



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

碩士學位論文

열대거세미나방의 피해 및
발육생태 연구: 피해양상, 기주식물별
발육 및 온도별 산란

A study of the damage and development of *Spodoptera frugiperda*
(Lepidoptera: Noctuidae): Damaging patterns, development on
various host plants and fecundity at different temperatures.

濟州大學校 大學院

農學科

許鎮宇

2022年 2月

열대거세미나방의 피해 및
발육생태 연구: 피해양상, 기주식물별
발육 및 온도별 산란

指導教授 金 桐 淳

許 鎭 宇

이 論文을 農學 碩士學位 論文으로 提出함.

2021年 12月

許鎭宇의 農學 碩士學位 論文을 認准함

審査委員長 정응석

委 員 전영철

委 員 김동호



濟州大學校 大學院

2021年 12月



목 차

List of Tables	iii
List of Figures	v
ABSTRACT	1
I. 서 론	3
II. 연 구 사	5
1. 열대거세미나방의 형태적 특성	5
2. 옥수수에서 열대거세미나방 유충의 섭식패턴과 생존전략	6
3. 열대거세미나방의 방제방법 연구	7
III. 재료 및 방법	8
1. 제주 옥수수 포장에서 비래세대 및 후세대의 피해양상 특성	8
1-1. 옥수수 포장의 조성	8
1-2. 비래초기 피해조사	8
1-3. 비래 후세대에 의한 피해조사	10
2. 기주식물 전환이 열대거세미나방 발육 및 산란에 미치는 영향	12
2-1. 실험곤충의 사육	12
2-2. F2세대 성충의 산란실험 : 2020년 08월 08일~08월 27일	13
2-3. 기주식물에 따른 F3세대 발육 : 2020년 08월 29일~10월 12일	13
2-4. F4세대의 발육 : 2020년 10월 13일~11월 25일	14
2-5. F5세대의 발육 : 2020년 11월 22일~2021년 01월 12일	15
2-6. 분석방법	15

3. 온도별 산란실험	15
3-1. 실험근층의 사육	15
3-2. 1차 온도별 산란실험 : 2021년 06월 04일 ~ 06월 21일	16
3-3. 2차 온도별 산란실험 : 2021년 07월 14일 ~ 08월 28일	16
3-4. 분석방법	16
IV. 결 과	27
1. 제주 옥수수 포장에서 비래세대 및 후세대의 피해양상 특성	27
1-1. 비래세대에 의한 피해특성	27
1-2. 비래 후세대에 의한 피해특성	27
2. 세대에 따른 기주식물별 발육 및 산란 실험	29
2-1. F2세대 성충의 산란실험 : 2020년 08월 08일 ~ 08월 27일	29
2-2. 기주식물에 따른 F3세대 발육 : 2020년 08월 29일 ~ 10월 12일	29
2-3. F4세대의 발육 : 2020년 10월 13일 ~ 11월 25일	30
2-4. F5세대의 발육 : 2020년 11월 22일 ~ 2021년 01월 12일	31
3. 온도별 산란실험	32
3-1. 1차 온도별 산란실험 : 2021년 06월 04일 ~ 06월 21일	32
3-2. 2차 온도별 산란실험 : 2021년 07월 14일 ~ 08월 28일	32
3-3. 산란 단위모형 추정	32
V. 고 찰	50
VI. 적 요	58
VIII. 인 용 문 헌	61

List of Tables

Table 1. Corn cultivar- and development stage-related comparison of corn plants infested by <i>Spodoptera frugiperda</i> larvae in a small corn field in Jeju, South Korea	33
Table 2. Field condition damage class-based changes in the number of corn plants infested by <i>Spodoptera frugiperda</i> in Jeju, South Korea	34
Table 3. Distribution pattern of corn ear damage caused by <i>Spodoptera frugiperda</i> larvae	35
Table 4. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate of <i>Spodoptera frugiperda</i> at $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$	36
Table 5. Total larvae, pupae, pupae weight of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plant at $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$	37
Table 6. Female longevity, total eggs, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plants ($24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$)	38
Table 7. Immature development time (days \pm S.D.), total larvae, pupae and pupae weight of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plants ($24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$)	39
Table 8. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plant at $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$	40

Table 9. Immature development time (days \pm S.D.), total larvae, pupae and pupae weight of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plants (24°C \pm 1°C)	41
Table 10. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to host plant at 24°C \pm 1°C	42
Table 11. Pre-oviposition, fecundity and female longevity of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to temperature (20 \pm 1°C, 28 \pm 1°C, 32 \pm 1°C)	43
Table 12. Pre-oviposition, fecundity and female longevity of <i>Spodoptera frugiperda</i> according to temperature (16 \pm 1°C, 20 \pm 1°C, 28 \pm 1°C, 32 \pm 1°C)	44
Table 13. Estimated parameter values for temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate and age-specific survival rate of <i>Spodoptera frugiperda</i>	45
Supp. Table S1. Temperature-dependent development of <i>Spodoptera frugiperda</i> at constant temperatures (original data from Du Plessis et al., 2020)	59
Supp. Table S2. Degree days (DD) for the development completion of each instar (namely thermal constant K) of <i>Spodoptera frugiperda</i> based on low threshold temperature of 12.2 °C.	60

List of Figures

Fig. 1. Layout of corn cultivars and corn plants infested with fall armyworms in the experimental field. This reduced map was based on the actual field size. 20

Fig. 2. A typical light damage symptom on corn leaves caused by young small larvae of *Spodoptera frugiperda*. A = Chodang cultivar and B = Allog-ichal cultivar. 21

Fig. 3. A typical severe damage symptom on corn leaves caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*. A = Miheu (chal) cultivar, B = Chal-og 4ho cultivar, and C = Chodang cultivar. 21

