

# 팔나방(*Matsumuraeses phaseoli*)과 어리팔나방(*M. falcana*)의 종간 교잡과 접합후 생식격리

정진교 · 박창규<sup>1</sup> · 문중경<sup>2</sup> · 김은영 · 조점래<sup>3</sup> · 서보윤<sup>3\*</sup>

국립식량과학원 재배환경과, <sup>1</sup>한국농수산대학, <sup>2</sup>국립농업과학원 기획조정과, <sup>3</sup>국립농업과학원 작물보호과

## Interspecific Hybridization between *Matsumuraeses phaseoli* and *M. falcana* (Lepidoptera: Tortricidae) and Postzygotic Reproductive Isolation

Jin Kyo Jung, Chang-Gyu Park<sup>1</sup>, Jung-Kyung Moon<sup>2</sup>, Eun Young Kim, Jum Rae Cho<sup>3</sup> and Bo Yoon Seo<sup>3\*</sup>

Crop Cultivation and Environment Research Division, National Institute of Crop Science, Suwon 16616, Korea

<sup>1</sup>Korea National College of Agriculture and Fisheries, Jeonju 54874, Korea

<sup>2</sup>Planning and Coordination Division, National Institute of Agricultural Sciences, Wanju 55365, Korea

<sup>3</sup>Crop Protection Division, National Institute of Agricultural Sciences, Wanju 55365, Korea

**ABSTRACT:** Artificial interspecific matings between *Matsumuraeses phaseoli* and *M. falcana* (Lepidoptera: Tortricidae) were conducted to know the possibility of hybridization of the two sympatric species. Reciprocal crossings successfully produced F1 hybrids. Most of F2 crosses yielded progenies except all mating trials with females of F1 hybrid obtained from *M. phaseoli* female. Inbreedings of the F2 hybrids produced F3 progenies. In backcrossings between F1 hybrids and parent lines, all the two mating trials with females of F1 hybrid obtained from *M. phaseoli* females did not produce any progeny, while other 6 backcrosses produced the next generations. Inbreedings of the backcross lines also produced subsequent progenies. These results indicated that F1 females produced from hybridization between *M. phaseoli* females and *M. falcana* males were sterile. Conclusively, it suggested that a partial reproductive isolation at a postzygotic stage can occur between the two sympatric species

**Key words:** *Matsumuraeses phaseoli*, *Matsumuraeses falcana*, Interspecific hybridization, Postzygotic reproductive isolation

**초록:** 동소동속종인 팔나방(*Matsumuraeses phaseoli*)과 어리팔나방(*M. falcana*)(나비목: 잎말이나방과) 사이에 교잡 가능성을 알아보기 위해서 실험실에서 인위적으로 두 종을 교잡시켰다. 두 종의 암수를 교차하여 교미시켰을 때, F1 잡종세대가 발생하였다. 두 잡종세대 집단들 집단 내 및 집단 간 암수를 교차하여 교미시킨 경우들에서, 팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷이 교잡되어 생성된 F1 잡종세대 집단(H집단)의 암컷이 같은 집단의 수컷 혹은 다른 집단의 수컷과 교미되었을 때, F2 후대를 거의 생성하지 못했다. 다른 집단으로 만들어진 F2 세대는 집단 내 교미에서 F3 세대를 생성시켰다. F1 잡종세대 집단 암수와 팔나방 혹은 어리팔나방 암수를 각각 교차하여 교미시킨 역교잡 8개 집단 중에서도 H집단의 암컷과 짝지어진 어미세대 수컷 집단 2개는 전혀 산란하지 못했다. 후대가 생성된 다른 6개 집단은 모두 집단 내 암수 교미에서 역교잡 F2 세대를 생성하였다. 이 결과는 팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷이 교미하였을 경우 F1 후대잡종을 생성할 수 있으나, 이 F1 후대잡종 암컷은 불임이 되는 것을 나타냈다. 결과적으로 두 종 사이에 접합후 생식단계에서 부분적인 생식격리가 발생할 수 있는 것을 나타냈다.

**검색어:** 팔나방, 어리팔나방, 종간 교잡, 접합후 생식격리

한 생물종은 다른 개체군과 생식적으로 격리되어 있고, 그 집단 형질의 전체 유전적 다양성을 같이 갖는 분리된 개체군으

로 정의되고 있다(Mayr, 1996). 이 때 다른 종과 생식적 격리가 일어나는 원인은 크게 둘로 나뉘, 하나는, 생태나 형태, 시간, 성유인성의 차이, 정자 혹은 난자의 비생명력 때문에 잡종 접합체가 발생할 수 없는 접합전(prezygotic) 생식격리가 있다. 다른 이유로는 종간 교잡에 의해 생성된 잡종세대가 생명력이 없거

\*Corresponding author: seoby@korea.kr

Received November 4 2019; Revised November 11 2019

Accepted November 13 2019

나, F1 잡종이 불임이거나, F2세대 혹은 역교배 잡종이 생명력과 산란력이 없는 접합후(postzygotic) 생식격리가 있다(Dobzhansky, 1970).

