

넝추출물 아자디라크틴의 살충활성과 국내 이용현황에 대한 고찰

김동순^{1,2*}

¹제주대학교 생명자원과학대학(SARI), ²제주대학교 아열대생명과학연구소

A Review on the Insecticidal Activity of Neem Extracts (Azadirachtin) and its Current Status of Practical use in Korea

Dong-soon Kim*

¹Majors in Plant Resource Sciences & Environment, College of Applied Life Science, SARI, Jeju National University, Jeju 63243, Korea

²The Research Institute for Subtropical Agriculture and Biotechnology, Jeju National University, Jeju 63243, Korea

ABSTRACT: As a tropical plant, the neem tree (*Azadirachta indica*) has been used for a long time for disease and pest control and medical purposes. In this paper, we reviewed for the active ingredient of neem, the mode of action of azadirachtin in terms of insect growth regulation, repellent, feeding inhibition and oviposition against plant pests. And also we reviewed the current status of practical use in Korea. Among 57 products of neem-based eco-friendly organic agricultural materials distributed in Korea, seven products were certified for their efficacy. The average azadirachtin content of the seven products was 0.38%, which was 5.5 times less than the average content of 2.1% distributed worldwide. In the control effect on neem products in Korea, it showed some variation on aphids, but most showed a control effect of more than 90%. The treatment effects of *Lycorma delicatula* nymphs were 73-77%, and the control effects for thrips were obtained in the range of 50-72% mortality. The mortality effects against bug and moth species were generally low. It is expected that this review would provide important information necessary for the understanding of distributed neem products and the interpretation of experimental data.

Key words: Neem products, Azadirachtin, Botanical insecticide, Organic agricultural materials, Pest control

조 록: 열대식물인 인도멸구슬나무(*Azadirachta indica*)는 병해충과 방제와 의학적인 목적으로 오랫동안 이용하였다. 본고에서는 넝제의 활성 성분인 아자디라크틴의 해충에 대한 곤충생장조절, 기피, 섭식저해, 산란억제 등 다양한 작용기작과 국내 이용현황에 대하여 고찰하였다. 국내 유통되는 친환경유기농자재 중에서 넝제 제품은 총 57종이었다. 그중 효능효과가 표시된 자재는 7종이었고 평균 아자디라크틴 함량은 0.38%로써 세계적으로 유통되는 평균 함량 2.1%와 비교할 때 약 5.5배 낮았다. 국내에서 넝제의 방제효과에서 진딧물은 실험에서 다소 변이는 있었으나 대부분 90% 이상의 방제효과를 보였다. 꽃매미 약충에 누적살충률은 73~77%를 보였고, 총채벌레에 대한 방제효과는 50~72% 범위로 살포효과가 인정되었다. 노린재와 나방류에 대한 방제효과는 대체적으로 낮았다. 본고는 유통되는 넝제품의 이해와 실험자료의 해석에 필요한 주요한 정보를 제공해줄 수 있을 것으로 기대된다.

검색어: 넝제, 아자디라크틴, 식물성농약, 유기농자재, 해충방제

멸구슬나무과(Meliaceae)에 속한 열대식물인 인도멸구슬나무(*Azadirachta indica* A. Juss.; syn. *Melia azadirachta* L.)는 살충 목적뿐만 아니라 의학적인 가치가 높아 아시아 지역 특히 인도에서는 전통적인 민간약제로 이용하였다(Grdiša and Gršić,

2013). 기적의 나무로 불리며 질병치료 목적으로 당뇨병 치료제, 면역활성제, 항균제, 항바이러스제, 콜레스테롤 저하제, 피임 및 항암제 등 활용되었다(Hummel et al., 2016; Moga et al., 2018). 그러나 인도에서 2000년 이상 전통적 민간약제로 사용했음에도 불구하고(Schmutterer, 1990), 메뚜기에 대한 강한 섭식저해 현상을 발견(Chopra, 1928; Volkonsky, 1937)하기 전까지는 국제적으로 천연살충제로 크게 주목받지 못하였다.

*Corresponding author: dongsoonkim@jeju.ac.kr

Received September 15 2021; Revised November 13 2021

Accepted November 23 2021

이 후 인도멸구슬나무로부터 순수한 아자디라크틴이 추출되었고(Butterworth and Morgan, 1968), 화학적 구조가 밝혀졌으며(Butterworth et al., 1972; Zannao et al., 1975; Broughton et al., 1986), 살충활성과 관련된 중요한 성분은 식물성 스테로이드와 유사한 니모노이드류(tetranortriterpenoid limonoid)에 속한 아자디라크틴(azadirachtin)이 입증되었다(Mordue and Blackwell, 1993).

인도멸구슬나무 살충활성의 주성분인 아자디라크틴은 구조적으로 4가지 형태(A : B : C : D = 100 : 50 : 1 : 1)를 갖고 있다(Rembold et al., 1984; Rembold et al., 1987a,b; Forster, 1988). 기타 리모노이드로써 멜리안트리올(meliantriol), 살라닌(salannin), 님빈(nimbin), 님비딘(nimbidin) 등 다양한 활성성분이 알려져 있으며(Akhtar, 2000), 모두 생물활성을 나타내는 것으로 보고되었다(Isman, 2006; Morgan, 2009; Salehzadeh et al., 2002).

아자디라크틴은 나무의 모든 부위에 함유되어 있으나 종자에 가장 많이 함유되어 있으며(Govindchari, 1992), 지역과 생육환경, 그리고 추출기술에 따라 함량에 변이가 있는 것으로 보고되었다. Morgan (1981)은 님 종자의 아자디라크틴 함량이 인도산은 0.2%, 가나산은 3.5%를 보고한 바 있고, 반면 Ermel et al. (1987)은 토고(Togo)산 6.2%, 인도산 3.5% 함량을 보고하였다. 대량 표본을 바탕으로 분석한 결과 니카라과와 인도네시아산은 4.8%, 토고, 인도, 미얀마, 모리셔스(Mauritius)산은 3.3~3.9%로 변이가 있었다. 이러한 아자디라크틴 함량변이는 제조형태와 더불어 최종 님제 상용제품의 살충효과에 영향을 미치고 있다(Kilani-Morakchi et al., 2021).

