

담배나방(*Heliothis assulta*) 용휴면의 유기와 종료*

Initiation and Termination of Pupal Diapause in the Oriental Tobacco
Budworm (*Heliothis assulta*)

부 경 생¹·신 현 철¹·한 만 위²·이 문 흥²

Kyung Saeng Boo, Hyun Chul Shinn, Man Wi Han, and Moon Hong Lee

ABSTRACT Laboratory and field studies were conducted to investigate the initiation and termination factors for pupal diapause in the Oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta* Guenée. Diapause induction was dependent on photoperiod and temperature experienced by 4th and 5th instar larvae. One hundred percent of pupal diapause was obtained when larvae were grown at 10L/14D or shorter and 20°C. But at 25°C the maximum rate of diapause was only about 85% at 8L/16D, the shortest photoperiod tested in this experiment. Adults, eggs or pupae did not respond to diapause-inducing environmental conditions. The critical photoperiod was 12~12.5hr at 25°C and 14~14.5hr at 20°C. In the field-collected sample 100% of diapause rate was observed on Sept. 20 and thereafter in Suwon and middle part of Korea. Cold temperature treatment was not necessary in the termination of pupal diapause, but accelerated adult development.

KEY WORDS Oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta*, pupal diapause, diapause initiation, diapause termination, diapause period

초 록 담배나방 (*Heliothis assulta* Guenée)의 용휴면에 대한 유기와 종료요인 및 휴면 지속기간 등에 대하여 실험실과 야외개체에 대하여 실험하였다. 일장과 온도조건이 용휴면유기에 밀접한 관련을 맺으며 20°C와 10L/14D의 광주기하에서 유충을 키웠을 때 100%의 휴면율을 얻을 수 있었다. 그러나 25°C의 경우에는 본 실험에서 시도한 가장 짧은 광주기인 8시간하에서도 약 85%의 휴면율만 나타내었다. 결국 휴면을 유기하는 임계일장이 25°C에서는 12~12.5시간, 20°C에서는 14~14.5시간으로 계산되었으며 휴면유기 조건에 감응하는 발육단계는 4령과 5령유충기였다. 수원 및 우리나라 중부지역에서 9월 20일경부터 채집되는 노숙유충은 모두 휴면으로 들어갔다. 그러나 성충, 알, 용 등은 실험실내 휴면유기 조건 (20°C, 10L/14D)에 처리해도 아무런 반응이 없었다. 휴면기간은 휴면유기온도가 낮으면 길어지는 경향이었으며 광주기와는 무관한 것으로 나타났다. 휴면용들은 저온처리를 받지않아도 깨어나지만 저온처리 기간이 길어질수록 휴면기간은 짧아졌다.

검 색 어 담배나방, 용휴면, 휴면유기조절, 휴면종료, 휴면기간

담배나방(*Heliothis assulta*)은 우리나라를 비롯하여 열대의 태평양 섬들과 일본에서 파키스탄까

1 서울대학교 농과대학 농생물학과 (Dept. Agric. Biol., Coll. Agric., Seoul Natl. Univ., Suwon, 441-744, Korea)

2 농업기술 연구소 곤충과 (Dept. Entomol., Agricultural Sciences Institute, RDA, Suwon, Korea)

* 이 논문은 1989년도 문교부 지원 학술진흥재단의 자유공모과 제 학술연구 조성비에 의하여 연구 되었음.

지의 아세아지역, 호주 및 아프리카 등지에 널리 분포하고 있다. 그러나 담배나방은 이들 대부분 지역에서 작물에 별다른 피해를 주지 않기 때문에 큰 관심을 끌지 못하고 있으나 우리나라에서는 담배와 고추에 큰 피해를 주고 있으며 특히 고추과실에는 가장 중요한 해충이다.

시기별 성충의 발생 상황이 일정치 못하고 거의 모든 발육단계가 동시에 발견(Hwang 1987)되기 때문에 이 해충을 방제하기 위해 살충제를 자주 뿌려야 하는 난점이 있다. 더욱이 담배나방 유충은 고추과실내에서 가해하는 습성이 있기 때문에 살충제와 접촉이 용이하지 않다. 따라서 담배나방을 방제하는데는 유충이나 지하에서 용화하는 번데기를 대상으로 하기보다는 노출되어 있는 성충이나 알에 대한 취약점을 찾아내는 것이 좋은 방법으로 여겨진다. 비슷한 문제점들이 *Heliothis* 속의 다른 여러가지 해충에서도 부닥치고 있다. 즉 북미에서의 *Heliothis zea* 와 *Heiothis virescens*, 호주, 동남아, 중동, 소련 서남부지역에서의 *Heliothis armigera* 등은 옥수수, 콩, 목화, 토마토 등 많은 종류의 작물에 심한 피해를 주고 있다(Reed & Rawar 1982).

