

곤충의 의사소통: 개념, 채널 및 상황

장이권*

이화여자대학교 생명과학과 에코과학부

Insect Communication: Concepts, Channels and Contexts

Yikweon Jang*

Department of Life Sciences and Division of EcoScience, Ewha Womans University, Seoul, 120-750, Republic of Korea

ABSTRACT: Because communication facilitates behaviors that are critical for survival and reproduction, it is central to the study of behavior and evolution. One of the most important and difficult issues with respect to communication has been the definition of communication itself. Broadly, it can be defined as an exchange of information from a signaler to a receiver. However, evolution of a signal is likely possible only under conditions in which both the signaler and receiver increase fitness from the exchange of information, often referred to as “true communication.” The three primary sensory channels of communication used by animals are chemical, visual, and acoustic. Chemical signals are the oldest and most widespread method of communication. Visual and acoustic signals convey a great deal of information due to ease of modulation, flexibility of signal production, and fast transmission. The most widespread contexts in which animals communicate are sexual interaction and conflict resolution. Signals used for sexual interaction typically contain information about species identity and sexual attractiveness, whereas signals used for conflict resolution may contain information about resource holding potential. Other contexts under which animals communicate include territorial defense, parent-offspring interactions, social integration, sharing of environmental information, and auto-communication.

Key words: Honest signal, Provision of information, Receiver, Sensory channel, Signaler, True communication

초 록: 의사소통은 생존과 번식을 위해 필요한 행동을 가능하게 하기 때문에 행동과 진화연구에 중추적이다. 동물의 신호와 관련하여 가장 중요하고 어려운 문제 중의 하나는 의사소통의 정의이다. 넓게 봐서 의사소통은 신호자로부터 수신자로의 정보제공이다. 그러나 신호의 진화는 정보교환으로 신호자와 수신자 모두 적합도가 증가할 때만 가능하다. 이것을 ‘참의사소통’이라한다. 동물들이 의사소통할 때 감각채널로 흔히 화학물질, 빛, 소리를 이용한다. 화학신호를 이용한 의사소통은 가장 오래되고, 거의 모든 동물들이 사용하는 방법이다. 변조의 용이, 신호생산의 유연성, 빠른 전송 때문에 빛 과 소리를 이용한 의사소통은 보다 많은 양의 정보를 전달할 수 있다. 교미행동과 충돌해결은 동물들이 의사소통하는 가장 흔한 상황이다. 교미행동에 사용되는 신호는 보통 종에 대한 정보와 성적 매력도에 대한 정보를 담고 있으며, 충돌해결에 사용되는 정보는 신호자의 싸움능력에 대한 정보를 담고 있다. 이외에도 동물들이 의사소통하는 상황은 영역방어, 부모자식 상호작용, 사회통합, 환경정보 공유, 자기의사소통을 포함한다.

검색어: 수신자, 신호자, 정직한 신호, 정보제공, 감각채널, 참의사소통

의사소통은 곤충의 행동 중 가장 특징적이다. 뿐만 아니라 가을을 알려주는 귀뚜라미 노래, 한여름의 매미 소리, 호랑나비의 화려한 색과 무늬 등과 같이 감상에 젖게 하기도 하고, 짜증나게도 한다. 의사소통은 교미행동, 사회행동 등과 같이 곤충의 생존과 번식을 위해 반드시 필요한 행동과 본질적으로 연결되어있

다(Bradbury and Vehrencamp, 1998; Searcy and Nowicki, 2005; Théry and Heeb, 2008). 그래서 곤충 행동을 연구하기 위해서 의사소통에 대한 이해가 필수불가결하다. 의사소통은 방제, 보전, 동물복지와 같은 응용분야에도 관계가 있다. 또한 의사소통은 진화학, 생태학, 생리학, 개체군유전학, 신경생물학과 같은 생물학의 다른 여러 분야의 인터페이스이기도 하다. 본 종설의 범위는 곤충을 포함한 모든 동물이다. 곤충의 다양성때문에 여기서 소개하는 거의 모든 내용은 곤충에게 적용할 수 있다. 그

*Corresponding author: jangy@ewha.ac.kr

Received May 9 2011; Revised September 26 2011;

Accepted October 6 2011

렇지만 일부 내용은 곤충을 제외한 다른 동물에게만 한정된다. 먼저 의사소통의 이해에 필수적인 개념을 소개한다. 이어서 의사소통 때 자주 사용하는 채널과 의사소통이 일어나는 상황을 설명한다.

의사소통이란?

의사소통은 동물행동학 연구가 시작한 이래 항상 논쟁의 대상이 되었다. 여러 가지 논쟁이 있지만 가장 중요하고도 어려운 것은 의사소통의 정의이다. 반딧불이의 수컷은 빛을 발산하여 암컷을 유인한다. 수컷은 공중을 날면서 주기적으로 빛을 반짝이는데 종마다 독특하다. 그래서 반짝이는 빛의 양식을 보면 반딧불이 종을 구별할 수 있다. 반딧불이 암컷은 지면에서 공중을 보고 있다가 지나가는 수컷의 불빛 양식을 보고 살짝 빛을 반짝인다. 이 암컷의 불빛을 보고 공중의 수컷이 지면에 내려앉는다. 수컷은 암컷으로 다가가고 교미로 이어질 수 있다. 그렇지만 모든 수컷이 이런 행운을 누리는 것은 아니다. *Photuris* 속에 속해 있는 반딧불이 암컷들은 *Photinus* 속의 암컷들이 내는 빛을 모방할 수 있다(Lloyd, 1965). *Photinus* 수컷들이 공중을 날아가면 지면에서 *Photuris* 암컷들이 빛을 반짝여 이들을 유인한다. 이 불빛을 보고 다가가면 *Photuris* 암컷은 *Photinus* 수컷을 잡아먹는다.

앞의 두 경우에서 암컷 반딧불이가 빛을 반짝여서 수컷이 암컷한테 다가갔지만 수컷의 운명은 정반대이었다. 첫 번째 경우는 신호를 보낸 쪽이나 받는 쪽이나 의사소통에 의해 교미를 하고 자손이라는 공통된 이익을 얻을 수 있다. 이에 비해 두 번째 경우는 신호를 보낸 암컷은 굶주린 배를 채울 수 있지만 수컷은 목숨을 잃게 된다. 첫 번째 경우에 의사소통이 일어났다는 데에 모두가 동의할 수가 있다. 그렇지만 두 번째 경우에는 수컷의 처음 의도와는 다른 결과가 초래되었으므로 의사소통이 일어났는지 의문점을 제기할 수 있다. 그럼 다음 경우에도 의사소통이 일어났다고 할 수 있는가?

- 나뭇가지가 휘는 방향을 보고 우리는 바람의 방향을 알 수 있다.

- 식물의 꽃이 밝은 색을 띄어 수분매개 곤충을 유인한다.
- 밤에 먹이를 찾아 살짝 돌아다니는 들쥐의 소리를 듣고 올빼미가 날아와 들쥐를 낚아챈다.
- 박쥐가 스스로 발생시킨 초음파를 이용하여 나방을 탐지하고 잡아먹는다.

