

수원 지방에서 조명나방 휴면과 발생 세대수 및 휴면유도에 대한 유충의 민감성

김은영^{1,3} · 김이현¹ · 서보윤² · 김용균³ · 박창규⁴ · 정진교^{1*}

¹국립식량과학원 재배환경과, ²국립농업과학원 작물보호과, ³안동대학교 식물의학과, ⁴국립한국농수산대학 산업곤충과

Diapause and Voltinism in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) in Suwon, and Larval Instar Sensitivity to Diapause Induction

Eun Young Kim^{1,3}, I Hyeon Kim¹, Bo Yoon Seo², Yonggyun Kim³, Chang-Gyu Park⁴ and Jin Kyo Jung^{1*}

¹Crop Cultivation and Environment Research Division, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Suwon 16429, Korea

²Crop Protection Division, National Institute of Agricultural Sciences, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea

³Department of Plant Medicals, Andong National University, Andong 36729, Korea

⁴Department of Industrial Entomology, Korea National College of Agriculture and Fisheries, Jeonju 54874, Korea

ABSTRACT: The diapause induction season in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) was estimated in Suwon. Three batches of adult generations were observed, the first one from early May to early July, the second from early or mid-July to early or mid-August, and the third from mid-August to October. In outdoor larval rearing, colony rearing occurring from mid-July to mid-August produced both non-overwintering and overwintering larvae, whereas late-reared colonies produced only overwintering larvae. Larvae collected during July and August in maize fields produced both non-overwintering and overwintering larvae, whereas late-collected larvae produced only overwintering larvae. The results indicated that *O. furnacalis* has a bi- or trivoltine complex life cycle in this area. In the laboratory, when larvae of all instars within 9 h after molting were first treated to a diapause induction condition (11:13 h = light:dark photoperiod and 20°C), almost all larvae were induced to diapause. However, when similar treatments were conducted age-specifically for the 5th instar larvae, diapause induction rates in 3- and 4-day-old larvae of the 5th instar decreased. In contrast, when larvae were subjected to the diapause induction treatment only during the periods from the hatching stage to the 2nd, 3rd, and 4th instar, almost all larvae were not induced to diapause. The results suggest that the early age of the 5th larval instar is the last stage for sensitivity to diapause induction stimuli. In the diapause-induced larvae, hemolymph trehalose content increased and body supercooling points dropped, compared with those in non-diapause larvae.

Key words: *Ostrinia furnacalis*, Annual generation number, Diapause induction season, Sensitive stage, Hemolymph trehalose

초록: 수원 지방에서 조명나방(*Ostrinia furnacalis*)(나비목: 포충나방과) 성충 발생횟수와 유충 휴면이 유도되는 시기를 분석하였다. 성충은 일년에 3회 발생 하였는데, 1회기는 5월 초부터 7월 초까지, 2회기는 7월 초중순부터 8월 초중순까지, 3회기는 8월 중순부터 10월까지이었다. 7월 말부터 8월 중순 사이에 갓부화 유충을 야외에서 사육하기 시작하였을 때, 그 해와 이듬해 융화한 개체들이 같이 발생하였다. 이후 사육된 집단에서는 모두 월동 유충들만 출현하였다. 야외에서 7월과 8월 중 채집된 유충들에서는 월동하거나 월동하지 않는 개체들이 같이 발생하였고, 이후 채집된 개체들에서는 모두 월동하는 개체들만 나타났다. 이 결과들은 수원에서 조명나방은 연중 2세대와 3세대를 경과하는 개체들이 같이 발생하는 복합 생활사를 갖는 것을 보였다. 실험실에서, 조명나방 유충을 영기별로 탈피 직후(9시간 이내)에 휴면유도 조건(11:13 시간 = 명:암 광주기, 20°C)에 처음 처리하였을 때, 거의 모든 유충들에서 휴면이 유도되었다. 유사한 처리를 5령으로 탈피한 유충 나이별로 적용하였을 때, 5령 3일과 4일 나이의 유충에 대한 처리에서는 휴면유도율이 감소하였다. 한편 알에서 갓 부화했을 때부터 휴면유도 조건에서 사육하던 유충들을 3령, 4령, 5령 탈피 직후에 비휴면 조건으로 옮겼을 때, 거의 대부분의 유충들은 휴면에 유도되지 않았다. 그 결과로부터 5령 초기 나이의 유충들이 휴면유도 자극에 반응하는 최종 단계라고 추정되었다. 비휴면 유충들에 비해, 휴면이 유도된 유충들에서는 혈림프 내 트레할로스 함량이 증가하였고, 몸체 과냉각점이 낮아졌다.

검색어: 조명나방, 발생 세대수, 휴면유도 시기, 민감 단계, 혈림프 트레할로스

*Corresponding author: jungjk@korea.kr

Received April 29 2020; Revised June 2 2020

Accepted July 23 2020

많은 곤충들은 계절 변화에 따른 발육 저해 환경 - 발육영점 이하의 온도, 먹이 고갈, 건조, 과습 등 - 에 처해질 때 다가올 환경 변화를 미리 감지하여 발육을 정지하는 휴면 현상을 보인다 (Tauber et al., 1986; Danks, 1987). 온대와 한대지역에 서식하는 곤충들은 겨울철에 발육을 정지하는 동면을 하는데, 이 과정 중 영하 온도에서도 생존할 수 있게 체내에 동결보호제를 증가시켜 내한성을 나타낸다(Storey and Storey, 2012). 따라서 이런 지역에서는 동면하는 곤충의 내한성은 휴면과 동반하여 나타난다(Denlinger, 1991). 휴면이 정지된 현상이 아닌 연속되는 과정으로 이해되면서, 휴면 기간과 그 전후를 순서대로 휴면전(pre-diapause) 단계와 휴면 단계, 휴면후(post-diapause) 단계로 구분되어 왔다(Košťál, 2006). 휴면전 단계는 유도 단계와 준비 단계로 더 세분되었는데, 가장 처음 시작하는 휴면유도 단계는 환경의 표시자극이 임계값에 도달할 때 개체의 직접적인 발육에서 휴면상태로 전환을 유도하는 단계이다. 이 단계는 유전적으로 결정된 특정한 단계이고, 표시자극에 반응하여 환경에 나빠지기 전에 미리 발생한다. 따라서 휴면유도 단계와 휴면 단계는 동일한 발육단계가 아닐 수 있다. 표시자극으로는 광주기, 열주기, 식물체로부터의 정보통신물질(allelochemicals) 등이 있는데, 광주기가 가장 많이 연구되어 있다(Tauber et al., 1986). 광주기에 의한 휴면유도가 지배적인 곤충종의 경우, 특정 휴면유도 단계에서 개체군의 반이 휴면에 들어갈 때의 감응하는 일장이 임계일장(critical photoperiod)이다(Tauber et al., 1986). 그러나 온도와 습도 등의 다른 요인은 휴면 강도를 변동시킬 수 있다(Gill et al., 2017). 해충 방제에서 휴면 연구는 토착해충의 휴면 성질을 이해하고, 개체군 동태를 모델링하며 해충 관리 방법을 구상하는데 필요하다(Denlinger, 2008).

조명나방(*Ostrinia furnacalis*)(나비목: 포충나방과)은 옥수수(*Zea mays*)(벼목: 벼과)의 주 해충으로 우리나라를 포함한 아시아와 오세아니아 대륙에 열대지역부터 온대지역까지 분포한다(Mutuura and Munroe, 1970; Bae, 2001). 열대지역에서는 연중 휴면 없이 9~12회 세대가 겹쳐 나타나지만, 월동기간을 갖는 고위도에서는 지역에 따라 1~6회 발생하여, 위도와 기후에 따라 연중 발생횟수가 다르다(Saito and Oku, 1985; Nafus and Schreiner, 1991; Xiao et al., 2016). 국내에서는 경기도 수원과 강원도 춘천과 평창의 옥수수포장에서 실시한 유인등 트랩 조사에서 연중 3회 발생하고, 1세대와 2세대 유충이 옥수수 잎과 줄기, 열매를 가해하는 것이 보고되었다(Lee et al., 1980). 조명나방은 옥수수 줄기 잔재물 안에서 말령 유충태로 월동한 후 이듬해 늦봄과 초여름에 걸쳐 용화하고 우화한다(Lee et al., 1980; Park et al., 2017). 온대 지역에서 조명나방 말령 유충의 휴면유도에 중요한 표시자극은 14시간 이하의 임계 일장시간이고, 이는 온도에 따라 범위가 다르다고 알려져 있다(Gong et

al., 1984; Yang et al., 2014). 이 휴면유도에 필요한 임계 일장은 지역 개체군에 따라 다른데, 고위도지역이 저위도지역보다 긴 경향으로, 이들 지역개체군의 형질은 유전된다(Guo et al., 2013; Huang et al., 2013). 이 휴면유도 조건에 민감한 조명나방 발육단계를 3령 유충으로 추정하기도 하였다(Yang et al., 2014). 이런 조명나방에서의 휴면유도는 겨울이 닳치기 전에 만나는 환경조건에 의해 비롯되는데, 조명나방이 발생하는 시기의 세대에 따라 일부 혹은 전체의 개체가 휴면에 유도될 수 있다. 따라서 관찰되는 발생세대수와 실제 발생하는 세대수가 다른데, 예를 들면 연중 2번의 발생횟수를 보이는 지역에서 실제로는 1번의 발생횟수를 갖는 집단들이 포함되어 있고, 그들의 비율도 해에 따라 달라진다(Saito and Oku, 1985; Lu et al., 1995). 조명나방 유충은 월동 중 내한성 기작으로 체내 글리세롤을 함량을 증가시키며, 이에 따라 내한성 정도의 한 지표로 사용되는 과냉각점(supercooling point)이 낮아지는데, 이 과냉각점도 지역 개체군에 따라 변이가 있다고 알려져 있다(Bale, 1996; Goto et al., 2001; Xie et al., 2015). 한편, 유럽과 아메리카 대륙에서 옥수수의 주요 해충이면서 조명나방과 동속종인 *O. nubilalis*에 대해서는 휴면유도와 동면 중 내한성에 관해 일찍부터 여러 연구가 행해져 왔다. 이 곤충은 조명나방과 유사하게, 위도에 따라 발생횟수의 차이가 있고 세대에 따라 휴면 비율이 다르며(Brindley and Dicke, 1963), 휴면유도 여부는 일장주기와 열주기에 의해 밀접하게 관련되어 있다고(Beck and Hanec, 1960; Beck, 1985) 알려져 있다. 또 휴면유도 조건을 감지하는 유충의 발육단계는 알려져 있지 않으나 늦어도 5령 탈피 후 1일째까지 휴면유도 조건을 받아야 하고(Mutchmor and Beckel, 1959), 동면 중 체내 글리세롤과 트레할로스 함량의 증가(Kojić et al., 2018) 등의 속성들이 밝혀져 왔다.

국내에서는 조명나방이 월동하는 시기와 휴면조건을 감응하는 시기를 포함한 휴면 특성에 대해 구체적으로 연구된 적은 아직 없다. 이에 본 연구에서는, 수원 지방에서 시기별로 야외에서 유충의 발육과정을 관찰하여 조명나방 유충이 휴면조건을 받는 시기를 추정하였고, 발생세대별 휴면유도 비율을 분석하였다. 또, 휴면유도 조건에 대한 유충 영기별 반응을 조사하여 휴면유도에 민감한 영기를 추정하였다. 이와 함께 휴면이 유도된 유충의 혈림프 당 함량과 과냉각점을 비교하였다.

재료 및 방법

실험곤충

조명나방 실험실 집단은 수원 지방 옥수수포장(37°16'N, 126°59'E)에서 채집된 유충들을 곤충사육실(25 ± 1°C, light:dark

hour = 15L:9D, 60 ± 10% RH)에서 인공사료(Jung et al., 2005)를 먹이면서 약 20년 동안 누대사육하며 유지한 집단이다. 단 1-3년 간격으로 수원을 포함하여 강원도 홍천(37°53'N 128°02'E)이나 충북 괴산(36°49'N 127°56'E)에서 채집된 개체들을 일부 섞으면서 집단을 유지하였기 때문에, 지역적으로 순수하게 분리된 계통은 아니었다. 야외 및 실내 사육실험에 사용된 유충들은 실험실 집단에서 해당되는 단계를 선택하여 인공사료를 먹이면서 해당 조건에 적응시켰다.