여러가지 *Heliothis* 속 해충에 대한 성폐로본에 대한 분석, 조성, 활성, 야외이용 등에 대해서는 많이 연구되었지만 담배나방의 성폐로본에 대해서는 본 생리실험실에서 연구하기 시작하였을 뿐이다. 또한 난기생봉에 대해서도 농업기술연구소 곤충과에서 관심을 갖고 있지만 아직 해야될 일이 많이 남아있다. 더구나 이 곤충에 대한 기본적 생물학적 연구도 충분히 되어있지 못해 이 해충을 방제하는 방법모색에 어려움이 많다. 이와 같은 분야중의 하나가 이 곤충의 월동에 대한 것이다. 즉 이 곤충은 용상태로 지하에서 월동하지만 이 시기에 대한 생태학적 및 생리학적인 연구가 전무한 상태이다. 따라서 이 곤충은 휴면상태로 월동한다는 경험적인 사실에 근거를 두어 휴면의 유기와 종료요인 및 야외집단의 휴면시기 등에 대하여 조사하였다.

재료 및 방법

본 실험에 사용된 담배나방은 수원 근교의 고추밭 등에서 채집된 유충을 곤충 사육실(일장조건, 16L/8D; 온도, 25 ± 1°C; 상대습도, ≥50%)에서 증식한 집단의 일부이다. 이 집단의 활성이 떨어지는 것을 예방하기 위하여 야외에서

채집한 개체들을 수시로 실험실군에 섞어 키웠다. 유충의 먹이는 본 생리실험실에서 개발한 인공사료(미발표)를 주로 이용하였으며 조그마한 플라스틱 용기에서 개체 사육하였다.

휴면유기 요인

알에서 갓부화한 유충을 두가지의 온도조건(20°C와 25°C) 및 5가지의 광주기 조건(24시간 중 8, 10, 12, 14 및 16시간의 광주기) 하에서 키웠으며 용화후 이들은 장일 고온의 비휴면 유기 조건(16L/8D, 25°C)을 유지하고 있는 곤충사육실로 옮겨 날짜별로 우화 개체수를 조사하였다. 이들의 휴면 여부는 용화직후 용의 뒷뺨에서 볼 수 있는 유충옆홀눈의 색소부위가 이동되어 소멸되는지(비휴면의 경우), 아니면 그대로 잔존하는지(휴면경우) (Shumakov & Yakhimovich 1955, Phillips & Newsom 1966, Cullen & Browning 1978, Meola 등 1983)에 따라 결정하였다.

휴면유기 조건에 반응하는 발육단계

위의 실험 결과 20°C와 10시간의 광주기 하에서 유충을 키우면 100% 휴면으로 들어 간다는 것이 확인되었다. 따라서 유충을 휴면유기 조건(20°C, 10L/14D)과 휴면으로 들어가지 않고 정상적으로 발육하는 비휴면 조건(25°C, 16L/8D) 사이에 각 영기별로 옮기면서 키워 얻은 용의 휴면여부로 휴면유기 조건에 감응하는 발육단계를 조사하였다. 성충, 알 및 용도 두가지 같은 조건에 처리하여 그 결과를 비교하였다. 또한 가을철 수원 근교의 야외 고추밭에서 채집한 3~5령의 유충을 비휴면조건의 곤충사육실에서 키우면서 그들이 휴면으로 들어가는지 여부를 1987년과 1988년 2년에 걸쳐 조사하였다. 그리고 1989년도에는 수원 및 그 이외의 여러 지역에서 4~5령 유충을 채집하여 가온하지 않은 실험실에서 키우면서 그들의 휴면 여부를 검사하였다.

휴면의 지속기간과 종료요인

위의 실험실 및 야외채집으로 얻은 휴면용을

비휴면조건의 곤충사육실 (25°C , 16L/8D)에 옮긴 후 이들이 휴면에서 깨어날 때까지의 휴면지속기간을 조사하였다. 또한 25°C 및 8~13시간의 광주기에서 유기한 휴면용을 15~60일간 저온 (0°C)에 처리한 후 25°C 와 16L/8D조건에 노출시킬 때 휴면에서 깨어나는데 소요되는 일수를 비교하였다. 일부 휴면용은 45일간 또는 60일간 저온에 처리한 후 20°C 와 23°C 및 25°C 와 30°C 에 노출시켜 우화하는데 필요한 날짜수를 조사하였다.

