

다형 동위효소를 이용한 국내 파밤나방 (*Spodoptera exigua* (Hübner)) 집단의 유전변이

Genetic Variation of the Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), Populations in Korea Using Polymorphic Allozymes

강성영 · 김용균*

Sungyoung Kang and Yonggyun Kim*

Abstract – Genetic variation of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), was analyzed by polymorphic allozymes. Field populations were subdivided by different hosts, geographical locations, and seasons. Estimated average heterozygosity (0.443 ± 0.013) indicated high genetic variation in all field populations of *S. exigua*. There were significant inbreeding effects deviated from Hardy-Weinberg equilibrium in each of subpopulations. These significant nonrandom matings were caused by within-subpopulations probably due to sampling errors, but not by mating isolation among subpopulations. Wright's (F_{ST}) and Nei's (D) genetic distances indicated little genetic differentiation among subpopulations, though some southern local subpopulations (Haenam and Sachon) were relatively different to northern subpopulations (Andong and Kunwi). Estimated number of migrants per generation was 5.9 among host subpopulations, 10.6 among geographical subpopulations, and 31.8 among seasonal subpopulations. These genetic analyses suggest that Korean *S. exigua* subpopulations have little genetic differentiation mostly due to their significant migratory capacity.

Key Words – *Spodoptera exigua*, Genetic analysis, Polymorphism, Allozyme, Genetic distance

초 록 – 파밤나방(*Spodoptera exigua* (Hübner))의 유전변이가 다형 동위효소를 이용하여 분석되었다. 집단들은 다른 기주, 지리적 위치, 그리고 시기에 따라 세분화되었다. 평균 이형접합자빈도(0.443 ± 0.013)는 파밤나방 전체 집단의 높은 유전변이를 나타냈다. 각 소집단들은 모두 Hardy-Weinberg 균형에서 벗어난 뚜렷한 동계교배 양식을 보였다. 이러한 높은 동계교배 효과는 지역고립에 의한 집단간 분화보다는 대부분 소집단 내 표본 추출 효과에 기인된 비임의교배에 의해 야기되었다. Wright (F_{ST})와 Nei의 유전거리(D)는 소집단들간 유전적 분화가 낮음을 나타내지만, 일부 남쪽지역의 소집단들(해남과 사천)은 상대적으로 북쪽의 소집단들(안동과 군위)과 차이를 보였다. 유전적 거리를 기초하여 추정된 세대당 이주 개체수는 서로 다른 기주 집단간 5.9마리, 지역 집단간 10.6마리, 시기 집단간 31.8마리였다. 이러한 유전분석 결과들을 보아 국내 파밤나방은 이들의 탁월한 집단간 이주 능력 때문에 집단간 유전분화가 적은 것으로 나타났다.

검색어 – 파밤나방, 유전분석, 다형현상, 동위효소, 유전거리

*Corresponding author. E-mail: hosanna@andong.ac.kr

안동대학교 자연과학대학 생명자원과학부(School of Bioresource Sciences, College of Natural Sciences, Andong National University, Andong, Republic of Korea)

동위효소는 같은 효소활성을 나타내지만 분자 구조를 달리하여 전기영동상에 다형을 보이는 단백질군으로 특별히 대립유전자간에 전기영동상에서 표현될 때 공우성을 보여 쉽게 유전자형을 파악할 수 있다는 장점을 가짐으로 곤충 집단 유전변이에 널리 이용되어 왔다(Buth, 1984). 밤나방의 일종인 *Spodoptera exempta* (Walker)는 400 km 떨어진 집단간에 6개 유전좌위에서 같은 변이를 일으켜 두 집단은 상호 교잡함을 증명하였다(Den Boer, 1978). 비슷한 결론이 미국과 동북부 멕시코의 *Heliothis virescens* (F.) 두 집단 간에 나타났다(Sluss and Graham, 1979). 반면에 Pashley (1986)는 11개의 다형 동위효소를 이용하여 *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith)의 집단들이 기주에 따라 유전적 변이를 보임을 증명하였다.

파밤나방(*Spodoptera exigua* (Hübner))은 동남아시아 원산지로 세계적으로 널리 알려져 있는 해충의 하나로서 남아메리카를 제외하고 열대지방에서부터 아열대지방에 걸쳐 광범위하게 분포하고(CAB, 1972), 장거리 이동성 해충으로서 최근에는 온대지방에서도 발생량이 증가하고 있다(Mikkola, 1970). 국내에서는 1990년 이후 페로몬트랩에 의한 발생 조장 조사에서 해가 경과함에 따라 파밤나방의 발생량이 증가하는 경향을 보였으며 또한 유인량은 남부지방으로 갈수록 많았다(Gho, 1993). 이러한 해마다 증가하는 파밤나방의 피해와 발생은 최근 시설농업의 확대에 따른 겨울 기간내에 해충의 국내 월동 가능성의 증대에 기인되는 것으로 추정되어 왔다. 이 해충에 대한 내한성 연구에서 체내빙결점 저하, 내한성 유기, 내동결물질 합성 등의 내한성 기작을 보유하고 있음을 밝혔고, 제한적인 환경(아치 사온도의 범위에서 섭식이 간헐적으로 이루어질 수 있는 기주와 온도가 허용되는 조건)에서 국내 월동 가능성을 제시했다(Kim and Kim, 1997; Song *et al.*, 1997; Kim and Song, 2000). 또한 이 해충은 기존의 살충제에 대해 생리적, 생태적 및 생화학적 저항성 기작을 발현시켜 방제에 큰 어려움을 주고 있으며 약제 저항성의 정도가 지역적, 시기적으로 다양함을 나타냈다(Kim *et al.*, 1997; Kim *et al.*, 1998a).