Fig. 4. A typical damage symptom on corn whorl (Miheu chal corn) caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*. 22

Fig. 5. A typical damage symptom on corn tassel (Chodang corn) caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*. A, B & C = Chopped tassel, and D & E = larva on tassel (D) and penetration holes on leaves embracing tassel (E) 22

Fig. 6. Symptoms on corn ear (Chodang corn) by large larvae of *Spodoptera frugiperda* in early migrant generation. Frass on penetration hole in the top part of ear (A) and penetration hole on the husk of ear (B). 23

Fig. 7. Symptoms on the top of corn ear (Chal-og 4ho corn) by large larvae of *Spodoptera frugiperda* in the subsequent generation after early migrant. A large penetration hole on the top part of ear (A) and damaged kennels the inside (B).
..... 23

Fig. 8. Symptoms on the middle of corn ear (Chal-og 4ho corn) by large larvae of <i>Spodoptera frugiperda</i> in the subsequent generation after early migrant. A large penetration hole on the middle part of ear (A) and damaged kennels the inside (B).	24
Fig. 9. Pupae of <i>Spodoptera frugiperda</i> in the root zone of corn plants.	24
Fig. 10. The larvae of Asian corn borer, <i>Ostrinia furnacalis</i> (Guenée), on various parts of corn. A-D = Miheug chal cultivar, E-F = Chal-og cultivar.	25
Fig. 11. The pupae of Asian corn borer, <i>Ostrinia furnacalis</i> (Guenée), found between ear husks in the bottom of ear.	25
Fig. 12. Host plants provided to <i>Spodoptera frugiperda</i> by generation after migration.	26
Fig. 13. Dispersion of hatched <i>Spodoptera frugiperda</i> larvae (single cohort of 150 larvae) in caged corn plants.	46
Fig. 14. Frequency distribution of the distance between the position of the <i>Spodoptera frugiperda</i> pupae and the nearest corn plants.	47
Fig. 15. Proportion (%) of each corn ear part damaged by <i>Spodoptera frugiperda</i>	48
Fig. 16. Component models for the oviposition model of <i>Spodoptera frugiperda</i> A = Adult aging model B = Temperature-dependent total fecundity, C = Age-specific cumulative oviposition rate and D = Age-specific survival rate.	49

ABSTRACT

Fall army worm (FAW), *Spodoptera frugiperda* (Smith), is a notorious invasive migratory pest native to tropical, and recently invaded in South Korea, following by damage on corns. This study was conducted to evaluate the damage patterns on corn plants caused by the migratory and the subsequent generations. In addition, various host plants were selected and tested for the development to examine the possible ability of population establishment continuously on other host plants after breeding in corn fields in the spring. In the assumption of successful overwintering of this moth in Korea, a potential host plant of FAW was included by simulating the seasonal arrangement: Spring to summer (Sudangrass, millet), summer to autumn (Chodang corn), winter to spring (rye). Also, the component models for the construction of an oviposition model was developed since it plays an important role in evaluating the reproductive capacity of Faw. Therefore, oviposition experiments were conducted under constant temperatures (16, 20, 28, and 32 °C). The infestation rates by the early migrant generation according to corn cultivar were ranged from a minimum 4.3 % ('Allog-i') to a maximum 33.0 % ('Chodang'), reaching an average 13.2%. The infestation rate (combined all cultivars) in corn growth stage with 7-8 leaves was significantly higher than that in the stage with 3-4 leaves. The proportion of corn plants in which the FAW survived to pupae was 19.3% among the infested corns with FAW larvae. The subsequent generation of FAW induced much high damage on ears, resulting in a 60% ear with damaged kernels, which was largely different from the almost negligible damage in the migratory generation. The dispersion of FAW larvae was most active in the second instars, and occurred along a same corn row in line. As a result of examining the development time on each host plant, the development time of larvae was 15.76, 14.93, 14.65 and 13.82 days on Sudan grass, millet, Chodang corn and Rye, respectively, which showed no statistical difference among host plants except Rye. FAW females can lay fertilized eggs and successfully

complete the full generation in the examined host plants. The oviposition experiment provided useful data sets for the pre-oviposition, fecundity and longevity of females at different temperatures as well as the parameters related to oviposition model. In addition, we discussed about the development of damage patterns on corn plants caused by FAW, and consequently the present results will be able to provide useful basic information for the damage analysis of this pest in the future studies.

Keyword : Fall armyworm, Dispersion of larvae, Infestation rate, Immature development, Oviposition model

I. 서 론

열대거세미나방(the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*(Smith))은 전 세계적으로 농작물에 심각한 피해를 입히는 해충으로 알려져 있다(FAO/CABI, 2019). 기주 식물의 범위가 매우 넓으며 42과 186종의 식물을 가해하는 것으로 보고되었다(Casmuz Augusto et al., 2010). 그 중 옥수수가 가장 심각한 피해를 받고 있는 작물이다. 아메리카 대륙에서 옥수수 수량손실은 온두라스 40%(Wyckhuys and O'Neil, 2006), 아르헨티나 72%(Murúa et al., 2006)로 알려져 있고, 전 세계 옥수수 피해는 최소 2,481.70백만 불에서 최대 6,187.30백만 불로 추정되고 있다(Day et al., 2017; Reviewed in Kebede and Shimalis, 2019). 옥수수뿐만 아니라 경제적으로 중요한 벼, 사탕수수, 수수, 비트, 토마토, 감자, 면화, 목초 등 다양한 작물을 가해한다고 알려져 있다(Day et al., 2017).

