

수원지방에서 왕담배나방 (밤나방과) 휴면 유기시기와 연간 발생 세대

정진교* · 서보윤¹ · 박창규¹ · 안승준² · 김주일 · 조점래³

국립식량과학원, ¹국립농업과학원, ²원예특작과학원, ³농촌진흥청

Timing of Diapause Induction and Number of Generations of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Suwon, Korea

Jin Kyo Jung*, Bo Yoon Seo¹, Chang-Gyu Park¹, Seung-Joon Ahn², Ju Il Kim and Jum Rae Cho³

National Institute of Crop Science, Suwon-si 16616, Korea

¹National Academy of Agricultural Science, Wanju-Gun 55365, Korea

²National Institute of Horticultural & Herbal Science, Wanju-Gun 55365, Korea

³Rural Development Administration, Jeonju-si 54875, Korea

ABSTRACT: We investigated the induction of pupal diapause and number of generation for *H. armigera* using outdoor rearing and sex pheromone trapping in Suwon, Korea. Over-wintering pupae were induced when neonate larvae were reared in the outdoors from late Aug. to early Oct. in 2013 and 2014. *H. armigera* adults emerged from late May to early Jun. for 2013 colonies and from late May to late Jun. for 2014 colonies. The colonies placed after mid September produced only diapause pupae, to show environmental conditions that day-lengths on the rearing start date were 11 h 49 min~12 h 24 min, and mean temperatures before pupation were 14.8~20.7°C. Summer diapause was not observed in all colonies. The peak occurrence of *H. armigera* adults from sex pheromone trap in Suwon and Hwaseong were pooled and showed four generations (1st: from late Apr. to mid Jun., 2nd: from mid Jun. to late Jul., 3rd: from mid Jul. to late Aug., 4th: from late Aug. to mid Oct.). A degree-day model for development of *H. armigera* developed by Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008) was used to validate the number of generation from field observations using pheromone traps. The 3rd and over-wintering generations were mainly overlapped. It was decided that *H. armigera* has one over-wintering and three complete generations in a year, and diapause is induced from offsprings of the 3rd and 4th generations adults. It is expected that larvae of the 1st and 2nd generations give a damage to ear zone in maize fields in which have been planted during April.

Key words: *Helicoverpa armigera*, Diapause induction, Sex pheromone trap, Adult occurrence, Generation

초록: 야외 사육과 성페로몬트랩 조사를 통해 왕담배나방 휴면 유도시기와 연중 발생 세대가 연구되었다. 2013년과 2014년에 갓부화 유충을 수원 야외에서 사육하였을 때, 8월 하순~10월 상순에 사육을 시작한 집단들에서 휴면용이 생성되었고, 9월 중순 이후 사육 집단에서는 휴면용들만 생성되었다. 2013년 집단의 경우 휴면용들은 이듬해 5월 하순~6월 상순에 우화하였고 2014년 집단의 경우 5월 하순~6월 하순에 우화하였다. 휴면용들만 생성된 집단들에서, 사육을 시작한 날의 일장은 11시간 49분~12시간 24분이었고, 이들이 번데기가 될 때까지 평균온도는 14.8~20.7°C 이었다. 야외 사육에서 휴면은 관찰되지 않았다. 수원과 화성에서 2010년부터 2014년까지 조사한 페로몬 트랩의 성충 발생 시기는 연중 4회(1회기: 4월 하순~6월 중순, 2회기: 6월 중순~7월 하순, 3회기: 7월 중순~8월 하순, 4회기: 8월 하순~10월 중순)으로 조사되었다. 여기에 Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008)의 선형발육모델을 적용하였을 때 4세대 출현이 가능한 것으로 분석되었다. 가을철 3세대와 월동세대는 일부 중첩되는 것으로 조사되었다. 왕담배나방은 연중 월동세대 이후 온전한 3세대를 거치고, 휴면용은 3회기와 4회기 성충들의 자손들에서 출현하는 것으로 조사되었다. 마지막으로 4월 말 파종되는 옥수수 포장에서 출사기에서 수확기 사이의 이삭 피해는 1세대와 2세대의 왕담배나방 유충이 피해를 주는 것으로 고찰되었다.

검색어: 왕담배나방, 휴면 유도, 성페로몬트랩, 성충발생, 세대

*Corresponding author: jungjk@korea.kr

Received September 18 2015; Revised October 20 2015

Accepted November 2 2015

왕담배나방(*Helicoverpa armigera* (Hübner))(밤나방과)은 먹이식물 범위가 대단히 넓은 광식성 곤충이다(Fitt, 1989). 최

근에 침입이 보고된 신대륙의 브라질을 포함하여 구대륙 전부에 분포하며, 열대와 아열대, 온대지방에서 발생하고 있다(Czepak et al., 2013; Kononenko et al., 1998). 아열대와 온대지방에서는 가을 단일조건과 온도 저하에 대한 반응으로 땅속에서 번데기로 겨울 휴면에 들어가고, 이듬해 봄부터 우화한다(Chen et al., 2014; Fitt, 1989; Mironidis et al., 2010; Shimizu et al., 2006). 왕담배나방 번데기의 휴면 유도조건은 20°C에서 임계 일장이 12~14시간 사이이고, 15°C에서는 일장에 관계없이 번데기들이 모두 휴면에 들어간다고 보고되었다(Qureshi et al., 1999, 2000). 휴면은 저온처리 없이 가온에 의해 종료되는 것으로 알려져 있다(Qureshi et al., 2000). 열대지방에서는 번데기 형태로 하면(aestivation)하는 경우들이 있었는데(Hackett and Gatehouse, 1982; Jadhav et al., 2013), 실험실 조건에서 고온(33°C 이상)에 대한 하면반응이 보고되어 왔다(Liu et al., 2006; Nibouche, 1998). 열대지방에서는 일 년에 10~11세대가 조사되었고, 아열대와 온대지방에서는 2~5세대가 있다고 알려져 있다(Fitt, 1989; Mironidis et al., 2010). 발육속도는 온도와 먹이 조건에 따라 변이가 있으며(Liu et al., 2004; Mironidis and Savopoulou-Soultani, 2008), 장거리 이동력이 알려져 있어 지역 개체군 재편성에 크게 관여할 것으로 추정되고 있다(Feng et al., 2009; Gregg et al., 1995).