이러한 기존의 파밤나방에 대한 연구는 다음과 같은 몇 가지 의문점을 불러 일으킨다. 1) 매년 증가하는 파밤나방의 국내 발생은 월동하는 개체군의 증가에 의해 기인되는가? 2) 지역간 파밤나방 약제 감수성의 변이는 소지역간 교미 고립에 의해 기인되는가? 3) 국내 파밤나방 집단은 매년 동일한 원산 지로부터 이주해 오는가? 4) 연중 파밤나방의 국내 이동경로는 어떠한가? 5) 광식성의 파밤나방은 기주 간 유전분화가 있는가?

이상의 국내 파밤나방 집단간 변동상황을 분석하기 위해 파밤나방의 유충 줄무늬 다형 형질(Kim, 1998), 미토콘드리아 DNA (Kim *et al.*, 1998b) 및 동위효소(Kim and Kim, 1998) 지표인자들이 개발되었다. 본 연구는 이러한 표식인자 중 다양한 소집단의 미세한 분화를 정량화시킬 수 있는 동위효소 분석법을 이용하였으며, 이를 위해서 10개의 동위효소를 선별하여 시기적, 지역적 및 기주에 따라 다양한 파밤나방의 유전 분화 정도를 분석하였다.

재료 및 방법

시험곤충

모든 동위효소 분석은 발육단계 및 먹이에 따른 변이(Kang and Kim, 1998)를 줄이기 위해 파밤나방의 성충을 이용하였다. 기주 및 집단간 다양성 분석에 사용된 실험 재료는 Table 1에 같이 채집한 파밤나방을 실험실에서 인공사료(Gho, 1993)를 먹이로 온도 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 광주기 16:8h (L:D), 상대습도 $60 \pm 10\%$ 에서 성충까지 사육한 후 -70°C 에 냉동 보관하여 실험에 이용하였다. 시기가 다른 집단간 유전 분석은 1998년 6월 21일, 7월 22일, 8월 24일, 9월 18일에 안동시 풍산면 막곡리 파밭에서 채집한 파밤나방을 이용하였다. 기주간 분석은 군위지역의 3가지 기주에서 채집한 파밤나방을 이용하였으며, 지역간 다양성 분석은 안동, 군위, 청도, 사천, 여천, 보성, 해남, 진도로 8개 지역으로 나눠서 실험했다.

동위효소분석

각 기주 및 지역에서 채집된 파밤나방의 날개를

Table 1. Sampling logs of the field *Spodoptera exigua* for allozyme genetic analysis

Collection sites	Host plants ¹	Collection date
Andong, Kyung-sangbuk-do	welsh onion	Aug 11, 1997
Gunwi, Kyung-sangbuk-do	purslane	July 26, 1997
Gunwi, Kyung-sangbuk-do	red pepper	July 26, 1997
Gunwi, Kyung-sangbuk-do	soybean	July 26, 1997
Chungdo, Kyung-sangbuk-do	welsh onion	Aug 1, 1997
Sachon, Kyung-sangnam-do	purslane	Aug 2, 1997
Yeochon, Chullanam-do	welsh onion	Aug 2, 1997
Yeochon, Chullanam-do	red pepper	Aug 2, 1997
Yeochon, Chullanam-do	welsh onion	Aug 2, 1997
Posung, Chullanam-do	purslane	Aug 3, 1997
Posung, Chullanam-do	welsh onion	Aug 3, 1997
Haenam, Chullanam-do	soybean	Aug 3, 1997
Haenam, Chullanam-do	welsh onion	Aug 4, 1997
Chindo, Chullanam-do	welsh onion	Aug 4, 1997
Chindo, Chullanam-do	welsh onion	Aug 4, 1997

¹ Welsh onion (*Allium fistulosum* L.), purslane (*Portulaca oleracea* L.), red pepper (*Capsium annuum* L.), and soybean (*Glycine max* Merr.)

제거한 후 30 μl의 추출완충용액(40% sucrose, 0.1% bromophenol blue, 0.04% basic fuchsin, 1.54% dithiothreitol, 0.372% EDTA, 0.125 mM Tris-HCl, pH 8.3)으로 단백질을 추출한 후, 14,000 rpm에서 5분간 분리한 상등액을 동위효소 분석용 시료로 이용했다. 전기영동은 0.05 M Tris-glycine buffer (pH 8.3) system (Davis, 1961)의 10% 비변성 polyacrylamide gel (17.5 × 16 cm: 가로 × 세로)을 이용하여 300 V 전압 고정 상태에서 염색액이 바닥까지 이동할 때까지 단백질을 분리했다. 전기영동 후 각 동위효소의 염색과 유전자형 구분은 Black과 Krafur (1985)와 Hillis와 Moritz (1990) 방법을 이용했다.

Data 분석

유전적 다양성

각 대립유전자 빈도는 각 개체군과 각 유전좌위에 대해서 측정되었다. 각 유전좌위에서 기대된 이형접합자빈도 $H_e = 2N(1 - \sum p_i^2) / (2N - 1)$ (p_i : i 번째 대립유전자 빈도, N : 개체수)로 추정되었고(Nei, 1978), 유전좌위당 유효 대립유전자 수 $N_e = 1 / \sum p_i^2$ (Crow and Kimura, 1970)으로 산출되었다. 동계교배효과 $F = (1 - H_o / H_e)$ 로 추정되었다. F 값의 통계적 유의성은 기대 이형접합자 빈도(H_e)와 관찰 이형접합자 빈도(H_o)를 이용하여 X^2 검정($X^2 = NF^2(k - 1)$)에 의해서 분석되었다(k : 대립유전자수) (Li and Horvitz, 1953). X^2 분포의 확률값 P 는 SAS program (SAS Institute, 1989)의 PROC PROB를 이용하여 계산했다.