결과 및 고찰

담배나방은 전형적인 장일곤충으로 판명되었다 (그림 1). 즉 유충을 20°C 에서 키우면 10시간 또는 그 이하의 광주기에서 100% 휴면에 들어갔다. 그러나 25°C 에서는 본 실험에서 시도한 가장 짧은 광주기인 8시간에서도 약 85% 정도의 휴면율만을 보여 휴면유기에는 광주기가 중요한 요인이지만 온도의 영향도 매우 크다는 것을 알 수 있었다. 이와 같은 광주기에 대한 담배나방의 휴면반응률은 호주에서 발견되는 *Heliothis punctigera* (Cullen & Browning 1978)와 비슷한 모습이며 *H. zea*, *H. virescens*, *H. armigera* 등 (Adkisson & Roach 1971, Roach & Adkisson 1970, 1971, Kuznetsova 1972) 같은 *Heliothis* 속의 다른 어느 종들보다는 더 높은 휴면율을 나타내었다.

같은 사육조건에서 얻은 휴면용과 비휴면용의 몸무게는 별다른 차이를 보여주지 않았으며 (그림 2) 일장이 짧아질수록 용체중은 무거워지는 경향이었다. 마찬가지로 유충의 발육기간도 일장과 역비례 하는데 (그림 3, 4)이 경향은 20°C 에서 휴면용으로 발육하는 유충에서 더 뚜렷하였다 (그림 3). 예를 들면 20°C 의 경우 8L/16D에서 54.5 ± 4.2 일 걸린 유충발육기간이 14L/10D에서는 37.2 ± 2.3 일로 감소되었다. 그러나 일장이 2시간씩 증가함에 따른 유충발육기간의 감소폭은 점차 적어져 8L~10L 간에는 7.6일, 10L~12L 간에는 6.5일, 12L~14L 간에는 3.1일 정도였다.

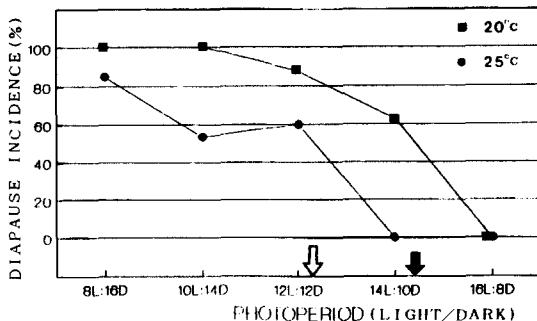


Fig. 1. Effect of different photoperiods on diapause induction in *Heliothis assulta* at two different temperature (arrows indicate the critical photoperiods).

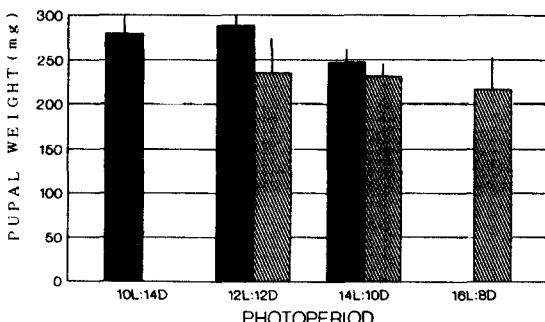


Fig. 2. Pupal weight of *H. assulta* reared on an artificial diet at 20°C under different photoperiods (■ : diapause-bound pupae ■ : nondiapause-bound pupae).

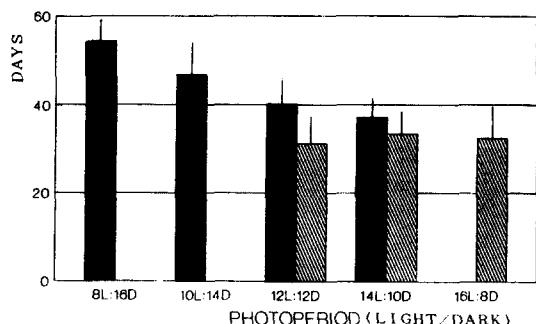


Fig. 3. Larval periods of *H. assulta* reared on an artificial diet at 20°C under different photoperiods (■ : diapause-destined larvae ■ : nondiapause-destined larvae).