행동학을 연구하는 학자들은 의사소통이 신호자(signaler), 수신자(receiver), 및 정보제공(provision of information) 이 세 가지와 관련되어 있다는 것에 동의한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 의사소통을 이해하는데 가장 어려운 점은 신호자와 수신자의 의도이다. 신호자 또는 수신자가 의사소통을 하고자 하는 의도가 없다면 의사소통이 성립할 수 있을까? 그렇지만 의도 또한 행동학 연구에서 어려운 부분이다. 그래서 의도 대신 행동학자들은 의사소통으로 인하여 신호자와 수신자의 적합도(fitness)의 증감을 고려한다. 적합도의 증감은 생물학적 이익이나 감소, 즉 자손의 증가나 감소를 의미한다. 의사소통으로 인한 신호자와 수신자의 적합도 증감에 따라 다음과 같은 네 가지 경우가 가능하다(Table 1) (Wiley, 1983). 먼저 신호자와 수신자 모두 적합도의 증가를 경험하는 경우이다. 이런 경우를 진정한 의사소통 또는 참의사소통(true communication)이라 하며(Bradbury and Vehrencamp, 1998; Dusenbery, 1992; Marler, 1977), 이때 의사소통을 매개하는 수단을 신호(signal)라 한다(Maynard Smith and Harper, 2003). 앞에 반딧불이 암컷과 수컷이 빛 신호를 주고받으며 짝짓기하는 경우이다. 두 번째 경우는 신호자의 적합도는 증가하고 수신자의 적합도는 감소하는 경우이다. 앞에서 반딧불이 *Photuris* 암컷이 불빛 신호로 유인하여 다른 종의 수컷을 잡아먹는 경우이다. 이것은 속임(deceit)이라 한다. 만약 수신자의 적합도가 변화 없이 신호자의 적합도만 증가하였을 경우 조작(manipulation)이라 한다. 세 번째 경우는 신호자의 적합도가 감소하고 수신자의 적합도가 증가하는 경우인데 이것을 착취(exploitation)라 한다. 귀뚜라미 수컷은 유인노래(calling song)를 불러 암컷을 유인한다. 이런 귀뚜라미 노래에 암컷뿐만 아니라 기생자나 포식자도 유인된다. 특히 *Ormia ochracea*는 작은 파리로, 이 종의 암컷은 귀뚜라미의 노래를 이

Table 1. Types of communication based on signaler and receiver fitness (Wiley, 1983)

		Receiver fitness		
		increase	0	decrease
Signaler fitness	increase	true communication	manipulation	deceit
	0	exploitation	¹	-
	decrease	eavesdropping	-	-

¹This type of communication is not typically found in nature.

용하여 다가간 다음 귀뚜라미 수컷 근처에 알을 낳는다(Cade, 1975). 알에서 깨어난 구더기들은 귀뚜라미 몸안으로 들어가 성장한다. 구더기 마지막 단계가 되면 이들은 다시 귀뚜라미 밖으로 나오고, 귀뚜라미는 곧 죽게 된다. 여기서 귀뚜라미의 유인노래를 이용하여 기생파리가 접근하는데 이럴 때 유인노래를 신호라 하지 않고 큐(cue)라 한다(Hasson, 1994). 착취는 신호자가 적합도의 감소를 경험하지만 도청(eavesdropping)은 신호자에게 직접적인 해를 끼치지 않는 경우이다(Wiley, 1983). 마지막으로 신호자와 수여자가 모두 적합도의 감소를 경험하는 경우인데 이런 예는 야생에서 거의 알려져 있지 않다.

Wiley(1994)에 의하면 의사소통은 신호자의 정보제공이 수신자의 행동에 영향을 미치는 것이라고 정의하였다. 이러한 정의를 광의의 의사소통(communication in the broadest sense)이라 한다(Théry and Heeb, 2008). 이 광의의 의사소통에 두 가지 제한을 가할 수 있다. 하나는 신호자의 적합도가 증가하는 것이고, 또 하나는 의사소통이 정직하여 수신자도 적합도의 증가를 경험하는 것이다(Marler, 1977). Burghardt(1970)와 Otte(1974)는 신호자의 적합도가 증가하는 것만 의사소통이라고 주장한다. 이 경우 참의사소통과 속임이 의사소통의 범주에 들어간다. 즉 신호의 사용을 의사소통으로 간주한데 비해 큐의 사용은 의사소통이 아니다. 이에 비해 Marler는 신호자와 수신자의 적합도가 모두 증가하는 경우, 즉 참의사소통만 의사소통이라고 정의하였다(Marler, 1977).

참의사소통의 예는 주로 짝짓기 상황이나 부모-자식 간의 상황에서 쉽게 찾아볼 수 있다. 이 경우 신호자와 수신자가 의사소통을 통하여 적합도가 증가하므로 이때 사용하는 신호는 효율적이고, 모호하지 않으며, 정보를 포함한다고 여겨졌다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 이러한 관점은 협조 관점의 의사소통(cooperative view of communication) 또는 고전행동학 관점의 의사소통(classical ethological view of communication)이라 한다. 이러한 관점은 1970년대에 들어와 Dawkins and Krebs(1978) 같은 개체선택론자(individual selectionist)들로부터 집단선택(group selection)에 근거를 두었다는 비판을 받았다. 자연선택에 의한 진화는 개체의 적합도를 높이는 방향으로 일어난다(Williams, 1966). 집단선택은 보통 개체의 희생, 즉 적합도의 감소가 일어나는 행동이 일어날 수 있으므로 기존의 자연선택 이론으로는 설명하기 어렵다. 개체의 적합도가 감소하는 행동은 주로 혈연적으로 가까운 경우에 일어난다(Hamilton 1964). 그렇지만 짝짓기와 같이 의사소통의 많은 경우는 혈연관계가 전혀 없는 개체 간에 발생한다. 그러므로 의사소통에 작용하는 선택압은 집단선택이기보다는 암컷과 수컷, 각각의 이익을 최대화하는 개체선택이다. 그래서 Dawkins and Krebs(1978)는

조작 관점의 의사소통(manipulative view of communication)을 소개하였다. 이 관점은 마치 광고처럼 신호자가 신호를 이용하여 자신에게 유리하도록 수신자를 조작한다고 주장한다. 또한 신호가 정보를 포함한다면 참 일수도 있고 거짓 일수도 있다. 그러나 이 주장은 근본적인 결함이 있다. 정보가 수신자에게 아무 이득이 없다면 왜 수신자가 신호에 반응하도록 진화되었는지를 설명하지 못한다(Searcy and Nowicki, 2005). 만약 수신자가 신호를 무시하면, 신호생성이 신호자에게 이익을 주지 않는다. 이런 경우 의사소통 자체가 사라지거나 진화되지 않을 수 있다.

정직한 신호(honest signal)

수신자가 의사소통으로 인하여 적합도의 증가를 경험하려면 의사소통이 정직해야 한다. 짝짓기에 이용하는 신호가 정직한지는 오랜동안 논란거리이었다. 암컷은 양질의 수컷과 짝짓기를 할 때 이익이 있다고 가정해보자. 만약 양질의 수컷이 자신의 상태를 알릴 수 있는 신호를 생성하고 암컷은 신호를 이용하여 짝짓기 상대자를 선택한다. 그렇지만 저질의 수컷도 암컷과 짝짓기를 하면 적합도가 증가하므로 그들 또한 신호를 생성한다. 양질과 저질의 수컷 모두 신호를 생성하면 신호와 수컷의 우수성과는 관련이 없어진다. 그러면 암컷은 그 신호를 무시하도록 선택될 수 있다(Searcy and Nowicki, 2005). 이 딜레마에 대한 해결책으로 제시된 것이 Zahavi의 ‘핸디캡’ 원리이다(Zahavi, 1975). 수컷이 핸디캡을 발현하려면 생성 비용이나 포식자로부터의 위험이 따르기 때문에 수컷의 생존에는 불리하다. 그렇지만 암컷은 이 핸디캡이 잘 발달된 양질의 수컷을 교미상대자로 선택하므로 핸디캡은 수컷의 번식성공도를 높이기 위해 필요하다. 이 원리는 신호의 신빙성(reliability)이 비용에 의존한다는 것을 바탕으로 하고 있다. 즉, 생성하기 비싼 신호는 속이기 어렵기 때문에 정직한 신호이어서 수신자가 신호자의 가치를 정확하게 판단할 수 있다는 주장이다.

Zahavi의 핸디캡 원리는 발표 이후 많은 논란의 대상이 되었다. 가장 큰 문제점은 이 원리의 이론적인 토대가 구축되는데 시간이 걸렸기 때문이다. 간단하게 암컷의 입장에서 핸디캡에 대한 이익과 비용 계산을 해본다. 암컷이 핸디캡을 선택함으로써 얻는 이익은 암컷의 선호도가 핸디캡과 상관관계가 있고 이어서 핸디캡과 수컷의 생존력(viability)이 관련이 있기 때문이다. 이에 비해 암컷은 핸디캡을 가진 수컷과 교미함으로써 상대적으로 비싼 비용을 치러야 한다. 암컷의 아들들은 수컷의 핸디캡을 물려받고, 그 핸디캡으로 인하여 포식과 같은 위험에 노출된다. 암컷의 이익, 즉 선호도를 행사하여 얻은 아들의 생존력의 향

상은 아들이 핸디캡 때문에 치러야하는 비용보다 그리 크지 않다. 그래서 ‘자하비핸디캡’이라 불리는 초기의 이론은 확실한 지지를 얻지 못했다.