유전적 차이

소집단들의 유전적 분화 정도를 측정하기 위해 두가지 방법을 이용하였다. 첫 번째로 단계적 동계교배 검정량(Weir and Cockerham, 1984)으로 집단의 구조에 따른 비임의교배를 세분하기 위해 측정되었다. 조합된 F -검정으로서 소집단 내의 비임의적 동계교배 효과 $F_{IS} = (H_S - H_I) / H_S$, 소집단들 사이에 비임의적 동계교배 효과 $F_{ST} = (H_T - H_S) / H_T$ 로 계산되어지며, 연합된 전체 개체군 내의 비임의 동계교배 효과 $F_{IT} = (H_T - H_I) / H_T$ 로 계산되었다. 이때 소집단의 이형접합자 빈도를 H_I , 소집단의 이형접합자 빈도를 H_S , 총 이형접합자 빈도를 H_T 로 각각 표기했다. Wright (1978)는 이들 동계교배 계수들간의 관계를 $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{IS})(1 - F_{ST})$ 로 나타냈다.

두 번째 소집단 분화 척도로 집단간 유전적 거리가 측정되었다. Nei (1978) 유전적 거리는

$$D = -\ln \frac{J_{XY}}{\sqrt{J_X \cdot J_Y}}$$

(J_X : 모든 유전좌위 $\sum p_i^2$ 의 평균, J_Y : 모든 유전좌위 $\sum q_i^2$ 의 평균, J_{XY} : 모든 유전좌위 $\sum p_i q_i$ 의 평균, p_i 와 q_i 는 X 와 Y 의 집단들의 i 번째 대립유전자 빈도)이지만, 개체수가 작기 때문에 보정치인

$$\hat{D} = -\ln \frac{G_{XY}}{\sqrt{G_X \cdot G_Y}}, G_X = \frac{(2N_X J_X - 1)}{(2N_X - 1)}, G_Y = \frac{(2N_Y J_Y - 1)}{(2N_Y - 1)}$$

$G_{XY} = J_{XY}$)로 계산하였다.

$$\frac{G_{XY}}{\sqrt{G_X \cdot G_Y}}$$

는 개체군간의 유전자 동일치(1)이다.

세대당 집단간 이주하는 개체수($N_e m$)는

$$\frac{1}{4} \times \left(\frac{1}{F_{ST}} - 1 \right)$$

로 계산하였다. 여기서 N_e 는 유효 근거리의 개체군 크기이고 m 은 평균 이주율이다.

결 과

기주, 지역 및 시기에 따라 서로 다른 집단간 유전적 다양성 분석에 10개의 동위효소를 이용하여 분석되었으며, 이들 중 *Hex1*, *Hex2* 및 *G6pdh*를 제외하고 모두 대립유전자의 다형현상을 보였다. 분석된 동위효소의 4차구조는 이형접합자의 밴드수로

Table 2. Allozymes used for genetic analysis for field *Spodoptera exigua* populations varied by different locations, hosts and seasons and their polymorphism

Enzymes	Enzyme code	Locus	Subunit	Polymorphism (P) or monomorphism (M) according to subpopulations		
				Location	Host	Season
Acid phosphatase	3.1.3.2	<i>Acp1</i>	monomer	P	P	P
		<i>Acp2</i>	monomer	P	M	P
Diaphorase	1.6.2.2	<i>Dia1</i>	monomer	P	P	M
		<i>Dia2</i>	monomer	P	P	P
Esterase	3.1.1.1	<i>Est</i>	dimer	P	P	P
Glucose-6-phosphate dehydrogenase	1.1.1.49	<i>G6pdh</i>	monomer	M	M	M
Hexokinase	2.7.1.1	<i>Hex1</i>	monomer	M	M	M
		<i>Hex2</i>	monomer	M	M	M
Phosphoglucosomerase	5.1.3.9	<i>Pgi</i>	monomer	P	P	P
Phosphoglucosomutase	2.7.5.1	<i>Pgm</i>	monomer	P	P	P

결정되었으며 *Est*만이 이량체이고 나머지는 모두 단량체이었다(Table 2).

기주에 따른 집단 변이

동일한 시기와 지역에서 서로 다른 기주를 가해 하는 파밤나방 집단간 유전적 변이가 분석되었다

Table 3. Allele frequencies of six polymorphic loci in three host¹ subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	Allele ²	Rm ³	Allele frequencies		
			Purslane	Red pepper	Soybean
<i>Acp1</i>	a	0.144	(27) ⁴ 0.315	(23) 0.196	(25) 0.160
	b	0.158	0.648	0.609	0.460
	c	0.171	0.037	0.196	0.380
<i>Dia1</i>	a	0.064	(28) 0.143	(28) 0.000	(28) 0.000
	b	0.068	0.857	0.964	1.000
	c	0.071	0.000	0.036	0.000
<i>Dia2</i>	a	0.086	(26) 0.058	(26) 0.038	(28) 0.000
	b	0.089	0.750	0.577	0.821
	c	0.093	0.192	0.382	0.179
<i>Est</i>	a	0.126	(28) 0.054	(26) 0.019	(26) 0.077
	b	0.135	0.214	0.365	0.038
	c	0.144	0.143	0.077	0.192
	d	0.154	0.464	0.538	0.423
	e	0.163	0.125	0.000	0.269
<i>Pgi</i>	a	0.110	(28) 0.107	(28) 0.058	(28) 0.268
	b	0.124	0.821	0.904	0.607
	c	0.138	0.071	0.038	0.125
<i>Pgm</i>	a	0.237	(28) 0.000	(26) 0.000	(28) 0.036
	b	0.259	0.375	0.654	0.571
	c	0.273	0.625	0.346	0.393
	d	0.295	0.000	0.000	0.000

¹ Purslane (*Portulaca oleracea* L.), red pepper (*Capsium annuum* L.), and soybean (*Glycine max* Merr.)
² Alleles are numbered in an alphabetical order with their migration distance away from the origin.
³ Rm represents relative mobility measured by the distance of an allele divided by the distance of tracking dye from anode.
⁴ Number in parenthesis indicates the number of genomes analyzed.