국내의 잎말이나방과(Tortricidae) *Matsumuraeses*속에는 2005년 어리팔나방(*M. falcana*)이 미기록종으로 처음 보고되기 전까지 팔나방(*M. phaseoli*) 한 종만이 알려져 왔다(Byun et al., 1998, 2005). 두 종은 야외에서 혼재하는 동소종으로, 콩과(Fabaceae) 식량작물에 대해서는 팔(*Vigna angularis*)과 녹두(*V. radiata*), 동부(*V. unguiculata*)에 팔나방이 우점하고, 어리팔나방은 콩(*Glycine max*)에 우점하여 가해하는 것으로 추정되고 있으나(Kobayashi and Oku, 1980; Oku et al., 1983; Jung et al., 2007, 2009), 먹이식물 범위 차이는 확실하지 않다. 외부형태로 두 종 차이를 묘사하기 어려우나, 수컷 생식기 파악기의 배쪽 기부 모서리가 어리팔나방은 뚜렷한데 비해, 팔나방은 그렇지 않은 것으로 종 구분이 어느 정도 가능하고(Byun et al., 2005), 미토콘드리아 시토크롬 옥시다제 I 유전자의 부분염기서열에서 종간 변이가 확인되었다(Heo et al., 2009; Seo et al., 2012). 또, 암컷 성충 성페로몬으로 두 종이 세 화합물을 공통 성분으로 사용하나 조성은 서로 다른 것이 밝혀져(Wakamura, 1985; Wakamura and Kegasawa, 1986; Cho et al., 2007; Yum, 2010), 성페로몬 합성과정이나 성적 유인행동에 종간 차이가 있을 것으로 추정되었다. 그런데 성페로몬트랩으로 성충을 유인할 경우 한 종의 트랩에 두 종이 같이 포획되는 현상이 발견되어(Jung, J.K., unpublished observation), 두 종이 교잡될 가능성이 제기되었다. 이에 더해 하루 중 교미시간대가 두 종이 유사하고(Wakamura, 1985; Cho et al., 2013) 수컷 생식기 형태의 미묘한 차이(Byun et al., 2005) 때문에, 시간적 혹은 물리적 생식 장벽이 크지 않을 수도 있다고 가정되었다. 이에 본 연구에서는 두 종의 접합전 생식격리 장벽이 크지 않은 것을 가정하고, 접합후 생식 격리가 일어날 수 있는가 알기 위해, 두 종을 인위적으로 교잡시켜 실제 후대가 생성되는가를 조사하였다.

## 재료 및 방법

### 실험곤충

팔나방(*M. phaseoli*) 집단은 2004년 8월 말 수원 지역의 팔 포장(37°16'N 126°59'E)에서 꽃과 꼬투리에서 채집된 유충들로부터 형성시켰다. 어리팔나방(*M. falcana*) 집단은 2008년 7월 3일 전남 무안 콩 포장(34°55'N, 126°25'E)에서 어린 순을 가해하는 유충을 채집하여 형성하였다. 두 종 유충은 동일한 인공사료(Heo et al., 2009)를 이용하여 콩명나방(*Maruca vitrata*)

(Crambidae)에 적용된 방법(Jung et al., 2016)으로 사육하였다. 성충에는 10% 설탕물과 증류수를 공급하였다. 실험곤충은 광주기 15h:9h = 명: 암, 온도 25 ± 1°C, 상대습도 60 ± 10% 조건에서 세대를 연속적으로 유지하였다.

### 교미

모든 교잡 실험에 사용할 성충은 번데기 단계에서 성별을 구분하여 분리하였다. 갓우화한 성충 한 쌍을 투명한 폴리스티렌 상자(72 × 72 × 100 mm) (SPL Life Sciences, Korea)에 넣고 4 ml 유리 바이알에 넣은 증류수와 10% 설탕물을 제공하면서 암컷 성충이 사망할 때까지 상자 안쪽 벽에 산란하도록 하였다. 모든 실험은 실험곤충 유지 환경에서 수행되었다.

### 종간 교잡

#### 어미세대 암수 종간 교잡

교잡 방법으로 먼저 어미세대인 팔나방(P)과 어리팔나방(F) 두 종의 암수를 종간 교차하여 교미시키는 두 개 집단인 H집단[PF: 팔나방 암컷(P) × 어리팔나방 수컷(F), 앞 글자가 그 종(혹은 집단)의 암컷, 뒤 글자는 그 종(혹은 집단)의 수컷임, 12쌍 반복]과 C집단[FP: 어리팔나방 암컷(F) × 팔나방 수컷(P), 19쌍 반복]을 만들었다(Fig. 1A). 각 집단에서 어미세대 성충이 사망할 때까지 매일 산란을 관찰하였고, 산란된 교미상은 산란 당일 새로운 것으로 교환하였다. 알이 붙어 있는 상자에서 알 수를 세고 부화일을 기록하였다. 부화한 유충은 교미쌍별로 산란일 순서대로 원형 폴리스티렌 통(100 × 40 mm) (SPL Life Sciences, Korea)에서 인공사료를 공급하면서 몇~수십 마리씩 무작위로 용화될 때까지 집단으로 사육하였다. 이때 유충의 사망 여부는 조사하지 않았다. 번데기는 통에서 꺼내 암수를 구분하여 우화할 때까지 개체별로 두었다.