폐기직전에 몰린 자하비핸디캡의 구출은 이 이론에 약간의 수정을 가함으로 이루어졌다. 즉 핸디캡의 표현형 발현은 개체의 질과 상관관계가 있다. 이러한 상관관계는 크게 두 가지로만 들어질 수 있다. 하나는 모든 수컷에서 핸디캡이 발현되기 보다는 양질의 수컷만 핸디캡이 발현되는 것이다. 이런 경우를 상태 의존핸디캡(condition-dependent handicap)이라 한다(West-Eberhard, 1979). 다른 경우는 모든 수컷이 핸디캡을 가지고 있지만 수컷의 크기 같은 특징이 생존력과 관련이 있는 것이다. 이런 경우를 노출핸디캡(revealing handicap)이라 한다(Maynard Smith, 1985). 상태 의존핸디캡과 노출핸디캡 이론은 자하비핸디캡에 비해 진화될 가능성이 훨씬 높다. 그 이유는 핸디캡과 생존력이 보다 직접적으로 연결되어 있어서 암컷이 핸디캡을 가지고 있는 수컷을 짝짓기 상대자로 선택할 때 정확하게 판단할 수 있기 때문이다. 다시 말해 핸디캡이라는 신호가 정직하여 이것을 이용한 의사소통으로 암컷이 이익을 누릴 수 있다. 또 핸디캡을 가지고 있는 신호자와 이것을 가지고 의사결정하는 수신자가 동시에 이익을 얻으므로 참의사소통이 진화될 수 있다.

노출핸디캡은 Hamilton-Zuk 가설이라고도 불린다(Hamilton and Zuk, 1982). 개체의 생존력은 기생자에게 감염 정도와 밀접한 관련이 있는 경우가 많다. 기생자가 많으면 개체의 건강은 나쁘고, 성선택에 필요한 신호도 영향을 받게 된다. 만약 기생자의 감염 정도와 성선택때 사용하는 수컷의 신호가 직접적인 상관관계가 있다면 암컷은 이 신호를 이용하여 기생자가 없는 건강한 수컷을 선택할 수 있다. 그래서 Hamilton and Zuk(1982)은 수컷의 신호를 핸디캡 대신 지표(index)라고 불렀다.

핸디캡 존재에 대한 증거는 이제 많이 누적되어 있다. 공작의 꼬리는 다윈이 처음 성선택 개념을 소개할 때부터 사용되었고, Zahavi의 핸디캡 이론의 대표적인 예이기도 하다. 공작 수컷의 꼬리는 화려한 색과 무늬 그리고 거추장스러운 크기 때문에 수컷의 생존에 불리하게 작용할 것이라고 생각했다. 다윈 이래 무려 100년이 넘게 이 생각은 정설로 여겨졌다. 그렇지만 Marion Petrie 박사가 숲이 무성한 영국의 한 공원에서 놓아기른 공작들을 관찰하였다. 여우에 잡혀 죽은 공작들은 생존한 공작들보다 훨씬 짧은 꼬리를 가지고 있었다. 또 포식자에게 죽은 공작들은 그 전 짝짓기 기간에 교미하지 못한 개체들이었다. 그뿐만 아니라 꼬리가 거추장스러울 정도로 크거나 화려한 수컷들의 면역능력이 짧은 꼬리를 가진 수컷보다 월등하게 좋았다(Møller and Petrie, 2002). 즉 꼬리가 크고 화려한 수컷이 성선택에서 유리하고, 포식자에게도 생존할 수 있는 확률이 높았으며, 면역능력으

로 대표되는 생존력도 높았다. 다시 말해 수컷 공작의 꼬리는 암컷이 성선택을 할 때 이용할 수 있는 정직한 신호이다(Møller and Petrie, 2002).

핸디캡이 동물의 의사소통에서 널리 퍼져있지만 정직하지 않은 신호도 계속 존재한다. 박새는 먹이를 발견하면 거짓 경고 신호를 만들어 동료들을 달아나게 한다는 보고가 있다(Møller, 1988). 이런 거짓 신호는 발생 빈도가 낮을 때에만 유지될 수 있다(Alcock, 2005; Searcy and Nowicki, 2005). 만약 거짓 신호의 발생 빈도가 높으면 수신자가 이런 거짓 신호를 무시하도록 선택되어질 수 있다.

정보(information)

모든 의사소통은 정보와 관련이 있다. 그렇지만 정보과 관련이 있는 모든 것이 의사소통은 아니다. 우리가 보통 알고 있는 정보는 지식을 의미한다. 예를 들면 개구리의 노래를 들으면 그 개구리의 종, 성, 개체에 대한 정보를 알 수 있다. 이런 정보를 의미 정보(semantic information)라 한다. 하지만 동물들이 이러한 의미 정보를 사용하여 의사결정을 내린다고 하더라도 연구자는 동물들이 무슨 정보를 이용하는지 또는 어떻게 이용하는지 정확히 알 수 없다. 연구자는 동물 행동의 관찰자로 남아있을 수밖에 없기 때문이다. 만약 장교가 부하 사병들에게 “가만히 있어”라고 명령하고, 사병들이 가만히 있다고 가정해보자. 앞의 의사소통 정의에 따르면 이것은 완전한 의사소통이다. 그렇지만 이와 비슷한 일이 동물들 간에 일어났다고 가정하자. 그럼 우리는 수신자가 신호자의 명령을 듣고 가만히 있는지, 아니면 신호자의 명령을 듣지 못하고 가만히 있는지, 아니면 명령을 무시하고 가만히 있는지 구별을 할 수 없다. 다시 말해 우리는 동물 내면에서 일어나는 정보처리와 의사결정을 이해하기 힘들고 결국은 동물들의 행동이나 상태의 변화를 관찰하여 의사소통이 일어나고 있는지를 판단해야 한다.

어떤 연구자는 인간이 사용하는 수화를 가르쳐 침팬지와 대화를 시도하기도 한다. 이런 연구는 부분적으로 성공을 거두었지만 실제 야생에서 침팬지의 의사소통과 관련이 있는지는 의문이다. 결국 연구자가 동물의 의사소통을 이해하는 방법은 의사소통이 일어나기 전에 개체가 취할 수 있는 여러 선택권과 의사소통이 일어난 후의 결정된 선택을 비교하여 유추하는 수밖에 없다. 만약 신호자의 행동 이후 수신자의 행동이 보다 예측가능하면 정보가 전달되었다고 할 수 있다. 이와같이 의사소통으로 수신자의 불확실성이 감소하는 것을 통계정보(statistical information)라 한다(Haldane and Spurway, 1954; Wilson, 1962).

암컷 새와 수컷 새가 한 마리씩 있고, 수컷이 암컷을 구애하고 있다고 가정해보자. 암컷은 깃털의 화려함을 가지고 짝짓기 상대자를 결정하고 이 신호는 수컷의 건강과 관련이 있다. 이 암컷 새는 방어능력이 뛰어나고, 새끼들에게 먹이를 잘 공급해 줄 수 있는 건강한 수컷을 찾고 있다. 암컷은 짝짓기 선택 이전에 수컷에 대한 사전지식이 있다. 예를 들면 암컷 근처에 있는 수컷들의 평균적인 깃털의 화려함이다. 이것을 사전확률(a priori probability: P_0)이라한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 사전지식은 경험, 유전적 차이에서 기원한다. 암컷이 건강한 수컷과 병든 수컷이 존재하는 사실을 아는 것도, 이들의 상대 분포도 사전지식이다. 만약 이 상대 분포에 대한 사전지식이 없다면 건강한 수컷과 병든 수컷이 50:50으로 분포한다고 가정할 수밖에 없다. 암컷이 건강한 수컷과 짝짓기를 하려면 수컷의 건강상태를 평가해야 한다. 수컷의 면역능력이나 기생자의 수를 세면 정확하게 건강상태를 알 수 있다. 그러나 이런 방법을 사용하기 어려울 때가 많으므로 수컷의 건강상태를 보여주는 화려한 깃털이나 다른 건강과 관련되어 있는 큐를 이용하여 수컷을 평가해야 한다. 암컷이 이러한 정보를 바탕으로 수컷 건강에 대한 새로운 지식이 있으면 이것을 사후확률(a posteriori probability: P_1) 이라한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 암컷은 사전확률과 사후확률을 비교하여 구애하고 있는 수컷의 건강 상태를 파악하여 짝짓기 결정을 할 수 있다. 다시 말해 의사결정을 하기 전에는 수컷 건강에 대한 불확실성이 높았지만 암컷이 건강과 관련 있는 정보를 처리한 이후에는 짝짓기에 대한 의사결정을 할 수 있을 정도로 불확실성이 낮아졌다.