님은 응에 3종, 선충 5종을 포함한 딱정벌레목, 파리목, 노린재목, 흰개미목, 나비목, 메뚜기목의 총 123 종 해충에 효과를 나타내는 것으로 정리된 바 있고(Jacobson, 1986), Schmutterer and Singh (1995)는 님에 민감하게 반응하는 413종 식물해충을 보고하였다. 이러한 님제의 광범위 해충에 대한 활성은 아자디라크틴이 기피, 섭식저해, 곤충생장조절, 산란억제 등 다양한 작용기작을 갖고 있기 때문으로 해석되며(Schmutterer, 1990), 따라서 약제저항성 발달의 문제가 적고 천적과 환경에 안전하여 친환경재배뿐만 아니라 관행재배에서 해충종합관리(IPM, integrated pest management) 수행 시 중요한 생물농약으로도 주목받고 있다(Schmutterer, 1990; Chaudhary et al., 2017; Kilani-Morakchi et al., 2021).

현재 수백 종의 님 관련 제품이 전 세계적으로 유통되고 있으며(Khater, 2012), 상용제품의 살충 효과도 다양하다(Kilani-Morakchi et al., 2021). 님제의 대중화와 활용가치의 중요성 만큼 님제와 관련된 아자디라크틴의 살충활성을 종합적으로 소개하는 고찰논문이 많이 출판되었다(Schmutterer, 1990; Subrah-

manyam, 1990; Kabeh and Jalingo, 2007; Isman, 2006; Asogwa et al., 2010; Maia and Moore, 2011; Pankaj et al., 2011; Grdiša and Gršić, 2013; Agbo et al., 2015, 2019; Kilani-Morakchi et al., 2021). 하지만 국내에서는 아직 님제에 관한 학술적 논의가 부족한 실정이며, 다만 아자디라크틴의 이화학적 특성을 중심으로 한 고찰논문을 참고할 수 있다(Han and Kim, 2013). 따라서 본 고찰에서는 아자디라크틴의 작용기작을 고찰하고, 님제 제품군의 다양성을 분석하여 국내에 유통되고 있는 제품(친환경 유기농자재)의 특성과 방제효과 이해할 수 있는 정보를 제공하고 하였다. 이러한 정보는 현장 활용과 포장실험에서 님제 살충활성의 이해와 해석에 도움을 줄 것이다.

님제 작용기작의 다양성

곤충 탈피 관련 내분비호르몬의 교란

님종자의 핵심 활성 성분인 아자디라크틴은 다양한 기작으로 곤충의 탈피를 교란시킬 수 있는 것으로 보고되었다. 잘 알려져 있다시피 유약호르몬과 탈피호르몬은 곤충의 생장에 중요한 역할을 하고 있으며, 두 호르몬의 농도균형에 따라 탈피와 변태가 결정된다(Dubrovsky, 2005). 님종자의 활성성분인 아자디라크틴은 카디아카체(corpus cardiacum)를 통하여 분비되는 신성호르몬인 전흉선 자극호르몬(PTTH, prothoracicotropic hormone)과 알라타체 자극호르몬(allatotropin)의 방출을 억제하여 각각 탈피호르몬과 유약호르몬의 생합성에 영향을 미친다(Krauss et al., 1987; Mordue and Blackwell, 1993; Reviewed in Kilani-Morakchi et al., 2021). 또한 앞가슴샘, 알라타체, 카디아카체 등 내분비샘 세포핵의 구조적 변성을 유발하여 내분비 기능을 교란시키는 것으로도 보고되었다(Mordue et al., 2010). 아마도 내분비샘 자체의 세포핵 변성으로 내분비호르몬의 전반적인 합성과 분비가 억제되는 것으로 해석될 수 있다.

특히 탈피호르몬과 관련하여 아자디라크틴 처리는 곤충 혈림프에서 전반적으로 엑디스테로이드(ecdysteroid) 농도를 감소시키는 것으로 관찰되었고(Garcia et al., 1990; Marco et al., 1990), 또한 엑디손 산화효소(ecdysone 20-monooxygenase)에 영향을 주어서 탈피호르몬인 엑디손의 활성화를 억제시키는 작용도 하였다(Smith and Mitchell, 1988). 기타 아자디라크틴 뿐만 아니라 님의 다른 활성 성분인 살라닌, 님빈(6-desacetyl nimbin 포함) 등 화합물도 곤충의 탈피호르몬 활성을 50% 억제한다고 보고되었다(Mitchell et al., 1997).

종합적으로 볼 때 님제는 곤충의 내분비계에 다양하게 영향을 미침으로써 용화율 감소, 기형화, 성충 우화실패 등 곤충 생

장조절제로의 작용을 하는 것으로 판단된다(Hasan and Ansari, 2011; Tomé et al., 2013; Lai et al., 2014).

섭식억제 및 기피작용

님종자 오일에 함유되어 있는 밀리아신(Miliacin)은 쓴맛을 나타내는 원천이고, 또한 티글린산(tiglic acid, 5-methyl-2-butanic acid)도 포함되어 있는데 이 성분은 독특한 기름 냄새(마늘향)의 성분이다(Schmutterer, 1990). 님제의 이런 성분들의 영향으로 섭식억제, 산란방지 등 다양한 기피작용을 나타내는 것으로 추정되고 있으나, 아자디라크틴이 쓴맛 감각세포를 자극하여 미각 감각기의 당-민감신경 과분극을 억제하는 것으로 밝혀지고 있다(Lee et al., 2010; Weiss et al., 2011; Delventhal and Carlson, 2016). 당(설탕)은 일반적으로 곤충의 섭식자극제로 취급되고 있으며, 또한 아자디라크틴은 초파리에서 도파민성 신경세포에 길항작용을 하여 혐오 미각기억을 유발할 수 있고, 이러한 기억은 뇌의 도파민성 신호에 의해 조절되어 흡수형(빨판) 구기의 확장을 억제한다(Yan et al., 2017). 따라서 아자디라크틴을 처리하는 경우 먹이섭취를 중지하여 기아상태로 되고(Mordue and Nisbet, 2000) 장기적으로 곤충의 다양한 생체조직 발달에 악영향을 미친다(Mordue et al., 2010; Khosravi and Sendi, 2013; Shannag et al., 2015).

님의 섭식중지 유발은 기피작용과 밀접히 관계된 것으로 보이며, 실제 아자디라크틴은 행동적인 기피작용도 유발시킨다(Bezzar-Bendjazia et al., 2017). 그리고 곤충에서 아자디라크틴 처리로 먹이섭취가 중지되는 현상은 소화효소인 알파-아밀라아제(α -amylase), 키티나아제(chitinase) 및 프로테아제(protease)의 활성이 감소되고, 리파아제(lipase)의 활성을 증가시키는 등 소화작용을 교란시키는 것과 관계된 것으로 이해된다(Bezzar-Bendjazia et al., 2017).