25°C 에서는 이 감소폭이 훨씬 더 적은 편이었다 (그림4). 비슷한 경우가 *H. zea*와 *H. virescens*에서도 확인 되었다 (Benschotter 1968). 그러나 휴면으로 들어가지 않고 정상적으로 발육하게 될 담배나방의 유충발육기간은 일장의 영향을 받지

않았다 (그림 3, 4).

담배나방의 휴면으로 돌아가는 임계일장은 20°C에서 14~14.5 시간, 25°C에서 12~12.5 시간으로 계산되었다 (그림 1). 사육온도 5°C 증가에 따른 임계일장의 시간감소는 왕담배나방 (*H. armigera*)의 1시간 (Goryshin 1958)이나 다른 밤나방류인 *Acronycta rumicis*의 1.5시간 (Danilevsky 1965)보다는 길지만 *Pectinophora mallevella*의 2시간과는 비슷하다. 일반적으로 파리목 곤충에서는 이보다 더 긴 경우가 보통이다.

담배나방의 휴면율은 20°C와 25°C 어느 조건에서도 광주기에 역비례하여 증가하였다 (그림 1). 그러나 *H. punctigera* (Cullen & Browning 1978)와 *H. zea* (Adkisson & Roach 1971)들은 각각 12~12.5시간 (19°C)과 11~12시간 (21°C)에서 최대의 휴면율을 보이고 그 이상 또는 이하의 광주기 조건에서는 휴면율이 급격히 감소되는 소위 종모양의 반응 모형을 보여 같은 속내의 다른 종들간에도 환경의 변이에 대한 반응모습이 다르게 나타났는데 그 원인은 더 규명해 봐야 할 것으로 판단된다.

휴면유기조건 (20°C, 10L/14D)에 민감하게 반응하는 발육단계는 후기의 유충령기로 밝혀졌다 (표 1). 즉 4령과 5령 유충기를 계속 단일·저온 조건에서 키우면 유충전기간을 같은 조건으로 사육한 경우와 같이 모두 휴면에 들어가고 5령기만 같은 조건에 처리해도 2/3 이상이 휴면하였다. 반면에 초기 유충기나 성충, 알, 또는 용시기만 휴면유기조건에 처리하면 휴면으로 들어가지 않고 모두 정상적으로 발육 하였다. *H. zea* (Phillips & Newsom 1966), *H. armigera* (Komarova 1959), *H. punctigera* (Browning 1979)들도 담배나방의 경우와 마찬가지로 후기유충기가 휴면유기 조건에 반응하는 발육단계였다. 그러나 용휴면하는 흰불나방의 경우에는 초~중간시기의 유충기 (약 30일간의 유충기간 중 5~15일 사이의)가 휴면유기조건에 반응하는 발육단계로 밝혀졌다 (Park & Boo 1988).

감응발육단계가 유충후기라는 사실은 가을에 야외에서 채집한 3~5령충을 비휴면조건 (표 2)

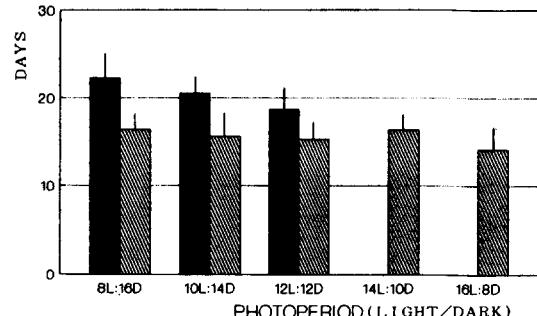


Fig. 4. Larval periods of *H. assulta* reared on artificial diet at 25°C under different photoperiods (▨: diapause-destined larvae ■: nondiapause-destined larvae).

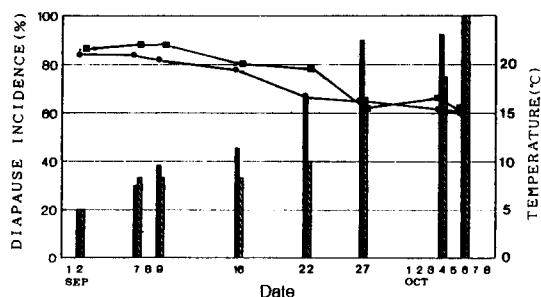


Fig. 5. Comparison between *H. assulta* pupal diapause rate of field-collected larvae and door temperature (■: diapause rate in 1987 ▨: diapause rate in 1988 ■—■: temperature in 1987 ●—●: temperature in 1988).

