

파밤나방 (*Spodoptera exigua* (Hübner)) 유충 줄무늬 형질의 유전변이

Genetic Variation of Larval Stripe Patterns of *Spodoptera exigua* (Hübner)

김용균
Yonggyun Kim

Abstract – Larval morphological characters such as body color and stripe pattern were analyzed to get morphological genetic markers of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). Body color was varied from light green to dark brown with diets. Stripe characters were classified by the presence of dorsal and lateral lines: three stripes with both lines, one stripe with dorsal line only, and zero stripe. Proportions of each stripe character increased with successive selections for its own character. Three stripe was dominant to one stripe when they were crossed. The estimated heritability in narrow sense (h^2) of the stripe pattern was 0.50 ± 0.42 . About two fold more females than males were produced in zero stripe line. Stripe pattern was not significantly changed by different diets except in welsh onion which had lower proportion of three stripe individuals than that of the expected. Larval stripe pattern was also correlated with larval and pupal developmental rates and cold hardiness but not with insecticide susceptibility.

Key Words – *Spodoptera exigua*, Genetic variation, Body color, Stripe pattern, Heritability

초 록 – 파밤나방 (*Spodoptera exigua* (Hübner)) 유충의 형태적 유전지표를 규명하기 위해 유충의 체색과 줄무늬 변이에 관하여 분석하였다. 유충 체색은 먹이 종류에 따라 다양했다. 유충 줄무늬는 배선과 측선의 존재에 따라 3종류의 형질 개체로 나뉘었다. 3줄무늬 (배선과 측선 모두존재), 1줄무늬 (배선만존재), 0줄 (배선과 측선 모두 없음). 이들 형질이 유전적 영향에 있는지를 조사하기 위해 3줄과 1줄집단으로 집단선택한 결과 각 선발 형질의 비율이 증가했다. 3줄과 1줄집단을 상호교배하였을 때 3줄형질이 우성을 보였다. 줄무늬 형질에 있어서 협의의 유전력 (h^2)은 0.50 ± 0.42 로 산출되었다. 0줄집단에서는 암컷수가 수컷수에 비해 약 2배 많았다. 환경적 요인을 조사하기 위해 동일 집단을 3종류의 먹이에서 사육했을 때 인공사료와 상치로 키운 집단간에는 유충줄무늬에는 유의성있는 차이는 없었지만 파로 사육된 집단에서는 3줄개체의 비율이 낮아져 차이를 보였다. 이들 유충의 줄무늬는 유충과 용의 발육속도 및 내한성과 연관성을 보였으나 살충제 감수성과는 무관함을 나타냈다.

검색어 – 파밤나방, 유전변이, 체색, 줄무늬, 유전력

서 론

같은 종내에서 몸 크기, 체색 및 체형 등 외부형태의

변이는 유전적 및 환경적 요인의 상호작용에서 비롯되는 매우 보편화된 다형형질들이다 (Hartl and Clark, 1989). 이러한 외부 형태 형질들이 *Drosophila robusta* (Stalker and Carson, 1947), *Pemphigus populi-transversus*

(Sokal *et al.*, 1971), *Culicoides* spp. (Atchley, 1971), *Musca domestica* (Bryant, 1977; Bryant and Turner, 1978; Black and Krafur, 1986) 등의 곤충류의 집단간 유전 및 환경조건(먹이조건 또는 밀도) 분석에 이용되었다. 나비목 유충 분류에 이용되는 형질로는 체색, 강모의 배열, 복지의 수 및 지구형태 등이 있다(Peterson, 1977). *Spodoptera* 속에서 Levy와 Habeck (1976)은 유충의 체색중 반점과 줄무늬 양상을 중요한 종분류 형질로서 이용했다. 파밤나방(*Spodoptera exigua* (Hübner))은 밤나방과, 흰무늬밤나방아과에 속하며 같은 *Spodoptera* 속에 전 세계적으로 34종이 알려져 있으나(Poole, 1989; Holloway, 1989; Lalanne-Cassou *et al.*, 1994) 우리나라에서는 파밤나방외에 잔디밤나방(*S. depravata* (Butter)), 담배겨세미나방(*S. litura* (Fabricius)), 남방빗살수염밤나방(*S. pecten* Guenée) 등 4종이 보고되었다(ESK and KSAE, 1994). 파밤나방은 열대 및 아열대를 통해 분포하며 기주범위가 매우 넓은 해충으로 기존의 살충제에 대해 생리적, 생태적 및 생화학적 기작에 의한 저항성이 발현됨에 따라 방제에 큰 어려움을 주고 있다(Meinke and Ware, 1978; Chaufaux and Ferron, 1986; Brewer *et al.*, 1990). 그러나 약제 저항성의 정도는 지역적, 시기적으로 다양함을 보여 준다(Kim *et al.*, 1997). 또 우리나라에서 이 해충의 월동기작에 관해 보고된 바 있으나(Kim and Kim, 1997) 어느 정도의 규모가 국내에서 월동하여 매년 이주해 오는 집단과 혼재하는 지는 알려져 있지 않다. 이러한 집단 변동에 관한 의문점을 해결하기 위해서는 파밤나방의 유전적 지표들이 결정되어야 한다. 본 연구에서는 파밤나방의 집단간 변이 분석을 위한 유전지표를 찾기 위해 유충의 외부 형태 형질을 분석하였다.