열대거세미나방은 Corn 계통과 Rice 계통으로 나눌 수 있다(Pashley, 1986). Corn 계통은 주로 옥수수, 목화, 사탕수수를 섭식하고, Rice 계통은 주로 쌀과 다양한 목초들을 섭식한다(Dumas et al., 2015). 국내에 비래하는 개체군은 Corn 계통으로 알려져 있다. 이 해충은 하루저녁에 100km 거리 이상 비산할 수 있는 장거리 이주해충으로 알려져 있다(Johnson, 1987). 열대 지역에서 발생하지만 뛰어난 이동 능력 때문에 온대지역에서도 피해가 위협받고 있다. 성충은 수백 킬로미터를 비행하여 이동이 가능하며, 봄에서 가을 기간에 미국 텍사스와 플로리다에서 북쪽으로 캐나다 퀘벡과 온타리오까지 1,700km를 이동하는 것으로 보고되었다(Mitchell et al., 1991; Westbrook et al., 2016). 열대거세미나방은 겨울철 기온이 9.9℃ 이하인 지역에서 정착이 어렵지만(Luginbill, 1928), 온대지역에는 계절초기에 비래하여 확산되는 경우 막대한 양의 경제적 피해를 유발할 수 있다. 아직은 따뜻한 지역에서만 연중 발생이 가능하다고 알려져 있다(Early et al., 2018). 우리나라에서는 2019년 처음 제주에서 발견되었고 전북과 경남 등 여러 지역에서 피해가 확인되었다(Lee et al., 2020).

열대거세미나방의 피해율은 영양생장기 발육단계에 따라 다르다고 보고되고 있다. Marengo et al.(1992)의 실험결과 잎집단계(whorl stage)의 발육상태에 따라

피해가 달리 나타나는데, 초기(VE~V6)에는 피해가 적었고 후기(V7~VT)에 피해 민감도가 가장 높았다(Marenco et al., 1992). 또한 잎집발육 후기단계에 주당 0.2~0.8마리는 5~29%의 수량감소를 유발할 수 있다고 하였다. 섭식량은 옥수수 1~2 발육단계에서 3~4단계보다 24% 감소하였으며, 성충수명은 옥수수 3~4단계에서 가장 짧았으며 온도 증가에 따라 감소하였다. 산란수는 21도와 24도에서 가장 높았고 30도에서는 떨어졌다. 산란전기간(4.5일)과 알 부화율(92%)은 옥수수 발육단계와 온도에 영향을 받지 않는다고 한다(Barfield and Ashley, 1987).

열대거세미나방은 9.9℃ 이하인 지역에서 정착이 어렵지만 현장온도에 적응시킨 열대거세미나방은 모든 발육단계별로 3시간 동안 0, -2.5, -5, -7.5, -10℃의 저온 처리한 결과 성충이 가장 저온에 감수성이었으며, -5℃에서 26%가 생존하였고 그 이하에서는 모두 사망하였다. 알이 가장 내성이 강했으며 -10℃에서 30%가 생존하였다. 플로리다 Belle Glade에서 1985/1986, 1986/1987 겨울 동안 페로몬 트랩을 설치하여 성충의 생존을 조사한 결과, 이 기간 7일간 동안 빙점온도(subfreezing temperature)는 성충생존에 영향이 없거나 미약하였다. 종합적으로 볼 때 플로리다 남부에서 극한(extreme)의 저온조건은 열대거세미나방 사망요인으로써 중요한 조건이 되지 않았다고 한다(Foster and Cherry, 1987).

따라서 본 연구는 열대거세미나방이 국내로 비래하였을 때 옥수수 포장에서의 피해율과 생존율, 영기별 이동성을 파악하기 위하여 야외포장실험과 망실이라는 공간적 조건을 조성하여 이동성 실험을 진행하였다. 또한 옥수수를 선호하는 Corn계통 비래개체군을 채집하여 국내에서 알과 성충의 형태로 월동이 가능할 것이라는 전제로 옥수수를 제외한 섭식가능성이 있는 계절별 대체 기주식물을 선정하여 발육과 산란이 이루어지는지, 기주식물 전환의 효과를 규명하기 위하여 실내 발육실험과 산란실험을 진행하였다. 계절별 대체 기주식물로 수단그라스와 기장(봄과 여름), 호밀(겨울과 봄)을 선정하였다. 산란 실험은 번식능력을 평가하는데 중요한 요소이기 때문에 온도가 산란전 기간과 총산란수, 수명에 미치는 영향을 알아보기 위하여 16, 20, 28, 32℃에서 온도별 성충 발육 및 산란실험을 진행하였다.