(Table 3). 각 기주에 따른 집단에서 각 유전좌위에서 주요 대립유전자는 *Est*^d, *Acp1*^b, *Pgi*^b, *Dia1*^b, *Dia2*^b이며, *Pgm*의 경우 쇠비름(*Portulaca oleracea* L.)에서는 주 대립유전자가 *Pgm*^c이지만 고추(*Capsium annuum* L.)와 콩(*Glycine max* Merr.)에서는 *Pgm*^b가 주요 대립유전자로 나타났다.

이형접합자 빈도 면에서 기주 집단들을 비교하여 볼 때, 각 유전좌위에서 서로 유사한 빈도를 보였으나 전체 유전좌위를 평균한 이형접합자 빈도가 쇠비름 집단($H_o = 0.2935$, $H_e = 0.4414$)과 고추 집단($H_o = 0.2607$, $H_e = 0.3937$)에 비해 콩 집단($H_o = 0.3416$, $H_e = 0.4557$)이 가장 높았다. 이러한 유전적 차이를 집단간 교배 양상으로 분석하기 위해 먼저 이들 집단의 각 동위효소에 따른 동계 교배효과를 알아보았다(Table 4). *Est*와 *Pgm* 유전좌위를 제외하고 관찰된 이형접합자 빈도가 기대치에 비해 현격하게 낮아 집단내 동계교배 효과를 주는 비임의교배 요소

Table 5. Summary of *F*-statistic for six polymorphic loci in different host subpopulations of *Spodoptera exigua*. Relation among *F*s is that $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$

Locus	<i>F</i> _{IS}	<i>F</i> _{ST}	<i>F</i> _{IT}
<i>Acp1</i>	0.3242	0.0310	0.3451
<i>Dia1</i>	1.0000	0.0582	1.0000
<i>Dia2</i>	0.9690	0.0335	0.9700
<i>Est</i>	0.0360	0.0013	0.0375
<i>Pgi</i>	0.1680	0.0510	0.2104
<i>Pgm</i>	0.0308	0.0676	0.0963
Mean	0.4214	0.0404	0.4432

Table 6. Matrix of genetic distance coefficients obtained from six polymorphic loci for different host¹ subpopulations of *Spodoptera exigua*. Genetic distance (*D*) below diagonal and identity (*I*) above diagonal were calculated by the method of Nei (1972)

	Purslane	Red pepper	Soybean
Purslane	—	0.9769	0.9696
Red pepper	0.0234	—	0.9658
Soybean	0.0309	0.0348	—

¹ Purslane (*Portulaca oleracea* L.), red pepper (*Capsium annuum* L.), and soybean (*Glycine max* Merr.)

Table 4. Average observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities, inbreeding coefficients (*F*), and effective number of alleles (N_e) for six polymorphic loci of three host subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	No. Genome	No. Allele	N_e	H_o	H_e	<i>F</i>	χ^2 ^a	df	<i>P</i> ^b
<i>Acp1</i>	75	3	2.38	0.373	0.584	0.3606	19.50	3	0.0002
<i>Dia1</i>	84	3	1.13	0.000	0.114	1.0000	168.00	3	0.0000
<i>Dia2</i>	80	2	1.72	0.006	0.422	0.9851	155.27	3	0.0000
<i>Est</i>	80	5	3.26	0.650	0.698	0.0682	1.49	10	0.9990
<i>Pgi</i>	82	3	1.59	0.268	0.375	0.2843	13.26	3	0.0041
<i>Pgm</i>	82	4	2.04	0.463	0.512	0.0956	2.25	6	0.8950
Mean			1.20	0.294	0.451	0.4656			
SD			0.73	0.258	0.201	0.4229			

^a Chi-square test of Li and Horvitz (1953)

가 있음을 보여 주었다.

동계교배 효과의 원인을 분석하기 위해 F -통계량이 검정되었다(Table 5). 대부분의 동계교배 효과(F_{IT})는 집단내 비임의 교배(F_{IS})에 따라 나타났으며, 집단간 교배 양상은(F_{ST}) 임의 교배와 크게 다르지 않음을 나타냈다. Wright의 방법을 이용하여 한 개체군당

한 세대에서의 이주수(N_{em})는 5.9마리였다. Nei (1972)의 유전 거리(D)는 기주에 따른 집단간 유전적인 차이가 아주 낮음을 나타내었다(Table 6).