재료 및 방법

1. 시험 곤충

본 연구에 이용된 파밤나방 집단은 1995년 9월말에서 10월초에 안동시 송천동 파밭에서 채집한 것으로 Gho(1993)의 방법을 이용하여 인공사료로 실내에서 누대 사육하였다. 사육조건은 온도 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 광주기 16:8h(L:D)이었으며 성충에게는 10% 설탕용액이 산란상자에 공급되었다.

2. 유충체형분석

줄무늬의 경우 배선과 측선의 수에 따라 크게 3종류로 구분되었다(Fig. 1). 이러한 줄무늬 양상은 4령이후에 나타나 5령탈피와 함께 분명해졌다. 그러므로 줄무늬 형질의 판정은 5령초기에 행하였다. 각 줄무늬 선발 집단은 소규모집단에서 일어나는 유전적 부동(genetic drift) (Wright, 1938)을 줄이기 위해 매 세대 각 형질집

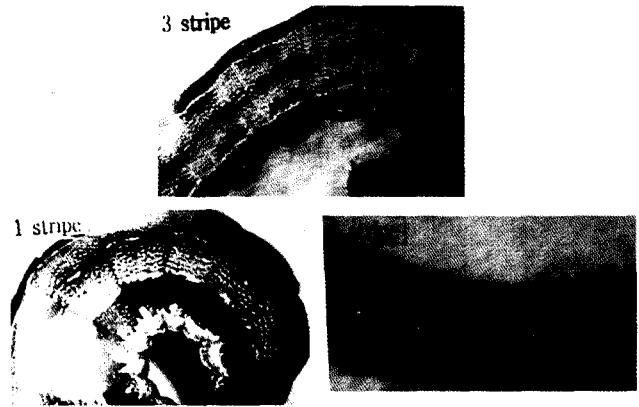


Fig. 1. Three different patterns of body stripes of the fifth instar larvae of *S. exigua*.

단에서 선발된 적어도 20쌍 이상의 암수로 교미하여 선발차세대를 형성했다.

3. 줄무늬의 유전력

줄무늬의 유전능력을 측정하기 위해 매 세대 선발된 일정 무늬 형질의 선발 비율과 차세대 그 형질의 발현 비율을 토대로 협의의 유전력(heritability: h^2)을 다음의 계산식을 이용하여 결정하였다(Hartl and Clark, 1989):

$$h^2 = \frac{\text{선발 전세대 선발집단의 형질 평균값}(\mu')}{\text{선발 후세대 전체집단의 형질 평균값}(\mu_s)}$$

이때 집단 전체는 평균(μ)은 0이고 표준편차(σ)는 1인 표준정규분포를 따른다고 가정하였다. 선발압(i)은 Simmonds(1977)의 공식을 이용하여 계산되었으며 이를 토대로 μ' 과 μ_s 가 계산되었다.

4. 발육속도측정

각 줄무늬 형질에 따라 선발된 집단을 상호 교배시켜 줄무늬가 다른 세 집단을 형성하였다(Table 1). 이들 각 집단으로부터 유충발육기간과 용발육기간을 측정하였다.

5. 내한성 생물검정

매 세대 5령충을 -8°C 에서 2시간 노출시킨 후 살아남는 개체들을 선발하였다. 이렇게 해서 선발된 집단들의 줄무늬를 매 세대 검정하였다. 선발에 따른 내한성의 증가를 확인하기 위해 시간별(0, 2, 4, 6, 8시간)로 -10°C 에 노출시킨 후 생존수를 확인했다. 생존여부는 처리 후 25°C 에서 6시간 후 머리, 가슴, 배를 각각 한 번씩 누른 후 움직임이 없으면 사망한 것으로 간주하였다.

Table 1. Larval stripe pattern of different breeding lines of *S. exigua*

Breeding lines ¹ (♀♀ × ♂♂)	n	Proportion (%)		
		3 stripe	1 stripe	0 stripe
3 × 3	310	74.5	17.7	7.7
1 × 1	141	8.5	80.1	11.4
0 × 3	61	47.5	37.7	14.8

¹ '3 × 3' and '1 × 1' denote the inbred lines of the three and the one stripe populations, respectively. '0 × 3' denotes the cross between the zero stripe female and the three stripe male.

6. 살충제 생물검정법

유충 줄무늬와 살충제 감수성과의 관계성을 분석하기 위해 세 종류의 살충제 원제 (chlorpyrifos-methyl, methomyl)를 소정의 농도로 아세톤에 희석한 후 5령충의 등쪽에 국부처리하였다. 사충수 검정은 처리 48시간 후 5령충의 머리, 가슴, 배를 각각 한 번씩 막대봉으로 눌러 움직임이 없으면 사충으로 판별하였다. 반수치사 약량 (50% lethal dose: LD₅₀)은 Finney (1971)의 probit 분석법에 의해 personal computer를 이용하여 산출하였다.