국내에서는 참깨(*Sesamum indicum* (Pedaliaceae)), 토마토(*Lycopersicon esculentum* (Solanaceae)), 옥수수(*Zea mays* (Gramineae)), 수수(*Sorghum bicolor* (Gramineae)), 조(*Setaria italica* (Gramineae))에 왕담배나방 유충에 의한 피해가 심하다고 알려져 있는데(unpublished data), 피해 정도와 발생생태에 대한 연구 보고는 거의 없다. 농촌진흥청의 한 조사에서는 제주도를 포함하여 전국적으로 13과 16종의 식물-장딸기(*Rubus hirsutus* (Rosaceae)), 토마토, 콩(*Glycine max* (Leguminosae)), 카네이션(*Dianthus caryophyllus* (Caryophyllaceae)), 조, 당근(*Daucus carota* subsp. *sativa* (Umbelliferae)), 망초(*Conyza canadensis* (Compositae)), 깨풀(*Acalypha australis* (Euphorbiaceae)), 모시풀(*Boehmeria nivea* (Urticaceae)), 감자(*Solanum tuberosum* (Solanaceae)), 안개꽃류(*Gypsophila* sp. (Caryophyllaceae)), 장미류(*Rosa* sp. (Rosaceae)), 감귤나무(*Citrus sinensis* (Rutaceae)), 고구마(*Ipomoea batatas* (Convolvulaceae)), 고추(*Capsicum annuum* (Solanaceae)), 도라지류(*Platycodon* sp. (Campanulaceae)) -에서 유충이 6월에서 10월에 걸쳐 발견되었고, 겨울철 번데기로 월동하는 것이 확인되어 있다(Lee et al., 1997). 옥수수에서 왕담배나방은 이삭을 가해하여 이삭 무게의 감소와 종자 지질과 녹말 함량 감소, 단백질 조성 변화를 야기하는 것으로 알려져 있는데(Keszthelyi et al., 2011), 국내 옥수수 포장에서는 왕담

배나방 유충이 옥수수 암술수염과 열매의 끝부분을 가해하여 상품성을 떨어뜨리는 것으로 알려져 있다(unpublished data). 이에 본 연구에서는 향후 옥수수포장에서 왕담배나방 종합관리에 필요한 생활사 자료를 얻고자, 수원지방에서 왕담배나방 발생 시기를 조사하였다. 약 2년에 걸쳐 야외조건에서 유충 인공사육을 통해 월동 번데기 휴면이 유도되는 시기와 1세대 성충 발생 시기를 추정하였고, 온도발육모델의 발육완성에 필요한 유효적산온도(Mironidis and Savopoulou-Soultani, 2008)와 5년 동안 성페로몬트랩으로 조사한 성충 발생 양상을 적용하여 연간 발생 횟수를 추정하였다.

재료 및 방법

실험곤충

왕담배나방은 국립원예특작과학원에서 누대 사육중인 것을 2012년에 분양받아 경기도 수원시 소재 국립식량과학원 곤충사육실(15h:9h = light:dark, 25 ± 2°C, 60 ± 10% RH)에서 누대 사육하였다. 유충은 시판되고 있는 나방류 대상 범용사료(Bio-Serv, USA)를 먹여 플라스틱 사육컵(28 ml, Bio-Serv, USA) 안에서 개체별로 사육하였다. 번데기에서 우화한 성충은 아크릴 상자(26 × 31 × 31 cm)에 넣고 거즈에 산란시켰다. 성충에는 증류수와 10% 설탕물을 각각 100 ml 삼각플라스크에 넣어 솜으로 마개로 하여 공급하였다.

야외 인공사육

갓 부화한 왕담배나방 유충을 개체별로 사육컵 안에 넣고 인공사료를 제공하였다. 이를 수원 소재 국립식량과학원(37°16'N 126°59' E 40ASL) 건물 외부에 그늘막 아래 두었다. 그늘막은 소형 비닐하우스용 골격을 설치하고 천정부분을 원예용 90% 차광망으로 2겹으로 설치하여 햇빛을 차단하였다. 그늘막 아래 스테인리스 철제로 만든 선반을 두어 지표면 위(50~100 cm)에서 왕담배나방 유충을 사망 혹은 성충 우화까지 사육하였다. 2013년은 8월 2일부터 10월 16일까지 약 보름간격으로 6번 각 90마리씩, 2014년은 6월 2일부터 10월 9일까지 10~27일 사이에 불규칙적으로 9번 100마리씩, 2015년은 2월 2일부터 5월 15일까지 약 보름 간격으로 8번 90마리씩 사육하였다. 2015년 사육은 야외에서 발육이 정상적으로 관찰되지 않는 기간으로 추정되나, 본 연구에서 발육모델 검증과, 향후 왕담배나방의 온도에 대한 감응을 분석하기 위한 기초조사로 실시되었다. 사육 유충은 매일 조사하여 용화일과 성충 우화일을 기록하였다. 결과

처리에서, 성충으로 우화한 개체들만으로 유충, 용, 성충전 기간을 계산하였는데, 이듬해 봄-초여름 사이 우화한 개체들은 휴면한 개체로 처리하였다. 집단별로 처리된 전체 개체 수에 대해 휴면 여부와 관계없이 유충과 성충전까지의 사망률을 산출하였고, 월동율은 처리한 곤충 수에 대해 이듬해 우화한 개체들의 수의 비율로 산출하였다. 연도별로 휴면용이 생성된 집단들에서 이듬해 1월 1일부터 우화 전까지 기간의 평균값 차이를 SAS프로그램(Proc GLM)으로 일원분산분석한 후 Tukey검정(5% 유의수준)으로 비교하였다(SAS Institute, 2009). 또 비휴면용과 휴면용이 동시에 생성된 집단에서는 평균 유충기간의 차이를 분산분석 후 Tukey검정으로 비교하였다.

성충 발생 조사

성충 발생은 성페로몬 트랩으로 조사하였다. 성페로몬 미끼는 Kehat et al. (1980)의 조성으로 *cis*-11-hexadecenal과 *cis*-9-hexadecenal(purity 92%, Pherobank, The Netherlands)을 증류된 헥산에 녹여 9:1의 비율로 섞어 미끼당 1 mg 넣었고, 여기에 2,6-bis(1,1-dimethylethyl)-4-methylphenol (purity 99%, Sigma) 1 mg을 헥산에 녹여 더했다. 이 조성은 국내에서 여러 해 동안 왕담배나방에 대한 유인 효능이 확인된 것이다(unpublished data). 방출용 담체로는 흰색 고무마개(sleeve type, 8-9 mm, Chemglass Life Science, USA)를 사용하였고, 제조된 미끼는 사용할 때까지 냉동고(-20°C)에 보관하였다. 트랩은 콘트랩(Greenagrotech, Korea)을 이용하였는데, 2010년과 2011년에는 경기도 화성시에 위치한 국립축산과학원 내 옥수수 포장 주변(37°13'N 126°57'E)에, 2012년부터 2014년까지는 경기도 수원시 서둔동에 위치한 국립식량과학원 내 옥수수 포장(37°16'N 126°59'E) 주변과 경기도 화성의 같은 옥수수 포장에, 포장별로 3개씩 설치하였다. 트랩들 사이 거리는 서둔동 포장이 40 m, 화성포장이 33 m이었다. 트랩 설치 기간은, 2010년에는 4월 1일~11월 4일, 2011년 4월 12일~10월 6일, 2012년 서둔동 포장은 4월 30일~11월 9일, 화성 포장은 4월 3일~11월 7일, 2013년 4월 3일~11월 3일, 2014년 4월 4일~10월 22일이었다. 1~4일 간격으로 트랩에 잡힌 성충 수를 기록하였고, 잡힌 성충은 조사할 때 폐기하였다. 성페로몬 미끼는 한 달 간격으로 매월 초에 교체하였다. 조사 결과는 조사일 3개 트랩의 평균값을 조사 간격으로 나눠 하루당 트랩당 포획수로 산출하였다. 이때 발생일은 앞과 뒤의 조사일 사이를 반으로 나눈 날에 0.5일을 더해 표현하였다.

