

조명나방(나비목: 포충나방과) 비휴면태의 생존과 발육, 생식에 미치는 온도의 영향

정진교* · 서보윤¹ · 김은영

국립식량과학원 재배환경과, ¹국립농업과학원 작물보호과

Effects of Temperature on Survival, Development, and Reproduction of the Non-diapause Asian Corn Borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae)

Jin Kyo Jung*, Bo Yoon Seo¹ and Eun Young Kim

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

¹Crop Protection Division, National Academy of Agricultural Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Korea

ABSTRACT: We analyzed the effects of temperature on the survival, development, and reproduction of the non-diapause Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae). A 16:8 h light:dark photoperiod was supplied to the non-diapause stages of *O. furnacalis*. The insects were raised on an artificial diet at seven constant temperatures between 15 and 35°C for immature stages, and eight temperatures between 13 and 33°C for the adult stage. The survival rate of eggs exceeded 70% at all temperatures, whereas survival of larvae was as low as 7.4% at 15°C. The developmental periods of the immature stages decreased with increasing temperature, but the larval period did not decrease further at 35°C. The pupal weight increased with increasing temperature, but the female weight decreased at 35°C. Variations with different last larval instars within the colonies at different temperatures were observed. Adults produced offspring at all tested temperatures. Adult longevity and the pre-oviposition and oviposition periods decreased with increasing temperature, but the pre-oviposition period increased at 33°C. Total fecundity exceeded 400 viable eggs at 22°C and 31°C. The mean daily fecundity during the oviposition period and the mean daily fecundity on the day of oviposition increased with increasing temperature, but decreased at 33°C. Daily fecundity sharply increased at earlier adult ages and slowly decreased thereafter. The simulated oviposition frequency was greatest at 22°C. The lower developmental threshold temperatures were estimated to be the lowest at 9.7°C for the first instar larva and the highest at 14.7°C for the 5th to last instar larval stage, using a linear model.

Key words: *Ostrinia furnacalis*, Non-diapause stage, Development, Reproduction, Temperature-dependence

조 록: 옥수수 주 해충인 조명나방(*Ostrinia furnacalis*)(나비목: 포충나방과)의 비휴면태 단계의 생존과 발육, 생식에 미치는 온도 영향을 분석하였다. 비휴면태 단계는 16:8 h (명:암)의 광주기 조건에서 유지하였다. 미성숙태를 15~35°C 범위의 7개 항온조건에서, 성충을 13~33°C 범위의 8개 항온 조건에서 인공사료로 사육하였다. 알은 적용된 모든 온도에서 생존율이 70% 이상이었으나, 유충은 15°C에서 7.4%의 낮은 생존율을 보였다. 온도가 증가함에 따라 미성숙태의 발육기간은 짧아졌으나, 유충기간은 35°C에서 더 짧아지지 않았다. 번데기 몸무게는 온도 증가에 따라 증가하였는데, 암컷의 무게는 35°C에서 다시 감소하였다. 25°C를 제외한 다른 6개 온도 각각에서 마지막 영기가 다른 개체변이가 관찰되었다. 성충은 적용된 모든 온도에서 자손을 생산하였다. 성충 수명과 산란전 기간, 산란기간은 온도가 증가함에 따라 감소하는 경향이었고, 산란전 기간은 33°C에서 다시 길어졌다. 총산란수는 22°C와 31°C에서 400개 이상이였다. 산란기간 중 일산란수와 산란일당 일산란수는 온도가 증가함에 따라 많아졌는데, 33°C에서 다시 감소하였다. 성충 나이에 따른 일일 산란수는 우화 초기 급격히 증가하였고 이후 완만히 감소하는 경향이였다. 산란횟수는 22°C에서 가장 많았다고 모의 추정되었다. 선형방정식으로 추정된 최저발육온도는 1령 유충이 9.7°C로 가장 낮았고, 5령~말령 단계가 14.7°C로 가장 높았다.

검색어: 조명나방, 비휴면태, 발육, 생식, 온도의존성

*Corresponding author: jungjk@korea.kr

Received October 25 2021; Revised November 15 2021

Accepted November 22 2021

변온동물인 곤충의 생존과 발육, 생식, 이동 등의 생명현상은 물리적 환경요인중 하나인 온도에 의해 크게 변화하며, 이는 온도가 곤충의 대사과정에 개입한 결과이다(Hoffmann, 1985; Ratte, 1985). 따라서 이런 곤충의 생명현상과 온도 사이의 관계는 곤충의 발생 시기와 연중 세대 수, 개체군 크기의 변동, 분포 범위와 같은 현상을 이해하는데 사용되어 왔다(Kim et al., 2017; Rebaudo and Rabhi, 2018; Jung et al., 2020b).

국내에서 재배되는 옥수수(*Zea mays*)(Poales: Poaceae)의 1차 해충인 조명나방(*Ostrinia furnacalis* (Guenée, 1854)) (Lepidoptera: Crambidae)은 국내 중부지방에서는 1년에 대체적으로 3세대를 경과하나 2세대 유충의 일부와 3세대 유충의 대부분이 짧아지는 낮 길이에 휴면이 유도되면서 월동에 들어가 실체는 연중 2세대와 3세대를 경과하는 복합 생활사를 갖는다(Kim et al., 2020). 월동한 유충들은 늦봄과 초여름에 걸쳐 성충으로 우화한다(Park et al., 2017; Kim et al., 2020). 주 파종시기인 4월 말에 파종된 옥수수 포장에서는 조명나방 1세대 유충에 의해 옥수수 잎과 줄기에 피해가 생기고, 2세대 유충에 의해 줄기와 이삭 피해가 나타난다(Lee et al., 1980). 따라서 조명나방 1세대와 2세대 유충의 밀도를 억제하는 것이 옥수수 피해를 줄이는 가지적인 해결책이 된다. 이 두 세대는 여름 기간에 걸쳐 발생하는데(Lee et al., 1980; Kim et al., 2020), 각 세대 개체군 내에서 휴면이 유도되지 않은 개체들은 당시의 온도 환경에 지배적인 영향을 받아 비휴면태의 발육과정을 전개할 것으로 추정된다. 이런 발육과정에 관한 지식을 해충 종합관리기술에 응용하기 위해서 조명나방의 발육과 생식과정에 대한 온도 영향을 분석한 기초자료를 구축할 필요가 있다. 비휴면태 조명나방의 발육에 미치는 온도의 영향에 대해서, 국내에서는 실내 유지 집단의 미성숙태에 대해 15 ~ 30°C 범위에서의 연구(Kim, 2002)가 있었고, 중국에서 실내 유지 집단의 미성숙태에 대해 10 ~ 34°C 범위에서의 연구(Li and Lu, 1998)와 지역 개체군에 따라 온도(20 ~ 32°C 범위)가 미성숙태 발육에 다르게 영향을 미친다는 야외 채집집단을 이용한 연구가 있었다(Xiao et al., 2016). 성충 발육과정에 미치는 온도 영향에 대한 연구는 찾기 어려운데, 국내 수원 지방에서 채집한 월동유충을 야외 망실에서 세대를 거듭하여 사육하면서 세대간 성충 특성을 조사한 보고가 있어 성충 생식특성에 대한 온도 영향을 제한적으로 이해할 수 있다(Lee et al., 1980). 본 연구에서는 조명나방 비휴면태의 발육에 미치는 온도 영향을 구체적으로 이해하기 위해 미성숙태에 대해서 15 ~ 35°C 범위의 항온조건에서, 성충에 대해서는 13 ~ 33°C 범위의 항온조건에서 조명나방을 사육하였고, 그 결과를 앞의 연구 결과들과 비교하면서 발육과 생식에 미치는 온도 영향을 분석하였다.

재료 및 방법

조명나방 발육과 생식 특성 조사

수원 지방 옥수수 포장에서 1990년대 후반부터 채집한 조명나방 유충을 인공사료(Jung et al., 2005)를 이용하여 곤충사육실(25±1°C, 16:8 hour light:dark, 60±10% RH)에서 유지했던 집단을 실험곤충으로 이용하였다. 실험실 집단은 매년 새로 채집된 유충을 섞어 유지하였다. 발육과 생식 실험에는 16:8 h (=light:dark hour) 광조건을 설정한 인큐베이터를 사용하였다. 13 ~ 20°C는 저온배양기(Dasol, Hwaseong-si, Korea)를, 다른 온도들은 4실 배양기(Dasol, Hwaseong-si, Korea)를 사용하였다.

미성숙태 발육특성 조사에서는 15, 17.5, 20, 25, 27.5, 30, 35°C의 7개 고정 온도를 이용하였다. 알 발육특성 조사에서, 유산지에 산란이 확인된 알뭉치 1 ~ 3개를 플라스틱 페트리접시 [50(diameter) × 10(height) mm] (SPL Life Sciences, Pocheon, Korea)에 넣고 매일 관찰하여 각 온도에서 페트리접시별로 유충 출현일을 기록하면서 유충 수를 세고 제거하였다. 유충들이 부화한 후 알뭉치 내 알에서 외관상 배자발육이 거의 완성되었거나 배자의 발육 진행이 확인되지 않는 알들은 온도별로 수일 ~ 수십 일 계속 놓아둔 후 다시 25°C 인큐베이터로 옮겨 일주일 후까지 부화하지 않은 알들은 사망한 알로 규정하였다. 이 사망한 알 수와 부화한 알 수를 합해 전체 알 수로 하였다. 별도로 알뭉치 1개만을 처리한 페트리접시로부터 한 알뭉치당 포함된 알 수를 계산하였다. 한 온도에서 부화한 알 개체별로 발육기간을 계산하여 전체에 대한 평균값을 얻었고, 알뭉치가 담겼던 페트리접시별로 생존율(부화율)을 계산하여 해당 온도의 평균생존율을 얻었다.

