

경고색과 독성의 공진화

김용수¹, 강창구^{1,2*}

요약: 경고색은 일반적으로 독이 있는 피식자가 눈에 띄는 색을 가짐으로써 포식자에게 자신의 먹이로서의 부적합성을 알리는 전략이다. 포식자는 이러한 경고색을 가진 피식자를 경험적 학습을 통해 회피하게 되며, 피식자의 방어기작(일반적으로 독이나 맛이 없는 특성)과 경고색의 연관성을 학습하게 된다. 더 화려한 경고색을 가질수록 포식자의 회피 학습에 도움이 된다고 알려져 있기에, 이론적으로 피식자의 경고색은 방향성 선택의 영향을 받아 더 화려한 색채를 가질 것이라 예상된다. 하지만 실제 자연에서의 경고색의 정도는 높은 종내/종간 변이를 보이는데, 이를 설명하기 위해 핸디캡 이론과 정직한 신호 가설이 검증되고 있다. 이 두 가설에 따르면 동물에서 경고색의 정도와 독성의 정도는 비례할 것이라 예상된다. 본 연구에서는 경고색과 독성의 상관성에 대한 과거 연구들을 정리하고 이후 연구에 대한 방향성을 제시하고자 한다.

키워드: 정직한 신호, 핸디캡 이론, 경고색, 독성

¹서울시 관악구 관악로 1 서울대학교 농업생명과학대학 농생명공학부

²서울시 관악구 관악로 1, 서울대학교 농업생명과학연구원

*Corresponding author: changkukang@snu.ac.kr

서론

경고색(warning coloration)은 피식자가 잠재적 포식자에게 보내는 신호로써, 일반적으로 포식자가 맛이 없거나 독성을 가지고 있다고 판단하게 하는 화학물질을 이용한 방어와 이를 광고하는 화려한 색이 결합된 형태이다(Poulton 1890; Ruxton GD et al. 2018). 이 경고색이 보호 효과를 가지는 것은 포식자의 회피 학습을 기반으로 하는데, 이는 포식자가 독성과 경고색을 가지는 먹이를 반복해서 만남으로써 경고 신호를 독성과 연관시켜 경고색을 가지는 먹이에 대한 공격을 줄이게 되는 것을 의미한다(Skelhorn and Rowe 2006). 포식자-피식자 관점에서 경고색은 피식자가 가지고 있는 독성과 연관시킬 수 있는 신뢰할 수 있는(정직한) 신호이다. 이러한 경우, 포식자는 잠재적으로 (높은 확률로) 독이 있는 먹이를 공격하지 않고 피할 수 있으며, 피식자는 포식자에게 공격을 당하지 않을 가능성이 높아져 서로에게 이익을 준다.

Zahavi는 성적 신호를 기반으로 신호 발신자와 수신자의 이해관계가 엇갈릴 때, 수신자는 자신에게 이익이 되는 신호를 선택함으로써 발신자가 정직한 신호를 내도록 한다고 주장했다(Zahavi 1975). 이러한 이해관계에서 신호를 발생하는데 드는 비용에 의해 정직한 신호가 나타날 것으로 생각했다. 또한, 신호를 낼 수 있는 만큼 건강한 개체만이 과장된 신호를 낼 수 있었기 때문에 과장된 성적 신호가 '핸디캡'으로 작용된다고 설명한다. 이러한 관점은 신호를 내는 비용에 의한 정직한 신호가 성적 신호뿐만 아니라 경고색에도 적용될 수 있다. 경고색이 가지는 비용(위장색보다

포식자의 눈에 더 잘 띄기 때문에 공격 당할 가능성이 높아짐)으로 인해 충분한 방어(독성)를 가지고 있는 피식자만이 이러한 핸디캡을 극복할 수 있기 때문이다.

위의 정직한 신호 이론과 핸디캡 이론은, 좀 더 강한 독성을 가진 생물에서 더 강한 경고색이 진화할 것이라 예상한다(Holen and Svenningsen 2012). 실제로 여러 연구에서 경고색의 눈에 띄는 정도와 가지고 있는 독성의 정도가 양의 상관관계를 갖는다는 결과를 보여준다(Cortesi and Cheney 2010; Vidal-Cordero et al. 2012; Maria Arenas et al. 2015). 하지만 이와는 상반된 결과를 보여주는 연구도 다수 존재한다(Mochida et al. 2013; Briolat et al. 2019; Sanchez et al. 2019). 본 논문에서는 핸디캡 이론을 기반으로 경고색이 방어(독성에 초점을 맞추어)에 대하여 정직한 신호로 작용하는지에 대한 기존 연구들을 정리하고, 경고색과 독성의 공진화를 설명하는 모형을 검토하며, 경고색이나 독성이 변이를 가지는 데 영향을 줄 수 있는 요인들과 관련된 실험적인 연구를 종합하고자 한다.

경고색은 독성의 존재를 정직하게 나타내는가?