본문에서 조명나방 유충의 마지막 영기를 지칭하는 용어에 대해 말령 혹은 5령이 사용되었는데, 이는 유충 영기 수의 복잡성 때문이었다. 조명나방 유충은 5령까지 경과하는 비율이 높으나, 온도 조건에 따라 최대 8령까지 탈피하는 개체변이가 관찰되는 경우도 있었다(Jung, J.K., unpublished observation). 본 실험에서 5령 이후의 영기 탈피를 정확하게 관찰하지 않았기 때문에, 5령을 기준으로 실험에 들어간 경우에 5령을 기준으로 표현하고, 5령을 포함한 용화전 마지막 영기를 지칭하는 경우에는 말령으로 표현하였다.

연중 성충 발생 조사

조명나방의 연중 발생 세대수를 짐작하고 세대별 발생 기간을 추정하기 위해 몇 해의 연중 성충 밀도변동 양상을 분석하였다. 성충 발생 양상은 성페로몬트랩과 유인등을 이용하여 조사하였다. 트랩 조사는 모두 수원 소재의 식량과학원 옥수수 포장(37°16'N, 126°59'E)에서 수행하였다. 성페로몬트랩 조사는 Park et al. (2017)의 방법과 같이 날개형 끈끈이 트랩에 성페로몬미끼(Boo and Park, 1998)를 설치하여 2004, 2006, 2009, 2015, 2017년에 수행하였다. 유인등 트랩 조사는 수은전구(200W)를 장착한 편넬트랩을 이용하여 2006년에 수행하였다. 포장 당 트랩을 2~3개 설치하여, 2004년과 2015년은 대부분 2일 간격으로 조사하였고, 다른 3개 연도는 대체로 1일 간격으로 조사하였다. 조사된 성충수를 1일당 트랩당 포획수로 환산하여 밀도를 나타내었다.

야외 유충 사육

실험실 집단의 갓부화한 조명나방 유충을 2007년에는 5월 28일부터 9월 28일까지 불규칙한 간격으로 11회, 2009년에는 8월 11일부터 10월 31일까지 12회 야외에서 우화될 때까지 사육하였다. 유충에는 부화일부터 개체별로 인공사료를 먹이면서 경기도 수원 소재 국립식량과학원(37°16'N 126°59'E 40ASL) 건물 외부에 설치된 그늘막 아래에서 Park et al. (2017)과 동일

한 방법으로 사육하였다. 사육 집단별로 2007년에는 150마리씩, 2009년에는 100마리씩 사육하였는데, 잃어버린 유충들은 처음 처리한 수에서 제외하고 분석하였다. 용화일과 성충 우화일을 기록하여, 처리 개체 수에 대해 그 해 혹은 이듬해 용화하고 우화한 비율을 산출하였다. 또 전체 용화한 개체 수에 대해 이듬해 용화한 개체 수의 비율로 상대월동률을 계산하였다. 유충과 용, 우화전 기간을 각각 산출하였는데, 월동한 개체들에 대해서는 용화전 기간과 우화전 기간을 이듬해의 1월 1일부터 계산한 Julian일로 표현하였다.

야외 유충 채집

야외에 서식하고 있는 조명나방 유충이 월동에 들어가는 시기를 알기 위해 옥수수 포장에서 옥수수 줄기 안에 있는 조명나방 유충을 며칠 간격으로 채집하였다. 2009년에는 6월 26일부터 11월 10일까지 21회, 2010년에는 7월 1일부터 10월 27일까지 17회, 2011년에는 7월 4일과 8월 2일 2회 채집하였다. 채집된 유충을 야외 그늘막에서 인공사료를 먹이면서 개체별로 사육하였고 용화일과 우화일을 조사하였다. 채집 집단별로 전체 채집 유충 수에 대한 용화율과 월동률을 산출하였고, 채집된 영기별로 용화한 전체 개체 수에 대해 이듬해 용화한 개체 수의 비율로 상대월동률을 산출하였다.

단일과 장일조건 및 20°C와 25°C에서 유충 발육 기간 조사

실험실에서 휴면유도 조건에 조명나방 유충을 처리하였을 때 휴면이 유도되었는지에 대한 판단 기준을 설정하고, 야외에서의 유충 발육시기에 관련된 실험 결과 분석에서 유충 발육기간을 참고하기 위해, 20°C와 25°C의 두 온도와 장일(15L:9D, 16L:8D)과 단일(11L:13D) 조건들을 조합한 몇 환경에서 유충 발육기간을 측정하였다. 갓부화 유충을 개체별로 사육하여 탈피일, 용화일, 우화일을 기록하였고, 유충 영기간과 용기간을 산출하였다. 이 중 15L:9D 광주기에서 20°C와 25°C 조건으로 사육한 집단의 경우에는 사육실 집단으로부터 4령 말기인 개체들을 골라 해당 조건에 두어 사육하면서 5령으로 탈피한 후부터 발육과정을 기록하였고, 말령 기간과 용 기간만 산출하였다.

실내에서 처리하는 휴면유도 조건으로 20°C 온도와 11L:13D 광주기를 설정하였다. 이는 2007년 야외 사육실험에서 마지막 유충 사육일인 9월 28에 갓부화 유충을 사육하였을 때 말령에 이르기까지 한달 정도 걸릴 것이라는 가정 아래, 일몰시간 기준으로 10월 하순의 일장 11시간을 광조건으로 정하고, 9월말 평균온도인 약 20°C를 기준으로 설정한 것이다. 또한 22°C 혹은

25°C에서 11L:13D의 조건이 100% 가깝게 휴면을 유도했던 결과도 참고하였다(Gong et al., 1984; Yang et al., 2014).

휴면유도 실험

휴면유도를 위한 첫 번째 실험으로, 실험곤충 유지집단(장일조건 사육)으로부터 1령부터 5령까지 각각 영기별로 탈피 확인 후 9시간 이내인 개체들을 임의로 선택하여 20°C, 단일조건(11L:13D)으로 옮겨 인공사료와 함께 소형 플라스틱 컵에서 개체별로 사육하였다. 각 영기별 처리구에서 5령으로 탈피하고 나서 평균 약 20~32일 지난 후에 25°C와 장일조건(15L:9D)으로 옮겼다. 이 실험에서 1령부터 4령까지 단일조건으로 처리된 개체들은 한 영기 내에서 단일조건 처리 기간은 같았는데(1령 53일, 2령 45일, 3령 43일, 4령 36일), 개체간 변이 때문에 5령 탈피 후 단일조건을 받은 기간은 평균 20~27일이었다. 5령에서 처음 단일조건을 처리한 집단은 처리기간이 32일이었다. 각 처리에서 용화일과 우화일을 기록하였고, 장일조건으로 이동하기 전 용화율(처리수에 대한 용화수 비율)과 이동 후 용화전 기간, 휴면유도율(이동한 유충의 전체 용화수에서 휴면에 유도된 개체 비율)을 처리 사이에 비교하였다. 영기별로 약 30마리를 처리 하였는데, 발육기간은 전체 처리수 대상으로, 용화율과 휴면유도율은 처리수를 무작위로 3분하여 3반복으로 분석하였다.

두 번째 실험으로, 실험곤충 유지집단으로부터 유충들을 꺼내 4령 말일(5령 탈피 1일전), 5령 탈피 후 4시간 이내, 1일, 2일, 3일, 4일 후의 나이별 개체들을 만들고, 이들을 각각 20°C, 단일조건에 처리하였다. 4령 말일 개체들은 26일(즉 5령 탈피 후 25일) 동안, 다른 나이들은 처리시점부터 25일 동안 처리하였다. 처리기간이 지난 후 25°C, 장일조건으로 옮겨 용화까지 관찰하였다. 나이별로 전체 60~90마리를 처리하였다. 단일조건 처리 중의 말령의 용화전 기간과, 용화율, 장일조건으로 이동한 후의 말령의 용화전 기간과 휴면유도율을 산출하였다.

세 번째 실험으로, 위 두 실험 방식과는 거꾸로 알에서 갓부화한 유충을 20°C, 단일조건에서 사육하고, 3령, 4령, 5령으로 탈피한 후 24시간 이내(각각 부화 후 11일, 17일, 25일)에 25°C, 장일조건으로 이동시켰다. 이동 후 5령 탈피 후 용화전 기간과 휴면유도율을 처리들 사이에 비교하였다.

위 실험들에서 조명나방 유충이 휴면에 유도가 되었는지를 판단하는 지표로 사용된 휴면유도율(diapause induction rate)은 임의의 기준으로 판단된 가상의 값이다. 조명나방 유충 휴면을 특징짓는 외관상 변화(형태와 행동)는 알려져 있지 않아, 여러 보고에서 휴면이 유도되었는가를 판단하는 기준은 말령 유

충 기간이 대조구에 비해 어느 정도 지연 되는가 이었다. 예를 들면, 조명나방 휴면 연구에서, 22°C, 25°C, 28°C 온도에서 여러 일장조건에 처리된 유충집단들에서 해당 온도의 대조구(일장 15L:9D) 유충들이 용화한 이후 14일 될 때까지 용화하지 못한 유충 수의 비율로 휴면유도율을 설정하였거나(Yang et al., 2014), *O. nubilalis*에 대한 한 연구에서는 대조구(16L:8D)에서 용화하는 시점까지 처리구에서 용화하지 못한 유충을 휴면이 유도되었다고 판단하였다(Skopik and Takeda, 1987). 본 연구에서는 휴면유도 온도 조건으로 20°C와 11L:13D 광주기를 사용하였는데, 같은 온도의 대조구로 사용된 장일조건(15L:9D 혹은 16:8D)에서 말령 유충기간은 평균 16~24일이었다. 위 첫 번째와 두 번째 휴면유도 실험에서 단일조건(11L:13D)이 말령 유충에 처리된 기간은 평균 20~32일이었는데, 이 기간은 대조구의 말령 유충기간과 크게 다르지 않았다. 따라서 이 기간을 해당 온도의 장일조건(대조구)에서 말령 발육에 충분한 기간으로 가정하였다. 위 참고한 보고들에서 휴면유도에 처리된 유충들을 해당 조건에 계속 두었던 것과는 달리, 본 연구에서는 휴면유도 조건을 처리한 후에 유충들을 다시 25°C, 장일조건(15L:9D)로 이전하여 사육하였는데, 이 유충들에는 휴면 종료를 유도하는 조건에서 발육을 허용한 상태였다. 본 연구에서는 이런 비휴면 조건에서 14일 이후에 용화하는 개체들을 휴면에 유도된 개체로 판단하였다. 이는 휴면에 한번 유도된 유충들이 조건이 좋아지더라도 바로 발육속도를 회복하지 않고 지연된 발육을 보이는 현상(Skopik and Takeda, 1987)에 따라 결정한 것이었다. 따라서 휴면이 충분히 유도되지 않은 유충들은 발육이 빨라질 것을 가정하였다. 한편, 위의 세 번째 실험에서는 영기별로 단일조건에서 장일 조건으로 이전하였기 때문에, 휴면유도 기준을 위 첫 번째와 두 번째 실험과는 다르게 설정하였다. 우선 25°C 장일조건(15L:9D 혹은 16:8D)에서 말령기간이 8~10일 정도였는데, 이를 참고하여 10일을 대조구 말령 발육기간으로 설정하고, 이후 14일 이후까지(합해 24일) 용화하지 못한 개체들을 휴면에 유도되었다고 설정하였다.

혈림프 글리세롤, 포도당, 트레할로스 함량 분석

휴면유도 두 번째 실험에서 4령 말일과 5령 2일째까지 나이별로 단일조건으로 처리된 유충을 처리 마지막 날(처리 후 25~26일) 혈림프를 채취하여 당과 다가알콜을 분석하였다. 대조구로는 25°C, 장일조건으로 사육된 유충에서 5령 탈피 후 7일 후 유충으로부터 채취한 혈림프를 사용하였다. 유충 복지를 가위로 잘라 내고 흘러나오는 혈림프를 마이크로피펫을 이용하여 채취하였다. 채취된 혈림프를 phenyl thiourea (SIGMA,

USA) 가루를 약간 넣은 1.5 mL 에펜돌프튜브에 담아 보관하였다. 수집한 혈림프를 4°C에서 13,000 rpm 속도로 5분간 원심 분리한 후에 상층액을 당 분석에 이용하였다. 음이온교환수지(Dowex 1×8, 200-400 mesh, HCOO⁻ form, USA)와 양이온교환수지(Dowex 50W×8, 100-200 mesh, H⁺ form, USA), C18 역상수지(200-400 mesh, SIGMA, USA) 컬럼(각 300 μl)을 소형 유리관으로 제작하고 여기에 분리된 혈림프를 흡착시켰다. 증류수를 전개용매로 이용하여 위 컬럼을 차례로 통과시켜 중성 당과 다가알콜을 분리하였다. 분리된 시료를 HPLC (Shimadzu pump LC-6AD, Japan)에서 아미노기컬럼(NH₂ column)(Alltech Prevail carbohydrate ES 5 le, 4.6×250 mm, USA)을 이용하여 75% 아세트나이트릴수용액(flow rate 1 ml/min)을 전개용매로 하여 분리하고 광산란검출기(evaporative light scattering detector)(Alltech® 3300 ELSD, USA)를 이용하여 포함된 당과 다가알콜들을 분석하였다. 표준화합물과 용출시간을 비교하여 분리되는 화합물을 동정하였는데, 글리세롤, 포도당, 트레할로스가 주로 탐지되어 이들 화합물만을 정량하였다. 5마리에서 채취한 혈림프를 합한 것을 한 반복으로, 처리별로 3개 반복으로 분석하였다.