생식과 산란의 방해

곤충의 생식(산란)과 관련하여 아자디라크틴은 혈림프 내 난황단백질 합성 또는 난모세포의 난황흡수(난황형성)를 방해하여 산란작용이 억제되는 현상이 관찰된다(Boulahbel et al., 2015; Amaral et al., 2018). 실제 님제 처리시 다양한 해충에서 산란수가 감소하는 현상이 나타났다(Tomé et al., 2013; Er et al., 2017; Oulhaci et al., 2018). 아자디라크틴 처리로 유발된 암컷의 불임증상은 기본적으로 난황형성의 억제와 밀접히 관련되어 있는데(Kilani-Morakchi et al., 2021), 이는 유약호르몬의 활성감소와 깊게 관계되어 있다(Rembold et al., 1987c).

아자디라크틴 처리시 말단 난모세포의 성숙 장애나 난포세포의 변질 등이 보고되었다(Rembold and Sieber, 1981; Ghazawi et al., 2007; Ghazawy et al., 2010). 엑디손이나 엑디스테로이드는 난모세포 성숙 말기 난포상피세포(follicular epithelium cell)에서도 합성되어 알로 전달되며, 배자발육 초기 표피형성(cuticulogenesis)에 관여한다(Subrahmanyam, 1990). 따라서 난포세포의 변질로 인한 엑디스테로이드 합성 교란은 난소소관의 발달억제와 더불어 난모세포의 성숙을 억제한다(Rembold and Sieber, 1981).

수컷에서도 아자디라크틴은 정소낭의 감소나 정자형성의 억제로 불임증상을 유발한다(Krauss et al., 1987; Ghazawi et al., 2007; Oulhaci et al., 2018). 유약호르몬과 탈피호르몬의 균형이 탈피와 변태의 조절뿐만 아니라 난자형성(oogenesis)이나 정자형성(spermiogenesis)에도 관여하므로 두 호르몬의 길항제로 작용하는 아자디라크틴이 곤충의 생식에 영향을 미친다는 것은 쉽게 설명될 수 있다. 기타 아자디라크틴은 생식행동에 영향을 주어서 교미 성공을 낮추거나(Oulhaci et al., 2018) 성페로몬에 반응을 억제하기도 하고(Dorn et al., 1987), 산란기피와 방해(Tomé et al., 2013) 등 다양하게 곤충생식에 영향을 미치는 것으로 알려져 있다.

세포와 분자수준 및 기타 작용

아자디라크틴 처리는 세포사멸 신호 및 단백질 분해와 관련된 카스파아제 의존적 경로(caspase-dependent pathway)를 통하여(Riedl and Shi, 2004) 곤충에서 세포사멸(apoptosis)이 유도되는 것으로 보고되었다(Anuradha et al., 2007; Shu et al., 2015; Sun et al., 2018).

세포질 수준에서 아자디라크틴은 단백질 합성과 분비를 교란하고(Paranagama et al., 2004; Roberston et al., 2007), 분자수준에서 표피단백질 등 다양한 단백질의 전사와 발현이 하향 조절 되는 현상이 관찰된다(Lai et al., 2014). 이러한 작용은 키틴합성과 관련된 효소 단백질 합성에 영향을 주어서 곤충의 생장에 관여한다(Shu et al., 2021). 기타, 호르몬 생합성에 관여하는 주요 효소의 암호화 유전자(encoding gene)에 작용하여 유약호르몬이나 탈피호르몬의 합성을 교란하게(Zhao et al., 2017; Liu et al., 2019) 됨으로 궁극적으로 곤충의 생장에 장애를 유발하게 된다.

곤충의 성장과 영양흡수는 인슐린/인슐린 유사 성장인자(IGF, insulin/insulin-like growth factor) 신호전달경로와 밀접히 연관되어 있는데(Tennessen and Thummel, 2011), 아자디라크틴 처리로 초파리에서 IGF 신호전달 경로의 교란현상이

관찰되었다(Lai et al., 2014).

기타 아자디라크틴의 내분비와 생리기작 교란과는 별개로 흥분성 콜린 신경전달(excitatory cholinergic transmission)과 칼슘통로(calcium channel)의 기능을 억제하는 것으로도 보고되었다(Qiao et al., 2014).

곤충에 대한 작용뿐만 아니라 아자디라크틴은 항균, 항생 및 원생생물에 대한 길항작용도 널리 알려져 있다(Reviewed in Mordue and Blackwell, 1993; Pankaj et al., 2011).

넙제 제품군의 다양성

미국시장에서 넙제 제품의 종류를 아자디라크틴 기반의 제품(Azadirachtin-based products)과 넙오일 제품(neem oil products) 구분하여 소개하고 있다(Caldwell et al., 2013). 넙오일 제품은 주성분인 아자디라크틴과 일부 다른 성분이 함유되어 있는 것으로 넙오일의 정제된 소수성 추출물(hydrophobic extract)에 해당된다. 기타 100% 저온압착 넙오일도 유통되고 있다. 또한 넙오일을 이용하여 비누화시킨 제품도 발견된다.

아자디라크틴 기반의 제품은 Azadirachtin A를 주성분으로 하고 있으며 세계적으로 유통되는 성분표기 제품은 이 함량을 기준으로 하고 있다(Benuzzi and Ladurner, 2018). Kilani-Morakchi et al. (2021)의 조사에 따르면 상업적 유통 제품들의 Azadirachtin A 함량은 0.15%에서 6%까지 다양하였다(Suppl. Table S1, available online).

넙제품군의 특성은 실제 넙제품 제조 회사에서 적용하고 있는 공정을 보면 쉽게 이해할 수 있다(Fer et al., 2000). 케냐 등 넙미의 넙제조 공장의 제조공정을 간단히 요약하여 제시하였다(Fig. 1). 넙 열매를 수확하여 소독처리하고 건조 및 탈곡을 거쳐 다양한 형태로 제품화한다. 주 제품인 넙유제는 1차 착유한 넙오일(NSO, neem seed oil 즉 넙종자오일이 됨)을 알코올 추출하여 제조한다(이 사례에서 아자디라크틴 함량은 0.3%가 됨). 넙오일 소수성 추출물(hydrophobic extract)은 넙오일을 알코올로 추출 후 남은 부산물로 미추출된 아자디라크틴과 다른 성분과 오일이 혼합되어 있는 상태를 의미한다. 넙오일을 착유하고 남은 부산물(찌꺼기)은 1차 넙케이이크가 되며, 이것을 분쇄하여 넙케이이크분말(함량 0.5%)이라는 제품을 제조한다. 1차 넙케이이크에는 상당량의 아자디라크틴이 함유되어 있기 때문에 다시 알코올로 추출하여 사로넙(saroneem)을 제조한다. 넙유기질 비료(넙케이이크)는 1차 넙케이이크를 알코올 추출하고 남은 2차 넙케이이크에 넙종자 껍질을 혼합하여 제조한 제품이다. 요소를 넙오일로 코팅하여 넙-코팅 요소를 제조할 수 있으며, 기타 넙오일을 여과하여 고급의 화장품 원료를 제조할 수 있다. 인도에서 넙케이이크로 판매되는 유기물은 아자디라크틴 0.05~0.1%, 질소 4.8%을 함유하고 있어(Kumar, 2021) 비료와 토양살충제로 사용된다.