경고색이 독성을 가지고 있음을 암시하는 것은 Wallace(1867) 이후로 많은 연구에서 탐구되어 왔다. 과장된 신호는 비용이 크기 때문에 이러한 비용을 감당할 수 있는 상황에서만 생성될 수 있으며, 이러한 개념은 Zahavi의 핸디캡 이론에 따라 검증되었으며(Zahavi 1975, 1977), Grafen의 이론적 모형에 의해 지지받았다(Grafen 1990a, b). 이후 이 이론은 정직한 신호의 진화를 설명하는데 사용되었다. 특히, 경고색과 독성 간에 양의 상관관계를 설명하는 메커니즘이 주로 연구되어 왔다(Blount et al. 2009; Holen and Svenningsen 2012).

Blount et al.(2009)은 경고 신호와 독성이 동일한 자원에 관여한다는 '자원 할당 배분(resource allocation trade-off)'을 핵심 가정으로 하는 새로운 모형을 통해 경고색이 실제로 핸디캡으로 작용할 수 있음을 입증했다. 또한, 포식자의 'go-slow' 행동과 피식자의 자원 할당은 각각 이익과 비용이 존재하며, 핸디캡에 따라 경고색이 독성에 대해 정직한 신호로 작동할 수 있음이 확인되었다(Holen and Svenningsen 2012). 포식자가 눈에 띄는 먹이를 공격할 때 눈에 띄지 않는 먹이를 공격할 때보다 더 주저한다는 'go-slow' 행동은 피식자가 충분한 독성을 가질 때 포식자의 경계 행동을 강화함으로써 더 강한 신호의 경고색을 선택할 수 있다는 것을 의미한다. Sherratt (2002)의 모형은 'go-slow' 행동이 경고색과 독성이 공진화할 수 있는 요인이라고 제안했다. 반면, 경고색과 독성 생성에 자원 할당이 나타날 경우 경고색 대신 독성에 투자하면 포식자에게 공격당할 확률이 높아지며, 독성 대신 경고색에 투자하는 경우 포식자에게 공격당한 후 생존 확률이 감소한다. 이러한 자원 할당은 피식자가 충분한 독성을 가질 때에만 더 강한 경고 신호에의 투자로 이어질 수 있다. 또한, 포식자가 독성의 정도에 따라 먹이를 구별하고, 샘플링을 통해 먹이를 선택하며, 먹이의 경고 신호가 높은 신뢰성을 가질 때 생존 확률이 증가한다는 실험적 결과는 위 두 이론의 내용을 뒷받침한다(He et al. 2022).

Guilford & Dawkins(1993)는 핸디캡 이론에 대한 비판을 제기하며, 피식자의 화려한 경고색은 기존의 전통적인 신호 이론(경고색의 강도와 독성의 강도의 상관성을 예측하지 않는)이 경고색의 진화를 더 잘 설명한다고 주장하였다. 또한, Speed & Ruxton(2007)은 2차 방어에 따른 비용에 따라 경고색과 2차 방어 사이에는 양의 상관관계나 음의 상관관계가 있을 수 있기 때문에, 가장 잘 방어하는 개체가 가장 눈에 띄는 경고색을 가지는 핸디캡 이론이 경고색과 독성의 상관관계를

설명하지 못할 수도 있다고 언급했다. 또한, 이러한 상관관계는 다른 상호작용하는 요인(예를 들어 출현 계절, 개체군의 크기, 먹이의 풍부도)이나 먹이의 유형에 따라 달라질 수 있다고 지적했다. 핸디캡 이론에 따르면 신호를 내는 데 비용이 존재하지만, 비용이 무시할 수 있을 만큼 적거나 혹은 정직하지 않은 신호에 대해서만 비용이 든다는 index 신호 이론도 등장했다(Biernaskie et al. 2014).

그 외에도 포식자의 행동 및 다른 요소들을 고려한 다양한 모형들이 정직한 신호의 관점에서 경고색의 진화를 설명하기 위해 제안되었다. 이러한 모형들은 경고색의 진화와 독성 사이의 관계를 다양한 관점에서 조망하고 있다. Sherratt(2002)은 피식자가 눈에 띄는 색을 가짐으로써 포식자에게 독성에 대한 믿을만한 정보를 주기에 경고색이 진화할 수 있다고 제안하였다. 이 모형에서 핵심은 포식자가 눈에 띄는 먹이를 신중하게 공격한다는 점이며, 이는 포식자의 'go-slow' 행동이 경고색과 독성의 상관관계가 진화할 수 있도록 만들었을 수 있다는 것을 의미한다. Speed et al.(2010)은 경고색이 독성에 대해 정직한 신호로 작용하는 다른 모형을 제시하였다. 이 모형에서는 경고 신호가 포식자의 눈에 띄는 비용이 든다고 가정하며, 포식자는 경고 신호에 대한 평균 독성을 알고 있다고 가정한다. 결과적으로 경고색과 독성이 증가함에 따라 경고 신호에 대한 공격 확률이 감소하며, 이로 인해 경고색이 정직한 신호로 작용하게 된다. 또 다른 모형에서는 눈에 띄는 경고색이 베이스 의태에 대한 반응으로 진화할 수 있다고 제안하며, 독성이 강할수록 경고색은 더 눈에 띄어야 한다고 예측한다(Franks et al. 2009). Lee et al.(2011)은 Blount et al.(2009)의 모형을 확장하여 포식자가 초기에 경고색을 회피하지 않거나, 위장색도 경고색처럼 독성과 같은 자원에 관여할 때에도 경고색이 독성에 대하여 정직한 신호로 작용할 수 있다는 것을 규명하였다. 그러나 독성을 가졌을 때 얻을 수 있는 이익이 경고색을 가졌을 때의 이익보다 훨씬 클 때는 예외가 발생할 수도 있다고 언급하였다. 이러한 다양한 모형들은 경고색과 독성 간의 관계를 다양한 시각에서 이해하고 진화적 의미를 탐구하기 위한 중요한 기여를 제공한다. 이러한 연구들은 신호 이론과 진화 생물학 분야에서 계속해서 논의와 연구를 이끌어내고 있다.

