

성페로몬 감각생리와 해충관리기술

김용균*

안동대학교 생명과학대학 식물의학과

Sensory Physiology of Sex Pheromone and Its uses for Insect Pest Management

Yonggyun Kim*

Department of Plant Medicals, College of Life Sciences, Andong National University, Andong 36729, Korea

ABSTRACT: Sex pheromone is used for chemical communication for mating in a species-specific manner in insects. Insect antennae possess sensory receptors specific to sex pheromone components and generate receptor potential to be perceived by the brain to evoke mating behavior. The sex pheromones have been used for monitoring specific species of insect pests to predict their subsequent occurrences based on a temperature-dependent growth model. Sex pheromones are also used for controlling pest insects using several different strategies such as mass capture, lure-and-kill, or mating disruption. This review explains the sensory physiology and insect pest management techniques related with sex pheromone.

Key words: Sex pheromone, Receptor, IPM, Monitoring, Mating disruption

초록: 성페로몬은 곤충 종 특이적으로 교미신호를 전달하는 화학신호물질이다. 곤충의 촉각에는 이러한 성페로몬 화학물질을 받아들이는 특이적 수용체를 지닌다. 성페로몬이 이 수용체에 결합하면서 감각전위를 발생시키고 이는 대뇌로 전달되어 정보 인식을 통해 교미행동을 유발하게 한다. 성페로몬은 또한 해충의 발생을 모니터링하는 데 이용되어 온도발육모델과 더불어 향후 발생상황을 예측하는 데 널리 이용되고 있다. 더불어 성페로몬이 해충의 대량포획, 유살 또는 교미교란을 유발하여 직접적으로 방제에 응용된다. 본 종설은 성페로몬과 관련된 곤충 생리 및 이를 이용한 해충관리기술을 소개한다.

검색어: 성페로몬, 수용체, 해충종합방제, 모니터링, 교미교란

누에(*Bombyx mori*)가 분비하는 bombykol(보미콜)을 화학적으로 동정한(Butenandt et al., 1959) 이래 약 60년 동안 페로몬은 농업 및 의학 해충을 방제하는 데 중요한 수단으로 이용되어 왔다. 특별히 성페로몬과 같이 종 특이성이 높은 유인물질을 이용하여 특정 해충 개체군 동태를 모니터링하여 방제의 효율을 높여주고 있다.

페로몬을 이용한 해충 방제기술을 개발하는 데 화학생태학적 접근은 가장 근간을 이루는 원천 핵심기술이다. 이 기술을

통해 특정 곤충의 성페로몬 동정 및 효율성 검증이 가능하게 되었다. 여기에 곤충의 페로몬 감지를 이해하기 위해 냄새감각에 대한 분자생리학적 원리 탐구는 해충 방제는 물론이고 척추동물의 냄새감각 생리 탐구에도 주요한 연구 초석을 제공하였다 (Hildebrand and Sheppard, 1997).

곤충을 이용한 페로몬 연구가 전체 생물계에 중추적 역할을 하게 된 이유는 이들의 행동생리, 냄새감지 및 페로몬 생합성과정이 비교적 단순하고 또 쉽게 접근할 수 있는 생물적 소재이기 때문이다. 또한, 대부분이 경제적으로 주요한 해충을 다루기에 연구의 의미를 뚜렷이 부여할 수 있다. 여기에 1960년대 중반 이후 화학 농약의 대량 살포에 따른 환경오염 문제의 부각은 페로몬을 이용한 비화학적 해충 방제 연구에 박차를 가하게 되었

*Corresponding author: hosanna@anu.ac.kr

Received December 24 2020; Revised January 29 2021

Accepted February 1 2021

다. 실제로 많은 야외 적용시험 연구들은 페로몬을 이용한 해충 방제가 가능하다는 것을 제시하여 주었다(Baker and Heath, 2005).

따라서 곤충페로몬 통신계의 생화학적, 신경생리학적 및 행동학적 분석은 기본적으로 페로몬 연구체계, 페로몬을 이용한 방제기술의 평가기법, 그리고 페로몬을 이용한 방제기술 개량에 필수적이다. 본 종설에서는 이러한 페로몬 관련 곤충 생리를 기반으로 다양한 해충 방제기술의 원리를 설명하고 나아가 새로운 관련 해충방제 기술을 소개하고자 한다.

1. 성페로몬 생리

화학통신의 수단으로 성페로몬은 반대 성을 유인하는 경우에 일컫는다. 이는 암수 모두를 유인하는 집합페로몬과 구분된다. 이 성페로몬에 대한 이해는 이 물질의 화학적 성질과 이를 바탕으로 곤충의 체내에서 일어나는 전기생리적 변화를 이해할 필요가 있다.

1.1. 성페로몬의 화학적 다양성

주로 나비목과 딱정벌레목을 중심으로 연구된 곤충의 성페로몬 물질은 휘발성을 갖는 물질 가운데 비교적 크기가 큰 선형 지방산 구조로부터 단일테르펜류까지 다양한 구조를 지니고 있다. 이들 물질은 모두 낮은 증기압을 가지며, 야외에 방출될 경우 극미량의 분자 밀도를 차지하게 되는 데 이때 수컷의 높은 감지능력으로 의사소통을 이루고 있다.

나비목의 경우 나비류에 비해 나방류가 성페로몬에 대한 의존도가 높다. 나비류의 경우 배우자를 찾는 데 주로 시각적 수단에 의존하고 페로몬은 근거리 또는 접촉페로몬의 용도로 이용된다. 그러나 나방류에 있어서는 성페로몬이 배우자를 찾는 데 절대적이라는 것이 일반적 의견이다. 암컷 나방류는 지방산을 주성분으로 주로 원거리 통신물질을 방출하는 반면 수컷은 식물체의 이차대사산물과 유사한 근거리 교신물질을 방출하게 된다. 많은 암컷의 페로몬은 10~18개 탄소수 지방산에 알코올, 아세테이트 및 알데하이드류의 관능기가 포함된 물질의 혼합체로 구성된다. 이 외에 여러 개의 이중결합이 포함된 polyene 또는 epoxide 탄화수소가 포함되기도 한다. 이들의 생합성과정을 살펴보면 16개 또는 18개 탄소수 지방산을 모체로 불포화효소에 의한 이중결합 첨가, β -산화에 의한 탄소수 골격 감소, 산화 또는 환원효소에 의한 말단 관능기 형성을 포함하게 된다. 한편 페로몬합성을 유기시키는 신경펩타이드 호르몬인 PBAN (pheromone biosynthesis activating neuropeptide)은 페로몬합성 유기뿐만 아니라 암컷의 수컷 유인행동을 유기하기

도 한다. 현재 이 호르몬의 막수용체가 밝혀졌고, 이들 수용체의 구조는 7개 α 시슬로 구성된 내재성단백질로 G 단백질과 연계되어 있는 것으로 알려진다(Choi et al., 2003).

1.2. 성페로몬 생합성

양성생식을 하는 곤충의 경우 자기 짝을 찾는 행위는 종족을 유지하는 데 필수적이다. 따라서 성페로몬을 이용하여 자기 짝을 찾는 많은 나비목에서는 종특이적 정확한 성페로몬 생합성이 필수적이다. 앞에서 기술한 바와 같이 대부분 나비목 곤충의 성페로몬은 지방산 유래 여러 성분이 종 특이적 조합으로 구성된다. 여기에 성페로몬 성분은 상이한 탄소수의 지방산에 이들이 갖는 관능기를 알코올, 알데하이드 및 아세테이트 등으로 다양성을 높이게 된다. 지방산은 다시 불포화효소의 도움으로 이중결합을 형성하며 이들의 위치 및 개수에 따라 다양한 화학성분으로 나뉘게 된다. 이들 나비목 해충의 경우 주로 복부 마지막 마디에 위치한 외분비성 성페로몬샘에서 생합성이 주로 일어나게 된다.

지방산을 이용하여 페로몬을 생합성하는 나비목 곤충의 경우 탄소수 16개의 포화지방산인 팔미틱산 또는 18개의 포화지방산인 스테아릭산을 시발점으로 특이적 탄소 위치에서 불포화효소의 도움으로 이중결합을 만들고 사슬 길이의 변화 및 관능기 첨가로 성페로몬을 생성하게 된다(Fig. 1). 따라서 이중결합을 형성하는 불포화효소의 특이성은 성페로몬 조성의 정확성 및 이를 통해 생식적 격리를 통한 종분화에 지대한 영향을 주었을 것으로 추정된다. 일반적으로 불포화효소는 카르복실기에서 9번째 탄소에 이중결합을 생성하는 $\Delta 9$ 불포화효소가 모든 진핵생명체에서 존재한다(Liu et al., 1999). 크게 두 종류로서 대사작용에 관여하는 많은 $\Delta 9$ 불포화효소는 스테아릭산(C18)에 비해 팔미틱산(C16)을 선호하는 반면, 성페로몬을 합성하는 나방류의 경우 추가적인 $\Delta 9$ 불포화효소가 분지하여 이 효소는 주로 스테아릭산을 보다 선호하는 것으로 알려졌다(Rodriguez et al., 2004). 나방류에서 성페로몬 이중결합 형성에 가장 많이 알려진 효소는 $\Delta 11$ 불포화효소로서 이 효소의 분지화적 유래도 나비목의 이문아목(Ditrysia)이 분지되기 전 시기에 $\Delta 9$ 불포화효소에서 기원된 것으로 보고 있다(Liénard et al., 2008).

많은 종수를 가지고 있는 잎말이나방과(Tortricidae)는 전세계에 걸쳐 분포하면서 여러 작물에 피해를 주고 있어 성페로몬을 연구하는 여러 곤충생리학자들에게 관심을 받아온 분류군이다. 이 가운데 갈색머리잎말이나방류(*Ctenopseustis*)와 녹색머리잎말이나방류(*Planotortrix*)는 이중결합이 특이적으로 위

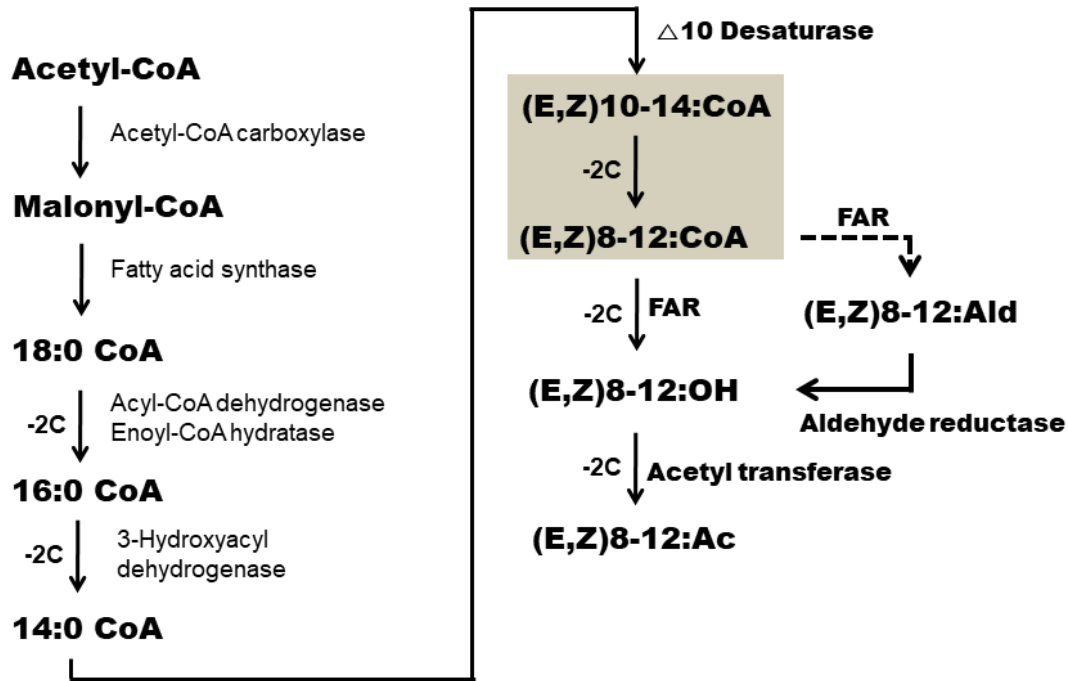


Fig. 1. A biosynthetic pathway of sex pheromone ((E,Z)-8-12:Ac) in the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*. '-2' for β -oxidation and 'FAR' for fatty acid reductase. Shaded area indicates a chain reduction by β -oxidation to produce C12 fatty acid before reduction step.

치하는 불포화지방산을 갖고 있어 흥미를 주고 있다. 즉, 여러 다른 잎말이나방류의 경우 11번째 탄소에 이중결합을 갖지만 이들은 5, 7, 8, 9 그리고 10번 위치에 이중결합을 갖는다(Clearwater et al., 1991). 갈색머리잎말이나방류에서 *Ctenopseustis obliqua*는 두 가지 성분인 Z8-tetradecenyl acetate (Z8-14:Ac)와 Z5-tetradecenyl acetate (Z5-14:Ac)를 4:1의 비율로 갖고 있다(Clearwater et al., 1991). 반면에 *C. herana*는 Z5-14:Ac 단일 성분만을 성페로몬으로 이용하고 있다. Z8-14:Ac의 경우 스테아릭산이 지방산 β 산화과정을 통해 탄소수가 16개로 줄고 여기에 $\Delta 10$ 불포화효소 작용으로 Z10-16:Acyl을 형성하게 된다. 다시 지방산 β 산화과정을 통해 Z8-14:Acyl이 되면 최종적으로 지방산환원효소(fatty acid reductase: FAR)의 작용에 의한 환원과정으로 알코올로 전환된 후 다시 아세틸기를 붙여 Z8-14:Ac를 형성하게 된다(Foster and Roelofs, 1987). *C. herana*의 경우 성페로몬샘에서 $\Delta 10$ 불포화효소 유전자 발현이 억제되어 있어 Z8-14:OAc를 생성하지 못한다(Albre et al., 2012). 그러나 미리스틱산(탄소수 14개 포화지방산)에서 $\Delta 5$ 불포화효소의 작용으로 Z5-14:OAc를 생합성을 하는 것으로 추정되었고, 이러한 생합성 반응이 *C. obliqua*에서도 일어나는 것으로 추정되었다. 이들 두 곤충에서 공통적으로 발현되는 새로운 불포화효소가 동정되었다(Hagström et al., 2014). 이 불포화효소는 301개의 아미노산을 갖고 있고, 생물정보 분석기술

로 불포화효소의 특징적인 3개의 영역인 활성부위, His 박스 및 막투과영역 그리고 세포 내에서 다른 지방산 불포화효소와 같이 소포체에 위치한다는 것이 추정되었다. 분자계통도로 분석하여 보면 이 불포화효소는 $\Delta 9$, $\Delta 11$ 불포화효소와는 별도로 분류 군집을 형성하였다. 이는 이 불포화효소가 다른 불포화효소와 독립적으로 분화하였을 것으로 추정된다. 이 유전자를 효모에 발현시켜 기능 연구를 실시한 결과 미리스틱산을 선택적 기질로 5번째 탄소에서 이중결합을 형성하는 것으로 나타나 $\Delta 5$ 불포화효소로 명명되었다.

1.3. 성페로몬과 교미 선택성

이상의 성페로몬 생합성 가정에서 보듯 다양한 불포화효소의 변이는 이들 나방류의 생식적 고립을 통해 중분화에 중요한 도구로 이용되었을 것으로 추정된다. 대부분 암컷 나방류는 단일 교미를 이루게 된다. 이에 따라 배우자 선택은 중요한 중유지 수단이 된다. 여기서 수컷의 복부 털뭉치에서 분비되는 성페로몬은 암컷에게 적절한 배우자를 선별하는 신호로 이용된다. 유럽조명나방(*Ostrinia nubilalis*)은 자신의 Z 및 E형 생태형과 아시아조명나방(*Ostrinia furnacalis*)과의 생식 격리를 암수 성페로몬 조성 차이로 유지시킨다. 암컷 성페로몬은 유럽과 아시아 조명나방이 $\Delta 11$ 불포화효소와 $\Delta 14$ 불포화효소의 분화에

따라 각각 Z/E11-14:Ac 및 Z/E12-14:Ac를 갖는다(Roelofs et al., 2002). 반면에 수컷 성페로몬은 16:Ac, Z9-16:Ac, Z11-16:Ac, Z14-16:Ac을 포함한다(Lassance and Löfstedt, 2009). 더욱이 이러한 고미방식은 수컷을 구분할 수 있어 비교적 나이가 많은 수컷을 선호하게 된다. 이는 나이든 수컷일수록 $\Delta 11$ 불포화효소의 활성에서 비롯된 Z11-16:Ac의 함량이 높아졌기 때문으로 보고 있다. 여기서 아시아조명나방은 16:Ac과 Z9-16:Ac을 생합성하지만, Z 생태형은 Z11-16:Ac을 갖는 반면 E 생태형을 그렇지 못하여 암컷은 수컷 성페로몬을 통해 종 구분을 할 수 있게 된다.

1.4. 성페로몬 후각생리

곤충은 주로 촉각에 존재하는 화학감각기를 이용하여 페로몬 성분을 감지하게 된다. 나비목 곤충을 대상으로 감각 생리가 주로 연구되었으며 이러한 감각생리는 타 곤충에서도 유사하게 일어나는 것을 발견하게 된다. 따라서 나비목 곤충에서 일어나는 페로몬 감각생리를 집중적으로 이해할 필요가 있다.

암컷 성충이 분비하는 성페로몬은 연무 형태로 야외로 방출되며, 이 연무는 내부에 페로몬 냄새줄기로 구성된다. 페로몬에 대한 곤충의 반응 신경계는 페로몬 성분의 절대농도 감지보다는 농도 구배를 인식하는 데 발달한 것을 보인다(Kaissling, 1998). 대기 중 페로몬 영역 속에서 나타나는 페로몬 활성 성분 줄기를 따라 수컷이 비행하면서 암컷을 찾게 된다. 즉, 페로몬 활성 성분 줄기를 지날 때 페로몬 성분이 감각기에 도달하면 활동전위를 형성하고 이 줄기를 이탈하게 되는 순간 활동전위가 없어지면서, 이러한 짧은 시간 사이에 나타나는 활동전위 차이가 다음 단계인 촉각엽의 시냅스 전위전달에도 나타나고 궁극적으로 이러한 순간적 차이가 신경중추로 연결되면서 비행의 방향을 조절하는 행동명령으로 연결된다고 볼 수 있다.

1.4.1. 성페로몬 감각기

성페로몬을 감지하는 수컷의 촉각에는 수천 개의 털감각기가 각각 여러 개의 구멍을 지니며 냄새물질인 성페로몬의 통로로 작용하면서 주된 화학감각기 형태로 자리하고 있다(Kaissling, 2001). 복숭아순나방(*Grapholita molesta*)의 경우 페로몬 성분에 반응하는 것으로 보여지는 털모양 감각기가 촉각 편절 전체에 약 4,000개가 분포하였으며, 암컷에 유인되기 위해서는 최소한 1,330개가 필요한 것으로 추정되었다(Bae et al., 2006). 그러나 일부 나무좀의 경우는 뿔모양의 감각기가 성페로몬을 인식하는 감각기로 작용하고 있고(Dickens, 1979), 풍뎅이류에

서는 흠 또는 판형 감각기가 담당하는 것으로 알려져(Kim and Leal, 2000) 외부감각기의 형태는 비교적 다양하다. 이 외부감각기 내부에는 일반적으로 2 ~ 3개의 후각감각신경(olfactory sensory neuron: ORN)이 하나의 감각기에 존재하게 된다.

1.4.2. 성페로몬 인지

소수성 페로몬 냄새물질이 이러한 감각기의 구멍을 통해 감각기 내부로 들어가면 수용성 감각기주위젤(perireceptor gel)에서 페로몬결합단백질(pheromone-binding protein: PBP)과 결합한다. 냄새물질결합단백질(odourant binding protein: OBP)은 후각감각기에서 공기 중의 냄새물질을 후각신경의 후각수용체로 전달하는 기능을 담당한다. 곤충에서 최초로 알려진 OBP는 산누에나방(*Antheraea polyphemus*)에서 알려진 PBP이다(Vogt and Riddiford, 1981). 이 PBP는 14 kDa 크기의 수용성 단백질로서 수컷 촉각에만 존재하고 성페로몬과 높은 친화력을 보인다. 이 PBP는 OBP 유전자군의 단계통으로 분류되며 방산진화를 통해 유전적 다양성을 높이고 있다(Vogt et al., 2015). 예를 들어, 담배박각시나방(*Manduca sexta*)의 경우 13개 OBP 유전자를 지니는 데 이 가운데 3개의 PBP 유전자가 자리하고 있다(Györgyi et al., 1988; Vogt et al., 2002). 이들 상이한 PBP는 모두 공통 분자구조로서 산성의 등전점을 가지면 소수성 영역, 분비성 신호 및 6개의 시스테인 잔기를 지닌다(Zhang et al., 2012).

PBP의 도움으로 후각감각신경의 수상돌기 세포막에 위치한 페로몬 후각수용체(olfactory receptor: OR)에 다다른다. 페로몬 화합물의 구조가 이 수용체의 결합부위와 일치하면 OR과 연결되어 작동하는 G protein을 활성화하고 이에 따른 이온통로 개방으로 수상돌기에서 감각전위가 발생하게 된다. 이 감각전위가 임계치를 넘으면 활동전위로 전환되어 축삭돌기를 통해 대뇌로 전달된다. 감각기에서 성페로몬을 인식하는 데 PBP의 성페로몬 성분이 후각신경의 후각수용체에 전달하여 이들의 특이적 결합도 중요하지만 PBP의 협력적 작용이 페로몬 감각생리에 주요한 역할을 담당한다. 노랑초파리(*Drosophila melanogaster*)의 경우 후각수용체인 OR67d은 성페로몬인 cis-vaccenyl acetate (cVA) 인식을 위해 PBP 단백질인 LUSH가 필수적으로 작용하기 때문에 LUSH 돌연변이체는 cVA에 무반응이다(Xu et al., 2005). 누에의 후각수용체(BmorOR1) 유전자를 발현하는 초파리의 경우 누에 페로몬인 bombykol에 반응은 하지만 이와 더불어 누에의 PBP인 BmorPBP1 유전자를 동시에 발현시키면 bombykol에 대한 반응성이 현격하게 증가한다(Syed et al., 2006). 담배순나방(*Heliothis virescens*)의 후각수

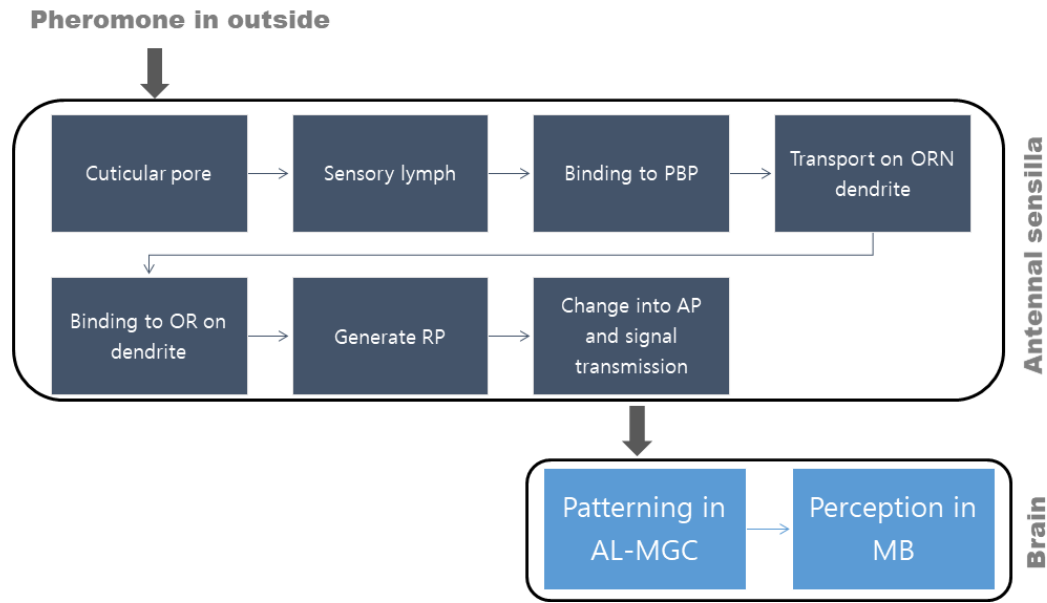


Fig. 2. Signal transduction from pheromone to brain. Acronyms include pheromone-binding protein (PBP), odorant receptor neuron (ORN), odorant receptor (OR), receptor potential (RP), action potential (AP), antennal lobe (AL), macroglomerular complex (MGC), and mushroom body (MB).