7. 통계분석

SAS의 PROC GLM (SAS Institute, 1989)을 이용하여 평균간비교 및 분산분석을 하였다. 빈도분석은 PROC FREQ을 이용하였다. 2 × 2의 빈도분석은 Fienberg (1977)의 방법에 따라 보정된 X² 검정량을 이용했다.

결 과

1. 유충의 줄무늬 다형현상

파밤나방 유충의 표피는 매우 다양한 체색과 줄무늬를 가진다. 체색은 황갈색, 연녹색, 농녹색으로 다양했으나 관찰 결과 주로 발육시기 및 먹이종류에 따라 변화하였다.

줄무늬는 크게 3종류로 구분되는데 (Fig. 1) 이러한 줄무늬 양상은 4령이후에 나타나 5령탈피와 함께 분명하여졌다. 이 줄의 형태학적 명칭은 배선 (背線, dorsal line), 측선 (側線, lateral lines) (Peterson, 1977)이다. 배선과 측선이 모두 발현되면 등쪽에서 3줄로 보이므로 편의상 '3줄무늬 (3 stripe)' 로 표기하였으며 배선만 보일 경우 '1줄무늬 (1 stripe)', 두 줄 모두가 없을 경우 '0줄무늬 (0 stripe)' 로 표기하였다.

2. 각 줄무늬형질의 세대별 선발효과 및 유전력

이러한 줄무늬 다형현상이 유전형질임을 증명하기 위해 1줄무늬와 3줄무늬별로 매 세대 집단선발하였다

(Fig. 2). 0줄무늬 개체는 빈도수도 적고 사망률도 커서 선발집단을 얻지 못했다. 1줄무늬 선발집단에서 세대가 진행함에 따라 줄무늬 양상이 변화하였다 (X² = 78.24, df = 6, P = 0.001). 이러한 차이는 선발 1세대 부터 0세대에 비해 1줄무늬 비율이 높아짐으로 나타났다 (X² = 13.50, df = 2, P = 0.001). 또 1세대 이후 3세대까지도 계속해서 선발의 효과를 보여 주었다 (X² = 26.73, df = 4, P = 0.001).

3줄무늬 선발집단에서도 같은 선발효과를 보여 주었다 (X² = 90.25, df = 4, P = 0.001). 선발 3, 4세대간에는 큰 차이를 보이지 않았으나 (X² = 5.97, df = 2, P = 0.051) 전체적으로 볼 때 유충의 줄무늬는 선발 세대가 진행함에 따라 선발 무늬의 개체비율이 높아지는 것을 알 수 있었다.

이러한 줄무늬의 유전적 현상을 환경인자에 의한 영향력과 구분짓기 위해 협의의 유전력 (h²)을 추정하였다. 이때 줄무늬의 형질은 일종의 임계형질로 간주되었다. 1줄무늬 선발집단을 토대로 매 세대별 유전력을 산출하여으며 이렇게 해서 얻어진 유전력은 0.50 ± 0.42

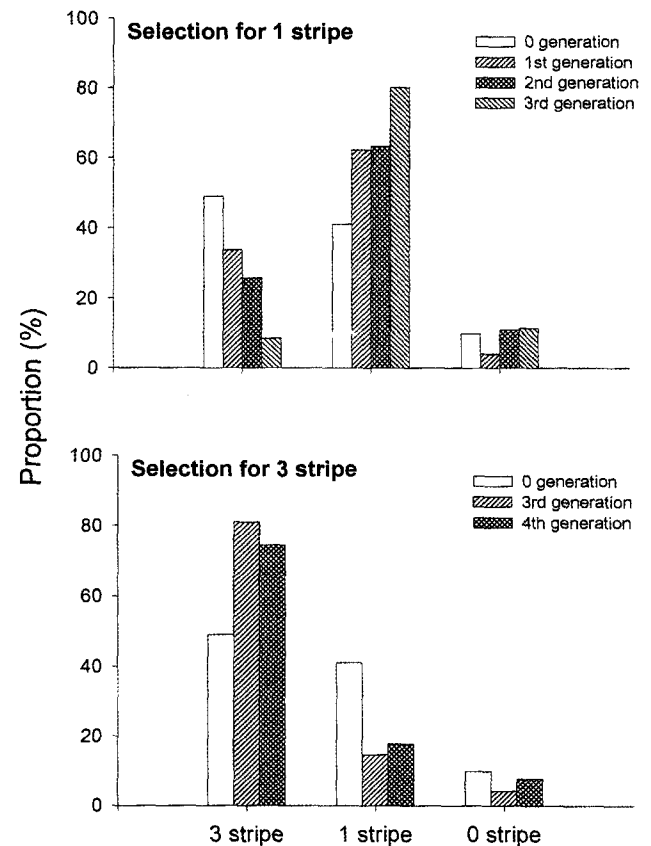


Fig. 2. Selection effect of the larval body stripe patterns in *S. exigua*. Numbers in parentheses are the numbers of evaluated individuals in each generation.

