 이보다 더 길어질 수도 있고 짧아질 수도 있다.

*T. latemarginata*는 암컷이 수컷을 유인하는 성유인 물질은 분비하지 않거나, 분비한다하더라도 그 기능은 상당히 약하다고 보여 진다. 사육 실험의 경우, 암컷이 우화할 때 대형 사육 상자 안에 수컷이 여러 마리가 있어도 수컷이 암컷에게 교미하려고 날아오지 않았다. 이는 성 유인 물질이 크게 작용하지 않음을 의미한다. *T. latemarginata*는 암수가 함께 날거나 혹은 수컷이 암컷 근방을 날아다닐 때, 수컷이 암컷을 시각적으로 인식하고 접근하여 교미를 하는 것으로 추정된다. 즉, 수컷이 암컷의 냄새를 맡고 날아오는 것은 아니다. *T. nova*나 *T. aino*도 같은 경향을 보였다.

야생 상태에서 *T. latemarginata* 수컷은 물 또는 습지 위를 이리저리 활발하게 날아다니는 것을 자주 볼 수 있었는데, 이는 암컷을 찾는 행동으로 추정된다. 암컷은 활발하게 날지 않고, 한 자리에 붙어 있는 경우가 많았다. 수컷이 활발하게 짝을 구하는 구간을 이리저리 날면서 암컷을 찾다가 암컷을 발견하면 바로 교미가 이루어졌다. 야외에서 수컷의 이러한 비상 행동은 암컷의 산란으로 오인되기 쉽다. *T. aino*도 수컷이 암컷을 찾기 위한 비상 행동을 자주

볼 수 있었다. *T. latemarginata*나 *T. aino* 수컷의 이러한 비상 행동은 수컷이 성유인 물질보다는 시각적으로 암컷을 인식하고 접근한다는 것을 뒷받침해 준다.

*T. latemarginata*는 암컷 1마리에 수컷 여러 마리가 달라붙는 경우를 흔히 볼 수 있었으며(Fig. 4K), *T. nova*도 이런 현상이 관찰되었다.

암수 성충의 교미 자세는 몸을 벽면에 수직으로 붙이며 암컷은 위에, 수컷은 아래에 위치한 상태로 교미가 일어났다. 야생 상태에서 *T. aino*는 암수가 교미 중에 몸이 붙은 채로 날아다니는 것을 자주 볼 수가 있었으나, *T. latemarginata*나 *T. nova*는 교미 상태로 날아다니는 일은 없었다.

*T. latemarginata*, *T. nova*는 사육 상자에 암수 성충을 같이 넣어 두면 교미가 여러 번 이루어졌으며, 암수 한 쌍의 교미 회수가 10회를 넘는 경우도 관찰되었다.

### 3) 산란

각다귀류는 암컷이 미모(cerci)나 제 9복절로부터 발달된 부속 산란관(appendicular ovipositor)을 가지고 있는 점이 파리류로서는 특이하다(Dahl, 1980). 산란관의 모양과 그 부속 기관의 발달은 산란 습성에 따라 다르게 나타난다(Hemmingsen, 1952). 각다귀류의 산란은 교미 후 곧바로 일어난다(Cuthbertson, 1929; Lovibond, 1937; Rennie, 1916; Rogers, 1933). 산란 방식은 종에 따라 다양하며, 산란관(ovipositor)의 구조에 따라 다르다(Alexander, 1919). *Eriocera*, *Hexatoma* 등과 같이 유충이 물에 사는 종류는 성충이 비상 중에 몸을 물에 담그며 직접 물에다 알을 낳는다. *T. iroquois*, *T. bella*와 같은 *Tipula*속의 많은 종류는 하천가에 자라는 조류 층(algal bed) 위에다 알을 낳는다. *T. nobilis*는 질퍽질퍽한 흙이나 이끼에 알을 낳으며, *Limnophila alleni*는 이끼 덮인 썩어 가는 통나무에다 알을 낳는다. *T. paludosa*는 복부 끝을 토양 바로 밑 5 mm 이내로 삽입하며 산란한다(Coulson, 1962; Sellke, 1937).