지역에 따른 집단 변이

동일한 시기에서 서로 다른 지역 집단들간 유전

Table 7. Allele frequencies of seven polymorphic loci in eight local subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	Allele ¹	Rm ²	Allele frequencies							
			Andong	Gunwi	Chungdo	Sachon	Yeochon	Posung	Haenam	Chindo
<i>Acp1</i>	a	0.144	(48) ³ 0.198	(75) 0.267	(28) 0.232	(28) 0.304	(60) 0.308	(47) 0.340	(48) 0.365	(43) 0.349
	b	0.158	0.594	0.573	0.607	0.500	0.483	0.500	0.542	0.535
	c	0.171	0.208	0.200	0.161	0.196	0.208	0.160	0.094	0.116
<i>Acp2</i>	a	0.073	(51) 0.000	(84) 0.000	(28) 0.000	(28) 0.000	(40) 0.063	(45) 0.011	(30) 0.000	(45) 0.000
	b	0.093	0.980	0.982	1.000	0.500	0.750	0.944	0.867	0.889
	c	0.113	0.020	0.018	0.000	0.500	0.188	0.044	0.133	0.111
<i>Dia1</i>	a	0.064	(50) 0.100	(84) 0.048	(28) 0.036	(28) 0.071	(63) 0.127	(56) 0.071	(54) 0.074	(45) 0.022
	b	0.068	0.860	0.941	0.964	0.893	0.825	0.893	0.870	0.933
	c	0.071	0.040	0.012	0.000	0.036	0.048	0.036	0.056	0.044
<i>Dia2</i>	a	0.086	(50) 0.100	(80) 0.031	(28) 0.143	(28) 0.054	(62) 0.065	(55) 0.055	(54) 0.074	(41) 0.110
	b	0.089	0.730	0.719	0.750	0.750	0.677	0.655	0.655	0.610
	c	0.093	0.170	0.250	0.107	0.196	0.258	0.291	0.291	0.281
<i>Est</i>	a	0.126	(50) 0.130	(80) 0.050	(27) 0.074	(28) 0.036	(63) 0.032	(55) 0.027	(49) 0.010	(45) 0.011
	b	0.135	0.230	0.206	0.130	0.268	0.206	0.191	0.357	0.200
	c	0.144	0.150	0.138	0.037	0.286	0.214	0.200	0.153	0.289
	d	0.154	0.420	0.475	0.704	0.339	0.452	0.418	0.378	0.389
	e	0.163	0.070	0.131	0.056	0.071	0.095	0.164	0.102	0.111
<i>Pgi</i>	a	0.110	(50) 0.060	(82) 0.146	(28) 0.036	(26) 0.077	(63) 0.143	(55) 0.136	(54) 0.065	(45) 0.056
	b	0.124	0.710	0.774	0.964	0.827	0.746	0.809	0.741	0.900
	c	0.138	0.230	0.079	0.000	0.096	0.111	0.055	0.194	0.044
<i>Pgm</i>	a	0.237	(50) 0.030	(82) 0.012	(28) 0.000	(28) 0.054	(63) 0.048	(55) 0.027	(54) 0.019	(45) 0.022
	b	0.259	0.610	0.531	0.304	0.321	0.540	0.355	0.704	0.456
	c	0.273	0.360	0.457	0.696	0.625	0.413	0.591	0.287	0.522
	d	0.295	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.027	0.009	0.000

¹ Alleles are numbered in an alphabetical order with their migration distance away from the origin.

² Rm represents relative mobility measured by the distance of an alleledivided by the distance of tracking dye from anode.

³ Number in parenthesis indicates the number of genomes analyzed.

Table 8. Average observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities, inbreeding coefficients (F), and effective number of alleles (N_e) for seven polymorphic loci of eight local subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	No. genome	No. allele	N_e	H_o	H_e	F	χ^2 ^a	df	P ^b
<i>Acp1</i>	377	3	2.50	0.387	0.601	0.3557	95.40	3	0.0000
<i>Acp2</i>	324	3	1.16	0.053	0.141	0.6282	255.72	3	0.0000
<i>Dia1</i>	408	3	1.24	0.000	0.194	1.0000	816.00	3	0.0000
<i>Dia2</i>	398	3	1.89	0.038	0.473	0.9202	674.03	3	0.0000
<i>Est</i>	397	5	3.43	0.673	0.710	0.0521	4.31	10	0.9323
<i>Pgi</i>	403	3	1.54	0.246	0.350	0.2988	71.96	3	0.0000
<i>Pgm</i>	405	4	2.12	0.462	0.530	0.1284	20.03	6	0.0027
Mean			1.98	0.265	0.428	0.4833			
SD			0.80	0.254	0.210	0.3744			

^a Chi-square test of Li and Horvitz (1953)

적 변이가 분석되었다(Table 7). 모든 집단에서 각 유전좌위에서 주요 대립유전자는 *Est^d*, *Acp1^b*, *Acp2^b*, *Pgl^b*, *Dia1^b*, *Dia2^b*로 나타났으나, *Pgm*의 경우, 안동, 군위, 여천, 해남의 주요 대립유전자는 *Pgm^b*이나 청도, 사천, 보성, 진도의 주 대립유전자는 *Pgm^c*로 차이를 나타냈다.

이형접합자 빈도에서 지역 집단들을 비교하여 볼 때, 각 유전좌위에서 서로 유사한 빈도를 보였으나 전체 유전좌위를 평균한 이형접합자 빈도가 (H_o)에서 청도 지역이 0.0195로 낮았으며, 사천지역의 평균 이형접합자 빈도가 0.364로 가장 높은 변이를 나타냈다. 이러한 유전적 차이를 집단간 교배 양상으로 분석하기 위해 먼저 이들 집단의 각 동위효소에 따른 동계교배 효과를 알아보았다(Table 8). *Est*를 제외하고 관찰된 이형접합자 빈도가 기대치에 비해 낮아 뚜렷한 이형접합자 빈도의 저하를 나타내어, 이들 소집단들의 교배 형태에 비임의적 동계교배 효과 존재를 내포하였다.

지역 집단들의 동계교배 원인을 분석하기 위해 F -통계량이 검정되었다(Table 9). 대부분의 동계교배 효과(F_{IT})는 집단내 비임의 교배(F_{IS})에 따라 나타났으며, 집단간 교배 양상은(F_{ST}) 임의 교배와 크게 다르지 않음을 나타냈다. Wright의 방법을 이용하여 한 개체군당 한 세대에서의 이주수(N_{em})는 10.6마리였다. Nei (1972)의 유전거리(D)는 지역에 따른 소집단들간 유전적 차이가 아주 낮음을 나타내었다(Table 10).