이었다.

3. 선발집단의 상호교배에 따른 줄무늬 변이

유충의 줄무늬가 유전형상이라는 것은 각 무늬 별 선발집단을 상호 교배한 후 나오는 교배집단의 줄무늬 분리비율에서 나타났다(Fig. 3). 기대했듯이 각 줄무늬 별로 2세대 선발된 두 동계집단은 서로 줄무늬 양상이 상이하였다($X^2 = 18.87, df = 2, P = 0.001$). 이 두 집단을 암수를 달리하여 교배시켜 얻은 두 집단과 원래의 두 동계집단의 총 4개 집단간에는 큰 차이를 보였다($X^2 = 70.57, df = 6, P = 0.001$). 두 교배집단도 서로 유충 무늬 양상에서 달랐다($X^2 = 12.02, df = 2, P = 0.002$). 어느 교배집단이든지 1줄무늬 동계집단(1×1)과는 큰 차이를 보였다. 그러나 3줄무늬 동계집단은 비록 1줄무늬 집단의 암컷과 3줄무늬 집단의 수컷이 교잡된 집단(1×3)과 서로 유충 무늬 양상에서 달랐지만($X^2 = 8.94, df = 2, P = 0.011$) 3줄무늬 집단의 암컷과 1줄무늬 집단의 수컷이 교배된 집단(3×1)과는 서로 유충 줄무늬 양상에서 차이가 없었다($X^2 = 0.19, df = 2, P = 0.911$).

4. 기주에 따른 유충 줄무늬 변이

유전형상으로서 유충 줄무늬양상이 환경의 영향을 어느정도 받는지 분석하기 위해 동일 줄무늬 집단을 서로 다른 먹이로 사육 후 줄무늬를 분별하였다. 또 3가지 다른 집단에서 이 처리를 반복하였다(Fig. 4). 3줄무늬(암컷)과 1줄무늬(수컷) 교배집단($X^2 = 3.85, df = 4,$

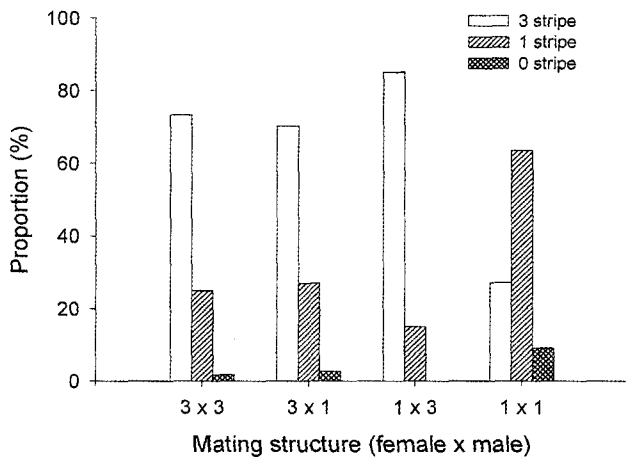


Fig. 3. Inbred and reciprocal crosses between three and one stripe populations in *S. exigua*. '3x3' and '1x1' denote the inbred lines of the three and the one stripe populations, respectively. '3x1' denotes the cross between the three stripe female and the one stripe male. '1x3' denotes the cross between the one stripe female and the three stripe female. Number in parenthesis above each bar is the number of evaluated individuals in each line.

$P = 0.426$)과 1줄무늬 동계집단($X^2 = 8.82, df = 4, P = 0.066$)에서는 먹이에 따른 줄무늬의 양상에 차이를 나타내지 않았다. 그러나 3줄무늬 집단에서는 먹이에 따라 줄무늬 양상에 차이를 보였다($X^2 = 14.84, df = 4, P = 0.005$). 이 먹이간 차이는 파에서 주요한 변이를 일으켰으며 인공사료와 상추간에는 비교적 적은 차이를 나타냈다($X^2 = 5.88, df = 2, P = 0.053$).

5. 줄무늬와 생리적 현상의 연관성

서로 다른 줄무늬개체빈도를 보이는 세 개의 집단(Table 1)을 이용하여 유충 줄무늬와 유충 및 용발육속도를 비교하였다(Fig. 5). 이들 집단들은 유충기간($F = 8.88, df = 2, 60, P = 0.0004$)과 용기간($F = 21.31, df = 2, 41, P = 0.0001$)에서 서로 달랐다. 특히 3줄개체가 많은 집단일수록 유충과 용의 발육속도가 빨랐다.