휴면유도 개체의 과냉각점 측정

혈림프 당 분석과 동일한 처리를 받은 유충 몸체의 과냉각점을 측정하였다. 유충 몸에 K형 온도프로브를 테이프로 부착하고, 스티로폼 상자(36.5×31.5×24 cm) 안쪽 중앙에 위치시켰다. 온도센서를 12채널 온도 데이터로거(Lutron, BTM-4208SD, Taiwan)에 연결하고, 스티로폼 상자를 -80°C 초저온냉동고에 넣어 1초 간격으로 온도를 측정하였다. 측정된 온도 자료로부터 온도가 느리게 떨어지는 곡선 도중에 온도가 급격하게 상승하기 시작하는 온도를 과냉각점으로 추출하였다. 처리별로 12마리를 반복하였다.

일장과 온도

일장은 한국천문연구원 천문우주지식정보에서 제공하는 수원 지방의 일출·일몰 시간 자료를 이용하여 구하였는데(KASI website, N.D.), 일출물 시간과 시민박명시간(태양의 중심점이 지평선 아래 6°에 위치할 때부터 일출 직전까지 시간과 일몰 직후부터 태양의 중심점이 지평선 아래 6°에 위치할 때까지의 시간)(여명: 각 해당시간)의 두 기준으로 일장시간을 구하였다. 온도는 국립기상청에서 제공하는 하루 중 시간별 온도를 평균한 값으로 사용하였다(KMA website, N.D.).

통계 처리

처리 사이에 평균값을 비교하는 경우 SAS 프로그램(Version 9.1)의 Proc GLM 함수로 일원분산분석을 한 후, 95% 신뢰수준에서 Tukey 검정으로 평균간 서열을 판정하였다(SAS Institute Inc., 2004).

결과

성충 발생 시기와 발생 세대

수원 지방에서 4년간 성페로몬트랩으로 조사된 조명나방 성충 발생에서 밀도 변동 양상으로 판단하여 1회기 성충의 최대 발생은 5월말 혹은 6월 초중순이었고 대체적으로 7월 10일 이전에 완료되었다(Fig. 1). 2회기는 7월 중에 형성되고 8월 상순 혹은 중순에 끝나는 것으로 보이나 3회기 발생시기와 뚜렷하게 구분되지 않았다. 3회기 성충 발생은 9월 초에 정점을 형성하였고, 2004년 기준으로 10월말까지 발생하였다. 2회기와 3회기의 포획밀도는 1회기에 비해 현저히 낮았다. 2006년의 경우에도 성페로몬트랩 조사에서는 2회기와 3회기 구분이 뚜렷하지 않았고, 발생밀도가 낮았다(Fig. 2). 그러나 같은 해 유인등 트랩을 이용한 조사에서는 2회기와 3회기 성충 밀도는 1회기 밀도와 거의 대등한 수준이었고, 2회기와 3회기가 어느 정도 구분되는 것으로 판단되었다. 유인등에서는 1, 2회기의 경우 발생 피크(50% 누적발생 비율)가 성페로몬트랩 조사보다 약간 늦게 형성되는 것으로 관찰되었다. 이상의 결과에서, 해에 따라 약간의 시기 변이를 보이면서, 공통적으로 수원 지방에서 3번의 성충 발생횟수를 보였다.

야외 인공사육 유충의 발육과 월동태 발생 시기

2007년 야외 그늘막 조건에서 시기별로 갓부화 유충을 사육했을 때, 5월 28일부터 6월 29일 사이에 사육을 시작한 집단의 유충들은 모두 그 해에 용화 및 우화하고 월동에 들어간 개체는 나타나지 않았다(Table 1). 그러나 7월 20일부터 8월 17일 사이 사육이 시작된 집단들에서는 비월동 개체들과 월동개체들이 같이 출현하였고, 월동개체들의 상대비율이 시기가 지남에 따라 증가하였다. 이후 9월 1일부터 28일 사이 사육이 시작된 집단들에서는 모두 월동개체들만 출현하였다. 9월 1일 집단까지는 사육 유충의 용화율은 80% 이상을 보였으나, 9월 14일 집단에서는 약 72%로, 9월 28일 집단에서는 약 17%로 급격히 감소하였다. 2009년에는 8월 11일 사육집단은 약 4% 정도가 그 해

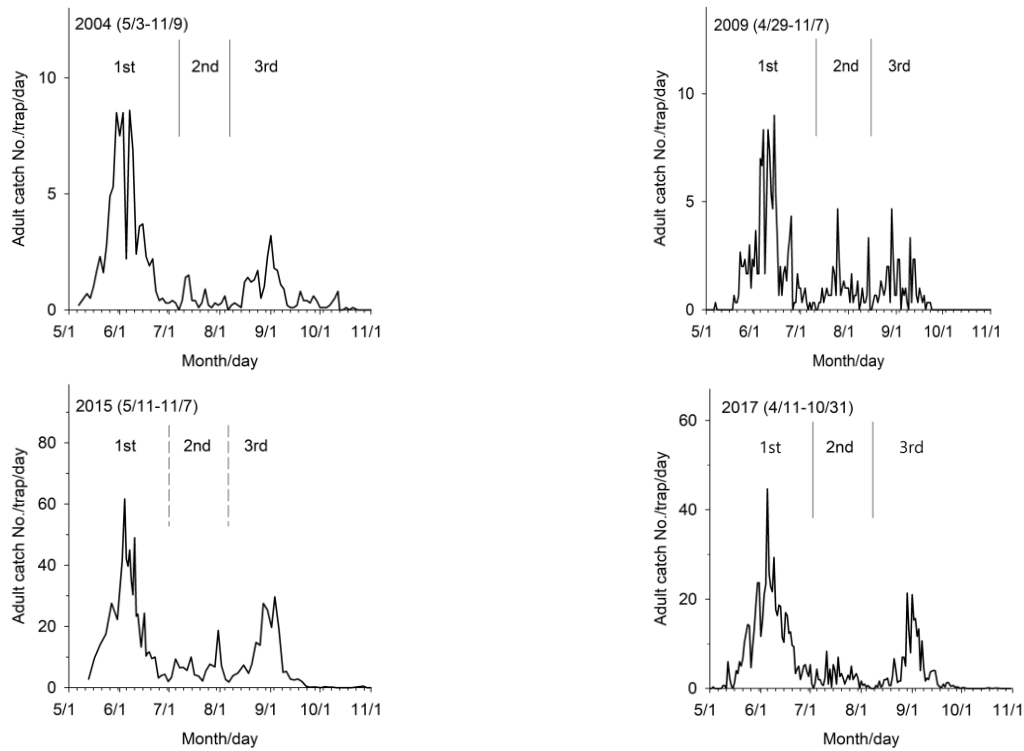


Fig. 1. Adult occurrence patterns in *Ostrinia furnacalis* investigated with sex pheromone traps in 4 years. The trap check intervals were every two days for 2004 and 2015, and every day for 2009 and 2017. The trapping periods and the approximated adult generations are expressed as the ranges in parentheses and the ordinal numbers, respectively in the graphs.

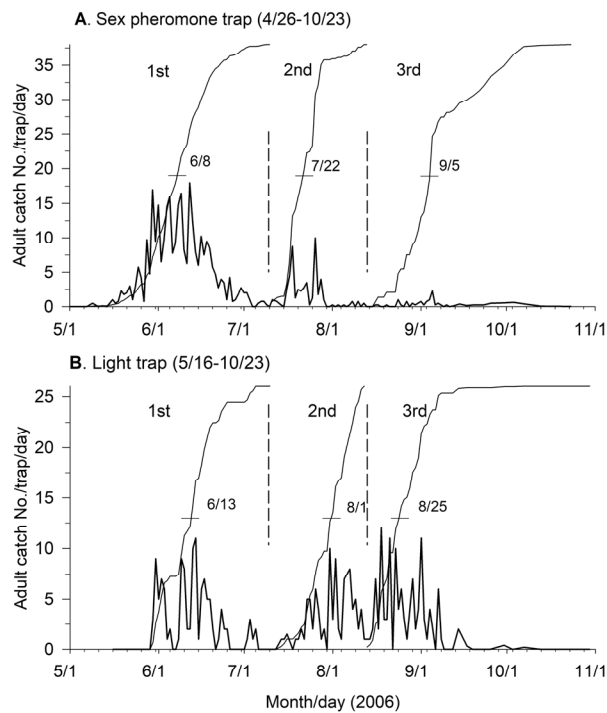


Fig. 2. Adult occurrence patterns in *Ostrinia furnacalis* investigated with a sex pheromone trap (A) and a light trap (B) in 2006. The approximate generations are divided with vertical broken lines on the graphs. The cumulative proportions within every adult generation are expressed, and their 50% occurrence dates were estimated.

Table 1. Survival rates of non-overwintering (NOW) and overwintering (OW) insects and relative overwintering rates (ROWR) in outdoor rearing of *Ostrinia furnacalis* neonate larvae in Suwon, 2007 and 2009

Rearing start date	Treated larval No.	State	Survival rate (%) of each stage (No.)			ROWR ¹ (%)
			Larva (L)	Pupa (P)	L+P	
2007 May 28	127	NOW	92.1 (117)	93.2 (109)	85.8	0.0
Jun. 07	133	NOW	92.7 (122)	96.7 (118)	88.7	0.0
12	127	NOW	87.4 (111)	97.3 (108)	85.0	0.0
19	134	NOW	95.5 (128)	97.7 (125)	93.3	0.0
29	145	NOW	98.6 (143)	97.9 (140)	96.6	0.0
Jul. 20	121	NOW	76.0 (92)	92.4 (85)	70.2	
		OW	6.6 (8)	87.5 (7)	5.8	7.6
Aug. 03	124	NOW	66.9 (83)	95.2 (79)	63.7	
		OW	25.8 (32)	81.3 (26)	21.0	24.8
17	142	NOW	6.3 (9)	100.0 (9)	6.3	
		OW	76.1 (108)	94.4 (102)	71.8	91.9
Sep. 01	123	OW	86.2 (106)	92.5 (98)	79.7	100.0
14	124	OW	71.8 (89)	89.9 (80)	64.5	100.0
28	126	OW	16.7 (21)	61.9 (13)	10.3	100.0
2009 Aug. 11	93	NOW	4.3 (4)	100.0 (4)	4.3	
		OW	64.5 (60)	78.3 (47)	50.5	93.8
20	90	OW	63.3 (57)	89.5 (51)	56.7	100.0
25	98	OW	79.6 (78)	89.7 (70)	71.4	100.0
Sep. 01	97	OW	72.2 (70)	92.9 (65)	67.0	100.0
08	96	OW	75.0 (72)	81.9 (59)	61.5	100.0
15	95	OW	76.8 (73)	93.2 (68)	71.6	100.0
22	93	OW	48.4 (45)	82.2 (37)	39.8	100.0
29	100	OW	16.0 (16)	56.3 (9)	9.0	100.0
Oct. 07	91	OW	0.0 (0)		0.0	
13	89	OW	0.0 (0)		0.0	
20	100	OW	0.0 (0)		0.0	
31	91	OW	0.0 (0)		0.0	

¹ROWR indicates the percentage of pupated overwintering larvae to the total pupated larvae.

용화하였고, 약 64% 정도가 월동에 들어가 이듬해 용화하였다 (Table 1). 이후 8월 20일부터 9월 29일까지의 사육집단은 월동 개체들만 출현하였고, 10월중 사육을 시작한 집단들에서는 모든 유충이 말령까지 발육하지 못하고 사망하였다. 2007년과 마찬가지로 9월 하순부터 사육집단들의 유충 생존율은 급격히 감소하였다. 번데기(비월동과 월동개체들 합)의 우화율은 2007년 9월 28일 집단과 2009년 9월 29일 집단이 각각 약 62%와 56%로 낮은 반면, 그 이전시기 사육집단들에서는 모두 80% 이상의 우화율을 보였다.