또는 가온하지 않는 실내조건 (표 3)에서 키워 얻은 용의 휴면율 조사로도 뒷받침되었다. 즉 5령시기까지 자연의 저온 단일조건에 처리되면 그 후에 고온·장일조건에 노출되어도 휴면에 들어갔으며 계절이 진전됨 (온도가 더 낮아지고 광주기가 더 짧아짐)에 따라 휴면율은 더 높아져 10월 6일경부터는 100%의 휴면율을 보였다. 반면에 3~4령의 유충은 채집후 고온·장일조건에 노출되면 그전에 받은 자연계의 저온·단일조건의 영향이 모두 취소되는 것으로 나타났다 (표 2). 수원지역 (위도, 37°5' N)의 야외 평균기온은 9월 중순 이후 20°C 이하로 내려가며 그에 따라 자연집단의 휴면율도 급격히 증가하고 있는 것을 알 수 있다 (그림 4). 이 시기의 일장은 12~13시간으로 실험자료에서 얻은 20°C에서의 임계일장 14~14.5시간보다 훨씬 짧은 수치이다.

Table 1. Developmental stage sensitive to diapause induction in *Heliothis assulta*

Adult	Egg	L1	L2	L3	L4	L5	Pupa	Number	Diapause(%)
////								10	0
	////							350	0
		////						29	0
		////	////					25	0
		////	////	////				19	0
		////	////	////	////			29	0
		////	////	////	////	////		12	100.0
					////	////		13	100.0
						////		23	100.0
							////	29	70.0
							////	30	0

■: Diapause-inducing condition (10L : 14D/20°C).

□: Nondiapause-inducing condition (16L : 8D/25°C).

L1-L5: 1st-5th instar larvae.

Table 2. Diapause rate of *H. assulta* pupae obtained from larvae collected in the field

Date	Instar at collection	Number collected	Number pupated	Diapause(%)
1987				
Sept. 2	3rd, 4th	48	32	0
	5th	51	40	20.0
Sept. 7	3rd, 4th	52	40	0
	5th	25	16	30.0
Sept. 9	3rd, 4th	25	21	0
	5th	31	26	38.5
Sept. 16	3rd, 4th	21	13	0
	5th	35	22	45.5
Sept. 22	3rd, 4th	18	15	0
	5th	22	15	66.6
Sept. 27	3rd, 4th	13	9	0
	5th	20	13	90.9
Oct. 4	3rd, 4th	33	25	0
	5th	25	13	92.3
Oct. 6	3rd, 4th	36	22	0
	5th	25	15	100.0
1988				
Sept. 2	3rd, 4th	12	10	0
	5th	32	20	20.0
Sept. 7	3rd, 4th	10	8	0
	5th	22	18	33.3
Sept. 9	3rd, 4th	10	9	0
	5th	17	12	33.3
Sept. 16	3rd, 4th	0	0	—
	5th	34	21	33.3
Sept. 22	3rd, 4th	20	15	0
	5th	33	20	40.0
Sept. 27	3rd, 4th	22	18	0
	5th	21	15	66.6
Oct. 4	3rd, 4th	14	10	0
	5th	31	20	75.5
Oct. 6	3rd, 4th	10	8	0
	5th	20	15	100.0

Table 3. Pupal diapause rate of field-collected *H. assulta*. Only 4th and 5th instar larvae were collected and subsequently reared to pupate in the laboratory without heating or additional lighting (1989)

Collection site	Collection date	No. larvae collected	Diapause rate(%)
Suwon	Aug. 23	15	0
Suwon	Aug. 29	30	53.8
Ochang	Aug. 31	47	34.0
Goisan	Sept. 1	24	57.7
Jeungpyung	Sept. 1	28	32.1
Jinchon	Sept. 1	18	66.7
Suwon	Sept. 6	52	34.6
Suwon	Sept. 13	34	95.8
Suwon	Sept. 20	26	100.0
Jeungpyung	Sept. 21	17	100.0
Goisan	Sept. 21	101	100.0
Eumsung	Sept. 22	24	100.0
Suwon	Sept. 30	18	100.0
Suwon	Oct. 6	44	100.0