Table 9. Summary of F -statistic for seven polymorphic loci in different local subpopulations of *Spodoptera exigua*. Relation among F_s is that $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$

Locus	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
<i>Acp1</i>	0.45806	-0.0146	0.4426
<i>Acp2</i>	0.3384	-0.0641	0.2960
<i>Dia1</i>	1.0000	0.0095	1.0000
<i>Dia2</i>	0.9139	0.0106	0.9148
<i>Est</i>	0.0199	0.0167	0.0363
<i>Pgi</i>	0.2801	0.0318	0.3030
<i>Pgm</i>	0.1558	0.1717	0.3008
Mean	0.4512	0.0231	0.3582

시기에 따른 집단 변이

동일한 기주와 지역에서 서로 다른 시기의 소집단들간 유전적 변이가 분석되었다(Table 11). 모든 집단들에서 각 유전좌위에서 주요 대립유전자는 *Acp1^b*, *Acp2^b*, *Pgi^b*, *Dia2^b*로 나타났다. 그러나 *Est*의 경우 6월, 7월, 9월 채집된 소집단들에서의 주요 대립유전자는 *Est^d*였으나, 8월에 채집된 소집단들에서는 *Est^c*로 나타났으며, *Pgm*의 경우 7월, 9월에 채집된 소집단들의 주요 대립유전자는 *Pgm^b*이나, 6월, 8

Table 11. Allele frequencies of six polymorphic loci in four seasonal subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	Allele ¹	Rm ²	Allele frequencies			
			June	July	August	September
<i>Acp1</i>	a	0.144	(13) ³ 0.000	(28) 0.000	(28) 0.000	(28) 0.000
	b	0.158	0.923	0.911	0.911	1.000
	c	0.171	0.077	0.089	0.089	0.000
<i>Acp2</i>	a	0.073	(13) 0.077	(28) 0.196	(28) 0.125	(28) 0.089
	b	0.093	0.577	0.518	0.500	0.607
	c	0.113	0.346	0.286	0.375	0.304
<i>Dia2</i>	a	0.086	(12) 0.000	(27) 0.074	(27) 0.074	(28) 0.179
	b	0.089	0.833	0.778	0.778	0.821
	c	0.093	0.167	0.148	0.148	0.000
<i>Est</i>	a	0.126	(13) 0.000	(28) 0.071	(28) 0.018	(28) 0.018
	b	0.135	0.154	0.179	0.089	0.071
	c	0.144	0.269	0.250	0.411	0.232
	d	0.154	0.385	0.464	0.339	0.518
	e	0.163	0.192	0.036	0.143	0.1601
<i>Pgi</i>	a	0.110	(13) 0.077	(28) 0.071	(28) 0.179	(28) 0.161
	b	0.124	0.731	0.893	0.732	0.696
	c	0.138	0.231	0.036	0.089	0.143
<i>Pgm</i>	a	0.237	(13) 0.115	(27) 0.019	(28) 0.071	(28) 0.071
	b	0.259	0.269	0.648	0.339	0.500
	c	0.273	0.615	0.333	0.589	0.357
	d	0.295	0.000	0.000	0.000	0.071

¹ Alleles are numbered in an alphabetical order with their migration distance away from the origin.

² Rm represents relative mobility measured by the distance of an allele divided by the distance of tracking dyc from anode.

³ Number in parenthesis indicates the number of genomes analyzed.

Table 10. Matrix of genetic distance coefficients obtained from seven polymorphic loci for different local subpopulations of *Spodoptera exigua*. Genetic distance (D) below diagonal and identity (I) above diagonal were calculated by the method of Nei (1972)

	Andong	Gunwi	Chungdo	Sachon	Yeochon	Posung	Haenam	Chindo
Andong	-	0.9995	0.9739	0.9494	1.0273	0.9828	0.9534	0.9868
Gunwi	0.0005	-	0.9870	0.9625	0.9918	0.9940	0.9852	0.9953
Chungdo	0.0264	0.0131	-	0.9502	0.9711	0.9849	0.9497	0.9801
Sachon	0.0519	0.0382	0.0510	-	0.9775	0.9673	0.9521	0.9725
Yeochon	-0.0269	0.0082	0.0293	0.0228	-	0.9896	0.9888	0.9914
Posung	0.0173	0.0060	0.0152	0.0332	0.0105	-	0.9773	0.9960
Haenam	0.0477	0.0149	0.0516	0.0491	0.0113	0.0230	-	0.9842
Chindo	0.0133	0.0047	0.0201	0.0279	0.0086	0.0040	0.0163	-

Table 12. Average observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities, inbreeding coefficients (F), and effective number of alleles (N_e) for six polymorphic loci of four seasonal subpopulations of *Spodoptera exigua*

Locus	No. Genome	No. Allele	N_e	H_o	H_e	F	χ^2_a	df	P^b
<i>Acp1</i>	97	3	1.13	0.062	0.117	0.4696	42.78	3	0.0000
<i>Acp2</i>	97	3	2.38	0.392	0.582	0.3273	20.78	3	0.0001
<i>Dia2</i>	94	3	1.52	0.000	0.345	1.0000	188.00	3	0.0000
<i>Est</i>	97	5	3.29	0.629	0.700	0.1009	3.9502	10	0.9496
<i>Pgi</i>	97	3	1.62	0.207	0.385	0.4643	41.82	3	0.0000
<i>Pgm</i>	96	4	2.36	0.469	0.579	0.1903	10.43	6	0.1077
Mean			2.05	0.293	0.451	0.4254			
SD			0.78	0.245	0.211	0.3174			

^a Chi-square test of Li and Horvitz (1953)

Table 13. Summary of F -statistic for six polymorphic loci in different seasonal subpopulations of *Spodoptera exigua*. Relation among F_s is that $(1 - F_{IT}) = (1 - F_{ST})(1 - F_{IS})$

Locus	F_{IS}	F_{ST}	F_{IT}
<i>Acp1</i>	0.5526	-0.0017	0.5518
<i>Acp2</i>	0.3471	-0.0139	0.3380
<i>Dia2</i>	1.0000	0.0042	1.0000
<i>Est</i>	0.1049	-0.0008	0.1043
<i>Pgi</i>	0.4531	0.0108	0.4591
<i>Pgm</i>	0.1491	0.0483	0.1902
Mean	0.4345	0.0078	0.4406

Table 14. Matrix of genetic distance coefficients obtained from six polymorphic loci for different seasonal subpopulations of *Spodoptera exigua*. Genetic distance (D) below diagonal and identity (I) above diagonal were calculated by the method of Nei (1972)

	June	July	August	September
June	-	0.9652	0.9913	0.9679
July	0.0354	-	0.9614	0.9747
August	0.0087	0.0394	-	0.9696
September	0.0326	0.0256	0.0309	-

월에 채집된 소집단들에서 주 대립유전자는 Pgm^c 로 나타났다.