2007년 사육집단의 비월동개체에서 우화까지의 발육기간

은 8월 3일 사육시작 집단까지 계속 짧아졌고, 이후 8월 17일 집단에서 다시 약간 길어졌다(Table 2). 1세대 유충이 출현한다고 판단되는 시기(Figs. 1 and 2) 중, 6월 7일 사육집단의 평균 우화일은 7월 8일이었고, 6월 29일 사육집단은 7월 27일이었다. 2세대 유충의 출현이 예상되는 시기 중, 7월 20일 집단의 평균 우화일은 8월 15일이었고, 8월 3일 집단은 8월 26일이었다. 2세대의 말기 혹은 3세대 초기로 추정되는 시기인 8월 17일 사육집단의 평균우화일은 9월 15일에 도달하였다.

사육집단별로 사육 시작시기가 꽤 간격이 있음에도 불구하고 월동개체들의 이듬해 출현시기가 거의 동시화되는 경향이

Table 2. Development periods(mean \pm standard deviation) of immature stages, and pupation and emergence dates in outdoor rearing of *Ostrinia furnacalis* neonate larvae in Suwon, 2007 and 2009

Rearing start date	State ¹	Developmental stage (event)		
		Larva (L) (pupation)	Pupa (P)	L + P (emergence)
2007 May 28	NOW	26.7 \pm 4.1 A (Jun. 23) ²	8.9 \pm 1.3 B	35.5 \pm 4.2 A (Jul. 02) ²
Jun. 07	NOW	22.6 \pm 2.8 B (Jun. 29)	8.8 \pm 1.1 BC	31.4 \pm 2.6 B (Jul. 08)
12	NOW	22.6 \pm 3.0 B (Jul. 04)	8.1 \pm 0.9 D	30.6 \pm 3.1 BC (Jul. 12)
19	NOW	20.7 \pm 2.6 C (Jul. 09)	8.2 \pm 0.7 CD	28.8 \pm 2.5 CD (Jul. 17)
29	NOW	20.7 \pm 2.5 C (Jul. 19)	7.9 \pm 0.8 D	28.5 \pm 2.1 D (Jul. 27)
Jul. 20	NOW	19.5 \pm 2.7 CD (Aug. 08)	6.7 \pm 0.8 E	26.1 \pm 2.4 E (Aug. 15)
Aug. 03	NOW	17.0 \pm 2.0 E (Aug. 19)	6.8 \pm 1.1 E	23.7 \pm 2.5 F (Aug. 26)
17	NOW	18.6 \pm 1.2 DE (Sep. 04)	10.9 \pm 0.9 A	29.4 \pm 0.9 CD (Sep. 15)
Jul. 20	OW	115.8 \pm 4.5 ³ d (Apr. 25)	21.9 \pm 1.9 a	138.0 \pm 6.4 ³ d (May 17)
Aug. 03	OW	132.9 \pm 13.1 bc (May 12)	19.2 \pm 3.3 bc	153.2 \pm 10.6 bc (Jun. 01)
17	OW	145.3 \pm 11.8 a (May 24)	16.6 \pm 3.4 c	162.0 \pm 8.9 a (Jun. 10)
Sep. 01	OW	138.9 \pm 9.9 ab (May 17)	18.4 \pm 2.9 bc	157.8 \pm 7.6 ab (Jun. 05)
14	OW	135.2 \pm 8.8 bc (May 14)	19.1 \pm 2.5 bc	154.4 \pm 6.5 bc (Jun. 02)
28	OW	128.3 \pm 10.0 c (May 07)	19.9 \pm 2.4 ab	149.8 \pm 8.3 c (May 28)
2009 Aug. 11	NOW	Molting dates were not checked. ⁴		
Aug. 11	OW	149.5 \pm 8.7 a (May 29)	13.8 \pm 4.9 b	162.9 \pm 6.1 a (Jun. 11)
20	OW	148.5 \pm 8.2 ab (May 28)	13.7 \pm 3.0 b	162.4 \pm 6.0 a (Jun. 11)
25	OW	146.5 \pm 8.7 ab (May 26)	14.5 \pm 4.7 b	160.2 \pm 5.7 a (Jun. 09)
Sep. 01	OW	149.0 \pm 9.2 a (May 29)	13.4 \pm 3.2 b	162.4 \pm 6.8 a (Jun. 11)
08	OW	148.8 \pm 9.3 a (May 28)	13.2 \pm 3.7 b	161.7 \pm 5.6 a (Jun. 10)
15	OW	148.4 \pm 8.5 ab (May 28)	13.2 \pm 2.9 b	161.8 \pm 6.1 a (Jun. 10)
22	OW	142.8 \pm 7.3 bc (May 22)	16.0 \pm 4.5 ab	158.9 \pm 4.7 ab (Jun. 07)
29	OW	137.7 \pm 5.2 c (May 17)	17.6 \pm 3.3 a	155.4 \pm 3.9 b (Jun. 04)

¹NOW and OW indicate non-overwintering and overwintering insects, respectively.

²Mean pupation and adult emergence dates are indicated in parentheses.

³Developmental periods of larvae and pre-adults (L + P) in the overwintering cohorts are expressed as Julian days.

⁴Dead adults were found belatedly in next January.

나타났는데, 2007년 집단들의 평균 우화일은 5월 말부터 6월 중순 사이였고, 2009년 집단들에서는 6월 초중순 사이에 평균 우화일이 형성되었다(Table 2). 그러나 집단별로 약간씩 차이가 보여, 2007년 집단의 경우 이듬해 평균우화일이 가장 빠른 것은 9월 28일 사육 집단, 가장 느린 것은 8월 17일 집단이었고, 같은 경향이 우화일에도 발견되었다. 2009년의 경우에는 9월 29일 집단의 용화일과 우화일이 가장 빨랐다.

야외채집 유충들의 월동태 발생 시기

2009년과 2011년 사이에 야외 옥수수포장에서 채집된 유충

들을 야외조건에서 사육하였을 때, 2009년에는 7월 7일에 처음으로 3령으로 채집된 유충에서 말령으로 월동하는 유충이 나타났다(Table 3). 채집된 각 유충 영기별로 용화한 개체들 중 말령으로 월동한 개체들의 상대비율이 100%로 된 시기는 2령이 8월 18일, 3령이 8월 25일, 4령과 말령이 9월 1일이었다. 이후에 채집된 유충들은 모두 월동에 들어갔다. 전체적으로 월동유충의 생성비율이 시기 경과에 따라 증가하는 경향을 보이면서, 9월 1일부터 채집된 유충들은 월동한 개체들만 출현하였다.

2010년에는 8월 12일 처음으로 2, 3, 4, 말령으로 채집된 유충들에서 월동한 개체들이 나타났다(Table 3). 각 채집된 유충 영기별로 말령으로 모두 월동하여 용화한 개체들의 상대비율이

Table 3. Relative overwintering rates of mature larvae in different instars of *Ostrinia furnacalis* larvae collected in maize fields from 2009 to 2011

Sampling date	CN ¹	Larval instar at sampling dates				
		1st	2nd	3rd	4th	Last
2009 Jun. 26	13			- (0/1) ²	- (0/4)	0.0 (3/8)
30	15			0.0 (1/2)	0.0 (2/4)	- (0/9)
Jul. 07	20			25.0 (4/7)	0.0 (5/6)	0.0 (3/7)
13	55		0.0 (2/3)	0.0 (5/10)	0.0 (10/19)	0.0 (14/23)
22	110		0.0 (2/3)	11.1 (9/14)	0.0 (16/24)	12.5 (48/69)
28	82		0.0 (1/1)	0.0 (4/5)	15.4 (13/15)	7.7 (39/61)
Aug. 03	42			50.0 (2/3)	0.0 (8/13)	10.0 (20/26)
11	64			33.3 (9/16)	13.3 (15/27)	26.7 (15/21)
18	125		100.0 (1/3)	94.4 (18/30)	79.4 (34/51)	81.5 (27/41)
25	97			100.0 (4/5)	93.8 (16/27)	98.0 (51/65)
Sep. 01	117			100.0 (3/7)	100.0 (8/15)	100.0 (66/95)
08	84			- (0/3)	100.0 (4/6)	100.0 (57/75)
16	116			- (0/1)	100.0 (1/1)	100.0 (101/114)
22	39					100.0 (30/39)
29	32					100.0 (28/32)
Oct. 06	768		- (0/2)	100.0 (1/4)	100.0 (14/19)	100.0 (445/743)
14	42					100.0 (28/42)
20	53					100.0 (47/53)
27	24					100.0 (21/24)
Nov. 03	49					100.0 (43/49)
10	46					100.0 (33/46)
2010 Jul. 01	102	0.0 (2/5)	0.0 (4/8)	0.0 (23/26)	0.0 (24/30)	0.0 (22/33)
06	89		- (0/1)	0.0 (4/6)	0.0 (13/16)	0.0 (48/66)
13	117			0.0 (1/3)	0.0 (10/13)	0.0 (64/101)
21	82	- (0/1)		0.0 (1/2)	0.0 (6/7)	0.0 (49/72)
27	8			0.0 (1/2)	0.0 (1/2)	0.0 (3/4)
Aug. 12	96		100.0 (1/2)	100.0 (1/8)	75.0 (12/19)	25.0 (52/67)
18	100			- (0/3)	80.0 (10/15)	66.0 (50/82)
26	104			- (0/1)	87.5 (8/10)	93.1 (58/93)
Sep. 02	133				100.0 (1/1)	100.0 (103/132)
08	120				100.0 (1/1)	100.0 (95/119)
15	113				100.0 (2/2)	100.0 (90/111)
24	92					100.0 (74/92)
29	92					100.0 (75/92)
Oct. 06	118					100.0 (106/118)
13	94					100.0 (82/94)
20	101					100.0 (72/101)
27	97					100.0 (80/97)
2011 Jul. 04	91	- (0/1)	0.0 (2/3)	0.0 (6/19)	0.0 (15/28)	0.0 (31/40)
Aug. 02	27	- (0/7)	0.0 (2/3)	0.0 (2/7)	0.0 (3/4)	0.0 (4/6)

Collected larvae were applied to the outdoor rearing. Relative overwintering rate is expressed as the percentage of overwintering larvae to the total pupated larvae in each larval instar.

¹CN: collected number; ²total pupated number/CN in each instar.

100%로 된 시기는 2령과 3령이 8월 12일, 4령과 말령이 9월 2일이었다. 영기 구분 없이 채집된 유충 전체로 볼 때 채집시기 경과에 따라 월동유충 생성비율이 증가하였고 9월 2일 채집집단부터는 모두 월동유충만 생성되었다. 2011년에는 7월 4일과 8월 2일에 채집된 유충에서는 월동하는 개체가 생성되지 않았다.

휴면유도 감응 유충 발육단계

20°C 혹은 25°C와 단일조건(11L:13D)에서 갓부화 유충부터 사육한 개체들에서 1령부터 4령까지의 각 영기별 유충들은 온도에 대한 반응으로 발육기간이 약간 달랐으나, 두 온도 모두에서 장일조건(16L:8D)에 처리된 개체들에 비해 영기기간이 크게 연장되는 개체들은 나타나지 않았다(Table 4). 그러나 두 온도에서 장일조건(15L:9D 혹은 16L:8D)으로 처리된 개체들이 평균 8~24일 정도의 말령기간을 갖는 결과에 비해, 단일조건으로 처리된 개체들은 5령으로 탈피 후 말령 기간이 매우 길어지는 현상이 발생하였다. 단일조건으로 처리된 유충들의 3~6% 정도가 말령 기간이 20일 이내였으나, 나머지 유충들은 말령 기간이 40일 이상 걸려 25°C에서는 101~120일(38.8%), 20°C에서는 121~140일(37.5%)이 가장 높은 비율로 나타났다. 이 결과는 본 연구에서 휴면유도 조건으로 사용한 20°C 온도와 11L:13D의 광주기가 조명나방 유충 대부분에 휴면을 유도할 수 있는 것을 나타냈다.

첫 번째 휴면유도 실험으로, 유충 영기별로 갓탈피한 개체들을 20°C 단일조건에서 사육하고, 5령으로 탈피한 후 약 20~32일까지 같은 조건을 계속 처리한 후, 처리 영기별로 같은 날 25°C 장일조건으로 이동했을 때, 이동 후 용화까지 걸린 기간은 처리된 모든 영기에서 평균 20일 이상이었다(Table 5). 또, 이동 전(단일처리 기간 중)에 용화한 개체들은 전혀 나타나지 않았고, 휴면유도율은 85~100%로 처리 사이에 유의한 차이는 나타나지 않아, 5령 탈피 직후의 개체들까지도 대부분이 휴면에 유도되는 것으로 판단되었다.