본 연구의 *Tipula*속 3종의 암컷은 물기가 질퍽한 흙이나, 물기 축축한 조류 층 위에 산란했다(Fig. 4A). 암컷은 고인 물, 혹은 흐르는 물 어느 경우에도, 질퍽한 흙이나 조류 층이 없이 물만 있는 곳에서는 산란하지 않았다. 또한 암컷이 알을 낳을 때, 산란관으로부터 알이 한 개씩 빠져 나오며 또 여기저기 간격을 두고 따로따로 알을 낳기 때문에 난괴(卵塊)가 형성되는 일은 없었다. 그러나 실험실에서 채란할 때는 산란된 알들이 끈적끈적한 코일로 서로 달라붙게 되어 자연히 난괴가 형성되었다.

*T. latemarginata*의 산란 행동은 암컷 성충이 지면 위를

3쌍의 다리로 걸으면서 산란했다. 암컷이 물기가 질퍽한 흙이나 조류 층 위를 걸으면서 산란했는데, 몸통은 지면에 수직으로 하고, 날개는 120° 각도로 펴서, 3쌍의 다리를 지면에 붙이고 복부를 주기적으로 지면에 삽입하면서 산란했다. 그리고 다리로 걸어 이동하면서 옆자리에 또 산란했다. 그러다가 날아서 조금 떨어진 곳에 이동하여 또 같은 방법으로 산란했다. 또 *T. latemarginata*는 물기 질퍽한 조류 층이 있고, 그 조류 층 위의 같은 자리에 수초 간의 짧은 간격으로 날았다가 앉았다가 하면서 산란하는 경우도 있었으나, 암컷이 물위를 비상하면서 산란하는 일은 없었다. 현장에서 관찰된 *T. aino*의 산란 행동도 이와 같았다.

사육 실험에서 3종의 암컷 성충은 교미와 산란이 수시로 반복되었다. 즉 이들은 교미를 마친 후에 산란하는 것이 아니고, 산란하다가 교미하고 다시 또 산란하다가 교미를 하는 일이 수시로 일어났다.

암컷 성충들은 사육 상자 안에서는 교미가 이루어져도 산란 행동은 취하지 않았다. 이 성충들은 본능적으로 적합한 산란 장소가 아니면 산란 행동을 보이지 않는 것으로 생각된다. *T. latemarginata*는 사육 상자 안에서는 교미를 한 후에도 산란 행동을 취하지 않았고, 대개 알을 품은 채 죽거나 극히 일부는 알을 뜯기기도 했다(방란). *T. nova*도 사육 상자 안에서는 산란 행동은 취하지 않았고, 우화 후 여러 날이 지나면 알을 아무 곳이나 뜯기는 방란(放卵)을 했다. 또한 *T. nova* 암컷은 교미를 전혀 안 해도 시간이 지나면 미수정란을 방란했다.

*Tipula*속 3종의 산란은 보통 우화 후 1~4일 사이에 일어났다.

### 4) 섭식

각다귀류 성충은 섭식을 할 때도 있으나, 대체로 먹지를 않는다. 섭식 습성이 알려져 있는 대부분의 종은 활짝 핀 꽃에서 즙액을 빨아먹는 것으로 보고 되어 있다(Alexander, 1920). *Geranomyia*, *Toxorhina*, *Elephantomyia*와 같은 긴 주둥이(rostrum)를 가지고 있는 종류는 주로 국화와 식물의 꽃에서 즙액을 빨아먹는다(Alexander, 1919). Knab (1910)은 *Geranomyia*가 여러 종류의 국화와 식물의 꽃에서 즙액을 먹는 습성을 자세히 보고한 바가 있다. 그러나 대부분의 각다귀 종류는 성충 단계에서 무엇을 어떻게 먹는지 거의 알려지지 않았다. 많은 종은 수명이 비교적 짧으며 생식과 산란에 먹이를 필요로 하지 않으나, 일부의 종은 오랜 시간 비상하기 위해서는 약간의 먹이를 섭취하는 것으로 여겨진다(Alexander, 1919).

본 연구의 *T. latemarginata*, *T. nova* 성충들은 우화 후 사육 상자에서 가끔 물을 먹는 것을 관찰할 수가 있었으며, 우화 후 처음은 물을 잘 먹지 않았으나, 수명이 다 되어갈수록 물을 자주 먹었다. 이는 시간이 지나면서 성충의 몸이 수분을 점점 많이 잃기 때문인 것으로 생각된다. 이 종의 성충들을 물을 주지 않고 사육하다가, 며칠 후 페트리디쉬에 물을 담아 사육 상자에 넣어주면 곧 물에 내려앉아 물을 먹는 경우를 볼 수 있었다.