이형접합자 빈도에서 시기별 야외 집단들을 비교하여 볼 때, 각 유전좌위에서 서로 유사한 빈도를 보였으나 전체 유전좌위를 평균 관찰 이형접합자 빈도는 6월($H_o=0.2692$), 8월($H_o=0.2857$), 그리고 9월($H_o=0.2679$)에 비해 7월($H_o=0.3362$)이 높았으며, 평균 기대 이형접합자 빈도는 6월($H_e=0.4547$), 7월($H_e=0.4227$), 9월($H_e=0.4332$)에 비해 8월($H_e=0.4698$)에 채집된 집단에서 높게 나타났다.

집단간 교배 양상을 분석하기 위해 먼저 이들 집단의 각 동위효소에 따른 동계 교배효과를 알아보았다(Table 12). *Est*와 *Pgm*을 제외하고 관찰된 이형접합자 빈도가 기대치에 비해 낮아 뚜렷한 이형접합자 빈도의 저하를 나타냈으며, 이는 소집단들이 동계교배 형태의 비임의교배가 있음을 내포했다.

동계교배 원인을 분석하기 위해 F -통계량이 검정

되었다(Table 13). 대부분의 동계교배 효과(F_{IT})는 집단내 비임의교배(F_{IS})에 따라 나타났으며, 집단간 교배 양상은(F_{ST}) 임의교배와 크게 다르지 않음을 나타냈다. Wright의 방법을 이용하여 한 개체군 당 세대간 이주수(N_m)는 31.8마리였다. Nei (1972)의 유전거리(D)는 시기에 따른 집단간 유전적 차이가 아주 낮음을 나타내었다.

다형변이 동위효소에서 나타난 이형접합자 빈도를 중심으로 국내 과밤나방의 전체 평균 이형접합자 빈도(H_e)를 산출한 결과 0.443 ± 0.013 의 높은 유전적 변이율을 나타냈다.

고 찰

다형현상을 나타내는 유전형질은 자연계의 지리적 개체군들에 대한 교배구조를 분석하는데 있어 유용한 기구이다. 자연개체군은 유전적 과정의 돌연변이, 선택, 이주 그리고 임의의 유동적 부동에 따라 집단 분화 정도를 조절하게 된다(Hartl and Clark, 1989).

자연계 과밤나방 집단들을 대상으로 기주 집단들(쇠비름, 콩, 고추), 지역 집단들(안동, 군위, 청도, 사천, 여천, 해남, 진도) 및 시기 집단들(6월, 7월, 8월, 9월) 간 유전적 차이를 조사하기 위해 10개의 동위효소가 분석되었다. 이들 동위효소들 중에 60~70%의 다형현상을 나타내어 이들 다형 동위효소들이 개체군의 유전적 지표로서 사용되었다. 동위효소 유전지표를 이용한 집단동태 분석법은 집단간 차이가 나타나는 다형좌위를 확보하는 것이 우선이다(Black and Krafus, 1985; Hillis and Moritz, 1990). 이러한 다형 동위효소들의 집단간 각 대립유전자빈도를 산출하여 이를 집단분석원리를 적용하여 분석하는 데 있다. 일반적으로 동위효소의 다형현상은 환경 변이가 클수록 높아진다고 보고하여 이들의 수치가 전체 생물종의 다양성과 연관된다고 설명된다(Powell,

1971; McDonald and Ayala, 1974).

유전변이 척도라 할 수 있는 평균 이형접합자 빈도(H_e)는 일반적으로 10% 전후로 보이게 되나 (Nevo, 1978; Graur, 1985), 파밤나방 야외 집단들의 경우 44.3%로 매우 높은 유전적 변이성을 보여 주고 있다. 이렇게 높은 유전변이가 유전적 부동이나 동계교배에 따른 소집단들의 분화에 기인되었는지가 검증되었다. 기주, 지역 및 시기에 따라 서로 다른 소집단들은 모두 높은 동계교배 효과를 보여 이들 집단들에 있어서 비임의교배가 있음을 내포하였다. 그러나 집단 구조에 따른 동계교배 효과를 세분화 (F -통계량)에 의하면 이 임의교배 효과가 집단들 사이 (F_{ST})보다는 소집단 내 (F_{IS})에서 기인되었다는 것을 알 수 있었다. 추정된 집단간 이주 숫자를 산출하여 보면 상당히 많은 숫자가 집단 이주하고 있음을 나타내어 집단간 분화가 파밤나방 야외 집단에서는 적다는 것을 뒷받침하고 있다.

즉, 높은 동계교배 효과는 소집단들간 임의교배에 의해서 나타난 것이라 소집단들 내 비임의교배에 의해서 나타났는데, 이는 표본추출의 비임의성에서 기인된다고 할 수 있다. 비교적으로 낮은 집단간 유전분화 정도(F_{ST})나 유전거리(D)는 소집단들 간 낮은 유전적 분화를 나타내며, 집단들 간에 이주를 통한 상당한 유전자 교환이 일어나고 있음을 제시한다. 이주는 격리되어 있던 집단들을 융합시켜주므로 격리현상을 무너뜨려 동형접합자의 빈도를 감소시켜 소집단 내에서 일어나는 유전적 부동에 의한 유전적 분화를 막아준다(Wahlund, 1928; Hartl and Clark, 1989). 이는 파밤나방 집단에서 보여주는 소집단들간 살충제 감수성 변이가(Kim *et al.*, 1997) 교미 고립에 기인되지 않음을 나타낸다.