넙 추출물은 농업용뿐만 아니라 화장품(비누, 샴푸 등)이나 의약품 등 다양한 용도로 사용되어 산업적 가치가 높은 것으로 분석되고 있다. 세계 넙 시장은 2013년 503.5 백만불 이었고

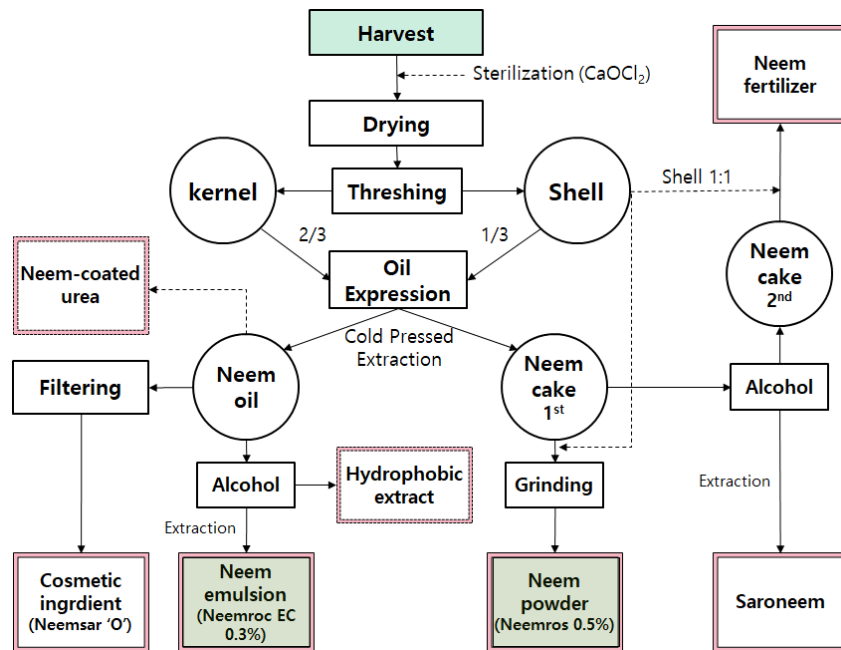


Fig. 1. A processing of neem seeds into bio-pesticides, an example in Kenya (modified from Fer et al., 2000).

(NPCS, 2015), 2015년 기준 년 17.4%씩 성장하여 2022년에는 약 20억불에 달할 것으로 예측되고 있다(AMR, 2021). 환태평양지역 국가에서 가장 수요가 높으며, 농업용이 전 물량의 2/3를 차지하고 있고 2016~2022년 기간 년 16.6%의 성장이 예측되었다(AMR, 2021).

넙제의 기타 적용사례

넙제는 직접적인 접촉 살충작용뿐만 아니라 방제대상에 따라 다양한 목적으로 적용할 수 있다. 즉, 아자디라크틴은 침투 이행성이 뛰어나므로 토양처리(관주 등)로 지상부 해충을 방제하는 전략을 많이 적용하고 있다(Thoeming et al., 2003; Premachandra et al., 2005; Thoeming and Poehling, 2006). 꽃노랑총채벌레 방제에서 처리 농도에 따라 보정살충률로 최대 95%까지 방제효과를 볼 수 있었다(Thoeming et al., 2003). 아자디라크틴은 단독성분 보다는 넙오일과 혼용하는 경우 진딧물에 방제효과가 증가하는데, 넙오일이 식물체와 곤충표면에 약제의 균일한 부착을 돕고, 해충 피부침투를 높이기 때문에 해석된다(Stark and Walter, 1995). 넙케이크는 함유되어 있는 아자디라크틴으로 살충 또는 살선충 작용뿐만 아니라 요소비료의 방출을 조절해 줌으로써 작물의 비료 이용효율을 높여주기도 한다(Ketkar, 1983). 기타 자연상태에서 생물적 질소고정은 비공생 광합성세균, 녹조류 등 미생물에 의해서도 일어나는데, 넙케이크 시비는 유용미생물을 섭식하는 갑각류의 번식을 억제하여 생물적 질소고정을 촉진하기도 한다(Grant et al., 1983).

국내 친환경유기농자재 넙제 이용현황

우리나라에서 친환경유기농자재로 공식목록(농산물품질관

리원 2021. 8. 30 현재)에 올라 있는 총 자재수 1,917종이 검색된다(병해충 관리용, 토양 및 작물 생육용 총합). 이 중 넙 추출물이나 넙 부산물을 함유하고 있는 자재는 총 57종이었다(보충자료, Suppl. Table S3, available online). 넙유박(즉 넙케이크)을 원료로 한 토양개량 및 작물 생육용으로 분류된 유기물 2종이 포함되어 있으며, 나머지는 넙 추출물로 자재명이 기록되어 있다.

주성분인 아자디라크틴 성분함량이 표기되고, 효능효과가 표시된 자재는 7종에 불과하다(Table 1). 나머지는 아자디라크틴 함량을 확인할 수 없는 넙 추출물을 함유하고 있으며, 넙제 제조과정(Fig. 1)에서 어느 공정의 산출물인지 판단하기 어렵다.

성분함량 및 효과표시된 국내 유통 자재의 평균 아자디라크틴 함량은 0.38%로써 세계적으로 유통되는 대표 15종(Kilani-Morakchi et al., 2021)의 평균 함량 2.1%와 비교할 때 약 5.5배 낮았다. 또한 국내 유통제품 중 아자디라크틴 함량이 가장 많은 제품은 1.8%이나 국외에는 고농도인 6% 함량의 제품이 유통되고 있다.