두 번째 휴면유도 실험으로, 4령 말일부터 5령 탈피 후 4일 유충까지 나이별로 유충들을 휴면유도 조건에 처리하고 다시 25°C 장일조건으로 이동하였을 때, 4령 말일과 5령 탈피 후 4시간에 처리된 집단에서는 장일조건으로 이동하기 전에 용화하는 개체가 나타나지 않았다. 그러나 5령 탈피 후 1일 이상인 나이에 처리된 집단들에서는 장일 조건으로 이동 전, 즉 단일조건 처리 중에 용화하는 개체들이 생성되었고 3일과 4일 집단부터는 그 비율이 이전 나이 집단에 비해 유의하게 큰 결과가 나타났다. 이때 용화전 기간은 처리간에 유의한 차이는 발생하지 않았다(Table 6). 그러나 장일조건으로 이동된 말령들의 용화전 기간은 처리된 나이가 많아짐에 따라 유의하게 짧아지는 현상이 발생하였다. 이에 따라 휴면유도율은 4령 말일부터 5령 2일째 유충 처리에 대해서는 80~100%이었고 처리 나이별로 유의한 차이는 없었으나, 5령 3일과 4일 유충들에서는 각각 약

Table 4. Developmental periods (mean \pm standard deviation) of *Ostrinia furnacalis* larvae and pupae under different environmental conditions

Rearing condition	Treated No.	Larval instar					Pupa
		1st	2nd	3rd	4th	Last	
20°C, 11L:13D	90	4.6 \pm 1.0 (3~9) ² [87] ³	4.4 \pm 0.9 (2~9) [82]	5.4 \pm 1.0 (4~10) [77]	6.9 \pm 1.3 (4~13) [74]	121.6 \pm 30.1 (13~193) [64]	18.2 \pm 2.0 (15~28) [59]
20°C, 15L:9D ¹	92	-	-	-	-	24.3 \pm 17.3 (13~96) [86]	16.2 \pm 1.7 (13~22) [81]
20°C, 16L:8D	187	5.5 \pm 1.2 (4~11) [176]	5.4 \pm 1.5 (3~13) [163]	6.0 \pm 1.3 (4~10) [146]	6.3 \pm 1.2 (4~11) [140]	16.4 \pm 4.0 (10~28) [136]	14.8 \pm 1.4 (12~19) [120]
25°C, 11L:13D	90	3.0 \pm 0.0 (3~3) ² [90] ³	2.4 \pm 0.7 (2~7) [90]	3.1 \pm 0.6 (2~5) [88]	4.6 \pm 0.8 (2~8) [87]	90.8 \pm 28.2 (6~135) [67]	10.1 \pm 2.9 (4~19) [56]
25°C, 15L:9D ¹	30	-	-	-	-	10.6 \pm 2.1 (8~16) [28]	8.3 \pm 1.6 (3~11) [27]
25°C, 16L:8D	134	4.4 \pm 0.5 (4~5) [129]	3.1 \pm 0.7 (2~6) [124]	3.5 \pm 1.3 (2~16) [121]	3.5 \pm 0.9 (2~8) [120]	8.1 \pm 2.1 (5~17) [118]	7.6 \pm 0.8 (6~10) [79]

¹Larvae reared in the laboratory (25°C and 15L:9D photoperiod) were transferred to the corresponding condition on the last day of the 4th instar larval stage.

²Numerical ranges in round parentheses indicate minimum and maximum periods.

³Numbers in square parentheses indicate the number of replicates.

Table 5. Developmental characteristics (mean \pm standard deviation) in *Ostrinia furnacalis* larvae of different instars treated with a short daylength (11L:13D) (SD) and 20°C, and then transferred to a long daylength (15L:9D) (LD) and 25°C

Larval instar	SD treatment before transfer to LD				After transfer to LD		
	Treated No.	Treated period (day) ¹	Pupation rate (%)	Last instar period (day) (not pupated)	Transferred insect No.	Prepupal period (day) ⁴	Diapause induction rate (%) ⁴
1st	28	53	0.0 \pm 0.0	20.5 \pm 5.7 (1~26) ² [26] ³	26	21.4 \pm 7.0 (8~46) [26]	85.2 \pm 15.0
2nd	30	45	0.0 \pm 0.0	19.9 \pm 3.7 (11~24) [29]	29	24.5 \pm 5.3 (16~35) [28]	100.0 \pm 0.0
3rd	28	43	0.0 \pm 0.0	26.4 \pm 4.1 (13~30) [26]	26	25.0 \pm 6.1 (15~42) [23]	100.0 \pm 0.0
4th	30	36	0.0 \pm 0.0	27.2 \pm 1.7 (23~30) [29]	29	26.0 \pm 7.1 (14~44) [29]	96.3 \pm 6.4
5th	24	32	0.0 \pm 0.0	32.0 \pm 0.0 (32~32) [24]	24	26.2 \pm 6.1 (17~39) [22]	100.0 \pm 0.0

¹Larvae were transferred within 9 h after molting from the laboratory colony (15L:9D and 25°C) to the diapause induction condition (SD and 20°C), and then transferred again to the non-diapause condition (LD and 25°C) after the treatment periods.

²Numerical ranges in round parentheses indicate minimum and maximum periods.

³Numbers in square parentheses indicate the number of replicates.

⁴ANOVA: prepupal period after transfer, $F_{4,123} = 2.38$ ($P = 0.0551$); diapause induction rate, $F_{4,10} = 2.30$ ($P = 0.1297$).

Table 6. Developmental characteristics (mean \pm standard deviation) in *Ostrinia furnacalis* larvae of different ages treated with a short daylength (11L:13D) (SD) and 20°C, and then transferred to a long daylength (15L:9D) (LD) and 25°C

Larval instar and age treated ¹	SD treatment before transfer to LD				After transfer to LD		
	Treated No.	Treated period (day)	Pupation rate (%) ⁴	Prepupal period (day) ⁴ (pupated)	Transferred insect No.	Prepupal period (day) ⁴	Diapause induction rate (%) ⁴
4th final day	60	26	0.0 \pm 0.0 c	-	59	28.2 \pm 8.4 a (15~54) ² [52] ³	100.0 \pm 0.0 a
5th 4 hour	60	25	0.0 \pm 0.0 c	-	59	26.9 \pm 8.0 ab (14~52) [56]	98.3 \pm 2.9 a
5th 1-day	60	25	1.7 \pm 2.9 c	14.0 [1]	59	26.0 \pm 5.2 ab (8~35) [53]	96.6 \pm 3.0 a
5th 2-day	60	25	6.7 \pm 2.9 c	13.3 \pm 1.7 (11~15) [4]	56	23.5 \pm 7.5 ab (11~43) [47]	82.2 \pm 6.3 a
5th 3-day	90	25	33.3 \pm 13.3 b	11.9 \pm 2.4 (9~19) [36]	52	23.2 \pm 9.1 bc (6~44) [45]	50.7 \pm 12.8 b
5th 4-day	89	25	59.6 \pm 5.1 a	11.1 \pm 2.6 (8~22) [54]	32	18.7 \pm 5.7 c (9~29) [22]	18.9 \pm 13.8 c

¹Larvae were maintained in an LD condition (15L:9D) and 25°C before treatment with the diapause induction condition (SD and 20°C).

²Numerical ranges in round parentheses indicate minimum and maximum periods.

³Numbers in square parentheses indicate the number of replicates.

⁴ANOVA: pupation rate before transfer, $F_{5,12} = 49.01$ ($P < 0.0001$); prepupal period before transfer, $F_{3,91} = 1.71$ ($P = 0.1708$); prepupal period after transfer, $F_{5,269} = 6.57$ ($P < 0.0001$); diapause induction rate, $F_{5,12} = 47.46$ ($P < 0.0001$); means were compared with the Tukey's test at $\alpha = 0.05$.

50%와 20%로 유의하게 낮아졌다. 즉 5령 탈피 이후에는 나이가 많아짐에 따라 휴면에 유도되는 비율이 감소하였다.

세 번째 휴면유도 실험으로, 갓부화 시기부터 단일조건에서 사육된 유충들을 3령, 4령, 5령으로 탈피 직후 장일조건으로 옮

Table 7. Developmental periods (mean \pm standard deviation) in *Ostrinia furnacalis* larvae of the last larval instar treated with a long daylength (LD) at different larval instars which were reared in a short daylength (SD)

SD treatment period(day)	LD treatment			Diapause induction rate (%) ^{4,5}
	Larval instar treated ¹	Treated insect No.	Prepupal period (day) of last larval instar ⁵	
11	3rd	91	9.5 \pm 1.2 c (8~16) ² [86] ³	0.0 \pm 0.0
17	4th	90	11.8 \pm 5.2 b (8~43) [89]	3.4 \pm 3.3
25	5th	91	15.5 \pm 4.1 a (11~24) [88]	2.2 \pm 3.7

¹Newly-hatched larvae were reared at the SD condition (11L:13D and 20°C), and then transferred to the LD condition (15L:9D and 25°C) within 24 h after molting into the corresponding larval instars.

²Numerical ranges in round parentheses indicate minimum and maximum periods.

³Numbers in square parentheses indicate the number of replicates.

⁴Percentage of larvae with last larval instar period more than 24 days.

⁵ANOVA: prepupal period, $F_{2,260} = 53.57$ ($P < 0.0001$); diapause induction rate, $F_{2,6} = 1.04$ ($P = 0.4109$); means are compared with the Tukey's test at $\alpha = 0.05$.

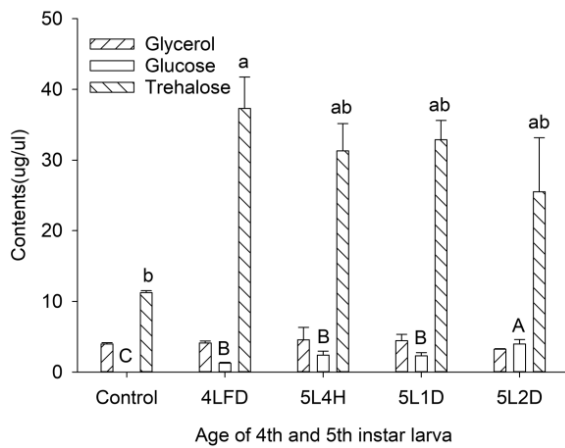


Fig. 3. Glycerol, glucose, and trehalose content in the hemolymph of age-specifically diapause-induced *Ostrinia furnacalis* larvae. Experimental procedures are the same as those of Table 6. Neonate larvae were reared in a long daylength (15L:9D) and 25°C before treatment with the diapause induction condition (11L:13D and 20°C). The 4th and the 5th instar larvae of different ages were treated with the diapause induction condition. Hemolymph was collected on the final day of the diapause induction treatment period before transfer to the non-diapause condition. Labels on the abscissa indicate the final day-old larvae of the 4th instar as 4LFD, 4-h-old larvae of the 5th instar as 5L4H, 1-day-old larva of the 5th instar as 5L1D, 2-day-old as 5L2D, 3-day-old as 5L3D, and 4-day-old as 5L4D. 'Control' indicates 7-day-old larvae of the fifth instar reared from egg stage at 25°C and 15L:9D. [ANOVA: glycerol, $F_{4,10} = 2.51$ ($P = 0.1086$); glucose, $F_{4,10} = 34.04$ ($P < 0.0001$); trehalose, $F_{4,10} = 5.12$ ($P = 0.0166$); means are compared with the Tukey's test at $\alpha = 0.05$.]

겼을 때, 처리된 영기가 늦을수록 이동 후 말령 기간이 평균 9~15일 사이에서 유의하게 증가하였다(Table 7). 그러나 대부분의 유충이 휴면유도의 판정기간인 5령 탈피 후 24일 이전에 용화하였다. 단 4령과 5령 갓탈피 직후 이동한 집단에서 24일 이후까지도 용화하지 않은 개체들이 나타나, 휴면유도율이 최

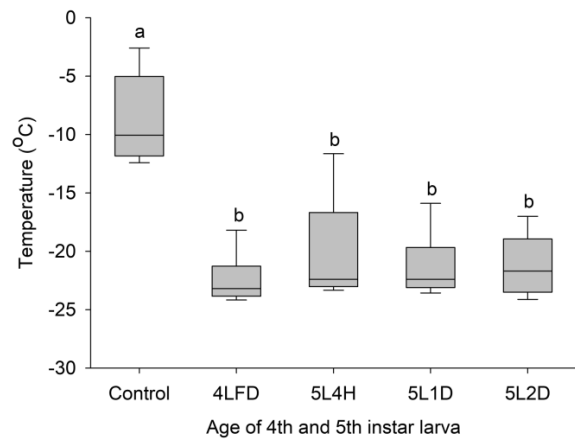


Fig. 4. Supercooling points (SCPs) of *Ostrinia furnacalis* larvae of different ages treated with a short daylength. Experimental procedures are the same as those of Table 6. Neonate larvae were reared in a long daylength (15L:9D) and 25°C before treatment with the diapause induction condition (11L:13D and 20°C). The 4th and the 5th instar larvae of different ages were treated with the diapause induction condition. SCPs were measured on the final day of the diapause induction treatment period. Labels on the abscissa are the same as in Fig. 3. [ANOVA: $F_{4,51} = 23.67$ ($P < 0.0001$); means are compared with the Tukey's test at $\alpha = 0.05$.]