성충 발생 시기 분석

성충 발생피크로부터 다음 세대 출현 추정을 위해 Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008)의 항온조건에서 실험된 알-성충우화까지의 선형 온도 의존 발육모델(최저발육온도(LT) 9.57°C; 발육완성온일도(DD) 476.19)을 적용하여 발육완성 시점을 추정하였다. 같은 보고에서는 선형모델에 항온조건과 변온조건일 때의 추정식이 각각 제공되었는데, 본 연구에 적합한 식을 선별하기 위해 야외 인공사육 결과를 같은 보고 안의 유충과 번데기 발육모델(항온조건 유충 LT 10.52°C, DD 238.09, 번데기 LT 10.17°C, DD 192.3; 변온조건 유충 LT 2.17°C, DD 416.16, 번데기 LT 1.06°C, DD 285.71)에 적용하여 발육완성일을 비교하였다. 이때 추정값이 실제 발육기간의 편차 범위 안에 있을 경우에는 두 값 사이에 차이가 없는 것으로 가정하고, 편차 범위 바깥에 있는 경우는 편차 한계로부터의 차이 일수를 구하였다. 차이값들은 SAS 프로그램으로 일원분산분석 후에 Tukey 검정으로 평균값을 비교하였다(SAS Institute, 2009).

매일 평균온도와 일장

왕담배나방 성충 발생피크들로부터 다음 세대 출현 추정과 야외 인공사육에서 발육완성을 추정하는 발육모델에 사용된 매일 온도들은 실험지에서 직접 수집하지 않았고, 대신 기상청(www.kma.go.kr)에서 제공하는 시간별 온도들을 평균하여 이용하였다. 수원지방 기상청은 직선거리로 야외 인공사육 지점으로부터 150 m, 수원 서둔동 성페로몬 트랩 설치 포장으로부터 250 m, 화성 포장으로부터 5.3 km에 위치하고 있는데, 실험지의 실제 온도와는 상당하는 차이가 있을 것으로 추정되었다. 야외 인공사육에서 생성된 번데기가 휴면에 들어간 집단에 대해서는 첫 유충 사육시점의 일장과 유충 발육기간 동안의 평균 온도를 구하였는데, 일장은 한국천문연구원 천문우주지식정보(<http://astro.kasi.re.kr>)에서 제공하는 수원지방의 일출-일몰 시간 자료를 이용하여 구하였고, 온도는 발육모델을 사용할 때와 같은 자료를 이용하였다.

결과 및 고찰

휴면 유도과 월동세대 성충 발생 시기

처리된 집단들에서 여름철 유충이나 번데기 발육기간이 비정상적으로 길어지는 집단들은 없었다. 한편 유충 형태로 월동 휴면이 진행된 집단은 없었고, 2013년은 9월 2일과 16일, 10월

Table 1. Development periods, emergence dates, survival rates and over-wintering rates in the rearing of neonate larvae of *H. armigera* at outdoor conditions in Suwon, 2013~2015

Rearing start date	Mean development period (day) (\pm SD) and mean emergence date (ED)										Survival rate (%)		Over-wintering rate (%)	
	Non-overwintering					Over-wintering					Larva	Larva-pupa		Non-over-wintering rate (%)
	Larva	Pupa	ED	Larva	Pupa	ED	Larva	Pupa	ED	Larva				
2013 Aug. 2 (90) ¹	13.3 \pm 1.7	9.9 \pm 1.1	Aug. 25 (23.2 \pm 2.1) ²								76.7	70.0	70.0	0.0
Sep. 2	13.0 \pm 2.6	15.0 \pm 1.4	Sep. 13 (28.0 \pm 3.7)								66.7	58.9	58.9	0.0
Sep. 16	19.0 \pm 1.4 ³	25.5 \pm 4.9	Oct. 16 (44.5 \pm 6.4)	20.1 \pm 1.5	250 \pm 3	May 30					93.3	12.2	2.0	10.0
Oct. 1				24.3 \pm 2.1	228 \pm 4	May 26					88.9	22.2	0.0	22.2
Oct. 16				40.1 \pm 2.5	196 \pm 4	May 25					42.2	16.7	0.0	16.7
2014 Jun. 2 (100)	19.3 \pm 2.3	13.7 \pm 1.0	Jul. 5 (33.0 \pm 2.4)								69.0	63.0	63.0	0.0
Jul. 8	17.1 \pm 2.0	11.9 \pm 1.1	Jul. 15 (29.0 \pm 2.3)								70.0	54.0	54.0	0.0
Jul. 23	17.2 \pm 1.7	12.1 \pm 1.6	Aug. 6 (29.3 \pm 2.4)								33.0	12.0	12.0	0.0
Aug. 20	14.6 \pm 1.9	14.4 \pm 1.3	Aug. 21 (29.0 \pm 2.4)								87.0	58.0	58.0	0.0
Aug. 30	18.8 \pm 1.7	19.9 \pm 6.1	Sep. 27 (38.7 \pm 6.5)	19.5 \pm 2.0	264 \pm 4	May 30					75.0	40.0	23.0	17.0
Sep. 19	17.0 \pm 0.8	20.5 \pm 1.3	Oct. 6 (37.5 \pm 1.3)	19.8 \pm 1.8	257 \pm 7	Jun. 2					89.9	49.5	4.0	45.5
Sep. 29				29.2 \pm 2.9	228 \pm 7	Jun. 3					94.0	18.0	0.0	18.0
Oct. 9											4.0	0.0		
2015 Feb. 2 (90)											0.0			
Mar. 2	87.5 \pm 9.2	21.0 \pm 1.4	Jun. 18 (108.5 \pm 7.8)								2.2	2.2	2.2	0.0
Apr. 1	67.3 \pm 3.3	24.7 \pm 9.1	Jun. 16 (92.0 \pm 8.7)								74.4	68.9	68.0	0.0
May 1	56.2 \pm 2.0	20.9 \pm 4.5	Jun. 17 (77.1 \pm 4.6)								67.8	62.2	62.2	0.0
May 15	43.4 \pm 2.5	22.1 \pm 8.3	Jun. 19 (65.5 \pm 8.4)								73.3	67.8	67.8	0.0
May 29	36.1 \pm 2.4	17.5 \pm 1.0	Jun. 23 (53.6 \pm 2.0)								92.2	90.0	90.0	0.0
Jun. 12	28.6 \pm 1.7	16.5 \pm 1.0	Jun. 29 (45.1 \pm 2.1)								81.1	80.0	80.0	0.0

¹Number in parenthesis indicates the number of neonate larvae at rearing start.

²Number in parenthesis indicates the development period (day) till adult eclosion.

³The mean larval period was compared with Tukey test ($\alpha=0.05$) between non-diapause and diapause populations in each colony ($F_{1,9} = 0.96$, $P = 0.3522$ for Sep. 2, 2013 colony; $F_{1,38} = 1.16$, $P = 0.2892$ for Aug. 20, 2014; $F_{1,47} = 9.20$, $P = 0.0039$ for Aug. 30, 2014).