II. 연 구 사

1. 열대거세미나방의 형태적 특성

열대거세미나방(the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*(Smith))은 나비목(Lepidoptera) 밤나방과(Noctuidae)에 속하는 곤충이다(Smith, 1797). 이 해충은 열대 지방에 주로 서식하는 비래해충으로써 유충시기에 옥수수 등 화분과 작물의 잎과 줄기에 큰 피해를 입힌다. 열대거세미나방은 알, 1령~6령, 번데기, 성충의 생활사를 가지고 있으며, 먹이와 환경에 따라 7~8령까지 존재하기도 한다. 열대거세미나방 유충은 머리에 반전된 Y자의 모양과 엉덩이 끝 부분 중간에 4개의 점으로 이루어진 사각형과 그 위 마지막 부분에는 4개의 점으로 이루어진 사다리꼴 모양이 있기 때문에 육안으로 쉽게 구분이 가능하다(Jemma Pearl, 2020). 옥수수를 섭식한 유충을 관찰하였는데 1령의 경우 검은 머리와 함께 녹색을 띠었고, 2령은 녹색을 띠는 갈색으로 변했다. 3령은 등 부분과 옆쪽에 흰 선이 있는 갈색이었다. 4령에서 6령은 갈색을 띠는 검은색이었고 등 부분에 3개의 흰 선과 옆쪽에 밝은 선이 나타났다. 각각의 유충은 14일에서 19일 사이에 6개의 뚜렷한 영기를 나타내었다. 5개의 헤드캡슐을 수거하여 조사하였는데 폭은 각각 평균 0.34, 0.48, 0.81, 1.22, 1.96 mm였다(Sharanabasappa et al, 2018). 번데기의 경우 생식기 부분을 보면, 생식기와 항문 부분 사이의 거리를 사용하여 암컷과 수컷 번데기 구분이 가능하다. 암컷은 생식기와 항문 사이의 거리가 길며, 수컷은 암컷에 비하여 길이가 짧다. 성충의 경우 날개의 색과 무늬로 구분이 가능하며, 날개 길이는 32~40mm이다(Capinera, 2020). 수컷 나방의 앞날개는 일반적으로 회색과 갈색을 띠며, 날개 끝과 중앙 근처에 삼각형 모양의 흰 반점이 있다. 암컷의 앞날개는 균일한 회색빛 갈색부터 회색과 갈색의 미세한 얼룩까지 뚜렷하게 드러나지 않는다. 뒷날개는 밝은 은백색을 띠며, 암수 모두 좁고 어두운 테두리를 갖고 있다.

2. 옥수수에서 열대거세미나방 유충의 섭식패턴과 생존전략

열대거세미나방의 유충들은 주로 잎과 줄기를 가해하고 옥수수 열매를 파고들어 생산량을 감소시키기 때문에 작물 생육 환경에 따라 수확량의 5~45% 경제적 손실이 발생한다. 어린 열대거세미나방 유충은 식물체와 옥수수 내부에 굴을 파고 침입하거나, 말리는 잎(whorl)에 들어가 자신을 천적으로부터 숨기고, 외부환경으로부터 보호하여 생존한다. 유충의 발육단계에 따라 침입경로가 다른데, 어린 유충은 암이삭을 뚫고 들어갈 때 수염을 타고 침입하는 다른 종(유럽조명나방 *Helicoverpa zea*)과는 달리 암이삭 측면 껍질에 구멍을 내고 침입하는 것으로 알려져 있다(Reviewed in Capinera, 2017). 어린 유충들은 수염을 통하여 침입하고 노숙유충은 옥수수를 보호하고 있는 자루 측면을 통하여 바닥으로 침입하고 위로 올라가며 섭식하며, 발달중인 옥수수를 섭식한다(FAO/CAVI, 2019). 열대거세미나방 유충은 식물의 성장 잠재력을 파괴하거나 잎을 자르고, 성장점에 굴을 만듦과 파고들어 옥수수에게 치명적인 피해를 입힌다(FDACS/DPI, 2017).

열대거세미나방 유충 발육에 옥수수의 영양생장기 어린 잎 조직이 적합하며 성숙한 옥수수의 잎 조직은 부적합하다. 따라서 유충이 암 이삭과 특히 수염에 정착하는 경향이 있다. 하지만 수염은 유충의 성장에 적합하지 않다. 생존을 위해 피기전의 숫 이삭을 먹기는 하지만 발육에는 부적당하고, 옥수수 알갱이를 섭식하는 경우 빠른 발육을 보인다고 알려져 있다(Pannuti et al., 2015). 열대거세미나방은 영양생장기에 어린잎이 나는 옥수수V3 단계부터 발생이 시작한다고 알려져 있다(FAO/CABI, 2019). 열대거세미나방은 동족 포식성이 매우 강하기 때문에 알에서 유충이 부화하면 바람의 영향을 받아 넓게 분산하여(Reviewed in FAO/CABI, 2019; Capinera, 2017), 최종적으로 옥수수 한 포기 당 유충밀도가 1~2마리 수준에 떨어지는 것으로 알려져 있다(Capinera, 2017).

3. 열대거세미나방의 방제방법 연구

열대거세미나방은 발생하였을 때의 방제보다 발생하기 전에 예찰하여 예방하는 것이 중요하다. 현재까지도 페로몬 트랩을 이용하여 포획된 성충과 농가에서 채집된 유충을 이용하여 비래시기와 영기를 추정하여 예찰 및 방제한다. 열대거세미나방이 발생하였을 때 사용하는 방제방법으로는 화학적 방제, 생물학적 방제, 물리적 방제가 존재한다. 아프리카에서 소농규모에서 옥수수 피해를 정량화하여 791농가 설문 및 주요 농가를 인터뷰하였고, 26% 농가는 수량 조사를 하였다. 철저한 제초작업과 경운 작업을 최소화하는 경우 열대거세미나방 피해가 감소하였고, 호박을 간작하는 경우 피해가 크게 증가하였다. 일부 옥수수 품종에서는 피해가 더 높은 것으로 나타났지만, 그 품종의 수량이 가장 낮은 것은 아니었다. 본 조사에서 열대거세미나방의 피해율은 32~48%로 다른 지역의 비슷한 조사치와 비교하여 수량 감소율은 11.57% 훨씬 낮았다. 본 연구가 과정상 정확하지는 않겠지만 아프리카에서 피해가 과대평가되어 있을 수 있다. 열대거세미나방이 아프리카의 소액 보유자들에게 나타내는 위협은 매우 실제적이지만 그들이 직면한 다른 시급한 문제들로부터 주의를 돌리지 않아야 한다는 연구결과를 나타낸다(Baudron et al, 2019). 생물학적인 방제방법으로 기생봉의 사례가 있다(Ashley, 1983). 기생봉에 기생당한 열대거세미나방 6령 유충의 체중은 정상 유충과 비교하여 최대 97, 96, 70, 62% 감소하였다. 기생봉에 감염된 유충의 배설물이 적었고 두폭도 작았다. 기생은 유충 영기 기간을 증가시킴과 동시에 피해기간도 증가하였다. *Apanteles marginiventris*와 *Campoletis grioti*에 기생된 유충은 4령기에 사망하였고, *Eiphosoma vitticole*에 기생당한 유충은 5령에 사망하였다. *Chelonus insularis*에 기생당한 알은 4령(41%) 또는 5령(59%)에 사망하였다. *Apanteles marginiventris*에 기생된 유충은 체중, 배설물, 수명이 가장 나았으며, 두폭도 작았고 4령을 경과하지 못하였다(Ashley, 1983).