종간 교잡된 자료와 비교하기 위해 팔나방(P집단)과 어리팔나방(F집단) 각 종 내에서 암수 30쌍을 같은 방식으로 교미시켜 성충 수명과 산란특성을 조사하였다. 알과 유충의 경우에는 실험실 유지집단에서 각 발육태별로 임의로 골라 사육하면서 발육특성을 조사하였는데, 갓 산란된 알은 16~47개를 한 반복으로 하여 부화시켰다. 유충은 갓부화한 유충을 종별로 100마리씩 개체별로 우화될 때까지 사육하였다.

위 네 경우의 교미집단에 대해 F1 세대 유충을 생성한 것을 기준으로 교미율과 산란전 기간, 산란기간, 암컷당 산란수를 산출하였다. F1 세대에 대해서는 알기간과 알 사망률, 유충 기간,

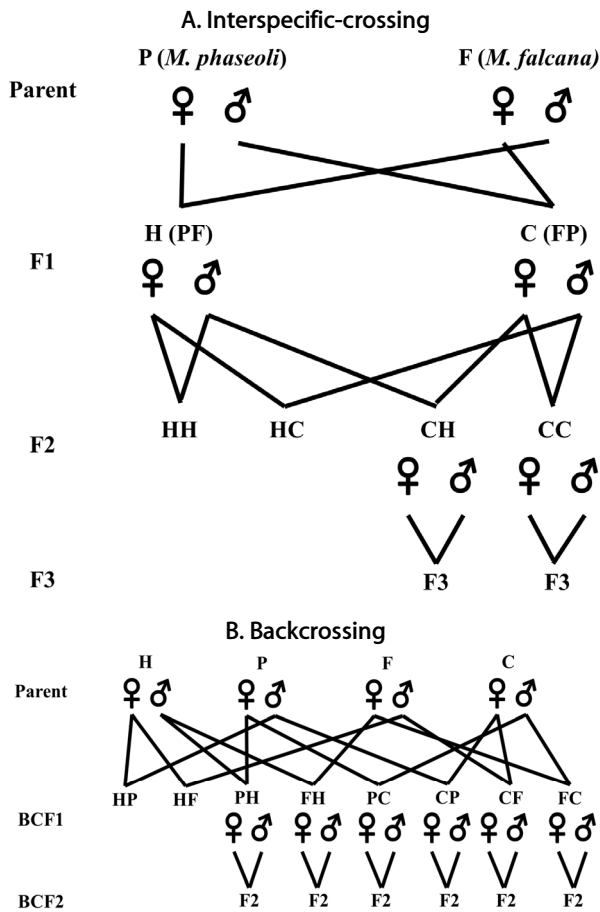


Fig. 1. Interspecific-crossing (A) and backcrossing (B) between *Matsumuraes phaseoli* and *M. falcana*.

용 기간, 용 사망률, 우화 성충 성비를 산출하였다.

### 종간 잡종 F1 세대의 집단 내 및 집단 간 교잡

종간교잡으로 얻은 두 F1 세대 집단에서 우화된 암수를 집단 내(HH, CC) 혹은 집단 간(HC, CH)의 4개 조합으로 교미시켰다 (Fig. 1A). 각 집단별로 28쌍 이상의 반복쌍을 두었는데, 이때 교미쌍 성충의 수명을 산출하였고, 암컷 산란특성으로는 유충을 생성한 교미쌍을 기준으로 교미율을 산출하였다. 산란된 알에서 부화한 유충은 집단으로 사육하여 용화와 우화까지 관찰하였고, 번데기와 성충 수를 기록하여 교미쌍당 생성된 번데기 수, 용 사망률을 산출하였고, 우화 성충은 성비를 산출하였다.

### 종간 잡종 F2 세대의 집단 내 교잡

종간교잡 F1 세대 교잡집단에서는 CC와 CH의 두 F2 세대만이 생성되었는데(Fig. 1A), 이들 두 집단은 각각 집단 내에서

만 암수를 10쌍씩 교미시켜 F3 세대 유충이 얻어지는 것을 관찰하였고, 이를 기준으로 교미율을 산출하고 더 이상 조사를 진행하지 않았다.