통계정보는 동물의 의사소통을 이해하는데 새로운 차원을 열어준다. 의미정보는 의사소통에 사용하는 정보의 내용을 반드시 알아야 하지만 통계정보는 정보의 내용과 상관없다. 앞에도 언급하였듯이 동물들이 무슨 정보를 또는 어떻게 정보를 다루는지 알 수 없는 경우가 대부분이다. 불확실성의 감소를 보여 줄 수 있다면 정보가 처리되었다고, 즉 의사소통이 일어났음을 의미한다. 통계정보는 Shannon에 의해 처음 개발된 정보이론(information theory)을 이용하여 연구한다(Shannon, 1948). Shannon은 신호자가 정보를 부호로 만들어 전송하는 방법을 연구하다가 정보량은 정보의 불확실성과 비례함을 발견하였다. 정보이론을 사용한 의사소통 연구는 개체 간에 정해진 양의 정보를 전송하도록 한 다음 전송 시간을 측정한다. 이 연구방법은 의미 있는 정보를 전송할 수 있는 능력, 전송속도, 전송된 정보의 복잡성, 및 의사소통 체계의 유연성과 같은 동물 의사소통의 중요한 성질에 대해 통찰력을 준다(Allen and Hauser, 1993; Dusenbery, 1992). 앞으로 동물 의사소통 분야에서 정보이론을 이용한 연구가 활발해 질 것으로 기대된다.

감각채널(sensory channel)

동물의 의사소통은 신호의 생성, 전송, 감지 과정을 거쳐 일어난다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 신호자로부터 수신자로 신호를 이용하여 연결하는 통로를 채널이라 한다(Greenfield, 2002). 우리가 알고 있는 시각, 청각, 촉각, 미각, 후각의 다섯 가지 감각은 의사소통의 마지막 단계이다. 신호는 물리화학적인 변화를 채널을 통하여 신호자에서 수신자로 전송되는 것이다. 동물들이 흔히 신호로 사용하는 감각채널은 빛, 소리, 화학물질이다. 이 세 가지 종류의 감각채널 외에도 한정된 분류군에서 사용하는 전기(Lissman, 1963; Matsubara, 1981)와 자기채널(Keeton, 1974; Wiltschko and Wiltschko, 1988)이 있다.

소리

소리 신호는 파동이 매체를 통해 종파(longitudinal wave)로 전송된다. 소리를 이용한 의사소통을 할때 동물들이 자주 이용하는 매체는 주로 공기와 물이다. 이에 비해 파동이 매체를 통해 횡파(transverse wave)로 전송될 수 있는데 이것을 진동(vibration)이라한다(Greenfield, 2002). 예를들면 돌을 연못에 던지면 동심원이 퍼지는데 이것이 진동이다. 소리와 진동을 묶어서 물리채널(mechanical channel)이라한다(Hill, 2008). 소리 또는 진동을 감지할 수 있는 능력은 많은 동물 분류군에서 알려져 있다. 그렇지만 공기나 물과 같은 매체 안에서 소리를 생성하여 의사소통하는 개체군은 훨씬 제한적이다. 주로 메뚜기목의 곤충, 무미목의 양서류, 조류, 포유류의 동물들이 소리를 생산하여 의사소통을 한다(Greenfield, 2002). 이렇게 소리를 이용하여 의사소통을 하는 동물들이 한정되어 있는 이유는 소리 생성에 물리적 제약이 따르기 때문이다. 소리 신호는 파동을 생산하는 과정이 반드시 필요하다. 파동의 진폭(amplitude)은 소리의 세기를 의미하는데 후두와 같은 발성기가 한 번에 움직일 수 있는 매체의 양과 비례한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 그러므로 크기가 작은 동물은 낮은 진폭의 소리만 만들 수 있다. 또 작은 동물들은 파동이 짧은 진동밖에 만들지 못하므로 높은 주파수의 소리를 만든다. 이와 같이 동물들이 사용하는 소리의 특징이 몸 크기와 관련있으므로 주파수와 같은 소리 형질은 많은 분류군에서 정직한 신호로 알려져 있다(Clark and Moore, 1995; Hardouin *et al.*, 2007; Weary and Fraser, 1995).

소리는 장애물이 있어도 주파수에 따라 회절(diffraction)하여 전송된다(Table 2). 장애물보다 큰 파장을 가지고 있는 소리, 즉 주파수가 낮은 소리는 장애물을 쉽게 돌아간다. 그렇지만 장애물보다 작은 파장을 가지고 있는 소리는 반사된다. 이런 회절 성질 때문에 동물들이 밀림과 같이 나무가 무성한 곳이나 풀밭

Table 2. Comparison of three main modalities of communication. Animals frequently use visual, acoustic, and chemical signals for communication. Electric and magnetic signals may be used in some animals

property	Sensory channel		
	visual	acoustic	chemical
speed of transmission	very fast	fast	slow
lasting period	transient	transient	lasting
temporal pattern	good	good	very bad or impossible
range	good	great	greatest
directionality	highly directional	directional	not directional, directional when in current
obstacle	can't go around obstacles	go around obstacles in some frequencies	go around obstacles

의 지면과 같이 빛이 잘 전달되지 않는 곳에서도 소리신호를 이용할 수 있다. 또 소리는 빛이 없거나 약한 환경에서도 전송된다. 소리를 주로 이용하는 동물들은 밤에 활동하여 낮에 시각을 이용하여 먹이를 찾는 포식자들을 피할 수 있다. 소리신호는 동물들이 몸의 특정 부위를 진동시켜 생산하므로 일시적이다. 파동을 만들기 위해서는 근육이 움직여야 하므로 에너지가 소비된다. 근육에너지를 소리에너지로 바꾸는 과정은 아주 비효율적이다(Prestwich, 1994). 그러므로 소리는 생성하기 비싼 신호로 알려져 있다.

소리의 전송속도는 빛의 전송속도보다는 느리지만 상당히 빠른 편이다. 그래서 인간의 대화와 같이 거의 즉각적인 의사소통이 가능하다. 소리를 이용하여 의사소통하는 동물들은 대개 두 개의 귀를 가지고 있고 두 개의 귀가 서로 멀찍이 떨어져 있다. 그래서 음원의 위치에 따라 소리 자극이 두 귀에 전달되는 시간에 차이가 있을 수 있다(Ewing, 1989; Greenfield, 2002). 또 음원의 위치에 따라 두 귀에 도달하는 소리 자극의 세기도 차이가 있을 수 있다. 이 두 귀간의 소리가 도달하는 시간 차이와 세기 차이는 음원의 방향을 탐지하는데 중요하다(Dusenbery, 1992; Greenfield, 2002).