야생 상태에서 *Tipula* 성충의 섭식 행동은 관찰하기가 매우 어려웠다. 이들은 대개 먹지를 않았으며 활짝 핀 꽃에 모여들어 즙액을 빨아먹는 경우도 없었다. 다만 이들은 이른 아침에 풀잎에 붙은 이슬을 빨아먹는 모습은 관찰되기도 했다.

### 5) 휴식 습성

Alexander (1919)는 각다귀류 성충의 휴식 습성과 자세(position)는 종과 사는 장소에 따라서 다르다고 했다. 각다귀아과(Tipulinae)는 휴식을 취할 때 보통 날개를 활짝 펼 상태에서 쉬며, 애기각다귀아과(Limoniinae)는 쉴 때 날개를 복부 위에 접지만, 이러한 경향은 같은 속(genus) 안에서도 달라질 수 있다. *Tipula*속은 대부분의 종이 날개를 펴고 쉬나 *T. fragilis*, *T. ignobilis* 등은 날개를 복부 위에 붙인다. 애기각다귀아과의 많은 종(*Geranomyia canadensis*, *Dicranomyia simulans* 등)은 쉴 때나 섭식을 할 때, 길고 가는 다리를 용수철처럼 하고 몸을 아래위로 부르르 떠는 이상한 운동을 반복한다.

본 연구에서 *Tipula*속 3종의 성충은 모두 쉴 때 날개를 활짝 펴고 쉬었으며, 식물의 잎이나 가지 위에 앉거나 또는 매달린 상태로 쉬었다. 때로는 서식지에 따라 건물 벽에 붙어서 쉴 때도 많았으며, 언제나 날개를 활짝 펴고 다리를

모두 물체에 붙인 상태로 쉬었다. 그러나 나무 잎에 매달려서 쉴 때는 2개의 다리만 붙이고 쉬는 경우도 있었다.

### 6) 수명

각다귀류의 성충으로 가장 오래 사는 종류는 *Chionea*속으로 차고 습한 서식지에서 약 2개월 정도 생존할 수 있으나(Byers, 1982), 대부분의 종에서는 그 수명이 단지 수일에 불과하며, 환경 조건에 따라 달라진다(Pritchard, 1983). 성충은 보통 먹이를 먹지 않으며, 가끔 물만 먹으므로 죽음은 체내 영양 물질의 소진과 탈수로부터 온다(Coulson, 1962; Freeman, 1964; Hofsvang, 1973). *Tipula*속의 성충은 20°C, 60% 상대 습도에서 2~6시간이 지나면 수분 손실로 체중의 10%가 줄어든다(Freeman, 1968). 그러므로 성충은 이 수분 손실을 보충하기 위하여 반드시 물을 마셔야 한다. 섭식은 보통 교미와 산란에 필요한 것은 아니나 성충의 수명은 연장시킬 수 있다. Sellke (1936)는 *T. paludosa* 수컷에게 설탕물을 먹임으로써 그 수명을 연장시켰다.

본 연구의 *T. nova* 성충은 물만 주고 사육하면, 대체로 우화 후 4~9일 정도 살다가 죽었으며, 많게는 수컷의 경우 10일 이상 살아 있는 개체도 있었다. 수명을 성별로 살펴보면 수컷은 5~9일, 암컷은 4~6일로 수컷이 암컷보다 조금 더 오래 살았다(Fig. 2).

*T. nova* 성충을 3% 설탕물로 사육하면 수명이 3배 이상 길어졌다. 이들은 우화 후 대체로 16~25일 정도 살다가 죽었다. 많게는 우화 후 36~37일까지 살아남은 개체도 있었다. 설탕물로 사육할 경우의 수명을 성별로 살펴보면 수컷은 22~25일, 암컷은 16~22일로 역시 수컷의 수명이 암컷보다 길게 나타났다(Fig. 3).

*T. latemarginata* 성충의 수명도 실험실에서 물만 주고 사육하면 4~7일 정도였다. 사육 시에 관찰된 *T. aino*의 수명도 이와 비슷했다.