## 역교잡

### 종간교잡 F1 세대 집단과 어미세대와의 교잡

종간 교잡에서 얻은 두 F1 세대 집단(H, C)들의 암수 각각을 팔나방(P)과 어리팔나방(F) 암수와 교차하여 교미시키는 8개 집단(HP, HF, PH, FH, PC, CP, CF, FC)을 만들었다(Fig. 1B). 집단별로 15쌍씩 교미시켰고, 후대 유충을 생성한 교미쌍으로 교미율을 산출하였다. 부화한 유충은 용화될 때까지 집단으로 사육하고 교미쌍당 번데기 수를 산출하였다. 우화 성충은 성비를 산출하였다.

### 역교잡 F1 세대 집단 내 교잡

역교잡 세대에서 정상적으로 역교잡 F1 세대 성충이 우화된 것은 모두 여섯 집단(PH, FH, PC, CP, CF, FC)이었는데, 이들 집단들에 대해서는 집단 내에서만 암수를 교미시켰다(Fig. 1B). 앞의 역교잡 어미세대에서 역교잡 F1 세대 성충을 성공적으로 생성한 교미쌍 내 후대 암수 성충만을 각각 자가 교잡시켰고, 역교잡 F2 세대 유충이 생성되는 것으로 교미율을 산출하고, 더 이상 실험을 진행하지 않았다.

## 통계처리

반복이 있는 자료의 경우 SAS Proc GLM (SAS Institute, 2008)으로 분산분석 후 처리간 평균 차이의 유의성을 검정한 후, Tukey 검정으로 95% 유의수준에서 평균간 차이를 비교하였다. 반복이 없는 경우 처리 사이에 차이가 없다는 가정 아래 SAS Proc FREQ (SAS Institute, 2008)로 카이제곱검정을 하여 처리 사이 값 차이의 유의성을 분석하였다.

## 결 과

### 종간 교잡

#### 어미세대 교잡을 통한 F1 세대 형성

두 종의 암수를 교차하여 교미시킨 결과와 각 종내 암수간 교

미집단과 비교하였을 때, 교미율은 50% 이상으로 처리 집단들 사이에 유의한 차이가 나타나지 않았다(Table 1). 산란전 기간은 어리팔나방 암컷과 팔나방 수컷이 교미한 경우(C집단)가 종내 암수 교미집단에 비해 유의하게 긴 것으로 나타났고, 산란기간이 팔나방 종내 암컷 교미집단(P집단)보다 유의하게 짧게 나타났다. 이에 관련하여 암컷당 총산란수는 C집단에서 가장 적었다.

F1 세대에서 알 사망률은 모든 집단에서 20% 이하로 교잡 집단들 사이에 유의한 차이가 없었다(Table 1). 알 기간은 C집단의 것이 유의하게 길었고, 유충 기간과 용 기간은 어리팔나방 종내 암수 교미집단(F집단)에서 유의하게 길었다. 용 사망률은 C집단에서 약 10%로 가장 높았으나 처리간에 유의한 차이는

없었다. 우화된 성충의 암수 비율은 팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷이 교미한 H집단에서 암컷 비율이 낮았고, 다른 집단에서는 동등한 수준이었다.

### F1 세대 집단 내 및 집단 간 교잡을 통한 F2 세대 생성

팔나방과 어리팔나방 각각의 암수를 교차 시켜 얻은 두 F1 집단(H와 C집단)의 성충 암수를 집단 내 및 집단 간 암수를 교차하여 교잡시켰을 때, 성충 수명은 CH와 CC집단의 것이 HH와 HC집단의 것들보다 유의하게 길었다. 교미율은 H집단 내 암수를 교미한 HH집단 교미쌍들에서 1쌍이 유충을 생성하여

**Table 1.** F1 offspring production in intra- and inter-specific breedings between *Matsumuraeses phaseoli* (P) and *M. falcana* (F)

Characteristics	Intra-specific and inter-specific breeding pairs between parents			
	P (P ♀ × P ♂)	H (P ♀ × F ♂)	C (F ♀ × P ♂)	F (F ♀ × F ♂)
Trial pair No. for parent mating	30	12	19	30
Mating rate (%) <sup>a</sup>	73.3	58.3	68.4	63.3
Pre-oviposition period (day) <sup>b</sup>	4.5 ± 1.7 b	5.6 ± 1.6 ab	7.6 ± 2.9 a	4.6 ± 1.6 b
Oviposition period (day) <sup>c</sup>	10.2 ± 5.2 a	9.3 ± 2.9 ab	4.9 ± 3.7 b	8.3 ± 4.4 ab
Fecundity/female <sup>d</sup>	261 ± 157 a	260 ± 95 a	88 ± 78 b	157 ± 83 ab
F1 egg period (day) <sup>e</sup>	3.6 ± 0.4 b	4.1 ± 0.2 ab	4.6 ± 0.7 a	4.4 ± 0.6 a
F1 egg mortality (%) <sup>f</sup>	15.8 ± 17.5 a	15.2 ± 4.7 a	18.3 ± 22.5 a	16.7 ± 14.2 a
F1 larval period (day) <sup>g</sup>	16.5 ± 1.3 c	17.0 ± 1.7 bc	17.4 ± 2.1 b	18.2 ± 2.7 a
	(n = 91)	(n = 393)	(n = 312)	(n = 48)
F1 pupal period (day) <sup>h</sup>	9.9 ± 0.7 c	10.5 ± 0.9 b	10.4 ± 0.9 b	10.8 ± 1.3 a
	(n = 89)	(n = 377)	(n = 280)	(n = 46)
F1 pupal mortality (%) <sup>i</sup>	2.2	4.1	10.3	4.2
F1 sex ratio (female : male)	0.93 : 1 (43 : 46)	0.68 : 1 (152 : 225)	0.91:1 (133 : 146)	0.92:1 (22 : 24)
$\chi^2$ value of sex ratio (P)	0.101 (0.8323)	14.135 (0.0002)	0.606 (0.4726)	0.087 (0.8830)