용체인 HvirOR13 유전자를 인체 신장 세포주인 HEK293에 발현시키면 이 나방의 성페로몬에 대한 반응성은 낮지만, 이 곤충의 PBP인 HvirPBP2 유전자를 함께 발현시키면 Z11-hexadecenal 성페로몬 성분에 높은 반응성을 주게 된다(Grosse-Wilde et al., 2007). 일반적으로 나방류의 성페로몬은 여러 가지 성분으로 구성되는데 이들의 성분에 대해서 상이한 PBP들이 특이적으로 반응하여 다중성 페로몬 조성에 대한 곤충의 인지 능력을 PBP가 높여주는 것 같다. 예를 들어, 사과, 배 및 복숭아와 같은 핵과류에 피해를 주는 복숭아순나방은 네 가지의 성페로몬 성분(Z8-dodecenyl acetate, E8-dodecenyl acetate, Z8-dodecenyl alcohol, 1-dodecanol)을 갖는다(Cardé et al., 1979). 세 종류의 PBP 단백질 유전자(GmolPBP1-3)를 지니며 이 가운데 GmolPBP2가 Z8-dodecenyl acetate와 E8-dodecenyl acetate에 높은 친화력을 보였다(Song et al., 2014). 반면에 GmolPBP1은 Z8-dodecenyl alcohol과 1-dodecanol에 친화력을 보였다(Zhang et al., 2018). 반면에 GmolPBP3에는 어느 성페로몬 성분도 결합력을 나타내지 않았다.

성페로몬 연무 속에 존재하는 하나의 냄새줄기에 상이한 페로몬 성분들은 하나의 감각기에 존재하는 후각 감각신경들에 반응하게 되고 이러한 후각 감각신경 자극의 조합이 대뇌로 들어가 신호 처리되는 것으로 이해된다(Todd and Baker, 1999). 따라서 페로몬 특이성은 우선 PBP의 종류, OR의 구성 및 상이한 ORN의 조합 특이성을 바탕으로 결정된다. 이러한 활동전위

는 중대뇌의 촉각엽에 위치한 복합사구체(macrogglomerular complex: MGC)에 이르게 된다(Hildebrand and Shepard, 1997). MGC는 촉각 감각기에서 오는 축삭돌기와 촉각엽에 있는 국부 연합신경(local interneuron)의 복합 연결망으로 구성된다. 수컷에만 존재하며 페로몬 후각감각신경을 접하게 된다. 반면에 식물체 향기를 처리하는 후각감각신경은 암수 모두에 발견되며 아래쪽 촉각엽에서 보이는 일반적인 사구체로 연결된다. 특정 페로몬 성분에 대한 후각감각신경은 MGC 내부의 일정한 영역의 사구체에 전달된다(Galizia et al., 2000). 따라서 상이한 페로몬 성분들이 이들 MGC에서 상이한 사구체에 신호를 주어 화합물의 신호를 인식하는 것으로 일종에 ‘across-glomerular pattern (반응 사구체 조합패턴)’으로 페로몬 조성을 구분하게 된다(Galizia et al., 1998). MGC로부터 발달된 투사연합신경(projection interneuron)이 촉각엽의 신호를 전대뇌의 유병체로 전달되어 최종 인식된다(Fig. 2).

2. 야외 개체군 모니터링

페로몬을 이용한 해충 방제에 있어서 가장 널리 이용되는 분야가 특정 개체군 발생모니터링이다. 일찍이 1970년대에 잎말이나방류를 대상으로 성페로몬을 이용하여 개체군 모니터링에 기반을 둔 해충종합관리 프로그램을 가동한 바 있다. 대상 해충의 밀도 변동에 기반을 둔 방제 처리 시기 결정은 기존에 미리

예정된 시기에 무조건 약제를 처리하는 관리 기술에 비해 50% 이상의 약제 처리 비용을 절감시켜 그 우수성을 보여 주었다(Madsen, 1981). 이러한 페로몬을 이용한 특정 개체군 밀도 변동 모니터링은 곤충의 온도발육 모형과 연계하여 특정 발육 시기를 추정하여 효과적 방제 시기 결정을 가능하게 했다(Riedl and Croft, 1974; Riedl et al., 1976). 이후로 페로몬을 이용한 모니터링은 해충종합관리에 필수적 요소로 자리 잡게 되었다.

3. 검역 해충 모니터링

외국 물류가 빈번히 출입하는 항구나 공항에서 우려하는 외래 해충에 대한 침입 여부를 알아내기 위한 페로몬 모니터링은 탁월한 검역 기능을 갖는다(Schwalbe and Mastro, 1988). 특히 아직 정착하기 전 침입 초기에 검역 해충의 발견 정보는 박멸 효과를 극대화시켜 주게 된다. 나라 간 이동은 물론이고 미국과 같이 면적이 큰 나라의 경우는 국가 내 서로 다른 지역 사이에 해충의 움직임을 시기적으로 모니터링하는 것이 약제 살포 및 타 방제 기술을 적용하는 데 도움을 줄 수 있다. 더불어 비작물 체로부터 작물체로 해충의 움직임을 모니터링하는 데에도 페로몬은 유용한 도구이다.

3.1. 지역 간 해충 이동 파악

미국 중부지역에서는 일정 구획으로 페로몬 트랩을 설치하고 검거세미밤나방(*Agrotis ipsilon*)의 이동을 파악하던지(Showers et al., 1989a,b), 짚시나방과 같이 확산되는 해충의 분포지역을 결정하는 데 페로몬 기술을 이용하였다(Elkinton and Cardé, 1981). 이를 통해 해충의 확산 방향을 추적하고, 이를 억제하는 전략을 세울 수 있었다. 이 해충의 경우 미국 동부 New England에 국한된 침입 범위가 어디까지 전파되고 있는지를 파악하는 것이 확산방지 차원에서 필수적이었다. 이를 위해 비발생지역에 매년 200,000개 트랩을 설치하고 모니터링을 지속하면서 발견되는 국부 지역에 방제를 통해 이 해충의 미국 전역 확산을 억제하고 있다(Bigsby et al., 2011).

목화다래나방(*Pectinophora gossypiella*)는 멕시코와 남부 캘리포니아 목화재배지에 발생하여 막대한 약제 살포에 이에 따른 경제적 손실을 낳고 있는 반면, 캘리포니아 중부 지역에서는 이들이 발생하지 않아 상대적 목화 재배 우월성을 보이고 있다. 그러나 매년 남부지역의 목화나방이 이동하여 중부지역의 목화재배를 위협하고 있어, 이를 막기 위해 이 해충의 이동 경로에 페로몬 트랩을 설치하고, 포획된 수컷 밀도를 기준으로 불임 수컷을 방사하는 유전방제기술 또는 교미교란제를 통해 피

해를 막고 있다(Baker et al., 1990).

목화를 가해하는 바구미류인 *Anthonomus grandis*의 경우, 우선 수컷이 방출하는 네 가지 페로몬 성분이 밝혀졌다(Tumlinson et al., 1971). 1988년도에 미국 동남부 지역에서 약 590,000개 트랩에 약 8백25만 개의 페로몬방출기가 사용되어 밀도 조사는 물론이고 대량 유살 프로그램이 큰 방제 효과를 주었다(Ridgway et al., 1990). 이를 통해 살충제의 사용량 격감은 물론이고 해충으로 인한 간접피해도 줄어 목화 품질 향상으로 이어져 재배농가에 경제적 이득을 주었다.

3.2. 과실파리류 국경 검역 모니터링

높은 침입력과 정착 능력을 가진 과실파리류는 거의 모든 국가에서 주요 검역 대상 해충으로 지정되어 있다. 우리나라도 예외가 아니며, 전체 검역대상으로 설정된 금지해충 60 종 가운데 41종이 이들 과실파리가 차지하고 있다. 아열대 지역에 주로 분포하는 과실파리(Tephritidae)는 일부 해충군들이 넓은 기주 범위와 높은 이동 능력으로 우리나라를 포함하여 전 세계적으로 주요 검역 대상이 되고 있다(Kim et al., 2019). 현재까지 약 500여 속에 5,000종 이상의 과실파리과 곤충이 보고되었다(White and Elson-Harris, 1992). 이들 가운데 특히 6속(*Ceratitis*, *Anastrepha*, *Rhagoletis*, *Bactrocera*, *Dacus*, *Zeugodacus*)의 과실파리가 농업적으로 중요한 해충군으로 이 가운데 해충으로서 위험성이 높고 분류 체계상 복합체를 형성하는 분류군이 *Bactrocera*와 *Zeugodacus* 속으로 현재까지 651 종이 포함되고 있다(Drew and Hancock, 2000; Vargas et al., 2015a). 이들의 피해가 양과 질적인 면에서 모두 막대하기에 과실을 생산하는 나라들은 특정 과실파리류가 발생하는 수출국들로부터 수입하는 물품에 대해서 완전방역처리를 요구하고 있다(Vargas et al., 2008a). 이들은 동남아시아, 남태평양 그리고 호주까지 넓게 분포하고 있다. 특히 오리엔탈과실파리(*Bactrocera dorsalis*)는 아열대 동남아시아지역이 원산지로서 270개 이상의 기주 식물을 가해하는 것으로 알려지고 있다(White and Elson-Harris, 1992; Allwood et al., 1999).

3.2.1. 과실파리 유인제 유래와 페로몬 생합성

오리엔탈과실파리를 비롯하여 여러 주요한 과실파리들을 모니터링하기 위해 식물체에서 유래되는 시노몬(synomone)을 이용하고 있다. 궁극적으로 이 시노몬은 과실파리가 섭식을 통해 체내로 흡수하면서 성페로몬을 만드는 데 전구체로 이용되게 된다(Kim and Kim, 2016). 주요 과실파리 모니터링에 이용

되는 메틸유제놀(methyl eugenol, ME)은 복숭아과실파리(*B. zonata*)를 유인하는 citronella oil에서(Howlett, 1912; 1915) 그리고 지중해과실파리 유인제는 등유(kerosene)에서 각각 동정되었다(Cunningham, 1989). 이를 바탕으로 추가적 과실파리 유인제 개발을 위해 식물체의 이차대사산물에 관심을 갖게 하였다.

큰과실파리아과(Dacinae)에 속한 과실파리류의 유인물질은 큐루어(CL: 4-(*p*-acetoxyphenyl-2-butanone))와 메틸유제놀(4-allyl-1,2-dimethoxy-benzene)로서 C6-C3 골격의 phenyl propanoid의 골격구조를 지닌다(Friedrich, 1976). 탄수화물로부터 방향족 아미노산을 만드는 shikimic acid/shikimate 생합성과정을 통해 페닐알라닌이 형성되고, 이는 바로 phenyl propanoid 생합성에 전구물질로 이용된다. 큰과실파리아과에 속한 곤충류의 유인물질은 페닐알라닌에서 파생된 *p*-hydroxycinnamic acid (*p*-coumaric acid)이다(Metcalf, 1979). 즉, 이 *p*-hydroxycinnamic acid 물질(C9)과 malonate (C3)가 결합하여 C12 물질을 만들고, 탈카르복실, 산화, 환원 및 탈카르복실 반응을 거쳐 raspberry ketone (4-(*p*-hydroxyphenyl)-2-butanone)을 형성하게 된다. 이는 화합물의 안정화를 위해 아세틸기를 붙여서 큐루어로 산업화하였다. 메틸유제놀의 생합성 과정도 *p*-hydroxycinnamic acid에서 시작하여 환원, 수산화 및 두 번의 O-메틸화를 포함하게 합성된다.

메틸유제놀은 적어도 200 여 종(32 개 과)의 기주 식물이 생산하며, 다수의 *Bactrocera* 과실파리류 수컷을 유인한다. 오리엔탈과실파리의 경우 수컷은 메틸유제놀을 섭취하고, 전장 소낭 부위에서 산화과정을 통해 페로몬 성분인 2-allyl-4,5-dimethoxyphenol (DMP)과 (*E*)-coniferyl alcohol (CF)로 전환되고, 다시 소낭 세포막을 통과하여 나가 혈림프로 이동되고, 이를 다시 직장샘(rectal gland)에서 흡수 및 저장하여 교미 때 향문으로 방출하게 된다(Nishida et al., 1988; Hee and Tan, 2004). 수컷을 유인하는 메틸유제놀의 유효 유인 약량은 318 ng으로서(Wee et al., 2002), 페로몬 성분인 DMP와 CF의 유효 약량과의 동일하여 메틸유제놀 자체로 수컷을 유인하는 유인제로 사용할 수 있다. 한편 DMP와 CF의 집합페로몬에 암수가 모두 모이나, 야외에서 이들의 유인 기간이 달라, 수컷은 이 물질에 유인되는 것이 아침 무렵(08:00-11:00)이나 암컷은 저녁 무렵(18:45-19:15)으로 알려지고 있다(Hee and Tan, 1998; Khoo et al., 2000).

직장샘에서 방출하는 페로몬은 과실파리 종에 따라 차이를 보인다. 예를 들어, 파파야과실파리(*B. papayae*)는 직장샘에 DMP와 CF를 보유하고 있는 반면, 카람볼라과실파리(*B. carambolae*)는 6-oxo-1-nonanol (OXO)과 CF를 주성분으로 보

유하고 일부 미량성분을 지니게 된다(Perkins et al., 1990). 이 두 자매종은 상호 교잡이 가능하고, 이때 얻어진 자손은 두 종의 특이적 페로몬 조성차이를 보이면서 양친형의 혼합 조성을 나타냈으며, 흥미롭게도 야외에서 포획된 개체들에서도 이러한 조합형이 검출되어 이들 두 자매종의 상호 교배가 가능하다는 것이 이들 페로몬 조성 분석으로도 판단을 내릴 수 있다(Wee and Tan, 2005).

메틸유제놀에 *Bactrocera* 수컷이 유인되는 이유는 이들 과실파리류의 생식과 방어를 위한 약물 섭식행동으로 해석된다. 즉, 메틸유제놀을 섭취한 수컷은 암컷에 선호성이 높아져 교미 성공율을 높이고(Tan and Nishida, 1998; Shelly, 2000), 포식자에게 방어물질로 작용하는 이점을 갖는다(Nishida and Fukami, 1990; Tan, 2000). 즉, 식물체 입장에서는 과실파리의 화분매개를 통해 자신의 생식과정을 도모할 수 있다. 즉 메틸유제놀이 식물체과 곤충 사이에서 시노몬의 화학통신물질로 작용한다(Raghu, 2004).

3.2.2. 과실파리 유인제를 이용한 검역용 모니터링

검역 대상의 과실파리가 국내로 침입할 때 이를 조기에 검출하는 것이 박멸 프로그램을 가동하는 데 필수적이기에 고효율의 모니터링 기술 개발이 여러 나라에서 개발되어 왔다. 미국의 경우(캘리포니아와 플로리다) 이를 위해 수컷에 유인 효과가 높은 미끼를 이용한 잭슨트랩을 다수 배치하였다. 오리엔탈과실파리에 대해서는 메틸유제놀을 유인제로 사용하며 오이과실파리(*Zeugodacus cucurbitae*)에 대해서는 큐루어를 유인제로 이용하고 있다(IAEA, 2003; FDACS, 2004; CDFA, 2010). 큐루어는 가수분해되어 라스베리케톤(raspberry ketone)으로 전환된다(Vargas et al., 2010b). 큐루어가 라스베리케톤 보다 휘발성이 높고 화학적으로도 안정적이어서 야외 모니터링 유인물질로 사용하기에 적합하다(Metcalf and Metcalf, 1992).

적어도 30,000개 이상의 모니터링 트랩이 캘리포니아에 설치되어 운영되고 있다(Vargas et al., 2010a). 이들 모니터링 트랩들은 액체 성분의 루어와 유기인계 살충제인 naled (dimethyl 1,2-dibromo-2,2-dichloroethyl phosphite)를 포함하고 있다(Vargas et al., 2009). 초기의 유인제는 약효지속 기간과 경제성을 고려하여 개발되었다. 즉, 액체 루어 제형을 왁스 재질을 이용하여 도말형 제형화를 이뤄 야외 사용 기간을 획기적으로 늘렸으며, 포함된 살충제도 인체에 보다 안전한 친환경농자재로 대체하였다(Kim et al., 2018). 또한 경제성을 고려하여 메틸유제놀에 큐루어를 혼합한 복합루어가 제작되었으며 각각 단독 유인제 만큼 포획효율을 보여 주어 동시 모니터링 기술을 개발

하였다(Leblanc et al., 2011). 복합루어 기술은 다시 진일보하여 지중해과실파리를 유인하는 trimedlure (*tert*-butyl-4(or 5)-chloro-2-methyl-cyclohexanecarboxylate)를 혼합하는 3종 루어를 집적하는 방식이 개발되었다(Shelly et al., 2012; Vargas et al., 2012a,b). 그러나 고려할 변수는 이들 유인제들의 휘발속도 차이이다. 메틸유제놀의 휘발속도가 큐루어에 비해 높고, 또한 메틸유제놀에 유인되는 오리엔탈과실파리가 이 농도에 비해하여 유인되기에 복합루어를 사용할 때의 대상 과실파리에 따른 유인력 변이가 발생할 수 있다(Vargas et al., 2015b). 65%의 포획확률거리로 유인물질의 유인효과를 비교하여 보면, 지중해과실파리는 trimedlure에 약 14 m의 유효 유인반경을 갖는 반면, 오리엔탈과실파리는 메틸유제놀에 약 36 m 유효 유인반경을 갖는다(Manoukis et al., 2015). 과실파리의 모니터링 효율을 높이기 위해서는 다양한 환경조건에서 이들 과실파리에 대한 정확한 유효 유인 거리를 파악할 필요할 필요가 있다. 이를 위해 야외 조건에서 유인물질에 대한 수컷의 반응을 측정할 수 있는 야외용 전기촉각전도도(Field electroantennogram: Field EAG) 기기 개발이 필요하다. Field EAG는 대상 지역에 모니터링 트랩을 설치하는 데 간격 및 밀도를 결정하는 데 논리적 근거를 제공할 뿐만 아니라 역으로 성페로몬의 경우에는 암컷의 밀도 및 위치까지 정확히 파악할 수 있을 것으로 본다.

4. 대량포획 방제기술

암컷이 분비하는 성페로몬으로 수컷 대량포획을 통해 대상 해충의 밀도를 저하하는 방제효과는 마치 불임충을 방사하여 야외 유효 교미율을 낮추는 유전방제와 흡사하다. 박멸을 이루기 위한 불임충방사기술(sterile insect release technique)에서 보듯 야외 수컷 95% 이상을 포획해야 효과를 거둘 수 있다는 수학적 모델을 기초한다면 거의 불가능한 박멸기술로 여겨질 수 있다. 대신에 암컷을 대량포획한다면 해충 방제기술은 유효할 수 있다. 이러한 기술이 나무좀류에 적용되었다.

Ips 속에 속한 나무좀류는 수컷이 새로운 기주를 찾고 서식 공간을 형성한 후 페로몬을 방출하여 암컷을 모으게 된다. 1970년대 가문비나무에 피해를 주는 나무좀(*Ips typographus*)은 매년 밀도가 증가하여 스웨덴과 노르웨이의 종이와 목재 산업을 위협하게 되었다. 당시 이 해충의 페로몬 조성 및 유기합성이 가능하였다. 이러한 위기와 기술적 바탕 위에 국가 단위로 합성 페로몬을 이용한 대량유살 프로그램이 전개되었다. 1979년에 600,000개의 페로몬트랩(암컷유인 집합페로몬)이 노르웨이 전역에 설치되었고, 300,000개 이상이 스웨덴에 배치되었다. 이해 여름에만 유살된 이 해충 성충수는 45억 마리 이상으로 추

정되었다. 이로 인해 노르웨이에서는 더 이상 이 해충에 의한 피해가 나타나지 않았으며, 스웨덴에서는 이들 피해목의 밀도가 크게 격감되었다(Lie and Bakke, 1981).

미국종려나무바구미(*Rhynchophorus palmarum*)는 미국 열대지역 및 중남미 지역에서 코코넛 종려나무에 심각한 피해를 주는 해충이었다. 유사종인 *R. ferrugineus*는 중동지역에서 피해를 주는 해충이다. 유충이 나무 줄기에 구멍을 뚫고 가해하며 이차적으로 적환병(red ring disease)을 유발하는 식물선충인 *Rhadinaphelenchus cocophilus*를 매개한다. 유살에 의한 방제를 이루기 위해 암컷을 유인하는 유인제(2-methylhept-5-en-4-ol)에 섭식유인제를 첨가하여 처리하였다. 중남미 코스타리카에서 실시된 방제실험은 6.6ha 당 1개의 유살 트랩을 설치하여 조사한 결과 적환병에 의해 제거되어야 할 작물체 수가 설치 첫해에 80% 격감하였으며 이듬해에는 95%까지 높은 방제 효과를 기록하였다(Oehlschlager et al., 2002).

5. 유살 방제기술

성페로몬을 이용한 최초의 유살 방제기술은 목화다래나방을 대상으로 이뤄졌다(Baker et al., 1990). 성페로몬을 방출하는 섬유성 방출기에 피레스로이드 살충제를 점착물질과 혼합하여 유인된 수컷이 점착물질은 물론이고 이 물질에 포함된 살충제에 노출되어 치사하게 함으로 작물 피해를 현격하게 줄이는 효과를 얻었다(Haynes et al., 1986).

특히 소규모의 과원의 경우 과원 내부보다는 주변 돌레가 상대적으로 크기 때문에 교미교란의 효율을 기대하기 어렵고 이때 유살처리 적용이 보다 선호되는 기술이 된다. 실제로 주위와 고립된 소형 사과원에 코드린나방을 대상으로 Ciba 회사 제품인 Sirene CM을 이용하여 유살기술이 적용되었다(Charmillot, 1990). 이 제품은 소형(0.05 mL) 점착젤방울로 구성되며 이 방울들은 3 mg의 퍼메스린(permethrin)과 0.08 mg의 코드린나방 성페로몬을 함유하고 있다. 이 소형 방울을 ha 당 1,600개 또는 5,000개로 살포한 경우 코드린나방에 의한 피해를 현격하게 줄였다(Charmillot and Hofer, 1997).

유살기술은 대상 재배지에 비교적 많은 성페로몬을 살포하기에 교미교란과 기술적 차별성이 불명확한데 이를 구별하기 위해 살충제가 혼합된 유살제와 단순히 페로몬만 포함된 제형을 처리하여 코드린나방의 밀도 감소 효과를 비교한 결과 살충제 유무에 따라 현격한 방제 효과를 나타내어 유살기술의 고유성을 보여 주었다(Charmillot et al., 1996). 이러한 노력으로 성페로몬을 이용한 유살제는 해충종합방제에 주요한 기술로서 자리 잡게 되었다.

유살제 처리에 의해 해충 방제에 성공을 이룬 사례는 과실파리류에서 나타나고 있고, 이는 이 해충군을 방제하는 주된 기술의 하나로 자리 잡고 있다. 일명 수컷박멸기술(male annihilation technique: MAT)은 이 수컷 유인제에 살충제(naled, malathion, fipronil)를 혼합한 후 방출기 재질(섬유판, 코코넛껍질, 솜뭉치, 종이펠프)에 스며들게 하여 미끼로 만든 후 이를 공중투하 또는 지상설치를 통해 반복적으로 처리하면서 과실파리 방제를 구현하는 기술이다. 하와이 마리아나 군도에서 메틸유제놀-MAT을 오리엔탈과실파리 방제에 적용하여 완전박멸에 성공한 사례가 있다(Steiner and Lee, 1955; Steiner et al., 1965). 껍에서 오리엔탈과실파리에 대해서 불임곤충방사로 완전방제를 실시한 후 이듬해에 이웃하는 섬들에는 메틸유제놀-MAT을 처리하여 방제에 성공하였다(Steiner et al., 1970). 보다 큰 규모의 완전박멸 프로그램이 류큐 열도에서 진행되었다(Koyama et al., 1984). 1970년대에 남태평양 Rapa Nui 섬에 번식한 퀸즐랜드 과실파리 방제를 위해서 솜뭉치에 큐루어 유인제(메틸유제놀만큼 유인력이 좋지 않지만)와 살충제인 말라치온을 혼합하여 조제한 큐루어-MAT을 단백질미끼제와 함께 발생지점에 살포하여 완전박멸 효과를 얻었다(Bateman et al., 1973).