서로 다른 줄무늬에 따른 성분리와의 연관성을 검증

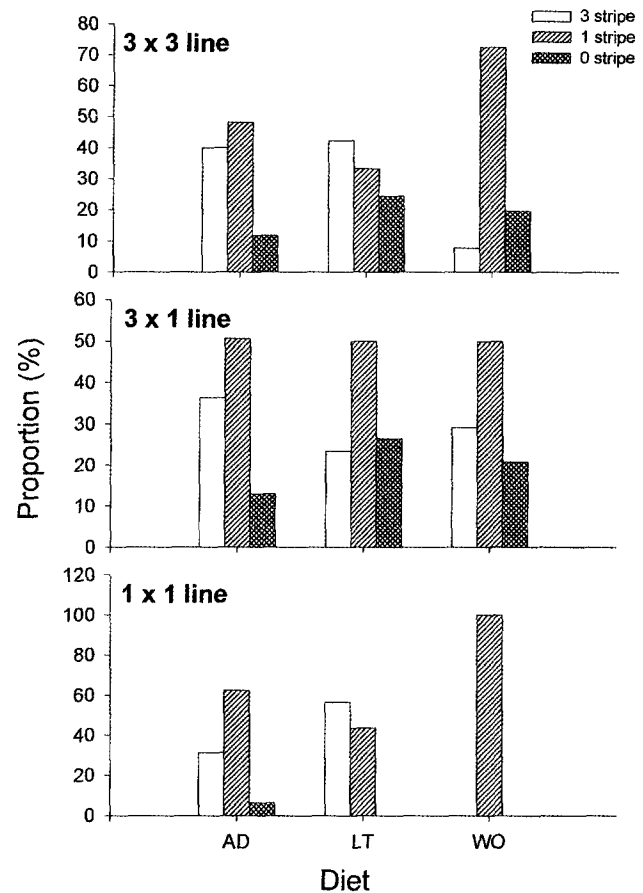


Fig. 4. Diet effect on larval stripe pattern in *S. exigua*: AD = artificial diet, LT = lettuce, and WO = welsh onion. '3x3 line' and '1x1 line' denote the inbred lines of the three and the one stripe populations, respectively. '3x1' denotes the cross between the three stripe female and the one stripe male. N = 150~200 per diet.

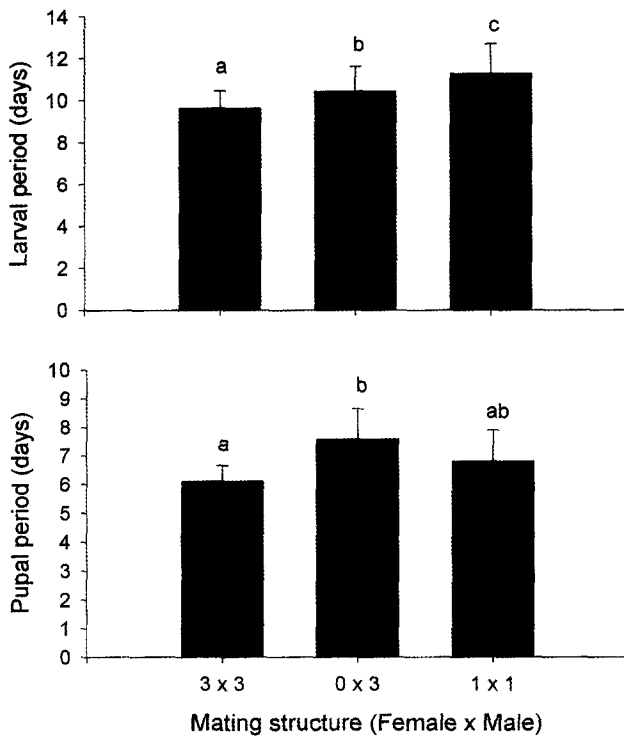


Fig. 5. Developmental rates of different larval stripe populations in *S. exigua*. '3 x 3' and '1 x 1' denote the inbred lines of the three and the one stripe populations, respectively. '0 x 3' denotes the cross between the zero stripe female and the three stripe male. Different letters above the standard deviation bars are significantly different at $\alpha = 0.05$ (LSD test). N = 100 per cross line.

하고자 줄무늬가 다른 집단들의 암수분리비를 조사했다 (Table 2). 조사된 세 집단간에 성분리비에 있어서 차이가 있었다 ($X^2 = 10.21$, $df = 2$, $P = 0.006$). 이러한 성분리비 차이는 0줄무늬 집단의 암컷빈도 우세에서 비롯된 것으로 생각된다.

유충줄무늬와 빙점이하의 온도에서 견디는 내한성과의 관계를 알아보려서 서로 다른 3집단의 유충 줄무늬를 조사하였다. 이들 집단은 매세대 5령충을 -8°C 에서 2시간 노출시킨 후 살아남은 개체만 선발하여 각각 3, 4세대의 선발집단을 얻은 것이다. 이들 3집단은 -10°C 에서 시간별로 노출시켰을 때 모두 노출시간의 증가에 따라 생존율이 감소하나 선발세대들은 원세대에 비해 높은 생존력을 보였다 (Fig. 6A). 이렇게 내한성이 다른 3집단은 유충 줄무늬의 빈도도 달랐다 ($X^2 = 27.12$, $df = 4$, $P = 0.001$). 이러한 차이는 선발세대와 비선발세대의 차이로 선발 3, 4세대간에는 차이가 없었다 ($X^2 = 0.45$, $df = 2$, $P = 0.797$). 특히 내한성이 증가함에 따라 3줄개체의 빈도가 많아졌다 (Fig. 6B).