대 약 3%의 낮은 비율로 나타났다. 즉, 대부분의 개체가 이 조건에서 휴면에 유도되지 않았다.

휴면유도 유충들의 혈림프 내 글리세롤, 포도당, 트레할로스 함량

앞의 5령 전후 나이별로 휴면이 유도된 유충들의 혈림프 내 글리세롤 함량은 약 4 ug/ul 전후로 장일 25°C 조건에서 생성된 말령 유충의 혈림프 글리세롤 함량과 유의한 차이가 없었다

(Fig. 3). 포도당 함량은 휴면이 유도된 유충들에서는 약 1 ug/ul 이상으로 탐지되었는데, 5령 2일 유충에서 약 4 ug/ul로 유의하게 많았다. 그러나 장일 25°C 조건에서 만들어진 말령 유충에서는 포도당을 탐지하지 못했다. 트레할로스 함량은 휴면이 유도된 유충들에서 평균 25~38 ug/ul 범위로 장일조건의 유충의 평균 12 ug/ul 보다 높았는데, 4령 말일에 처리된 것이 대조구와 유의한 차이를 보였다.

휴면유도 유충들의 과냉각점

앞의 5령 전후 나이별로 휴면이 유도된 유충들의 과냉각점은 영하 20°C 전후로 측정되었는데, 모든 처리에서 이 값들은 장일 25°C 조건에서 생성된 말령 유충 몸의 과냉각점인 약 영하 9.6°C 정도에 비해 유의하게 낮았다(Fig. 4).

고찰

월동 후 조명나방 1화기 성충의 발생 시기는 성페로몬트랩의 자료에서 5월 초중순부터 밀도가 증가하여 5월 말과 6월 초 중순 사이에 피크들을 보이고 이후 7월 초순까지 감소하는 양상이 뚜렷하였다(Figs. 1 and 2). 1화기 성충 발생 시기는 월동 후 야외에서 사육된 성충들의 우화시기(Table 2; Park et al., 2017)와도 거의 일치하여, 해당기간이 1화기인 것은 뚜렷하였다. 그러나 2화기의 경우 발생최성기와 2화기 종료 시점은 쉽게 판단할 수 없었다. 이는 성페로몬트랩 조사 결과의 경우, 첫째, 1화기에 비해 2화기와 3화기 밀도가 상대적으로 작은 것, 둘째, 추정되는 화기 동안에 특정 시기에 집중적으로 포획되는 경향이 없이 일일 경과에 따라 밀도 변동이 매우 크고 밀도가 유사한 여러 피크가 나타나는 것 때문으로 보였다. 예를 들면 2009년 성페로몬트랩 조사의 경우 7월 하순에 큰 발생피크가 관찰되었지만 8월 초순과 중순에 각각 2번의 밀도 감소일이 있었고, 2015년의 경우에는 7월 하순과 8월 초순에 2번의 밀도 감소일이 있어, 2화기 종료 지점을 특정하기가 어려웠다(Fig. 1). 2006년 성페로몬트랩 조사 결과에서도 2화기 종료 시점이 7월말이나 8월 초순 혹은 8월 중순경으로 역시 뚜렷하게 구분되지 않았다(Fig. 2). 한편 같은 해에 조사된 유인등 트랩 결과에서는 7월 말 성페로몬트랩과 동일한 날에 밀도 저하가 관찰되었으나 다음 날 바로 높은 밀도가 포획되어 다시 8월 중순에 낮은 밀도가 2일간 유지되었다. 이후 다시 3화기로 추정되는 밀도 증가가 관찰되어 2화기와 구분할 수 있었고, 이 8월 중순을 당시의 2화기 종료시점이었을 것으로 추정하였다. 이상의 결과를 종합하면, 여러 해의 성페로몬트랩 포획에서 2화기 종료시점이 뚜렷하게

구분되지 않으나 공통적으로 8월 초순 혹은 중순에 밀도 저하시기들이 있고, 2006년 유인등 트랩 결과에서 8월 중순을 2화기 종료시점으로 추정된 것에 근거하여, 조명나방 2화기 종료 시기는 8월 초중순에 형성될 것으로 판단하였다. 이후 3화기는 10월 초순까지 형성되는 것으로 판단되었다. 그런데 해에 따라서는 10월 말까지도 포획되는 경우가 생겨, 그 해 환경에 따라 더 진전된 세대의 성충이 더 발생할 수도 있다고 짐작되었다. 그러나 10월 중 발육을 시작하는 유충들은 대부분 발육을 완성하지 못한 결과(Table 1)로 볼 때, 4화기 성충이 발생하여도 다음 세대를 만들지 못할 것으로 추정되었다. 그런데 지구 온난화 경향에 따라 조명나방의 동속종인 *O. nubilalis*의 발생시기가 더 빨라진다고 예측한 것처럼(Gagnon et al., 2019), 조명나방의 연중 발생 양상도 향후 점진적으로 변화할 가능성이 있다. Lee et al. (1980)은 1979년에 유인등 트랩으로 조사한 결과에 기초하여 수원 지방에서는 조명나방의 연중 성충 발생횟수가 뚜렷하게 3번이었다고 판단하였고, 이는 본 연구에서의 결론과 크게 다르지 않다. 또 당시의 화기별 발생 시기도 본 연구의 결과와 크게 다르지 않았다. 본 연구는 Lee et al. (1980)의 조사 이후 20년 이상 지난 결과이지만, 조명나방의 발생 세대는 크게 변동이 없는 것으로 판단되었다. 그러나 성충 밀도 변동만으로 세대 기간을 정확하게 추정하는 것은 한계가 있으므로 세대 구분에 대한 더 정밀한 연구가 필요하다.

한편, 성페로몬 트랩 조사에서 2, 3화기 발생 밀도가 1화기 발생 밀도에 비해 상대적으로 작은 현상이, 해당 지역에서 식생과 환경에 따른 연중 조명나방 개체군 발생 밀도 변화의 고유한 과정인지 혹은 조사방법 때문에 발생한 현상인지는 불확실하다. 이에 관련하여 2006년 유인등 트랩에서는 2, 3화기의 성충 밀도가 1화기에 비해 작지 않았던 결과를 보여, 이 현상이 조명나방 개체군 밀도 변동의 고유 현상이 아닐 수도 있다고 판단되었다. 조사방법론의 문제를 가정하여 트랩 설치 위치(포장 가장자리와 안쪽)나 높이 등의 트랩 설치 방법이 원인일 가능성을 검토한 적이 있었으나, 처리 사이에 유의한 차이가 없어 관련된 원인은 찾지 못했었다(Jung, J.K., unpublished observation). 본 연구의 결과와 유사한 기존 보고들을 쉽게 발견할 수 없었고, 다른 보고에서 연중 2번의 발생세대가 관찰되는 일본 아오모리현 구로이시시(40°40'N 140°35'E)에서 성페로몬트랩 조사 결과 2화기의 발생이 상대적으로 많은 것이 관찰되었거나(Kimura, 2017), 중국 지린성 창춘시(43°49'N 125°24'E)에서 성페로몬트랩의 형태에 따라 1화기 혹은 2화기 포획량이 서로 달랐다고(Chen et al., 2016) 하여, 특정한 경향을 찾을 수는 없었다. 따라서 이런 현상에 관련하여서는 이후 조명나방 세대별로 포장 내 유충의 서식 밀도와 성충 발생밀도와의 상관성을 추

적하는 연구를 바탕으로 정확한 원인을 찾을 필요성이 있다.

또 2006년 조사 결과에서 1화기와 2화기에서 50% 성충 누적발생시점이 성페로몬트랩 조사 결과에서 보다 유인등 트랩 결과에서 늦은 것으로 나타났고, 3화기의 경우에는 오히려 빠른 것으로 나타났다(Fig. 2), 이 원인이 성페로몬에 대한 수컷의 반응 기간과 빛에 대한 암수 성충의 반응 기간 때문인지는 뚜렷하지 않다. 앞으로 야외 알 발생 시기와의 상관성을 분석하는 연구를 통해 두 형태의 트랩의 유용성에 대해 판단하는 것이 필요하다.

조명나방의 유충 휴면이 유도되는 세대를 알기 위해 갓부화 유충을 야외에서 사육하였을 때(Table 1 and 2), 2007년 5월 28일부터 6월 29일 사이에 사육을 시작한 집단에서는 월동유충이 생성되지 않아 1세대 유충에서는 휴면에 유도되는 개체들이 매우 적을 것으로 추정되었다. 7월 20일에 사육을 시작한 집단은 전체 용화한 개체들 중 7.6%가 8월 3일 집단에서는 24.8%가 월동에 들어가 이듬해 용화하였는데, 이 시기는 뚜렷하게 2화기 성충이 출현하는 시기로, 이때 발육하는 유충은 2세대 유충인 것이 뚜렷하였다. 8월 17일에 적용된 집단은 약 92%가 월동하였는데, 이 사육시작 시기는 2화기 성충 발생이 8월 초 혹은 중순에 대체로 마무리될 것이라는 추정으로 볼 때 세대를 뚜렷하게 규정하기는 어렵다. 그러나 7월 20일부터 이 시기까지 월동용이 생성되는 비율이 계속 증가하는 현상으로, 2세대 유충에서는 일부가 시기가 지남에 따라 휴면유도 조건에 유도되는 비율이 증가하는 것을 나타냈다. 2009년 8월 11일에 사육을 시작한 시점은 2화기 성충의 발생기간을 고려할 때 대체로 2세대 유충세대의 후반부로 생각할 수 있는데, 약 94%의 높은 월동률을 나타내, 마찬가지로 2세대 유충의 후반부로 갈수록 휴면에

유도되는 비율이 높았다. 2007년 9월 1일부터 그리고 2009년 8월 20일부터 사육한 집단은 모두 월동에 들어갔는데, 이 시기 처음 발육하는 유충은 2007년의 경우에는 3세대 유충이었던 것이 명확하고 2009년의 경우 2세대의 마지막 혹은 3세대 초기라고 추정되었다. 따라서 이 결과로 3세대 유충은 대부분 휴면 유도 조건에 반응하여 휴면에 들어가는 것으로 결론지었다. 또 이 결과는 수원 지방에서 조명나방 성충이 3회 발생하더라도, 세대는 2번 혹은 3번 경과하는 개체들이 섞여 있다는 것을 나타내었다.