그러나 이러한 낮은 집단 분화에도 불구하고 일부 남부지역은 타 지역에 비해 유전적 차이가 크다고 본 지역 소집단들 분석 결과는 제시하고 있다. 이들 지역은 넓은 시설재배지역으로 파밤나방의 월동이 다른 지역에 비해 가능성이 높은 지역으로 (Kim and Kim, 1997; Kim and Song, 2000) 다양한 소집단들의 혼재가 가능했다고 이는 주로 이주 집단에 의해서 새로운 집단의 형성을 의존하는 지역에 비해서 유전적 구성이 달랐을 수 있다고 사려된다.

파밤나방의 이동성을 비추어 볼 때 미국의 지역별 *H. virescens* 집단들의 경우(Roehrdanz *et al.*, 1994)에서 같이, 매년 새로운 집단이 일정지역으로 유입되어 새로운 국내 파밤나방 집단을 형성한다고 볼 수 있다. 여기에 본 결과는 파밤나방의 월동 가능성을 고려한다면 국내의 파밤나방 집단은 이주집단과 지역별 월동집단과의 혼재된 집단구성을 보일 수

있다고 본 결과는 제시하고 있다. 보다 근본적인 국내 파밤나방 집단의 유전적 분석을 위해서는 이 해충의 실제 월동처가 되는 남부 중국, 대만, 일본 지역의 파밤나방 집단들과 국내 집단간의 비교 분석이 요구된다.

Literature Cited

- Black, IV, W.C. and E.S. Krafusur. 1985. Electrophoresis analysis of genetic variability in the house fly (*Musca domestica* L.) Biochem. Genet. 23: 193~203.
- Buth, D.G. 1984. The application of electrophoretic data in systematic studies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 501~522.
- CAB. 1972. Distribution map of pEsts. pEst: *Spodoptera exigua* Commonwealth agricultural bureaux. London. Series A. Map no. 3029.
- Crow, H. F. and M. Kimura. 1970. An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York.
- Davis, B.J. 1961. Dis. electrophoresis. Ann. N.Y. Acad. Sci. 121: 404~327.
- Den Boer, M.H. 1978. Isoenzymes and migration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Zool. 185: 539~553.
- Gho, H. 1993. Ecological aspects of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), major insect pest of vegetables. Ph.D. Dissertation. Chungbuk National University.
- Graur, D. 1985. Gene diversity in Hymenoptera. Evolution 39: 190~199.
- Harris, H. and D.A. Hopkinson. 1976. Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics. North-Holland, Amsterdam.
- Hartl, D.L. and A.G. Clark. 1989. Principles of population genetics (2nd Ed.). Sinauer Associates, MA.
- Hillis, D.M. and C. Moritz. 1990. Molecular systematics. Sinauer Associates. Sunderland, MA.
- Kang, S. and Y. Kim. 1998. Esterase isozymes of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), with development and tissues. Korean J. Appl. Entomol. 37: 179~185.
- Kim, Y. 1998. Genetical variation of larval stripe patterns of *Spodoptera exigua* (Hübner). Korean J. Appl. Entomol. 37: 163~170.
- 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: 172~178.
- Kim, Y., J. Lee., S. Kang and S. Han. 1998. Age variation in insecticide susceptibility and biochemical changes of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner)). J. Asia-Pacific Entomol. 1: 109~113.
- Kim, Y. and K. Kim. 1998. Analysis of the isozyme loci of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). Korean J. Appl. Entomol. 37: 19~22.
- Kim, Y., M. Lee and C. Chung. 1998. Study on the genetic variation of the mitochondrial DNA in the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), using PCR-RFLP. Korean J. Appl. Entomol. 37: 23~30.
- Kim, Y. and N. Kim. 1997. Cold hardiness of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 26: 1117~1123.
- Kim, Y. and W. Song. 2000. Effect of thermoperiod and photoperiod on cold tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 29: 868~873.
- Li, C.C. and D.G. Horvitz. 1953. Some method of Estimating the inbreeding coefficient. Am. J. Hum. Gen. 5: 107~117.

- McDonald, J.F. and F.J. Ayala. 1974. Genetic response to environmental heterogeneity. *Nature* 250: 572-574.
- Mikkola, K. 1970. The interpretation of long range migrations of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Anim. Ecol.* 39: 593-598.
- Nei, M. 1978. Estimation of Average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89: 583-590.
- Nevo, E. 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. *Theoret. Pop. Biol.* 13: 121-177.
- Pashley, D.P. 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): A sibling species complex?. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 898-904.
- Powell, J.R. 1971. Genetic polymorphism in varied environments. *Science* 174: 1035-1036.
- Roehrdanz, R.L., J.D. Lopez., J. Loera and D.E. Hendricks. 1994. Limited mitochondrial DNA polymorphism in North American populations of *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 856-866.
- SAS Institute, 1988. SAS/STAT use's guide, release 6.03 ed. SAS Institute, Cary, NC.
- Sluss, T.P. and H.M. Graham. 1979. Allozyme variation in natural populations of *Heliothis virescens*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 317-322.
- Song, W., Y. Kim, J. Cho, H. Kim and J. Lee. 1997. Physiological factors affecting rapid cold hardening of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Korean J. Appl. Entomol.* 36: 256-263.
- Wahlund, S. 1928. Zusammensetzung von Populationen und Korrelationserscheinungen von standpunkt der vererbungslehre aus betrachtet. *Hereditas* 11: 65-106.
- Weir, B.S. and C.C. Cockerham. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38: 1358-1370.
- Wright, S. 1978. Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science* 87: 430-431.

(Received for publication 27 November 2000; accepted 4 July 2001)