1일 사육 시작 집단, 2014년은 8월 20일과 30일, 9월 19일 집단에서 번데기 상태로 월동하는 것이 관찰되었다(Table 1). 2013년 9월 2일과 2014년 8월 20일, 30일 집단은 생성된 번데기들은 월동태와 비월동태가 섞여 있었는데, 앞의 두 집단들은 각 집단에서 월동과 비월동 집단 사이에서 유충 기간에 유의한 차이가 관찰되지 않았다. 그러나 2014년 8월 30일 집단은 휴면용의 유충기간이 비휴면용의 것보다 2.8일 길어 유의한 차이를 보였다. 이 시기 이후 집단들은 모두 휴면용만이 생성되었다. 2013년 10월 16일 집단과 2014년 9월 29일부터 집단들은 생존하지 못하고 모두 사망하였다. 2013년 휴면용은 9월 말~11월 중순 사이 생성되었는데, 이들은 이전 해 사육 시작 시기에 관계없이

이듬해 5월말~6월초 사이에 거의 동시기에 우화하였다(Fig. 1). 이때 2014년 1월 1일부터 소요된 우화전 기간은 2013년 9월 2일 집단이 뒤의 두 집단보다 4~5일 유의하게 길었고, 뒤 두 집단 사이에는 유의한 차이는 없었다(순서대로 150 ± 4 , 146 ± 3 , 145 ± 3 , $F_{2,41} = 6.89$, $P = 0.0026$). 2014년 휴면용은 9월초~10월말 사이에 생성되었고, 역시 다른 시기 사육한 집단들이 이듬해 5월말~6월말 사이에 동시에 우화하였다. 이 집단들 사이에서는 2015년 1월 1일부터 계산된 우화전 기간에서는 유의한 차이가 발견되지 않았다(순서대로 151 ± 4 , 154 ± 7 , 154 ± 7 , $F_{2,77} = 1.62$, $P = 0.2052$). 비휴면용과 휴면용이 같이 생성된 집단에서는 휴면 유기의 환경조건이 최대 약 13.5시간 일장 이하와 유충

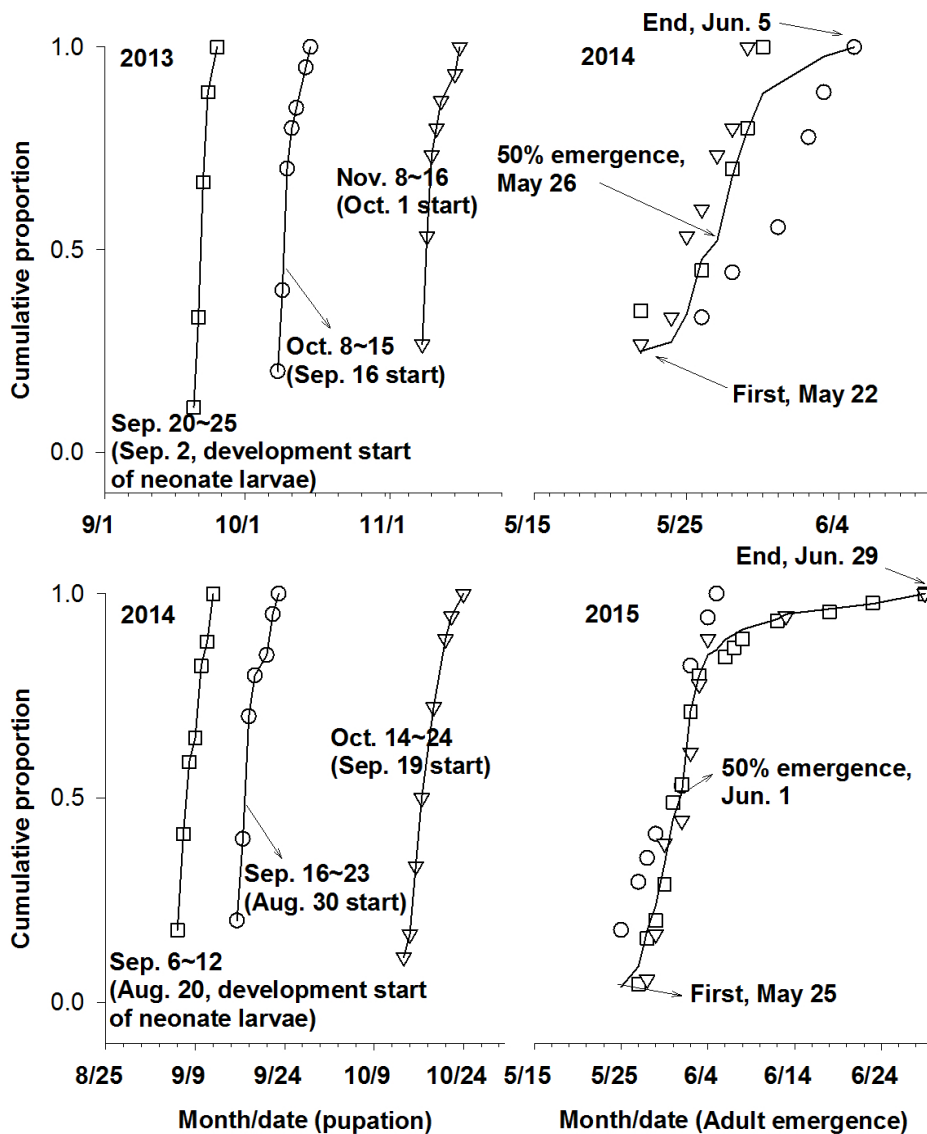


Fig. 1. Cumulative proportion of pupation and adult emergence in winter-diapause colonies of *H. armigera* when the neonate larvae were reared at different dates under outdoor condition in Suwon, 2013 (above) and 2014 (below). Colonies were separated with the symbols of square, circle and inverted triangle, respectively.

발육기간 동안 평균온도가 24°C 까지였으나, 휴면용만이 생성된 집단들에서 일장은 최대 12시간 24분 이하, 유충 발육기간 동안 평균온도 14.8~20.7°C 사이였다(Fig. 2).