유사한 결과가 야외 옥수수포장에서 채집하여 야외에서 발육시킨 유충들에서도 나타났다. 2009년 7월 7일 채집된 3령 유충이나, 7월 22일 채집된 5령 유충에서 월동유충이 일부 발생했는데(Table 3), 이들 채집 시기는 당시의 온도(20~25°C)(Fig. 5)에서 발육기간(Table 4)을 짐작하였을 때, 1세대 유충(1화기 성충의 자손)의 후기 혹은 2세대 유충의 초기(2화기 성충의 자손)에 갓 탈피 유충이 발육을 시작한 것으로 짐작되었다. 이후 7월 22일부터 8월 11일 사이 채집된 3령 유충, 7월 28일부터 8월 18일 사이에 채집된 4령과 말령 유충에서 역시 일부가 월동유충으로 발육했는데, 이들 채집 시기는 거의 2세대 유충이 발육하는 시기로 추정되었다. 그 이후 채집된 각 영기별 유충에서는 대부분이 월동유충으로 발육하였고, 이들 유충은 3세대 유충인 것이 거의 확실하였다. 2010년 채집된 유충에서는 1세대로 추정되는 시기에 채집된 유충들에서는 월동 개체가 전혀 나타나지 않았고, 2세대 기간으로 추정된 8월 12일 채집된 2, 3, 4, 말령 유충들에서 전부 혹은 일부가 월동유충으로 나타났다. 3세대 유충 발육시기로 추정되는 9월 2일부터의 채집 유충들은 모두 월동개체가 나타났다. 따라서 이 결과에서도 마찬가지로

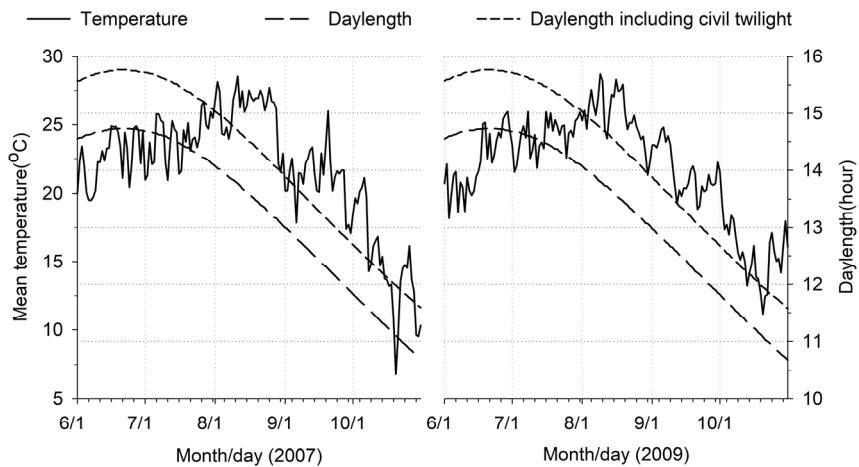


Fig. 5. Fluctuation in mean daily temperature and daylength in Suwon, 2007 (left) and 2009 (right) (Solid line, long dashed line, and short dashed line represent temperature, daylength, and daylength including civil twilight).

1세대 유충에서는 월동유충이 거의 발생하지 않고, 2세대에서는 일부분, 3세대에서는 대부분의 유충이 월동유충으로 발달한다고 추정되었다. 채집 시기별로 유충세대를 임의로 구분하였을 때, 1세대는 약 0~6%, 2세대는 약 47~61%, 3세대는 거의 100%가 휴면에 유도되었다고 추정되었다. 그러나 세대 구분이 정확하지 않을 수 있고, 채집 유충 수가 당시의 밀도변동을 반영하지 못했을 가능성 및 말령 유충의 경우 시기가 지남에 따라 앞 시기 이미 휴면에 유도된 개체들이 중첩되어 실제 휴면유도율이 떨어질 수 있는 이유 때문에 이 세대별 휴면유도율은 상당한 오차를 가질 수 있다.

이와 같이 한 지역에서 조명나방 연중 발생 세대가 다른 개체들이 섞여 있는 것은, 연중 2회의 성충 발생으로 보이는 일본 이와테현 모리오카시와 중국 지린성 창춘시에서 1세대 중 휴면에 유도되는 개체들이 발생하는 것 때문에 해당 지역에서 연중 1세대와 혹은 2세대가 발생하는 것이 확인되어 있다(Saito and Oku, 1985; Lu et al., 1995). 동속종인 *O. nubilalis*의 경우에도 미국 노스캐롤라이나 클레이턴 지역에서 성충이 연중 4회 발생하는데 야외 사육실험을 통해 1세대부터 휴면 개체 발생비율이 증가하는 것이 보고되었다(Ellsworth et al., 1989).

한편, 야외 유충 사육 결과를 이용하여 휴면에 유도된 시기의 일장 길이를 분석하였다(Fig. 5). 처음 월동용이 생긴 사육시작일은 2007년 7월 20일이었고, 이때 일장은 일출몰 기준 14.4시간(여명 포함 15.4시간)이었는데, 1령부터 휴면유도 조건을 받는 것을 가정한다면 적어도 이 시간 이하의 일장이 휴면을 유도할 것으로 판단되었다. 또 사육유충에서 월동용만이 생긴 첫 사육일은 2007년 9월 1일과 2009년 8월 20일이었는데, 이때 일장은 각각 13.0(여명 포함 13.9시간)과 13.4시간(여명 포함 14.4시간)이었다. 결과적으로 수원 지방에서 일출몰 기준 14.4시간부터 13.0시간 사이(여명 포함 15.4~13.9시간)의 일장이 차지하는 시기에 발육이 시작되는 유충들로부터는 개체변이에 의해 일부 유충이 휴면에 유도되고, 그 이하의 일장부터 온도 저하에 따라 발육이 완성되지 못하는 시기(10월초)(일장 약 11.8시간, 여명 포함 12.7시간)까지는 대부분의 유충이 휴면에 유도되는 것으로 추정되었다. 이때 여명을 포함한 일장시간을 같이 제시한 이유는, 조명나방에서 실험실에서 얻어진 휴면유도 임계일장(한 집단의 50%가 휴면에 유도된 일장)이 야외에서 시기별로 사육한 유충에서 50%가 휴면에 들어간 사육시기의 일장과 거의 유사했다고 주장한 보고(Yang et al., 2014)와, *O. nubilalis*에서 휴면유도 일장을 추정하는데 여명을 포함한 시간을 사용한 보고(Ellsworth et al., 1989) 및 그 여명을 포함한 일장의 유용성을 분석한 보고(Onstad and Brewer, 1996) 때문이었다. 이와 관련하여 일장시간에 대한 곤충의 반응에서 여

명 시간을 포함하여 분석할 필요성을 제시한 경우도 있다(Beck, 1980). 그러나 여명을 포함한 일장이 조명나방 휴면유도 일장에 사용되는 것은 아직 일반화되어 있지 않기 때문에 본 연구에서는 두 종류의 일장을 같이 제시하였다. 본 연구에서 2007년 야외 유충 사육시기에 따른 휴면유도율 변화 곡선으로 보면(the curve drawn from the data in Table 1), 50% 정도가 휴면에 유도된 사육시작 시점은 8월 7일로 이때의 일장은 약 13.9시간(여명 포함 14.9시간)이었다(Fig. 5). 한편 2009년과 2010년 야외 유충채집 시기에 따랐을 때는 8월 14일 이었고(the curve drawn from the data in Table 2), 이때의 일장은 13.7시간(여명 포함 14.6시간)이었다. 이들 일장(일출몰 기준 혹은 여명 포함)이 수원 지방 조명나방 개체군에 대해 휴면을 유도하는 실제 임계일장에 근접한 것인지는 알지 못한다. 이는 앞으로 조절된 환경에서 수원 지방 개체군에 대한 정밀 실험을 거쳐 밝혀질 수 있을 것이다.

본 연구에서 비휴면 조건에서 사육하던 조명나방 유충을 영기별로 탈피 직후(9시간 이내)에 본 연구에서 설정한 휴면유도 조건에 이동시켰을 때, 1령부터 5령까지의 처리 모두 휴면에 유도되었다. 이 결과는 조명나방 5령 유충도 그 조건에 휴면에 유도되는 것을 나타냈다. 그러나 이 5령 단계에서 휴면유도 조건에 대한 반응은 나이별로 달라, 5령 3일째 유충부터 휴면유도 조건 처리 중에 용화하는 개체 수가 유의하게 증가하고, 결과적으로 휴면유도율이 유의하게 감소하였다. 따라서 5령 초기까지만 휴면유도 조건에 민감하게 반응한다는 것을 나타냈다. 한편, 휴면조건에서 사육하던 조명나방 유충을 3, 4, 5령 탈피 직후(당일)에 비휴면 조건으로 옮겼을 때에는 휴면이 거의 유도되지 않았는데, 이 결과와 앞의 두 휴면유도 실험결과를 종합하면, 본 연구실에서 유지하고 있는 조명나방 유충은 적어도 5령 초기부터 휴면유도 조건에 일정기간 지속적으로 노출되는 경우 휴면에 유도될 수 있는 것으로 판단되었다. 야외에서는 동지까지 일장기간이 지속적으로 짧아지므로, 수원 지방에서 조명나방 유충이 5령 탈피 직후 처음 휴면 유기 조건에 노출되었다면, 이후 계속 그 조건에 노출되는 상태가 되기 때문에, 본 실험실 결과처럼 충분히 휴면에 유도될 것으로 추정된다.

위 휴면유도의 첫 번째 실험 중 1령부터 휴면유도 조건에 처리한 실험과 유사한 실험이 보고된 예가 Yang et al. (2014)의 연구에서 발견되었다. 이 보고에서는 항온조건에서 조명나방 갓부화 유충을 단일(12L:12D)조건에서 사육하면서 유충의 영기를 구분하지 않고 날짜별로 장일(15L:9D) 조건으로 옮기면서 휴면이 유도되는 비율을 관찰하였다. 이 보고에서 25°C에서 100% 휴면이 유도되기 위해서는 최소 약 24일 동안 단일조건 처리가 필요한 결과를 보였다. 이 기간은 해당온도에서 유충 발

육기간을 참조할 때(Table 4), 5령으로 탈피 후 평균 약 11일 전 후의 기간 동안 휴면유도 조건에 놓였던 것으로 짐작되었다. 그런데, 같은 보고에서 갓부화 유충부터 장일(15L:9D)에서 사육하면서 날짜별로 단일(12L:12D)로 옮겨 휴면유도율을 조사한 실험은 본 연구의 영기별로 휴면을 유도한 첫 번째 실험과 유사하였는데, 5령 탈피 전에 단일 조건 처리가 된 경우가 많았음에도 휴면유도 비율이 낮은 결과들이 있었고, 이는 본 연구의 결과와 일부 다른 것으로 판단되었다. 또, 같은 보고에서 휴면유도 조건으로 1령부터 계속 사육하는 전체 발육기간 중에 3령 후반부에 비휴면 조건을 주었을 때만, 휴면유도율이 크게 떨어지는 결과에 의거하여 조명나방의 경우 휴면유도 조건에 대한 민감 단계는 3령일 것으로 주장하였다. 그러나 본 연구에서 휴면유도에 3령 기간이 반드시 포함될 필요가 없는 것이 증명된 것처럼, 이 주장도 더 검토가 필요하다. Yang et al. (2014)의 연구와 본 연구의 실험조건이 동일한 조건이 아니었기 때문에, 이들 결과만으로 조명나방 휴면유도 단계에 대해 뚜렷한 결론을 내기는 아직 어렵다고 판단된다. 단, 본 연구의 결과만에 기초하여 판단할 때, 수원지방에 서식하는 조명나방의 경우 5령 탈피 전후의 짧은 기간이 휴면유도 조건을 감응하는데 깊은 관련이 있을 것으로 추정된다.

본 연구와 유사한 실험이 조명나방과 동속종인 *O. nubilalis*를 대상으로도 연구되었다(Mutchmor and Beckel, 1959). 이 연구에서는 우선 각 유충 영기별로 한 영기에만 휴면유도 조건을 처리하였는데, 4령에서 약 4%, 5령에서 71%의 휴면유도율을 얻었다. 이어 5령 탈피 전 24시간, 탈피 후 0, 24, 48, 96시간부터 휴면유도 조건을 처리하였을 때, 탈피 후 24시간째부터 시간이 지남에 따라 휴면유도율이 급격히 감소한 결과로 휴면유도 조건은 적어도 5령 탈피일로부터 받아야 한다고 결론지었다. 또 5령 탈피 후 40일까지 기간별로 휴면유도 조건을 처리하였을 때, 처리기간이 길수록 휴면유도율이 증가하는 것을 보였다. 이 결과들은 본 연구에서 조명나방이 5령 탈피 후부터도 휴면이 유도된다는 결과와 5령이 연령이 지날수록 휴면유도율이 떨어지는 결과와 유사하였다.