<sup>a</sup> $\chi^2 = 1.90$  ( $P = 0.5920$ ); <sup>b</sup> $F_{3,57} = 8.06$  ( $P = 0.0001$ ); <sup>c</sup> $F_{3,57} = 3.95$  ( $P = 0.0126$ ); <sup>d</sup> $F_{3,57} = 7.44$  ( $P = 0.0003$ ); <sup>e</sup> $F_{3,45} = 3.60$  ( $P = 0.0205$ ); <sup>f</sup> $F_{3,45} = 0.06$  ( $P = 0.9791$ ); <sup>g</sup> $F_{3,840} = 11.01$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>h</sup> $F_{3,788} = 12.88$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>i</sup> $\chi^2 = 7.16$  ( $P = 0.0670$ ).

**Table 2.** F2 offspring production in intra- and inter-colony breedings using F1 hybrids of *M. phaseoli* and *M. falcana*

Characteristics	Crossing pairs between F1 colonies			
	HH (H ♀ × H ♂)	HC (H ♀ × C ♂)	CH (C ♀ × H ♂)	CC (C ♀ × C ♂)
Trial pair No. for F1 mating	38	28	32	37
Adult longevity (day) <sup>a</sup>	15.3 ± 6.7 b	15.7 ± 5.9 b	21.3 ± 6.3 a	23.0 ± 8.0 a
Mating rate (%) (No. of mated pair) <sup>b</sup>	2.6 (1)	10.7 (3)	75.0 (24)	86.5 (32)
F2 pupa No. per F1 mated pair <sup>c</sup>	0.0	6.7	24.7	27.0
F2 pupal mortality (%) <sup>d</sup>	-	10.0	8.6	11.2
F2 sex ratio (female : male)	-	17 : 1	0.79 : 1	0.92 : 1
Total number of F2 adults (female : male)	0	18 (17 : 1)	541 (238 : 303)	767 (368 : 399)
$\chi^2$ value of sex ratio (P)		14.22 (0.0001)	7.81 (0.0059)	1.25 (0.2787)

<sup>a</sup> $F_{3,264} = 22.41$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>b</sup> $\chi^2 = 127.91$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>c</sup> $\chi^2 = 36.39$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>d</sup> $\chi^2 = 0.34$  ( $P = 0.8433$ )

2.6% 교미율을 나타냈다(Table 2). 그러나 이들 유충들은 용화하지 못하고 모두 사망하였다. H집단 암컷과 C집단 수컷을 교미시킨 HC집단에서는 3쌍의 교미쌍에서 유충을 만들어내 10.7% 교미율을 나타냈으나 이 중 2쌍에서 나온 유충은 모두 용화전에 사망하였고, 1쌍에서 나온 유충 중에 20마리만 용화하여 교미쌍당 약 6.7마리 용을 생성하였다. 이 중 18마리가 우화하였으나 1마리만이 수컷으로 심한 암컷 편향 성비를 보였다. C집단 암컷과 H집단 수컷을 교미시킨 집단(CH)에서는 75%의 교미율을 보이면서 다음 세대 유충을 생성했고 교미쌍당 약 25마리의 용을 생성하였다. 우화한 암수 성비는 암컷이 약간 적은 편으로 나타났다. C집단 내 암수를 교미시킨 CC집단에서는 86.5%의 교미율로 유충을 생성했고, 교미쌍당 약 27마리 용을 생성하였으며, 우화 성충의 암수 비율은 차이가 없었다. 교미쌍을 생성한 세 집단의 용 사망률은 교잡 집단 간에 유의한 차이가 없었다.

## F2 세대 집단 내 교잡을 통한 F3 세대 생성

앞의 F2 세대로 우화한 HC집단 성충들(17마리 암컷과 1마리 수컷)에 대해서는 교미 시도가 불가능하여 F3 세대를 생산하지 못했다. CH집단 암수 교미에서는 시도된 10쌍 중 1쌍이 교미에 성공하여 F3 세대 유충을 생성하였다. CC집단 내 암수 교미에서는 10쌍 중 4쌍이 교미에 성공하여 F3 세대 유충을 생성하였다(Table 3).