유충과 용 발육실험에서는 알 발육실험에서 나온 유충을 사용하지 않고 곤충사육실 집단 개체들을 이용하였다. 실험실 집단에서 갓부화한 유충을 1마리씩 플라스틱 페트리접시 [50(diameter) × 10(height) mm] (SPL Life Sciences, Pocheon, Korea)에 인공사료 조각과 같이 넣어 주었고, 용화할 때까지 탈피와 사망 여부를 매일 관찰하였다. 인공사료가 마르기 시작하거나 2/3 이상 소비되면 새것으로 교체하였다. 한 온도에 적용된 부화 유충 수는 64 ~ 191마리 사이에서 온도별로 달랐고, 도망가거나 인위적인 사고로 사망한 개체들을 뺀 수를 사용하였다. 페트리접시 안에서 용화한 번데기는 용화일에 복부 끝 생식공의 위치로 암수를 구분하고 무게를 측정하였다. 번데기를 소형 플라스틱 컵(약 20 mL)(Frontier Agricultural Science, Newark, USA)으로 옮기고 습도 보존용으로 인공사료를 같이 제공하면서 용화할 때까지 매일 관찰하여 사망일과 용화일을 기록하였다. 유충은 탈피일을 기준으로 영기를 구분하였다. 유충과 번데기의

생존율은 전체 개체수에 대한 반복 수 없는 하나의 값을 구했고, 발육기간은 해당 영기를 완성한 개체들 수를 반복수로 하여 평균값을 구했다.

성충 특성 조사에서는 13, 16, 19, 22, 25, 28, 31, 33°C의 8개 고정온도를 이용하였다. 사용한 성충은 유충의 온도별 발육실험으로 얻어진 것들이 아닌 곤충사육실 집단의 개체들을 사용하였다. 사육실 집단에서 번데기를 골라내어 성별을 구분하여 1마리씩 소형컵에 분리하여 두었다. 당일 우화한 암수 한 쌍을 플라스틱 사각 상자[72(width) × 72(depth) × 100(height) mm] (SPL Life Sciences, Pocheon, Korea)에 넣고 4 mL 유리바이알에 담긴 10% 설탕물과 증류수를 제공하면서 실험온도에 두었다. 매일 관찰하면서 상자 안쪽 면에 알을 낳은 교미쌍을 새로운 상자에 옮기고 암수 성충이 사망할 때까지 관찰하였다. 산란된 교미 상자들은 사육실(25°C)에 옮겨 매일 관찰하면서 부화한 유충 수를 조사하였고, 부화한 유충 수를 산란알 수로 계산하였다. 실험에 이용된 교미쌍 수는 온도별로 달라 45-63쌍이 처리되었다. 처리된 교미쌍 수에 대해 자손을 생성한 교미쌍 수의 비율로 생식 성공율을 구했다. 자손을 생성한 교미쌍만의 값들만을 이용하여 성충의 발육에 관련하여 수명, 산란전 기간, 50% 산란기간, 산란종료 기간, 산란기간을 구했다. 산란에 관련된 특징으로 산란일 수, 총산란수, 산란기간 중 일산란수, 산란일당 일산란수, 알뭉치 산란횟수를 구했다. 적용한 모든 온도에서 산란상자 안에 알이 날개로 날아진 것들이 많아 알뭉치로 판단하기 어려웠기 때문에 연구에서 실제 알뭉치 수는 조사하지 못했다. 이처럼 알을 날개로 낳는 현상은 산란상자가 좁은 비정상적인 환경 때문으로 생각되었다. 따라서 위에서 언급된 알뭉치 수는 두 가지 방식으로 계산한 가상값을 구했다. 첫 번째는, 온도에 따라 알뭉치당 알 수가 달라진다는 가정 아래, 앞의 산란일수별 생성된 산란수를 그 온도에서의 알뭉치 안의 평균 알 수로 결정하였고, 각각의 교미쌍에서 일별 산란수를 해당 온도의 알뭉치당 평균 알 수로 나누어 그 날의 알뭉치 수로 계산하였다. 두 번째는 모든 온도에서 산란되는 알뭉치당 알 수가 같다고 가정하였는데, 그 값은 Kim (2002)에서 5월 31일부터 6월 26일 사이에 여러 번 조사된 알뭉치당 평균 알 수가 약 29 ~ 48개의 범위에 있었는데, 이를 평균한 값인 37개를 사용하였다. 따라서 각각의 교미쌍에서 일별 산란수를 37로 나누어 그 날의 알뭉치 수로 계산하였다.

성충 일일 생존율과 일일 산란수, 일일 알뭉치 수 분석

성충의 일일 생존율(l_x)은 자손을 생성시킨 암컷들이 모두 사망할 때까지 처음 개체수에 대한 일일 생존수의 상대 비율로 구

했다. 일일 산란수(생존한 알)(m_x)는 일별로 각 교미쌍에서 산란된 알을 합하고 이를 반복수(자손을 생성한 교미쌍 수)로 나누어 구했다. 성충의 일일 생존율이 반영된 일일 산란수인 maternity ($l_x m_x$)는 일일 생존율(l_x)에 일일 산란수(m_x)를 곱해 구했다. 일일 산란된 알뭉치 수도 같은 방식으로 구했는데, 앞의 두 가지 방식으로 구한 알뭉치 수를 나이별로 합하여 반복수로 나누었고, 이 값들에 대해서는 성충의 일일 생존율이 반영된 maternity ($l_x m_x$)로 표시하였다.

실내 유지집단 유충 영기별 두께와 몸 길이 측정

실내 유지집단에서 영기별로 15마리씩을 채취하여 현미경(Leica, Wetzlar, Germany)에서 Leica Application Suite X 소프트웨어를 이용하여 두께와 몸 길이를 측정하였다.

최저발육온도와 발육완성온일도 추정

알과 유충, 유충 각 영기, 번데기, 성충의 산란전 기간에 대해 온도와 발육속도 사이의 연결 그림을 이용하여 직선이 되는 부분의 온도 범위에서 온도와 발육속도 사이의 선형 회귀식의 매개변수 값을 구했다. 유충 영기에 대해서는 1령부터 4령까지는 각 영기별로, 이후 5령부터 말령사이를 묶어 한 단계로 하여 각각의 선형식의 매개변수를 구했다. 선형식은 $y = ax + b$ 의 형태로, y 는 온도(°C) x 에서의 발육속도로 발육기간의 역수이다 (Campbell et al., 1974). 매개변수 a 는 기울기이고, b 는 y 축과 만나는 절편인데, TableCurve 2D (version 5.01)(SYSTAT software Inc, San Jose, USA)를 이용하여 두 값을 추정하였다. 최저발육온도는 $-b/a$ 로, 발육완성온일도는 $1/a$ 로 구했다.

자료 분석

온도들 사이에 발육기간, 용무게, 혹은 성충의 생식특성들 차이의 유의성에 대해서는 SAS/STAT의 PROC GLM[SAS 시스템(9.4판)(SAS Institute Inc., Cary, USA)] 프로그램으로 일원분산분석 후에 95% 신뢰수준에서 t -test 혹은 Tukey 검정으로 분석하였다.

결과

미성숙태 발육 특성

본 연구에서 적용한 모든 온도에서 조명나방 알은 73 ~ 100%

의 높은 생존율을 보였다. 발육기간은 평균 3.0 ~ 16.1일 사이였고, 온도가 증가함에 따라 짧아지는 경향이 있었다. 25 ~ 35°C 사이의 온도에서 발육기간이 3 ~ 4일 사이로 서로 유사했으나, 4일이 소요된 30°C에서 유의하게 길었다($F_{6,2391} = 59564, P < 0.0001$) (Table 1). 한 온도에서 발육기간 변이는 크지 않은 편이었다. 실내 실험곤충 유지집단으로부터 무작위로 채집된 알뭉치들에서 알뭉치당 알수는 18 ~ 81개 사이였고, 평균수는 약 46개였다(Table 2).

실내 유지집단으로부터 갓부화한 유충들을 여러 항온조건에서 발육시켰을 때 유충은 25°C에서 생존율이 약 88%로 가장 높았고, 그 온도 위 아래로 갈수록 생존율이 낮아져 15°C에서 7.4%로 가장 낮았다. 번데기 기간 동안의 생존율은 20°C에서 약 88%로 가장 높았고 15°C에서 20%로 가장 낮았는데, 17.5 ~ 35°C 사이에서는 55% 이상으로 높은 편이었다. 결과적으로 유충-용 기간 동안의 생존율은 20°C에서 가장 높았고, 그 온도 위 아래로 갈수록 낮아져 15°C에서는 1.5%로 가장 낮았고, 35°C에서는 다음으로 10.5%로 나타났다. 유충(평균 21 ~ 92일)과 번데기 발육기간(평균 6 ~ 50일)은 온도가 증가할수록 짧아졌고, 25 ~ 35°C 사이에서는 유의한 차이가 나지 않았다(larval period, $F_{6,411} = 478.5, P < 0.0001$; pupal period, $F_{6,295} = 1,277.8, P < 0.0001$; larva-pupal period, $F_{6,295} = 589.8, P < 0.0001$). 유충기간은 한 온도에서 개체들 사이의 변이가 큰 편이었다(Table 3). 번데기 무게는 암수 모두 온도가 증가할수록 무게가 증가하는 경향이 있었다(female, $F_{6,153} = 9.5, P < 0.0001$; male, $F_{5,136} = 10.9, P < 0.0001$). 암컷 무게는 35°C에서 무게가 그 아래 온도에 비해 유의차 없이 감소하였다. 17.5°C 이상의 상위온도에서 암컷이 수컷보다 유의하게 무거웠다(17.5°C, $F_{1,20} = 3.8, P = 0.0656$; 20.0°C, $F_{1,118} = 75.3, P < 0.0001$; 25.0°C, $F_{1,77} = 75.3, P < 0.0001$; 27.5°C, $F_{1,36} = 37.5, P < 0.0001$; 30.0°C, $F_{1,20} = 54.1, P$

< 0.0001 ; 35.0°C, $F_{1,18} = 5.0, P = 0.0383$).