1960년에서 2012년에 걸쳐 9종의 서로 다른 *Bactrocera* 속 과실파리가 캘리포니아에서 발견되었다. 이 가운데 오리엔탈 과실파리가 가장 빈번하게(126회) 발견되었다. 이 기간에 25회의 검역 소독처리와 함께 140회 완전박멸 프로그램이 가동되었다(Vargas et al., 2014b). 플로리다는 1999년 이래 2012년까지 12회 오리엔탈과실파리가 발견되었다. 이러한 지속적 침입 사례 속에 안전한 MAT 처리 기술이 개발되었다. 나온 제품들 가운데 Vargas et al. (2008b, 2009)은 AKA SPLAT-MAT-spinosad-ME (ISCA Technologies, Riverside, CA, USA) 또는 STATIC™ (Dow AgroSciences, Indianapolis, IN, USA)이 기존의 naled를 함유한 Min-U-Gel과 비등하거나 또는 우수한 방제효과를 보였다고 발표하였다. STATIC™ Spinosad-ME가 캘리포니아와 플로리다에서 검증되었고, 기존에 처리제로 사용하고 있는 유기인계 농약의 단점을 보완하는 기술로 평가받았다(Vargas et al., 2014a,b,c). SPLAT-MAT-Cuelure 제형은 하와이에서 큐루어에 반응하는 과실파리류를 방제하는 데 성공적이었다(Vargas et al., 2008b).

국내에서도 호박꽃과실파리를 대상으로 큐루어 유인제를 왁스제형으로 제조하는 데 성공하였다(Kim et al., 2019). 이 왁스제형에 살충제 성분을 가미하여 모니터링 트랩의 효율을 높이는 데 이용하였다(Kim and Kwon, 2018). 이 제형은 야외에 처리하여 호박꽃과실파리의 밀도를 낮추는 데 효과적이었다(Kim et al., 2019).

6. 교미교란 기술

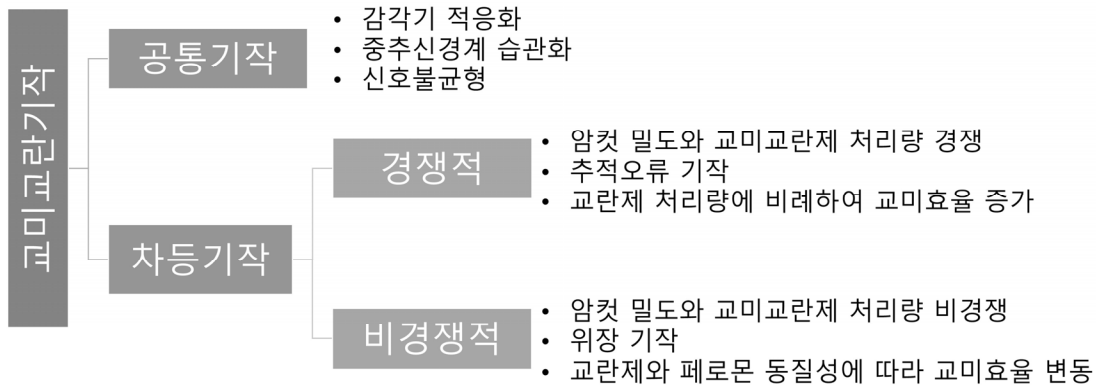
성페로몬을 이용한 대상 해충의 밀도 모니터링은 해충종합방제의 필수적 수단으로 이용되어 왔다. 대상 해충의 밀도 변화는 이를 방제하려는 여러 수단의 실행에 중요한 판단 결정 변수이다. 그러나 성페로몬을 이용하여 직접적으로 해충을 방제하는 데에는 모니터링만큼 널리 적용되지 않고 있다. 여러 방제 기술이 페로몬을 이용하여 개발되어 있지만, 이 가운데 교미교란은 가장 많이 연구되고 실제로 해충 방제에 적용되어 상용화되어 있는 기술이다. 이를 이용한 해충 방제는 주로 산림해충(Jones et al., 2009)과 침입해충(Sharov et al., 2002) 대상으로 하지만 또한 살충제저항성으로 화학방제가 불가능한 해충에 대해서도 교미교란제 방제처리는 유효하다.

교미교란을 이용한 해충 방제에 대해서 역사적으로 살펴보면 산림해충인 짚시나방(*Lymantria dispar*)에 대해서 Babson (1963)과 Wright (1963)는 합성페로몬을 이용하여 선택적으로 해충방제가 가능하다고 제시하였다. 실제로 야외에서 실현된 최초의 사례는 밤나방과 해충인 배추자벌레(*Trichoplusia ni*) 방제에 합성페로몬이 투여되었다(Gaston et al., 1967; Shorey et al., 1967). 이후 최근에 이르기까지 여러 교미교란 처리 연구가 진행되어 왔으며 현재는 상용화되어 다양한 해충에 적용되고 있다(Witzgall et al., 2010). 이 기술의 타당성을 제공하기 위해 야외조건에서 암수가 만나는 통상 작용을 합성 교미교란제가 교란시키는 연구가 진행되었다(Miller et al., 2006a; Miller and Gut, 2015). 이러한 연구들을 통해 교미교란에 미치는 주요 요인들로 페로몬 제형(Minks and Cardé, 1988; Gut et al., 2004), 페로몬 방출방법(Bartell, 1982; Carde and Minks, 1995) 및 대상 해충의 생물적 특징(Gut et al., 2004; Carde and Minks, 1995)이 분석되었다.

여기에서는 교미교란제의 기작을 이해하고, 이를 기반으로 교미교란 기술이 야외 조건에서 방제 효율에 미치는 요인들을 하나씩 살펴보면서 이 방제 기술의 적용 조건을 제시한다. 이를 통해 여러 해충방제 기술과 동시에 또는 순차적으로 처리하는 방식을 소개하면서 교미교란 방제 기술이 해충종합방제 기술의 일원으로 포함될 수 있다는 것을 제시한다.

6.1. 교미교란 원리

합성 페로몬의 개발과 더불어 진행된 교미교란제에 대한 원리 연구는 초창기 여러 가설들로부터 시작된다. 이 가운데 눈여겨볼 가설은 Shorey (1977)가 제창한 세 가지 교미교란 기작이다. 정리하면 첫째로 감각기 적응화로서 수컷 측각에 있는 화학



감각기에서 일어나는 둔감화이다. 둘째로 중추신경계의 습관화 그리고 셋째로 암컷이 분비하는 페로몬과 합성페로몬 사이의 경쟁에 따른 오류정보 야기로 요약된다. 반면에 Bartell (1982)은 네 가지의 교미교란 기작 가설을 제안하였다. 첫째로 신경계 교란으로 앞에서 Shorey 가설의 감각기 적응화 및 중추신경계 습관화를 포괄하는 기작이다. 둘째로 Shorey의 세 번째 기작인 오류정보 야기에서 비롯된 추적오류이다. 이에 따라 수컷은 암컷이 분비하는 페로몬 연무를 따르지 않고 합성페로몬의 연무를 따라 가게 된다는 것이다. 셋째로 위장기작으로서 다량의 합성페로몬에 의해 펼쳐진 성페로몬 바탕 위에 암컷의 성페로몬 연무가 가려진다는 것이다. 따라서 오류추적 자체마저도 일어나지 않는다는 것으로 의미한다. 넷째로 복합 성페로몬 성분을 가진 종의 경우 일정 성분만 합성 페로몬으로 다량 전개시키면 신호불균형이 일어나고 이에 따라 행동오류로 이어진다는 것이다.

이러한 기존 가설에 바탕으로 두고 최근의 교미교란 기작 원리는 크게 경쟁적과 비경쟁적 기작으로 대별된다(Barclay and Judd, 1995; Miller et al., 2006a; Miller and Gut, 2015). 경쟁적 기작은 암컷의 성페로몬과 합성 성페로몬 사이의 화학물 경쟁으로 수컷이 추적오류를 실시하는 데 있다. 따라서 양적 경쟁이 있기 때문에 전개되는 합성페로몬 양을 증가시킬 경우 교미교란의 효과가 증가하지만 비선형적 관계를 보이면서 절대로 100% 교미교란 효과를 나타내지 않는다. 역으로 대상 암컷의 밀도가 전개된 교미교란제의 양에 비해 상대적으로 높으면 교미교란 효과는 감소하게 된다(Byers, 2007). 이러한 경쟁적 기작에 의한 교미교란 기작이 여러 경우에 적용된다는 것이 과거의 자료와 컴퓨터 시뮬레이션으로 뒷받침되고 있다(Miller et al., 2006b). 비경쟁적 기작은 대상 집단의 밀도와는 무관하게 교미교란 효과가 나타날 때 일어나게 된다. 앞에서 기술한 위장 기작이 교미교란의 주된 원인으로 작용하는 경우 수컷 유인행동이 교미교란 처리 농도에 비례하여 감소하며 궁극적으로

100% 교미교란 효과를 줄 수 있다. 이 경우 최적의 교미교란제는 자연계 암컷의 성분과 거의 동일한 경우에 일어나게 된다.

6.1.1. 추적오류 비행

추적오류 비행은 합성페로몬과 암컷 성페로몬 사이에 경쟁적 기작의 일환으로 교미교란제가 처리된 포장에서 수컷이 합성페로몬 방출기에 실제로 유인되고 그곳에 안착한다면 추적오류 비행을 증명하게 된다. 이러한 가정을 증명하기 위해 Cardé et al. (1998)은 야의 목화밭에 풍동장치를 설치하고 목화 다래나방 수컷이 합성페로몬 방출기에 유인되어 오는 것을 동영상으로 관찰하였다. 이러한 추적오류 비행은 사과를 가해하는 잎말이나방류(Stelinski et al., 2004a)와 통나방류(*Coleophora deauratella*) (Evdenden et al., 2010)에서도 관찰되었다. 특히 유리나방류(*Synanthedon exitiosa*)의 경우 교미교란제가 처리된 지역에서 합성페로몬 방출기에 유인된 수컷이 무처리 지역에서 동일한 방출기에 유인된 수컷에 비해 매우 짧은 기간 동안만 머무는 것을 관찰하였다. 이렇게 유인되어 머무는 기간을 “정지력(retentiveness)”이라 명명하였으며 이는 교미교란제 처리 농도에 비례해서 짧아지는 것을 관찰하였다(Teixeira et al., 2010).

또 다른 측면에서 추적오류 비행을 증명하는 실험은 불완전한 교미교란제 조성 또는 향유인제를 담은 교미교란제와 분석 대상 교미교란제와의 비교 실험에서, 분석 대상 교미교란제의 교미교란 효과가 우수하면 이러한 교미교란이 추적오류 비행에 기인된다고 할 수 있다. 그러나 많은 경우에서 이러한 비교 실험에서 전체적 교미교란 효과는 크게 차이가 없다는 결론이 나온다. 이러한 이유를 잎말이나방류(*Planotortrix octo*)에서 살펴보면 분석 대상 교미교란제와 향유인제가 담긴 불완전한 조성을 지닌 교미교란제를 비교한 결과 유사한 교미교란 효과가 나타나 이 곤충의 경우 추적오류 비행이 교미교란의 원인이

아닌 것으로 판명되었다(Suckling and Burnip, 1996). 이러한 현상은 감자나방류(*Tecia solanivora*)에서도 나타났다(McCormick et al., 2012). 콩나방류(*Cydia nigricana*)의 경우 교미교란제를 처리한 후 약 2일간은 추적오류 비행이 일어나지만 이후에는 성분((*E,E*)-8,10-dodecadienyl acetate)의 이성체의 전환으로 오히려 개체들의 분산을 유도하는 효과를 주어 추적오류 비행을 따르지는 않지만 결과적으로는 교미교란 효과를 주었다(Bengtsson et al., 1994; Witzgall et al., 1996). 흥미로운 결과는 네 가지의 성페로몬 성분을 가지고 있는 잎말이나방류(*Choritoneura rasaceana*)의 경우 지역적으로 교미교란 효과가 상이하다는 것이다. 즉, 유인력이 높은 네 가지 성분 교미교란제와 비교하여 유인력이 낮은 두 가지 성분의 교미교란제 또는 상이한 농도로 동일한 교미교란제를 처리하여도 유사한 교미교란 효과를 주었다(Evenden et al., 1999a,b). 또한 교미교란제 설치 농도에 따라 비례하여 교미교란가 증가하는 효과를 주어 이들 집단에서 암컷이 분비하는 성페로몬과의 경쟁적 교미교란 효과를 주어 추적오류 비행이 주된 교미교란 기작으로 작용하였다(Miller et al., 2006b). 따라서 이러한 결과를 미뤄 볼 때 교미교란 효과는 대상 곤충의 밀도, 이들 집단적 차이, 교미교란제 제형, 방출속도 및 환경요인에 따라 차등을 보일 수 있다.

6.1.2. 위장연무

위장연무는 합성페로몬 방출에 따라 형성된 연무에 의해 암컷이 형성하는 페로몬 연무가 가리워지는 현상으로 비경쟁적 교미교란 기작이다(Cardé, 1990). 따라서 위장연무에 따라 나타나는 교미교란의 효율성은 교미교란제 처리의 배경 연무가 얼마나 일정하게 처리 지역에 분포하는지와 암컷 성페로몬 방출 속도 대비 교미교란제 성페로몬 처리 농도에 따라 영향을 받게 된다(Cardé, 2007). 최적의 위장연무는 암컷 성페로몬과 가장 가까운 페로몬 조성으로 제조된 교미교란제로서 수컷의 유인행동을 유발하지 않아야 한다(Miller et al., 2006a). 그러나 실제로 수컷이 합성페로몬에 의해 형성된 연무 쪽으로 유인행동이 있을 수 있고, 이 연무에 머물게 하여 암컷에 의해 형성된 연무로 가지 않게 하는 것이 위장연무의 기능이 될 수 있다. 실제로 목화다래나방의 경우 야외에서 제작된 풍동장치에서 모니터링 트랩을 교미교란제 처리 말단부위에 놓을 경우 전혀 포획이 되지 않았으나, 동일한 처리지역에서 바람의 방향과 다른 쪽에 설치한 모니터링 트랩에서는 포획이 있어 실제로 위장연무가 교미교란 기작으로 작용하였다는 것을 증명하였다(Cardé et al., 1998).

위장연무에 따른 교미교란 기작을 밝히는 또 다른 실험적 방

법은 모니터링 트랩의 성페로몬량을 증가시키는 것이다. 따라서 교미교란제 처리 지역에서 낮은 농도의 성페로몬 유인제를 갖는 모니터링 트랩에 비해 높은 농도의 유인제를 지닌 모니터링 트랩의 포획 능력이 높아진다면 이 곤충에 대한 교미교란 능력은 위장연무에서 비롯되었다고 볼 수 있다(Doane and Brooks, 1981). 실제로 짚시나방의 경우 *disparlure*를 3,000평 당 5g 정도로 낮게 처리하고 모니터링 트랩에 그에 상응한 낮은 농도의 유인제로 포획하는 경우 무처리 대비 95%의 포획률 저하를 나타내는 반면, 모니터링 유인제의 농도를 높일 경우 무처리 대비 불과 27%의 포획률 저하만 일어서 위장연무에 의한 교미교란 기작이 작용한 것을 알 수 있다(Schwalbe and Mastro, 1988).

위장연막 효과에 의한 교미교란은 방출기 종류에 따라 다를 수 있는데 비교적 마이크로캡슐 방출기를 통한 교미교란제 처리가 보다 효과적이다. 이는 처리 지역에 일정하게 위장연막을 형성하기 때문으로 보는 데 이러한 예로서 잎말이나방류(*Choristoneura rasaceana*) 방제에서 볼 수 있다(Judd et al., 2005a). 이 나방과 성페로몬 조성이 유사한 또 다른 잎말이나방류(*Pandemis limitata*)와 동시 교미교란을 시키기 위해 공동된 수성분을 마이크로캡슐로 제형화하고 분무하였다. 풍동장치로 분석한 결과 수컷의 유인행동은 없이 효과적 교미교란을 일으켜 주된 기작이 위장연막이라는 것을 알 수 있었다.

6.1.3. 신경계 교란

방출된 페로몬에 대한 수컷의 전기생리적 반응은 촉각 감각기에서의 페로몬 성분에 대한 적응화와 중추신경계의 신호처리에 있어서 습관화로 구분될 수 있다(Cardé, 2007). 이들 두 단계의 신호처리는 페로몬을 감지하는 데 밀접하게 관련된 과정으로서 말초신경계의 적응화 및 중추신경계의 습관화는 수컷으로 하여금 암컷을 찾지 못하게 하거나 또는 감각 수준을 높이는 둔감화로 이어지게 한다. 이러한 생리적 변화를 탐지하기 위해서 일정 농도로 노출된 수컷에 대해서 촉각전도도 반응 또는 풍동행동 반응을 통해 전기생리적 변화를 모니터링하게 된다. 페로몬에 미리 노출된 수컷은 완전히 반응을 잃는 것이 아니라 감각 수준의 역치를 높여 유사한 또는 낮은 페로몬 신호에는 반응을 보이지 않지만, 높은 농도의 페로몬에 대해서는 반응을 보이게 된다. 실제로, 알몬드나방류(*Cadra cautella*)는 풍동장치에서 미리 여러 농도의 성페로몬에 노출된 후 낮은 농도의 성페로몬(대략 암컷 성페로몬 농도)을 처리하면 반응하지 않다가 높은 농도로 처리하면 반응성을 보이는 것을 관찰하였다(Mafra-Neto and Baker, 1996). 이를 전기촉각전도도 분석으로 촉각 감각기에서 반응성을 측정된 결과 미리 페로몬에 노출된 수컷의 촉각

에서는 신경자극을 만들지 않고, 높은 농도로 처리하면 자극을 만들어 이러한 경우는 분명히 감각기에서 역치를 올려서 반응하지 않은 것으로 해석된다(Mori and Evenden, 2014).

교미교란제가 처리된 야외 조건에서는 페로몬의 노출 농도가 전기생리적 반응을 보이기에 매우 낮은 농도로 존재한다(Rumbo and Vickers, 1997; Stelinski et al., 2003a). 그러나 교미교란 처리 농도에 따른 신경생리적 적응화와 교미교란 효과 사이에는 분명한 관계성이 보이고 있다. 특별히 말초신경계인 감각기 수준에서 장기적으로 적응화가 되면 중추신경계의 습관화를 일으키지 않게 된다. 따라서 이러한 말초신경계 장기적 적응화가 잘 일어나는 곤충의 경우는 오히려 교미교란효과가 떨어지게 된다. 이러한 부류에 속하는 곤충으로서 코드린나방(Judd et al., 2005b; Stelinski et al., 2005b), 잎말이나방류인 *Choristoneura fumiferana* (Stelinski et al., 2003b)와 *Pandemis pyrussana* (Stelinski et al., 2005b)는 교미교란제의 효과가 비교적 낮다. 반면에 장기적응화가 잘 일어나지 않는 복숭아순나방(*Grapholita molesta*)과 잎말이나방류(*Argyrotaenia velutinana*) (Stelinski et al., 2003b)는 비교적 교미교란 효과가 높다. 중추신경계의 습관화가 일어나는 곤충은 잎말이나방류(*C. fumiferana*)에서 관찰되었는데 마이크로캡슐 제형으로 약 8 pg/cm/min 방출하여 주면 감각기에서는 적응화가 일어나지 않지만 약 1 시간 동안은 암컷에 대한 유인행동이 감소하게 되어 중추신경계의 습관화가 일어난 것으로 해석하였다(Wins-Purdy et al., 2008).

실내에서 페로몬 노출에 의해 신경생리적 변화가 야외에서 교미교란제 처리 지역의 개체들에서도 동일하게 일어나는지를 분석하여 보면 결과적으로 야외 환경에서는 처리 지역이라 하더라도 실제 공기 중의 페로몬 농도가 높지 않아 신경계 변화를 주기 어렵다는 것이다. 잎말이나방류(*Lobesia botrana*)의 경우 실내에서 0.3 mg/h의 방출속도로 3시간 또는 8시간 미리 노출시키면 촉각 적응화가 일어나고 이 개체를 야외에 두면 암컷에 대한 유인행동이 크게 감소하게 된다. 그러나 5 m² 당 1개의 교미교란제를 처리한 야외 지역에 8 시간 동안 수컷을 방치하고 다시 이 개체를 무처리 지역에 옮겨 놓으면 성페로몬에 대한 반응성이 낮아지지 않았다(Schmitz et al., 1997). 유사한 결과가 코드린나방에서도 나타나서 시간당 20μg으로 방출하는 1,000개의 로프형 방출기를 설치한 지역에 수컷을 미리 노출시킨 후 무처리 지역으로 옮긴 경우 암컷에 대한 반응성이 줄지 않았다. 이러한 결과는 야외조건에서 교미교란제 처리에 따라 신경생리적 변화를 주기 위해서는 비교적 높은 농도의 방출지점에 근접해 있을 때에만 일어나는 것으로 볼 수 있다(Judd et al., 2005b).

6.1.4. 감각 불균형

불완전한 성페로몬 조성 또는 단일 성페로몬 성분만으로 교미교란을 일으켰을 때 나타나는 교미교란 기작을 감각 불균형이라 한다. 즉, 불완전한 페로몬 성분들이 암컷이 만들어내는 완전한 성페로몬과 혼합되었을 경우 수컷 촉각에서 정확한 성페로몬 감지신호를 만들지 못하게 한다는 측면에서 초기 연구자들에게 관심을 준 교미교란 기작이었다(Bartell, 1982; Flint and Merkle, 1983). 실제로 야외 조건에서 불완전한 성페로몬 조성으로 교미교란을 일으킨 사례가 목화다래나방에서 관찰되었다(Flint and Merkle, 1984). 유인제인 gossyplure는 두 이성체인 (Z,Z)-7,11-hexadecadienyl acetate와 (Z,E)-7,11-hexadecadienyl acetate가 1:1로 존재하나, (Z,Z) 이성체만 처리한 결과 교미교란 효과가 일어났다. 흥미롭게도 처리지역의 수컷은 두 이성체가 9:1로 조성된 모니터링 트랩에 유인되어 이들의 반응성이 한 쪽 이성체로 적응되어 신경생리적 습관화가 일어난 것으로 해석되었다. 유사한 결과가 굴굴나방류(*Phyllocnistis citrella*)에서도 관찰되었다. 이 곤충은 (Z,Z,E)-7,11,13-hexadecatrienal과 (Z,Z)-7,11-hexadecadienal이 3:1로 구성된 성페로몬을 이용하는 데 이중결합이 3 개를 지닌 성분(Z,Z,E)만 처리한 결과 교미교란 효과가 일어났다. 이러한 이유는 수컷이 촉각에서 감각 불균형이 일어나 정확히 암컷의 성페로몬 성분을 감지하지 못한 것으로 해석된다(Lapointe et al., 2009).

6.1.5. 페로몬 반응 시간대 이동

또 다른 교미교란 기작으로 상시 노출된 교미교란제에 의해 수컷의 성페로몬 반응 시간대가 이동하여 실제 암컷이 성페로몬을 방출하는 시간과 어긋나게 하여 성페로몬 통신을 교란하게 하는 방식이다(Cardé and Minks, 1995). 목화다래나방의 경우 교미교란제 처리 지역의 수컷이 무처리 지역보다 2~3시간 정도 빨리 페로몬 반응성을 보이는 것으로 나타났다(Cardé et al., 1998).

6.1.6. 암컷 행동 변화

일부 알려진 암컷의 경우는 자신이 생성하여 방출하는 성페로몬을 감지하는 경우가 있다(den Otter et al., 1978). 이럴 경우 교미교란제는 암컷에게도 영향을 줄 수 있다. 전기생리학적 연구에 따르면 암컷의 성페로몬 감지 능력은 잎말이나방과(Troctricidae), 밤나방과(Noctuidae), 집나방과(Yponomeutidae), 유리나방과(Sesiidae), 밤나방류(Erebidae), 뿔나방아과(Arctiinae)

에서 발견되었다. 이러한 자기감지능력은 종내 통신신호로서 분산(Sanders, 1987; DeLury et al., 2005), 산란(Gökçe et al., 2007), 집합(Birch, 1977), 교미(Kuhns et al., 2012), 유인(Weisling and Knight, 1996; Stelinski et al., 2006; Gökçe et al., 2007) 등의 행동을 유발한다.

이러한 암컷의 반응은 종에 따라 크게 차이가 나는 데 순나방류(*Choristoneura fumiferana*) 암컷의 경우 성페로몬 노출은 비행활동을 증가시킨 반면(Sanders, 1987), 잎말이나방류(*Pandemis limitata*)의 경우에는 오히려 저하되었다(DeLury et al., 2005). 일부 잎말이나방류에서는 성페로몬에 처리된 암컷의 성페로몬 방출시간대가 빨라지거나(Palaniswamy and Seabrook, 1985; Stelinski et al., 2006) 또는 느려졌다(Gökçe et al., 2007). 이러한 암컷의 유인행동 시간대 변화는 암수의 교미시간대를 엇갈리게 하여 교미교란 효과를 줄 수 있다. 일부 곤충은 페로몬에 노출된 암컷의 산란력이 떨어졌다(Gökçe et al., 2007). 또한 잎말이나방류(*Lobesia botrana*)의 경우에는 성페로몬에 노출된 암컷이 유인행동 시간이 짧아지기도 한다(Harari et al., 2015).