그러나 야외집단의 실제 휴면율은 이보다 훨씬 더 빨리 높아진다는 것이 확인되었다 (표 3). 즉 1989년도 수원과 그 부근의 여러 중부지역에서 채집한 4~5령 유충을 가온하지 않은 실험실에서 사육해 본 결과 이들은 9월 20일부터 100% 휴면으로 들어갔다. 자연계에서 계속 생활하는 담배나방 집단들의 휴면율은 적어도 표 3의 결과 보다 낮지 않을 것으로 사료되어 8월중에 이미 많은 개체가 휴면에 들어간다는 것을 짐작할 수 있다. 더욱이 *H. zea*의 경우 일장이나 온도를 낮은 일정한 수준에 유지하는 경우보다는 두 가지 조건을 점진적으로 낮추면 휴면율이 더 높아진다는 보고 (Roach & Adkisson 1970)를 생각할 때 이 결과들을 쉽게 이해 할 수 있게 된다. 그러나 *H.*

*zea*나 *H. virescens*의 경우에도 두 가지 온도 조건을 주기적으로 변화시키는 경우보다는 같은 수준의 평균 온도에서의 휴면율이 더 높았다 (Benschoter, 1968).

휴면에 들어간 담배나방의 번데기는 저온처리를 받지 않고 고온 (25°C) · 장일 (16L/8D) 조건에 노출해도 휴면에서 깨어나 (그림 6) *H. punctigera* (Cullen 1969) 등 다른 *Heliothis* 속 곤충종들과 같은 휴면메카니즘임을 나타내고 있다. 그러나 휴면 지속기간은 휴면유기조건에 따라 다르며 (그림 6) 유기 일장조건을 무시할 경우 20°C에서 유기된 경우 142 ± 5.3일, 25°C에서 유기된 경우 105.1 ± 11.9일 이후에 우화하였다. 또한 1987년도 수원 근교에서 채집된 유충들에서 얻

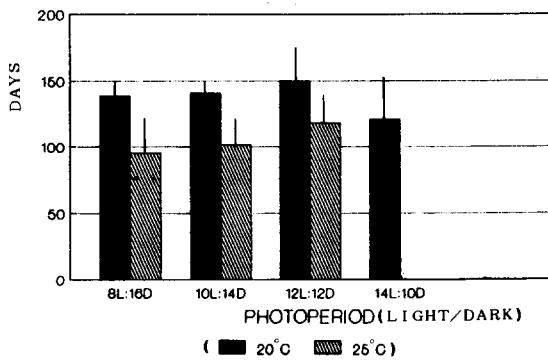


Fig. 6. Duration (at 16L/8D and 25°C) of *H. assulta* pupal diapause initiated at different photoperiods and temperatures.

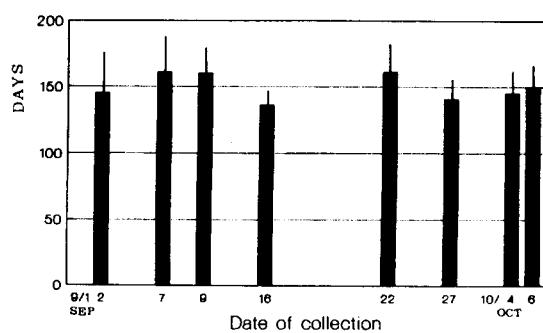


Fig. 7. Duration (at 16L/8D and 25°C) of *H. assulta* pupal diapause initiated in the field (1987).

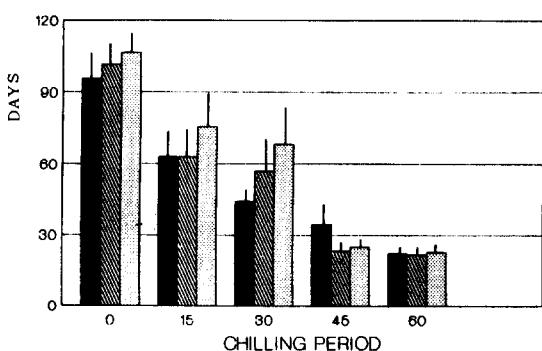


Fig. 8. Effect of chilling on the duration (at 16L/8D and 25°C) of *H. assulta* pupal diapause initiated at 25°C and different photoperiods. (■: 8L/16D, ▨: 12L/12D, ▨: 13L/11D)

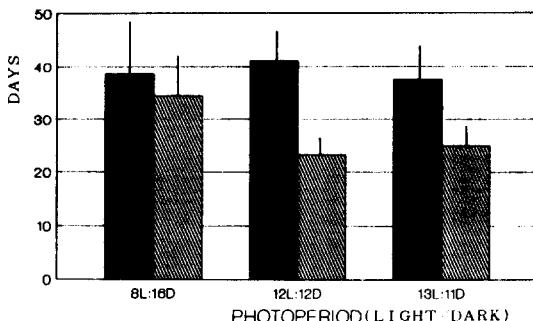


Fig. 9. Effect of different temperatures (■: 20°C, ▨: 25°C) on the termination of *H. assulta* diapause, after chilling for 45 days, initiated at 25°C but under different photoperiods.