유충 영기별 생존율에서 1령 생존율은 35°C에서 가장 낮았으나, 5령부터 말령 사이의 기간에는 15°C에서 가장 낮았다. 발육기간은 모든 영기에서 온도가 증가함에 따라 짧아지는 경향이었고, 25 ~ 35°C 사이의 온도에서는 큰 차이가 없었다. 그러나 1령 유충에서는 35°C에서 3령 유충에서는 30°C에서, 5령과 말령 사이의 기간에서는 35°C의 기간이 그 전 온도들에 비해 유의차 없이 긴 편이었다(1st instar larval(L) period, $F_{6,636} = 697.2, P < 0.0001$; 2nd L, $F_{6,540} = 346.6, P < 0.0001$; 3rd L, $F_{6,493} = 208.4, P < 0.0001$; 4th L, $F_{6,463} = 360.0, P < 0.0001$; 5th-last L, $F_{6,411} = 203.1, P < 0.0001$)(Table 4).

25°C에서 발육한 유충들은 영기가 5령까지 관찰되었으나, 27.5°C와 30°C에서는 8령까지, 나머지 온도에서는 7령까지 발육하는 개체들이 생겨, 처리 집단 내 유충 영기 수의 개체변이가 관찰되었다. 영기 수 변이가 있는 온도발육 집단에서 5령과 6령의 상대비율이 높은 편이었는데, 27.5°C와 35°C에서는 6령까지의 비율이 더 높았다. 한 온도집단 내에서 마지막 영기 사이에는 발육기간에 유의한 차이는 없었다. 1령부터 4령까지의 기간에 대해서는 20°C에서 마지막 영기가 7령인 개체들이, 27.5°C에서는 마지막 영기가 8령인 개체들이 발육기간이 유의하게 길었다. 5령부터 마지막 영기까지의 기간에 대해서는 15°C에서만 마지막 영기가 다른 개체들 사이에 차이가 없었고,

Table 2. Mean egg number per egg mass in the egg masses of *Ostrinia furnacalis* collected from the insectary (25°C) colony for the egg development experiments

No. of egg masses observed	No. of eggs per egg mass [range]
53	45.7±14.5 [18-81]

Table 1. Developmental periods (DP in days, mean±standard deviation) and survival rate(S, %) of *Ostrinia furnacalis* eggs at different temperatures (T)

T (°C)	No. of cohorts ¹⁾	Total No of eggs	DP [range]	S
15.0	11	587	16.1±0.8a [14-20]	80.2
17.5	10	471	11.2±0.4b [11-13]	73.3
20.0	2	268	8.0±0.1c [8-9]	100.0
25.0	2	173	3.0±0.2e [3-4]	96.5
27.5	10	381	3.1±0.3e [3-5]	94.5
30.0	8	489	4.0±0.2d [3-4]	93.1
35.0	9	191	3.0±0.1e [3-4]	100.0

¹⁾Egg masses were collected from the insectary (25°C) colony and were subjected to the experimental temperatures only during the egg period. Most of the cohorts (egg masses within one Petri dish) had one egg mass, but certain dishes had two or three egg masses. The total number of eggs were used for data processing. Statistics: Means among treatments are compared by the Tukey's test at 95% confidence level.

Table 3. Stage-specific developmental period (DP, days, mean±standard deviation), survival rates (S, %), and pupal weights (W, mg) of *Ostrinia furnacalis* larvae and pupae at different temperatures (T)

T (°C)	No. ¹⁾	Developmental stage							
		Larva		Pupa				Larva-pupa	
		DP [range]	S	DP [range]	S	W-female	W-male	DP [range]	S
15.0	68	92.2±12.3a [78-106]	7.4	50.0a [50]	20.0	29.0c [29]	-	156.0a [156]	1.5
17.5	94	62.4±12.4b [45-83]	30.9	23.3±1.6b [21-28]	75.9	54.8±19.0bc [26-81]	43.2±8.7c [34-60]	84.3±11.5b [67-105]	23.4
20.0	187	39.7±5.0c [29-56]	72.7	14.8±1.4c [12-19]	88.2	73.9±14.3ab,* [32-109]	53.7±10.1b [36-83]	54.5±5.2c [43-72]	64.2
25.0	134	22.5± 2.7d [18-31]	88.1	7.6±0.8d [6-10]	66.9	77.3±15.8ab,* [41-118]	52.8±6.7b [37-68]	30.0±2.9d [26-38]	59.0
27.5	97	21.8±4.3d [16-38]	67.0	6.7±0.6d [6-8]	58.5	83.2±19.2ab,* [48-115]	53.9±9.1b [35-71]	28.7±4.8d [22-45]	39.2
30.0	64	20.8±4.1d [15-31]	62.5	6.0±0.3d [5-7]	55.0	99.0±16.8a,* [61-123]	59.5±5.9b [48-69]	27.9±4.3d [22-37]	34.4
35.0	191	20.8±4.2d [15-31]	14.7	6.0±0.5d [5-7]	71.4	84.5±14.0a,* [68-114]	71.1±11.5a [48-84]	26.4±4.0d [22-37]	10.5

¹⁾Neonate larvae collected from the insectary (25°C) colony were applied to the experimental temperatures during the larva-pupal period. Statistics: Mean developmental periods among temperatures are compared by the Tukey's test at 95% confidence level, and different small letters indicate significant difference. Mean pupal weights between genders are compared by the t-test in a temperature, and asterisks(*) in the female values are indicated for only significant difference.

Table 4. Instar-specific developmental period (DP, days, mean±standard deviation) and survival rate (S, %) of *Ostrinia furnacalis* larvae at different temperatures (T)

T (°C)	No. treated	Larval instar									
		1st		2nd		3rd		4th		5th-last	
		DP [range]	S	DP [range]	S	DP [range]	S	DP [range]	S	DP [range]	S
15.0	68	12.3±1.5a [10-16]	72.3	10.6±1.8a [8-16]	76.6	9.9±2.8a [3-19]	80.6	12.8±3.1a [6-17]	72.4	51.4±13.9a [38-70]	23.8
17.5	94	8.7±1.4b [7-13]	70.2	7.1±1.6b [4-12]	74.2	8.9±2.7b [4-18]	85.7	9.6±1.8b [7-14]	88.1	29.6± 8.8b [17-46]	78.4
20.0	187	5.5±1.2c [4-11]	94.1	5.4±1.5c [3-13]	92.6	6.0±1.3c [4-10]	89.6	6.3±1.2c [4-11]	95.9	16.4± 4.0c [10-27]	97.1
25.0	134	4.4±0.5d [4-5]	96.3	3.1±0.7d [2-6]	96.1	3.5±1.3d [2-16]	97.6	3.5±0.9d [2-8]	99.2	8.1±2.1d [5-17]	98.3
27.5	97	3.4±0.7e [3-5]	87.6	3.0±0.7d [2-5]	90.6	2.8±0.5de [1-4]	94.8	3.1±0.6de [2-5]	95.9	9.6±3.7d [5-23]	92.9
30.0	64	3.1±0.4e [2-4]	95.3	2.3±0.5e [1-4]	80.3	2.9±0.6de [2-5]	93.9	3.0±0.7de [2-5]	95.7	9.5±3.5d [5-18]	90.9
35.0	191	3.3±1.0e [2-10]	44.0	2.1±0.6e [1-3]	61.9	2.4±0.5e [1-3]	88.5	2.4±0.7e [1-4]	89.1	10.8± 3.3d [5-18]	68.3

Statistics: Means among treatments are compared by the Tukey's test at 95% confidence level.

다른 온도에서는 모두 유의한 차이를 나타냈다. 마지막 영기가 클수록 그 기간이 긴 경향이였다. 유충 전체 기간에 대해서도

앞의 5령부터 마지막 영기까지의 기간과 같은 결과였다. 암컷이나 수컷의 번데기 무게에 대해서는 영기 수가 증가하는 것에

Table 5. Relative ratios of final larval instars of the insects pupated within a temperature, and their instar-specific developmental periods and pupal weights in the artificial rearing of *Ostrinia furnacalis* larvae at different temperatures(T)