Ⅲ. 재료 및 방법

1. 제주 옥수수 포장에서 비래세대 및 후세대의 피해양상 특성

1-1. 옥수수 포장의 조성

열대거세미나방 피해실험을 수행하기 위하여 제주시 아라동 제주대학교 실습 농장에 소규모 옥수수 포장(30m x 13m)을 조성하였다(Fig. 1). 총 6가지 옥수수 품종(초당옥수수, 찰옥4호옥수수, 미백2호찰옥수수, 미흑찰옥수수, 오색옥수수, 알록이찰옥수수)을 재식하였다(품종별 면적 13m x 5m, 이랑사이 130cm, 포기사이 30~40cm), 열대거세미나방이 초기 비래하였을 때 생육단계가 각기 다른 기주들을 선택할 수 있도록 조성하기 위하여 모든 품종은 파종시기를 달리하여 두 차례 파종하였다.

첫 번째는 2020년 4월 21일 포트(50구)에 배양토(농우바이오, 상토2호)를 넣어 종자를 파종하고 육묘하였다. 5월 4일 포장에 이들 어린 묘(3엽기 초기)를 각 품종당 두 줄씩 이식하고 나머지 두 줄은 직접 종자를 파종하였다(5월 4일). 결과적으로 열대거세미나방 초기 감염이 확인된 6월 1일에는 각기 3~4엽기와 7~8엽기의 옥수수가 2줄 간격으로 혼식된 농장이 조성되었다.

1-2. 비래초기 피해조사

1-2-1. 피해 및 생존율 조사

옥수수를 포장에 이식한 다음부터 열대거세미나방 감염을 조사하였으며 첫 감염이 확인된 6월 1일 2~3령이 혼재한 상태에 있었다. 이 날 옥수수 발육단계 및 품종별 열대거세미나방의 섭식흔적이 나타난 옥수수를 파악하였다. 열대거세미나방 유충은 옥수수의 윤생체(잎집, whorl)의 내부로 파고들어가며 섭식하므로, 잎이 펼쳐질 때에는 잎 위에 가로 1열로 규칙적으로 배열된 원형 섭식흔이 나타난다(Fig. 2-3). 조명나방의 섭식피해는 피해부위 및 양상이 열대거세미나방과 유사하나 수술 형성기에 옥수수의 수술이 위치한 정단부로 파고들면서 잎 위에 불규

칙적인 원형 섭식흔을 남기기 때문에(Fig. 10) 열대거세미나방의 피해와 구분할 수 있었다. 이 조사자료를 이용하여 옥수수 품종 및 발육단계별 열대거세미나방 발생정도를 비교하였다.

첫 감염을 확인한 후 23일에 대부분의 유충이 번데기 상태가 되어 발육을 완료하였기 때문에 옥수수 각 식물체별 최종 피해정도를 파악하였다. 유충의 사망 시기를 역 추적하기 위하여 옥수수의 피해정도를 경미한 피해와 심각한 피해 두 가지 등급으로 구분하여 기록하였다. 열대거세미나방 피해가 4번째 잎 이내 범위에서 규칙적 원형 섭식흔으로 나타나는 경우를 경미한 피해로 취급하였다. 반면, 잎에 나타나는 피해가 경미한 피해 이상으로, 원형 섭식흔이 이어져 부정형이 되거나 수술에도 피해가 나타나는 경우는 심각한 피해로 간주하였다. 피해등급의 판정에 대한 자세한 방법은 Fig. 4-5에 제시하였다. 최종적으로 경미한 피해의 경우 전기 유충기(1~3령)까지 생존한 개체의 피해로 간주하였고, 심각한 피해는 후기 유충기(4~6령)까지 생존한 것으로 가정하였다.

경미한 피해로 판정된 옥수수 식물체 근처에서는 번데기가 발견되지 않았으며, 심각한 피해를 받은 옥수수의 경우 인근 토양에서 번데기가 발견되는 경우 번데기 단계까지 생존한 것으로 판단하였다. 예비조사 결과 번데기는 옥수수 줄기로부터 반경 20cm 이내, 토양깊이 7cm 내에서 발견되었다(Fig. 9). 따라서 번데기 조사는 옥수수 줄기를 중심으로 반경 20cm x 깊이 10cm 범위 토양을 대상으로 실시하였다.

1-2-2. 통계분석

옥수수 품종 및 발육단계(3~4엽기 vs. 7~8엽기)에 따른 초기 비래 개체군의 피해를 비교하기 위하여 유충에 감염된 옥수수의 빈도수 자료를 이용하여 χ^2 -검정을 실시하였다. 즉 발육단계(2)와 감염여부(2)에 따른 교차빈도분포를 바탕으로 검정하였다.