본 연구에서 휴면유도 조건을 받은 조명나방 말령 유충의 과냉각점과 혈림프내 당과 다가알콜을 정량하였다. 그 결과로 비휴면 말령 유충에 비해 휴면유도 조건을 받은 말령 유충에서 혈림프 트레할로스 함량이 유의하게 증가하였다. 포도당 함량도 유의하게 증가하였으나, 트레할로스 함량에 비해 매우 적은 양이었다. 글리세롤 함량은 차이가 없었다. 따라서 본 연구의 휴면유도 조건 처리가 조명나방 말령에서 혈림프 내 트레할로스 함량을 증가시켰고 이것이 과냉각점을 낮춘 원인으로 추정되었다. 본 연구의 휴면유도 조건은 일장조건과 온도 두 요인의

변화를 준 것이었는데, 과냉각점과 혈림프 당과 다가알콜 측정에서 사용된 대조구로는 25°C, 15L:9D 조건에서 사육된 말령 유충만 사용하였기 때문에, 실제 휴면유도에 의한 트레할로스 함량 변화가 온도 혹은 일장조건에 의한 것인지는 분명하지 않다. 따라서 여기에서는 휴면유도에 따른 내한성 관련 환경요소들의 역할을 구분하여 결론을 내리지는 못한다. 단, 수원 지방 야외에서는 일장이 계속 짧아지는 가운데 적어도 8월 하순부터는 대체적으로 온도가 계속 떨어지므로, 조명나방 유충이 본 연구의 조건과 유사한 휴면유도 환경을 만날 것으로 추정된다. 따라서 이와 같은 혈림프 트레할로스 함량 증가 현상이 야외 조건에 있는 조명나방 유충에서도 특정 시기에 나타날 가능성은 있다. 트레할로스를 포함하여 월동중 혈림프 구성물질들의 조성 변화에 대해서는 이후 구체적인 연구가 필요하다. 트레할로스는 일반적으로 곤충의 혈림프에 존재하는 주 탄수화물 형태로 에너지 저장고로 이용되거나, 내동결성물질의 역할, 삼투압과 열에 의한 스트레스 아래서 단백질 안정화 역할, 섭식 행동과 영양분 흡수를 조절하는 되먹임 메커니즘을 조절하는 한 요소로서 기능한다(Thompson, 2003). 곤충에서 트레할로스가 내동결의 주 기능을 하는 예로는 벼물바구미(*Lissorhoptrus oryzophilus*)(바구미과) 월동 성충의 몸 전체 시료 분석과(Lee et al., 2002), 기중나무고치나방(*Samia cynthia*, syn. *Philosamia cynthia*)(산누에나방과) 휴면용의 혈림프 시료 분석(Hayakawa and Chino, 1981)에서 보고되었다. 조명나방에서는 10월부터 1월 사이 혈림프 트레할로스 함량이 10 mg/ml 전후로 크게 변동되지 않는 것을 보였으나, 글리세롤이 1월까지 급격하게 증가하는 현상(약 0에서 30 mg/ml까지)을 보여, 트레할로스가 내한성에 큰 역할을 하지 않을 것으로 추정한 보고가 있다(Goto et al., 2001). 그러나 동속종인 *O. nubilalis*에서는 몸 전체 시료 분석을 통해 트레할로스가 글리세롤과 같이 월동 중 유충에서 비휴면 유충에 비해 10배 이상 증가하여 주요 내동결성 물질의 하나로 보고하고 있다(Kojić et al., 2018). *Ostrinia*속에서 아직 휴면에 들어가기 전의 휴면유도 단계에서의 환경자극에 따른 생리변화에 관한 보고가 없어, 이후 관련된 부분의 연구가 필요하다.

이상의 연구에서, 수원 지방에서 조명나방은 3회의 성충 발생을 보이는데, 2세대부터 휴면조건을 받는 유충들이 생겨나기 시작하여 연중 2세대 혹은 3세대를 걸치는 개체들이 섞여 있는 것을 밝혔다. 그리고 7월 중순부터 휴면에 유도되는 개체들이 발생하기 시작하여 8월 하순부터는 대부분의 유충이 휴면유도 조건에 반응할 수 있을 것으로 추정하였다. 한편 5령 탈피 직후부터 일정기간 이상 지속적으로 휴면유도 조건을 받는 경우 휴면개체가 발생할 수 있다는 것을 보였다. 이 결과들은 앞으로

조명나방 월동 개체군의 크기를 추정하는데 이용될 수 있을 것으로 생각된다.

사 사

실험곤충 사육과 발육과정을 기록한 국립식량과학원 배순일씨와 홍순녀씨에게 감사드린다. 본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ01527801)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

Statements for Authorship Position & contribution

Kim, E.Y.: National Institute of Crop Science, Researcher; Conducted diapause induction experiments, sugar analysis, and field trapping.

Kim, I.H.: National Institute of Crop Science, Researcher; Conducted diapause induction experiments, supercooling point measurement, and field trapping.

Seo, B.Y.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Conducted field sampling, field trapping, and overwintering development tests.

Kim, Y.: Andong National University, Professor; Validated diapause induction and provided analytic methods for supercooling point and hemolymph sugars.

Park C.-G.: Korea National College of Agriculture and Fisheries, Professor; Validated diapause induction and annual life cycle.

Jung, J.K.: National Institute of Crop Science, Researcher; Designed the research, analyzed the results, and wrote the manuscript.

All authors read and approved the manuscript.

Literature Cited

Bae, Y.S. 2001. Family Pyraloidea: Pyraustinae & Pyralinae. Economic insects of Korea 9. Koreana Suppl. 16. National Institute of Agricultural Science and Technology, and Center for Insect Systematics, Seoul.

Bale, J.S., 1996. Insect cold hardiness: a matter of life and death. Eur. J. Entomol. 93, 369-382.

Beck, S.D., 1980. Insect photoperiodism, 2nd ed., Academic Press,

New York.

Beck, S.D., 1985. Effects of thermoperiod on photoperiodic determination of larval diapause in *Ostrinia nubilalis*. J. Insect Physiol. 31, 41-46.

Beck, S.D., Hanec, W., 1960. Diapause in the European corn borer, *Pyrausta nubilalis* (Hübner). J. Insect Physiol. 4, 304-318.

Boo, K.S., Park, J.W., 1998. Sex pheromone composition of the Asian corn borer moth, *Ostrinia furnacalis* (Guenée) (Lepidoptera: Pyralidae) in South Korea. J. Asia-Pac. Entomol. 1, 77-84.

Brindley, T.A., Dicke, F.F., 1963. Significant developments in European corn borer research. Ann. Rev. Entomol. 8, 155-176.

Chen, R.-Z., Li, L.-B., Klein, M.G., Li, Q.-Y., Li, P.-P., Sheng, C.-F., 2016. Captures of *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) with sex pheromone traps in NE China corn and soybeans. Environ. Entomol. 45, 207-215.

Danks, H.V., 1987. Insect dormancy: an ecological perspective. Biological survey of Canada (terrestrial arthropods). Entomological Society of Canada, Ottawa.

Denlinger, D.L., 1991. Relationship between cold hardiness and diapause, in: Lee, Jr., R.E., Denlinger, D.L. (Eds.), Insects at low temperature. Chapman and Hall, New York, pp. 174-198.

Denlinger, D.L., 2008. Why study diapause? Entomol. Res. 38, 1-9.

Ellsworth, P.C., Umeozor, O.C., Kennedy, G.G., Bradley Jr., J.R., Van Duyn, J.W., 1989. Population consequences of diapause in a model system: the European corn borer. Entomol. Exp. Appl. 53, 45-55.

Gagnon, A.-È., Bourgeois, G., Bourdages, L., Grenier, P., Blondlot, A., 2019. Impact of climate change on *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) phenology and its implications on pest management. Agric. For. Entomol. 21, 253-264.

Gill, H.K., Goyal, G., Chahil, G., 2017. Insect diapause: A review. J. Agric. Sci. Tech. A 2017(7), 454-473. doi: 10.17265/2161-6256/2017.07.002

Gong, H.-F., Chen, P., Wang, R., Lian, N.-L., Xia, Z.-H., Yan, Y., 1984. The influence of photoperiod and temperature on the diapause of the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* (Guenée). Acta Entomol. Sin. 27, 280-286.

Goto, M., Sekine, Y., Outa, H., Hujikura, M., Suzuki, K., 2001. Relationships between cold hardiness and diapause, and between glycerol and free amino acid contents in overwintering larvae of the oriental corn borer, *Ostrinia furnacalis*. J. Insect Physiol. 47: 157-165.

Guo, J.-Q., Zhang, H.-G., Wang, Z.-Y., He, K.-L., 2013. Effects of photoperiod and temperature on diapause induction in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae). Acta Entomol. Sin. 56, 996-1003.

Hayakawa, Y., Chino, H., 1981. Temperature-dependent interconversion between glycogen and trehalose in diapausing pupae of *Philosamia cynthia ricini* and *pryeri*. Insect Biochem. 11, 43-47.

Huang, L.-L., Chen, C., Xiao, L., Xia, Q.-W., Hu, L.-T., Xue, F.,

2013. Geographical variation and inheritance of the photoperiodic response controlling larval diapause in two distinct voltine ecotypes of the Asian cornborer *Ostrinia furnacalis*. *Physiol. Entomol.* 38, 126-132.
- Jung, J.K., Park, J.H., Im, D.J., Han, T.M., 2005. Parasitism of *Trichogramma evanescens* and *T. ostriniae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to eggs of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 44, 43-50.
- KASI (Korea Astronomy and Space Science Institute) website, N.D. <http://astro.kasi.re.kr/> (accessed on 1 April, 2020).
- Kimura, Y., 2017. Seasonal occurrence of *Ostrinia furnacalis* in Aomori Prefecture, Japan, and the optimum timing for applying insecticides on the larvae in sweet corn. *Ann. Rept. Plant Prot. North Japan*, 68, 173-78.
- KMA (Korea Meteorological Administration) website, N.D. <https://www.weather.go.kr/> (accessed on 1 April, 2020).
- Kojić, D., Popović, Ž.D., Orčić, D., Purać, J., Orčić, S., Vukašinić, E.L., Nikolić, T.V., Blagojević, D.P., 2018. The influence of low temperature and diapause phase on sugar and polyol content in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (Hbn.). *J. Insect Physiol.* 109, 107-113.
- Košťál, V., 2006. Eco-physiological phases of insect diapause. *J. Insect Physiol.* 52, 113-127.
- Lee, K.-Y., Chang, Y.-D., Kim, Y.-G., 2002. Trehalose, a major sugar cryoprotectant of the overwintering rice water weevil, *Lissorhoptrus oryzophilus* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Asia-Pac. Entomol.* 5, 35-41.
- Lee, Y.B., Hwang, C.Y., Choi, K.M., Shim, J.Y., 1980. Studies on the bionomics of the oriental corn borer *Ostrinia furnacalis* (Guénéée). *Korean J. Plant Prot.* 19, 187-192.
- Lu, X., Li, J., Wang, R., 1995. Preliminary study on voltinism types of *Ostrinia furnacalis* (ACB). *J. Maize Sci.* 3, 75-78.
- Mutchmor, J.A., Beckel, W.E., 1959. Some factors affecting diapause in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae). *Can. J. Zool.* 37, 161-168.
- Mutuura, A., Munroe, E., 1970. Taxonomy and distribution of the European corn borer and allied species: Genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae). *Mem. Entomol. Soc. Can.* 102(S71), 1-112.
- Nafus, D.M., Schreiner, I.H., 1991. Review of the biology and control of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lep: Pyralidae). *Trop. Pest Manag.* 37, 41-56.
- Onstad, D.W., Brewer, E.F., 1996. Modeling induction of diapause in North American *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) populations. *Environ. Entomol.* 25, 1140-1146.
- Park, C.-G., Seo, B.Y., Jung, J.K., Kim, H.-Y., Lee, S.-W., Seong, K.Y., 2017. Forecasting spring emergence of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae), based on post-diapause development rate. *J. Econ. Entomol.* 110, 2443-2451.
- Saito, O., Oku, T., 1985. Population trends of the Oriental corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guénéée). *Bull. Tohoku Natl. Agric. Exp. Stn.* 71, 43-87.
- SAS Institute Inc., 2004. SAS/STAT 9.1 user's guide; SAS Institute Inc, Cary NC.
- Skopik, S.D., Takeda, M., 1987. Diapause induction and termination: north-south strain differences in *Ostrinia nubilalis*. *J. Biol. Rhythms* 2, 13-22.
- Storey, K.B., Storey, J.M., 2012. Insect cold hardiness: metabolic, gene, and protein adaptation. *Can. J. Zool.* 90, 456-475.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S., 1986. Seasonal adaptations of insects. Oxford University Press, Oxford.
- Thompson, S.N., 2003. Trehalose - the insect 'blood' sugar. *Adv. Insect Physiol.* 31, 205-285.
- Yang, H.-Z., Tu, X.-Y., Xia, Q.-W., He, H.-M., Chen, C., Xue, F.-S., 2014. Photoperiodism of diapause induction and diapause termination in *Ostrinia furnacalis*. *Entomol. Exp. Appl.* 153, 34-46.
- Xie, H.-C., Li, D.-S., Zhang, H.-G., Mason, C.E., Wang, Z.-Y., Lu, X., Cai, W.-Z., He, K.-L., 2015. Seasonal and geographical variation in diapause and cold hardiness of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis*. *Insect Sci.* 22, 578-586.
- Xiao, L., He, H.-M., Huang, L.-L., Geng, T., Fu, S., Xue, F.-S., 2016. Variation of life-history traits of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* in relation to temperature and geographical latitude. *Ecol. Evol.* 6, 5129-5143.