T (°C)	Final instar	Ratio (%) [No.]	Developmental period (day)										Pupal weight (mg) ²⁾ [No.]					
			1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	Last ¹⁾	1st-4th ¹⁾	5th-last ¹⁾	Larva ¹⁾	♀	♂			
15.0	5th	60.0 [3]	12.3	10.0	7.7	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	12.0	41.7	42.0	41.7	83.7	-	40.3 [3]
	6th	20.0 [1]	10.0	9.0	7.0	10.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	15.0	55.0	36.0	70.0	106.0	29.0 [1]	-
	7th	20.0 [1]	11.0	8.0	11.0	12.0	7.0	8.0	8.0	8.0	8.0	8.0	47.0	42.0	62.0	104.0	28.0 [1]	-
17.5	5th	51.7 [15]	8.5	5.9	7.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	9.3	23.3	31.0	23.3 b	54.3 b	62.7 [6]	41.7 [9]	
	6th	41.4 [12]	8.8	7.3	9.1	9.4	10.9	10.9	10.9	10.9	10.9	24.0	34.6	34.9 a	69.5 a	45.3 [3]	36.8 [9]	
	7th	6.9 [2]	8.0	7.5	9.5	12.0	10.0	12.0	12.0	12.0	12.0	22.0	37.0	44.0 a	81.0 a	26.0 [1]	34.0 [1]	
20.0	5th	56.1 [74]	5.3	5.1	6.0	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	6.7	13.7	23.1 b	13.7 c	36.8 c	68.8 [40]	52.6 [34]	
	6th	41.7 [55]	5.9	6.1	6.0	5.8	6.1	6.1	6.1	6.1	6.1	13.6	23.7 ab	19.6 b	43.2 b	79.4 [34]	54.4 [21]	
	7th	2.3 [3]	5.3	5.0	8.0	8.0	5.3	6.7	6.7	6.7	6.7	12.3	26.3 a	24.3 a	50.7 a	62.0 [2]	37.0 [1]	
25.0	5th	100.0 [114]	4.4	3.1	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	8.1	14.5	8.1	22.5	76.3 [60]	51.7 [54]	
27.5	5th	33.8 [22]	3.1	2.7	2.8	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	3.0	6.8	11.7 b	6.8 c	18.5 c	84.5 [6]	50.3 [16]	
	6th	56.9 [37]	3.5	3.1	2.8	2.9	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	7.2	12.4 b	10.5 bc	22.8 bc	83.4 [18]	52.8 [19]	
	7th	7.7 [5]	3.2	3.2	2.8	3.0	2.6	3.2	3.2	3.2	3.2	7.6	12.2 b	13.4 b	25.6 b	79.0 [2]	49.3 [3]	
30.0	8th	1.5 [1]	4.0	4.0	2.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	5.0	10.0	15.0 a	23.0 a	38.0 a	80.0 [1]	-	
	5th	52.5 [21]	3.0	2.2	2.9	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	7.5	11.2	7.5 c	18.8 c	74.0 [8]	55.9 [13]	
	6th	27.5 [11]	3.2	2.5	2.7	2.6	3.1	3.1	3.1	3.1	3.1	7.1	11.0	10.2 bc	21.2 bc	99.5 [6]	61.4 [5]	
35.0	7th	15.0 [6]	3.2	2.5	2.7	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	6.5	11.5	13.0 ab	24.5 ab	101.7 [3]	54.0 [3]	
	8th	5.0 [2]	3.0	2.0	3.5	3.5	3.0	3.5	3.5	3.5	3.5	6.5	12.0	16.5 a	28.5 a	94.0 [2]	-	
	5th	7.7 [2]	3.5	2.0	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	5.0	10.5	5.0 b	15.5 b	71.0 [1]	42.0 [1]	
35.0	6th	50.0 [13]	3.2	1.8	2.5	2.2	3.5	3.5	3.5	3.5	3.5	6.3	9.8	9.8 a	19.5 ab	84.9 [8]	65.8 [5]	
	7th	42.3 [11]	3.8	1.7	2.3	2.4	2.8	3.2	3.2	3.2	3.2	6.4	10.2	12.4 a	22.5 a	80.6 [5]	63.5 [6]	

¹⁾Developmental periods of only the last instar stage, 1st to 4th stage, 5th to last stage, and larval stage were statistically analyzed within a temperature. Means among stages with different last instars are compared by the Tukey's test at 95% confidence level. Only results with significant differences are indicated with different small letters.

²⁾Pupal weight data were collected from the pupae, regardless of adult emergence.

Table 6. Head capsule widths and body lengths of five instars in *Ostrinia furnacalis* larvae reared in the insectary (25°C)

Characteristics	Larval instar (mean±standard deviation) [range]				
	1st	2nd	3rd	4th	5th
Head capsule width (um)	271±13a	414±41b	672±61c	940±59d	1,426±192e
[range]	[254-301]	[320-462]	[576-745]	[837-1,044]	[1,207-1,888]
Body length (mm)	1.7±0.2a	3.0±0.4b	5.8±0.6c	8.6±1.1d	16.9±2.0e
[range]	[1.4-1.9]	[2.1-3.5]	[5.0-7.1]	[7.1-10.4]	[13.8-20.5]

Fifteen insects were replicated for an instar. Statistics: Means among larval instars are compared by the Tukey's test at 95% confidence level.

따른 일정한 경향이 관찰되지 않았다(Table 5).

실내(25°C) 실험곤충 유지집단에서 무작위로 선택된 유충 영기들의 두폭은 1령의 271 um에서 5령의 1,426 um까지, 몸길이는 1령의 1.7 mm에서 5령의 16.9 mm까지 영기들 사이에 유의한 차이를 보이면서 영기가 진행됨에 따라 증가하였다[head capsule width, $F_{4,70} = 347.8, P < 0.0001$; body length, $F_{4,70} = 475.0, P < 0.0001$](Table 6).

성충 발육 및 생식 특성

시도된 교미쌍 수에서 자손(갓부화 유충)을 생성한 교미쌍 비율을 나타내는 생식률은 13°C에서 약 65%로 낮았고 다음에 33°C에서 약 73%로 낮았다. 다른 온도에서는 90% 이상으로 높았다(Table 7). 자손을 생성한 교미쌍에서 암컷과 수컷 수명은 비슷한 편이었고, 온도가 증가함에 따라 감소하였다. 그러나 31°C에서 수명이 다시 길어지는 현상을 보였다(female, $F_{7,353} = 143.3, P < 0.0001$; male, $F_{7,353} = 125.7, P < 0.0001$)(Table 7). 생식에 성공한 교미쌍에서 실제 부화한 알의 자료를 이용하여 분석하였을 때, 산란에 관련된 기간들도 온도가 증가함에 따라 감소하였다. 산란전 기간은 13°C에서 약 18일로 가장 길었고 31°C에서 2일로 가장 짧았다. 그러나 33°C에서 다시 길어졌다($F_{7,353} = 67.8, P < 0.0001$). 우화부터 전체 자손의 50%까지를 낳은 기간인 50% 산란일은 31°C와 33°C에서($F_{7,353} = 127.4, P < 0.0001$), 우화부터 마지막 산란까지의 기간은 31°C에서 길어졌다($F_{7,353} = 106.7, P < 0.0001$). 산란기간도 온도 증가에 따라 짧아졌으나 31°C에서 다시 길어졌다($F_{7,353} = 22.2, P < 0.0001$). 산란기간 중 실제 산란할 날 수는 산란기간 보다 적어 산란기간 중 매일의 연속적인 산란은 없었다. 이 산란일수는 22°C에서 가장 많았고, 이를 기준으로 온도가 감소하거나 증가함에 따라 적어지는 경향이였으나 31°C에서 그 아래 온도보다 많았다($F_{7,353} = 18.4, P < 0.0001$). 최대 산란일수는 저온으로 갈수록 많았다. 부화한 유충 수를 의미하는 암컷 한 마리의 평균 총산

란수는 22°C와 31°C에서 약 410 ~ 430개로 가장 많았고, 13°C에서 39개로 가장 적었다($F_{7,353} = 41.6, P < 0.0001$). 하나의 교미쌍에서 최대 산란수는 22°C에서 898개가 관찰되었고, 다음으로 31°C에서 731개가 관찰되었다. 산란기간중 일일산란수는 온도가 증가함에 따라 많아졌으나, 33°C에서 다시 감소하였다($F_{7,353} = 53.9, P < 0.0001$). 이와 유사한 경향이 산란일당 계산된 일일산란수에서도 관찰되었고, 13°C에서 약 6개로 가장 적었고, 31°C에서 약 67개로 가장 많았다($F_{7,353} = 51.5, P < 0.0001$). 이 산란일당 평균 일일산란수를 그 온도에서 한번 산란할 때 알뭉치의 평균 알수로 가정하여 모의로 추정된 알뭉치 산란횟수는 예상된 것처럼 해당 온도에서의 산란일 수의 평균 값과 거의 유사하게 3.2 ~ 10.5번 사이였다($F_{7,353} = 8.0, P < 0.0001$). 한편 모든 온도에서 알뭉치당 알 수가 37개로 동일하다고 가정하고 추정된 알뭉치 산란횟수는 1.0 ~ 11.7번 사이로 22°C와 31°C에서 유의차 없이 가장 많았으며 온도에 따른 총산란수와 유사한 경향을 보였다($F_{7,353} = 41.7, P < 0.0001$). 19°C까지는 앞의 평균값 기준 알뭉치 수보다 적었고, 이후의 상위온도에서는 모두 많았다. 이 두 가지 방식으로 추정된 알뭉치 산란횟수는 공통적으로 22°C에서 가장 많았다.

성충(암컷) 나이별 생존율과 산란수, 가상 알뭉치 산란횟수의 일일 변화를 분석하였을 때(Fig. 1), 생존율은 고온영역으로 갈수록 나이가 지남에 따라 급격하게 감소하였다. 일일 산란수와 모의 추정된 일일 알뭉치 산란횟수는 13°C를 제외한 다른 온도에서는 초기에 급격히 증가하고 피크일 이후 완만히 감소하는 경향이였다. 13 ~ 19°C 사이에서는 나이가 지나는 도중에 일일 산란수 혹은 알뭉치수가 여러번 높고 낮아지는 변동이 관찰되었다. 일일 최대 산란수는 31°C까지 온도가 증가함에 따라 증가하였고, 33°C에서는 감소하였다(Fig. 1A). 일일 알뭉치수에서(Fig. 1B), 각 온도에 따른 산란일 당 평균 산란수를 기반으로 추정된 방식에서는 31°C에서 성충 나이 2일째에 알뭉치수가 평균 약 2개로 최대였고, 다음으로 22°C에서 3일째에 약 1.7개였다. 알뭉치당 37개의 고정된 알수를 기반으로 추정된 방식

Table 7. Reproductive traits (mean ± standard deviation) of *Ostrinia furnacalis* adults at different temperatures(T)