본 연구의 결과처럼 왕담배나방이 가을철 거의 마지막 세대의 번데기로 휴면에 들어가는 것(Table 1, Fig. 1, 3)은 국외 여러 지역에서도 보고되어 왔다. 일본 Chiba 지역(34°34'N, 140°19'E)에서는 8월 하순 야외에서 알부터 사육한 집단에서 처음 휴면용이 발생하였고, 휴면용만이 생성된 것은 9월 하순 사육 집단부터였다(Shimizu et al., 2006). 중국 Hebei 지방(38°15'N,

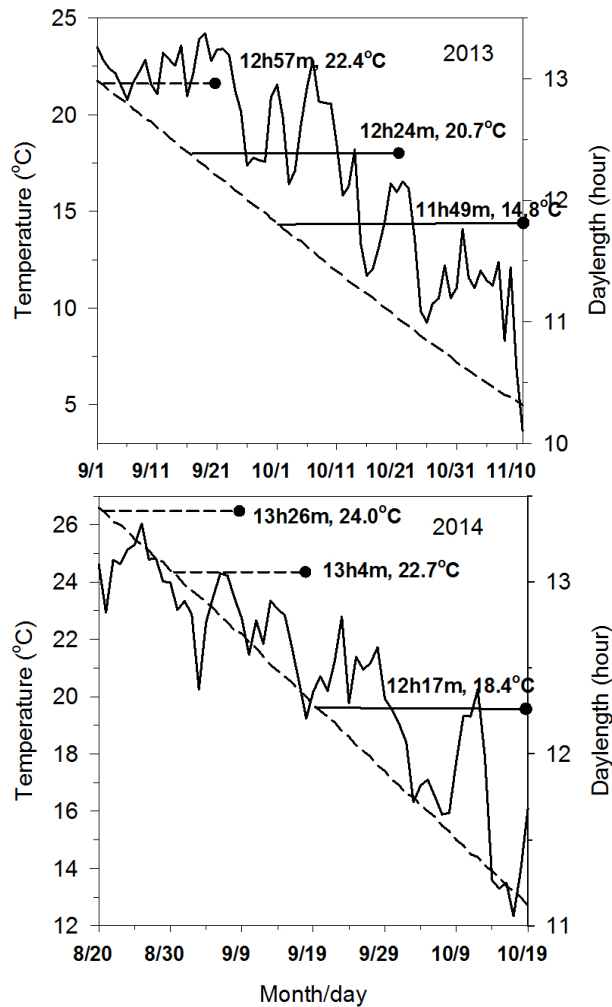


Fig. 2. Daily mean temperature (solid-line) and day length (dash-line) in Suwon, during the induction periods of *H. armigera* diapause pupae in 2013 (above) and 2014 (below). The times and temperatures around the horizontal lines within the graphs indicate the day length (hour and minute) at the rearing start and the mean temperature during the larval development, respectively, in the colonies that a portion (dash-line) and all (solid-line) of pupae entered diapause. The day length and temperature data were obtained from Korea Meteorological Administration (www.kma.go.kr) and Korea Astronomy and Space Science Institute (www.kasi.re.kr), respectively.

115°40'E)에서는 8월 중순과 9월 하순 사이에 채집되어 4세대로 추정된 말령 유충들이 휴면에 들어갔다(Ge et al., 2005). 그리스 북쪽지역(41°N, 23°E)에서는 8월 하순~ 10월 중순 야외에서 갓부화 유충을 사육한 집단들이 휴면용을 생성하고, 이듬해 5월 상순~6월 상순에 우화하였다(Mironidis et al., 2010). 이스라엘 Rehovot(31°54'N, 34°48'E)에서는 11월과 12월에 야외에 둔 유충들이 용휴면에 들어가 4월 하순에 우화하였다(Zhou

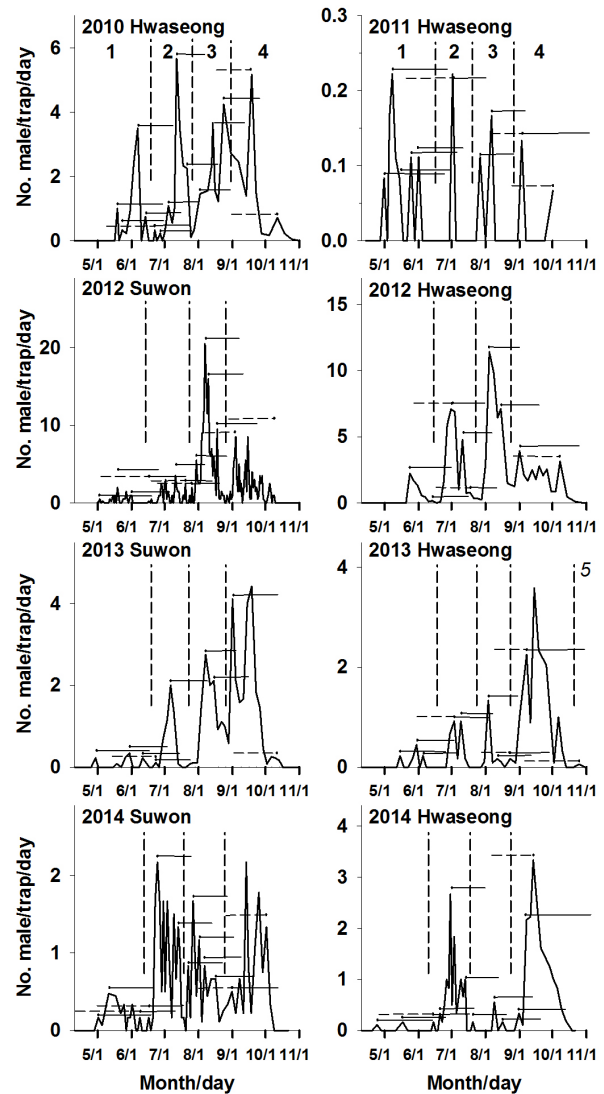


Fig. 3. Adult occurrence patterns of *H. armigera* investigated with sex pheromone traps in Suwon and Hwaseong, 2010~2014. The horizontal lines indicate peak to peak generation time calculated by the linear degree-days model of Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008). The period was calculated by summing daily temperatures above the lower development threshold (LT), 9.57°C to reach the degree-days (DD), 476.19 from egg to adult emergence in the model. The dash lines mean the generation time from marked adult peak with solid circles to the previous adult peak, while the solid lines are generation time to the next adult.

et al., 2000). 남반구의 호주 Queensland 남동부(27°35'S, 151°54'E)에서는 3월 중순~7월 상순에 채집된 노숙 유충들이 휴면에 들어가는 것이, Naomi Valley 북서부(30°18'S, 14°80'E)에서는 4월 하순~5월 사이에 형성된 번데기의 80%가 휴면에 들어갔고, 성충이 9~11월에 우화하는 것이 확인되었다(Kay, 1982; Wilson et al., 1979). 국내에서는 왕담배나방 근연종인 담배나방(*H. assulta*)이 유사한 경향을 보여 9월 하순부터 수원 근교에서 채집된 노숙 유충들이 모두 휴면에 들어간 것이 보고되었다(Boo et al., 1990).

본 연구의 야외 사육실험에서 휴면용이 생성된 기간의 일장과 환경 조건은 약 13.5시간 이하와 24°C 이하였고, 휴면용만이 생성될 때는 약 12.5시간 이하와 20.7°C 이하였는데(Fig. 2), 이는 그간 실험실 조건에서 조사된 왕담배나방 휴면용이 생성되는 임계 조건인 20°C에서 12~14시간 일장(Qureshi et al., 1999)과 크게 다르지 않았다. 그런데 휴면조건을 받는 감응기가 노령 유충인 것(Kurban et al., 2005, 2007)을 고려하면, 본 연구에서 야외에서 노숙 유충단계에 도달하는 시기의 환경조건은 더 짧은 일장과 더 낮은 온도에 해당될 것으로 추측되었다. 국내에서도 담배나방에서 휴면 유기조건으로 유충기간 중 25°C에서 임계일장이 12~12.5시간, 20°C에서 14~14.5시간인데, 이 조건에 감응하는 발육단계는 4령과 5령 유충기로 유사한 결과가 보고되었다(Boo et al., 1990).