빛

빛을 이용하는 신호는 스스로 발산하는 빛을 이용하는 경우와 반사된 빛을 이용하는 경우가 있다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 반딧불이나 심해에 사는 어류들은 체내에 발광기관이 있어 스스로 빛을 만들 수 있다. 그러나 시각을 이용한 의사소통의 거의 대부분은 반사된 빛을 이용한다. 예를 들면 우리가 책을 읽거나 다른 사람의 얼굴 표정을 살필 때 책이나 얼굴은 스스로 빛을 발산하지 않는다. 태양이나 다른 인조조명에서 나온 빛이 책이나 얼굴에 반사되어 우리 눈에 들어간다. 스스로 발광하

는 빛은 항상 만들 수 없기 때문에 일시적이다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 이에 비해 반사 빛을 이용한 시각신호는 영속적일 수도 있고 일시적일 수도 있다. 얼룩말의 무늬는 영속적이다. 이에 비해 많은 종류의 나방은 눈모양의 무늬를 뒷날개에 숨기고 있다가 위협을 당할 경우 갑자기 날개를 펴서 포식자를 놀라게 할 수 있다. 이런 경우 눈모양의 신호는 일시적이다. 빛 신호의 속도는 아주 빨라 신호자에서 수신자까지 지체됨이 없이 전송된다. 또 빛 신호는 본질적으로 지향적이다(Table 2). 그렇지만 빛 신호는 시선이 향하는 방향에 있지 않으면 바로 옆에 있어도 감지할 수 없다. 또 장애물이 빛 신호와 수신자 사이에 있으면 빛 신호를 감지할 수 없다.

시각신호는 많은 동물들이 이용한다. 시각을 주로 이용하는 동물들의 특징은 빛이 있는 낮에 활동한다. 빛이 부족한 밤에는 잠을 자거나 휴식을 취한다. 인간이 시각을 이용하는 동물의 좋은 예이다. 낮에 활동하고 밤에 자는 우리의 생활습관은 정보를 주로 빛 신호에 의존하여 얻기 때문이다. 또 밤에 활동하는 동물들은 체색이 주로 단조롭거나 우중충하다. 예를 들면 여치와 귀뚜라미는 같은 메뚜기목의 곤충이며 소리를 이용하여 활발하게 의사소통을 한다. 낮에 주로 활동하는 여치는 나무나 풀의 잎과 같은 위장색을 띠고 있다. 이에 비해 밤에 주로 활동하는 귀뚜라미는 검은색이나 회색과 같이 단조롭다. 비슷한 예는 나방과 나비에서도 찾을 수 있다. 이 두 종류의 곤충은 같은 나비목에 속해 있다. 나비는 낮에 활동하며 체색을 이용하여 포식자를 경고하고 같은 종의 다른 개체와 의사소통을 한다. 그렇기 때문에 체색이 아주 화려하고 곤충수집가의 애호대상이다. 이에 비해 나방은 주로 밤에 활동하며 종들을 구별할 수 없을 정도로 대부분 회색같이 단조로운 색을 띠고 있다.

대부분의 동물들이 빛을 감지할 수 있다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 예를 들면 지렁이는 비록 눈은 없지만 햇빛

을 감지하고 땅속으로 숨으려한다. 단순히 빛의 유무뿐만 아니라 상을 맺는 눈을 가지고 있는 동물군은 크게 갑각류와 척추동물이다. 갑각류는 겹눈을 가지고 있고, 척추동물은 카메라 눈을 가지고 있다. 이외에도 오징어와 문어 같은 연체동물도 카메라 눈을 가지고 있는데 이것은 수렴진화의 좋은 예이다. 카메라 눈은 정교한 상을 맺을 수 있다. 또 내 손을 쪽 뺐은 다음 손바닥의 손금도 자세히 볼 수 있다. 이런 능력을 각도분해능(angular resolution)이라 한다. 그렇지만 각도분해능은 렌즈의 직경과 반비례하기 때문에 성능 좋은 카메라 눈을 가지려면 크기가 커야 한다. 이에 비해 겹눈은 카메라 눈과 같이 정교한 상을 맺을 수는 없고 각도분해능도 떨어진다(Chapman, 1982). 물리적인 제한 때문에 카메라 눈을 가질 수 없는 곤충에게는 겹눈은 최선의 해결책이다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 정교한 상과 각도분해능에서 희생이 따르지만 겹눈은 곤충과 같은 비교적 작은 동물이 가질 수 있는 눈이다. 또한 겹눈은 시야가 아주 넓다. 곤충의 겹눈은 인간의 눈이 모방할 수 없는 뛰어난 능력이 있다. 형광등은 1초에 60번 동안 켜졌다 꺼졌다 한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998; Dusenbery, 1992). 우리의 눈은 이것을 분해하여 볼 수 있는 능력이 없다. 그렇지만 곤충의 겹눈은 형광등의 깜빡임을 날낱이 볼 수 있다.

화학물질

화학신호는 생명체가 처음 진화할 때부터 사용하였으며 모든 동물에서 발견된다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 화학신호가 이렇게 광범위하게 사용되는 이유는 두 가지가 있다. 모든 동물들은 반드시 음식을 먹어야 살 수 있다. 또한 동물들은 음식을 소화시킨 다음 배설을 하게 된다. 음식과 배설물은 화학물질로 구성되어 있고 동물들이 이들을 구별할 수 있는 능력을 진화시키면 화학신호를 이용한 의사소통 체계가 형성된다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 또 다른 이유는 화학물질이 곧바로 감각세포에서 활동전위(action potential)를 일으키기 때문이다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 이에 비해 시각의 전자기파나 청각의 공기압력은 변환(transduction)과정을 거쳐서 활동전위로 바뀐다. 그러므로 화학신호를 감지할 수 있는 능력은 다른 감각기관보다 쉽게 진화될 수 있다.

동물의 의사소통에 이용되는 화학물질은 페로몬(pheromone), 알로몬(allomone), 카이로몬(kairomone)으로 나뉜다(Chapman, 1982; Wyatt, 2003). 페로몬은 같은 종 내에서 개체 간에 의사소통을 하는 화학물질이다. 이에 비해 알로몬과 카이로몬은 다른 종의 개체 간에 의사소통을 한다. 알로몬은 신호자에게 이익이 있고, 카이로몬은 수신자에게 이익이 있다. 이런 화학물질을 통털어 정보화학물질(infochemical)이라고 한다.

화학신호는 밤에도 전송되며, 장애물을 쉽게 돌아간다(Table 2). 고양이나 개과 동물들은 오줌을 이용하여 영역을 표시하는데 이런 화학신호는 지속적이다. 화학신호의 또 다른 장점은 비교적 사적이어서 도청하기 힘들다. 화학신호의 가장 큰 단점은 시각이나 청각 신호와는 달리 스스로 전송되지 못한다. 또 각각의 화학신호마다 분비샘이 필요하다. 개미는 주로 화학신호에 의존하여 의사소통하는데 온 몸에서 다양한 화학신호를 분비할 수 있는 샘들을 발견할 수 있다.

화학신호의 전파는 크게 확산, 매체의 흐름, 및 접촉에 의존한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 방 한 쪽 구석에서 누가 커피를 마시고 있으면 커피 냄새가 곧 방 전체로 퍼지게 되는데 이것을 확산(diffusion)이라 한다. 확산은 농도 차이, 화학물질의 분자량과 같은 요인에 의해 속도가 달라지며 빛이나 소리에 비해 전송속도가 느리다. 확산에 의한 화학신호의 전송은 지향성이 없다. 그러나 화학신호는 바람과 물 같은 매체에 의존하여 전송되기도 하는데 이럴 경우 화학신호는 지향성을 가지게 된다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 접촉에 의한 화학신호의 감지는 감각세포가 직접 화학물질과 접촉이 필요하다. 우리가 음식을 입에 넣어 맛을 보는 것이 대표적인 예이다. 화학신호는 크게 후각과 미각으로 감지한다. 이 두 감각은 근본적으로 유사하다. 차이점은 기체 상태인 화학신호는 후각에 의존하고 액체나 고체상체인 화학신호는 미각에 의존하여 감지한다.