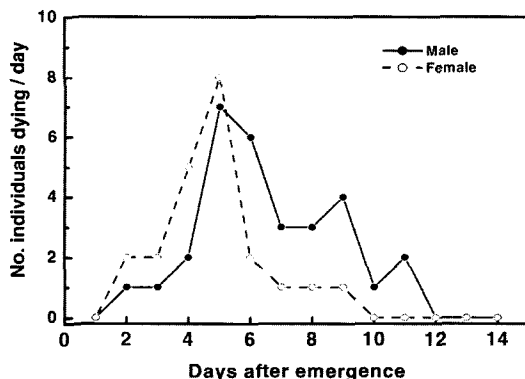


Fig. 2. Longevity of adults for *Tipula nova* reared in the laboratory with only water during the summer in 2002.

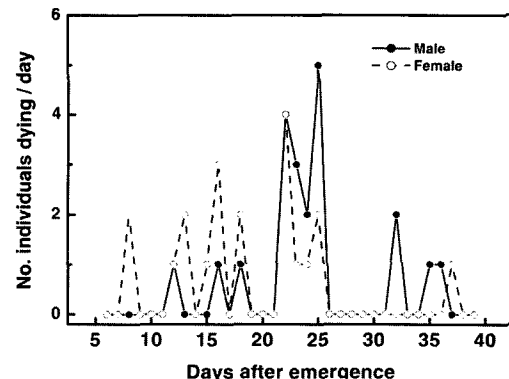
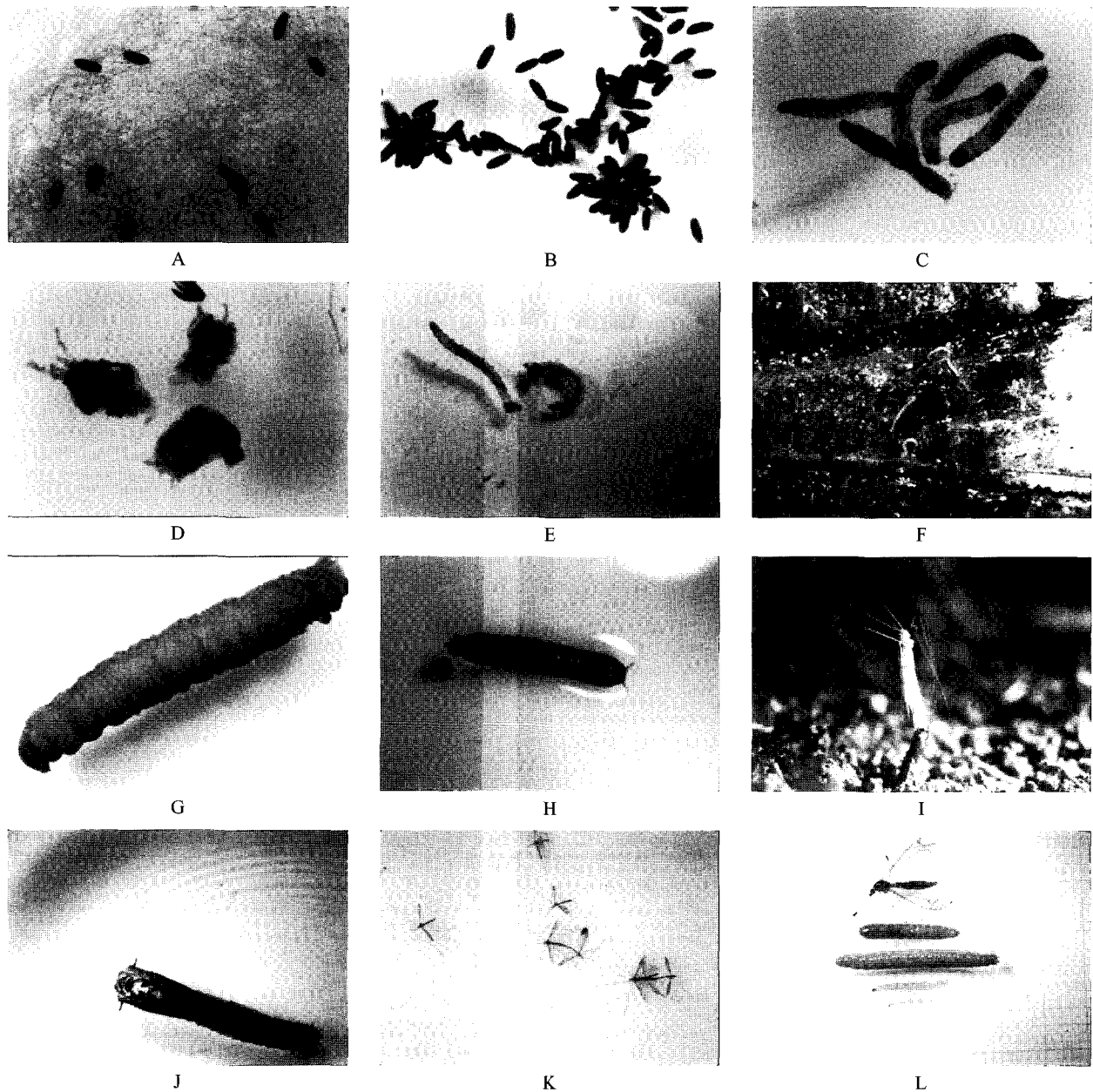