정직한 경고색: 경고색의 강도는 독성의 강도와 비례하는가?

경고색과 독성 사이의 관계는 다양한 형태와 의태를 가지며, 자연계에서 널리 나타난다(Pfennig et al. 2001; Gamberale-Stille and Guilford 2004; Sherratt 2008; Rowland et al. 2010). 이러한 관계는 양서류에서 잘 연구되어 왔다. *Dendrobates*속과 *Phyllomedusa*속의 개구리 연구는 독성과 경고색 간의 관계를 더 잘 이해하기 위한 중요한 정보를 제공한다(Summers and Clough 2001; Santos and Cannatella 2011; Mann and Cummings 2012; Cummings and Crothers 2013; Dreher et al. 2015; Pinto and Amézquita 2022; Roberts et al. 2022). 위 연구 결과는 모두 다양한 독성을 가진 종들에서 경고색의 강도와 독성이 양의 상관관계를 갖는다는 것을 확인하였다 (표 1). 또한 계통수 분석을 통한 연구들은 독성과 경고색의 진화가 서로 의존적이라는 것을 보여줌으로써, 이러한 특성들이 공진화할 수 있다는 증거를 제시하고 있다(Summers and Clough 2001; Roberts et al. 2022). 그 외에도, 경고색에 작동하는 자연선택은 성선택과 함께 작용하여 경고색의 강도를 높일 수 있다는 연구 결과는 성 선택 과정이 경고색의 진화에 영향을 미칠 수 있음을 나타낸다(Cummings and Crothers 2013). 이러한 상호작용은 종 내에서 눈에 띄는 경고색이 방향성 선택을 받아 강한 강도로 나타날 수 있도록 도울 수 있다. 이러한 연구들은 독성과 경고색의 진화를 이해하는데 중요한 기여를 하고 있으며, 이러한 현상이 종 내에서 그리고 서로 다른 종과의 관계에서 모두 나타날 수 있음을

보여준다.

곤충에서는 무당벌레에서 경고색과 독성 간의 상관성이 규명되었다(Bezzerides et al. 2007; Blount et al. 2012; Winters et al. 2014; Wheeler et al. 2015). 특히, 경고색의 눈에 띄는 정도가 증가함에 따라 야생 조류 포식자들에 대한 생존률의 차이를 검증한 연구는 경고색이 독성에 대한 정직한 정보를 제공하고 있다는 중요한 결론을 지지한다(María Arenas et al. 2015). 또한, 다양한 감각 경로를 이용한 신호(multimodal signal) 개념을 적용한 연구에서는 경고색, 독성, 냄새 간의 관계를 탐구하였는데, 경고색은 독성과 양의 상관관계를 가지지만, 독성과 냄새는 음의 상관관계를 갖는 것으로 나타났다(Wheeler et al. 2015). 성별에 따라 경고색과 독성의 상관관계가 다르게 나타난 경우도 있다(Blount et al. 2012). 이는 성별에 따라 몸 크기와 자원 이용의 차이가 있는데, 이러한 요인이 경고색과 독성 간의 상관관계에 영향을 미칠 수 있다는 것을 시사한다. 제왕나비(*Danaus plexippus*)에서는 더 복잡한 관계가 존재하였는데, 산화 스트레스가 이들의 상관관계에 영향을 주었다. 특히 수컷 나비의 경우에 산화 스트레스가 높을 때에는 독성이 증가함에 따라 경고색의 강도가 감소하였고, 산화 스트레스가 낮을 때에는 독성이 증가함에 따라 경고색의 강도가 증가하였다(Blount et al. 2023).

무당벌레 외에도 해양 복족류인 opisthobranch와 쌍살벌(*Polistes dominula*) 등에서도 경고색과 독성 간의 양의 상관관계가 나타나는 것을 확인할 수 있다(Cortesi and Cheney 2010; Vidal-Cordero et al. 2012). 이러한 다양한 연구들은 경고색과 독성 간의 상관관계가 종과 상황에 따라 다양하게 나타날 수 있음을 보여주며, 자연에서의 변이를 이해하는데 중요한 단서를 제공한다. 종합하면, 이러한 연구들은 독성과 경고색 사이의 관계가 복잡하게 작용하며 종의 생태학적, 생리학적, 행동학적 특성에 영향을 받을 수 있음을 보여주고 있으며, 종 내에서 다양한 요인들이 상호작용하여 이러한 관계를 결정한다는 것을 시사한다.