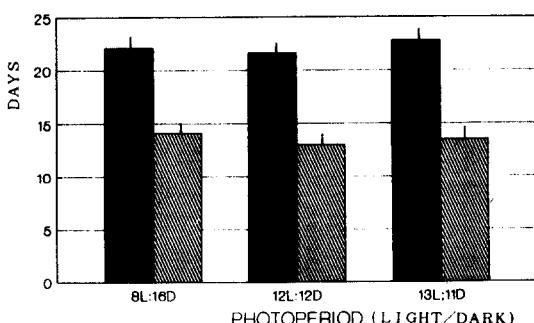


Fig. 10. Effect of different temperatures (■: 25°C, ▨: 30°C) on the termination of *H. assulta* diapause, after 60 days of chilling, initiated at 25°C but under different photoperiods.

어지는데 비슷한 경향이 *H. virescens*의 여름 휴면용 (Butler 등 1985)에서도 확인 되었다. 그렇지만 9~10월중에 채집된 유충에서 얻은 휴면용들의 휴면기간 (그림 7)은 점진적인 온도강하 (그림 5)에 따른 변화가 없어 휴면유기온도 수준과 휴면기간에 대한 관계는 더 깊은 연구가 있어야 어떤 결론을 내릴수 있게 될 것 같다. 그러나 휴면을 유기하는 광주기 조건은 휴면기간에 아무런 영향도 주지 못하는 것 (그림 6)으로 보여지는데 같은 결과가 *H. zea* (Roach & Adkission 1971)와 *H. virescens* (Butler 등 1985)에서도 보고되었다.

위에서 본 바와 같이 담배나방의 휴면용은 저온처리를 받지 않아도 휴면에서 깨어났지만 (그림 6) 저온 (0°C)처리를 받으면 더 빨리 깨어나 (그림 8) 대부분의 겨울 휴면하는 다른 곤충들과 마찬가지로 휴면종료에는 저온처리가 효과적임을 알 수 있다. 저온처리 기간이 15~30일 경우와 45~60일간에는 휴면 기간에 큰 차이가 없어 (그림 8) 다른 *Heliothis*속 곤충에서 거론되는 저온 반응기간 (Lopez & Hartstack 1985)은 약 45일 간으로 판단된다. 그러나 또 다른 실험 결과 (표 4)에서는 30일과 45일간의 저온 (6°C)처리가 휴면 기간에 별다른 차이를 보여주지 않아 저온처리가 휴면기간에 미치는 영향은 다시 한번 검토해 보아야 할 과제로 남게 되었다. 물론 이들 실험들 간에는 휴면유기 조건인 광주기온도가 다르기 때문에 직접 비교하기는 곤란할 것이다. 저온 (0°C)처리를 45일간 (그림 9) 또는 60일간 (그림 10)받은 후의 휴면기간은 노출된 온도가 높아짐에 따라서 짧아지는 것은 당연한 결과이다. 그러나 이 경우에도 휴면을 유기했던 광주기 조건은 휴면기간에 아무런 영향도 주지 못하였으며 휴면용이 노출되는 광주기도 휴면종료와 무관한데 *H. zea*에서도 같은 결과가 관찰되었다 (Roach & Adkisson 1971).

다. 즉 휴면유기온도가 낮을 수록 휴면기간은 길

Table 4. Developmental period of diapausing pupae of *H. assulta* at different temperatures after chilling (at 6°C) for 30 or 45 days

Temperature	Chilling period(days)	Diapause-inducing temperature(°C)	Pupal period (days)
20°C	30	15	47.5 ± 0.6
		20	47.4 ± 1.1
	45	15	47.2 ± 1.3
		20	47.2 ± 0.8
		15	31.6 ± 1.1
		20	32.2 ± 0.8
		15	31.4 ± 1.1
		20	31.4 ± 1.2
23°C	30	15	21.4 ± 1.1
		20	21.2 ± 0.8
	45	15	21.4 ± 1.1
		20	21.8 ± 0.8
		15	16.8 ± 0.8
		20	16.4 ± 0.5
		15	18.8 ± 0.8
		20	18.4 ± 1.1
25°C	30	15	21.4 ± 1.1
		20	21.2 ± 0.8
	45	15	21.4 ± 1.1
		20	21.8 ± 0.8
		15	16.8 ± 0.8
		20	16.4 ± 0.5
		15	18.8 ± 0.8
		20	18.4 ± 1.1
30°C	30	15	21.4 ± 1.1
		20	21.2 ± 0.8
	45	15	21.4 ± 1.1
		20	21.8 ± 0.8
		15	16.8 ± 0.8
		20	16.4 ± 0.5
		15	18.8 ± 0.8
		20	18.4 ± 1.1