Fig. 3. Longevity of adults for *Tipula nova* reared with 3% sugar water during the summer in 2002.



**Table 3.** Sex ratio of adults for Tipulinae collected in the fields or reared in the laboratory from March to October in 2002

Species	Conditions	Individuals		Sex ratio (M : F)
		Males	Females	
<i>T. latemarginata</i>	Collected	576	223	2.6 : 1
	Rearred	82	58	1.4 : 1
<i>T. nova</i>	Collected	29	22	1.3 : 1
	Rearred	145	107	1.4 : 1
<i>T. aino</i>	Collected	136	89	1.5 : 1
	Rearred	54	23	2.3 : 1

**Fig. 4.** Bionomical photographs of *Tipula latemarginata*. A, eggs laid on algae (10x); B, eggs hatching (10x); C, first instar larvae (20x); D, exuviae of first molt (20x); E, larvae on 2nd molting; F, larvae living on the leaky revetment; G, prepupa (6.3x); H, pupa (female); I, adult emerging on the ground; J, pupal case; K, adults mating on the wall; L, all stages of life cycle (egg, 1st-4th instar larvae, pupa, adult: female).

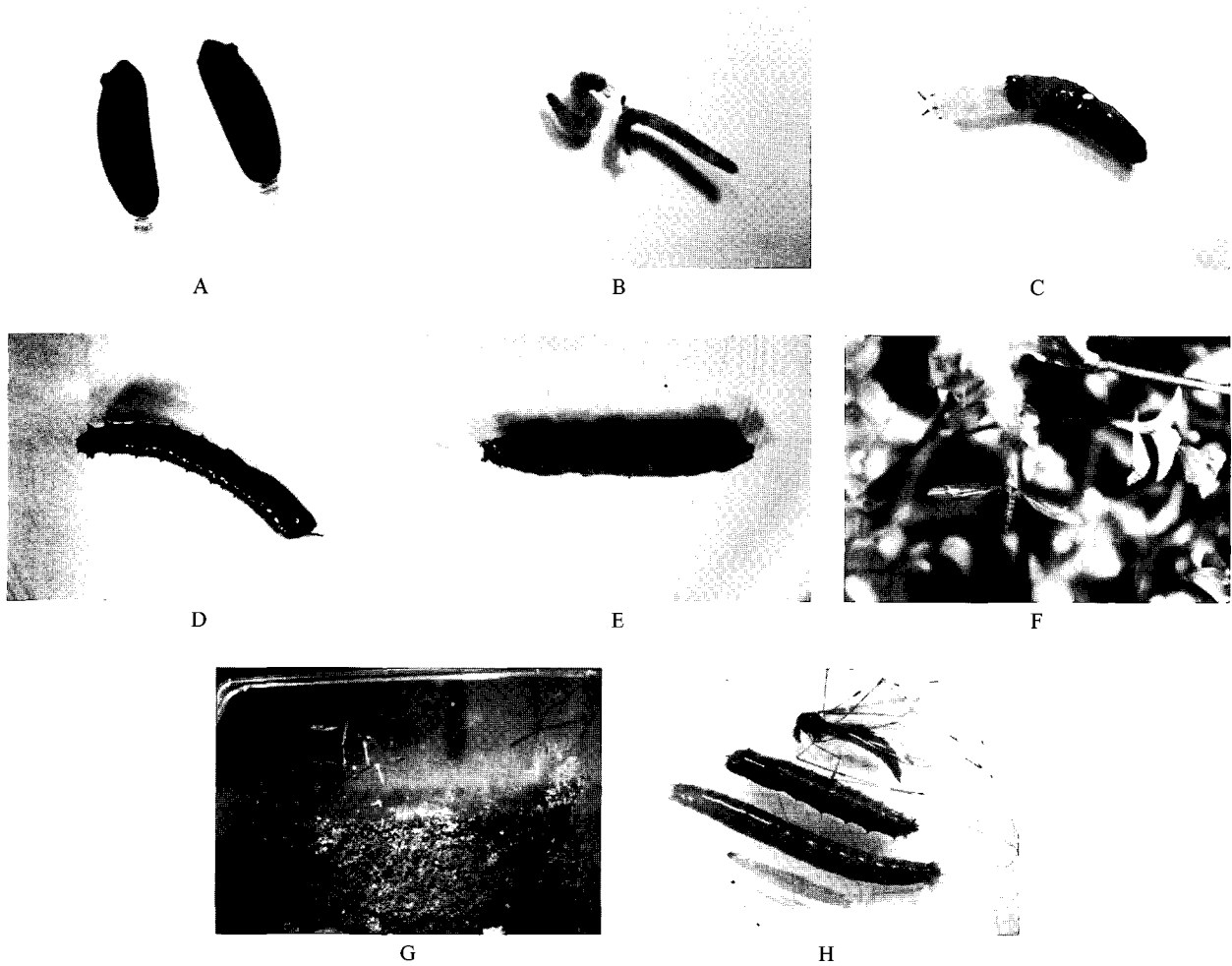