경고색은 항상 정직한가?

이전에 언급한 독성과 경고색 간의 관계에 대한 연구 결과와 달리, 경고색의 눈에 띄는 정도와 경고색의 강도 간에 상관관계가 없다는 연구도 있다(표 1; Darst et al. 2006; Wang 2011; Crothers et al. 2016; Stuckert et al. 2018; Moniz et al. 2023). 불도롱뇽(*Salamandra salamandra terrestris*) 개체들은 경고색의 밝기나 독성의 양에서 높은 변이를 보이지만, 경고색과 독성의 강도의 상관성은 발견되지 않았으며, 지역적 차이나 성별이 경고색의 강도와 연관성을 보였다(Preißler et al. 2019; Sanchez et al. 2019). 영원(*Cynops pyrrhogaster*)에서도 유사하게 경고색의 강도와 독성 사이의 상관성이 발견되지 않았다(Mochida et al. 2013). 핸디캡 이론의 예상과는 반대로 경고색의 강도와 독성 간에 음의 상관관계가 발견되기도 하였다(Wang 2011; Crothers et al. 2016). 코스타리카의 독개구리인 *Dendrobates granuliferus*는 경고색의 강도와 독성이 음의 상관관계를 보였으며, 종 내에서 경고색이 진화한 후에도 경고색과 독성은 서로 독립적으로 진화하였다고 보고되었다(Wang 2011). 또한, Mann & Cummings(2012)의 연구에서 Bocas del Toro Archipelago, Panama 지역에서 식하는 독개구리 *Oophaga pumilio* 는 경고색과 독성간의 양의 상관관계가 보고되었지만, Solarte 지역의 독개구리 *Oophaga pumilio* 에서는 경고색과 독성 사이에 음의 상관관계가 있음이 보고되었다. 이는 독개구리의 독성이 먹이 가용성과 관련이 있으며, 지리적 환경에 따른 먹이 가용성이 경고색과 독성의 상관관계에 영향을 미친 것으로 보인다.

양서류 뿐만 아니라 곤충에서도 경고색이 눈에 띄는 정도가 독성의 양에 대하여 정직한 신호로 사용되지 않는다는 연구가 존재한다(Lindstedt et al. 2017; Briolat et al. 2018; Briolat et al. 2019; Medina et al. 2020). 송장벌레(*Nicrophorus vespilloides*)의 경고색과 독성은 다양한 변이를 가지고 있으며, 암컷이 수컷보다 독성이 강하지만, 경고색과 독성 사이의 상관관계는 발견하지 못하였다(Lindstedt et al. 2017). harlequin bug (*Tectocoris diophthalmus*)의 경우에는 수컷이 암컷보다 경고색의 눈에 띄는 정도가 강했지만, 여전히 독성과의 상관관계는 발견되지 않았다(Medina et al. 2020). 알락나방과(Zygaenidae)와 Tarapoto(Peru)에서 mimicry ring을 이루는 *Heliconius*속 나비에서도 독성의 정도와 경고색의 강도는 비례하지 않았다(Arias et al. 2016; Briolat et al. 2018; Briolat et al. 2019).

표 1 경고색의 강도와 독성의 상관관계에 대한 현재까지의 연구 결과. 표의 숫자는 분류군별 두형질의 관계를 보고한 출판된 논문의 수를 의미하며, 모든 연구는 독성이 알려진 분류군에서 독성의 정도를 비교하였다.

범위	분류군	상관관계 없음	양적 정직		
			양의 상관관계	음의 상관관계	복합적
종간	곤충	4	1		
	양서류	3	2	2	
	복족류		1		
종내, 개체군	곤충	5	4		2
	양서류	5	4		
전체		17	12	2	2

경고색의 강도와 독성에 영향을 주는 요인

위의 결과를 정리하면 경고색의 강도와 독성은 모두 종내/종간에 높은 변이를 보이며, 일반적으로 경고색은 독성 화학물질의 존재 자체에 대해서는 신뢰성 있는 정보를 제공한다. 하지만 경고색의 강도와 독성 물질의 양 혹은 독성의 강도의 상관 양상은 종에 따라 다를 수 있다(Paul et al. 2018; Burdfield-Steel et al. 2019; Mattila et al. 2022). 위 결과는 각 특성이 다양한 환경 요인 및 진화적 압력에 의해 형성될 수 있음을 시사하며, 때로는 두 특성이 서로 독립적일 수도 있다는 가능성을 내포한다. 특히 두 형질의 형성에 미치는 생태학적인 요인을 이해하는 것은 두 형질의 상관진화 양상을 예측하는데 있어 중요하다. 예를 들어 동물의 화려한 색은 경고의 기능을 가지고 진화하기도 하지만 성선택 혹은 의태의 기능을 가지고 진화하기도 하며, 후자의 경우 독성과의 상관관계가 나타날 것이라 예상되지 않는다. 이 섹션에서는 경고색의 발현 및 독성에 영향을 미치는 생리/생태적인 요인에 대한 연구 결과들을 정리하였다.