T (°C)	Pair No. treated ¹⁾	Reproductive rate (%) ²⁾	Pair No. analyzed	Longevity (day)		Developmental periods (day) related with oviposition (OP)			
				♀	♂	Pre-OP	50% OP	Final OP	OP
13	63	65.1	41	41.2±10.0a	43.1± 8.6a	17.6±9.5a	24.1±8.0a	32.1±9.8a	15.5±10.2a
16	51	92.2	47	34.2±10.2b	37.6±11.9b	10.5±6.9b	15.8±7.2b	25.1±9.8b	15.6±10.6a
19	50	96.0	48	24.6±7.5c	23.2±10.9c	6.9±3.9c	11.8±4.3c	17.8±6.0c	11.9±6.5a
22	50	98.0	49	18.3±7.3d	23.1±10.5c	2.4±0.8d	5.9±2.0d	13.8±4.7d	12.3±4.6a
25	51	90.2	46	11.9±5.1e	9.1±4.7de	2.5±2.1d	4.5±2.5d	8.8±3.7e	7.3±3.3b
28	50	92.0	46	8.6±4.4e	8.1±4.7de	2.5±0.8d	3.7±1.3d	6.8±3.2e	5.4±3.1b
31	52	98.1	51	10.1±2.7e	12.0±4.3d	2.0±0.6d	3.8±0.8d	8.2±2.0e	7.2±2.1b
33	45	73.3	33	8.4±3.1e	6.5±2.7e	3.7±1.7d	4.9±2.1d	6.7±2.8e	4.1±2.4b

T (°C)	Oviposition days (OD) [range]	Total fecundity (No.) [range]	Daily fecundity (No.) during OP	Daily fecundity (No.) per OD {range} ³⁾	Simulated oviposition frequency (No.) during OP	
					Average base [range] ⁴⁾	37 egg base [range] ⁵⁾
13	5.7±3.8bc [1-18]	39± 51e [2-297]	3.1±3.1c	6.4±5.9c {1-97}	6.0±8.0bc [0.3-46.2]	1.0±1.4e [0.1-8.0]
16	7.9±4.8b [1-18]	134±117d [1-421]	9.2±6.5c	15.6±10.4c {1-116}	8.6±7.5ab [0.1-27.0]	3.6±3.2d [0.0-11.4]
19	7.8±4.2b [1-17]	157±141cd [1-457]	13.3±10.0c	18.6±11.8c {1-106}	8.4±7.6ab [0.1-24.6]	4.2±3.8cd [0.0-12.4]
22	10.5±3.7a [1-16]	432±204a [21-898]	35.9±14.5b	41.1±15.6b {1-233}	10.5±5.0a [0.5-21.8]	11.7±5.5a [0.6-24.3]
25	5.9±2.7bc [1-11]	254±151b [5-590]	36.4±20.5b	43.2±21.5b {2-273}	5.9±3.5bc [0.1-13.7]	6.9±4.1b [0.1-15.9]
28	4.8±2.7cd [1-11]	246±162bc [13-614]	47.1±22.3b	52.1±23.3b {1-303}	4.7±3.1c [0.2-11.8]	6.6±4.4bc [0.4-16.6]
31	6.4±1.7bc [3-10]	413±148a [119-731]	60.8±24.1a	67.3±25.0a {1-350}	6.1±2.2bc [1.8-10.9]	11.2±4.0a [3.2-19.8]
33	3.2±1.9cd [1-9]	144±124d [8-452]	40.2±33.4b	45.2±32.7b {2-232}	3.2±2.7c [0.2-10.0]	3.9±3.4d [0.2-12.2]

¹⁾Newly emerged adults were collected from the insectary (25°C) colony and then applied to the experimental temperatures.

²⁾Reproductive rate was calculated as the percentage of the treated number of adult pairs that produced progeny. All data related to adult performance in this table were analyzed for the reproductive pairs.

³⁾The ranges are applied for the overall oviposition dates of all individual pairs at a temperature, and not for the individual means in the temperature.

⁴⁾The frequency at a temperature was estimated based on the daily egg mass number, in which the daily egg numbers were divided by the mean daily fecundity per oviposition days (OD) at the corresponding temperature.

⁵⁾The frequency at a temperature was estimated based on the average number of eggs per egg mass, in which the daily egg numbers were divided by a fixed number, 37, regardless of temperature.

에서는 일일 최대 알뭉치 수가 31°C까지 온도가 증가함에 따라 증가하였고, 33°C에서는 감소하였다. 31°C에서 최대 일일 알뭉치 수는 성충 나이 2일째에 평균 약 3.6개였다.

발육영점온도와 발육완성온일도

선형 회귀식을 이용하여 조명나방의 발육단계별로 추정된 최저발육온도(LDT)는 1령이 9.2°C로 가장 낮았고, 5령-말령 기간

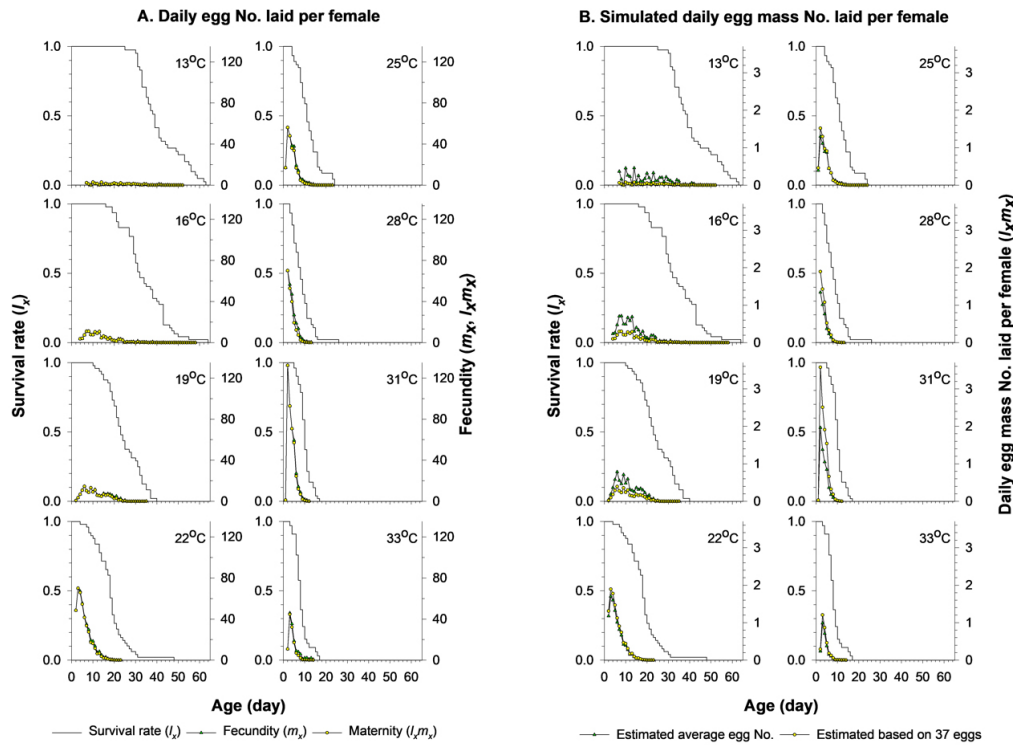


Fig. 1. Daily fecundity (A) and daily egg mass number (B) laid by *Ostrinia furnacalis* females during their survival periods at different constant temperatures. The values of A are expressed as daily fecundity (m_x , \triangle) and daily maternity ($l_x m_x$, \circ). The simulated numbers of egg masses (B) were estimated based on the mean egg number per one oviposition date at the corresponding temperatures (\triangle), and 37 eggs per one egg mass at all temperatures. The two simulation methods are described in the text and in Table 7.

Table 8. Linear equation models for temperature (T)-dependent development, lower development threshold temperature (LDT), and thermal constants (degree-days) required for development of *Ostrinia furnacalis*

Stage	T range used	Linear equation	Adjusted r^2 , F (P)	LDT (°C)	Degree-days
Egg	15 ~ 25°C	$y = 0.027286x - 0.376937$	0.76, $F_{1,2} = 22.9$ ($P = 0.0409$)	13.8	36.6
Larva(L)	17.5 ~ 25°C	$y = 0.003805x - 0.050197$	1.00, $F_{1,2} = 3967.7$ ($P = 0.0003$)	13.2	262.8
1st L	15 ~ 25°C	$y = 0.015126x - 0.138478$	0.83, $F_{1,2} = 33.0$ ($P = 0.0290$)	9.2	66.1
2nd L	15 ~ 25°C	$y = 0.023980x - 0.270090$	0.98, $F_{1,2} = 256.2$ ($P = 0.0039$)	11.3	41.7
3rd L	17.5 ~ 27.5°C	$y = 0.024967x - 0.320685$	0.99, $F_{1,2} = 658.1$ ($P = 0.0015$)	12.8	40.1
4th L	15 ~ 27.5°C	$y = 0.022008x - 0.262885$	0.97, $F_{1,3} = 185.4$ ($P = 0.0009$)	11.9	45.4
5th L-Last L	17.5 ~ 25°C	$y = 0.012700x - 0.186982$	1.00, $F_{1,2} = 1,001.4$ ($P = 0.0010$)	14.7	78.7
Pupa	15 ~ 30°C	$y = 0.010273x - 0.134402$	0.99, $F_{1,4} = 452.3$ ($P = 0.0000$)	13.1	97.3
Larva-pupa	15 ~ 25°C	$y = 0.002744x - 0.035511$	0.99, $F_{1,2} = 455.3$ ($P = 0.0022$)	12.9	364.4
Pre-oviposition	13 ~ 25°C	$y = 0.042573x - 0.534708$	0.87, $F_{1,2} = 13.7$ ($P = 0.0658$)	12.6	23.5

이 14.7°C로 가장 높았다. 산란전 기간의 LDT는 12.6°C로 추정되었다. 각 단계별 LDT와 발육완성온일도가 제시되었다(Table 8).