Fig. 5. Biological photographs of *Tipula nova*. A, eggs (50x); B, larvae on 2nd molting; C, prepupa molting into pupa; D, pupa(male); E, exuviae of prepupa; F, adult directly after emergence in the field; G, adults mating in the breeding cage; H, all stages of life cycle (egg, 1st-4th instar larvae, pupa, adult: female).

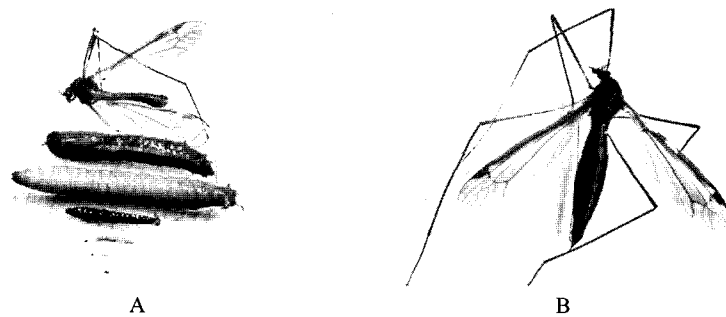


Fig. 6. Biological photographs of *Tipula aino*. A, all stages of life cycle (egg, 1st-4th instar larvae, pupa, adult: male); B, adult (female).

7) 성비

각다귀류의 집단에서는 일반적으로 수컷의 수가 암컷보다 더 많다(Freeman, 1964; Hemmingsen, 1965). Traynier와

Burton (1970)은 British Columbia에서 *T. paludosa*는 board trap으로 채집했을 때 80% 이상이 수컷이라고 했다. Coulson (1962)은 *T. paludosa*를 대상으로 용소를 조사하여 이 종은 수컷 대 암컷의 비가 1.72 : 1이라고 했고, 또 *T. subnodicornis*

는 4령기 유충에서 그 성비가 1 : 1이라고 했다. 한편 Laughlin (1960)은 *T. oleracea* 성충의 성비가 1 : 1로 그 수가 비슷하다고 했다. Pritchard(1976)는 *T. sacra* 성충의 성비는 수컷 대 암컷의 비가 2 : 1이나, 생활사에서 성을 알 수 있는 이른 시기에는 암컷의 수가 수컷보다 오히려 많다고 했다. 암컷은 생활사가 진행되면서 그 수가 감소하는데 이는 암컷이 수컷보다 치사율이 크기 때문이라고 했다. 그 외에도 각다귀류의 성비에 관한 연구가 많이 있으나, 그 연구가 바르지 못한 경우도 있었을 것이다. 왜냐하면 각다귀류는 성에 따라 수명이 다르고, 우화 시간이 다르며, 또한 행동 특성도 다르므로 어떤 시기에, 어떻게 채집하느냐에 따라 그 결과가 다르게 나오기 때문이다(Jackson and Campbell, 1975).