*Heliconius*속 나비들은 다양한 경고색을 보이며(Merrill et al. 2015), 먹이식물에서 독성 화학물질인 cyanogenic glucosides를 격리하여 보유할 뿐 아니라, 독소를 변형하거나 새로운 독소를 생합성 할 수 있는 것으로 알려져 있다(de Castro et al. 2020). *Heliconius erato* 종의 독성은 발달이 빠르고 수명과 번식 능력이 증가함에 따라 증가하며, 나이가 많을수록 독성이 더 높았다는 연구 결과가 있다(Mattila et al. 2022). 이는 독성이 경고색이 아닌 다른 생활사 특성과 더 강한

상관관계를 가질 수 있음을 시사한다. 다른 연구에서는 송장벌레(*Nicrophorus vespilloides*)에서 부모로부터 보살핌을 받지 못한 개체들의 경우, 경고색과 독성의 상관관계가 상대적으로 약하게 나타났음을 확인하였으며, 부모의 양육과 형질이 자손의 독성과 경고색에 영향을 미칠 수 있음을 보여준다(Lindstedt et al. unpublished). 불나방 *Arctia plantaginis* 에 대한 다른 연구에서는 애벌레 시기에서 자원이 제한되는 환경에서 성체가 되는 개체는 풍족한 환경의 나방에 비해 화학적 방어 능력이 약한 것을 보여주었으며, 이와는 대조적으로 경고색의 차이는 나타나지 않다(Burdfield-Steel et al. 2019). 무당벌레 *Adalia bipunctata* 의 경우 알의 밝기는 수컷의 몸 색, 독성은 암컷의 독성과 관련이 있었다(Paul et al. 2018). 이러한 결과들은 독성의 정도가 다양한 생활사 특성 및 부모의 양육 형질에 의해 영향을 받으며, 환경 조건에 의해 변할 수 있음을 시사한다.

피식자의 경고색이나 독성에 대한 포식자의 반응 역시 독성과 경고 신호의 변이에 영향을 미칠 수 있다. 병아리(*Gallus gallus domesticus*)를 대상으로 한 연구에서는 개체군 내에 서로 다른 독성 화학물질의 존재(화학적 다형성)가 개체 생존에 이득이 있음을 밝혔으며, 이는 독성의 종내 변이에 영향을 줄 수 있다(Skelhorn and Rowe 2005). 유럽 찌르레기(*Sturnus vulgaris*)를 대상으로 한 연구에서도 독성의 농도가 다양할 때 먹이가 독성이 동일한 경우보다 생존에 유리함을 나타내었다(Barnett et al. 2014). 이는 개체군 내 독성 변이가 적응적 이점을 가짐을 시사하며, 이로 인해 독성의 변이가 유지될 수 있음을 보여준다. 밀러 의태 양상을 보여주는 *Heliconius*속 나비의 연구에서 독소의 농도가 2~3배 차이가 나는 종들이 포식자의 회피 학습의 측면에서는 유사한 효율을 보인 연구도 있다(Chouteau et al. 2019). 이 경우, 높은 독성을 가지는 것이 포식자 회피 학습에 이득을 주진 않지만, (1) 독성에 저항성이 있거나, (2) 기생봉에게 보호 효과가 있거나, 혹은 (3) 식물의 독성을 이용함에 따른 부산물일 경우 이러한 독성의 변이가 나타날 수 있다. 위에서 언급한 포식자-피식자 상호작용은 경고색과 독성의 정도가 포식자에의 효과에 따라 다양한 양상으로 나타날 수 있음을 보여준다(Endler and Mappes 2004).

결론

경고색과 독성 사이의 관계, 이 관계를 지지하는 모형, 그리고 이 방어전략에 영향을 미치는 요인들에 대한 연구들을 살펴보았다. 신호의 비용을 감당할 수 있을 때에만 과장된 신호가 생성될 수 있다는 정직한 신호를 기반으로 한 Zahavi의 핸디캡 이론(Zahavi 1975, 1977)이 제안된 이후, 연구들은 정직한 신호를 통해 경고색의 진화를 설명하기 위해 시도하였다(Sherratt 2002; Blount et al. 2009; Franks et al. 2009; Speed et al. 2010; Lee et al. 2011; Holen and Svennungsen 2012). Holen & Svennungsen(2012)은 포식자의 ‘go-slow’ 행동과 피식자의 자원 할당이 핸디캡으로 작용하여 정직한 신호로 작용할 수 있도록 하는 메커니즘을 제안하였으며 이에 따르면, 더 강한 독성을 가졌을 때, 더 강한 경고색이 진화할 것으로 예상된다. 경고색과 독성의 상관관계 연구에서 양서류, 곤충을 포함한 다양한 분류군에서 종 내, 종 간에 경고색의 강도와 독성이 양의 상관관계를 갖는 것이 확인되었으며(표 1; Summers and Clough 2001; Bezzerides et al. 2007; Cortesi and Cheney 2010; Blount et al. 2012; Mann and Cummings 2012; Vidal-Cordero et al. 2012; Cummings and Crothers 2013; Winters et al. 2014; María Arenas et al. 2015; Roberts et al. 2022), 경고색과 독성의 관계에 대한 메타분석에서도 같은 결과를 보여주었다(White and Umbers 2021). 일부 연구에서는 음의 상관 관계가 나타나거나(Wang 2011; Crothers et al. 2016), 경고색의 강도와 독성의