상황(context)

동물 의사소통 연구는 똑같은 신호가 다른 의미로 사용될 수 있다. 예를 들면 맹꽂이의 노래는 다른 개구리의 노래와 같이 암컷을 유인한다. 그렇지만 같은 노래가 다른 수컷한테는 공격적이다. 노래는 바로 영역을 광고하는 행동이며 이웃하는 수컷끼리 노래를 이용하여 공간에 대한 점유권을 해결하려고 한다. 맹꽂이는 단음절 소리만 내기 때문에 한번에 ‘맹’ 또는 ‘꽂’ 소리만 발생할 수 있다. 그렇지만 이웃하는 수컷끼리 충돌해결을 할 때 어느 한 수컷이 ‘맹’하고 소리치면 다른 놈은 ‘꽂’하고 맞받아친다. 같은 소리이지만 암컷에게는 유인노래이고 다른 수컷에게는 공격노래이다. 이렇게 동물의 신호는 상황에 따라 다른 의미로 사용할 수 있기 때문에 상황 안에서만 정확한 이해가 가능하다. 다음은 참의사소통 범주 내에서 흔히 발견되는 일곱 가지의 상황이다(Bradbury and Vehrencamp, 1998).

충돌해결(conflict resolution)

같은 자원을 두고 두 개체가 경쟁을 할 때 충돌이 일어난다. 만약 두 개체가 전면전을 할 경우 패자는 부상을 입거나 죽을 수도

있다. 그러나 승자라 하더라도 부상을 입을 수 있고, 자원을 계속 지키지 못할 수 있다. 그러므로 경쟁자 모두 가능하면 직접적인 싸움 없이 충돌을 해결하는 것이 유리할 수 있다. 충돌해결을 위하여 경쟁자들은 신호를 이용하여 상대방의 싸움능력을 평가하려고 한다(Alcock, 2005). 충돌 중에 있는 신호자는 과장 또는 허세인 신호를 만들지 못하고, 수신자는 그 신호가 정직한지 판별하려고 한다. 충돌해결에 사용하는 신호는 신호자의 싸움능력(resource holding potential)에 대한 정보나(Parker, 1974), 자원을 지키려는 의도에 관한 정보(Maynard Smith, 1982; Riechert, 1998)를 포함할 수 있다. 또 충돌은 가까운 거리에서 일어나므로 충돌해결에 사용하는 신호는 근거리용이다.

영역방어(territory defense)

영역은 대개 먹이나 번식을 위해서 방어하는 지역이다. 영역 소유자는 이웃과 방랑자라는 두 종류의 침입자와 다투어야 한다. 영역 소유자끼리는 직접적으로 싸우기보다는 서로 침범을 방지하는 방향으로 전개된다(Bee and Gerhardt, 2001; Bee *et al.*, 2001). 그래서 이들 간의 대결은 반복적이며, 의식화된 조우가 특징이다. 이에 비해 영역 소유자와 방랑자의 대결은 호전적이며 공격과 추격으로 상승할 수 있다. 영역 소유자는 대개의 경우 침입자와의 대결에서 승리한다. 심지어 몸 크기가 불리하더라도 영역 소유자가 승리하는 경우가 많은데(Choi *et al.*, 2011; Hack, 1997; Johnsson and Forser, 2002), 그 이유는 자원에 대한 가치가 영역 소유자가 높고, 자원에 대해 잘 알고 있기 때문이다(Hurd, 2006; Krebs, 1982). 영역방어 신호는 영역 소유자의 존재를 알리고 영역의 범위를 설정해 줘야 하며 대개 장거리용이다.

교미행동(sexual interaction)

교미행동 때 발생하는 신호는 흔하며 아주 특징적이기 때문에 종종 특정 종을 대표하기도 한다. 교미행동의 첫 단계는 서로 떨어져 있는 암컷과 수컷을 한 곳에 유인하는 것이다(Alexander *et al.*, 1997). 이 유인신호는 뚜렷하고, 종 특이적이며 원거리용이다(Jang and Gerhardt, 2006a, 2006b). 유인신호로 암컷과 수컷이 한 곳에 다가갔으면 구애신호가 생성될 수 있다(Jang *et al.*, 2007). 이것은 교미행동을 유발시키거나 교미과정을 조정하는 근거리용이다. 암컷은 주로 유인신호를 바탕으로 성선택을 할 수 있으나 구애신호 단계에서도 가능하다(Jang *et al.*, 2007).

Trivers의 부모투자 이론(parental investment theory)에 따르면 자손에 투자를 많이 하는 성이 선택하고 적게 하는 성이 경쟁한다(Trivers, 1972). 암컷의 생식체(gamete)는 수컷의 생식체보다 수도 적고 생산하기 비싸다. 또 암컷은 자손 출생 이후에도 양육의 대부분을 차지하는 경우가 많다. 자식에 대한 투자의 불

균형은 작동성비(operational sex ratio)의 불균형으로 이어진다(Gwynne, 1990). 즉 수컷은 자손에 대한 투자가 상대적으로 적기 때문에 빠른 생식력을 보유하고 있다(Bateman, 1948). 그래서 수컷은 다른 수컷과의 경쟁을 통하여 많은 수의 암컷에 접근하려고 한다. 암컷을 유인하는 방법은 다른 수컷과 경쟁하여 배제하는 방법을 쓰기도 하지만 신호를 이용하여 암컷을 유인하기도 한다(Jang and Greenfield, 1996). 그렇기 때문에 교미행동 때 뚜렷한 신호를 생산하거나 위험한 행동을 수행해야 하는 성은 주로 수컷이다. 앞의 예와 같이 귀뚜라미나 개구리의 유인노래는 기생자나 포식자도 유인할 수 있는 위험한 행동이다(Cade, 1975; Ryan, 1985). 그러나 이런 위험을 감수하지 않으면 수컷은 교미를 기대하기 어렵다. 암컷은 상대적으로 위험하지 않은 소리를 듣고 수컷을 찾아가는 역할을 한다.

귀뚜라미나 개구리는 수컷이 신호를 내보내고 암컷이 찾아간다(Gerhardt and Huber, 2002). 이와 반대로 나방은 암컷이 페로몬이라는 화학신호를 분비하여 수컷을 유인한다. 물론 페로몬을 탐지하는 포식자가 있기도 하다. 그렇지만 암컷은 한 번에 방출하는 페로몬의 양을 최소화하여 포식자가 탐지하기 어렵게 한다(Eisner and Meinwald, 1995). 수컷은 이 페로몬을 추적하여 암컷을 찾아야 하는데 이것이 훨씬 위험한 행동이다(Acharya, 1995). 밤에는 박쥐들이 초음파를 이용하여 날아다니는 나방을 포식하기 때문이다(Faure and Barclay, 1994).

부모자식 상호작용(parent-offspring interaction)

부모와 자식은 먹이와 돌봄을 위해서 서로 의사소통한다. 부모는 자식에게 먹이를 제공할 의향을 알리고, 자식은 부모에게 양육의 필요를 알린다. 양육을 하는 대부분의 종은 동지의 쿠나 자식의 모습, 소리, 냄새를 이용하여 자식을 인식한다. 부모자식 간의 의사소통은 자식을 정확히 식별할 수 있는 신호가 선택되어 왔다. 특히 개체식별능력은 무리의 새끼들이 모여 있을 경우 잘 발달된다. 부모자식간 의사소통은 서로의 이해가 상충할 수 있다(Trivers, 1974). 자식은 자신들의 필요를 충족시키기 위해서 신호를 과장할 수 있다. 이에 비해 부모는 모든 자식들에게 자원이 골고루 배분하는 게 유리할 수 있다. 이럴 경우 게임이론에 의하면 부모의 최적조건과 자식의 최적조건 중간지점에서 타협점이 있거나 부모의 최적조건이 진화적안정전략(evolutionarily stable strategy)이다(Alexander, 1974; Godfray, 1995).