성충 발생 시기와 발생 세대

왕담배나방 성충은 조사기간 동안 성페로몬트랩에 4월말(2011, 2013, 2014년)부터 포획되기 시작하여 10월말(2013년)까지 포획되었고, 그 사이 여러 크고 작은 피크들이 관찰되었다(Fig. 3). 초여름까지는 주 발생으로 생각되는 피크들을 관찰하기 어려웠고, 해에 따라 가을까지 크기가 유사한 피크들이 복잡한 형태로 출현하였다. 그러나 연속된 피크들 사이에 발생이 없거나 적은 기간이 며칠 지속되어 계곡이 생기는 간격과 여러 해 발생모습의 유사성을 기준으로 삼아, 조사된 모든 해에 발생 피크들이 시기적으로 집단으로 묶일 수 있는 것으로 판단되었다. 대체적으로 성충 발생 1화기는 6월 상중순까지, 2화기는 7월 중하순까지, 3화기는 8월 중하순까지, 4화기는 그 이후로 분리되어 1년에 4번 성충이 발생하는 것으로 추정되었다. 단 2010년은 3화기와 4화기 사이, 2012년 수원과 2014년 포장들은 2화기와 3화기 사이 경계가 뚜렷하지 않았다.

성충 우화시기를 명확하게 구분하기 위해 연도별과 포장별 발생 그림으로부터 피크들을 선별하여, 이때를 산란시점으로 삼아 다음 성충 우화까지의 발육완성 시점을 구하였다. 여기에

적용한 모델은 Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008)가 보고한 알부터 성충 우화 전까지의 왕담배나방 온도의존 발육 모델이었고, 이 결과를 해석하여 연중 세대가 이어질 수 있는가를 검토하였다. 상기 보고에서는 항온조건과 변온조건에서 산출된 각각의 모델이 제시되었는데, 그 중 적합한 모델을 본 연구의 야외사육에서 비휴면 생성 집단들의 발육기간을 이용하여 선별하였다. 그런데 야외사육은 갓 부화 유충부터 시작하였기 때문에, 이에 해당되는 상기 보고에 제시된 항온과 변온조건에서 유충과 번데기 단계의 온도의존 발육모델들을 이용하였다. 항온조건 모델 적용에서의 발육완성 추정값들은 15번의 야외사육 가운데 7번이, 변온조건 모델에서는 6번이 사육집단 발육기간의 편차 범위 안에 들어왔는데, 2015년 3월과 5월 사이 추정값들의 대부분은 해당시기 사육집단의 발육기간 편차 범위에서 벗어났다(Fig. 4). 추정값과 편차 한계 값과의 차이를 평균하여 두 모델 사이에 비교하였을 때, 항온조건 모델에서는 1.2 ± 1.8 일이었고, 변온조건 모델에서는 7.1 ± 9.3 일로 항온조건 모델에서 편차가 유의하게 작았다($F_{1,28} = 5.84, P = 0.0225$). 2015년 3월과 5월 사이 사육 집단들을 제외하고 비교하였을 때는, 항온조건에서의 차이가 0.2 ± 0.5 일, 변온조건에서 0.6 ± 1.2 일로 두 추정값 사이에 유의한 차이는 나타나지 않았다($F_{1,16} = 0.80, P = 0.3850$). 결국 전체 시도에서 항온조건 모델에서의 편차값이 변온조건 모델에서 보다 더 적었던 결과로부터 항온조건 모델이 발생양상 분석에 더 적합한 것으로 판단하였다.

인위적으로 구분된 1, 2, 3화기의 가운데에 나타난 큰 피크들의 시점에서 출발한 발육은 모두 다음 화기 안에 완성되었고, 이에 상당하는 피크들이 존재하였다(Fig. 3). 이는 발육모델이 어느 정도 오차가 있을 것을 감안하더라도 충분히 그 화기 안에 포함될 것으로 짐작되는 시점이었고, 또 각 결과한 시점들 근처에서 다음 화기의 피크들이 출현하는 결과로부터 왕담배나방의 성충 출현 시기는 세대가 연속하여 진행된 결과로 추정할 수 있었다. 이는 야외 인공사육 결과에서 각 발육집단의 발육기간 편차값이 크지 않게 발육하면서 야외 성충 발생시기와 유사한 시기에 우화하는 것에서도 뒷받침될 수 있었다(Table 1).

각 성충발생시기의 경계 시점을 규정하기 위해, 추정경계선 부근에 위치한 피크들이 분석되었다. 월동세대의 1화기 성충 발생 시기에서 끝 부분에 나타난 피크들(2010 6/13, 2011 6/1, 2012 6/1 수원, 6/13 화성, 2013 6/11 수원, 6/5 화성, 2014 6/1 수원, 5/17 화성)은 시간을 거슬러 계산하였을 때, 이전 세대가 발생하지 않았다. 2014년 수원포장의 6월 8일 피크는 4월 초에 이전세대 발생이 계산되었으나, 이는 실제 야외에서 발생할 가능성이 거의 없는 것으로 짐작되었다. 이 결과로부터 1화기 성충은 6월 상중순까지 출현했던 것으로 추정되었다. 이때의 발

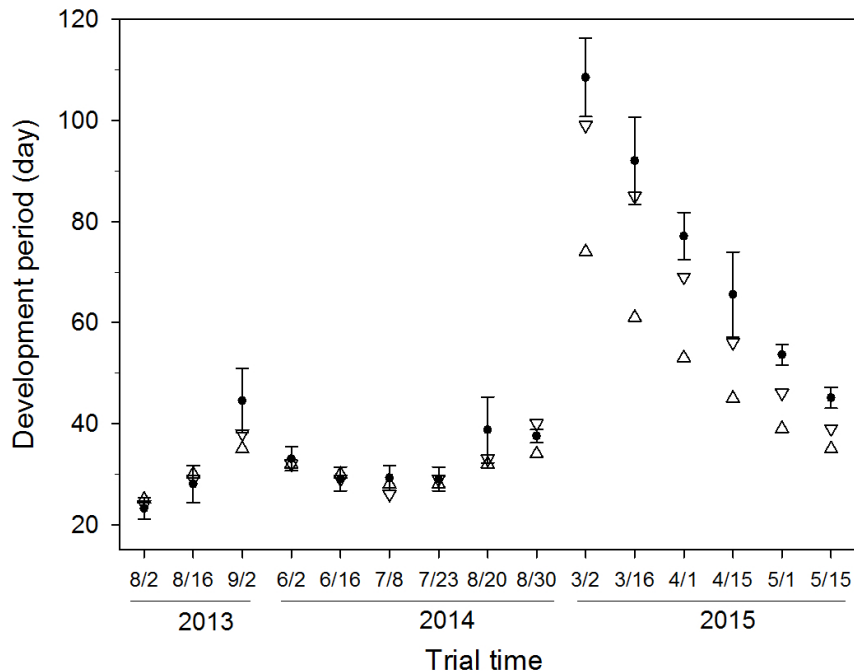


Fig. 4. Actual development time (dots) from neonate larva to adult emergence of *H. armigera* with standard deviation (vertical bars) in outdoor environment, comparing with predicted development times by the linear degree-days models of Mironidis and Savopoulou-Soultani (2008). The development times indicated by inverted triangle symbol were predicted by the model based on the temperature-dependent development data at constant temperatures (lower development threshold (LT) 10.52°C, Degree-days (DD) 238.09 for larva and LT 10.17°C, DD 192.3 for pupa) while the development times with triangle symbol were based on the model with data of alternating temperatures (LT 2.17°C, DD 416.16 for larva and LT 1.06°C, DD 285.71 for pupa). The predicted adult emergence date was obtained by adding DD of pupa after DD of larva.