유충의 줄무늬에 따라 살충제의 감수성정도에 차이

Table 2. Sex ratios of different breeding lines of *S. exigua*

Breeding lines (♀♀ × ♂♂)	n	Frequencies		Sex ratios (♀♀/♂♂)
		♀♀	♂♂	
0 × 0	46	31	15	2.07 a ¹
1 × 1	88	40	48	0.83 b
3 × 3	285	120	165	0.73 b

¹ Different letters followed by sex ratios are significantly different at $\alpha = 0.05$ (X^2 test).

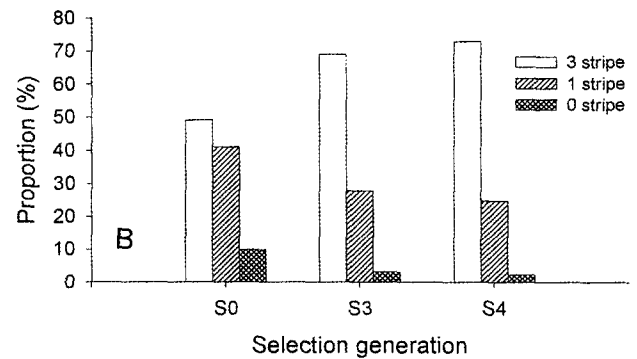
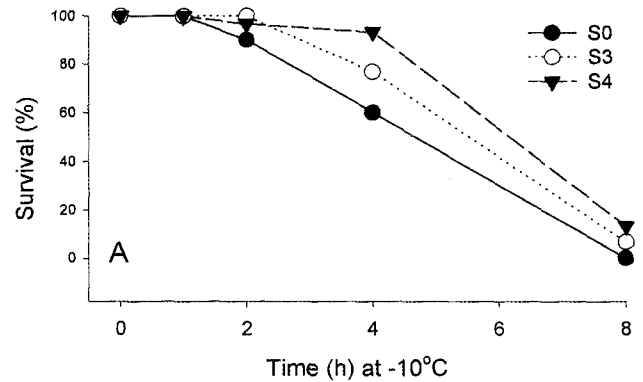


Fig 6. Variation in cold tolerance (A) in larval *S. exigua* according to their stripe patterns (B). 'S0', 'S3', and 'S4' stand for the 0th, the 3rd, and the 4th generations selected under -8°C for 2 h, respectively. Each point of survival was measured with 30 individuals.

가 있는지를 알아보기 위해 chlorpyrifos-methyl과 methomyl의 두 약제를 농도별로 서로 다른 줄무늬의 파밤나방 5령충에 처리하였다 (Table 3). 처리된 농도에 따라 죽은 사망수를 합할 때 유충의 무늬는 chlorpyrifos-methyl ($X^2 = 2.91$, $df = 1$, $P = 0.088$)과 methomyl ($X^2 = 0.13$, $df = 1$, $P = 0.912$)의 약제들에 대한 파밤나방의 감수성에 관련이 없었다.

Table 3. Insecticide susceptibilities of different stripe populations in the fifth instar larval *S. exigua*

Insecticide	Dose (μg)	Mortality (%)	
		3 stripe	1 stripe
chlorpyrifos-methyl	100	10.0	40.0
	200	40.0	50.0
	400	45.5	75.0
	800	58.3	66.7
	1600	60.0	80.0
methomyl	25	33.3	33.3
	50	57.1	62.5
	100	50.0	100.0
	200	66.7	83.3
	400	92.3	50.01

고 찰

파밤나방 유충의 체색과 줄무늬의 다양성이 지적되어 왔고 유전적 분석 필요성에 대해 논의되어 왔다 (Gho, 1993). 체색의 경우 관찰에 의존된 결과이지만 먹이에 따라 차이가 있었다. 이러한 현상의 주요한 원인은 일반적으로 표피조직의 물리적 및 화학적 요인에 의해 곤충의 체색이 결정되며 (Peterson, 1977) 먹이에 함유되어 있는 색소물질이 체색에 영향을 주어 자연히 보호색의 기능도 갖게 한다.

성숙된 파밤나방 유충(주로 5령)은 등쪽에 특이적 줄무늬 양상을 나타낸다. 이러한 줄무늬 양상은 각 줄무늬 형질에 따라 선발된 집단에서 선발형질의 집단내 비율증가와 다른 줄무늬 집단과의 상호교배 결과에서 비롯된 유전현상이었다. 일반적으로 형질의 표현은 유전 및 환경의 영향에 의해 지배받는다 (Hartl and Clark, 1989). 본 결과는 파밤나방의 줄무늬 형질의 유전능력인 협의 유전력이 약 50%이라고 추정되었다. 이는 유전자간 상호작용을 배제한 순수한 차세대에 이 형질을 물려줄 수 있는 유전능력을 의미한다. 즉 나머지 50%의 형질 변이는 환경 및 유전자 상호간 우성 또는 에피스타시스효과에 기인한다.