1-3. 비래 후세대에 의한 피해조사

1-3-1. 시험포장 조성

동일한 옥수수농장에서 비래 후세대에 의해 발생하는 피해를 구명하기 위하여 망실을 설치하고 조사하였다. 초기 비래로 유충의 정착이 확인된 6월 16일 농장 일부에 망실 6개를 설치하였다(Fig. 1). 망실은 길이 6m, 폭 2m, 높이 2m의 직육면체로 조성하고 600 mesh 망(실 굵기 20D; 1 테니어는 나일론 1g으로 9,000m의 실을 뽑아냈을 때 굵기를 나타냄)을 씌웠다. 각 망실에는 두 줄의 옥수수가 재식되었으며 망실 1, 4는 찰옥4호, 망실 3, 6은 알록이찰옥수수, 나머지 2곳은 두 품종이 혼식되어 있었다.

1-3-2. 유충의 분산특성 조사실험

첫 감염을 확인한 후 23일 조사시 유충 피해가 나타나지 않은 망실(Fig. 1)을 선정하여 산란된 유충의 확산 범위를 조사하는 데에 이용하였다(재식품종 알록이찰옥수수). 7월 10일에 난피에서 갓 부화한 유충 무리를 망실 내부의 2열 중 한쪽, 재식된 11주 중 7번째 주의 하부로부터 6번째 잎에 모두 접종하였다(n=150).

유충의 이동 경로를 파악하기 위하여 7월 11일, 13일, 15일, 18일, 19일, 21일, 23일, 25일, 26일에 육안 조사를 하였다. 유충에의 직접적인 외부 자극을 피하고 자 줄기와 옥수수 암술 내부를 제외한 외부 잎, 줄기를 조사하였다. 유충이 망실 외벽 천이나 망실 자재에 매달려 있는 경우 발견된 위치로부터 가까운 기주식물에 있는 것으로 취급하였다. 유충의 분산과 관련된 영기를 추정하기 위하여 온도 센서(HOBO MX2301, Onset Computer Corporation, MA, USA)를 설치하였으며, 적산온도를 추정하여 비교하였다(Supp. Table S1-S2). 유충이 존재하지 않고 탈피 흔적과 피해증상만 남아있는 경우는 번데기가 되기 위하여 토양으로 이동했거나 사망한 것으로 간주하였다.

접종한 유충들은 종령 성장을 마치면 옥수수 섭식을 중단하고 식물체에서 탈출하여 토양에서 용화하였다. 8월 3일에 해당 망실의 토양 깊이 10cm 이내에서 발견된 모든 번데기와 옥수수 위치를 직경 2cm의 원형 플라스틱으로 표기하여 파노라마 사진을 촬영하였다. 이 사진을 이미지 분석 프로그램(Adobe Photoshop

CS5, Adpobe Systems Incorporated)을 이용하여 각 식물체 중심으로부터 용이 발견된 거리 및 접중원으로 부터의 이동주수에 따른 분포도를 작성하였다.

1-3-3. 유충 영기 발달에 필요한 적산온도 추정

열대거세미나방 각 발육단계의 완료에 필요한 적산온도를 공통 발육영점온도를 적용하여 추정하였다. 선행연구에서 보고된 알, 유충(1령~6령), 번데기 등 각 발육단계의 발육영점온도 평균인 12.2℃를 공통발육영점온도로 사용하였다(Du Plessis et al., 2020). 기존 발육기간 자료(Du Plessis et al., 2020; Supp. Table S1)를 이용하여 각 발육단계 완료에 필요한 적산온도(K, thermal constant)는 다음의 식으로 계산하였다(Lin et al., 1954):

$$K = d_i (T_i - T_b)$$

여기서, T_i : 실험온도, d_i : i-번째 실험온도에서 평균발육기간, 그리고 T_b : 공통발육영점온도 12.2℃ 이다. 추정한 적산온도는 Supp. Table S2와 같았다. 이 적산온도 자료는 포장에서 각 유충 영기의 출현을 예측하는데 상용할 수 있다. 즉 적산온도가 95DD가 되면 3령이 완성되었을 나타내고 3.C로 나타낼 수 있다. 적산온도가 100DD인 경우는 4령이 된 상태에서 5DD가 추가됨으로 4.2령($5/29=0.2$)으로 나타낼 수 있다(Kim and Kim, 2020).

1-3-4. 자연발생 후세대에 의한 피해조사

피해가 확인된 망실 중 두 곳의 옥수수를 전수 채취하여 그 중 일부를 임의로 선택하여(n=35) 각 주당 암이삭 피해율을 조사하였다. 피해를 받은 옥수수의 경우 열대거세미나방의 개체 밀도와 침입 가해부위를 수염, 옥수수 상, 중, 하부로 구분하여 기록하였다(Fig. 6-8, 11). 옥수수 종자에서 피해정도는 사진촬영 후 피해면적을 산출하여 비율(%)을 계산하였다. 열대거세미나방 유충이 용화를 위해 빠져나가거나 도중 사망하는 경우도 있으므로 해당 해충이 발견되지 않아 가해종을 확인하기 어려운 경우 나타난 피해증상을 기준으로 열대거세미나방과 조명나방에 의한 피해를 구분하여 기록하였다.

2. 기주식물 전환이 열대거세미나방 발육 및 산란에 미치는 영향

2-1. 실험곤충의 사육

실험에 이용한 열대거세미나방은 2020년 5월 28일부터 6월 10일 사이 제주지역(한림 및 아라동)에서 유충(2~3령)을 채집하였다(F1 세대, 즉 비래성충 F0의 자손세대). 이 집단을 바탕으로 다양한 기주식물을 제공하여 5세대까지 사육하면서 열대거세미나방 유충발육 및 산란을 평가하였다(Fig. 12). 실험에 사용한 계통은 분석결과 유전적으로 옥수수형에 속했다(Lee et al., 2020).