사회통합(social integration)

무리를 짓고 사는 동물들은 무리의 결함을 위한 의사소통이 발달해 있다. 구체적으로 무리 구성원을 인식, 무리의 크기나 안정 유지, 무리의 활동을 조정하는 의사소통이다(Bradbury and

Vehrencamp, 1998). 편대를 이루고 비행하는 새들은 소리 신호를 이용하여 편대를 구성한다(Piersma *et al.*, 1990). 또 무리를 지어 사냥을 할 때에도 구성원 간에 긴밀한 협조를 위해 단거리 신호를 이용한다. 벌이나 개미와 같이 대집단을 이루고 생활하는 사회 곤충은 사회통합이 중요한 문제이다. 꿀벌사회는 여왕벌, 일벌, 수벌로 이루어져 있다(Wilson, 1971). 여왕벌은 여왕페로몬(queen mandibular protein)을 이용하여 일벌들의 난소 발육을 억제하여 산란활동을 못하게 한다(Winston and Slessor, 1992). 만약 여왕페로몬이 없으면 일벌들은 우왕좌왕하며 일을 제대로 하지 않고 일부는 산란활동을 하기도 한다. 그러므로 여왕벌의 페로몬은 꿀벌 사회의 통합을 위한 중요한 신호이다.

놀랍게도 여왕벌이 하는 일은 알을 낳고 여왕페로몬을 생산하는 것으로 그친다. 일벌은 꿀벌사회에서 거의 모든 일을 담당한다. 예를 들면, 청소, 유충 돌보기, 동료 음식주기, 여왕 돌보기, 방어, 먹이채집... 이 모든 일이 꿀벌사회가 제대로 움직이기 위해서는 반드시 필요하다. 이 일들을 일벌들이 적재적소에서 수행해야만 하는데 누구도 지시를 내리지 않는다. 일벌들은 수행해야 할 일을 자체적으로 결정한다. 특히 꿀벌들은 나이에 따라 하는 일이 결정된다(Hölldobler and Wilson, 1990; Jeanne, 1991; Robinson *et al.*, 1992). 우화된 일벌은 주로 벌집 내부의 간단한 일로 시작하여 나이드 숙련된 벌은 벌집 외부의 먹이 채집을 담당한다. 그렇지만 일벌과 일벌간에는 페로몬과 촉각을 이용한 다양한 의사소통을 하고, 한 직업에서 다른 직업으로 전환하는 것을 촉진시킨다(Huang and Robinson, 1996). 일벌들 간의 의사소통이 없이는 꿀벌사회의 통합은 있을 수 없다.

환경정보 공유(sharing of environmental information)

지금까지의 의사소통 상황은 신호자가 신호자에 대한 정보를 수신자에게 제공한다. 그렇지만 환경정보 공유에 관한 의사소통은 외부 환경에 대한 정보를 수신자에게 전달한다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 가장 대표적인 예가 꿀벌춤이다. 곤충의 의사소통 중 가장 정교한 꿀벌춤은 먹이나 새로운 보금자리를 찾을 때 이용한다. 먹이가 되는 꽃을 파악한 척후벌(scout bee)들은 벌집으로 돌아와 동료 꿀벌들에게 꽃들의 위치를 알려준다. 먼저 50 m 이내의 가까운 거리에 꽃이 있는 경우에는 척후벌들이 원모양의 춤을 춘다. 꽃이 50 m 이상 떨어져 있을 경우 척후벌은 8자춤(waggle dance)을 춘다(von Frisch, 1967). 8자춤은 척후벌이 직선거리를 배를 흔들면서 이동한 다음 반원을 그리며 다시 처음 시작점으로 돌아온다. 그리고 다시 직선거리를 춤을 추며 이동한 다음 다른 쪽으로 반원을 그린다.

일벌들이 멀리 있는 꽃을 찾아가 먹이를 찾으려면 척후벌은 8자춤을 이용하여 먹이의 방향과 거리 정보를 일벌들에게 전달

해줘야 한다. 먹이가 있는 곳의 방향은 태양을 이용한다. 벌집에서 보면 태양이 있는 방향으로부터 꽃이 있는 방향의 사이각을 알 수 있다. 꿀벌들이 있는 벌집 안은 어두컴컴하여 태양의 위치 정보를 이용할 수 없다. 또 벌집의 표면은 항상 수직으로 아래를 향해 있다. 척후벌은 벌집 안에서 중력 방향을 이용하여 꽃이 있는 방향을 일벌들에게 알려준다. 일벌이 8자춤을 출 때 직선거리는 중력방향과 일정한 각도를 이루는데 이 사이 각이 바로 태양으로부터 꽃이 있는 곳의 방향에 해당한다(Dyer, 1991). 거리 정보는 직선거리를 춤을 추는 시간과 비례한다. 즉 먼 거리에 있는 먹이일수록 춤을 추는 시간이 길어진다. 일벌들은 척후벌로부터 꽃의 방향 및 거리정보를 받아 화밀이나 꽃가루를 채집하러 날아간다.

자기의사소통(auto-communication)

자기의사소통은 신호자와 수신자가 같은 개체이다. 먼저 신호를 발생시켜 외부로 내보낸 다음 되돌아오는 신호를 감지한다. 자기의사소통은 박쥐나 돌고래에서 발견되는 반향위치찾기(echolocation)와 일부 물고기에서 발견되는 전기위치찾기(electrolocation)가 있다. 물은 공기에 비해서 전기를 잘 전달하므로 전기위치찾기는 물에 사는 동물에서만 발견된다(Bradbury and Vehrencamp, 1998). 자기의사소통은 주로 장애물, 먹이의 위치나 크기와 같은 환경에 대한 정보를 추출한다(Kalko, 1995; Kalko and Schnitzler, 1989; Matsubara, 1981). 그렇기 때문에 자기의사소통은 환경상황의 특별한 예로 취급하기도 한다. 자기의사소통은 신호자와 수신자가 같기 때문에 이해충돌(conflict of interest)이 일어나지 않는다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원의 연구개발사업(PJ0067888), 한국연구재단 일반연구지원사업(2010-0003613), 이화여자대학교 Global Top 5 Project의 지원으로 수행되었다.

Literature Cited

- Acharya, L. 1995. Sex-biased predation on moths by insectivorous bats. *Anim. Behav.* 49: 1461-1468.
- Alcock, J. 2005. *Animal behavior*, 8th ed., 564 pp. Sinauer, Sunderland, MA.
- Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behavior. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 325-383.
- Alexander, R. D., D. C. Marshall and J. R. Cooley. 1997. Evolutionary perspectives on insect mating. pp. 4-31. *In* The

- Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids, eds. by J. C. Choe and B. J. Crespi. 387 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Allen, C. and M. D. Hauser. 1993. Communication and cognition: Is information the connection? *Yearbook Phil. Sci.* 2: 81-91.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- Bee, M. A. and H. C. Gerhardt. 2001. Habituation as a mechanism of reduced aggression between neighboring territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*). *J. Comp. Psychol.* 115: 68-82.
- Bee, M. A., C. E. Kozich, K. J. Blackwell and H. C. Gerhardt. 2001. Individual variation in advertisement calls of territorial male green frogs, *Rana clamitans*: Implications for individual discrimination. *Ethology* 107: 65-84.
- Bradbury, J. W. and S. L. Vehrencamp. 1998. Principles of animal communication. 882 pp. Sinauer, Sunderland, MA.
- Burghardt, G. M. 1970. Defining communication. pp. 5-18. *In* Communication by chemical signals, eds by J.W. Johnston, D.G. Moulton and A. Turk. 412 pp. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Cade, W. 1975. Acoustically orienting parasitoids: Fly phonotaxis to cricket song. *Science* 190: 1312-1313.
- Chapman, R. F. 1982. The Insects: Structure and Function. 788 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Choi, D., K.-H. Kim and Y. Jang. 2011. Agonistic interactions between nymphs of *Lycorma delicatula* (Hemiptera: Fulgoridae). *J. Asia Pac. Entomol.* 14: 21-25.
- Clark, D. C. and A. J. Moore. 1995. Genetic aspects of communication during male-male competition in the Madagascar hissing cockroach: honest signalling of size. *Heredity* 75: 198-205.
- Dawkins, R. and J. R. Krebs. 1978. Animal signals: Information or manipulation? pp. 282-309. *In* Behavioural ecology: An evolutionary approach, eds. by J.R. Krebs and N.B. Davies. 494 pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dusenbery, D. B. 1992. Sensory ecology. 558 pp. W. H. Freeman and Company, New York.
- Dyer, F. C. 1991. Comparative studies of dance communication: Analysis of phylogeny and function. pp. 177-198. *In* Diversity in the Genus *Apis* 265 pp. ed. by D. R. Smith. Westview Press, Boulder.
- Eisner, T. and J. Meinwald. 1995. The chemistry of sexual selection. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92: 50-55.
- Ewing, A. W. 1989. Arthropod Bioacoustics. 260 pp. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Faure, P. A. and R. M. R. Barclay. 1994. Substrate-gleaning versus aerial-hawking: Plasticity in the foraging and echolocation behaviour of the long-eared bat, *Myotis evotis*. *J. Comp. Physiol. A* 174: 651-660.
- Gerhardt, H. C. and F. Huber. 2002. Acoustic communication in insects and anurans. 542 pp. University of Chicago Press, Chicago.
- Godfray, H. C. 1995. Evolutionary theory of parent-offspring conflict. *Nature* 376: 133-138.
- Greenfield, M. D. 2002. Signalers and receivers. 432 pp. Oxford University Press, New York.
- Gwynne, D. T. 1990. Testing parental investment and the control of sexual selection in katydids: The operational sex ratio. *Am. Nat.* 136: 474-484.
- Hack, K. M. A. 1997. The energetic costs of fighting in the house cricket, *Acheta domesticus* L. *Behav. Ecol.* 8: 28-36.
- Haldane, J. B. S. and H. Spurway. 1954. A statistical analysis of communication in *Apis mellifera* and a comparison with communication in other animals. *Insectes Sociaux* 1: 247-283.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour, I, II. *J. Theor. Biol.* 7: 1-52.
- Hamilton, W. D. and M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites? *Science* 218: 384-387.
- Hardouin, L., D. Reby, C. Bavoux, G. Burneleau and V. Bretagnolle. 2007. Communication of male quality in owl hoots. *Am. Nat.* 169: 552-562.
- Hasson, O. 1994. Cheating signals. *J. Theor. Biol.* 167: 223-238.
- Hill, P. S. M. 2008. Vibrational Communication in Animals. 261 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. The Ants. 732 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Huang, Z. Y. and G. E. Robinson. 1996. Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39: 147-158.
- Hurd, P. L. 2006. Resource holding potential, subjective resource value, and game theoretical models of aggressiveness signalling. *J. Theor. Biol.* 241: 639-648.
- Jang, Y., A. Bockhorst and H. C. Gerhardt. 2007. Reproductive isolation in the wood cricket *Gryllus vernalis* (Orthoptera: Gryllidae). *Ethology* 113: 87-96.
- Jang, Y. and H. C. Gerhardt. 2006a. Divergence in female calling song discrimination between sympatric and allopatric populations of the southern wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 150-158.
- Jang, Y. and H. C. Gerhardt. 2006b. Divergence in the calling songs between sympatric and allopatric populations of the southern wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera: Gryllidae). *J. Evol. Biol.* 19: 459-472.
- Jang, Y. and M. D. Greenfield. 1996. Ultrasonic communication and sexual selection in wax moths: Female choice based on energy and asynchrony of male signals. *Anim. Behav.* 51: 1095-1106.
- Jeanne, R. L. 1991. Polyethism. pp. 389-425. *In* The Social Biology of Wasps, eds. by K. G. Ross and R. W. Matthews. 678 pp. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Johnsson, J. I. and A. Forser. 2002. Residence duration influences the outcome of territorial conflicts in brown trout (*Salmo trutta*).

- Behav. Ecol. Sociobiol. 51: 282-286.
- Kalko, E. K. V. 1995. Insect pursuit, prey capture and echolocation in pipistrelle bats (Microchiroptera). *Anim. Behav.* 50: 861-880.
- Kalko, E. K. V. and H. U. Schnitzler. 1989. The echolocation and hunting behavior of Daubenton's bat, *Myotis daubentoni*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 225-238.
- Keeton, W. T. 1974. The mystery of pigeon homing. *Sci. Am.* 231: 96-107.
- Krebs, J. R. 1982. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 185-194.
- Lissman, H. W. 1963. Electric location by fishes. *Sci. Am.* 208: 50-59.
- Lloyd, J. E. 1965. Aggressive mimicry in *Photuris*: Firefly femmes fatales. *Science* 149: 653-654.
- Marler, P. 1977. The evolution of communication. pp. 45-70. *In* How animals communicate, ed. by T.A. Sebeok. 1128 pp. Indiana University Press, Bloomington.
- Matsubara, J. A. 1981. Neural correlates of a nonjammable electrolocation system. *Science* 211: 722-725.
- Maynard Smith, J. 1982. Evolution and the theory of games. 224 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. 1985. Sexual selection, handicaps and true fitness. *J. Theor. Biol.* 115: 1-8.
- Maynard Smith, J. and D. Harper. 2003. Animal signals. 176 pp. Oxford University Press, New York.
- Møller, A. P. 1988. False alarm calls as a means of resource usurpation in the great tit *Parus major*. *Ethology* 79: 25-30.
- Møller, A. P. and M. Petrie. 2002. Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. *Behav. Ecol.* 13: 248-253.
- Otte, D. 1974. Effects and functions in the evolution of signaling systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 385-417.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47: 223-243.
- Piersma, T., L. Zwarts and J. H. Bruggemann. 1990. Behavioural aspects of the departure of waders before long-distance flights: Flocking, vocalizations, flight paths and diurnal timing. *Ardea* 78: 157-184.
- Prestwich, K. N. 1994. The energetics of acoustic signaling in anurans and insects. *Am. Zool.* 34: 625-643.
- Riechert, S. E. 1998. Game theory and animal contests. pp. 64-93. *In* Game theory and animal behavior, eds. by L. A. Dugatkin and H. K. Reeve. Oxford University Press, New York.
- Robinson, G. E., C. Strambi, A. Strambi and Z.-Y. Huang. 1992. Reproduction in worker honey bees is associated with low juvenile hormone titers and rates of biosynthesis. *Gen. Comp. Endocrinol.* 87: 471-480.
- Ryan, M. J. 1985. The Tungara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication. 246 pp. University of Chicago Press, Chicago.
- Searcy, W. A. and S. Nowicki. 2005. The evolution of animal communication: Reliability and deception in signaling systems. 288 pp. Princeton University Press, Princeton.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical J.* 27: 379-423.
- Théry, M. and P. Heeb. 2008. Communication, sensory ecology, and signal evolution. pp. 577-612. *In* Behavioural ecology, eds. by É. Danchin, L.-A. Giraldeau and F. Cézilly. 874 pp. Oxford University Press, New York.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. pp. 136-179. *In* Sexual selection and the descent of man, ed. by B. Campbell. pp. Aldine, Chicago.
- Trivers, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* 14: 249-264.
- von Frisch, K. 1967. The Dance Language and Orientation of Bees. 592 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Weary, D. M. and D. Fraser. 1995. Calling by domestic piglets: Reliable signals of need? *Anim. Behav.* 50: 1047-1055.
- West-Eberhard, M. J. 1979. Sexual selection, competition, and evolution. *Proc. Am. Phil. Soc.* 123: 222-234.
- Wiley, R. H. 1994. Errors, exaggeration, and deception in animal communication. pp. 157-189. *In* Behavioral mechanism in evolutionary ecology, ed. by L. Real. 480 pp. University of Chicago Press, Chicago.
- Wiley, R. H. 1983. The evolution of communication: Information and manipulation. pp. 156-189. *In* Animal Behaviour, Vol. 2, Communication, eds. by T.R. Halliday and P.J.B. Slater. 240 pp. Freeman, New York.
- Williams, G. C. 1966. Adaptation and Natural Selection. 320 pp. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wilson, E. O. 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Anim. Behav.* 10: 134-164.
- Wilson, E. O. 1971. The Insect Societies. 548 pp. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wiltschko, W. and R. Wiltschko. 1988. Magnetic orientation in birds. *Curr. Ornithol.* 5: 67-121.
- Winston, M. L. and K. N. Slessor. 1992. The essence of royalty: honey bee queen pheromone. *Am. Nat.* 80: 374-386.
- Wyatt, T. D. 2003. Pheromones and Animal Behaviour: Communication by smell and taste. 391 pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-A selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 53: 205-214.