미국의 경우 파밤나방이 속한 *Spodoptera* 속은 9개종 (*dolichos*, *eridania*, *exigua*, *frugiperda*, *latifascia*, *ornithogalli*, *praefica*, *pulchella*, *sunia*)이 분포한다 (Levy and Habeck, 1976). 이들 종을 유충상태에서 구분하는데 있어서 체색은 심한 종내변이 때문에 이용할 수 없었고 줄무늬나 기문모양 등의 다른 유충 형질을 이용했다. 줄무늬는 일정부위에서 연속적으로 나타나는 체색의 일종이라 할 수 있다 (Peterson, 1977). 또 이 유충

의 줄무늬는 일반 나비목 성충의 인편조직에서 보이는 물리적 체색과는 달리 색소에 의한 체색으로 간주할 수 있다 (Nijhout, 1985). 일반적으로 색소에 의한 체색을 형성하는 화합물로 melanin, carotenoids, pterines, tetrapyrroles, flavones 등이 있다 (Fuzeau-Braesch, 1985). 파밤나방의 줄무늬 형질은 이들 색소들의 각 성질을 고려해 볼 때 melanin의 일정 부위 축적에 의해 형성되어 진 것으로 보여진다. 특히 이 화합물의 생합성은 tyrosinases로 알려진 효소에 의해 orthodiphenol과 indole의 기질을 이용하여 합성되어 지는데 이러한 효소의 발현은 유전적 영향하에 있을 것으로 사료된다. 유사한 유전적 현상이 *Lycaena phlaes* (Lees, 1968), *Aiolopus* sp. (Fuzeau-Braesch and Chapco, 1977)의 배선, *Melanoplus sanguinipes* (Chapco, 1980)의 다리 퇴절의 줄무늬에서 나타났다.

이러한 줄무늬 유전현상에 대한 환경적 영향을 알아보기 위해 동일 집단을 서로 다른 기주에서 사육한 결과 줄무늬 양상은 먹이종류에 따라 거의 차이를 보이지 않았지만 파로 사육된 집단에서는 3줄무늬 개체의 비율이 낮아져 차이를 보였다. 파밤나방은 잡식성이기 때문에 먹이에 따른 종내 변이에 관한 연구가 없다. 그러나 본 결과에서 나타났듯이 기주에 따른 집단별 특이성을 배제할 수 없다. 파밤나방과 유사한 *S. frugiperda*도 역시 다양한 기주를 가해하는 해충으로 알려졌다. 그러나 정확한 유전분석 결과 기주에 따른 두 종류(콩과 쌀)의 변이종이 보고된 바 있다 (Pashley, 1986).

줄무늬별 집단에서 성비를 조사하여 본 결과 0줄무늬의 경우 높은 암수성비를 나타냈다. 즉 줄무늬를 형성하는 유전자의 일부는 성염색체와 연관성이 있음을 나타냈다. 일반적으로 나비목의 경우 약 30개의 염색체를 가지고 있지만 많은 형질이 성염색체와 연관성이 있다고 보고되어져 왔다 (Sperling, 1994).

줄무늬형질과 다른 생리적 기능의 연관성도 조사한 결과 3줄무늬 집단이 발육속도 및 내한성에 있어서 다른 집단과 차이가 있었다. 그러나 줄무늬 형질과 일부 살충제 감수성과의 연관성은 발견할 수 없었다. 이러한 연관성이 유전적으로 볼 때 두 가지 가능성을 제시한다. 즉 첫째로 단순히 같은 염색체위에 줄무늬 유전자와 발육속도 및 내한성관련 유전자들이 존재하는 유전자의 연관에서 비롯되었을 가능성이 있겠다. 또 줄무늬 유전자에 의한 다면발현 (pleiotropic) 현상 (Hartl and Clark, 1989)에서 비롯된 가능성도 배제할 수는 없다. 이에 대한 유전적 분석이 필요하다. 이러한 유전적 형질과 생리적 현상과의 연관성은 여러 분야에서 매우 유용한 정보를 제공할 수 있으므로 이에 관한 연구가 더욱 수행되어야 한다.

사 사

이 연구를 수행하는 과정에서 실험곤충의 사육에 도움을 준 안동대학교 곤충생리실 실원인 송원래, 이준익, 김정성, 조현미에게 감사드린다. 본 연구는 한국과학재단 핵심전문연구사업(961-0603-025-1)의 연구비 지원으로 수행되었다.