생피크들은 모두 2화기 발생 추정 시기 안에 발육이 완성되었다. 한편, 이들 피크 직후 2화기 시작으로 짐작된 작은 피크들 (2010 6/22, 2012 수원 6/16, 2013 수원 6/23, 2014 수원 6/16, 화성 6/14)은 2화기 끝나거나 3화기 초기까지 발육이 완성되었고, 거꾸로 1화기 안에 발육이 완성되어, 6월 중하순이 2화기 초기로 추정되었다.

여러 해 발생 양상에서 7월 중하순으로 추정된 2화기와 3화기 경계는 2012 수원, 2014 포장들에서 뚜렷하지 않았다. 2012년 수원포장은 하루 간격으로 트랩을 조사한 결과로 경계시점에 작은 피크들이 발생하였고 2화기에 주 피크로 볼 수 있는 발생이 관찰되지 않았다. 그러나 같은 해 화성포장의 것이 7월 27일 이전에 3화기가 시작되는 것과 비교하여, 7월 26일 피크가 3화기 말에 발육이 완성되고 역으로는 2화기의 초기에 도달하는 결과를 바탕으로 이 시점을 3화기 시작점으로 추정하였다. 2014년에는 수원 포장은 2화기와 3화기에 크기가 비슷한 피크들이 연속적으로 여러 개가 발생하였고, 화성포장은 3화기에 주 피크가 관찰되지 않았다. 수원 포장에서는 7월 20일에 성충이 발생되지 않았는데, 이를 기준으로 앞인 7월 13일 피크는 다음 세대 발육 추정에서 3화기 안에 발육이 완성되었고, 7월 22일 피

크는 4화기의 초기에 도달하여 이때를 2화기와 3화기의 경계로 결정하였다. 화성포장은 수원포장에서의 추정과 발육완성일을 토대로 7월 13일과 7월 20일 사이를 경계 시점으로 판단하였다.

4화기 성충 발생 추정 시기(8월 하순~10월 중순)의 피크들은 초기(8월 하순~9월 상순) 몇 피크들을 제외하고는 대부분 이후 발생세대를 만들지 못하면서, 거꾸로 추정하였을 때 3화기 발생 시기 안에 도달하였다. 발육 완성이 가능했던 초기 몇 피크들은 대부분 그에 상응하는 다음 피크들이 나타나지 않았다. 2010년 포장에서는 3화기와 4화기 사이에 큰 피크가 완만하게 이어져 그 경계를 구분하기 어려웠는데, 오른쪽 어깨에 해당하는 9월 6일 피크부터는 다음 세대 발육이 불가능하였고, 역으로는 3화기의 초기에 도달하는 것으로 이때를 4화기 초기로 규정하였다. 다른 포장들에서는 비록 피크의 높낮이로 경계구분이 가능했으나, 그 기준선이 높은 편이었다. 따라서 이 시기는 3화기와 4화기 성충들이 동시기 발생하는 것으로 판단되었는데, 이는 결국 이들 각각의 자손들이 중복되어 나타날 가능성이 있는 것으로 판단되었다.

특이하게 2013년 화성포장에서는 10월 25일에 작은 피크가

앞의 피크로부터 15일 후에 발생하였다. 이 피크로부터 전세대 발생은 9월 상순으로 추정되었는데, 이 시기는 3화기 말과 4화기 초기가 겹칠 수 있는 시기이다. 따라서 해당 피크는 4화기의 늦은 성충 발생이거나, 혹은 4화기 초기 성충이 낳은 다음 세대의 5화기 성충일 가능성이 제기되었다.

이상의 분석으로 수원지방에서 왕담배나방은 성충이 4번(1화기 4월 하순~6월 중순, 2화기 6월 중순~7월 하순, 3화기 7월 중순~8월 하순, 4화기 8월 하순~10월 중순) 발생하는데, 이들이 어느 정도 뚜렷한 경계를 갖고 월동세대와 이후 3세대를 구성하는 것으로 추정되었다. 또 이 발생세대 추정(Fig. 2)과 야외 발육실험(Table 1, Fig. 1)을 근거로, 3화기 말과 4화기 성충들이 낳은 자손들이 당시 받는 환경조건에 따라 휴면용으로 전환될 수 있고, 대부분 4화기 성충들의 자손들(월동세대)이 휴면에 들어갈 것으로 판단되었다.

한편, 본 연구에서 야외 사육실험과 성페로몬 트랩으로 조사된 월동세대의 2014년 50% 우화시기는 5월 하순으로 추정되어 비슷하였으나, 처음 발생일은 야외 사육에서 5월 하순이고(Fig. 1), 야외 성페로몬트랩 조사에서는 4월 하순(Fig. 3)에 관찰되어 상당하는 기간 차이를 보였다. 이 결과가 야외사육에 곤충수를 많이 적용하지 않았거나, 야외사육에서 번데기를 토양 속에 넣지 않고 지상에 노출시켜 생긴 차이이거나, 다른 지역으로부터 이동에 의한 것인지 분명하지 않았다.

이상으로 우리나라 수원지방에서 왕담배나방의 시기적인 발생 양상에 대해 분석하였는데, 이는 향후 여러 작물에서 왕담배나방에 의한 피해 방지를 위해 살충제 살포나 파종기 이동 혹은 천적 투입시기 등의 왕담배나방 관리 전략을 다양하게 수립하는데 도움이 될 것으로 생각된다. 한편, 이 결과를 4월 중하순에 파종하여 7월 상순에 출사기를 맞는 국내 옥수수 포장에 적용시키면(Kim et al., 2014), 옥수수를 가해하는 유충들은 1화기의 늦은 때나 2화기에 출현하는 성충들의 자손으로 추정된다. 그러나 왕담배나방이 특정 작물의 포장에서만 연중 생활사를 완성한다는 보고는 없다. 이 해충은 기주범위가 대단히 넓고(Fitt, 1989), 먹이식물에 따라 발육생태가 다르며(Liu et al., 2004), 장거리 이동에 의한 지역 개체군 편성에 변이가 있을 수 있으며(Feng et al., 2009; Zhou et al., 2000), 휴면 강도도 온도와 일장의 영향(Chen et al., 2014), 지역개체군의 특성(Qureshi et al., 2000; Shimizu and Fujisaki, 2006), 먹이식물의 종류와 질(Liu et al., 2009, 2010)에 의해 변이가 있으며, 기후온난화에 따른 발생 시기 변화(Huang and Li, 2015)가 보고되고 있다. 따라서 우리나라와 같이 한 지역에 여러 작물이 재배되고 주변의 식생이 다양한 환경에서는 복잡한 발생 양상을 보일 수도 있다. 이에 앞으로 발생세대와 시기에 대해 국내 지역 개체군별로, 고

유 발육특성, 먹이식물과 주변 식생, 국내 지역 간 개체군 이동의 영향에 관한 자세한 연구가 필요할 것으로 보인다.