## 역교잡

### 종간교잡 F1 세대와 어미세대 교잡을 통한 역교잡 F1 세대 생성

종간교잡으로 생성된 F1 세대인 H와 C집단의 암수 각각을 어미세대인 팔나방(P)과 어리팔나방(F)의 암수와 각각 교차 교미

**Table 3.** F3 offspring production in intra-colony breedings using F2 hybrids between *Matsumuraeses phaseoli* and *M. falcana*

Characteristics	Inbreeding between F2 colonies	
	CH × CH	CC × CC
Trial pair No. for F2 mating	10	10
Mating rate (%) <sup>a</sup>	10.0	40.0

<sup>a</sup> $\chi^2 = 18.00$  ( $P < 0.0001$ )

**Table 4.** BCF1 offspring production in backcrossings between hybrids of *Matsumuraeses phaseoli* and *M. falcana* and their parents

Characteristics	Mating colony for backcrossing							
	HP (H♀ × P♂)	HF (H♀ × F♂)	PH (P♀ × H♂)	FH (F♀ × H♂)	PC (P♀ × C♂)	CP (C♀ × P♂)	CF (C♀ × F♂)	FC (F♀ × C♂)
Trial pair No. for backcrossing	15	15	15	15	15	15	15	15
Mating rate (%) (No. of mated pair) <sup>a</sup>	0.0 (0)	0.0 (0)	86.7 (13)	73.3 (11)	93.3 (14)	86.7 (13)	80.0 (12)	60.0 (9)
BCF1 pupa No. per mated pair <sup>b</sup>	-	-	34.1 ± 27.6 ab	12.1 ± 10.1 b	41.6 ± 21.5 a	42.2 ± 29.0 a	19.2 ± 14.3 ab	23.9 ± 18.0 ab
BCF1 sex ratio (female : male)	-	-	1.02 : 1	0.93 : 1	0.94 : 1	0.93 : 1	0.81 : 1	1.09 : 1
Total number of adults (female : male)	-	-	(224 : 219)	(64 : 69)	(282 : 300)	(264 : 284)	(103 : 127)	(112 : 103)
$\chi^2$ value of sex ratio ( $P$ )	-	-	0.06 (0.8493)	0.19 (0.7289)	0.56 (0.4810)	0.73 (0.4170)	2.50 (0.1292)	0.38 (0.5854)

<sup>a</sup> $\chi^2 = 171.9$  ( $P < 0.0001$ ); <sup>b</sup> $F_{5,66} = 3.91$  ( $P = 0.0036$ )

**Table 5.** BCF2 offspring production in intra-colony breedings using BCF1 colonies

Characteristics	BCF1 inbreeding colony					
	PH × PH	FH × FH	PC × PC	CP × CP	CF × CF	FC × FC
Trial pair No. for BCF1 inbreeding	13	10	13	12	11	9
Mating rate (%) (No. of mated pair) <sup>a</sup>	53.8 (7)	70.0 (7)	38.5 (5)	66.7 (8)	54.5 (6)	100.0 (9)

<sup>a</sup> $\chi^2 = 34.17$  ( $P < 0.0001$ )

시켰을 때, H집단 암컷과 팔나방 수컷이 교잡된 HP집단과 H집단 암컷과 어리팔나방 수컷이 교잡된 HF집단의 암컷들은 전혀 산란하지 않았다. 그러나 다른 여섯 조합들(PH, FH, PC, CP, CF, FC)에서는 60% 이상의 교미율을 보이면서 다음 세대 자손들이 생성되었다. 이들 집단에서 우화된 역교잡 F1 세대 성충들의 성비는 모두 암수 사이에 유의한 차이가 나타나지 않았다(Table 4).

### 역교잡 F1 세대 집단 내 교잡을 통한 역교잡 F2 세대 생성

성충이 생성된 여섯 집단 각각 집단 내에서 앞 세대에 처리된 교미쌍별로 후손을 자가 교배를 시켰을 때, 처리간 교미율에서 유의한 차이는 생겼으나 최소 38.5%의 교미율을 보이면서 모든 집단에서 많은 수의 유충이 생성되었다(Table 5).