고찰

본 연구에서 조명나방 미성숙체에 휴면을 유도하지 않는 일일

광주기 16:8 시간(명:암) 조건을 적용하여 조사한 발육특성들은 같은 광주기 조건에서 수행된 Kim (2002)와 Li and Lu (1998)의 온도별 발육 자료들과 비교될 수 있다(Table 9). 이 선행연구들은 본 연구와 다르게 알을 실험실 집단에서 채취하여 용 발육이 완성될 때까지 연속적으로 실험온도들에 적용하였다. 따라서 이렇게 실험곤충 채취방식이 다른 것이 발육 과정에 어떤 영향

Table 9. Stage-specific and instar-specific developmental periods (day, mean) and survival rates (% in parentheses) of *Ostrinia furnacalis* immature stages at different constant temperatures (T) reported in two previous publications

Literature ¹⁾	T (°C)	Egg	Larval instar					Larva	Pupa
			1st	2nd	3rd	4th	5th		
Kim (2002)	15.0	14.6 (42.9)	9.6 (97.5)	12.3 (92.3)	9.2 (100.0)	13.3 (100.0)	92.4 (30.6)	136.8 (27.5)	94.1 (54.5)
	17.5	14.0 (65.0)	6.7 (88.6)	8.5 (97.4)	6.7 (97.4)	7.2 (100.0)	24.7 (97.3)	53.8 (81.8)	22.8 (91.7)
	20.0	12.7 (67.6)	6.2 (85.7)	6.0 (91.7)	5.3 (100.0)	6.3 (100.0)	14.8 (93.9)	38.6 (73.8)	15.7 (100.0)
	22.5	6.7 (100.0)	6.5 (79.5)	3.6 (85.7)	4.0 (100.0)	3.4 (100.0)	9.9 (96.7)	27.4 (65.9)	11.7 (100.0)
	25.0	4.1 (100.0)	3.5 (96.0)	3.1 (100.0)	3.4 (100.0)	4.0 (100.0)	6.8 (100.0)	20.8 (96.0)	9.1 (81.2)
	27.5	3.8 (100.0)	3.2 (86.9)	2.5 (100.0)	2.4 (100.0)	2.3 (100.0)	5.8 (97.9)	16.2 (85.2)	7.3 (91.3)
	30.0	3.4 (100.0)	3.1 (52.0)	3.7 (11.5)	6.0 (33.3)	(0.0)	-	(0.0)	-
Li and Lu (1998)	10.0	(0.0)							
	12.0	36.8 (7.6)	21.5 (100.0)	15.5 (73.7)	14.8 (89.3)	(0.0)	-	(0.0)	
	14.0	28.5 (36.0)	18.3 (100.0)	13.3 (90.6)	12.0 (95.1)	15.8 (93.5)	36.8 (69.7)	96.2 (56.1)	43.5 (39.6)
	16.0	16.3 (50.6)	10.8 (100.0)	7.8 (90.9)	7.3 (93.5)	9.5 (74.4)	23.5 (93.8)	58.9 (59.3)	25.3 (53.3)
	18.0	10.8 (62.6)	7.3 (100.0)	5.5 (90.4)	4.5 (92.9)	6.3 (81.0)	16.5 (91.5)	40.1 (62.3)	17.8 (71.8)
	22.0	6.5 (74.0)	4.8 (100.0)	3.8 (94.6)	4.0 (94.3)	4.3 (90.9)	9.8 (92.7)	26.7 (75.1)	12.0 (75.5)
	26.0	4.3 (78.0)	3.5 (100.0)	2.8 (94.9)	2.8 (91.9)	3.0 (94.1)	8.3 (96.9)	20.4 (79.5)	9.5 (83.9)
	30.0	4.5 (83.6)	2.8 (100.0)	2.5 (92.7)	2.0 (97.4)	2.5 (96.0)	6.8 (97.2)	16.6 (83.7)	6.5 (82.9)
34.0	4.8 (44.0)	3.5 (100.0)	1.8 (72.7)	2.7 (92.5)	2.8 (56.1)	6.3 (81.9)	17.1 (30.9)	7.3 (48.5)	

¹⁾The data were rearranged from the original data of the two previous studies. In both studies, eggs as the start stages were collected from laboratory colonies and applied to the experimental temperatures of their research at the 16:8 h light:dark photoperiod condition. Larvae that hatched from the eggs at the corresponding temperatures were consecutively investigated until adult emergence. The two studies used different artificial diets. In both studies, only the 5th larval instar was described at all temperatures.

을 미칠 가능성이 있다. 한편, 한 곤충종에서 온도에 따라 발육 특성이 달라지는 것이 보편적인 것처럼 같은 온도에서도 먹이 식물이나 사료 종류에 따라 발육 특성이 달라지는 현상도 많이 관찰된다(Hagstrum and Milliken, 1988; Yi et al., 2019; Jung et al., 2020a). 따라서 비교된 세 연구에서 사용된 인공사료도 각기 다르기 때문에, 온도에 따른 경향성을 중심으로 미성숙태 발육 특성들을 비교하였다.

본 연구에서 알 발육이 가능한 온도 범위는 앞의 두 연구의 결과와 유사하였다. 단, Li and Lu (1998)는 더 낮은 온도인 12°C에서는 알 발육이 가능하였고, 10°C에서는 불가능하였다는 더 하한의 온도발육 결과를 제시하였다. 본 연구에서 알 발육기간이 온도증가에 따라 짧아지는 중에 30°C에서는 거꾸로 길어졌는데, Li and Lu (1998)에서도 같은 온도에서 유사한 결과가 제시되었다. 단 본 연구에서 35°C에서는 다시 알 기간이 짧아졌는데 이에 대한 해석은 할 수 없어 알 발육이 가능한 상한 온도에 대해서는 검토가 더 필요하다.

유충은 본 연구에서 적용된 모든 온도에서 발육할 수 있었던 것처럼 Li and Lu (1998)에서 유사한 온도 범위(14~34°C)에서

같은 결과가 제시되었다. 단 그 보고에서는 12°C에서 3령 이후의 발육이 불가능하였다. 본 연구와 Kim (2002)의 결과가 동일하게 15°C에서 유충 생존율이 매우 낮아, 이 온도가 유충 발육이 가능한 하한 온도에 가깝다고 추정되었다. 따라서 이 온도는 12°C와 15°C 사이에서 결정될 확률이 높았고, 선형방정식으로 추정된 발육영점온도는 13.2°C였다. 한편, 본 연구에서 온도가 증가하면서 유충 발육기간이 짧아졌으나 35°C에서 정지되는 것으로 나타났다. 이와 유사하게 Li and Lu (1998)의 연구에서 34°C에서의 유충 기간이 그 아래 온도인 30°C 보다 길어졌다. 따라서 그 온도가 조명나방 유충 발육의 상한 온도에 가깝다고 추정되었다. 유충 영기별로 보면, 본 연구에서는 1령 기간과 5령~말령 기간이 35°C에서 발육이 지체되는 현상을 보인 반면, Li and Lu (1998)의 연구에서는 1령과 3령, 4령 기간이 35°C에서 발육이 지체되는 현상을 보여 다른 경향이 나타났다. 그러나 Kim (2002)의 연구에서는 30°C에서 3령까지 발육할 수 있었으나 이후 발육을 완성할 수 없었던 다른 결과가 제시되었다. 번데기 기간도 본 연구에서 35°C에서 더 짧아지지 않았는데, 같은 경향이 Li and Lu (1998)의 연구에서도 나타났다.

본 연구에서는 25°C를 제외한 모든 온도에서 한 온도에서 유충 영기 수가 달라지는 개체 변이가 확인되었다. 많은 곤충 종에서 한 집단 내에서 유충 영기 수의 변이가 발견되어 왔는데 (Esperk et al., 2007), 조명나방에 대해서도 약 28°C에서 옥수수나 수수로 키운 유충 중 15 ~ 25%가 6령으로 나머지는 5령으로 마지막 영기를 보인 경우가 보고되었다(Nafus and Schreiner, 1991). 국내에서도 야외에 설치되었다고 추정된 망실 안에서 옥수수 잎과 줄기, 이삭을 먹이면서 사육한 조명나방 유충에서, 1세대 유충(발육기간 중 평균 온도 20.7°C)에서는 7령까지 2세대 유충(발육기간 중 평균 온도 약 26.8°C)에서는 6령까지 발육하는 것이 보고되었다(Lee et al., 1980). 단 이 연구에서는 마지막 유충 영기에 집단 내 개체 변이가 있었는지는 확인되지 않았다. 이런 결과들을 종합하면, 조명나방 유충은 발육 과정에서 온도 환경의 영향에 따라 영기 수가 달라질 수 있는 것이 고유한 특성인 것으로 판단되었다. 한편, 일정 온도에서 사육된 집단 중 5령 이후의 마지막 영기까지 영기 수가 많아질수록 전체 유충 발육기간이 길어졌는데, 이는 5령 이후 추가된 탈피횟수에 비례하여 유충 영기가 길어졌기 때문으로 나타났다. 따라서 온도가 변화하는 야외에서 조명나방의 한 세대의 집단 중 영기 수의 개체변이가 발생할 가능성이 있으며, 이런 특성에 따라 유충 기간의 변이도 크게 생길 수 있다고 추정되었다. 한편, Lee et al. (1980)은 5령 이후 탈피가 더 진행될수록 두폭이 더 증가하여 7령의 두폭이 평균 2.42 mm 이었다는 결과를 제시하였는데, 이 두폭 값은 본 연구에서 실험실 유지 집단의 5령 유충의 두폭(평균 1.43 mm)과 크게 달랐다. 그런데 1령부터 5령까지의 영기별 두폭은 Lee et al. (1980)에서 제시된 값들이 본 연구의 값들보다 약간 작은 편이어서, 탈피 횟수가 증가하는 개체들은 그렇지 않은 개체들에 비해 같은 영기에서 약간 더 작은 몸 크기를 갖고 있을 가능성이 나타났다. 조명나방 유충 두폭에 대해 26°C에서 인공사료로 사육한 다른 연구에서, 유충이 5령까지 관찰되었고 각 영기별 두폭이 본 연구의 결과와 유사하나 후기 영기로 갈수록 본 연구의 영기별 두폭 보다 더 큰 보고가 있다 (Park and Boo, 1993).