농촌진흥청 농학도서관 통합검색 엔진, 시험연구보고서 항목에서 검색어로 “친환경”을 입력하고, 다시 결과내재검색 “해충”으로 검색하여 얻은 161편 보고서 중에서 넙제에 대한 시험 결과를 대상해충별 정리한 결과는 보충자료 Table S4와 같았다(Suppl. Table S4 with references, available online). 대부분 실험에서 넙의 성분함량 표기와 살포농도 등이 명확하지 않으나 넙제의 방제효과를 추정할 수 있는 자료로 보인다. 진딧물 해충에 대한 방제효과는 대부분 실험에서 다소 변이는 있었으나 90% 이상의 방제효과를 보였다. 또한 가루이류에 대한 방제효과도 우수한 살충률을 보였다. 꽃매미에 대한 살충효과도 약충을 대상으로 누적살충률 73~77%를 보였고, 성충에 대한 방제효과는 훨씬 높은 것으로 나타났다.

총채벌레에 대한 방제효과는 방제가로 50~72% 범위로 살포효

Table 1. The commercial products of eco-friendly organic agricultural materials including certified Azadirachtin content in Korea

Product name ¹	Active Ingredient	Validity period	Manufacturer
Cheongsasu	Azadirachtin 0.01%, Matrine 0.6%	2019.01.29 - 2022.01.28	Agrigento Ltd.
Pachungtan gold	Azadirachtin 0.15%	2019.06.30 - 2022.06.29	Yooill Ltd.
Agrochung	Azadirachtin 0.01%, Rotenone 1.1%, Others 16.0%	2019.04.24 - 2022.04.23	Bio Force Ltd.
Nabang-cheol-i	Azadirachtin 0.58%	2019.09.25 - 2022.09.24	Korea Bio Research Institute Co.,Ltd.
Modu-ssag-chung	Azadirachtin >0.08%	2019.10.24 - 2022.10.23	Nara Bio Ltd.
Pest-ttug	Azadirachtin 1.8%	2020.04.24 - 2023.04.23	2MBIO Agro. Corp.
Deossem	Azadirachtin >0.05%, >Acetic acid 0.6%	2020.07.24 - 2023.07.23	Nara Bio Ltd.

¹These products are based on publicly announced as eco-friendly organic agricultural materials that listed at the database of the National Agricultural Products Quality Management Service (accessed on August 30, 2021 at <https://www.naqs.go.kr/contents/contentsTab.do?menuId=MN50068>).

과가 인정되었다. 노린재류(먹노린재)에 대한 결과는 20.0~35.6%로 직접적 살충률은 낮은 것으로 나타났다. 나방류에 대해서는 파밤나방 19.7~98%로 변이가 매우 컸고, 매미나방은 누적살충률 20.0~67.5%의 범위에 있었다. 또한 배추좀나방의 방제가는 73%를 보였다. 굽벥이류에 대한 토양처리는 38.7~56.0%의 살충률을 나타냈다. 응애류의 경우 차면지응애에 대해서는 56.9~99.8%의 방제가가 있었고, 점박이응애에 대해서는 방제가 16.7%로 매우 낮은 결과가 보고되었다.

넙제의 살충효과는 넙나무의 분포지역, 제조형태, 해충의 발육단계 등에 따라 변이가 매우 심한 것으로 보고되어 있으며 일괄적인 결과가 나오지 않는 경우가 많다(Kilani-Morakchi et al., 2021). 실제 아자디라크틴의 반치사농도(LC₅₀, ppm)는 해충과 발육단계에 따라 큰 변이를 보이고 있다(Reviewed in Kilani-Morakchi et al., 2021) (Suppl. Table S2, available online).

국내에서는 아직 아자디라크틴의 농도에 따른 살충률에 대한 정량적인 평가 보고가 없는 것으로 보인다. 국내 유통되는 넙제 중 아자디라크틴 함량이 가장 높은 제품(1.8%)의 추천농도를 1,000배라고 할 때 피피엠 농도로 환산(부피 vs. 부피)하면, 살포 농도는 약 1.8 ppm이 된다. 따라서 기존 아자디라크틴의 해충별 반치사농도(Table S2)와 비교할 때 일부 종의 해충에 효과가 나타날 것으로 예측된다.

맺는말

아자디라크틴을 대표 살충성분으로 하는 넙제는 앞서 고찰한 바와 같이 다양한 작용기작을 갖고 있다. 또한 최종 제품이 원료 생산지와 제조공정에 따라서 매우 다양하여 방제효과가 균일성하게 재현되지 않은 현실이 존재한다. 국내에도 다수의 제품이 유통되고 있으나 품질표시가 미흡하기 때문에 현장 적용시 확인이 필요할 것이다. 연구의 측면에서는 아자디라크틴의 함량을 기준에 두고 다양한 작용기작을 바탕으로 방제효과를 해석하려는 접근방법이 요구된다.

아자디라크틴은 다양한 살충기작과 기능을 갖고 있으므로 그 특성을 잘 이해하고 적용하는 경우 훨씬 더 효과적인 결과를 얻을 수 있을 것으로 판단된다. 본고는 유통되는 넙제품의 이해와 실험자료의 해석에 필요한 주요한 정보를 제공해줄 것으로 기대된다.

Acknowledgements

This work was supported by the 2021 education, research and student guidance grant funded by Jeju National University.

We are grateful to Sustainable Agriculture Research Institute (SARI) in Jeju National University for providing the experimental facilities.

Supplementary Information

Supplementary data are available at Korean Journal of Applied Entomology online (<http://www.entomology2.or.kr>).

저자 직책 & 역할

김동순: 제주대 교수, 자료수집 및 정리, 원고작성.