옥수수 잎을 먹이로 유충을 사육하였으며, 옥수수는 24홀 연결포트(28 X 29 X 12 cm)를 이용하여 실내에서 직접 재배하였다. 포트 각 홀에 6cm 높이로 상토(상토 2호, 농우바이오)를 채우고 3cm 깊이로 종자(초당옥수수)를 파종하였다. 사육 조건은 온도 $24.0 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$, 광 16L:8D, 상대습도 $60.0 \pm 5.0\%$ 이었다(F2~F5세대 동일). 매 4일 간격으로 옥수수 종자를 파종하였으며 파종량은 유충의 수에 따른 필요에 따라 증감하였다. 옥수수 묘가 3~4엽이 되었을 때 유충의 먹이로 제공하였다.

동족 포식을 방지하기 위하여 페트리디쉬(직경 90 mm, 높이 15 mm)를 사용하여 개체 사육하였다. 페트리디쉬 바닥에 거름종이(지름 90mm 규격)를 깔고 물을 분무하여 수분을 유지하였다. 유충의 먹이는 2일 간격으로 새로운 잎으로 충분히 보충하였다. 유충이 6령이 되었을 때 번데기(용)화가 될 수 있도록 곤충사육용기(직경 100 mm, 높이 40 mm)로 옮기고, 페이퍼 타올을 충분히 깔아 주었다.

우화한 성충은 암수 한 쌍을 산란상자(아크릴 상자, 15 X 15 X 15cm)의 바닥과 문을 제외한 안쪽 벽 모두에 유산지(15 X 15 cm)를 붙여 성충이 산란할 수 있는 환경을 만들어 주었다. 성충의 먹이는 작은 페트리-디쉬(직경 5 cm, 높이 2 cm)에 설탕물(10%)을 적신 페이퍼 타올을 제공하였으며, 1일 간격으로 교체하였다. 암컷 성충보다 수컷 성충이 먼저 사망하게 되면 다른 수컷 성충을 넣어주었다.

이렇게 얻은 알(F2 세대)에서 부화한 유충을 무작위로 선택하여 일련의 발육실험을 실시하였다(Fig 12).

2-2. F2세대 성충의 산란실험 : 2020년 08월 08일 ~ 08월 27일

F2-세대 부화한 유충 150마리를 임의로 선택하여 야외 망실에서 재배중인 옥수수(품종 알록이찰옥수수)에 접종하여 얻은 번데기를 이용하여 성충의 산란 실험을 실시하였다. 망실은 길이 6m, 폭 2m, 높이 2m의 직육면체로 프레임을 조성하고 600 mesh 망을 씌워서 제작하였다. 망실 내에는 두 줄의 옥수수를 재식하였다(총 22주; 이랑사이 130cm, 포기사이 30~40cm). 2020년 5월 4일 어린 묘(3엽기 초기)를 정식하였다.

2020년 7월 10일에 부화유충을 접종하였으며 8월 10일 토양에서 번데기를 수거하였다. 우화한 성충 18쌍을 산란용기(위와 동일하게 준비)에 각각 옮겨서 산란기간, 수명 및 산란수를 조사하였다. 산란수는 산란용기의 벽에 부착한 유산지(15 X 15 cm)를 24시간 간격으로 교체하면서 조사하였다. 수집한 알(난괴)은 같은 온도에서 보관하면서 부화기간과 알의 부화여부를 조사하였다. 추가적으로 7일이 경과하여도 부패로 인하여 깨어나지 못한 경우에는 냉장 보관하여 부화한 유충과 난각 내에 머리가 형성된 것들을 세어 부화율로 취급하였다. 종종 유산지를 부착하지 않은 바닥이나 문에 산란된 알은 총산란수에는 포함되었으나 부화율 조사에서는 제외하였다. 산란을 하지 않은 개체나 초기 사망한 암컷은 분석에서 제외하였다.

2-3. 기주식물에 따른 F3세대의 발육 : 2020년 08월 29일 ~ 10월 12일

2-3-1. 유충발육 실험

옥수수로 사육한 개체(F2)에서 얻은 난괴(F3 세대) 중에서 무작위로 3개의 난괴를 선택하여 실험에 필요한 유충을 확보하였다. 기주식물로 옥수수(*Zea mays* L., 'Chodang'), 기장(*Panicum miliaceum* L.), 수단그라스(*sorghum bicolor* ssp. *drummondii*)에 대한 발육을 평가하였다. 각 기주식물로 부화유충을 옮길 때 최대한 유충의 상태가 균일하도록 하기 위하여 3개 난괴에서 균등하게 유충을 선택하여 분배하였다. 부화한지 24h 이내의 유충을 한 마리씩 페트리디쉬(직경 90 mm, 높이 15 mm) 사육용기로 옮겨서 실험곤충의 사육과 동일한 방법으로 개체 사육하였다. 기주식물별 12개체의 유충을 실험에 이용하였다. 기장과 수단그라스

의 재배는 옥수수과 동일한 방법으로 실시하였으며, 모두 3~4엽기의 잎을 먹이로 제공하였다. 먹이는 2일 간격으로 교체하였으며, 유충이 종령에 도달되었을 때 곤충사육용기(직경 100 mm, 높이 40 mm)로 옮겨서 번데기(용)화를 유도하였다(영기구분 미실시). 유충이 번데기방(용방)을 형성하기 직전까지를 유충기간으로 간주하였다. 유충이 용방을 형성하고 7일 후에 정밀저울(규격 0.001g)을 이용하여 번데기 무게를 측정하였다. 이 때 번데기의 암수를 구분하여 기록하였다. 생식기와 항문에 위치한 두 점이 서로 열려있을 경우 암컷, 두 점이 선으로 막혀있으면 수컷으로 구분하였다(Sharanabasappa et al, 2018). 성충으로 우화여부를 매일 조사하였으며 성충으로 우화한 전날까지 번데기 기간으로 간주하였다.