인용문현

- Adkisson, P. L. & S. H. Roach. 1971. A Mechanism for seasonal discrimination in the photoperiodic induction of pupal diapause in the bollworm *Heliothis zea* (Boddie), pp. 272~280. In M. Menaker (ed.), "Biochemistry" National Acad. Sci., Washington, D. C.
- Benschotter, C. A. 1968. Diapause and development of *Heliothis zea* and *H. virescens* in controlled environments. Ann. Ent. Soc. Am. 61: 953~956.
- Browning, T. O. 1979. Timing of the action of photoperiod and temperature on events leading to diapause and development in pupae of *Heliothis punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Exp. Biol. 83 : 261~269.
- Butler, G. D., Jr., T. J. Henneberry & A. C. Barlett. 1985. *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae): Termination of summer diapause. J. Econ. Entomol. 78 : 1287~1292.
- Cullen, J. M. 1969. The reproduction and survival of *Heliothis punctigera* Wallengren in the South Australia. Ph. D. thesis. University of Adelaide.
- Cullen, J. M. & T. O. Browning. 1978. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in pupae of *Heliothis punctigera*. J. Insect Physiol. 24 : 595~601.
- Danilevsky, A. S. 1965. Photoperiodism and seasonal development of insects. 238pp. Oliver & Boyd, London.
- Goryshin, N. I. 1958. The ecological analysis of the seasonal cycle of development of the cotton bollworm (*Chloridea obsoleta* F.) in the northern areas of its range. Uchen. Zap. Leningr. gos. Univ. 240: 3~20.
- Hardwick, D. F. 1965. The corn earworm complex. Mem. Ent. Soc. Canada, No. 40. 248pp.
- Hwang, C. Y. 1987. Studies on bionomics and parasitoids of Oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta* Guenée. Ph. D. thesis, Chungnam Natl. Univ. Taejon (In Korean).
- Komarova, O. S. 1959. On the conditions determining diapause of hibernating pupae of *Choridea obsoleta* F. (Lepidoptera: Noctuidae). Ent. Rev. Wash. 38: 318~325.
- Kuznetsova, M. S. 1972. The effects of temperature and photoperiodic conditions on the reactivation of diapausing pupae of the cotton bollworm, *Chloridea obsoleta* F. (Lepidoptera: Noctuidae). Ent. Rev. Wash. 51: 311~315.
- Lopez, J. D., Jr. & A. W. Hartstack, Jr. 1985. Comparison of diapause development in *Heliothis zea* and *H. virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 78 : 415~422.
- Meola, R., H. Kaska, R. Gray & J. Loehr. 1983. Physiological changes associated with stemmatal pigment retraction on pupae of *Heliothis zea*. Southwest. Ent. 8 : 226~230.

- Park, N. J. & K. S. Boo. 1988. Diapause-initiation stage and changes in proteins of the fall webworm (*Hyphantria cunea* Drury) pupae. Korean J. Appl. Entomol. 27 : 6~13.
- Phillips, J. R. & L. D. Newsom. 1966. Diapause in *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 59 : 154~159.
- Reed, W. & C. S. Pawar. 1982. *Heliothis*: A global problem, pp.9~14. In V. Kumble(ed.), the Proceedings of the "International Workshop on *Heliothis* Management" International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics. Patancheru, A. P., India.
- Roach, S. H. & P. L. Adkisson. 1970. Role of photoperiod and temperature in the induction of pupal diapause in the bollworm, *Heliothis zea*. J. Insect Physiol. 16 : 1591~1597.
- Roach, S. H. & P. L. Adkisson. 1971. Termination of pupal diapause in the bollworm. J. Econ. Entomol. 64 : 1057~1060.
- Shumakov, E. M. & L. A. Yakhimovich. 1955. Morphological and histological peculiarities of the metamorphosis of the cotton bollworm (*Chloridea obsoleta* F.) in the connection with the phenomenon of diapause. Rev. Appl. Ent. 44 : 11~12.

(1990년 11월 13일 접수)