## 고찰

중간 교잡 집단에서, 어리팔나방 암컷과 팔나방 수컷 교잡에서 F1 잡종세대의 암컷당 산란력이 유의하게 적었거나 용 사망률이 높은 결과가 나타났다. 또 팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷 교잡집단의 F1 세대 성충의 성비에서 암컷 비율이 어느 정도 적은 것으로 나타났다(Table 1). 이 결과들은 접합후 생식격리 원인으로 F1 잡종세대의 생명력 저하에 해당될 수 있다(Dobzhansky, 1970). 그러나 이런 차이들이 극단적인 값이 아니었고 다음 세대 실험에 사용할 수 있는 충분한 F1 세대를 생산하였기 때문에 적어도 어미세대인 두 종의 교잡에서 F1 잡종세대가 생성되는 데는 장벽이 높지 않은 것으로 판단되었다. 그러나 F1 잡종세대를 이용하여 집단 내 혹은 집단 간 교잡을 시켰을 경우, 어미세대에서 팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷 사이 교잡으로 생성된 집단의 암컷이 교미된 두 개 집단(HH와 HC), 즉 팔나방을 모계로 하여 만들어진 집단은 F2 세대를 거의 생산하지 못하는 교잡 불일치성을 보였다(Table 2). 즉, HH 교잡집단은 총 38 개의 교미쌍 중에서 단 하나의 교미쌍에서 6 마리의 유충이 생성되었으나, 전부 용화하지 못했고, HC집단은 F2 세대 성충이 총 28 개의 교미쌍 중에서 세 교미쌍에서만 18 마리가 생성되었으나 성비가 극단적으로 편향되어 다음 세대 교잡을 성공시킬 수 없었다. 그러나 어리팔나방이 모계로 생성된 F1 잡종 집단은 F2 세대 자손을 성공적으로 생성시킬 수 있었고, 이 F2 세대의 집단 내 교잡으로 F3 세대 유충을 생성시킬 수 있었다(Table 2, 3). 유사한 현상이 역교배에서도 발생되었는데, 팔나방 암컷이 모계로 생성된 F1 잡종세대(H 집단)의 암컷은 어미세대인 팔나방이나 어리팔나방 수컷과의 역교잡에서 역교잡 F1 후대 유충을 전혀 생성하지 못했고, 다른 경우의 여섯 집

단은 모두 성공적으로 후대를 생성하였다(Table 4, 5). 이상의 결과는 두 종간의 F1 잡종 집단 중의 하나인 H 집단 암컷이 어미세대 혹은 같은 F1 세대 다른 집단과 교미 자체가 불가능하거나, 교미를 하여 일부 유충이 생성되었어도 이후 생명력이 없어지는 것을 나타냈다. 이는 접합후 생식격리 중 F1세대의 불임에 해당한다(Dobzhansky, 1970). 따라서 본 연구에서 교잡 집단 사이에 발육특성이 후대 잡종 생성에 구체적으로 미친 영향이 어떤 것인지 혹은 생명력이 있던 잡종세대를 세대를 거듭하여 유지할 수 있는지를 확인하지 않았으나, 적어도 팔나방과 어리팔나방이 교잡되어 형성될 수 있는 잡종세대 일부에서 세대를 이어가는 것이 반드시 실패할 것이 확인되었다. 즉 팔나방과 어리팔나방이 접합후 생식격리가 부분적으로 발생할 수 있는 결과를 나타냈다.

팔나방 암컷과 어리팔나방 수컷의 F1 잡종 암컷이 불임을 나타내는 경우는, ‘두 다른 동물종의 F1 잡종에서 한 성이 없거나, 드물거나, 불임일 때, 그 성은 이형접합성이다’라는 Haldane 규칙(Haldane, 1922)을 따르는 것으로 추정되었다. 널리 알려진 바와 같이 많은 나비목 곤충은 ZW/ZZ 혹은 ZO/ZZ의 성염색체를 갖고 암컷 성염색체가 이형접합성인데, 본 연구의 *Matsumuraes*속 곤충들은 같은 애기말미나방아과(Olethreutinae) 애기말미나방족(Laspeyresini)에 속한 복숭아순나방(*Grapholita molesta*)과 *G. funebrana*, *Cydia pomonella*에서 증명된 것처럼 성염색체가 암컷이 ZW형인 이형접합체로 추정된다(Fuková et al., 2005; Šichová et al., 2013). 이 Haldane 규칙을 따르는 방식으로 국내에도 동소종으로 존재할 수 있는 담배나방(*Helicoverpa assulta*)과 왕담배나방(*H. armigera*) (밤나방과)의 중간교잡에서 잡종세대의 한쪽 성이 완전히 소실되거나 역교잡세대가 편향된 성비를 보는 경우가 보고되었다(Wang and Dong, 2001).

잡종세대 H 집단 암컷이 불임화되는 것은, ‘암컷 성염색체가 Z와 W인 서로 다른 성격의 염색체를 갖는 경우 중간 생식격리를 유지하는 메커니즘으로 작용할 수 있다’라는 가설(Centofante et al., 2003)에 따라, H 집단 암컷이 차세대를 형성하는 감수분열 분열 과정에서 염색체 불일치로 인해 생식세포 형성에 문제가 일어나기 때문으로 추정될 수 있다. 정확한 메커니즘 해명을 위해서는 향후 표현형들에 대한 구체적 분석에 더해 세포와 기관 혹은 유전체 수준에서 관여할 수 있는 여러 요인에 대해 자세히 연구될 필요성이 있다.

별도로, 본 연구에 이어 두 종의 접합전 생식격리의 불완전성에 대한 실험 결과를 보고할 예정으로, 본 연구의 접합후 생식격리 결과와 함께 두 종의 생식격리 메커니즘에 대해 고찰할 것이다.