6.1.7. 교미지연

교미교란에 따른 암컷의 생리적 교란은 교미 적기 타이밍을 늦추어 차세대 생산 능력을 저하시킬 수 있다. 교미교란제 처리 후 교미를 직접 억제하지 않고 지연만 시키게 된 경우 차세대 집단 크기가 감소한다는 것이 집단 모델링으로 추정되었다(Barclay and Judd, 1995). 실제로 나방 24종에 대해서 교미지연이 성충 수명을 증가시키지만 실제적 산란 기간을 줄여 궁극적으로 산란력과 생식력을 감소시켰다(Mori and Evenden, 2013). 코드린나방(*Cydia pomonella*)의 경우 교미교란 처리에 따라 교미지연이 2일 정도 일어나면 생식력이 40% 가량 감소하였다(Knight, 1997). 반면에 교미교란제로 방제가 어려운 *Chori-*

stoneura rosaceana 잎말이나방의 경우는 비교적 긴 기간 동안 교미지연이 일어나야 집단감소를 나타낸다. 따라서 교미지연은 집단의 적응도를 낮추어 교미교란제의 효과를 극대화하는 것으로 해석된다.

6.2. 교미교란 적용기술

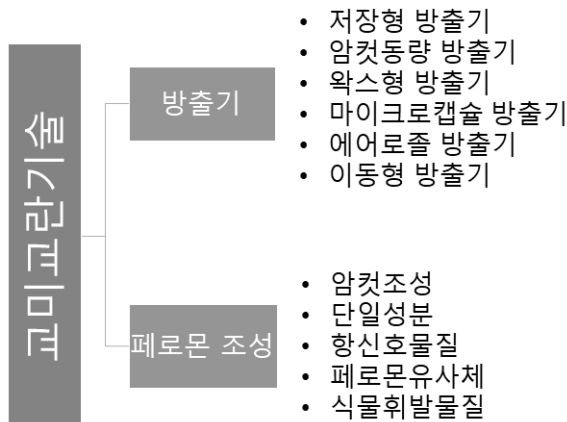
성페로몬 조성에 따라 교미교란 효과가 달라질 수 있지만, 동일한 교미교란제의 성페로몬 조성이라도 제형에 따라 교미교란 기작이 달라질 수 있다. 예를 들어, 복숭아순나방의 경우 낮은 농도로 발산하는 방출기의 경우 추적오류 비행의 교미교란 기작을 나타내지만, 높은 농도로 방출하는 경우 비경쟁적 교미교란 기작이 작동할 수 있다(Reinke et al., 2014).

6.2.1. 교미교란제 제형화

교미교란제 제형화의 궁극적 목적은 페로몬 성분을 자외선과 산화로부터 보호하면서 일정한 속도로 유효성분을 방출하게 하는 데 있다(Heuskin et al., 2011). 이러한 방출속도는 방출기 제형의 매질에 따라 페로몬 성분이 표면으로 빠져나오는 양과 빠져나온 성분이 기화되는 속도에 따라 달라진다. 따라서 방출기 매질 형태, 이곳에 내재하는 페로몬의 분포 그리고 방출기 형태 및 크기에 따라 방출 속도는 달라진다(Heuskin et al., 2011). 방출기로부터 이탈된 페로몬 성분은 자신의 화학적 성질 및 환경 조건에 따라 공기 중 이동 속도가 결정되게 된다(Gut et al., 2004). 대부분의 방출기 제형은 대기 온도가 높아짐에 따라 방출 속도가 증가하기에 주로 밤보다는 교미가 일어나지 않는 낮에 페로몬이 주로 방출된다(Witzgall et al., 2010). 교미교란 제형은 여러 조건에 맞추어 다양화된다. 아래에 다양한 방출기에 따른 특성을 살펴보면 방제 대상 해충에 따른 다양한 제형화 기술을 소개한다.

6.2.1.1. 저장형 방출기

저장형 방출기는 교미교란제 페로몬을 고체 매질(플라스틱 또는 합성 폴리머)에 저장하면서 시간당 μg 분량으로 방출한다(McDonough et al., 1992; Heuskin et al., 2011). 가장 이상적 방출기는 노출 시기에 무관하게 일정한 양으로 방출하는 것이지만, 대부분의 방출기는 그렇지 못하다. 폴리에틸렌 재질의 경우 야외 설치한 초기 3 주 동안 비교적 많은 양이 방출되고 이후 방출 속도가 느려진다(McDonough et al., 1992). PVC 재질의 경우는 집적한 페로몬 양에 따라 비례하여 방출량이 증가한다



(Cork et al., 2008).

방출기 특성의 또 다른 변수로 방출된 페로몬이 처리 지역에서 분포하는 범위이다. 저장형 방출기의 경우는 야외 전기촉각 전도도로 분석한 결과를 보면 비교적 지점 마다 균등히 분포하지 않고 편차가 매우 큰 편이다(Karg and Suckling, 1997).

저장형 방출기는 3,000평 당 250 ~ 1,000개를 직접 손으로 설치하기에 노동력이 요구된다(Gut et al., 2004). 이를 해소하기 위해 이중방출기를 제작하여 하나의 방출기에 두 종의 해충을 방제하거나(Judd and Gardiner, 2004; Il'ichev et al., 2007), 방출기 재질을 자연 분해되게 하여 수거하는 노동력을 줄이려는 기술이 개발되었다(Anfora et al., 2008).

저장형 방출기는 다량의 페로몬을 방출하기에 자연계 암컷이 발산하는 페로몬과 경쟁적으로 교미교란을 유도하기 보다는 주로 위장연무 또는 신경생리계 교란으로 교미교란을 일으키게 된다(Cardé, 2007). 그러나 일부에서는 추적오류 비행도 목격되었다(Stelinski et al., 2004a; Mori and Evenden, 2014).

6.2.1.2. 암컷동량 방출기

다량의 페로몬을 방출하는 저장형 방출기에 비해 암컷동량 방출기(female-equivalent dispenser)는 암컷과 유사한 양으로 페로몬을 방출하는 형태로 수컷의 유인 효과를 증가시키려 제작되었다(Sanders, 1997). 이는 박편 또는 대롱 형태의 방출기로서 방제 대상 지역에서 처리량을 높이기 위해 다수(3,000평 당 10,000개)로 배치된다. 더욱이 살포 방식으로 설치되기에 노동력은 크게 문제 되지 않아 넓은 면적의 산림 해충 방제에도 적용될 수 있다(Sharov et al., 2002; Rhainds et al., 2012). 실제로 박편 형태의 방출기로 짚이나방 방제에 처리되었으며 높은 교미교란 방제 효과를 주었다(Thorpe et al., 2007a).

암컷동량 방출기는 추적오류 비행에 따른 경쟁적 교미교란 기작을 유발한다(Stelinski et al., 2008a). 개별 방출기는 방출량이 낮아 비경쟁적 교란 기작인 신경생리계 교란 또는 위장연막을 유발하기 어렵다.

6.2.1.3. 왁스형 방출기

노동력을 절감하기 위해 분무 형태의 방출기를 개발하면서 아울러 매질이 자연적으로 분해되는 재질을 갖추기 위해 개발된 것이 파라핀 왁스형 방출기이다(Atterholt et al., 1998). 소량으로 분무되는 경우 왁스형 방출기는 암컷동량 방출기와 유사하다. Stelinski et al. (2007a)은 왁스형 방출기의 유효기간을 조절하기 위해 방출기를 다양한 크기로 제조할 수 있는 자동 왁스

분무기를 개발하여 야외 처리하였다.

다양한 해충 방제에 이 왁스형 방출기가 적용되었다. 여러 잎말이나방류에 적용된 왁스형방출기는 방출기에 집적된 페로몬 양에 비례하여 방출되는 특성을 보였다. 긴 사슬형태의 성페로몬을 함유하고 있는 굴파리의 경우 1g의 크기로 처리된 경우 야외 조건에서 살포 후 첫 주에는 매일 70 μg 으로 방출되다가 이후 15일간 매일 6.4 μg 으로 일정하게 방출되어 전체 해충 발생기간 동안 단 2회의 살포로 교미교란 방제 효과를 주었다(Stelinski et al., 2005c). 여기에 낮에 활동하는 곤충의 경우는 페로몬의 화학적 성분뿐만 아니라 색깔에도 민감하기에 왁스형 방출기에 색소를 투입하는 시도가 유리나방류(*Synanthedon myopaeformis*)에 적용되어 일반적 회색 보다는 검정색 색소를 투입하여 방제 효과를 높였다(Kwon, 2014).

왁스형 방출기는 제조된 크기 및 함유된 페로몬 양에 따라 다른 교미교란 기작을 유발할 수 있지만, 대체로 적은 양으로 방출되기에 위장연막이 어렵고 추적오류 비행을 유발하는 것으로 판단된다. 실제로 왁스형 방출기에 유인되어 오는 수컷을 목격하면서 추적오류 비행이 주요한 교미교란 기작이라는 것을 뒷받침하였다(Stelinski et al., 2005c). 반면에 굴파리의 경우에는 왁스형 방출기에 유인되지 않고 교미교란 되기에 비경쟁적 교미교란 기작도 관여하였을 것으로 추정된다(Stelinski et al., 2010).

6.2.1.4. 마이크로캡슐 방출기

교미교란용 성페로몬 성분을 폴리머 재질을 이용하여 미세한 크기로 제형화시켜 마치 일반 화학농약처럼 분무용 살포기에 넣고 처리하도록 제작된 것이 마이크로캡슐 방출기이다. 실제로 살균제 또는 다른 생물농약과 함께 분무기에 혼합하여 처리할 수 있기에 교미교란제 처리를 위한 추가적 노력이 필요 없어 노동력 절감의 효과를 가져 올 수 있다. 수백 만 개의 마이크로캡슐 제형이 처리 지역 ha 당 살포되기에 비교적 균일한 교미교란제 성분이 처리지역에 분포하게 된다(Cardé, 2007). 이에 따라 산림, 과수 및 포도 재배지역에 마이크로캡슐 방출기가 처리되었다. 그러나 마이크로캡슐을 살포한 후 빗물에 씻겨 소실되거나 또는 광분해에 의해 유효성분의 변질로 인해 짧은 유효기간(2 ~ 4주)을 갖는 것이 최대 단점이다(Waldstein and Gut, 2004). 이를 해결하기 위해 여러 전착제가 추가되었고, 이 가운데 라텍스 전착제가 송진 또는 비닐폴리머 전착제에 비해 마이크로캡슐 방출기의 잔효 기간을 늘리는 데 유효하였다(Knight et al., 2004).

마이크로캡슐 방출기는 일반 성페로몬이 만드는 특정 줄기

형태의 연무 보다는 균일하게 넓게 분포하는 냄새구름을 형성하기에 위장연막 또는 신경생리계 교란과 같은 비경쟁적 교미교란 기작을 유발할 것으로 여겨진다(Miller et al., 2006a). 따라서 단일 또는 일부 성페로몬만 마이크로캡슐 방출기를 통해 방출하여도 교미교란 효과는 나타날 수 있다(Polavarapu et al., 2001; Stelinski et al., 2007b). 초기에 다량의 교미교란제가 방출되기에 약 1주일 후에는 마이크로캡슐 방출기로 수컷이 찾아오는 추적오류 비행도 야외 풍동장치를 통해 관찰되었다(Stelinski et al., 2005a).

6.2.1.5. 에어로졸 방출기

만약 방출되는 페로몬의 양이 다량(분당 40 ~ 640 μg)이면 방출기 간격을 200 ~ 400 m 정도로 넓혀도 교미교란 효과가 있을 것으로 예상하였다(Farkas et al., 1974). 기존의 방출기가 실제 교미가 일어나지 않는 시각에도 방출이 되기에 소모성 방출이 많았다. 이를 해결하기 위해 압력가스통을 이용한 에어로졸 방출기를 개발하였다(Shorey et al., 1996; Baker et al., 1997; Isaacs et al., 1999). 이러한 방출기의 이점은 방출 시간과 양을 조절할 수 있어 교미가 일어나지 않는 기간에는 방출하지 않게 하며, 또 밀폐 용기에 들어 있기에 낮 기간 빛에 의한 광분해도 막을 수 있다. 추가적으로 빛과 온도 센서를 추가하여 이러한 방출 조절을 프로그램화할 수 있다. 비록 비싼 가격이지만, 소수(3,000평 크기에 1 ~ 10개)로 처리하기에 경제성을 확보할 수 있게 된다. 또한 소수로 처리되기에 배치 장소도 중요하여 Shorey et al. (1996)은 에어로졸 방출기를 과원 주변으로 배치하는 것이 효율적이라고 제안하였다. 실제로 경제성 분석 결과는 코드린나방을 방제하기 위해 일반 농약 살포보다 에어로졸 방출기를 이용한 교미교란제 처리가 3,000평당 352달러의 비용 절감 효과를 준 것으로 나타났다(Elkins et al., 2005).

소수로 처리되는 에어로졸 방출기는 방출량은 물론이고 앞에서 이야기했듯이 설치 위치가 중요하다. 교미교란을 일으키는 효과적 방출량은 3,000평 크기의 재배지에 하루에 불과 0.9 mg이면 효과적인 경우도 있지만, 약 254 mg 까지 방출해야만 교미효과를 나타내는 경우도 있어 매우 다양하였다(Shorey and Gerber, 1996). 이러한 방출량의 차이는 처리 재배지의 크기에 의해 좌우되는 것으로 보인다. 이는 이들 방출기를 과원 주변으로 배치하기에 넓은 지역의 경우는 이에 따라 방출량이 커져야 할 것으로 여겨진다. 이처럼 에어로졸 방출기는 재배지 주변에 배치하여 방출하는 경우 특별히 효과적인 것으로 나타나는 데, 오히려 내부에 배치하는 경우 특별히 크랜베리 과원의 경우는 교미교란 효과의 저하로 과실 피해를 주었다(Fadamiro

et al., 1998). 야외 과수원에서 주변에 설치된 단일 에어로졸 방출기로 성페로몬을 방사한 경우 5 ~ 40 m 아래 지역에서도 야외 전기축각전도도로 검출할 수 있었다(Suckling et al., 2007). 비교적 다량으로 방출되기에 에어로졸 방출기를 제거한 후 다음 날에도 교미교란제 효과가 84%가량 유지되는 것으로 나타났다. 따라서 에어로졸에서 주기적으로 방출하는 것이 처리 재배지에서 교미교란제의 일정 수준을 유지시켜 주기에 방제 효과를 극대화하는 것으로 이해된다(Baker and Heath, 2005).

에어로졸 방출기를 이용하여 방출되는 높은 농도의 교미교란제는 비경쟁적 교미교란 효과를 일으켜 신경생리계 교란 또는 위장연막을 통해 암컷 성페로몬 신호를 감지 못하게 하는 교미교란 기작으로 이해된다(Carde, 2007). 그러나 방출기로부터 멀리 떨어져 위치한 수컷의 경우는 추적오류 비행이 일어날 수 있다. 비교적 소수 방출기로 다량으로 처리되기에 교미교란제 조성이 성페로몬 조성 유사할수록 교미교란 효과를 높이게 된다.

6.2.1.6. 기타 방출기 형태

새로운 형태의 방출기는 수컷의 페로몬에 대한 감각 생리를 이용하여 고안된다. 특히 성페로몬이 암컷에서 방출될 때 나타나는 페로몬 연무는 여러 냄새줄기로 구성된다. 따라서 하나의 방출기가 넓은 범위로 교미교란제를 방출할 경우는 소수의 방출기 적용으로도 효과적 방제가 가능하다(Baker and Heath, 2005).

또 다른 개념의 방출기로서 이동방출기가 고안되어 도시지역에서 침입해충 방제에 적용한다(Suckling et al., 2011). 예를 들어, 사과잎말이나방류(light-brown apple moth) 방제를 위해 이 해충에 대한 교미교란제를 마이크로캡슐 방출기 형태로 제조하고 이를 지중해과실파리의 불임 수컷에 부착시켜 3,000평당 1,000마리 규모로 방사시킨 결과 처리 지역에 일정 기간 교미교란 효과를 나타냈다. 또 다른 방식으로 교미교란제에 정전기 유발 물질을 혼합하여 대상 해충의 수컷에 처리하면 정전기적 성질에 의해 교미교란제를 곤충 표피층에 부착시키게 된다. 이때 처리된 수컷 자신은 신경계 둔감화를 통해 야외 암컷 성페로몬에 대한 반응성이 낮아져 암컷 유인물질과 독립적으로 비행하게 된다. 이때 해당 지역의 야외 수컷들은 이러한 이동형 방출물질에 의해 암컷에 정확히 반응하지 못하게 되어 정상적 교미가 이뤄지지 못한다. 교미교란제를 수컷에 처리하는 것을 좀 더 용이하게 하기 위해 야외에 이들 교미교란제 물질을 미끼로 두면, 야외 수컷이 교미교란제에 유인되어 자신의 몸에 교미교란제를 부착하게 되고 다시 정전기적 성질에 의해 몸에 부착된다. 이 수컷은 다시 성페로몬에 대한 감각이 떨어지면서 다시

야외로 비행하면서 해당 지역에 교미교란효과를 주는 자동 이동방출기가 된다(Baxter et al., 2008).

6.2.2. 교미교란제 제조 기술

6.2.2.1. 교미교란제 성페로몬 조성과 교미교란 효과

최적의 교미교란 효과는 암컷 성페로몬 성분과 동일한 조성으로 제조된 제형이 될 것이다. 이는 암컷 성페로몬과 야외에서 경쟁적으로 작용하여 해당 수컷의 추적오류 비행을 유발하게 된다. 그러나 일부 곤충의 경우는 부분적 성페로몬 성분만으로도 교미교란효과를 주는 경우가 있다. 특별히 두 성분으로 구성된 성페로몬의 경우 두 성분 모두 전체 성페로몬 구성에서 적어도 20% 이상을 차지할 때 하나의 성분만을 방출하였을 때에도 높은 교미교란효과를 주었다. 예를 들어, 꿀잎말이나방류는 (Z,Z,E)-7,11,13-hexadecatrienal과 (Z,Z)-7,11-hexadecadienal 성페로몬 성분들이 3:1로 구성되지만 두 성분 모두 또는 하나의 성분만 처리하여 교미교란효과가 유발되었다(Stelinski et al., 2008b; Lapointe et al., 2009). 이는 비경쟁적 교미교란 기작으로서 감각불균형을 유발한 것으로 해석된다. 이러한 불완전한 성페로몬 조성으로 교미교란을 유발하는 경우는 또한 전체 성페로몬 성분 가운데 어느 특정 성분이 전체의 60% 이상을 차지해도 효과적이다(Evenden et al., 1999c).

성페로몬 조성이 유사한 두 종의 경우 하나의 교미교란제 성분으로 두 종을 동시에 교미교란 할 수 있다. 즉, 이러한 경우에도 암컷의 성페로몬 조성과 일치하지 않아도 교미교란이 이뤄지는 상황이다. 예를 들어, 잎말이나방류의 경우 많은 종이 (Z)-11-tetradecenyl acetate를 성페로몬 성분에 함유하고 있다. 이 성분을 위주로 교미교란제를 여러 제형으로 제조하여 처리한 결과 제형별로 차이는 있지만, 모두는 교미교란 효과를 주었다(Deland et al., 1994; Evenden et al., 1999a,c; Judd et al., 2005a). 국내 사과 및 여러 핵과류에 피해를 주고 있는 복숭아순나방과 복숭아순나방붙이(*Grapholita dimorpha*)의 경우에도 (Z)-8-dodecenyl acetate와 (E)-8-dodecenyl acetate를 공통적으로 가지고 있으며, 이 경우에도 부분적 성페로몬 조성을 가진 교미교란제를 처리한 경우에 두 종 모두에게 90% 이상의 교미교란 효과 및 신초피해 감소 효과를 주었다(Kim et al., 2018). 암컷과 동일한 성분을 가진 교미교란제에 비해 이러한 불완전한 조성의 성페로몬 성분을 가진 교미교란제가 교미교란 효율은 떨어지는 것으로 미뤄 경쟁적 교미교란 기작에 의해 교미교란 효과를 주었을 것으로 해석된다. 그러나 제형의 효과는 이러한 교미교란 기작에 영향을 주어 마이크로캡슐로 방출하는 경우에 비

경쟁적 교미교란 기작인 신경생리계 교란 효과도 기대된다(Judd et al., 2005a; Wins-Purdy et al., 2008).

6.2.2.2. 성페로몬 화학적 특성과 교미교란제 지속 기간

나방류의 경우 18~21개의 탄소 골격을 갖는 성페로몬 성분들이 2~7개 모여 전체적 성페로몬을 구성하게 된다. 일반적으로 긴 사슬의 성페로몬 성분이 야외 조건에서 비교적 오랜 교미교란효과를 주게 된다(Gut et al., 2004). 이러한 이유는 방출기로부터 방출된 교미교란제가 식물체 표면에 흡착되고 여기서 사슬의 길이가 길수록 그리고 관능기의 산화 정도가 높을수록 식물체 표면에서 지탱 기간이 증가하기 때문이다. 산림해충인 *Orgyia pseudotsugata*의 경우 21개 길이의 탄소수를 갖는 성페로몬을 가지고 있는데, 이 교미교란제를 PVC 입자형 제형으로 3,000평당 72g의 농도로 처리한 결과 교미교란 효과는 연중 지속되는 장기간의 교미교란 효과를 나타냈다(Gray and Hulme, 1995). 이는 방출된 교미교란제가 식물체 표면에서 화학적으로 높은 안정성 덕분에 지속적으로 축적되어 여기서 다시 이차방출되는 것으로 해석된다. 또 다른 산림해충인 짚시나방의 경우에도 19개 탄소골격 (Z)-7,8-epoxy-2-methyloctadecane의 성페로몬 조성을 박편 제형으로 3,000평당 37.5 g의 농도로 살포한 경우에 지속 기간이 2년간 유지되었다(Thorpe et al., 2007b).

6.2.2.3. 교미신호 억제제

성페로몬 성분 가운데 일부는 유사종 사이에 교미를 억제하려는 항신호물질(antagonistic semiochemical)이 포함된다(Evenden et al., 1999b). 이들 억제물질은 단독으로는 효과를 발휘하지 않고 성페로몬 성분과 함께 포함되어 작용하는 데 콩나방류(*Cydia nigricana*)에서 보듯이 이 항신호물질이 처리 지역에서 해당 곤충을 몰아내는 효과를 주었다(Bengtsson et al., 1994).

잎말이나방류인 *Choritonera rosaceana*와 *Pandemis limitata*는 동일한 과원에 발생하고 있으며 주요 성페로몬 조성에서 Z11-14:Ac를 공유하고 있으나, 미량성분인 Z9-14:Ac는 *P. limitata*에서 존재하고 *C. rosaceana*에게 항신호물질로 작용하게 된다(Evenden et al., 1999c). 이때 Z9-14:Ac 단독 처리는 두 곤충의 종내 교미신호를 교란하지 못하지만, 종간 교미를 유도하는 것으로 나타났다(Evenden et al., 1999b).

6.2.2.4. 페로몬 유사체

자연계 성페로몬과 유사한 화학구조로 합성되어 교미행동

을 유발하는 것을 페로몬 유사체(pheromone analog)로 부른다(Renou and Guerrero, 2000). 이들은 일반적으로 합성이 용이하여 낮은 생산비용 효과가 있으며 야외에 처리될 경우 화학적으로 안정하여 지속력이 증가되는 장점을 지니게 된다. 주로 관능기 구조가 알데하이드를 갖는 성페로몬 성분에 대해서 개발이 진행되었는데 이는 이 화학 구조의 높은 합성비와 화학적 불안정성을 해결하기 위해 시도되었다. 예를 들어, 알데하이드 성페로몬(Z11-16:Al)을 갖는 *Helithis virescens*와 *Helicoverpa zea*의 경우에 개미산류인 Z-9-tetradecen-1-ol formate를 처리하였을 때 이들 두 종의 교미교란을 유발하였다(Mitchell et al., 1975). 또 다른 예로서 *Amyelois transitella* 방제에 이 곤충의 성페로몬인 (Z,Z)-11,13-hexadecadienal 대신에 개미산류인 (Z,Z)-9,11-tetradecadien-1-ol formate를 처리하였을 때에도 교미교란 효과가 유발되었다(Landolt et al., 1982). 또 다른 예는 사슬길이를 연장하여 교미교란제의 잔효성을 높인 유사체의 경우로 구아바나방으로 불리는 *Coscinoptcha improbana*의 경우로서 야외에 처리되었을 때 470일 동안 교미교란 효과가 유지되었다(Suckling et al., 2013). 이 유사체는 국내에 발생하는 복숭아심식나방(*Carposina saskii*)의 성페로몬과도 유사하여 유사한 교미교란 효과를 기대할 수 있다.