모든 저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

Literature Cited

- Agbo, B.E., Nta, A.I., Ajaba, M.O., 2015. A review on the use of neem (*Azadirachta indica*) as a biopesticide. *J. Bio-pestic. Environ.* 2, 58-65.
- Agbo, B.E., Nta, A.I., Ajaba, M.O., 2019. Bio-pesticidal properties of neem (*Azadirachta indica*). *Adv. Trends. Agric. Sci.* 1, 17-26.
- Akhtar, M., 2000. Nematicidal potential of the neem tree *Azadirachta indica* (A. Juss). *Integr. Pest Manag. Rev.* 5, 57-66.
- Amaral, K.D., Martinez, L.C., Lima, M.A.P., Serrão, J.E., Castro Della Lucia, T.M., 2018. Azadirachtin impairs egg production in *Atta sexdens* leaf-cutting queens. *Environ. Pollut.* 243, 809-814.
- AMR (Allied Market Research), 2021. Neem extract market by application (agriculture, personal care products, pharmaceutical, animal feed): Global opportunity analysis and industry forecast, 2015-2022. <https://www.alliedmarketresearch.com/neem-extract-market>. (accessed on 12 November, 2021).
- Anuradha, A., Annadurai, R.S., Shashidhara, L.S., 2007. Actin cytoskeleton as a putative target of the neem limonoid azadirachtin A. *Insect. Biochem. Mol. Biol.* 37, 627-634.
- Asogwa, E.U., Ndubuaku, T.C.N., Ugwu, J.A. Awe, O.O., 2010. Prospects of botanical pesticides from neem, *Azadirachta indica* for routine protection of cocoa farms against the brown cocoa mirid - *Sahlbergella singularis* in Nigeria. *J. Med. Plant. Res.* 4, 1-6.
- Benuzzi, M., Ladurner, E., 2018. Plant protection tools in organic farming, in *Handbook of Pest Management in Organic Farming*, in: Vacante, V., Kreiter, S. (Cesena, FC: CAB international) (Eds), 24-59.
- Bezzar-Bendjazia, R., Kilani-Morakchi, S., Ferdenache, M., Aribi, N., 2017. Azadirachtin induces larval avoidance and antifeeding by disruption of food intake and digestive enzymes in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *Pestic. Biochem. Physiol.*

- 143, 135-140.
- Boulahbel, B., Aribi, N., Kilani-Morakchi, S., Soltani, N., 2015. Insecticidal activity of azadirachtin on *Drosophila melanogaster* and recovery of normal status by exogenous 20-hydroxyecdysone. *Afr. Entomol.* 23, 224-233.
- Broughton, H.B., Ley, S.V., Slawin, M.Z., Williams, D.J., Morgan, E.D., 1986. X-ray crystallographic structure determination of detigloydihydroazadirachtin and reassignment of structure of the limonoid insect antifeedant azadirachtin. *J. Chem. Soc. Commun.* 46-47
- Butterworth, J.H., Morgan, E.D., 1968. Isolation of a substance that suppresses feeding in locusts. *J. Chem. Soc. Chem. Commun.* 23-24.
- Butterworth, J.H., Morgan, E.D., Percy, G.R., 1972. The structure of azadirachtin; the functional groups. *J. Chem. Soc. Perkin Trans. 1*, 2445-2450.
- Caldwell, B., Rosen, E.B., Sideman, E., Shelton, A.M., Smart, C.D., 2013. Resource guide for organic insect and disease management. New York State Agricultural Experiment Station. Arnold Printing Corp, Ithaca, New York, p. 202.
- Chaudhary, S., Kanwar, R.K., Sehgal, A., Cahill, D.M., Barrow, C.J., Sehgal, R., Kanwar, J.R., 2017. Progress on *Azadirachta indica* based biopesticides in replacing synthetic toxic pesticides. *Front. Plant Sci.* 8, 610. doi: 10.3389/fpls.2017.0061.
- Chopra, R., 1928. Annual report of the entomologist to the government, Punjab, 1925-26. Rep. Dep. Agric. Punjab 2, 67-125.
- Delventhal, R., Carlson, J., 2016. Bitter taste receptors confer diverse functions to neurons. *eLife* 5, e11181. doi: 10.7554/eLife.11181.
- Dorn, A., Rademacher, J.M., Sehn, E., 1987. Effects of azadirachtin on reproductive organs and fertility in the large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus*. *Proc. 3rd Int. Neem Conf.*, pp. 273-288.
- Dubrovsky, E.B., 2005. Hormonal cross talk in insect development. *Trends Endocrinol. Metab.* 16, 6-11.
- Er, A., Taskiran, D., Sak, O., 2017. Azadirachtin-induced effects on various life history traits and cellular immune reactions of *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Arch. Biol. Sci.* 69, 335-344.
- Ermel, K., Pahllich, E., Schmutterer, H., 1987. Azadirachtin content of neem kernels from different geographical locations and its dependence on temperature, relative humidity and light, in: Schmutterer, H., Ascher, K.R.S. (Eds.), *Natural pesticides from the neem tree (Azadirachta indica A Juss) and other tropical plants*. Eschborn: GTZ. pp. 171-184.
- Fer, P., Leupolz, W., Quentin, H., Praneetvatakul, S., Varela, A., 2000. Case studies of neem processing projects assisted by GTZ in Kenya, Dominican Republic, Thailand and Nicaragua. GTZ Report in 2000, Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit, Germany, p. 152. <http://www.nzdl.org/cgi-bin/library> (accessed on 30 August, 2021).
- Garcia, E.S., Luz, N., Azambuja, P., Rembold, H., 1990. Azadirachtin depresses the release of prothoracicotropic hormone in *Rhodnius prolixus* larvae: evidence from head transplantations. *J. Insect. Physiol.* 36, 679-682.
- Ghazawi, N.A., El-Shranoubi, E.D., El-Shazly, M.M., Abdel Rahman, K.M., 2007. Effects of azadirachtin on mortality rate and reproductive system of the grasshopper *Heteracris littoralis* Ramb (Orthoptera: Acrididae). *J. Orthopt. Res.* 16, 57-65.
- Ghazawy, N.A., Awad, H.H., Abdel Rahman, K.M., 2010. Effects of azadirachtin on embryological development of the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål (Orthoptera: Acrididae). *J. Orthoptera Res.* 19, 327-332.
- Govindchari, T.R., 1992. Chemistry and biological investigation on *Azadirachta indica* (the neem tree). *Curr. Sci.* 63, 117-122.
- Grant, I.F., Tirol, A.C., Aziz, T., Watanabe, I., 1983. Regulation of invertebrate grazers to enhance biomass and nitrogen fixation of cyanophyceae in Wetland rice field. *J. Soil Sci. Soc. Am.* 47, 669-675.
- Grdiša, M., Grčić, K., 2013. Botanical insecticides in plant protection. *Agric. Cons. Sci.* 78, 85-93.
- Han, S.-B., Kim, J.-H., 2013. Research trend of neem based biopesticides. *Korean J. Pestic. Sci.* 17, 220-230.
- Hasan, F., Ansari, M.S., 2011. Toxic effects of neem-based insecticides on *Pieris brassicae* (Linn.). *Crop Prot.* 30, 502-507.
- Hummel, H.E., Langner, S., Hein, D.F., Sanguanpong, U., Schmutterer, H., 2016. Unusually versatile plant genus *Azadirachta* with many useful and so far incompletely exploited properties for agriculture, medicine and industry. *Acta. Fytotechn. Zootechn.* 18, 169-175.
- Isman, M.B., 2006. Botanical insecticides, deterrents, and repellents in modern agriculture and an increasingly regulated world. *Annu. Rev. Entomol.* 51, 45-66.
- Jacobson, M., 1986. The neem tree: Natural resistance par excellence. *Am. Chem. Soc. Symp. Ser.* 296, 220-232.
- Kabeh, J.D., Jalingo, M.G.D.S.S., 2007. Exploiting neem (*Azadirachta indica*) resources for improving the quality of life in Taraba State, Nigeria. *Int. J. Agri. Biol.* 9, 530-532.
- Ketkar, C.M., 1983. Crop experiments to increase the efficacy of urea fertilizer nitrogen by neem by-products. *Proc. 2nd Int. Neem Conf. Germany*, pp. 507-518.
- Khater, H.F., 2012. Prospects of botanical biopesticides in insect pest management. *Pharmacologia* 3, 641-656.
- Khosravi, R., Sendi, J.J., 2013. Effect of neem pesticide (achook) on midgut enzymatic activities and selected biological compounds in the hemolymph of lesser mulberry pyralid, *Glyphodes pyloalis* walker (Lepidoptera: Pyralidae). *J. Plant. Prot. Res.* 5, 238-247.
- Kilani-Morakchi, S., Morakchi-Goudjil, H., Sifi, K., 2021. Azadirachtin-based insecticide: overview, risk assessments, and future directions. *Front. Agron.* 3, 676208. doi: 10.3389/fagro.2021.676208.
- Krauss, W., Baumann, S., Bokel, M., Keller, U., Klenk, A., Klingele, M., Pohnl, H., Schwinger, M., 1987. Control of insect feeding and development by constituent *Melia azadirach* and *Azadirachta indica*,