양 사이에 상관 관계가 발견되지 않기도 하였다(Arias et al. 2016; Briolat et al. 2018; Briolat et al. 2019; Moniz et al. 2023). 경고색이 독성과 양적 상관관계가 나타나지 않는 경우, 다양한 생활사 특성, 초기의 자원 제한, 부모의 양육 형질뿐만 아니라 포식자-피식자 상호작용에서 포식자의 행동이 중요한 역할을 할 수 있다(Paul et al. 2018; Burdfield-Steel et al. 2019; Chouteau et al. 2019).

일반적으로 경고색은 베이스 의태가 관여하지 않는 이상 독성의 존재에 대해서는 정직한 신호로 작동한다. 하지만 자연에 존재하는 경고색의 양상은 다양하며, 독성과의 상관진화는 경고색의 진화와 변이를 설명하는 주요 요인 중 하나이다. 다수 분류군에서 핸디캡 이론에 따른 독성과 경고색이 상관성이 나타났지만, 핸디캡 이론이 예상하는 것과는 상반되는 관계가 나타났을 때, 화학적 신호, 소리, 행동 등을 포함하는 다중 감각 신호에서 나타나는 형질적 상관성은 독성과 관련된 형질들을 통합적으로 이해하는 데 중요하다. 이러한 연구는 생물학적 다양성과 종 간 상호작용을 더 깊이 이해하고, 종 생존 전략의 진화를 밝히는데 기여할 수 있다.

참고문헌

- Arias M, Meichanetzoglou A, Elias M, Rosser N, De-Silva DL, Nay B, Llaurens V. 2016. Variation in cyanogenic compounds concentration within a *Heliconius* butterfly community: does mimicry explain everything?. *BMC Evol Biol.* 16(1):1-10.
- Barnett CA, Bateson M, Rowe C. 2014. Better the devil you know: avian predators find variation in prey toxicity aversive. *Biol Lett.* 10(11):20140533.
- Bezzerrides AL, McGraw KJ, Parker RS, Husseini J. 2007. Elytra color as a signal of chemical defense in the Asian ladybird beetle *Harmonia axyridis*. *Behav Ecol Sociobiol.* 61(10):1401-1408.
- Biernaskie JM, Grafen A, Perry JC. 2014. The evolution of index signals to avoid the cost of dishonesty. *P R Soc B.* 281(1790):20140876.
- Blount JD, Speed MP, Ruxton GD, Stephens PA. 2009. Warning displays may function as honest signals of toxicity. *P R Soc B.* 276(1658):871-877.
- Blount JD et al. 2012. How the ladybird got its spots: effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Funct Ecol.* 26(2):334-342.
- Blount JD, Rowland HM, Mitchell C, Speed MP, Ruxton GD, Endler JA, Brower LP. 2023. The price of defence: toxins, visual signals and oxidative state in an aposematic butterfly. *P R Soc B.* 290(1991):20222068.
- Briolat ES, Zagrobelny M, Olsen CE, Blount JD, Stevens M. 2018. Sex differences but no evidence of quantitative honesty in the warning signals of six-spot burnet moths (*Zygaena filipendulae* L.). *Evolution.* 72(7):1460-1474.
- Briolat ES, Zagrobelny M, Olsen CE, Blount JD, Stevens M. 2019. No evidence of quantitative signal honesty across species of aposematic burnet moths (Lepidoptera: Zygaenidae). *J Evolution Biol.* 32(1):31-48.
- Burdfield-Steel E, Brain M, Rojas B, Mappes J. 2019. The price of safety: food deprivation in early