6.2.2.5. 페로몬과 식물휘발물질

기주식물에서 나오는 휘발물질은 식식성 곤충의 행동 결정에 주요한 신호물질이 된다. 성페로몬을 이용한 교미통신에서 기주식물 휘발물질은 같은 종을 인식하는 데 카이로몬 신호로서 작용할 수 있다(Light et al., 1993). 이에 기주 식물체 휘발성 물질은 성페로몬 교신과 독립적으로 작용할 수 있어 교미교란제 처리 지역에서 대상곤충의 밀도를 측정하는 데 이용되기도 한다. 예를 들어, “배에스테르(pear ester)”라 불리는 물질은 ethyl (E,Z)-2,4-decadienoate라는 물질로서 코드린나방의 암컷을 유인하는 데 수컷의 경우 성페로몬(코들몬: codlemone)에 대한 유인 효과도 높여준다(Knight et al., 2005). 이 물질은 코들몬과 독립적으로 대상 곤충을 유인하기에 집단 모니터링에 폭넓게 이용된다.

배에스테르를 코들몬에 부가하여 고효율 교미교란제를 개발하려는 노력이 시도되었다(Knight et al., 2012; Stelinski et al., 2013). 이는 두 물질이 모두 수컷의 교미신호에 관여하기에 두 물질의 혼합은 교미교란 신호를 최대한으로 교란시킬 수 있다는 가정에서 비롯되었다. 더욱이 이 카이로몬을 단독으로 처리하여도 교미교란 효과를 얻었기 때문이다. 이러한 배경 속에 카이로몬과 코들몬을 혼합하여 처리한 후에 처녀암컷 트랩 또는 과실 피해로 교미교란 효과를 비교한 결과 코들몬만 단독으

로 처리한 것에 비해 큰 차이를 보이지 않아 이러한 복합 처리에 대한 기술은 좀 더 고민하여 볼 필요가 있다.

6.2.3. 교미교란제 설치 기술

6.2.3.1. 교미교란제 처리 밀도 및 분포

교미교란제 처리 밀도는 제형에 따라 상이하여 에어로졸의 경우는 3,000평당 불과 소수를 처리하여도 되지만, 마이크로캡슐 방출기의 경우는 수백만 개를 처리하여야 한다. 그리고 이들이 처리포장 내에서 위치에 따라 교미교란 효율도 다를 수 있다. 코드린나방을 대상으로 저장형 방출기로 3,000평당 10개에서 1,000개까지 다양하게 처리한 결과 교미교란 효율은 처리량에 비례하여 증가하였다(Epstein et al., 2006). 이러한 이유는 교미교란제 처리 지역에서 수컷을 유인하는 성페로몬 연무 줄기가 비교적 고르게 분포하여 사각 지대를 형성하지 않기 때문이다. 이는 실제로 야외 전기축각전도도로 측정된 결과로서 비교적 처리 지역의 가장자리로 갈수록 이러한 페로몬 연무 줄기 형성이 열려져서 테두리 처리의 필요성이 제기되었다(Gut et al., 2004).

우수한 교미교란 효과를 유지하면서 교미교란제 처리 약량을 줄이기 위해 방출기 처리 지점에 대한 연구가 수행되었다. 주요인은 비교적 대상 해충이 많이 분포하는 지점에 집중적으로 교미교란제를 처리하고, 그 외에 지역에는 처리하지 않는 차등 처리 전략이다. 이러한 배경에는 대상 곤충의 교미교란제에 대한 교란기작이 경쟁적으로 작용할 때 효과적이다. 굴굴나방의 경우 매 10줄의 과수나무 마다 4줄을 무처리하여 교미교란 효율은 4% 정도 줄었지만 경비는 29%를 절감하는 효과를 나타냈다(Lapointe et al., 2014).

6.2.3.2. 교미교란제 처리 높이

교미교란제 방출기의 처리 높이는 이론적으로 볼 때 암컷이 위치하는 높이에 처리하는 것이 가장 효율적일 것이다. 코드린나방의 경우 임관(林冠)의 상층과 중층 각각 두 부위에 처리하는 것이 상층 단독으로 처리할 때보다 교미교란 효과가 높았다(Epstein et al., 2011). 반면에 복숭아순나방은 어느 임관 부위에 처리하여도 교미교란 효과는 높게 나타났다(De Lame and Gut, 2006). 포도원에 처리하는 경우는 임관 상부 보다는 중부 또는 하부에 처리하는 것이 교미교란 효과가 높았는데 이는 상부에 처리하면 임관 상부에 빠른 바람에 의해 교미교란제의 과원 밖으로 퍼져나가기 때문으로 해석된다(Sauer and Karg, 1998).

6.2.3.3. 작물체 이차방출 효과 고려사항

재배지에서 처리된 교미교란제 성분은 작물체 표면에 흡착되고 다시 재 방출될 수 있다(Wall et al., 1981). 3일 이상 교미교란제 처리를 받은 사과원의 사과 잎은 연갈색사과나방(*Epi-phyas postvittana*) 수컷을 유인할 수 있었다(Karg et al., 1994). 특히 높은 농도로 방출하는 교미교란제의 경우에는 이러한 작물체를 통한 이차방출이 교미교란 효과를 높이는 주요한 요인이 될 수 있다. 따라서 작물체의 발육시기에 따라 이러한 이차방출 효과는 차이가 있어 잎이 적은 봄보다는 여름에 동일한 교미교란제 처리에도 처리 지역 공기 중에 차지하는 교미교란제의 농도는 높아지게 된다(Sauer and Karg, 1998). 작물체로부터 이차방출되는 교미교란제는 성페로몬 교신을 간접적으로 교란시켜 위장 또는 신경생리계 교란을 유발할 수 있다(Suckling et al., 1996).

6.2.3.4. 환경요인

기상 조건에 따라 교미교란 효과는 차등을 보일 수 있다. 이 가운데 기온과 바람세기는 주요한 기상 요인에 해당된다. 또한 제형에 따라 강우는 영향을 주어 분무형 교미교란제 제형은 크게 영향을 받을 수 있다.

에어로졸 제형을 제외하고 모든 교미교란제 제형은 기온이 상승할수록 페로몬 방출 속도는 증가하게 된다. 따라서 교미가 이뤄지는 밤보다는 낮 기간에 기온이 높아 페로몬 방출량이 높아 소모성 방출로 여겨진다(Witzgall et al., 2010). 여기에 방출된 페로몬은 작물체 표면에 흡착되어 재방출되기에 처리 지역에는 비교적 고른 분포의 교미교란제 연무가 형성되어 있게 된다. 따라서 잎이 무성하여 지는 여름에 기온 상승에 따라 교미교란제의 방출이 높아지고, 처리 지역은 더욱 교미교란제로 포화된다(Karg and Sauer, 1997). 따라서 기온이 높아짐에 따라 소모성 페로몬 방출 농도의 증가에 따라 주기적 교미교란제 보충이 필요하다. 기온은 또한 처리 지역의 수평적 분포뿐만 아니라 수직적 분포에도 영향을 주어 방출제의 처리 위치 고도에 따라 형성되는 교미교란제 연무의 형태가 달라질 수 있다(Girling et al., 2013).

바람세기 및 방향은 처리지역에서 교미교란제 연무 형성에 지대한 영향을 주게 된다. 바람의 세기가 증가하여지면 처리지역의 교미교란제 농도는 낮아진다(Suckling et al., 1999). 반면에 적당한 바람세기는 처리지역의 교미교란제의 분포를 비교적 고르게 하여 준다. 코드린나방의 경우 낮은 바람세기는 교미교란제를 과원의 임관 부위에 머물게 하지만 바람의 세기가 증

가하면 임관 보다 6 m 높은 위치에서 교미교란제가 검출되게 된다(Milli et al., 1997). 또한 가장자리에 처리된 교미교란제는 바람에 밀려 이 지점의 교미교란제 분포가 낮아져 교미교란 효과가 감소하게 되는 사각지대를 형성하게 된다. 실제로 Milli et al. (1997)은 바람에 따라 밀려오는 교미교란제 성분이 처리 지역 보다 60 m 아래 지역의 무처리 지역에서도 검출되었다고 보고하였다.

6.2.4. 해충 생태와 교미교란제 효과

6.2.4.1. 집단 크기

교미교란이 작동하는 기작에 따라 교미교란 대상 곤충의 집단 크기는 교미교란 효과를 좌우하는 데 중요한 변수가 된다. 일반적으로 경쟁적 교미교란 기작이 작동되는 경우 대상 곤충의 집단 크기가 증가하면 교미교란 효과는 낮아지게 된다(Miller et al., 2006a). 경쟁적 교미교란이 작동하는 목화다래나방의 경우 이러한 집단 밀도와 교미교란 효과의 관계를 잘 대변한다(Kehat et al., 1999). 비경쟁적 교미교란 기작이 작동하는 곤충류에서도 대상 곤충의 밀도가 높아지면 교미교란 효과는 낮아졌다. 이러한 가운데 일부 곤충류의 경우는 집단 밀도가 높아도 교미교란 효과가 양호한데 이들은 복숭아순나방(*G. molesta*), 토마토나방류(*Keiferia lycopersicella*), 복숭아나방류(*Synanthedon exitiosa*), 그리고 적클로바나방류(*Coleophora deauratella*)를 포함한다(Gut et al., 2004; Mori and Evenden, 2014). 이는 아마도 비경쟁적 교미교란이 작동하기에 초래된 결과로 해석된다.

대상곤충의 집단 크기에 따라 교미교란 효과의 변이는 산림 해충인 짙시나방에서 찾아볼 수 있다. 미국의 경우 교미교란제가 매년 약 6억 평의 산림지역에 처리되고 있다(Witzgall et al., 2010). 연간 수 세대 성충 피크를 보이는 짙시나방의 경우 비교적 낮은 밀도를 보이는 시기에 교미교란 효과가 높았다(Webb et al., 1990). 이를 구체적으로 살펴보면 3,000평 규모에 짙시나방이 15개 이하의 알 난괴를 낳는 밀도에서 50 g의 교미교란제 처리할 때가 효과적 교미교란 효과를 기대하는 해충 최대 밀도 한계라는 것이다.

대상 해충의 밀도가 낮더라도 한 지역에 밀집하여 분포하는 경우에는 교미교란 효과가 낮아진다. 포도애기잎말이나방류(*Lobesia botrana*)의 경우 과원에 고르게 분포하는 경우 밀도에 크게 관계없이 교미교란 효과가 높지만 이들이 밀집하여 분포하는 경우 낮은 밀도에서도 교미교란 효율은 크게 감소하였다(Schmitz et al., 1995). 이는 근거리애 암수가 만날 수 있다는

점에서 교미교란제의 효율이 떨어지기 때문이다.

6.2.4.2. 암컷 이동성

활동적인 암컷의 분산 행동은 처리 지역에서 빠져나가 무처리 지역에서 교미한 후 다시 처리 지역으로 들어올 수 있기에 교미교란 효율을 낮추게 된다. 특별히 유충의 식성이 다식성인 경우는 더욱 심각하여 무처리 지역에서 교미한 후 다시 이주하여 들어오는 암컷에 의해 교미교란제 처리 지역의 가장자리에서 피해가 주로 일어나게 된다(Hsu et al., 2009). 여기에 또 다른 교미교란 효과를 낮추는 암컷의 행동 양식으로 암컷 자체가 성페로몬을 인식하여 주변에 성페로몬이 있을 경우 종내 경쟁을 피하기 위해 가장자리로 이동하려는 습성을 지니고 있다(Sanders, 1987; Pearson and Meyer, 1996; DeLury et al., 2005). 따라서 이를 막기 위해서는 가장자리에 추가로 교미교란제를 처리하거나 또는 광범위한 영역으로 교미교란제를 처리하여야 한다(Calkins and Faust, 2003).

6.2.4.3. 성충 수명과 세대수

일반적으로 수명이 짧고 연중 1회 발생하는 해충이 비교적 교미교란제 처리에 따른 방제가 용이하다. 이는 교미교란제 지속 시간도 비교적 짧게 유지되어도 가능하기 때문이다. 그러나 성충 수명이 길고 자주 발생하는 경우 연중 여러 번 교미교란제 처리가 필요하다. 또한 다발생하는 경우 세대별로 교미교란 효과는 다양할 수 있다. 이러한 교미교란 효과의 다양성에는 처리에 따른 교미지연 효과가 방제 효율을 좌우할 때 더욱 두드러진다. 잎말이나방류(*Rhopobota naevana*)의 경우 교미교란제 처리에 따라 교미지연은 여름집단보다는 봄에 발생하는 집단에서 효과가 높다(Fitzpatrick, 2006). 반면에 코드린나방은 월동한 봄 집단보다는 여름 집단에서 이러한 지연교미효과에 따른 방제 효과가 높다(Jones and Wiman, 2012). 이는 여름기간에 높은 온도에 따른 빠른 성충발육으로 교미지연 시간의 영향이 더욱 커지는 것으로 해석된다. 그러나 곤충마다 상반된 결과는 좀 더 분석이 필요한 연구 분야이다.

6.2.4.4. 수컷의 페로몬 반응

곤충마다 성페로몬에 대한 수컷의 반응은 다르다. 어떤 곤충은 낮은 농도에 반응하고 일정 수준 이상에서는 유인행동이 멈추는 반면 또 다른 종의 수컷은 암컷이 분비하는 농도보다도 더 높은 농도에서도 유인 행동 반응을 보이고 있다. 그 이외 다

른 종은 특이적인 농도와 행동반응 패턴을 보이지 않는 경우도 있다(Evenden et al., 2010). 따라서 이러한 수컷의 성페로몬 농도에 따른 상이한 유인행동 반응은 교미교란 효율을 좌우하는 중요한 생물적 변수가 된다(Gut et al., 2004). 복숭아순나방의 경우는 암컷과 유사한 농도로 교미교란제가 발산되는 경우에는 경쟁적 교미교란기작이 발동되나, 더 높은 농도로 방출되는 경우에는 비경쟁적 교미교란이 작동하게 되어 비교적 높은 교미교란 효과를 얻을 수 있다(Reinke et al., 2014). 반면에 미리성페로몬에 노출되면 이에 대한 민감도가 높아지는 잎말이나방류(*Choristoneura rosaceana*)의 경우는 전처리가 중추신경계의 습관화를 막아주어 교미교란제에 대한 둔감화가 감소하기에 비경쟁적 교미교란 기작을 억제하여 교미교란 효과는 크게 감소한다(Stelinski et al., 2004b, 2005b).

6.2.5. 교미교란제와 종합해충방제

교미교란제 처리에 의해 대상 해충 방제 전략은 해충종합관리의 일환으로 이용되고 있다. 특정 해충을 대상으로 적용되는 여러 방제 기술처리의 한 방편으로 이용되어 저항성 관리라는 측면에서 교미교란제 처리가 이용되고 있다. 또한 특정 재배지에서 다양한 병해충 관리에 대해서 하나의 방제 도구로서 이용되고 있다. 따라서 종합해충방제에서 교미교란제 처리는 중요한 방제 구성 기술 요소 가운데 하나로 이용된다.

6.2.5.1. 교미교란제에 대한 저항성

장기간 지속해서 교미교란제를 처리할 경우 여러 다른 방제 기술에서 보듯 교미교란제에 대한 저항성 발달이 있을 것으로 추정되었다(Cardé and Minks, 1995). 실제로 밤나방과 해충안배추자벌레(*Trichoplusia ni*)를 대상으로 야외에서 4세대 동안 교미교란을 처리한 결과 기존의 성페로몬과 성분이 다른 변이체 암컷이 선발되었다(Evenden and Haynes, 2001). 이 암컷은 기존의 암컷 보다 수컷을 유인하여 교미하는 데 우수하였다. 또한 교미교란제를 처리한 지역의 암컷은 더 많은 양의 성페로몬을 발산하여 교미 성공률을 높인다는 보고가 있다(Shani and Clearwater, 2001).

야외 집단이 교미교란제의 연속적 처리에 의해 교미교란 효과의 저하가 나타난 예는 차잎말이나방(*Adoxophyes honmai*)에서도 보고되었다(Mochizuki et al., 2002). 이 종의 성페로몬 가운데 주성분인 Z11-14:Ac를 단독 성분으로 교미교란제로 만들어 14~16년 동안 처리한 결과 교미교란 효과가 현격하게 낮아졌다. 그러나 이 단독 성분의 교미교란제를 무처리 지역에 처리

한 결과 높은 교미교란 효과를 나타내 연속적으로 처리된 지역에서는 교미교란제에 대한 저항성이 발달하였다고 판단하였다. 이러한 판단을 뒷받침하여 주는 증거로서 이 단독 성분에 추가적으로 암컷이 분비하는 다른 성분을 추가한 결과 저항성 발달된 지역에서 교미교란 효과가 다시 높아졌다. 저항성 집단의 수컷은 성페로몬을 이루는 여러 성분에 높은 감지 능력을 지녀 교미교란제에 포함된 주성분 위주의 단독 성분보다는 여러 미량 성페로몬 성분들에 유인행동이 나타났다고(Tabata et al., 2007).

6.2.5.2. 교미교란제와 살충제

교미교란제를 살충제 처리와 병행하여 살충제 처리량을 줄여 화학 살충제의 위험 요인을 줄이려는 노력이 시도되었다. 복숭아순나방 집단에 이러한 방제가 월동 세대를 대상으로 살충제 처리와 이후 세대에는 교미교란제를 적용하여 높은 방제 효과를 거두면서 살충제의 사용량을 낮추는 효과를 주었다(Trimble et al., 2001; Atanassov et al., 2002). 목화다래나방 방제의 경우 개화기 때 화분매개 곤충을 보호하기 위해 교미교란제의 처리가 이뤄졌다(Critchley et al., 1991).

성페로몬과 살충제를 혼합하여 수컷을 유인하여 치사시키는 데 유살제가 이용되었다. 성페로몬은 암컷이 방출하는 농도와 조성과 유사하게 하고 여기에 피레스로이드 살충제를 첨가하여 유살제를 제조하였다. 이 결과 50% 방제 효과는 교미교란에 기인되었고 그리고 50%의 방제 효과는 직접 살충작용에 의해 나타났다(Charmillot et al., 1996; Suckling and Brockerhoff, 1999). 그러나 교미교란 효율이 높은 복숭아순나방의 경우는 직접 유인되어 살충제에 의해 치사되는 것을 관찰되지 않아 대부분의 방제 효과는 비경쟁적 교미교란으로 이뤄진 것으로 해석된다(Evenden and McLaughlin, 2004).

6.2.5.3. 교미교란제와 생물적 방제

교미교란제 처리를 사용하면 화학 살충제의 처리량이 줄어들기에 한편으로 생물적 방제 효율을 높일 수 있다. 실제로 코드린나방 방제에 교미교란제 처리한 경우와 일반적인 화학 방제에 의존한 지역과 비교한 결과 더 많은 곤충 종 다양성을 보여주었고, 포식성 천적류도 우세하였다(Miliczky et al., 2000; Epstein et al., 2001). 복숭아순나방 방제를 위해 처리된 교미교란제 포장에서도 이 곤충의 알을 미기로 방치한 경우 화학 농약 방제 처리 지역에 비해 많은 살란 효율을 나타냈다(Atanassov et al., 2003). 목화다래나방을 교미교란제로 방제하는 지역에서 이차해충으로 여겨지는 노린재 피해가 줄었는데 이는 화학

살충제 처리 지역에 비해 높은 포식성 거미류의 밀도 증가에 기인된 것으로 교미교란제 처리가 자연적 생물방제 효과를 높여 주는 증거가 된다(Boguslawski and Basedow, 2001).

교미교란제 처리에 따라 성페로몬을 인식하는 천적류에 대한 유인효과가 보고되었다. 교미교란제에서 나오는 성페로몬 성분이 알좀벌류(*Trichogramma* sp.)에게 카이로몬으로 작용하여 기생율을 높이는 생물적 방제 효과를 유발한다(Lewis et al., 1982; Boo and Yang, 2000). 한편 이러한 교미교란제 처리가 역으로 천적류의 밀도 감소를 초래하는 경우도 있다. 이러한 상황이 유럽소나무순나방류(*Rhyacionia buoliana*) 방제에 교미교란제를 처리한 경우 유충 기생봉인 *Glypta zozanae*의 밀도가 처리 전보다 감소하였는데(Niwa and Daterman, 1989) 이는 이 유충 기생봉이 성페로몬을 카이로몬으로 인식하였다기보다는 교미교란제 처리에 의해 피기생체의 밀도 감소에 따른 천적 밀도 감소로 해석된다.

6.2.5.4. 교미교란제와 식물정유

식물정유는 연한 체벽을 가진 해충에 살충력을 보이며 또한 알에 살란력을 나타낸다(Fernandez et al., 2005). 한편 저장형 방출기를 이용한 교미교란제 처리는 각 작물에 매달아야 하는 노동력을 요구하게 된다. 이를 해결하기 위해 마이크로캡슐 방출기가 개발되었지만 짧은 잔효기간으로 실효성이 낮아지고 있다. 여기에 강우에 의한 손실로 이러한 짧은 잔효기간의 단점이 더욱 문제되고 있다. 이 가운데 식물정유의 첨가는 마이크로캡슐 방출기의 전착 능력을 높여주는 장점이 있다(Wins-Purdy et al., 2007). 마이크로캡슐 방출기로 사과원에 식물정유와 함께 살포된 경우 전착 능력의 증가와 더불어 이 식물정유의 체벽 투과 능력으로 교미교란제에서 방출된 성페로몬이 곤충의 몸속으로 이행하는 데 도움을 주어 신경계 교란의 교미교란 기작을 더욱 높일 것으로 추정된다.

6.2.5.5. 교미교란제와 불임충방사기술

유전방제의 일종인 불임충방사기술(sterile insect release technique: SIT)은 야외 수컷과 불임화된 수컷의 교미경쟁에 의해 차세대 형성을 억제시킨다. 따라서 성공적 교미가 필수적이어서 교미교란제를 SIT와 병행이 근본적으로 불가능할 것으로 여겨졌다. 그러나 실제로 이 두 기술을 적용하여 본 결과 효과적 방제를 이룬 경우가 있다. 첫째로 미국 남서부의 목화재배지에 발생하는 목화다래나방의 방제에 이 두 가지 기술의 적용은 일부 지역에서는 거의 완전 방제에 이르게 하였다(Staten et al.,

1997). 둘째로 캐나다 서부지역 코드린나방 방제에도 이 두 기술의 혼용이 적용되어 효과적 방제를 이루었다(Judd and Gardiner, 2005).

6.3. 교미교란 방제기술 평가 기법

6.3.1. 실내 풍동분석법

풍동분석(wind tunnel assay)은 실내에서 수컷이 성페로몬에 유인되어 오는 행동을 관찰하는 기법이다. 따라서 여기에 교미교란제를 투입하는 경우 수컷의 행동 변화를 통해 교미교란 효과를 판별할 수 있다. 따라서 야외에 교미교란제를 투입하기 전에 이 교미교란제의 효능을 판별하고자 할 때 적용될 수 있는 분석 기법이다.

6.3.2. 미끼 암컷을 이용한 교미율 저하 분석법

직접적으로 교미교란이 이뤄지는지를 알아보기 위한 방법으로 줄에 고정시킨 미끼 암컷(줄에 매달거나 또는 클립으로 날개 고정)을 야외에 설치하고 이들의 교미 유무를 분석하는 기술이다(Evenden et al., 1999a,b). 미끼 암컷을 하루 동안 야외에 방치하고 다음 날 수거하여 체내 수컷정낭(spermatophore)의 개수를 파악하여 교미 유무와 횟수를 평가하게 된다. 이 기술을 교미교란제 평가에 적용하려면 분석 지역의 대상 해충 분포를 파악해야 한다. 만약 이 해충이 밀집한 곳에 미끼 암컷을 설치하면 비교적 많은 교미율을 얻게 될 것이고 적은 지역에 설치하면 교미 성공률이 낮아 교미교란 효과를 실제보다 높게 과대평가하게 될 것이다.

6.3.3. 모니터링 트랩을 이용한 수컷 유인 밀도 감소 분석법

크게 두 가지 방법으로 진행된다. 하나는 살아있는 암컷을 유인제로 이용하는 것이고 다른 하나는 합성 성페로몬을 유인제로 이용하는 것이다.

살아있는 암컷을 이용하는 경우 처녀 암컷을 소형 케이지에 넣고 모니터링 트랩에 설치한다(Baker et al., 1997). 트랩에는 끈끈이판이 놓여 있어 암컷에 유인된 수컷이 이 판에 부착되어 실제 교미교란제 처리 지역에서 암컷의 유인능력을 평가할 수 있다. 앞에서 기술한 미끼 암컷의 경우 한 번 교미 후에는 성페로몬 방출을 줄여서 더 이상 유인력을 갖지 못하는 경우가 발생하지만, 케이지 속에 놓인 암컷은 교미를 못하기에 지속해서 수

컷을 유인하는 매체로 평가에 이용될 수 있다.