성충은 본 연구에서 적용된 13 ~ 33°C 사이의 온도 범위에서 교미와 산란이 가능하였다. 수원 지방에서 조명나방 성충은 대체적으로 5월 초부터 10월 말 사이에 발생한다(Kim et al., 2020). 이 기간 동안 평년(1991 ~ 2020년) 순별 평균기온이 5월 상순에 16.3°C(최저 ~ 최고, 10.8 ~ 22.5°C)이고, 시기가 지남에 따라 증가하여 8월 상순에 27.1°C(23.8 ~ 31.4°C)로 최고를 보이고, 이후 10월 하순 12.1°C(6.9 ~ 18.0°C)까지 계속 감소한다(KMA website, N.D.). 이중 비휴면태 유충 자손을 만들 수 있는 기간은 8월 중순까지 발생하는 성충이고, 이 기간의 평균

기온은 26.4°C(최저 ~ 최대 23.1 ~ 30.6°C)이므로, 비휴면태 유충 자손을 만드는 기간 중 성충이 활동하는 온도 범위는 약 16 ~ 27°C(최저기온 약 11 ~ 24°C) 사이이다. 휴면태 유충 자손을 만들 수 있는 성충이 발생하는 기간은 앞의 기간과 겹치면서 7월 중순부터 9월 하순(평균 19.4°C, 최저 ~ 최대 14.8 ~ 24.7°C)으로, 이 기간의 온도 범위는 약 19 ~ 27°C(최저 기온 약 15 ~ 24°C) 사이이다. 즉, 본 연구에서 적용한 온도 범위는 야외에서 조명나방이 활동하는 시기의 기온 범위의 대부분을 포함한다 (Kim et al., 2020; KMA website, N.D.). 단 실내 16:8 시간 명암 광주기 조건에서 조사된 조명나방 성충의 최고 구애시간대와 교미시간대는 암기간 중후반부이므로(Park and Boo, 1994), 야외에서는 동트기 수 시간 전에 교미할 확률이 크다. 이 시간대는 대체로 하루 중 온도가 가장 낮은 시간대이므로 성충의 교미 행동에 대해서는 더 낮은 온도에서의 검정이 필요할 수도 있다. 한편, 야외에서는 10월 중에도 성충 발생이 관찰되어, 그 시기에 만날 수 있는 온도에서도 생식할 가능성이 있다고 짐작된다. 그러나 이들로부터 생성될 수 있는 자손들은 월동이 거의 불가능하기 때문에 현재로서는 이 시기 발생하는 조명나방 성충을 해충관리 대상으로 고려할 필요는 없다.

성충 수명에 대해서는 Lee et al. (1980)은 수원 지방 조명나방 1화기 성충의 수명이 약 9 ~ 11일이었고, 2화기는 7 ~ 8일, 3화기 성충은 11일 정도라고 보고하였다. Lee et al. (1980)에서 조사된 1화기(5월 말 ~ 6월 초)와 2화기(7월 중하순) 성충의 우화시기는 일평균기온이 상승하고, 3화기(8월 중하순) 성충의 우화시기는 기온이 하강하는 시기이다. 따라서 조명나방 성충의 수명이 본 연구의 결과와 같이 온도 증가에 따라 감소하는 영향을 받는 것으로 보인다. 한편, Lee et al. (1980)의 연구에서 1, 2, 3화기 성충의 산란기간이 순서대로 평균 4.9, 3.5, 5.4일이었는데, 이는 산란기간이 각 해당 계절의 기온에 영향을 받은 것으로 해석될 수 있고, 본 연구의 결과와 같이 온도 증가에 따라 짧아지는 경향을 보였다. 총산란수도 Lee et al. (1980)에서는 기온이 가장 높은 시기인 2화기 성충 때가 약 820개로 가장 많았고, 1화기와 3화기 성충의 산란수가 약 200개 더 적어, 이 속성도 본 연구의 결과와 같이 온도 영향을 받는다고 판단되었다.

결과적으로, 본 연구에서 성충 특성에 대한 온도 영향에서 생식율이 최저온과 최고온에서 상대적으로 낮았고, 성충 수명과 산란전 기간, 산란기간은 온도 증가에 따라 짧아지는 경향을 보였다. 산란일수와 총산란수는 22°C에서 최고값을 나타내며 위아래 온도로 갈수록 짧아지는 경향이였다. 또 산란기간중 일산란수와 산란일당 일산란수는 온도 증가에 따라 많아지는 경향이어서 이런 특성들이 온도 영향을 받는 것은 명확하였다. 최저 온도인 13°C에서 생식이 가능하였으나 유사한 산란기간을

보였던 16°C에 비해 총산란수가 훨씬 적어, 그 온도가 조명나방 성충의 생식이 가능한 하한 온도에 가깝다고 추정되었다. 한편, 최고 온도인 33°C에서는 산란전 기간이 그 아래 온도보다 지연되었고, 총산란수와 산란일당 산란수도 유의하게 줄어 그 온도에서 성충 우화 후 난자 형성과 수정 및 배란의 과정 중 생리적인 지체가 발생하는 것으로 추정되었다. 즉, 그 온도는 조명나방 성충의 생식이 가능한 상한 온도에 가깝다고 추정되었다.

그런데 본 연구에서 22°C와 31°C에서 생식율과 총산란수가 가장 높고 많았으며, 31°C에서의 성충 수명과 산란기간이 그 아래 온도에서 약간 더 길거나, 산란일수가 아래 온도에서 보다 더 많은 결과가 나타났다. 즉 총산란수에 대해서는 적용된 온도 범위에서 2개의 최적 온도를 보였고, 수명과 산란기간에 대해서는 온도 증가에 따른 일정한 방향의 변화에서 벗어나는 경향을 보였다. 이와 유사한 속성을 보이는 다른 곤충종에 대한 연구 사례를 쉽게 찾지 못해 본 연구의 결과만으로는 이런 현상에 관한 논리적인 고찰은 제공하기 어렵다. 이런 현상이 조명나방에게 나타나는 온도 영향의 고유한 속성인지를 알기 위해서는 보충 실험이 필요할 것으로 생각된다. 한편, 산란기간 혹은 산란일수로 나는 평균 일산란수는 저온부터 31°C까지 온도가 증가할수록 많아지는 온도 영향에 관한 일정한 경향을 보였다.

온도에 따른 조명나방 성충의 나이별 생존을 변화와 산란수 경향은 어떤 온도 부근에서의 그 지역의 개체군의 성충이 수명을 다할 때까지 자손 생성 양상을 짐작하는데 이용될 수 있다. 즉, 국내 수원지방에서 서식하는 조명나방이 저온 영역의 시기에 상대적으로 긴 산란기간을 가지면서 일산란수가 작은 상태를 나타내고, 고온 영역의 시기에는 짧은 산란기간 중 집중된 산란을 할 것으로 짐작된다. 그런데 조명나방은 알을 식물체의 주로 잎 뒷면에 알뭉치 단위로 산란하며, 부화한 유충들의 대부분은 그 식물체에서 서식을 한다(Nafus and Scheriner, 1987). 옥수수 포장에서 조명나방 유충에 의해 피해 받은 식물체로부터 2개 이상 떨어진 식물체들에서는 피해가 잘 발견되지 않아(Jung, J.K., unpublished observation), 유충의 포장 내 분산 행동이 활발하지 않은 것으로 추정된다. 따라서 조명나방 성충이 산란기간 중 산란하는 알뭉치 수, 즉 산란횟수는 그 포장에서 피해받을 식물체의 수와 정의 상관관계가 있을 것으로 짐작되고, 산란횟수에 대한 온도 영향을 추적하는 것은 시기에 따른 조명나방의 피해 정도를 예측할 수 있는 자료가 될 수 있다. 이에 본 연구에서 산란횟수에 대한 온도 영향을 분석하였다. 그런데, 성충 산란 실험에서 알뭉치 수와 알뭉치당 알 수에 관한 실제 자료를 얻지 못해, 대신 가상의 모의 추정을 하였다. 본 연구에서 성충이 노화할수록 산란수가 적어졌고, 온도가 증가할수록 산란기간 중 일산란수 혹은 산란일당 일산란수가 많

았던 결과로부터, 알뭉치 수나 알뭉치당 알 수가 온도와 나이의 영향을 받을 가능성이 있다고 추정되었다. 이 추정과 유사하게 도둑나방(*Mamestra brassicae*)(Noctuidae) 성충이 15, 20, 25°C에서 사육되었을 때, 총산란수와 알뭉치당 알 수는 온도가 증가함에 따라 많아졌고, 연령이 증가함에 따라 알뭉치 산란횟수가 적어졌으며, 암컷당 산란된 알뭉치 수는 20°C에서 제일 많았던 결과가 있다(Kwon et al., 2005). 이 결과를 참고하여 본 연구에서 산란횟수를 모의로 추정한 첫 번째 방식은 각 온도에서 총산란수를 산란일수로 나눈 평균값을 그 온도에서의 평균 알뭉치당 알 수로 가정한 뒤, 이를 기준으로 일별 알뭉치 산란횟수를 계산하는 방식이다. 첫 번째 방식은 결국 산란한 일수를 이용한 셈이 되므로 각 온도에서의 알뭉치 산란 평균 횟수는 산란일 수와 유사하였다. 한편, 위의 가정과 다르게 성충 나이가 지남에 따라 산란횟수는 감소할 수 있으나 온도에 관계없이 알뭉치는 일정한 수의 알을 갖는다고 가정하여 알뭉치 산란횟수를 추정한 방식은 두 번째 방식이다. 그 알뭉치당 평균 알 수인 37개(Kim, 2002)의 고정된 값을 이용하였으므로 온도에 따른 알뭉치 산란횟수는 총산란수와 같은 경향을 띠었다. 첫 번째 방식으로는 13 ~ 19°C 사이에서 산란기간 동안 두 번째 방식 보다 더 많은 식물체에 산란할 것이 추정되었다. 두 번째 방식으로는 22 ~ 33°C 사이에서 첫 번째 방식보다 더 많은 식물체에 산란할 것이 추정되었다.