## 사 사

본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ01311602)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

## Literature Cited

- Byun, B.K., Bae, Y.S., Park, K.T., 1998. Illustrated catalogue of Tortricidae in Korea (Lepidoptera), Insects of Korea, series 2, KRIBS&CIS, Chunchon.
- Byun, B.-K., Park, K.-T., Park, Y.-M., 2005. Review of Genus *Matsumuraeses* Issiki (Lepidoptera, Tortricidae) with discovery of *M. falcana* (Walsingham) in Korea. *J. Asia-Pacific Entomol.* 8, 117-122.
- Centofante, L., Bertollo, L.A.C., Buckup, P.A., Moreira-Filho, O., 2003. Chromosomal divergence and maintenance of sympatric *Characidium* fish species (Crenuchidae, Characidiinae). *Hereditas* 138, 213-218.
- Cho, J.R., Choi, K.S., Jung, J.K., Park, J.H., Seo, B.Y., 2007. Development of sex pheromone trap for monitoring *Matsumuraeses falcana* (Walshingham) (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Asia-Pacific Entomol.* 10, 345-349.
- Cho, J.R., Jung, J.K., Yang, C.Y., Seo, B.Y., Yum, K.H., 2013. Eclosion and mating behavior of *Matsumuraeses phaseoli* (Matsumura) (Lepidoptera: Tortricidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 52, 249-253.
- Dobzhansky, T., 1970. Genetics of the evolutionary process, Columbia University Press, New-York.
- Fuková, I., Nguyen, P., Marec, F., 2005. Codling moth cytogenetics: karyotype, chromosomal location of rDNA, and molecular differentiation of sex chromosomes. *Genome* 48, 1083-1092.
- Haldane, J.B.S., 1922. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J. Gen.* 12, 101-109.
- Heo, H.J., Son, Y.R., Seo, B.Y., Jung, J.K., Kim, Y., 2009. A molecular marker discriminating the soybean podworm, *Matsumuraeses phaseoli* and the podborer, *M. falcana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 48, 547-551.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Park, J.H., Moon, J.K., Choi, B.S., Lee, Y.H., 2007. Developmental characteristics of soybean podworm, *Matsumuraeses phaseoli* (Lepidoptera: Tortricidae) and legume podborer, *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Pyralidae) on semisynthetic artificial diets. *Korean J. Appl. Entomol.* 46, 393-399.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Cho, J.-R., Kwon, Y.-H., Kim, G.-H., 2009. Occurrence of lepidopteran insect pests and injury aspects in adzuki bean fields. *Korean J. Appl. Entomol.* 48, 29-35.
- Jung, J.K., Seo, B.Y., Kim, Y., Lee, S.-W., 2016. Can *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae) over-winter in Suwon Area? *Korean J. Appl. Entomol.* 55, 439-444.
- Kobayashi, T., Oku, T., 1980. Sampling lepidopterous pod borers on soybean, in: Kogan, M., Herzog, D.C.(Eds.), Sampling methods in soybean entomology. Springer-Verlag, New York, pp.422-437.
- Mayr, E., 1996. What is a species, and what is not? *Philos. Sci.* 63, 262-277.
- Oku, T., Miyahara, Y., Fujimura, T., Toki, A., 1983. Preliminary note on *Matsumuraeses* species (Lepidoptera, Tortricidae) injuring soybeans in Tohoku district. *Jap. J. Appl. Ent. Zool.* 27, 28-34.
- SAS Institute, 2008. SAS OnlineDoc. version 9.1.3. SAS Institute, Cary NC.
- Seo, B.Y., Jung, J.K., Cho, J.R., Kim, Y., Park, C.G., 2012. A PCR method to distinguish *Matsumuraeses phaseoli* from *M. falcana* based on the difference of nucleotide sequence in the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I. *Korean J. Appl. Entomol.* 51, 365-370.
- Šichová, J., Nguyen, P., Daliková, M., Marec, F., 2013. Chromosomal evolution in tortricid moths: Conserved karyotypes with diverged features. *PLoS One* 8, e64520.
- Wakamura, S., 1985. Identification of sex-pheromone components of the podborer, *Matsumuraeses falcana* (Walshingham) (Lepidoptera: Tortricidae). *Appl. Ent. Zool.* 20, 189-198.
- Wakamura, S., Kegasawa, K., 1986. Sex pheromone of the podborer, *Matsumuraeses falcana* (Walshingham) (Lepidoptera: Tortricidae): Activity of the third component, (*E,Z*)-7,9-dodecadienyl acetate, and 3-component formulation. *Appl. Ent. Zool.* 21, 334-339.
- Wang, C.Z., Dong, J.F., 2001. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chin. Sci. Bull.* 46, 489-491.
- Yum, K.H., 2010. Identification of sex pheromone of the soybean podworm, *Matsumuraeses phaseoli* Matsumura (Lepidoptera: Tortricidae). MS Thesis, Chungnam National University, Daejeon.