합성 성페로몬을 이용하는 경우가 가장 널리 이용되는 교미교란제 평가 방법이다. 이 유인물질을 일반적인 모니터링 트랩에 놓고 교미교란제 처리 지역에서 유인되는 수컷의 밀도가 대조구에 비해 어느 정도 줄었는지를 평가하는 기법이다(Rice and Kirsh, 1990; Kim et al., 2018). 이때 합성페로몬의 방출량은 처녀 암컷의 성페로몬 방출량과 동일하게 유지하는 것이 이 평가 방법의 실효성을 주는 데 중요하다.

평가 결과를 해석하는 데 주의하여야 할 사항이 존재한다. 수컷 유인밀도 평가법이 항상 교미교란제의 실효성을 입증하여 주는 것은 아니다. 때에 따라 합성 성페로몬 트랩에 유인되는 수컷의 밀도가 대조구에 비해 95% 이상 감소한다 하더라도 작물의 피해가 여전히 대조구와 차이가 없는 경우가 발생할 수 있다. 이러한 경우가 비교적 교미교란제로 방제가 어려운 해충 중에 하나인 사과잎말이나방류(*Choristoneura rosaceana*)인데 아마도 이들이 야외에서 집중 분포하여 이들 사이의 교미실효 거리가 가까워 교미교란제의 효과가 떨어지는 것으로 해석된다. 따라서 수컷 유인밀도 감소 분석법이 현장성이 높은 기법이지만 궁극적으로는 기주 피해분석법이 특정 교미교란제를 방제에 투입해야 하는 것을 결정할 때 필수적으로 진행되어야 할 분석 방법이다.

6.3.4. 작물 피해 분석법

교미교란제를 이용한 해충 방제를 하려는 궁극적 목표가 대상 해충으로부터 작물피해를 막는 것이다. 따라서 작물 피해분석은 이 처리 기술의 실효성을 입증하는 데 가장 적합한 교미교란 방제 기술 평가 기법이 된다(Baker and Heath, 2005). 이 기법이 적용되면 분석 대상 지역이 외부 무처리 지역에서 유입되는 교미 암컷의 확률이 무시될 정도로 낮아야 한다. 대상 해충의 비행 능력에 따라 이 규모는 차이가 있겠지만 일반적으로 약 6,000평 정도를 기준으로 삼고 있다. 그러나 비행 능력이 높은 경우는 30,000평까지 넓어질 수 있다. 교미교란제가 처리되지 않는 대조구의 위치는 교미교란제의 분산 거리를 고려하여 최소한 수백 미터는 떨어져야 한다.

이러한 이상적 평가 재배지 조건은 실제 작물 재배지에서 적용하기 어렵다. 예를 들어, 옥수수 재배지의 경우는 비록 광범위하게 재배된다 하더라도 파종 시기가 다르고 재배지 위치에 따라 품종에 차이가 있을 수 있고, 더욱이 기온 차이가 발생하여 기상 차이가 발생한다. 옥수수의 경우 파종 시기가 2~3일 차이를 보이는 경우 기장은 30~60 cm의 차이를 나타낼 수 있다. 이를 가해하는 유럽 조명나방(*O. nubilalis*)의 경우 옥수수

기장에 따른 기주 선호도를 보이기에 교미교란제 효과에 대한 작물 피해분석에 또 다른 변수를 주게 된다. 따라서 작물 피해 분석에는 다양한 야외 현장 변수를 고려해야 한다.

작물 피해 분석법은 특정 교미교란제의 처리의 실용성을 평가하는 기법으로 이 평가 기법으로 교미교란제의 교미교란 기작을 판정할 수는 없다.

6.4. 교미교란 기술 제약 요인

6.4.1. 발생예찰 기술

교미교란을 통해 작물의 피해를 최대한으로 줄이려면 재배지에 첫 성충이 출현하기 전에 교미교란제의 처리가 이뤄져야 한다. 이는 기존의 화학 농약 처리가 해충 밀도를 모니터링하면서 발생밀도 크기에 따라 방제 여부를 결정하는 방식에 비해 선제적이다. 따라서 실제 대상 해충의 피해가 나타나지 않을 수도 있지만, 이를 감수하고도 교미교란제의 투입이 이뤄질 수 있다는 의미이다. 따라서 매년 발생하는 주기를 미리 알고 있는 해충에 대해서 교미교란제 처리가 바람직하다. 그러나 화학농약에 대해서 저항성을 보이는 집단에 대해서는 교미교란제 처리가 방제 기술의 대안으로 이용되어 발생 이후에도 처리되기도 한다.

6.4.2. 이차해충 출현 가능성

교미교란제 처리는 대상 해충에 특이적이기 때문에 이 해충의 밀도 감소는 기존의 이차해충의 출현이 가능할 수 있다(Rice and Kirsch, 1990). 일부 교미교란제는 여러 종을 대상으로 방제를 시도하기도 한다. Evenden et al. (1999b)은 하나의 제형에 두 잎말이나방류(*Choristoneura rosaceana*, *Pandemis limitata*)를 대상으로 교미교란제를 포함하여 효과적 방제를 나타냈다. 특별히 *C. rosaceana*의 경우는 교미교란 기작이 경쟁적이라기보다는 비경쟁적이기에 다량의 교미교란제 처리가 요구된다(Evenden et al., 2000). 따라서 여러 상이한 종을 대상으로 동시에 방제를 이루려면 마이크로캡슐과 같은 제형으로 교미교란제를 광범위한 지역에 다량으로 방출하여야 방제 효과를 이룰 수 있다. 다량의 교미교란제 처리는 이를 카이로몬으로 인식하는 천적에게 교란 효과를 줄 수 있다. 예를 들어 맵시벌의 일종인 *Glypta zozanae*의 밀도가 교미교란제 처리 지역에서 크게 감소하였다(Niwa and Daterman, 1989). 물론 이러한 유충 기생성이 성페로몬을 카이로몬으로 인식하지 않지만 관련된 복합 요인에 의해 영향을 받았을 것으로 추정한다. 한편 교미교란제 처리는 천적을 보호하여 유사한 서식지에 존재하는 다른 해

충을 생물적 방제 인자들에 의해 안정적으로 관리되도록 도와 줄 수 있다. 이러한 예가 배나무를 가해하는 가루이의 경우에 다양한 천적류에 의해 밀도가 조절되는 데 이 지역에 코드린나방의 교미교란제로 처리할 경우 화학 살충제를 처리한 지역에 비해 많은 천적류의 보존으로 가루이 밀도가 경제적 피해수준 이하로 안정적으로 유지된다고 보고하였다(Amarasekare and Shearer, 2017). 교미교란제 처리에 따른 이차해충의 출현에 대한 우려는 오히려 이를 통해 얻어지는 생태계 안정성으로 크게 고려되지 않을 수 있다.

6.4.3. 화학방제 대비 경제성

화학농약을 이용한 방제보다 교미교란제 처리 비용이 높다. 이는 성페로몬 합성비가 높아 교미교란제에 포함된 유효성분의 단가가 높기 때문이다. 합성 방식에 따라 차이를 보이겠지만 페로몬 합성비는 1 g 당 적어도 1,000원에서 20,000원 정도로 교미교란제 제형비에 비해 월등한 생산비를 차지하게 된다(Baker and Heath, 2005). 최근 페로몬 회사에서는 대량으로 합성하여 생산비를 낮추는 기술이 개발되고 있으며 여기에 효과적으로 페로몬을 방출하여 동일한 방제 효과를 이루면서 교미교란제 소모량을 줄이는 기술이 개발되어야 한다.

7. 향후 페로몬 응용 기술 개발 방향

현재 국내는 물론이고 전 세계적으로 페로몬이 이용되고 있다. 앞으로도 화학 살충제의 사용을 줄이기 위한 노력은 지속될 것이고 이에 따라 친환경적 방제 도구로서 페로몬의 이용은 더욱 증가할 것으로 예상된다. 이러한 흐름 속에 페로몬 기술의 연구 및 응용 방향은 4차산업을 접목한 무인 해충모니터링 기술과 생명공학 기술을 가미한 교미교란 기술에서 진보가 가능할 것으로 예상된다.

7.1. 4차산업 기반의 무인 해충모니터링 기술

현재 성페로몬 트랩을 이용한 해충 발생모니터링은 일정한 시간적 간격(일반적으로 일주일)을 두고 트랩이 설치된 사과원을 직접 방문하여 발생 밀도를 조사 및 관리하고 있다. 그러나 북송아순나방 집단변동에서 보듯 이들의 지역간 지속적 이동 능력 및 특정 소규모 집단 간 발생량의 차이를 고려할 때, 여러 지역에서 시간적으로 연속적 모니터링이 이들의 집단 변동을 정확히 파악할 수 있다(Jung and Kim, 2008; Kim et al., 2009). 지속적 모니터링에 따른 노동력을 줄이기 위해 바이오센서와 통

신기술의 정보기술과 성페로몬이라는 바이오기술을 접목하여 무인 모니터링시스템을 이용할 필요가 있다. 과거 사과해충을 대상으로 개발된 무인모니터링 페로몬트랩(특허: 10-0982563)은 복숭아순나방, 복숭아심식나방, 사과애모무늬잎말이나방 및 사과굴나방에 대해서 이러한 무인 모니터링이 가능하게 하였다. 이 기술을 통해 무인으로 특정 해충의 일별 해충군 밀도 변동 모니터링이 가능하였으며, 특히 하루 중 어느 특정 시간에 포획되는 지까지도 정보 파악이 가능하였다. 더불어 월동 후 세대의 정확한 출현 시기도 감지할 수 있어 연중 해충 발생 정보를 더욱 정확히 추정하게 하였다(Seo et al., 2011). 그러나 기존의 무인 모니터링시스템은 IR (infrared) 센서 기반의 단순 디지털 방식의 신호로 포획된 곤충의 정확한 동정까지는 불가능하였다. 무인 모니터링 트랩에 유인되어 들어오는 곤충의 포획 정보를 아날로그 정보로 받고 이를 종 특이적 패턴 인식 기술 개발은 기존의 무인 모니터링 기술의 맹점을 보완하는 데 이용될 수 있다. 또한 최근 급속도로 발전하는 통신기술은 해상도가 높은 이미지 전송 및 이미지 인식 기술이 가능하기에 비교적 특이성이 낮은 유인제(예를 들어, 과실과리류에 대한 메틸유제놀 또는 큐루어)에 포획된 곤충들의 개별 종 구분이 가능할 것으로 예상된다.

7.2. 생명공학 기술을 가미한 교미교란제 처리 기술

교미교란 효과는 경쟁적 및 비경쟁적 기작 모두 교미교란제 처리량에 비례하여 교미교란 효과가 증가하게 된다. 따라서 효과적 교미교란 효과를 이루려면 막대한 양의 교미교란제 처리가 불가피하다. 이는 해충방제 효과는 물론이고 경제성에서 실현성이 낮아지는 해충 방제 기술이 된다. 이를 극복하기 위해 화학합성 단가를 낮추려는 노력이 지속해서 진행되었다(Kim et al., 2006). 그러나 보다 획기적으로 성페로몬 합성 단가를 낮추려는 기술이 효모 기반 성페로몬 생합성에서 비롯되었다. 즉, 진핵생명체 유전자를 발현하여 기능 연구에 이용되어온 *Saccharomyces cerevisiae*라는 효모가 성페로몬 합성 관여 유전자의 기능 연구에 이용되어 왔다(Xia et al., 2019). 나아가 이 효모를 이용한 곤충 성페로몬 대량 생산이 성페로몬 합성 단가를 낮추고 광학이성체의 순도를 높이는 최적의 기술로 대두되었다. 이 기술의 핵심 사항은 기본적으로 지방산 유래 성페로몬에 대해서 지방산 생합성 관여 효소계를 갖는 효모에 성페로몬 성분에 존재하는 특정 위치의 이중결합을 형성하는 곤충 유래 불포화효소(desaturase) 유전자 및 지방산 말단에 위치하는 카르복실기를 알데하이드 또는 알코올기로 환원시켜주는 환원효소(reductase)를 삽입하여 주어 효모가 성페로몬 성분을 생합성하게 하는 기술이다(Petkevicius et al., 2020).

복숭아순나방에 대해서 이 생명공학 기술이 적용되었다. 복숭아순나방은 교미신호는 성페로몬에 의존하며, 하루 중 일정한 시각에 수컷은 성페로몬 신호에 유인된다(Kim et al., 2011). 복숭아순나방의 성페로몬은 Z8-dodecenyl acetate (Z8-12:Ac)와 E8-dodecenyl acetate (E8-12:Ac) 및 Z8-dodecenol (Z8-12:OH)를 가지며 95:5:1의 조성을 가진다(Han et al., 2001; Yang et al., 2002). 이들 성페로몬의 생합성 과정을 밝히기 위해 성페로몬 샘플의 전사체가 RNA-Seq 기술로 분석되었다(Jung and Kim, 2014). 성페로몬 샘플 전사체는 지방산 생합성에 관여하는 효소들의 전사체를 포함하고 있었으며, 이를 통해 복숭아순나방 성페로몬이 스테아릭산(stearic acid) 또는 팔미틱산(palmitic acid)과 같은 포화지방산 전구체에서 β -산화로 통해 사슬 길이를 줄이고 다시 이중결합 형성, 환원반응 및 아세틸화를 통해 생합성되는 것으로 추정하였다(Jung and Kim, 2014). 특히 포화지방산 전구체에서 10번 탄소에 이중결합을 주는 불포화효소(GmDES)의 활성이 궁극적으로 종 특이적 성페로몬 생합성에 결정적 역할을 담당한다는 것을 제시하였다(Jung and Kim, 2014). 이어진 연구에서 이 유전자를 RNA 간섭 기술로 암컷의 GmDES 발현을 억제하면 수컷을 유인하는 능력이 현격하게 떨어지는 결과를 얻어 이 유전자가 성페로몬 생합성에 관여하는 것을 실증적으로 증명하였다(Kim et al., 2017). 또한 성페로몬에 관여하는 환원효소로서 GmFAR가 동정되었으며 GmDES와 함께 *S. cerevisiae*에 형질전환한 결과 야생형 효모에 비해 상이한 지방산들이 검출되었다(Vatanparast and Kim, 2019). 이들 특이적 지방산은 불포화지방산 및 알데하이드 말단기를 가지고 있어서 이러한 생명공학 기술에 의해 곤충 성페로몬 생합성 가능성을 열어 두었다.

사 사

본 종설은 농촌진흥청 사과연구소 소장을 역임하셨던 이순원 박사님의 학문적 업적을 기리기 위해 집필되었습니다. 이 박사님의 복숭아순나방에 대한 곤충 생태 연구와 이를 기반으로 진행된 교미교란 연구 업적은 국내에서 그간 실험실 수준에 머물던 성페로몬 연구를 현장으로 가져오게 하였습니다.

저자 직책 & 역할

김용균 : 안동대, 교수; 논문작성

저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였습니다.

Literature Cited

- Albre, J., Liénard, M.A., Sirey, T.M., Schmidt, S., Tooman, L.K., Carraher, C., Greenwood, D.R., Löfstedt, C., Newcomb, R.D., 2012. Sex pheromone evolution is associated with differential regulation of the same desaturase gene in two genera of leafroller moths. *PLoS Genet.* 8, e1002489.
- Allwood, A.J., Chinajariyawong, A., Drew, R.A.I., Hamacek, E.L., Hancock, D.L., Hengsawad, C., Jipanin, J.C., Jirasurat, M., Kong Krong, C., Kritsaeneepaiboon, S., Leong, C.T.S., Vijayasegaran, S., 1999. Host plant records for fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Southeast Asia. *Raffles Bull. Zool. Suppl.* 7, 1-92.
- Amarasekare, K.G., Shearer, P.W., 2017. Stability of *Cacopsylla pyricola* (Hemiptera: Psyllidae) populations in pacific northwest pear orchards managed with long-term mating disruption for *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae). *Insects* 8, 105.
- Anfora, G., Baldessari, M., De Cristofaro, A., Germinara, G.S., Ioriatti, C., Reggiori, F., Vitagliano, S., Angeli, G., 2008. Control of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) by biodegradable ecodian sex pheromone dispensers. *J. Econ. Entomol.* 101, 444-450.
- Atanassov, A., Shearer, P.W., Hamilton, G., Polk, D., 2002. Development and implementation of a reduced risk peach arthropod management program in New Jersey. *J. Econ. Entomol.* 95, 803-812.
- Atanassov, A., Shearer, P.W., Hamilton, G., 2003. Peach pest management programs impact beneficial fauna abundance and *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) egg parasitism and predation. *Environ. Entomol.* 32, 780-788.
- Atterholt, C.A., Delwiche, M.J., Rice, R.E., Krochta, J.M., 1998. Study of biopolymers and paraffin as potential controlled-release carriers for insect pheromones. *J. Agric. Food Chem.* 46, 4429-4434.
- Babson, A.L., 1963. Eradicating the gypsy moth. *Science* 142, 447-448.
- Bae, S., Shin, M., Kim, Y., 2006. Impaired antennae of field-captured males of Oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, in apple orchard and its ultrastructural analysis. *J. Basic and Life Res. Sci.* 6, 24-27.
- Baker, T.C., Heath, J.J., 2005. Pheromones: function and use in insect control, in: Gilbert, L., Iatrou, K., Gill, S.S. (Eds.), *Comprehensive molecular insect science*. Vol 6, Elsevier, NY, pp. 407-459.
- Baker, T.C., Staten, R.T., Flint, H.M., 1990. Use of pink bollworm pheromone in the southwestern United States, in: Ridgway, R.L., Silverstein, R.M., Inscoc, M.N. (Eds.), *Behavior-modifying chemicals for insect management*. Dekker, NY, pp. 417-436.
- Baker, T.C., Dittl, T., Mafra-Neto, A., 1997. Disruption of sex pheromone communication in the blackheaded fireworm in Wisconsin cranberry marshes by using fireworm MSTRS™ devices. *J. Agric. Entomol.* 14, 449-457.
- Barclay, H.J., Judd, G.J.R., 1995. Models for mating disruption by means of pheromone for insect pest control. *Res. Popul. Ecol.* 37, 239-247.
- Bartell, R.J., 1982. Mechanisms of communication disruption by pheromone in the control of Lepidoptera: a review. *Physiol. Entomol.* 7, 353-364.
- Bateman, M.A., Insungza, V., Arreta, P., 1973. The eradication of Queensland fruit fly from Easter Island. *FAO Plant Prot. Bull.* 21, 114.
- Baxter, I.H., Howard, C.G., Armsworth, L.E.E., Barton C.J., 2008. The potential of two electrostatic powders as the basis for an autodissemination control method of *Plodia interpunctella* (Hübner). *J. Stored Products Res.* 44, 152-161.
- Bengtsson, M., Karg, G., Kirsch, P.A., Löfqvist, J., Sauer, A., Witzgall, P., 1994. Mating disruption of pea moth *Cydia nigricana* F. (Lepidoptera: Tortricidae) by a repellent blend of sex pheromone and attraction inhibitors. *J. Chem. Ecol.* 20, 871-887.
- Bigsby, K.M., Tobin, P.C., Sills, E.O., 2011. Anthropogenic drivers of gypsy moth spread. *Biol. Invasions* 13, 2077.
- Birch, M.C., 1977. Response of both sexes of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) to virgin females and to synthetic pheromone. *Ecol. Entomol.* 2, 99-104.
- Boguslawski, C.V., Basedow, T., 2001. Studies in cotton fields in Egypt on the effects of pheromone mating disruption on *Pectinophora gossypiella* (Saund.) (Lep., Gelechiidae), on the occurrence of other arthropods, and on yields. *J. Appl. Entomol.* 125, 327-331.
- Boo, K.S., Yang, J.P., 2000. Kairomones used by *Trichogramma chilonis* to find *Helicoverpa assulta* eggs. *J. Chem. Ecol.* 26, 359-375.
- Butenandt, A., Beckermann, R., Stam, D., Hecker, E. 1959. Über den sexuallockstoff des seidenspinneers *Bombyx mori*: reindarstellung und konstitution. *Z. Naturforsch.* 14, 283-284.
- Byers, J.A., 2007. Simulation of mating disruption and mass trapping with competitive attraction and camouflage. *Environ. Entomol.* 36, 1328-1338.
- Calkins, C.O., Faust, R.J., 2003. Overview of areawide programs and the program for suppression of codling moth in the western USA directed by the United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service. *Pest Manag. Sci.* 59, 601-604.
- Cardé, R.T., 1990. Principles of mating disruption, in: Ridgway, R.L., Silverstein, R.M., Inscoc, M.N. (Eds.), *Behavior-modifying chemicals for insect management: applications of pheromones and other attractants*. Marcel Dekker, NY, pp. 47-71.
- Cardé, R.T., 2007. Using pheromones to disrupt mating of moth pests, in: Kogan, M. (Ed.), *Perspectives in ecological theory and integrated pest management*. Cambridge University Press, New York, NY, pp. 122-169.
- Cardé, R.T., Minks, A.K., 1995. Control of moth pests by mating disruption: successes and constraints. *Annu. Rev. Entomol.* 40, 559-585.