찰옥수수 포장에서 2016년 5월 27일부터 6월 28일까지 8회에 걸쳐 전체 615개 식물체를 조사하였을 때, 기생이 확인되지 않은 알뭉치가 산란된 식물체가 59주 발견되었고, 이중 알뭉치가 1개 산란된 것이 89.8%이고 2개 산란된 것이 10.2%였다(Jung J.K., unpublished observation). 따라서 조명나방 성충은 한 식물체에 머물면서 집중적으로 산란하거나 다른 암컷 성충이 같은 식물체에 산란하는 비율은 높지 않은 것으로 추정된다. 이 원인은 여러 식식성 곤충 종들이 자기 자손이 동종의 다른 개체들과의 먹이 경쟁을 피하기 위해 성충이나 산란된 알 혹은 부화한 유충들이 식물체에 표지페로몬이나 산란저해페로몬을 방출하여 산란할 성충이 이미 동종에 의해 점유되었던 식물체를 피해 다른 식물체에 산란하는 속성 때문으로 짐작된다(Nufio and Papaj, 2001). 이와 관련되어 조명나방 알뭉치에서 발산되는 palmitoleic acid와 oleic acid가 교미한 조명나방 암컷 성충의 산란을 방해한다는 보고가 있다(Li and Ishikawa, 2005). 또 유사한 예로, 조명나방 동속종인 *O. nubilalis* 성충이 동종 유충에 의해 피해를 받은 옥수수 식물체에는 산란하지 않는다는 보고가 있다(Harmon et al., 2003). 이런 행동습성은 결국 포장 내 알뭉치의 분포에 영향을 미치는데, *O. nubilalis*의 경우 알뭉치가 포장 가장자리에 있는 식물체에 집중되어 산란되

는 경우도 있으나, 대체적으로 포장 내에서 알뭉치가 임의로 분포하는 포아송 확률을 따른다고 하여(Shelton et al., 1986; Harmon et al., 2003), 조명나방도 그와 유사한 행동습성을 보일 가능성이 크다고 짐작되었다.

선형방정식으로 구해진 알과 유충, 번데기 단계의 최저발육온도는 12 ~ 14°C 사이로 추정되었다. 알의 최저발육온도는 13.8°C로 추정되었으나, Li and Lu (1998)의 연구에서는 알이 12°C에서도 발육이 가능하였고, 최저발육온도로 약 10.4°C를 제시하였다. 유충과 번데기 단계의 최저발육온도는 본 연구에서 관찰되었던 15°C 이하의 발육 하한온도와 Li and Lu (1998)에서 관찰된 12°C 이상의 온도 범위에 포함된다. 유충 영기별로는 1령과 2령, 4령 단계의 최저발육온도가 12°C 이하로 다른 영기에 비해 낮아 이 영기들의 유충들이 저온에 더 내성이 있을 가능성이 나타났다. 이에 비해 5령과 말령 사이의 기간의 최저발육온도가 가장 높아, 이 영기의 유충들이 저온에 취약할 수 가능성이 나타났다. 산란전 기간의 최저발육온도도 성충 온도 의존 발육 결과에서 예상되었듯이 13°C 이하로 나타났다.

이상으로 조명나방 비휴면태의 발육과 생식에 미치는 온도 영향에 대해 분석하였는데, 여기서 밝혀진 속성이 국내 야외에서 서식하는 각 지역의 조명나방 개체군들에 동일할 수는 없다. 이는 중국에서 조명나방 지역 개체군들이 온도에 따라 다른 발육 과정을 보인다는 예(Xiao et al., 2016)로부터 짐작할 수 있다. 따라서 국내에서도 각 지역에 분포하는 개체군들에 대해 온도 영향을 분석하는 개별적인 작업이 필요할 것이다. 한편으로는 야외에서의 조명나방 발생 시기와 방제 요소 투입시기를 이해하기 위해 이런 자료를 일반화시켜 응용할 수 있는 방법론 개발이 필요하다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ01527801)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

Statements for Authorship position & contribution

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

Seo, B.Y.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Validated the data, and edited the manuscript.

Kim, E.Y.: National Institute of Crop Science, Researcher; Validated the data, and edited the manuscript.

All authors read and approved the manuscript.

Literature Cited

- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Mackauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431-438.
- Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S., 2007. Intraspecific variability in number of larval instars in insects. *J. Econ. Entomol.* 100, 627-645.
- Hagstrum, D.W., Milliken, G.A., 1988. Quantitative analysis of temperature, moisture, and diet factors affecting insect development. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81, 539-546.
- Harmon, J.P., White, J.A., Andow, D.A., 2003. Oviposition behavior of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) in response to potential intra- and interspecific interactions. *Environ. Entomol.* 32, 334-339.
- Hoffmann, K.H., 1985. Metabolic and enzyme adaptation to temperature, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer, Berlin, Heidelberg. pp.1-32.
- Jung, J.K., Kim, E.Y., Kim, I.H., Ahn, J.J., Lee, G.-S., Seo, B.Y., 2020a. Meridic diets for rearing of *Spodoptera frugiperda* larvae. *Korean J. Appl. Entomol.* 59, 243-250.
- Jung, J.K., Kim, E.Y., Kim, I.H., Seo, B.Y., 2020b. Species identification of noctuid potential pests of soybean and maize, and estimation of their annual adult emergence in Suwon, Korea. *Korean J. Appl. Entomol.* 59, 93-107.
- Jung, J.K., Park, J.H., Im, D.J., Han, T.M., 2005. Parasitism of *Trichogramma evanescens* and *T. ostrinae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to eggs of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 44, 43-50.
- Kim, D.-S., Ahn, J.J., Lee, J.-H., 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: characteristics and developmental process of models. *Korean J. Appl. Entomol.* 56, 1-18.
- Kim, E.Y., Kim, I.H., Seo, B.Y., Kim, Y., Park, C.-G., Jung, J.K., 2020. Diapause and voltinism in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae) in Suwon, and larval instar sensitivity to diapause induction. *Korean J. Appl. Entomol.* 59, 185-202.
- Kim, K.S., 2002. Temperature-dependent development model and analysis of occurrence phenology of Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis* (Guenee)). MS thesis, Seoul National University.
- KMA (Korea Meteorological Administration) website, N.D. <https://www.weather.go.kr> (accessed on 10 October, 2021).
- Kwon, M., Kwon, H.-J., Lee, S.-H., 2005. Temperature-dependent

- development and seasonal occurrence of cabbage armyworm (*Mamestra brassicae* L.) at highland Chinese cabbage fields. Korean J. Appl. Entomol. 44, 225-230.
- Lee, Y.B., Hwang, C.Y., Choi, K.M., Shim, J.Y., 1980. Studies on the bionomics of the Oriental corn borer *Ostrinia furnacalis* (Guenée). Korean J. Pl. Prot. 19, 187-192.
- Li, G., Ishikawa, Y., 2005. Oviposition deterrents from the egg masses of the adzuki bean borer, *Ostrinia scapularis* and Asian corn borer, *O. furnacalis*. Entomol. Exp. Appl. 115, 401-407.
- Li, Z., Lu, M., 1998. Temperature-dependent development of Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. Zool. Res. 19, 389-396.
- Nafus, D.M., Schreiner, I.H., 1987. Location of *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Pyralidae) eggs and larvae on sweet corn in relation to plant growth stage. J. Econ. Entomol. 80, 411-416.
- Nafus, D.M., Schreiner, I.H., 1991. Review of the biology and control of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lep: Pyralidae). Trop. Pest Manage. 37, 41-56.
- Nufio, C.R., Papaj, D.R., 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. Entomol. Exp. Appl. 99, 273-293.
- 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 postdiapause development rate. J. Econ. Entomol. 110, 2443-2451.
- Park, J.W., Boo, K.S., 1993. An artificial diet and the rearing method for the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee) (Lepidoptera: Pyralidae). Korean J. Appl. Entomol. 32, 395-406.
- Park, J.W., Boo, K.S., 1994. Calling behavior and sex pheromone gland of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee) (Lepidoptera: Pyralidae). Korean J. Appl. Entomol. 33, 66-73.
- Ratte, H.T., 1985. Temperature and insect development, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), Environmental physiology and biochemistry of insects. Springer, Berlin, Heidelberg. pp.33-66.
- Rebaudo, F., Rabhi, V.-B., 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. Entomol. Exp. Appl. 166, 607-617.
- Shelton, A.M., Nyrop, J.P., Seaman, A., Foster, R.E., 1986. Distribution of European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) egg masses and larvae on sweet corn in New York. Environ. Entomol. 15, 501-506.
- 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.
- Yi, H., Bae, S., Jung, J.K., Kim, G.-H., Kim, Y., Yoon, Y., Jang, Y., Jung, T.-W., Maharjan, R., 2019. Survival and life table parameters of soybean pod borer *Maruca vitrata* (Geyer) (Lepidoptera: Crambidae) on leguminous crop cultivars. Entomol. Res. 49, 483-489.