본 연구의 *T. latemarginata*는 야생 상태에서 수컷 대 암컷의 비가 2.6 : 1로 수컷이 훨씬 많았다. 그러나 사육 상태에서는 수컷 대 암컷의 비가 1.4 : 1로 그 차이가 훨씬 줄어들었다(Table 3). *T. nova*는 야생 상태와 사육 상태에서 그 성비가 각각 1.3 : 1과 1.4 : 1로 수컷이 암컷보다 약간 더 많았다. *T. aino*의 성비는 야생 상태에서는 1.5 : 1이고, 사육 상태에서는 2.3 : 1로 역시 수컷이 암컷보다 다소 더 많았다.

## Literature Cited

- Alexander, C.P. 1919. The crane-flies of New York. Pt. 1. Distribution and taxonomy of the adult flies. Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 25: 765-993.
- Alexander, C.P. 1920. The crane-flies of New York. Pt. 2. Biology and phylogeny. Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 38: 691-1133.
- Alexander, C.P. Byers, G.W. 1981. Tipulidae. In McAlpine, J. F. et al., eds., Manual of Nearctic Diptera. Hull, Quebec: Agr. Canada. 1: 153-190.
- Barnes, H.F. 1937. Methods of investigating the bionomics of the common crane fly, *Tipula paludosa* Meigen, together with some results. Ann. Appl. Biol. 24: 256-268.
- Binns, E.S. 1975. Post emergence aggregation and mating in *Tipula paludosa* Mg. (Dipt., Tipulidae). Entomol. Mon. Mag. 111: 93-96.
- Brittain, J.E. and A. Lillehammer. 1978. The fauna of the exposed zone of Øvre Heimdalsvatn: Methods, sampling stations and general results. Holarct. Ecol. 1: 221-228.
- Byers, G.W. 1961. The crane fly genus *Dolichozepe* in North America. Univ. Kans. Sci. Bull. 42: 665-924.
- Byers, G.W. 1982. The crane fly genus *Chionea* in North America. Univ. Kans. Sci. Bull. 52.
- Coulson, J.C. 1962. The biology of *Tipula subnodicornis* Zetterstedt with comparative observations on *Tipula paludosa* Meigen. J. Anim. Ecol. 31: 1-21.
- Cuthbertson, A. 1929. The mating habits and oviposition of crane-flies. Entomol. Mon. Mag. 65: 141-145.
- Dahl, C. 1980. Comparison of postembryonic organization of the genital segments in Trichoceridae, Tipulidae, and Anisopodidae (Diptera, Nematocera). Zool. Sci. 9: 165-186.
- Freeman, B.E. 1964. A population study of *Tipula* species (Diptera, Tipulidae). J. Anim. Ecol. 33: 129-140.
- Freeman, B.E. 1968. Studies on the ecology of adult Tipulidae (Diptera) in southern England. J. Anim. Ecol. 339-362.
- Hadley, M. 1969. The adult biology of the crane-fly *Molophilus ater* Meigen. J. Anim. Ecol. 38: 765-790.
- Hall, H.A. and G. Pritchard. 1975. The food of larvae of *Tipula sacra* Alexander in a series of abandoned beaver ponds (Diptera: Tipulidae). J. Anim. Ecol. 44: 55-66.
- Hemmingsen, A.M. 1952. The oviposition of some crane-fly species (Tipulidae) from different types of localities. Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Kjobenhavn. 114: 365-430.
- Hemmingsen, A.M. 1965. Deep-boring ovipository instincts of some crane-fly species (Tipulidae) of the subgenera *Vestiplex* Bezzi and *Oreomyza* Pok. and some associated phenomena. Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kjobenhavn. 118: 243-315.
- Hofsvang, T. 1972. *Tipula excisa* Schum. (Diptera, Tipulidae), life cycle and population dynamics. Nor. Entomol. Tidsskr. 19: 43-48.
- Hofsvang, T. 1973. Energy flow in *Tipula excisa* Schum. (Diptera, Tipulidae) in a high mountain area, Finse, south Norway. Norw. J. Entomol. 21: 7-16.
- Jackson, D.M. R. L. Campbell. 1975. Biology of the European crane fly, *Tipula paludosa* Meigen, in western Washington (Tipulidae; Diptera). Coll. Agr. Res. Stn. Wash. State Univ. Tech. Bull. 81: 1-23.
- Kim, D.S. and J.E. Lee. 2005. Life cycle of *Tipula latemarginata* Alexander (Diptera: Tipulidae) in Korea. Korean J. Appl. Entomol. 44(2): 109-114.
- Knab, F. 1910. The feeding-habits of *Geranomyia*. Ent. Soc. Washington. Proc. 12: 61-65.
- Laughlin, R. 1958. The rearing of crane flies (Tipulidae). Ent. exp. and appl. 1: 241-245.
- Laughlin, R. 1960. Biology of *Tipula oleracea* L.: Growth of the larva. Entomol. Exp. Appl. 3: 185-197.
- Laughlin, R. 1967. Biology of *Tipula paludosa*; growth of the larva in the field. Entomol. Exp. Appl. 10: 52-68.
- Lovibond, B. 1937. Investigations on the control of leatherjackets. (3) Some results of breeding and sampling experiments during the current season. J. Board Greenkeeping Res. (Brit. Golf Un.). 5: 107-112.
- Maercks, H. 1939. Untersuchungen zur Biologie und Bekämpfung schädlicher Tipuliden. Arb. Physiol. Angew. Entomol. 6: 222-257.
- Merritt, R.W. and D.L. Lawson. 1981. Adult emergence patterns and species distribution and abundance of Tipulidae in three woodland floodplains. Environ. Entomol. 10: 915-921.
- Neumann, H. 1958. Der Bau und die Funktion der männlichen Genitalapparate von *Trichocera annulata* Meig. und *Tipula paludosa* Meig. (Dipt. Nematocera). Deut. Entomol. Z. (N. S.). 5: 235-298.
- Oldroyd, J.N. 1964. The natural history of flies. W.W. Norton Co., New York. 324 pp.
- Peus, F. 1952. Cylindrotomidae. in Die Fliegen der Palearktischen