- Cardé, A.M., Baker, T.C., Cardé, R.T., 1979. Identification of a four-component sex pheromone of the female oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Chem. Ecol.* 5, 423-427.
- Cardé, R.T., Staten, R.T., Mafra-Neto, A., 1998. Behaviour of pink bollworm males near high-dose, point sources of pheromone in field wind tunnels: insights into mechanism of mating disruption. *Entomol. Exp. Appl.* 89, 35-46.
- CDFCA (California Department of Food and Agriculture). 2010. Insect trapping guide, 12th ed. CDFCA, Sacramento, CA.
- Charmillot, P.J., 1990. Mating disruption technique to control codling moth in western Switzerland, in: Ridgway, R.L., Silverstein, R.M., Inscoc, M.N. (Eds.), *Behavior-modifying chemicals for insect management*. Dekker, NY, pp. 165-182.
- Charmillot, P.J., Hofer, D., 1997. Control of codling moth, *Cydia pomonella* L., by an attract and kill formulation. *Int. Org. Biol. Integr. Control Noxious Anim. Plants West Palearctic Reg. Sect. Bull.* 20, 139-140.
- Charmillot, P.J., Pasquier, D., Scalco, A., Hofer, D., 1996. Essais de lutte contre le carpocapse *Cydia pomonella* L. par un procédé attracticide. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 69, 431-439.
- Choi, M.Y., Fuerst, E.J., Rafaeli, A., Jurenka, R., 2003. Identification of a G protein-coupled receptor for pheromone biosynthesis activating neuropeptide from pheromone glands of the moth *Heliothis zea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 9721-9726.
- Clearwater, J.R., Foster, S.P., Muggleston, S.J., Dugdale, J.S., Priesner, E., 1991. Intraspecific variation and interspecific differences in sex pheromones of sibling species in *Ctenopseustis obliquana* complex. *J. Chem. Ecol.* 17, 413-429.
- Cork, A., De Souza, K., Hall, D.R., Jones, O.T., Casagrande, E., Krishnaiah, K., Syed, Z., 2008. Development of PVC-resin-controlled release formulation for pheromones and use in mating disruption of yellow rice stem borer, *Scirpophaga incertulas*. *Crop Prot.* 27, 248-255.
- Critchley, B.R., Chamberlain, D.J., Campio, D.G., Attique, M.R., Ali, M., Ghaffar, A., 1991. Integrated use of pink bollworm pheromone formulations and selected conventional insecticides for the control of the cotton pest complex in Pakistan. *Bull. Entomol. Res.* 81, 371-378.
- Cunningham, R.T., 1989. Population detection, in: Robinson, A.S., Hooper, G. (Eds.), *Fruit flies: their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam, pp. 221-230.
- De Lame, F.M., Gut, L.J., 2006. Effect of monitoring trap and mating disruption dispenser application heights on captures of male *Grapholita molesta* (Busck; Lepidoptera: Tortricidae) in pheromone and virgin female-baited traps. *Environ. Entomol.* 35, 1058-1068.
- Deland, J.P., Judd, G.J.R., Roitberg, B.D., 1994. Disruption of pheromone communication in three sympatric leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) pests of apple in British Columbia. *Environ. Entomol.* 23, 1084-1090.
- DeLury, N.C., Judd, G.J.R., Gardiner, M.G.T., 2005. Antennal detection of sex limitata pheromone by female *Pandemis limitata* (Robinson) (Lepidoptera: Tortricidae) and its impact on their calling behaviour. *J. Entomol. Soc. B. C.* 102, 3-11.
- den Otter, C.J., Schuil, van Oosten, S., 1978. Reception of host-plant odours and sex pheromone in *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae): electrophysiology and morphology. *Entomol. Exp. Appl.* 24, 570-578.
- Dickens, J.C., 1979. Electrophysiological investigations of olfaction in bark beetles. *Bull. Soc. Entomol. Suisse* 52, 203-216.
- Doane, C.C., Brooks, W., 1981. Research and development of pheromones for insect control with emphasis on the pink bollworm, in: Mitchell, E.R. (Ed.), *Management of insect pests with semiochemicals*. Plenum, New York, NY, pp. 295-303.
- Drew, R.A.I., Hancock, D.L., 2000. Phylogeny of the Tribe Dacini (Dacinae) based on morphological, distributional, and biological data, in: Aluja, M., Norrbom A.L. (Eds.), *Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior*. CRC, Boca Raton, FL, pp. 491-504.
- Elkins, R.B., Klonsky, K.M., DeMoura, R.L., 2005. Cost of production for transitioning from conventional codling moth control to aerosol-released mating disruption ("puffers") in pears. *Acta Hort.* 671, 559-563.
- Elkinton, R.B., Cardé, R.T., 1981. The use of pheromone traps to monitor distribution and population trends of the gypsy moth, in: Mitchell, E.R. (Ed.), *Management of insect pests with semiochemicals*, Plenum, NY, pp. 41-55.
- Epstein, D.L., Zack, R.S., Brunner, J.F., Gut, L., Brown, J.J., 2001. Ground beetle activity in apple orchards under reduced pesticide management regimes. *Biol. Control* 21, 97-104.
- Epstein, D.L., Stelinski, L.L., Reed, T., Miller, J.R., Gut, L.J., 2006. Higher densities of distributed pheromone sources provide disruption of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) superior to that of lower densities of clumped sources. *J. Econ. Entomol.* 99, 1327-1333.
- Epstein, D.L., Stelinski, L.L., Miller, J.R., Grieshop, M.J., Gut, L.J., 2011. Effects of reservoir dispenser height on efficacy of mating disruption of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in apple. *Pest. Manag. Sci.* 67, 975-979.
- Evenden, M.L., Haynes, K.F., 2001. Potential for the evolution of resistance to pheromone-based mating disruption tested using two pheromone strains of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Entomol. Exp. Appl.* 100, 131-134.
- Evenden, M.L., McLaughlin, J.R., 2004. Factors influencing the effectiveness of an attracticide formulation against the Oriental fruit moth, *Grapholita molesta*. *Entomol. Exp. Appl.* 112, 89-97.
- Evenden, M.L., Judd, G.J.R., Borden, J.H., 1999a. Pheromone-mediated mating disruption of *Choristoneura rosaceana*: is the most attractive blend really the most effective? *Entomol. Exp. Appl.* 90,

- 37-47.
- Evenden, M.L., Judd, G.J.R., Borden, J.H., 1999b. Simultaneous disruption of pheromone communication in *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis limitata* (Robinson) (Lepidoptera: Tortricidae). *Chemoecology* 9, 73-80.
- Evenden, M.L., Judd, G.J.R., Borden, J.H., 1999c. Simultaneous Disruption of Pheromone Communication in *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis limitata* with Pheromone and Antagonist Blends. *J. Ecol.* 25, 501-517.
- Evenden, M.L., Judd, G.J.R., Borden, J.H., 2000. Investigations of mechanisms of pheromone communication disruption of *Choristoneura rosaceana* (Harris) in a wind tunnel. *J. Insect Behav.* 13, 499-510.
- Evenden, M.L., Mori, B.A., Gries, R., Otani, J., 2010. Sex pheromone of the red clover casebearer moth, *Coleophora deauratella*, an invasive pest of clover in Canada. *Entomol. Exp. Appl.* 137, 255-261.
- Fadamiro, H.Y., Coss, A.A., Dittl, T., Baker, T.C., 1998. Suppression of mating by blackheaded fireworm (Lepidoptera: Tortricidae) in Wisconsin cranberry marshes by using MSTRS devices. *J. Agric. Entomol.* 15, 377-386.
- Farkas, S.R., Shorey, H.H., Gaston, L.K., 1974. Sex pheromones of Lepidoptera. The use of widely separated evaporators of Looptore for the disruption of pheromone communication in *Trichoplusia ni*. *Environ. Entomol.* 3, 876-877.
- FDACS (Florida Department of Agriculture and Consumers Services). 2004. Florida fruit fly detection manual. Division of Plant Industry, FDACS, Gainesville, FL.
- Fernandez, D.E., Beers, E.H., Brunner, J.F., Doerr, M.D., Dunley, J.E., 2005. Effects of seasonal mineral oil applications on the pest and natural enemy complexes of apple. *J. Econ. Entomol.* 98, 1630-1640.
- Fitzpatrick, S.M., 2006. Delayed mating reduces fecundity of blackheaded fireworm, *Rhopobota naevana*, on cranberry. *Entomol. Exp. Appl.* 120, 245-250.
- Flint, H.M., Merkle, J.R., 1983. Pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae): communication disruption by pheromone composition imbalance. *J. Econ. Entomol.* 76, 40-46.
- Flint, H.M., Merkle, J.R., 1984. The pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae): alteration of male response to gossypure by release of its component Z,Z- Isomer. *J. Econ. Entomol.* 77, 1099-1104.
- Foster, S.P., Roelofs, W.L., 1987. Sex pheromone differences in populations of the brownheaded leafroller, *Ctenopseustis obliquana*. *J. Chem. Ecol.* 13, 623-629.
- Friedrich, H., 1976. Phenylpropanoid constituents of essential oils. *Lloydia* 39, 1-7.
- Galizia, C.G., Nägler, K., Hölldobler, B., Menzel, R., 1998. Odour coding is bilaterally symmetrical in the antennal lobes of honeybees (*Apis mellifera*). *Eur. J. Neurosci.* 10, 2964-2974.
- Galizia, C.G., Sachse, S., Mustaparta, H., 2000. Calcium responses to pheromones and plant odours in the antennal lobe of the male and female moth *Heliothis virescens*. *J. Comp. Physiol. A* 186, 1049-1063.
- Gaston, L.K., Shorey, H.H., Saario, C.A., 1967. Insect population control by the use of sex pheromones to inhibit orientation between the sexes. *Nature* 213, 1155.
- Girling, R.D., Higbee, B.S., Carde, R.T., 2013. The plume also rises: trajectories of pheromone plumes issuing from point sources in an orchard canopy at night. *J. Chem. Ecol.* 39, 1150-1160.
- Gökçe, A., Stelinski, L.L., Gut, L.J., Whalonet, M.E., 2007. Comparative behavioral and EAG responses of female obliquebanded and redbanded leafroller moths (Lepidoptera: Tortricidae) to their sex pheromone components. *Eur. J. Entomol.* 104, 187-194.
- Gray, T.G., Hulime, M.A., 1995. Mating disruption of Douglas-fir tussock moth one and two years after the application of pheromone. *J. Entomol. Soc. Br. Columbia* 92, 101-105.
- Grosse-Wilde, E., Gohl, T., Bouché, E., Breer, H., Krieger, J., 2007. Candidate pheromone receptors provide the basis for the response of distinct antennal neurons to pheromonal compounds. *Eur. J. Neurosci.* 25, 2364-2373.
- Gut, L.J., Stelinski, L.L., Thompson, D.R., Miller, J.R., 2004. Behaviour-modifying chemicals: prospects and constraints in IPM, in: Koul, O., Dhaliwal, G., Cuperus, G. (Eds.), *Integrated pest management: potential, constraints, and challenges*. CABI, NY, pp. 73-120.
- Györgyi, T.K., Roby-Shemkovitz, A.J., Lerner, M.R., 1988. Characterization and cDNA cloning of the pheromone-binding protein from the tobacco hornworm, *Manduca sexta*: a tissue-specific developmentally regulated protein. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 85, 9851-9855.
- Hagström, Å.K., Albre, J., Tooman, L.K., Thirumawithana, A.H., Corcoran, J., Löfstedt, C., Newcomb, R.D., 2014. A novel fatty acyl desaturase from the pheromone glands of *Ctenopseustis obliquana* and *C. herana* with specific Z5-desaturase activity on myristic acid. *J. Chem. Ecol.* 40, 63-70.
- Han, K.S., Jung, J.K., Choi, K.H., Lee, S.W., Boo, K.S., 2001. Sex pheromone composition and male trapping of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) in Korea. *J. Asia Pac. Entomol.* 4, 31-35.
- Harari, A.R., Zahavi, T., Steinitz, H., 2015. Female detection of the synthetic sex pheromone contributes to the efficacy of mating disruption of the European grapevine moth, *Lobesia botrana*. *Pest Manag. Sci.* 71, 316-322.
- Haynes, K.F., Li, W.G., Baker, T.C., 1986. Control of pink bollworm moth (Lepidoptera: Gelechiidae) with insecticides and pheromones (attracticide): lethal and sublethal effects. *J. Econ. Entomol.* 79, 1466-1471.
- Hee, A.K.W., Tan, K.H., 1998. Attraction of female and male *Bactrocera papayae* to conspecific males fed with methyl eugenol and attraction of females to male sex pheromone components. *J.*

- Chem. Ecol. 24, 753-764.
- Hee, A.K.W., Tan, K.H., 2004. Male sex pheromonal components derived from methyl eugenol in the hemolymph of the fruit fly *Bactrocera papayae*. J. Chem. Ecol. 30, 2127-2138.
- Heuskin, S.E., Verheggen, F.J., Haubruge, E., Wathelet, J.P., 2011. The use of semiochemical slow-release devices in integrated pest management strategies. Biotechnol. Agro. Soc. Environ. 15, 459-470.
- Hildebrand, J.G., Sheppard, G.M., 1997. Mechanisms of olfactory discrimination: converging evidence for common principles across phyla. Annu. Rev. Neurosci. 20, 595-631.
- Howlett, F.M., 1912. The effect of citronella oil in two species of *Dacus*. Trans. Entomol. Soc. Lond. 60, 412-418.
- Howlett, F.M., 1915. Chemical reactions of fruit flies. Bull. Entomol. Res. 6, 297-305.
- Hsu, C.L., Agnello, A.M., Reissig, W.H., 2009. Edge effects in the directionally biased distribution of *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) in apple orchards. Environ. Entomol. 38, 433-441.
- IAEA (International Atomic Energy Agency). 2003. Trapping guidelines for area-wide fruit fly programmes. IAEA, Vienna.
- Il'ichev, A.L., Williams, D.G., Gut, L.J., 2007. Dual pheromone dispenser for combined control of codling moth *Cydia pomonella* L. and oriental fruit moth *Grapholita molesta* (Busck) (Lep., Tortricidae) in pears. J. Appl. Entomol. 131, 368-378.
- Isaacs, R., Ulczynski, M., Wright, B., Gutet, L.J., Miller, J.R., 1999. Performance of the microsprayer, with application for pheromone-mediated control of insect pests. J. Econ. Entomol. 92, 1157-1164.
- Jones, V.P., Unruh, T.R., Horton, D.R., Mills, N.J., Brunner, J.F., Beers, E.H., Shearer, P.W., 2009. Tree fruit IPM programs in the western United States: the challenge of enhancing biological control through intensive management. Pest Manag. Sci. 65, 1305-1310.
- Jones, V.P., Wiman, N.G., 2012. Modeling the interaction of physiological time, seasonal weather patterns, and delayed mating on population dynamics of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). Popul. Ecol. 54, 421-429.
- Judd, G.J.R., Gardiner, M.G.T., 2004. Simultaneous disruption of pheromone communication and mating in *Cydia pomonella*, *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis limitata* (Lepidoptera: Tortricidae) using Isomate-CM/LR in apple orchards. J. Entomol. Soc. Br. Colombia. 101, 3-13.
- Judd, G.J.R., Gardiner, M.G.T., 2005. Towards eradication of codling moth in British Columbia by complimentary actions of mating disruption, tree banding and sterile insect technique: five-year study in organic orchards. Crop Prot. 24, 718-733.
- Judd, G.J.R., DeLury, N.C., Gardiner, M.G.T., 2005a. Examining disruption of pheromone communication in *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis limitata* using microcapsulated (Z)-11-tetradecenyl acetate applied in a laboratory flight tunnel. Entomol. Exp. Appl. 114, 35-45.
- Judd, G.J.R., Gardiner, M.G.T. DeLury, N.C., Karg, G., 2005b. Reduced antennal sensitivity, behavioural response, and attraction of male codling moths, *Cydia pomonella*, to their pheromone (E,E)-8,10-dodecadien-1-ol following various pre-exposure regimes. Entomol. Exp. Appl. 114, 65-78.
- Jung, S., Kim, Y., 2008. Comparative analysis to damage reduction of host plant by applying a mating disruptor of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, in two different cultivation environments of apple orchard. Korean J. Appl. Entomol. 47, 51-57.
- Jung, C., Kim, Y., 2014. Comparative transcriptome analysis of sex pheromone glands of two sympatric lepidopteran congener species. Genomics 103, 308-315.
- Kaissling, K.E., 1998. Flux detectors versus concentration detectors: two types of chemoreceptors. Chem. Senses 23, 99-111.
- Kaissling, K.E., 2001. Olfactory perireceptor and receptor events in moths: a kinetic model. Chem. Senses 26, 125-150.
- Karg, G., Sauer, A.E., 1997. Seasonal variation of pheromone concentration in mating disruption trials against European grape vine moth *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) measured by EAG. J. Chem. Ecol. 23, 487-501.
- Karg, G., Suckling, D.M., 1997. Polyethylene dispensers generate large-scale temporal fluctuations in pheromone concentration. Environ. Entomol. 26, 896-905.
- Karg, G., Suckling, D.M., Bradley, S.J., 1994. Absorption and release of pheromone of *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) by apple leaves. J. Chem. Ecol. 20, 1825-1841.
- Kehat, M., Anshelevich, L., Gordon, D., Harel, M., Zilberg, L., Dunkelblum, E., 1999. Effect of density of pheromone sources, pheromone dosage and population pressure on mating of pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae). Bull. Entomol. Res. 89, 339-345.
- Khoo, C.C.H., Yuen, K.H., Tan, K.H., 2000. Attraction of female *Bactrocera papayae* to sex pheromone components with two different release devices. J. Chem. Ecol. 26, 2487-2496.
- Kim, Y., Kim, D., 2016. Integrated pest management against *Bactrocera* fruit flies. Korean J. Appl. Entomol. 55, 359-376.
- Kim, Y., Kwon, G., 2018. Development of female annihilation technique against pumpkin fruit flies using protein-based terpinyl acetate. Korean J. Appl. Entomol. 57, 69-75.
- Kim, J.Y., Leal, W.S., 2000. Ultrastructure of pheromone-detecting sensillum placodeum of the Japanese beetle, *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae). Arthropod Struct. Dev. 29, 121-128.
- Kim, Y., Bae, S., Bae, S., Yoon, H., 2006. Chemical synthesis and orientation disruption bioassay of sex pheromone of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Busck). Korean J. Appl. Entomol. 43, 309-316.
- Kim, Y., Bae, S., Son, Y., Park, J., 2009. Analysis of migration of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, in apple-cultivating

- areas based on population monitoring using sex pheromone and RAPD molecular marker. *Korean J. Appl. Entomol.* 48, 211-219.
- Kim, Y., Jung, S., Kim, Y., Lee, Y., 2011. Real-time monitoring of oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, populations using a remote sensing pheromone trap in apple orchards. *J. Asia Pac. Entomol.* 14, 259-262.
- Kim, K., Jung, C., Yang, C., Kwon, G., Kim, Y., 2017. Mating disruption of *Grapholita molesta* by RNA interference of a fatty acid desaturase expressed in adult abdomen. *Korean J. Appl. Entomol.* 56, 61-67.
- Kim, K., Park, C., Kim, Y., 2018. Simultaneous mating disruption of two *Grapholita* species in apple orchards. *J. Asia Pac. Entomol.* 21, 1144-1152.
- Kim, Y., Kim, D., Park, K., Han, H., 2019. Manual (III) for security system against high risk fruit flies. HongReung Science, Seoul.
- Knight, A.L., 1997. Delay of mating of codling moth in pheromone disrupted orchards. *Intl. Soc. Biol. Contr. WPRS Bull.* 20, 203-206.
- Knight, A.L., Larsen, T.E., Ketner, K.C., 2004. Rainfastness of a microencapsulated sex pheromone formulation for codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Econ. Entomol.* 97, 1987-1992.
- Knight, A.L., Hilton, R., Light, D.M., 2005. Monitoring codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in apple with blends of ethyl (E,Z)-2,4-decadienoate and codlemone. *Environ. Entomol.* 34, 598-603.
- Knight, A.L., Stelinski, L.L., Hebert, V., Gut, L.J., Light, D.M., Brunner, J.F., 2012. Evaluation of novel semiochemical dispensers simultaneously releasing pear ester and sex pheromone for mating disruption of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Appl. Entomol.* 136, 79-86.
- Koyama, J., Tadashi, T., Kenji, T., 1984. Eradication of the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) from Okinawa Islands by male annihilation method. *J. Econ. Entomol.* 77, 468-472.
- Kuhns, E.H., Pelz-Stelinski, K., Stelinski, L.L., 2012. Reduced mating success of female tortricid moths following intense pheromone auto-exposure varies with sophistication of mating system. *J. Chem. Ecol.* 38, 168-175.
- Kwon, J.J., 2014. Development of a pheromone-based attract and kill formulation with visual cues to target the diurnally active apple clearwing moth, *Synanthedon myopaeformis* (Borkhausen), (Lepidoptera: Sesiidae). MS Thesis, University of Alberta, Canada.
- Landolt, P.J., Curtis, C.E., Coffelt, J.A., Vick, K.W., Doolittle, R.E., 1982. Field trials of potential navel orangeworm mating disruptants. *J. Econ. Entomol.* 75, 547-550.
- Lapointe, S.L., Stelinski, L.L., Evens, T.J., Niedz, R.P., Hall, D.G., Mafra-Neto, A., 2009. Sensory imbalance as mechanism of orientation disruption in the leafminer *Phyllocnistis citrella*: elucidation by multivariate geometric designs and response surface models. *J. Chem. Ecol.* 35, 896-903.
- Lapointe, S.L., Stelinski, L.L., Keathley, C.P., Mafra-Neto, A., 2014. Intentional coverage gaps reduce cost of mating disruption for *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) in citrus. *J. Econ. Entomol.* 107, 718-726.
- Lassance, J.M., Löfstedt, C., 2009. Concerted evolution of male and female display traits in the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *BMC Biol.* 7, 10.
- Leblanc, L., Vargas, R.I., Mackey, B., Putoa, R., Piñero, J.C., 2011. Evaluation of cue-lure and methyl eugenol solid lure and insecticide dispensers for fruit fly (Diptera: Tephritidae) monitoring and control in Tahiti. *Fl. Entomol.* 94, 510-516.
- Lewis, W.J., Nordlund, D.A., Gueldner, R.C., Teal, P.E.A., Tumlinson, J.H., 1982. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. *J. Chem. Ecol.* 8, 1323-1331.
- Lie, R., Bakke, A., 1981. Practical Results from the Mass Trapping of IPS *Typographus* in Scandinavia, in: Mitchell, E.R. (Ed.), Management of insect pests with semiochemicals, Plenum, NY, pp. 175-181.
- Liénard, M.A., Strandh, M., Hedenström, E., Johansson, T., Löfstedt, C., 2008. Key biosynthetic gene subfamily recruited for pheromone production prior to the extensive radiation of Lepidoptera. *BMC Evol. Biol.* 8, 270.
- Light, D.M., Flath, R.A., Buttery, R.G., Rice, R.E., Dickens, J.C., Jang, E.B., 1993. Host-plant green-leaf volatiles synergize the synthetic sex pheromones of the corn earworm and codling moth (Lepidoptera). *Chemoecol.* 4, 145-152.
- Liu, W., Ma, P.W.K., Marsella-Herrick, P., Rosenfield, C.-L., Knipple, D.C., Roelofs, W., 1999. Cloning and functional expression of a cDNA encoding a metabolic acyl-CoA Δ^9 -desaturase of the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 29, 435-443.
- Mafra-Neto, A., Baker, T.C., 1996. Elevation of pheromone response threshold in almond moth males pre-exposed to pheromone spray. *Physiol. Entomol.* 21, 217-222.
- Manoukis, N.C., Siderhurst, M., Jang, E.B., 2015. Field estimates of attraction of *Ceratitidis capitata* to trimedlure and *Bacterocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) to methyl eugenol in varying environments. *Environ. Entomol.* 44, 695-703.
- McCormick, A.L.C., Karlsson, M., Ochoa, C.F.B., Proffit, M., Bengtsson, M., Zuluaga, M.V., Fukumoto, T., Oehlschlager, C., Prado, A.M.C., Witzgall, P., 2012. Mating disruption of Guatemalan potato moth *Tecia solanivora* by attractive and non-attractive pheromone blends. *J. Chem. Ecol.* 38, 63-70.
- McDonough, L.M., Aller, W.C., Knight, A.L., 1992. Performance characteristics of a commercial controlled-release dispenser of sex pheromone for control of codling moth (*Cydia pomonella*) by mating disruption. *J. Chem. Ecol.* 18, 2177-2189.
- Metcalf, R.L., 1979. Plants, chemicals and insects. Some aspects of coevolution. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 25, 30-35.
- Metcalf, R.L., Metcalf, E.R., 1992. Fruit flies of the family Tephritidae, in: Metcalf, R.L., Metcalf, E.R. (Eds.), Plant kairomones in insect ecology and control. Routledge, Chapman & Hall Inc.,

- New York, NY, pp. 139-152.
- Miliczky, E.R., Calkins, C.O., Horton, D.R., 2000. Spider abundance and diversity in apple orchards under three insect pest management programmes in Washington State, USA. *Agric. Forest Entomol.* 2, 203-215.
- Miller, J.R., Gut, L.J., 2015. Mating disruption for the 21st century: matching technology with mechanism. *Environ. Entomol.* 44, 427-453.
- Miller, J.R., Gut, L.J., de Lame, F.M., Stelinski, L.L., 2006a. Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (Part 1): theory. *J. Chem. Ecol.* 32, 2089-2114.
- Miller, J.R., Gut, L.J., de Lame, F.M., Stelinski, L.L., 2006b. Differentiation of competitive vs. non-competitive mechanisms mediating disruption of moth sexual communication by point sources of sex pheromone (Part 2): case studies. *J. Chem. Ecol.* 32, 2115-2143.
- Milli, R., Koch, U.T., de Kramer, J.J., 1997. EAG measurement of pheromone distribution in apple orchards treated for mating disruption of *Cydia pomonella*. *Entomol. Exp. Appl.* 82, 289-297.
- Minks, A.K., Cardé, R.T., 1988. Disruption of pheromone communication in moths: is the natural blend really most efficacious? *Entomol. Exp. Appl.* 49, 25-36.
- Mitchell, E.R., Jacobson, M., Baumhover, A.H., 1975. *Heliothis* spp.: disruption of pheromonal communication with (Z)-9-tetradecen-1-ol formate. *Environ. Entomol.* 4, 577-579.
- Mochizuki, F., Fukumoto, T., Noguchi, H., Sugie, H., Morimoto, T., Ohtani, K., 2002. Resistance to a mating disruptant composed of (Z)-11-tetradecenyl acetate in the smaller tea tortrix, *Adoxophyes honmai* (Yasuda) (Lepidoptera: Tortricidae). *Appl. Entomol. Zool.* 37, 299-304.
- Mori, B.A., Evenden, M.L., 2013. When mating disruption does not disrupt mating: fitness consequences of delayed mating in moths. *Entomol. Exp. Appl.* 146, 50-65.
- Mori, B.A., Evenden, M.L., 2014. Efficacy and mechanisms of communication disruption of the red clover casebearer moth (*Coleophora deauratella*) with complete and partial pheromone formulations. *J. Chem. Ecol.* 40, 577-589.
- Nishida, R., Fukami, H., 1990. Sequestration of distasteful compounds by some pharmacophagous insects. *J. Chem. Ecol.* 16, 151-164.
- Nishida, R., Tan, K.H., Serit, M., Lajis, N.H., Sukari, A.M., Takahashi, S., Fukami, H., 1988. Accumulation of phenylpropanoids in the rectal glands of males of the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis*. *Experientia* 44, 534-536.
- Niwa, C.G., Daterman, G.E., 1989. Pheromone mating disruption of *Rhyacionia zozana* (Lepidoptera: Tortricidae): influence on the associated parasite complex. *Environ. Entomol.* 18, 570-574.
- Oehlschlager, A.C., Chinchilla, C., Castillo, G., Gonzalez, L., 2002. Control of red ring disease by mass trapping of *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae). *Fl. Entomol.* 85, 507-513.
- Palaniswamy, P., Seabrook, W.D., 1985. The alteration of calling behaviour by female *Choristoneura fumiferana* when exposed to synthetic sex pheromone. *Entomol. Exp. Appl.* 37, 13-16.
- Pearson, G.A., Meyer, J.R., 1996. Female grape root borer (Lepidoptera: Sesiidae) mating success under synthetic sessid sex pheromone treatment. *J. Entomol. Sci.* 3, 323-330.
- Perkins, M.V., Fletcher, M.T., Kitching, W., Drew, R.A.I., Moore, C.J., 1990. Chemical studies of the rectal gland secretions of some species of *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae). *J. Chem. Ecol.* 16, 2475-2487.
- Petkevicius, K., Löfstedt, C., Borodina, I., 2020. Insect sex pheromone production in yeasts and plants. *Curr. Opin. Biotechnol.* 65, 259-267.
- Polavarapu, S., Lonergan, G., Peng, H., Neilsen, K., 2001. Potential for mating disruption of *Sparganothis sulfureana* (Lepidoptera: Tortricidae) in cranberries. *J. Econ. Entomol.* 94, 658-665.
- Raghu, S., 2004. Functional significance of phytochemical lures to dacine fruit flies (Diptera: Tephritidae): an ecological and evolutionary synthesis. *Bull. Entomol. Res.* 94, 385-399.
- Reinke, M.D., Siegert, P.Y., McGhee, P.S., Gut, L.J., Miller, J.R., 2014. Pheromone release rate determines whether sexual communication of oriental fruit moth is disrupted competitively vs non-competitively. *Entomol. Exp. Appl.* 150, 1-6.
- Renou, M., Guerrero, A., 2000. Insect parapheromone in olfaction research and semiochemical-based pest control strategies. *Annu. Rev. Entomol.* 48, 605-630.
- Rhainds, M., Therrien, P., Morneau, L., 2012. Pheromone-based monitoring of spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae in relation to trap position. *Can. Entomol.* 144, 379-395.
- Rice, R.E., Kirsch, P., 1990. Mating disruption of oriental fruit moth in the United States, in: Ridgway, R.L., Silverstein, R.M., Inscoc, M.N. (Eds.), *Behavior-modifying chemicals for insect management*. Dekker, NY, pp. 193-211.
- Ridgway, R.L., Inscoc, M.N., Dickerson, W.A., 1990. Role of the boll weevil pheromone in pest management, in: Ridgway, R.L., Silverstein, R.M., Inscoc, M.N. (Eds.), *Behavior-modifying chemicals for insect management*. Dekker, NY, pp. 437-471.
- Riedl, H., Croft, B.A., 1974. A study of pheromone trap catches in relation to codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) damage. *Can. Entomol.* 112, 655-663.
- Riedl, H., Croft, B.A., Howitt, A.G., 1976. Forecasting codling moth phenology based on pheromone trap catches and physiological-time models. *Can. Entomol.* 108, 449-460.
- Rodriguez, S., Hao, G., Liu, W., Pina, B., Rooney, A.P., Camps, F., Roelofs, W.L., Fabrias, G., 2004. Expression and evolution of $\Delta 9$ and $\Delta 11$ desaturase genes in the moth *Spodoptera littoralis*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 34, 1315-1328.
- Roelofs, W.L., Liu, W., Hao, G., Jiao, H., Rooney, A.P., Linn, C.E.