인 용 문 헌

- Atchley, W.R. 1971. A comparative study of the cause and significance of morphological variation in adults and pupae of *Culicoides*: A factor analysis and multiple regression study. *Evolution* 25: 563~583.
- Black, IV, W.C. and E.S. Krafur. 1986. Geographic variation in house fly size: Adaptation or larval crowding? *Evolution* 40: 204~206.
- Brewer, M.J., J.T. Trumble, B. Alvarado-Rodriguez and W.E. Chaney. 1990. Beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) adult and larval susceptibility to three insecticides in managed habitats and relationship to laboratory selection for resistance. *J. Econ. Entomol.* 83: 2136~2146.
- Bryant, E.H. 1977. Morphometric adaptation of the housefly, *Musca domestica* L., in the United States. *Evolution* 31: 580~596.
- Bryant, E.H. and C.R. Turner. 1978. Comparative morphometric adaptation of the housefly and the face fly in the United States. *Evolution* 32: 759~770.
- Chapco, W. 1980. Genetics of the migratory grasshoppers *Melanoplus sanguinipes*: orange stripe and its association with tibia color and redback genes. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73: 319~322.
- Chaufaux, J. and P. Ferron. 1986. Sensibilité différente de deux populations de *Spodoptera exigua* Hüb. (Lépid., Noctuidae) aux baculovirus et aux pyréthrinoides de synthèse. *Agronomie* 6: 99~104.
- The Entomological Society of Korea (ESK) and Korean Society of Applied Entomology (KSAE). 1994. Check List of Insects from Korea. Kon-Kuk University, Seoul.
- Fienberg, S.E. 1977. The analysis of cross-classified data. MIT Press, MA.
- Finney, D.J. 1971. Probit analysis, estimation of the median effective dose. Cambridge Univ. Press. Cambridge Englande. pp. 19~47.
- Fuzeau-Braesch, S. 1985. Colour changes. In Comparative insect physiology biochemistry and pharmacology (Eds. Kerkut, G.A. & L.I. Gilbert) Vol. 9, pp. 549~589. Pergamon Press, Oxford.
- Fuzeau-Braesch, S. and W. Chapco. 1977. Comparaison sur la biologie de trois espèces de criquets du genre *Aiolopus*. *C.R. Acad. Sci. Paris* 285: 705~708.
- Hartl, D.L. and A.G. Clark. 1989. Principles of population genetics (2nd Ed.). Sinauer Associates, MA.
- Holloway, J.D. 1989. The moths of Borneo. Part 12. Noctuidae: Subfamilies Noctuinae, Heliolithinae, Hadeninae, Acronictinae, Amphipyrrinae, Argaristinae. *Malay. Nat. J.* 42: 57~226.
- Goh, H. 1993. Ecological aspects of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), major insect pest of vegetables. Ph.D. Dissertation. Chungbuk National University.
- Kim, Y., J. Lee, S. Kang and S. Han. 1997. Variation in insecticide susceptibilities of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner): Esterase and acetylcholinesterase activities. *Korean J. Appl. Entomol.* 36: 172~176.
- Kim, Y. and N. Kim. 1997. Cold hardiness of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 26: 117~1123.
- Lalanne-Cassou, B., J.F. Silvain, L. Monti and C. Malosse. 1994. Description d'une nouvelle espèce de *Spodoptera* de Guyane fran aise: *S. descoinsti* (Lepidoptera: Noctuidae: Amphipyrrinae), découverte grâce à des attractifs sexuels. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 30: 25~32.
- Lees, E. 1968. Color variation among British butterfly larvae *Lycaena phaeas* rumex-acetosella-D rumex-acetosa-D host plant. *Entomologist* 101: 121~123.
- Levy, R. and D.H. Habeck. 1976. Descriptions of the larvae of *Spodoptera sunia* and *S. latifascia* with a key to the mature *Spodoptera* larvae of the eastern united states (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69: 585~588.
- Meinke, L.J. and G.W. Ware. 1978. Tolerance of three beet armyworm strains in Arizona to methomyl. *J. Econ. Entomol.* 71: 645~646.
- Nijhout, H.F. 1985. The developmental physiology of color patterns in Lepidoptera. *Adv. Insect Physiol.* 18: 181~247.
- Pashley, D.P. 1986. Host associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): A sibling species complex? *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 898~904.
- Peterson, A. 1977. Larvae of insects. Part 1. Lepidoptera and Hymenoptera. Edwards Brothers, Ann Arbor, MI.
- Poole, R.W. 1989. Noctuidae: part II, pp. 922~926. In Lepidopterorum catalog (Ed. Heppner, J.B.). E.J. Brill/Flora and Fauna, New York.
- Simmonds, N.W. 1977. Approximations for I, intensity of selection. *Heredity* 34: 413~414.
- Sokal, R.R., N.N. Heryford and J.R.L. Kishpaugh. 1971. Changes in microgeographic variation patterns in *Pemphigus populitransversus* over a six-year span. *Evolution* 25: 584~590.
- Sperling, F.A.H. 1994. Sex-linked genes and species differences in Lepidoptera. *Can. Entomol.* 126: 807~818.
- Stalker, H.D. and H.L. Carson. 1947. Morphological varia-

- tion in natural populations of *Drosophila robusta* Sturtevant. *Evolution* 1: 237~248.
- Wright, S. 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430~431.
- (1997년 7월 4일 접수, 1998년 8월 7일 수리)