- in: Schmutterer, H., Ascher, K.R.S. (Eds.), Natural pesticides from the Neem tree and other tropical plants, Proc. 3rd Int. Neem Conf. GIZ, Eschborn, Germany. pp. 111-125.
- Kumar, B.R., 2021. SR Neem Agro Products, India. <https://www.exportersindia.com/s-r-neem-agro-products> (accessed on 30 August, 2021).
- Lai, D., Jin, X., Wang, H., Yuan, M., Xu, H., 2014. Gene expression profile change and growth inhibition in *Drosophila* larvae treated with azadirachtin. *Biotechnol.* 185, 51-56.
- Lee, Y., Kim, S., Montell, C., 2010. Avoiding DEET through insect gustatory receptors. *Neuron* 67, 555-561.
- Liu, P.F., Wang, W., Ling, X., Lu, Q., Zhang, J., He, R., Hang, C., 2019. Regulation hormone-related genes in *Ericerus pela* (Hemiptera: Coccidae) for dimorphic metamorphosis. *J. Insect Sci.* 19, 16. doi: 10.1093/jisesa/iez092.
- Maia, M.F., Moore, S.J., 2011. Plant-based insect repellents: a review of their efficacy, development and testing. *Malar. J.* 10 (Suppl. 1), S11.
- Marco, M.P., Pascual, N., Bellès, X., Camps, F., Messeguer, A., 1990. Ecdysteroid depletion by azadirachtin in *Tenebrio molitor* pupae. *Pest. Biochem. Physiol.* 38, 60-65.
- Mitchell, M.J., Smith, S.L., Johnson, S., Morgan, E.D., 1997. Effects of the neem tree compounds azadirachtin, salannin, nimbin, and 6-desacetylnimbin on ecdysone 20-monooxygenase activity. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 35, 199-209.
- Moga, M.A., Balan, A., Anastasiu, C.V., Dimienescu, O.G., Neculoiu, C.D., Gavris, C., 2018. An overview on the anticancer activity of *Azadirachta indica* (neem) in gynecological cancers. *Int. J. Mol. Sci.* 19, 3898. doi: 10.3390/ijms19123898.
- Mordue, A.J., Blackwell, A., 1993. Azadirachtin: an update. *J. Insect Physiol.* 39, 903-924.
- Mordue, A.J., Morgan, E.D., Nisbet, A.J., 2010. Azadirachtin, a natural product in insect control, in: Gilbert, L.I., Gill, S.S. (Eds.), *Insect Control: Biological and synthetic agents*, Elsevier Academic. pp. 185-203.
- Mordue, A.J., Nisbet, A.J., 2000. Azadirachtin from the neem tree *Azadirachta indica*: its action against insects. *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, 4, 615-632.
- Morgan, E.D., 1981. Strategy in the isolation of insect control substances from plants, in: Schmutterer, H., Ascher, K.R.S., Rembold, H. (Eds.), *Natural pesticides from the neem tree (Azadirachta indica A Juss)*, Eschborn: GTZ. pp. 43-52.
- Morgan, E.D., 2009. Azadirachtin, a scientific gold mine. *Bioorg. Med. Chem.* 17, 4096-4105.
- NPCS (NIIR PROJECT CONSULTANCY SERVICES), 2015. Market survey cum detailed techno economic feasibility report on neem plantation and processing product. NPCS/2845/23076, OP: BCCACA RP: OS-1. Delhi, India.
- Oulhaci, M.C., Denis, B., Kilani-Morakchi, S., Sandoz, J.C., Kaiser, L., Joly, D., Aribi, N., 2018. Azadirachtin effects on mating success, gametic abnormalities and progeny survival in *Drosophila melanogaster* (Diptera). *Pest Manag. Sci.* 74, 174-180.
- Pankaj, S., Lokeshwar, T., Mukesh, B., Vishnu, B., 2011. Review on neem (*Azadirachta indica*): Thousand problems on solution. *Int. Res. J. Pharm.* 2, 97-102.
- Paranagama, P.A., Connolly, J.D., Strang, R.H.C., 2004. Azadirachtin effects on proteins synthesized in fat body, haemolymph, ovary and midgut of locusts, *Schistocerca gregaria*. *J. Natl. Sci. Fond.* 32, 13-28.
- Premachandra, D.W., Borgemeister, C., Poehling, H.M., 2005. Effects of neem and spinosad on *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera: Thripidae), an important vegetable pest in Thailand, under laboratory and greenhouse conditions. *J. Econ. Entomol.* 98, 438-48.
- Qiao, J., Zou, X., Lai, D., Yan, Y., Wang, Q., Li, W., Deng, S., Xu, H., Gu, H., 2014. Azadirachtin blocks the calcium channel and modulates the cholinergic miniature synaptic current in the central nervous system of *Drosophila*. *Pest. Manag. Sci.* 70, 1041-1047.
- Rembold, H., Forster, H., Czoppelt, C.H., 1987a. Structure and biological activity of azadirachtins A and B, in: Schmutterer, H., Ascher, K.R.S. (Eds.), *Natural pesticides from the neem tree (Azadirachta indica A Juss) and other tropical plants*. Eschborn: GTZ. pp. 149-160.
- Rembold, H., Forster, H., Sonnenbichler, J., 1987b. Structure of azadirachtin B. *Z. Naturforsch C* 42, 4-6.
- Rembold, H., Forster, I.I., Czoppelt, Ch., Rao, P.J., Sieber, K.P., 1984. The azadirachtins, a group of insect growth regulators from the neem tree, in: *Natural pesticides from the neem tree (Azadirachta indica A Juss) and other tropical plants* Schmutterer, H., Ascher, K.R.S. (Eds.), Eschborn: GTZ. pp. 153-162.
- Rembold, H., Sieber, K.P., 1981. Inhibition of oogenesis and ovarian ecdysteroid synthesis by azadirachtin in *Locusta migratoria migratorioides* (R. and F.). *Z. Naturforsch. C* 36, 466-469.
- Rembold, H., Uhl, M., Miiller, T.H., 1987c. Effect of azadirachtin A on hormonal titres during the gonadotrophic cycle of *Locust migratoria*, in: Schmutterer, H., Ascher, K.R.S. (Eds.), *Natural pesticides from the neem tree (Azadirachta indica A Juss) and other tropical plants*, Eschborn: GTZ. pp. 289-298.
- Riedl, S.J., Shi, Y., 2004. Molecular mechanisms of caspase regulation during apoptosis. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 5, 897-907.
- Roberston, S.L., Ni, W., Dhadialla, T.S., Nisbet, A.J., Mc Custer, C., Ley, S.V., Mordue, W., Mordue 'Luntz' A.J., 2007. Identification of a putative azadirachtin-binding complex from *Drosophila* Kc167 cells. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 64, 200-208.
- Salehzadeh, A., Jabbar, A., Jennens, L., Ley, S.V., Annadurai, R.S., Adams, R., Strang, R.H.C., 2002. The effects of phytochemical pesticides on the growth of cultured invertebrate and vertebrate cells. *Pest Manag. Sci.* 58, 268-276.
- Schmutterer, H., 1990. Properties and potential of natural pesticides