사사

본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ00869201)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

Literature Cited

- Boo, K.S., Shinn, H.C., Han, M.W., Lee, M.H., 1990. Initiation and termination of pupal diapause in the oriental tobacco budworm (*Heliothis assulta*). Korean J. Appl. Entomol. 29, 277-285 (In Korean with English abstract).
- Chen, C., Xia, Q.-W., Fu, S., Wu, X.-F., Xue, F.-S., 2014. Effect of photoperiod and temperature on the intensity of pupal diapause in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Bull. Entomol. Res. 104, 12-18.
- Czepak, C., Albernaz, K.C., Vivan, L.M., Guimaraes, H.O., Carvalhais, T., 2013. First reported occurrence of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. Pesq. Agropec. Trop., Goiania 43, 110-113.
- Feng, H., Wu, X., Wu, B., Wu, K., 2009. Seasonal migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai sea. J. Econ. Entomol. 102, 95-104.
- Fitt, G.P., 1989. The ecology of *Heliothis* in relation to agroecosystems. Ann. Rev. Entomol. 34, 17-52.
- Ge, F., Chen, F., Paralulee, M.N., Yardim, E.N., 2005. Quantification of diapausing fourth generation and suicidal fifth generation cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*, in cotton and corn in northern China. Entomol. Exp. Appl. 116, 1-7.
- Gregg, O.C., Fitt, G.P., Zalucki, M.P., Murray, D.A.H., 1995. Insect migration in an arid continent II *Helicoverpa* spp. in eastern Australia, in Drake, V.A., Gatehouse, A.G. (Eds.), Insect migration: tracking resources through space and time. Cambridge University Press, New York, pp.151-172.
- Hackett, D.S., Gatehouse, A.G., 1982. Diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. fletcheri* (Hardwick) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Sudan Gezira. Bull. Entomol. Res. 72, 409-422.
- Huang, J., Li, J., 2015. Effects of climate change on overwintering pupae of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Int. J. Biometeorol. 59, 863-867.
- Jadhav, D.R., Armes, N.J., Bhatnagar, V.S., 2013. Incidence of winter and summer diapause in *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Andhra Pradesh, India. Asian J. Agric. Sci. 5, 40-51.
- Kay, I.R., 1982. The incidence and duration of pupal diapause in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in southeast

- Queensland. J. Aust. Ent. Soc. 21, 263-266.
- Kehat, M., Gothilf, S., Dunkelblum, E., Greenberg, S., 1980. Field evaluation of female sex pheromone components of the cotton bollworm, *Heliothis armigera*. Entomol. Exp. Appl. 27, 188-193.
- Keszthelyi, S., Pál-Fám, F., Kerepesi, I., 2011. Effect of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera* Hübner) caused injury on maize grain content, especially regarding to the protein alteration. Acta Biol. Hung. 62, 57-64.
- Kim, M.-J., Lee, J.-E., Kim, J.-T., Jung, G.-H., Lee, Y.-Y., Kim, S.-L., Kwon, Y.-U., 2014. Changes in ear and kernel characteristics of waxy corn during grain filling stage by double cropping. Korean J. Crop Sci. 59, 73-82. (In Korean with English abstract)
- Kononenko, V.S., Ahn, S.B., Ronkay, L., 1998. Illustrated catalogue of Noctuidae in Korea (Lepidoptera). In Park, K.T.(ed): Insects of Korea [3], pp.509.
- Kurban, A., Yoshida, H., Izumi, Y., Sonoda, S., Tsumuki, H., 2005. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera*: sensitive stage for photoperiodic induction. Appl. Entomol. Zool. 40, 457-460.
- Kurban, A., Yoshida, H., Izumi, Y., Sonoda, S., Tsumuki, H., 2007. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): sensitive stage for thermal induction in the Okayama (western Japan) population. Bull. Entomol. Res. 97, 219-223.
- Lee, S.G., Han, M.J., Hwang, C.-Y., 1997. Study on phenology and control for *Helicoverpa armigera*. National Institute of Agricultural Science and Technology, Research report. pp.273-278 (In Korean).
- Liu, Z., Li, D., Gong, P., Wu, K., 2004. Life table studies of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), on different host plants. Environ. Entomol. 33, 1570-1576.
- Liu, Z., Gong, P., Wu, K., Sun, J., Li, D., 2006. A true summer diapause induced by high temperatures in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Insect Physiol. 52, 1012-1020.
- Liu Z., Gong, P., Heckel, D.G., Wei, W., Sun, J., Li, D., 2009. Effects of larval host plants on over-wintering physiological dynamics and survival of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). J. Insect Physiol. 55, 1-9.
- Liu Z., Gong, P., Li, D., Wei, W., 2010. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important. J. Insect Physiol. 56, 1863-1870.
- Mironidis, G.K., Savopoulou-Soultani, M., 2008. Development, survivorship, and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) under constant and alternating temperatures. Environ. Entomol. 37, 16-28.
- Mironidis, G.K., Stamopoulos, D.C., Savopoulou-Soultani, M., 2010. Overwintering survival and spring emergence of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in northern Greece. Environ. Entomol. 39, 1068-1084.
- Nibouche, S., 1998. High temperature induced diapause in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera*. Entomol. Exp. Appl. 87, 271-274.
- Qureshi, M.H., Murai, T., Yoshida, H., Shiraga, T., Tsumuki, H., 1999. Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause induction in the Okayama population of *Helicoverpa armigera* (Hb.) (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Entomol. Zool. 34, 327-331.
- Qureshi, M.H., Murai, T., Yoshida, H., Tsumuki, H., 2000. Populational variation in diapause-induction and termination of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Entomol. Zool. 35, 357-360.
- SAS Institute, 2009. SAS/STAT 9.2 user's guide, 2nd ed., SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Shimizu, K., Fujisaki, K., 2006. Geographic variation in diapause induction under constant and changing conditions in *Helicoverpa armigera*. Entomol. Exp. Appl. 121, 253-260.
- Shimizu, K., Shimizu, K., Fujisaki, K., 2006. Timing of diapause induction and overwintering success in the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Hb.) (Lepidoptera: Noctuidae) under outdoor conditions in temperate Japan. Appl. Entomol. Zool. 41, 151-159.
- Wilson, A.G.L., Lewis, T., Cunningham, R.B., 1979. Overwintering and spring emergence of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in the Namoi Valley, New South Wales. Bull. Entomol. Res. 69, 97-109.
- Zhou, X., Applebaum, S.W., Coll, M., 2000. Overwintering and spring migration in the bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Israel. Environ. Entomol. 29, 1289-1294.