- Region, ed. E. Lindner. 17: 1-80.
- Pritchard, G. 1976. Growth and development of larvae and adults of *Tipula sacra* Alexander (Insecta: Diptera) in a series of abandoned beaver ponds. *Can. J. Zool.* 54: 266-284.
- Pritchard, G. 1983. Biology Of Tipulidae. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 1-22.
- Pritchard, G. and H.A. Hall. 1971. An introduction to the biology of craneflies in a series of abandoned beaver ponds, with an account of the life cycle of *Tipula sacra* Alexander (Diptera; Tipulidae). *Can. J. Zool.* 49: 467-482.
- Rennie, J. 1916. On the biology and economic significance of *Tipula paludosa*. Part I. Mating and oviposition. *Ann. Appl. Biol.* 2: 235-240.
- Rennie, J. 1917. On the biology and economic significance of *Tipula paludosa*. Part II. Hatching, growth and habits of larva. *Ann. Appl. Biol.* 3: 116-137.
- Rogers, J.S. 1933. The ecological distribution of the crane-flies of northern Florida. *Ecol. Monogr.* 3: 1-74.
- Savtchenko, E.N. 1954. On characteristics differentiating larvae of the most common species of crane flies (Diptera, Tipulidae). *Zool. Zh.* 33: 616-636.
- Sellke, K. 1936. Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (Tipulidae, Dipt.). *Z. Wiss. Zool.* 148: 465-555.
- Sellke, K. 1937. Beobachtungen über die Bekämpfung von Wiesenschnakenlarven (*Tipula paludosa* Meigen und *T. czizeki* de Jong). *Z. Angew. Entomol.* 24: 277-284.
- Standen, V. 1978. The influence of soil fauna on decomposition by microorganisms in blanket bog litter. *J. Anim. Ecol.* 47: 25-38.
- Stebaev, I.V. 1958. Role of the soil invertebrates in the development of microflora in the soil of the subarctic (as exemplified by the larvae of Tipulidae, Diptera). *Proc. Acad. Sci. USSR Sect. Biol. Sci.* 122: 741-743.
- Stich, H.F. 1963. An experimental analysis of the courtship pattern of *Tipula oleracea* (Diptera). *Can. J. Zool.*, 41: 99-109.
- Traynier, R.M.M. and D.J. Burton. 1970. Male response to females in the marsh crane fly, *Tipula paludosa* Mg. (Diptera: Tipulidae). *J. Entomol. Soc. Brit. Columbia.* 67: 21-22.
- White, J.H. 1951. Observation on the life history and biology of *Tipula lateralis* Meig. *Ann. Appl. Biol.* 38: 847-858.

(Received for publication March 20 2007;  
accepted April 25 2007)