- Jr., 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99, 13621-13626.
- Rumbo, E.R., Vickers, R.A., 1997. Prolonged adaptation as possible mating disruption mechanism in oriental fruit moth *Cydia* (= *Grapholita*) *molesta*. *J. Chem. Ecol.* 23, 445-457.
- Sanders, C.J., 1987. Flight and copulation of female spruce budworm in pheromone-permeated air. *J. Chem. Ecol.* 13, 1749-1758.
- Sanders, C.J., 1997. Mechanisms of mating disruption in moths, in: Cardé, R.T., Minks, A.K. (Eds.), *Insect pheromone research: new direction*. Chapman & Hall, New York. pp. 333-346.
- Sauer, A.E., Karg, G., 1998. Variables affecting pheromone concentration in vineyards treated for mating disruption of grape vine moth *Lobesia botrana*. *J. Chem. Ecol.*, 24, 289-302.
- Schmitz, V., Roehrich, R., Stockel, J., 1995. Disruption mechanisms of pheromone communication in the European grape moth *Lobesia botrana* Den. & Schiff. (Lep., Tortricidae) II. Influence of the population density and the distance between insects for males to detect the females in atmosphere impregnated by pheromone. *J. Appl. Entomol.* 119, 303-308.
- Schmitz, V., Renou, M., Roehrich, R., Stockel, J., Lecharpentier, P., 1997. Disruption mechanisms of pheromone communication in the European grape moth *Lobesia botrana* Den & Schiff. III. Sensory adaptation and habituation. *J. Chem. Ecol.*, 23, 83-95.
- Schwalbe, C.P., Mastro, V.C., 1988. Multispecific trapping techniques for exotic-pest detection. *Agri. Ecosyst. Environ.* 21, 43-51.
- Seo, S., Jung, S., Goo, I., Kim, Y., Lee, Y., Kim, Y., 2011. Analysis of overwintering population of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*, using a remote-sensing pheromone trap. *Korean J. Appl. Entomol.* 50, 29-37.
- Shani, A., Clearwater, J., 2001. Evasion of mating disruption in *Ephestia cautella* (Walker) by increased pheromone production relative to that of undisrupted populations. *J. Stored Prod. Res.* 37, 237-252.
- Sharov, A.A., Leonard, D., Liebhold, A.M., Roberts, E.A., Dickerson, W., 2002. "Slow the spread": a national program to contain the gypsy moth. *J. Forestry* 100, 30-36.
- Shelly, T.E., 2000. Flower-feeding effects mating performance in male oriental fruit flies *Bactrocera dorsalis*. *Ecol. Entomol.* 25, 109-114.
- Shelly, T.E., Nishimoto, J., Kurashima, R., 2012. Captures of three economically important fruit fly species (Diptera: Tephritidae) in traps baited with liquid versus solid formulations of male lures in a Hawaiian coffee field. *J. Econ. Entomol.* 105, 1186-1193.
- Shorey, H.H., 1977. Manipulation of insect pests of agricultural crops, in: Shorey, H.H., Mckelvey Jr., J.J., (Eds.), *Chemical control of insect behavior: theory and application*. John Wiley and Sons, Toronto, pp. 353-367.
- Shorey, H.H., Gerber, R.G., 1996. Use of puffers for disruption of sex pheromone communication of codling moths (Lepidoptera: Tortricidae) in walnut orchards. *Environ. Entomol.* 25, 1398-1400.
- Shorey, H.H., Gaston, L.K., Saario, C.A., 1967. Sex pheromones of noctuid moths. XIV. Feasibility of behavioral control by disrupting pheromone communication in cabbage loopers. *J. Econ. Entomol.* 60, 1541-1545.
- Shorey, H.H., Sisk, C.B., Gerber, R.G., 1996. Widely separated pheromone release sites for disruption of sex pheromone communication in two species of Lepidoptera. *Environ. Entomol.* 25, 446-451.
- Showers, W.B., Smelser, R.B., Keaster, A.J., Whitford, F., Robinson, J.F., 1989a. Recapture of marked black cutworm (Lepidoptera: Noctuidae) males after long-range transport. *Environ. Entomol.* 18, 447-458.
- Showers, W.B., Whitford, F., Smelser, R.B., Keaster, A.J., Robinson, J.F., 1989b. Direct evidence for meteorologically driven long-range dispersals of an economically important moth. *Ecology* 70, 987-992.
- Song, Y.Q., Dong, J.F., Qiao, H.L., Wu, J.X., 2014. Molecular characterization, expression patterns and binding properties of two pheromone-binding proteins from the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Busck). *J. Integr. Agr.* 13, 2709-2720.
- Staten, R.T., El-Lissy, O., Antilla, L., 1997. Successful area-wide program to control pink bollworm by mating disruption, in: Cardé, R.T., Minks, A.K. (Eds.), *Insect pheromone research*. Springer, Boston, MA. pp. 383-396.
- Steiner, L.F., Lee, R.K.S., 1955. Large area tests of a male-annihilation method for oriental fruit fly control. *J. Econ. Entomol.* 48, 311-317.
- Steiner, L.F., Mitchell, W.C., Harris, E.J., Kozuma, T.T., Fujimoto, M.S., 1965. Oriental fruit fly eradication by male annihilation. *J. Econ. Entomol.* 58, 961-964.
- Steiner, L.F., Hart, W.G., Harris, E.J., Cunningham, R.T., Ohinata, K., Kamakahi, D.C., 1970. Eradication of the oriental fruit fly from the Mariana Islands by the methods of male annihilation and sterile insect release. *J. Econ. Entomol.* 63, 131-135.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Miller, J.R., 2003a. Concentration of airborne pheromone required for long-lasting peripheral adaptation in the oblique banded leafroller, *Choristoneura rosaceana*. *Physiol. Entomol.*, 28, 97-107.
- Stelinski, L.L., Miller, J.R., Gut, L.J., 2003b. Presence of long-lasting peripheral adaptation in oblique-banded leafroller, *Choristoneura rosaceana* and absence of such adaptation in redbanded leafroller, *Argyrotaenia velutinana*. *J. Chem. Ecol.* 29, 405-423.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Pierzchala, A.V., Miller, J.R., 2004a. Field observations quantifying attraction of four tortricid moth species to high-dosage pheromone rope dispensers in untreated and pheromone-treated apple orchards. *Entomol. Exp. Appl.* 113, 187-196.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Vogel, K.J., Miller, J.R., 2004b. Behaviors of native vs. pheromone-exposed leafroller moths in plumes from high-dosage pheromone dispensers in a sustained-flight wind tunnel: implications for mating disruption of these species. *J. Insect*

- Beh. 17, 533-554.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Ketner, K.C., Miller, J.R., 2005a. Orientational disruption of codling moth, *Cydia pomonella* (L.) (Lep., Tortricidae), by concentrated formulations of microencapsulated pheromone in flight tunnel assays. *J. Appl. Entomol.* 129, 481-488.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Miller, J.R., 2005b. Occurrence and duration of long-lasting peripheral adaptation among males of three species of economically important tortricid moths. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 98, 580-586.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Mallinger, R.E., Epstein, D., Reed, T.P., Miller, J.R., 2005c. Small plot trials documenting effective mating disruption of oriental fruit moth by using high densities of wax-drop pheromone dispensers. *J. Econ. Entomol.* 98, 1267-1274.
- Stelinski, L.L., Il'ichev, A.L., Gut, L.J., 2006. Antennal and behavioral responses on virgin and mated oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) females to their sex pheromone. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99, 898-904.
- Stelinski, L.L., Miller, J.R., Ledebuhr, R., Gut, L.J., 2007a. Mechanized applicator for large-scale field deployment of paraffin-wax dispensers of pheromone for mating disruption in tree fruit. *J. Econ. Entomol.*, 99, 1705-1710.
- Stelinski, L.L., McGhee, P., Haas, M., Il'ichev, A.L., Gut, L.J., 2007b. Sprayable microencapsulated sex pheromone formulations for mating disruption of four tortricid species: effects of application height, rate, frequency, and sticker adjuvant. *J. Econ. Entomol.* 100, 1360-1369.
- Stelinski, L.L., McGhee, P., Grieshop, M., Brunner, J., Gut, L.J., 2008a. Efficacy and mode of action of female-equivalent dispensers of pheromone for mating disruption of codling moth. *Agri. Forest Entomol.* 10, 389-397.
- Stelinski, L.L., Miller, J.R., Rogers, M.E., 2008b. Mating disruption of citrus leafminer mediated by a noncompetitive mechanism at a remarkably low pheromone release rate. *J. Chem. Ecol.* 34, 1107-1113.
- Stelinski, L.L., Lapointe, S.L., Meyer, W.L., 2010. Season-long mating disruption of citrus leafminer, *Phyllocnistis citrella* Stainton, with an emulsified wax formulation of pheromone. *J. Appl. Entomol.* 134, 512-520.
- Stelinski, L.L., Gut, L.J., Miller, J.R., 2013. An attempt to increase efficacy of moth mating disruption by co-releasing pheromones with kairomones and to understand possible underlying mechanisms of this technique. *Environ. Entomol.* 42, 158-166.
- Suckling, D.M., Burnip, G.M., 1996. Orientation disruption of *Planotortrix octo* using pheromone or inhibitor blends. *Entomol. Exp. Appl.* 78, 149-158.
- Suckling, D.M., Brockerhoff, E.G., 1999. Control of light brown apple moth (Lepidoptera: Tortricidae) using an attracticide. *J. Econ. Entomol.* 92, 367-372.
- Suckling, D.M., Karg, G., Bradley, S.J., 1996. Apple foliage enhances mating disruption of flight-brown apple moth. *J. Chem. Ecol.* 22, 325-341.
- Suckling, D.M., Green, S.R., Gibb, A.R., Karg, G., 1999. Predicting atmospheric concentration of pheromone in treated apple orchards. *J. Chem. Ecol.* 25, 117-139.
- Suckling, D.M., Daly, J.M., Chen, X., Karg, G., 2007. Field electroantennogram and trap assessments of aerosol pheromone dispensers for disrupting mating in *Epiphyas postvittana*. *Pest Manag. Sci.* 63, 202-209.
- Suckling, D.M., Woods, B., Mitchell, V.J., Twidle, A., Lacey, I., Jang, E.B., Wallace, A.R., 2011. Mobile mating disruption of light-brown apple moths using pheromone-treated sterile Mediterranean fruit flies. *Pest Manag. Sci.* 67, 1004-1014.
- Suckling, D.M., Dymock, J.J., Park, K.C., Wakelin, R.H., Jamieson, L.E., 2013. Communication disruption of guava moth (*Coscinoptcha improbana*) using a pheromone analog based on chain length. *J. Chem. Ecol.* 39, 1161-1168.
- Syed, Z., Ishida, Y., Taylor, K., Kimbrell, D.A., Leal, W.S., 2006. Pheromone reception in fruit flies expressing a moth's odorant receptor. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 16538-16543.
- Tabata, J., Noguchi, H., Kainoh, Y., Mochizuki, F., Sugie, H., 2007. Sex pheromone production and perception in the mating disruption-resistant strain of the smaller tea leafroller moth, *Adoxophyes honmai*. *Entomol. Exp. Appl.* 122, 145-153.
- Tan, K.H., 2000. Sex pheromone components in defense of melon fly, *Bactrocera cucurbitae* against Asian house gecko, *Hemidactylus frenatus*. *J. Chem. Ecol.* 26, 697-704.
- Tan, K.H., Nishida, R., 1998. Ecological significance of male attractant in the defence and mating strategies of the fruit fly, *Bactrocera papayae*. *Entomol. Exp. Appl.* 89, 155-158.
- Teixeira, L.A., Grieshop, M.J., Gut, L.J., 2010. Effect of dispenser density on timing and duration of approaches by peach tree borer. *J. Chem. Ecol.* 36, 1148-1154.
- Thorpe, K.W., Van der Pers, J., Leonard, D.S., Sellers, P., Mastro, V.C., Webb, R.E., Reardon, R.C., 2007a. Electroantennogram measurements of atmospheric pheromone concentration after aerial and ground application of gypsy moth mating disruptants. *J. Appl. Entomol.* 131, 146-152.
- Thorpe, K.W., Tcheslavskaja, K.S., Tobin, P.C., Blackburn, L.M., Leonard, D.S., Roberts, E.A., 2007b. Persistent effects of aerial applications of disparlure on gypsy moth: trap catch and mating success. *Entomol. Exp. Appl.* 125, 223-229.
- Todd, J.L., Baker, T.C., 1999. Function of peripheral olfactory organs, in: Hansson, B.S. (Ed.), *Insect olfaction*. Springer, Berlin, pp. 67-96.
- Trimble, R.M., Pree, D.J., Carter, N.J., 2001. Integrated control of oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) in peach orchards using insecticide and mating disruption. *J. Econ. Entomol.* 94, 476-485.
- Tumlinson, J.H., Gueldner, R.C., Hardee, D.D., Thompson, A.C., Hedlin, P.A., 1971. Identification and synthesis of the four com-

- pounds comprising the boll weevil sex attractant. *J. Org. Chem.* 36, 2616-2621.
- Vargas, R.I., Mau, R.F.L., Jang, E.B., Faust, R.M., Wong, L., 2008a. The Hawaii fruit fly areawide pest management programme, in: Koul, O., Cuperus, G. (Eds.), *Areawide pest management: theory and implementation*. CABI, London, pp. 300-325.
- Vargas, R.I., Stark, J.D., Hertlein, M., Mafra-Neto, A., Coler, R., Piñero, J.C., 2008b. Evaluation of SPLAT with spinosad and methyl eugenol or cue-lure for “attract-and-kill” of oriental and melon fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 101, 750-768.
- Vargas, R.I., Burns, R.E., Mau, R.F.L., Stark, J.D., Cook, P., Pinero, J.C., 2009. Captures in methyl eugenol and cue-lure detection traps with and without insecticides and with a Farma Tech solid lure and insecticide dispenser. *J. Econ. Entomol.* 102, 552-557.
- Vargas, R.I., Mau, R.F.L., Stark, J.D., Piñero, J.C., Leblanc, L., Souder, S.K., 2010a. Evaluation of methyl eugenol and cue-lure traps with solid lure and insecticide dispensers for fruit fly monitoring and male annihilation in the Hawaii areawide pest management program. *J. Econ. Entomol.* 103, 409-415.
- Vargas, R.I., Shelly, T.E., Leblanc, L., Pinero, J.C., 2010b. Recent advances in methyl eugenol and cue-lure technologies for fruit fly detection, monitoring and control, in: Litwack, G. (Ed.), *Vitamins and hormones, section: pheromones*. Vol. 83, Academic Press, Burlington, pp. 575-596.
- Vargas, R.I., Leblanc, L., Harris, E.J., Manoukis, N.C., 2012a. Regional suppression of *Bactrocera* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the Pacific through biological control and prospects for future introductions into other areas of the world. *Insects* 3, 727-742.
- Vargas, R.I., Souder, S.K., Mackey, B., Cook, P.J., Morse, J.G., Stark, J.D., 2012b. Field trials of solid triple lure (trimedlure, methyl eugenol, raspberry ketone, and DDVP) dispensers for detection and male annihilation of *Ceratitidis capitata* (Wiedemann), *Bactrocera dorsalis* (Hendel) and *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 105, 1557-1565.
- Vargas, R.I., Leblanc, L., Piñero, J.C., Hoffman, K.M., 2014a. Male annihilation, past, present, and future, in: Shelly, T., Epsky, N., Jang, E.B., Reyes-Flores, J., Vargas, R. (Eds.), *Trapping tephritid fruit flies. Lures, area-wide programs, and trade implications*. Springer, Berlin, pp. 493-511.
- Vargas, R.I., Souder, S.K., Borges, R., Mafra-Neto, A., Mackey, B., Chou, M.Y., Spafford H., 2014b. Effectiveness of a sprayable male annihilation treatment with a biopesticide against fruit flies (Diptera: Tephritidae) attacking tropical fruits. *Biopest. Int.* 10, 1-10.
- Vargas, R.I., Souder, S.K., Hoffman, K., Mercogliano, J., Smith, T.R., Hammond, J.H., Davis, B.J., Brodie, M., Dripps, J.E., 2014c. Attraction and mortality of *Bactrocera dorsalis* to STATIC™ Spinosad ME weathered under operational conditions in California and Florida: a reduced-risk male annihilation treatment. *J. Econ. Entomol.* 107, 1362-1369.
- Vargas, R.I., Pinero, J.C., Leblanc L., 2015a. An overview of pest species of *Bactrocera* fruit flies (Diptera: Tephritidae) and the integration of biopesticides with other biological approaches for their management with a focus on the Pacific region. *Insects* 6, 297-318.
- Vargas, R.I., Souder, S.K., Nkomo, E., Cook, P.J., Mackey, B., Stark, J.D., 2015b. Weathering and chemical degradation of methyl eugenol and raspberry ketone solid dispensers for detection, monitoring, and male annihilation of *Bactrocera dorsalis* and *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *J. Econ. Entomol.* 108, 1612-1623.
- Vatanparast, M., Kim, Y., 2019. Yeast engineering to express sex pheromone gland genes of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta*. *J. Asia Pac. Entomol.* 22, 645-654.
- Vogt, R.G., Riddiford, L.M., 1981. Pheromone binding and inactivation by moth antennae. *Nature* 293, 161-163.
- Vogt, R.G., Rogers, M.E., Franco, M.D., Sun, M., 2002. A comparative study of odorant binding protein genes: differential expression of the PBP1-GOBP2 gene cluster in *Manduca sexta* (Lepidoptera) and the organization of OBP genes in *Drosophila melanogaster* (Diptera). *J. Exp. Biol.* 205, 719-744.
- Vogt, R.G., Große-Wilde, E., Zhou, J.J., 2015. The Lepidoptera odorant binding protein gene family: gene gain and loss within the GOBP/PBP complex of moths and butterflies. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 62, 142-153.
- Waldstein, D.E., Gut, L.J., 2004. Effects of rain and sunlight on oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) pheromone microcapsules applied to apple foliage. *J. Agric. Urban Entomol.* 21, 117-128.
- Wall, C., Sturgeon, D.M., Greenway, A.R., Perry, J.N. 1981. Contamination of vegetation with synthetic sex-attractant released from traps for the pea moth, *Cydia nigricana*. *Entomol. Exp. Appl.* 30, 111-115.
- Webb, R.E., Leonhardt, B.A., Plimmer, J.R., Tatman, K.M., Boyd, V.K., Cohen, D.L., Schwalbe, C.P., Douglass, L.W., 1990. Effect of racemic disparlure released from grids of plastic ropes on mating success of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) as influenced by dose and by population density. *J. Econ. Entomol.* 83, 910-916.
- Wee, S.L., Hee, A.K.W., Tan, K.H., 2002. Comparative sensitivity to and consumption of methyl eugenol in three *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) complex sibling species. *Chemoecology* 12, 193-197.
- Wee, S.L., Tan, K.H., 2005. Evidence of natural hybridization between two sympatric sibling species of *Bactrocera dorsalis* complex based on pheromone analysis. *J. Chem. Ecol.* 31, 845-858.
- Weissling, T.J., Knight, A.L., 1996. Oviposition and calling behavior of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in the presence of

-
- codlemone. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89, 142-147.
- White, I.M., Elson-Harris, M.M., 1992. Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics. CABI International, Wallingford.
- Wins-Purdy, A.H., Judd, G.J.R., Evenden, M.L., 2007. Disruption of pheromone communication of *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) using microencapsulated sex pheromones formulated with horticultural oil. *Environ. Entomol.* 36, 1189-1198.
- Wins-Purdy, A.H., Judd, G.J.R., Evenden, M.L., 2008. Mechanisms of pheromone communication disruption in *Choristoneura rosaceana* exposed to microencapsulated (Z)-11-tetradecenyl acetate formulated with and without horticultural oil. *J. Chem. Ecol.* 34, 1096-1106.
- Witzgall, P., Bengtsson, M., Karg, G., Bäckman, A.C., Streinz, L., Kirsch, P.A., Blum, Z., Löfqvist, L., 1996. Behavioral observations and measurements of aerial pheromone in mating disruption trial against pea moth *Cydia nigricana* F. (Lepidoptera: Tortricidae). *J. Chem. Ecol.* 22, 191-206.
- Witzgall, P., Kirsch, P.A., Cork, A., 2010. Sex pheromones and their impact on pest management. *J. Chem. Ecol.* 36, 80-100.
- Wright, R.H., 1963. Chemical control of chosen insects. *New Scientist* 20, 598-600.
- Xia, Y.H., Zhang, Y.N., Ding, B.J., Wang, H.L., Löfstedt, C., 2019. Multi-functional desaturases in two *Spodoptera* moths with $\Delta 11$ and $\Delta 12$ desaturation activities. *J. Chem. Ecol.* 45, 378-387.
- Xu, P., Atkinson, R., Jones, D.N., Smith, D.P., 2005. *Drosophila* OBP LUSH is required for activity of pheromone-sensitive neurons. *Neuron.* 45, 193-200.
- Yang, C.Y., Jung, J.K., Han, K.S., Boo, K.S., Yiem, M.S., 2002. Sex pheromone composition and monitoring of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) in Naju pear orchards. *J. Asia Pac. Entomol.* 5, 201-207.
- Zhang, G.H., Li, Y.P., Xu, X.L., Chen, H., Wu, J.X., 2012. Identification and characterization of two general odorant binding protein genes from the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Busck). *J. Chem. Ecol.* 38, 427-436.
- Zhang, G., Chen, J., Yu, H., Tian, X., Wu, J., 2018. Molecular and functional characterization of pheromone binding protein 1 from the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Busck). *Sci. Rep.* 8, 2276.