- life influences the efficacy of chemical defence in an aposematic moth. *Oikos*. 128(2):245–253.
- Chouteau M, Dezeure J, Sherratt TN, Llaurens V, Joron M. 2019. Similar predator aversion for natural prey with diverse toxicity levels. *Anim Behav*. 153():49–59.
- Cortesi F, Cheney KL. 2010. Conspicuousness is correlated with toxicity in marine opisthobranchs. *J Evolution Biol*. 23(7):1509–1518.
- Crothers L, Saporito RA, Yeager J, Lynch K, Friesen C, Richards–Zawacki CL, McGraw K, Cummings M. 2016. Warning signal properties covary with toxicity but not testosterone or aggregate carotenoids in a poison frog. *Evol Ecol*. 30():601–621.
- Cummings ME, Crothers LR. 2013. Interacting selection diversifies warning signals in a polytypic frog: an examination with the strawberry poison frog. *Evol Ecol*. 27():693–710.
- Darst CR, Cummings ME, Cannatella DC. 2006. A mechanism for diversity in warning signals: conspicuousness versus toxicity in poison frogs. *P Natl A Sci*. 103(15):5852–5857.
- de Castro ÉCP, Demirtas R, Orteu A, Olsen CE, Motawie MS, Cardoso MZ, Zagrobelny M, Bak S. 2020. The dynamics of cyanide defences in the life cycle of an aposematic butterfly: Biosynthesis versus sequestration. *Insect Biochem Molec*. 116():103259.
- Dreher CE, Cummings ME, Pröhl H. 2015. An analysis of predator selection to affect aposematic coloration in a poison frog species. *PLoS One*. 10(6):e0130571.
- Endler JA, Mappes J. 2004. Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *Am Nat*. 163(4):532–547.
- Franks DW, Ruxton GD, Sherratt TN. 2009. Warning signals evolve to disengage Batesian mimics. *Evolution*. 63(1):256–267.
- Gamberale–Stille G, Guilford T. 2004. Automimicry destabilizes aposematism: predator sample-and-reject behaviour may provide a solution. *P Roy Soc Lond B Bio*. 271(1557):2621–2625.
- Grafen A. 1990a. Biological signals as handicaps. *J Theor Biol*. 144(4):517–546.
- Grafen A. 1990b. Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *J Theor Biol*. 144(4):473–516.
- Guilford T, Dawkins MS. 1993. Are warning colors handicaps?. *Evolution*. 47(2):400–416.
- He R, Pagani–Núñez E, Goodale E, Barnett CRA. 2022. Avian predators taste reject mimetic prey in relation to their signal reliability. *Sci Rep*. 12(1):1–8.
- Holen ØH, Svenningsson TO. 2012. Aposematism and the handicap principle. *Am Nat*. 180(5):629–641.
- Lee TJ, Speed MP, Stephens PA. 2011. Honest signaling and the uses of prey coloration. *Am Nat*. 178(1):E1–E9.
- Lindstedt C, Boncoraglio G, Cotter S, Gilbert J, Kilner RM. 2017. Aposematism in the burying beetle? Dual function of anal fluid in parental care and chemical defense. *Behav Ecol*. 28(6):1414–1422.
- Lindstedt C, Boncoraglio G, Cotter SC, Gilbert JDJ, Kilner RM. 2019. Parental care shapes evolution of aposematism and provides lifelong protection against predators. *BioRxiv*. 644864.

- Maan ME, Cummings ME. 2012. Poison frog colors are honest signals of toxicity, particularly for bird predators. *Am Nat.* 179(1):E1-E14.
- María AL, Walter D, Stevens M. 2015. Signal honesty and predation risk among a closely related group of aposematic species. *Sci Rep.* 5(1):11021.
- Mattila AL, Jiggins CD, Saastamoinen M. 2022. Condition dependence in biosynthesized chemical defenses of an aposematic and mimetic *Heliconius* butterfly. *Ecol Evol.* 12(6):e9041.
- Medina I, Wallenius T, Head M. 2020. No honesty in warning signals across life stages in an aposematic bug. *Evol Ecol.* 34(0):59-72.
- Merrill RM et al. 2015. The diversification of *Heliconius* butterflies: what have we learned in 150 years?. *J Evolution Biol.* 28(8):1417-1438.
- Mochida K, Kitada M, Ikeda K, Toda M, Takatani T, Arakawa O. 2013. Spatial and temporal instability of local biotic community mediate a form of aposematic defense in newts, consisting of carotenoid-based coloration and tetrodotoxin. *J Chem Ecol.* 39(0):1186-1192.
- Moniz HA, Kruleski SM, Risbud AD, Louden SJ, Hanlon RT, Stokes AN, Palmer SE, Feldman CR. 2023. Aposematic coloration of Pacific newts (*Taricha*) provides a qualitatively but not quantitatively honest signal to predators. *Biol J Linn Soc.* 139(1):1-17.
- Paul SC, Stevens M, Pell JK, Birkett MA, Blount JD. 2018. Parental phenotype not predator cues influence egg warning coloration and defence levels. *Anim Behav.* 140(0):177-186.
- Pfennig DW, Harcombe WR, Pfennig KS. 2001. Frequency-dependent Batesian mimicry. *Nature.* 410(6826):323-323.
- Pinto D, Amézquita A. 2022. Coloration, toxicity, and vertical distribution in larval phyllomedusine frogs: is there an anti-predator syndrome?. Authorea Preprints.
- Poulton EB. 1890. The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects. London, UK: Kegan Paul.
- Preißler K, Gippner S, Lüddecke T, Krause ET, Schulz S, Vences M, Steinfartz S. 2019. More yellow more toxic? Sex rather than alkaloid content is correlated with yellow coloration in the fire salamander. *J Zool.* 308(4):293-300.
- Roberts SM, Stuart-Fox D, Medina I. 2022. The evolution of conspicuousness in frogs: When to signal toxicity?. *J Evolution Biol.* 35(11):1455-1464.
- Rowland HM, Mappes J, Ruxton GD, Speed MP. 2010. Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecol Lett.* 13(12):1494-1502.
- Ruxton GD, Allen WL, Sherratt TN, Speed MP. 2018. Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry, 2nd edn. New York, NY: Oxford University Press.
- Ruxton GD, Speed MP, Broom M. 2007. The importance of initial protection of conspicuous mutants for the coevolution of defense and aposematic signaling of the defense: a modeling study. *Evolution.* 61(9):2165-2174.
- Sanchez E, Pröhl H, Lüddecke T, Schulz S, Steinfartz S, Vences M. 2019. The conspicuous postmetamorphic coloration of fire salamanders, but not their toxicity, is affected by larval background albedo. *J Exp Zool Part B.* 332(1-2):26-35.