- form the neem tree, *Azadirachta indica*. Ann. Rev. Entomol. 35, 271-297.
- Schmutterer, H., Singh, R.P., 1995. List of insects susceptible to neem products, in: Schmutterer, H. (Ed.), The Neem Tree *Azadirachta indica* A. Juss. and other Meliaceae Plants. Wiley-VCH, New York. pp. 326-365.
- Shannag, H.K., Capinera, J.L., Freihat, N.M., 2015. Effects of neem-based insecticides on consumption and utilization of food in larvae of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Insect Sci. 15, 152. doi: 10.1093/jisesa/iev134.
- Shu, B., Wang, W., Hu, Q., Huang, J., Hu, M., Zhong, G., 2015. A comprehensive study on apoptosis induction by azadirachtin in *Spodoptera frugiperda* cultured cell line Sf9. Arch. Insect. Biochem. Physiol. 89, 153-168.
- Shu, B., Yu, H., Li, Y., Zhong, H., Li, X., Cao, L., Lin, J., 2021. Identification of azadirachtin responsive genes in *Spodoptera frugiperda* larvae based on RNAseq. Pest. Biochem. Physiol. 172, 104745. doi: 10.1016/j.pestbp.2020.104745.
- Smith, S.L., Mitchell, M.J., 1988. Effects of azadirachtin on insect cytochrome P-450 dependent ecdysone 20-monooxygenase activity. Biochem. Biophys. Res. Commun. 154, 559-563.
- Stark, J.D., Walter, J.F., 1995. Neem oil and neem oil components affect the efficacy of commercial neem insecticides. J. Agric. Food Chem. 43, 507-512.
- Subrahmanyam, B., 1990. Azadirachtin: A naturally occurring insect growth regulator. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.), 99, 277-288.
- Sun, R., Cui, G., Chen, Y., Shu, B., Zhong, G., Yi, X., 2018. Proteomic profiling analysis of male infertility in *Spodoptera litura* larvae challenged with azadirachtin and its potential regulated pathways in the following stages. Proteomics 18, e1800192. doi: 10.1002/pmic.201800192.
- Tennessen, J.M., Thummel, C.S., 2011. Coordinating growth and maturation insights from *Drosophila*. Curr. Biol. 21, 750-757.
- Thoeming, G., Borgemeister, C., Sétamou, M., Poehling, H.M., 2003. Systemic effects of neem on western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae). J Econ Entomol. 96, 817-825.
- Thoeming, G., Poehling, H.-M., 2006. Soil application of different neem products to control *Ceratothripoides claratris* (Thysanoptera: Thripidae) (on tomatoes grown under protected cultivation in the humid tropics. Thai. Int. J. Pest Mana. 52, 239-248.
- Tomé, H.V.V., Martins, J.C., Correea, S., Galdino, T.V.S., Picançon, M.C., Guedes, R.N. C., 2013. Azadirachtin avoidance by larvae and adult females of the tomato leafminer *Tuta absoluta*. Crop Prot. 46, 63-69.
- Volkonsky, M., 1937. Sur un procédé nouveau de protection des cultures contre les acridines. C. R. Soc. Bioi. 125, 417-418.
- Weiss, L.A., Dahanukar, A., Kwon, J.Y., Banerjee, D., Carlson, J.R., 2011. The molecular and cellular basis of bitter taste in *Drosophila*. Neuron 69, 258-272.
- Yan, Y., Gu, H., Xu, H., Zhang, Z., 2017. Induction of aversive taste memory by azadirachtin and its effects on dopaminergic neurons of *Drosophila*. J. South. China Agri. Univ. 38, 12-18.
- Zannao, P.R., Miura, I., Nakanishi, K., Elder, D.L., 1975. Structure of insect phagorepellent azadirachtin: applications of PRFT CWD Carbon-13 nuclear magnetic resonance. J. Am. Chem. Soc. 97, 1975-1977.
- Zhao, J., Zhou, Y., Li, X., Cai, W., Hua, H., 2017. Silencing of juvenile hormone epoxide hydrolase gene (*Nljeh*) enhances short wing formation in a macropterous strain of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. J. Insect Physiol. 102, 18-26.