- Santos JC, Cannatella DC. 2011. Phenotypic integration emerges from aposematism and scale in poison frogs. *P Natl A Sci.* 108(15):6175–6180.
- Sherratt TN. 2002. The coevolution of warning signals. *P Roy Soc Lond B Bio.* 269(1492):741–746.
- Sherratt TN. 2008. The evolution of Müllerian mimicry. *Naturwissenschaften.* 95(8):681–695.
- Skelhorn J, Rowe C. 2005. Frequency-dependent taste-rejection by avian predation may select for defence chemical polymorphisms in aposematic prey. *Biol Lett.* 1(4):500–503.
- Skelhorn J, Rowe C. 2006. Avian predators taste-reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biol Lett.* 2(3):348–350.
- Speed MP, Ruxton GD. 2007. How bright and how nasty: explaining diversity in warning signal strength. *Evolution.* 61(3):623–635.
- Speed MP, Ruxton GD, Blount JD, Stephens PA. 2010. Diversification of honest signals in a predator-prey system. *Ecol Lett.* 13(6):744–753.
- Stuckert AM, Saporito RA, Summers K. 2018. An empirical test indicates only qualitatively honest aposematic signaling within a population of vertebrates. *J Herpetol.* 52(2):201–208.
- Summers K, Clough ME. 2001. The evolution of coloration and toxicity in the poison frog family (Dendrobatidae). *P Natl A Sci.* 98(11):6227–6232.
- Summers K, Speed MP, Blount JD, Stuckert AM. 2015. Are aposematic signals honest? A review. *J Evolution Biol.* 28(9):1583–1599.
- Vidal-Cordero JM, Moreno-Rueda G, López-Orta A, Marfil-Daza C, Ros-Santaella JL, Ortiz-Sánchez FJ. 2012. Brighter-colored paper wasps (*Polistes dominula*) have larger poison glands. *Front Zool.* 9(1):1–5.
- Wallace AR. 1867. Mimicry, and other protective resemblances among animals. Alfred Russel Wallace Classic Writings. Paper 8. https://digitalcommons.wku.edu/dlps_fac_arw/8/
- Wang IJ. 2011. Inversely related aposematic traits: reduced conspicuousness evolves with increased toxicity in a polymorphic poison-dart frog. *Evolution.* 65(6):1637–1649.
- Wheeler CA, Millar JG, Cardé RT. 2015. Multimodal signal interactions in the ladybeetle, *Hippodamia convergens*, aposematic system. *Chemoecology.* 25():123–133.
- White TE, Umbers KD. 2021. Meta-analytic evidence for quantitative honesty in aposematic signals. *P R Soc B.* 288(1949):20210679.
- Winters AE, Stevens M, Mitchell C, Blomberg SP, Blount JD. 2014. Maternal effects and warning signal honesty in eggs and offspring of an aposematic ladybird beetle. *Funct Ecol.* 28(5):1187–1196.
- Zahavi A. 1975. Mate selection—a selection for a handicap. *J Theor Biol.* 53(1):205–214.
- Zahavi A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J Theor Biol.* 67(3):603–605.

영문초록

Title: The coevolution of warning coloration and toxicity

Abstract: Warning coloration is a strategy in which prey, typically venomous, signals its unprofitability as prey to a predator through conspicuous coloration. Predators avoid such warningly-colored prey through experiential learning, associating the colors with the prey's typically venomous or unpleasant defense mechanisms. Since more conspicuous colors are known to aid predators learning to avoid them, it is theoretically expected that prey warning colors would be more conspicuous due to directional selection. However, in nature, the conspicuousness of warning coloration exhibits high intra- and inter-species variation, and the handicap theory and the honest signal hypothesis have been tested to explain this. According to these two hypotheses, the degree of warning coloration and the degree of toxicity in an animal are expected to be proportional. In this study, we summarize previous research on the relationship between warning coloration and toxicity and provide directions for future research.

Authors: Yongsu Kim¹, Changku Kang^{1,2*}

Affiliation: ¹Department of Agricultural Biotechnology, College of Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Gwanak-ro 1, Gwanak-gu, Seoul, 08826 Republic of Korea

²Research Institute of Agriculture and Life Sciences, Seoul National University, Gwanak-ro 1, Gwanak-gu, Seoul, 08826 Republic of Korea

Corresponding author*: changkukang@snu.ac.kr