2-3-2. 성충산란 실험

각 기주식물별 우화한 성충은 암수 한 쌍을 산란용기(아크릴 상자, 15 X 15 X 15cm)로 옮겨서 산란수를 조사하였고 F2 실험과 동일하게 준비하였다. 동일한 날에 암수 한 쌍을 조합할 수 없는 경우는 먼저 우화한 성충을 산란용기로 옮기고 그 후에 늦게 우화한 다른 성의 성충을 넣어주었다. 조사방법 및 관리는 F2 산란 실험과 동일하게 실시하였다.

2-4. F4세대의 발육 : 2020년 10월 13일 ~ 11월 25일

F3-세대 실험의 수단그라스에서 얻은 난괴 중에서 무작위로 3개의 난괴를 선택하여 실험에 필요한 유충을 확보하였다. 따라서 수단에서 기주식물을 전환하여 옥수수(*Zea mays* L., 'Chodang'), 기장(*Panicum miliaceum* L.), 수단그라스(*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*)에 대한 평가가 수행되었다. 모든 실험은 앞의 실험과 동일하게 수행하였다. 단 유충의 발육은 탈피각을 기준으로 영기별 구분하여 조사하였다. 기주식물별 30개체의 유충을 실험에 이용하였으며, 우화한 성충을 산란 실험에 사용하였다.

2-5. F5세대의 발육 : 2020년 11월 22일 ~ 2021년 1월 12일

F4-세대 실험의 기장에서 얻은 난괴 중에서 무작위로 4개의 난괴를 선택하여 실험하였다. 옥수수(*Zea mays* L., 'Chodang'), 기장(*Panicum miliaceum* L.), 호밀(Rye)을 먹이로 실험하였다. 또한 수단에서 얻은 난괴를 이용하여 수단그라스(*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*)에서 발육실험을 하였다. 모든 실험은 앞의 실험과 동일하게 수행하였고 유충의 발육은 탈피각을 기준으로 영기별 구분하여 조사하였다. 기주식물별 30개체의 유충을 실험에 이용하였으며, 우화한 성충을 산란실험에 사용하였다. 다만, 산란실험에서 암컷이 기주식물에 따라 최대 4일 정도 일찍 우화하는 경향이 있었으므로 수컷이 늦게 투입되었다.

2-6. 분석방법

기주에 따른 영기별 발육기간, 산란수, 암컷 성충 수명 및 부화율의 분석은 온도와 기주별 발육기간, 번데기 무게, 총 산란수 및 암컷 성충 수명, 각종 통계량 분석에 분산분석(ANOVA)을 실시하였다. 평균간 비교는 Turkey 검정을 시행하였다. 분산분석(ANOVA)을 시행할 때 반복수가 균등하지 않았으므로 SAS 일반화모형(GLM, generalized linear model)을 적용하였다(SAS Institute. 2013).

3. 온도별 산란실험

3-1. 실험곤충의 사육

실험에 이용한 열대거세미나방은 전북도원에서 번데기(용)_F0 상태로 제공받은 것을 16L:8D, $24.7 \pm 1.89^{\circ}\text{C}$, R, RH 57.8 ± 21.53 조건으로 우화시켜 사육하였다. 우화시킨 성충들은 대형 직사각형 아크릴 사육용기(가로 110cm, 세로 70cm, 높이 55cm)에 넣어 공동 사육하였다. 성충의 먹이로 원기둥 아크릴 용기(직경 4cm, 높이 9cm)에 설탕물(10%)을 적신 페이퍼 타올을 제공하였다(3일 간격 교체). 암컷이 알을 낳는 장소를 제공하기 위하여 14본의 옥수수(*Zea mays* L., 'Chodang')를 넣어주었고, 천 조각(가로 15cm x 높이 30 cm)을 메달아 주었다. 사육케이지 내부의 습도를 조절하기 위하여 바닥면에 물을 적신 페이퍼 타올을 깔고, 소형 증전식 가습기를 작동하였다(지속시간 : 5h, 1일 간격 작동). 산란한 난괴들 중 무

작위로 25~35개의 난괴를 선정하였고, 난괴 하나당 유충 5~10마리를 무작위로 선정하여 사육하였다. 유충의 사육방법은 실험곤충의 사육과 동일한 방법을 사용하였으며 옥수수(*Zea mays* L., 'Chodang')를 먹이로 주었다. 추가적으로 F2세대 성충과 일부 열대거세미나방 트랩에서 포획된 비래 개체군(수컷)을 교미하여 얻은 난괴들을 위와 같은 방법으로 선정하여 실험에 사용하였다.

3-2. 1차 온도별 산란실험 : 2021. 06월 04일 ~ 06월 21일

우화한 성충F3 한 쌍이 같은 날 우화하였을 때 날개를 자르고 곤충사육용기(직경 100 mm, 높이 40 mm)에 넣어 알을 낳도록 하였다(1쌍). 곤충사육용기의 안쪽으로 유산지를 감싸고, 천장을 유산지로 덮어 성충이 산란하도록 하였다. 성충의 먹이는 작은 용기(직경 2cm, 높이 2cm)에 설탕물(10%)을 적신 페이퍼 타올을 제공하였으며, 1일 간격으로 교체하였다. 한 쌍이 이루어진 곤충사육용기를 각각 향온기(20, 28, 32°C; 16L:8D)에 넣어 산란실험을 하였다. 향온기 내부의 습도를 유지시키기 위하여 곤충사육용기(직경 100 mm, 높이 40 mm)에 물을 채워 각각 1개씩 넣어주었다. 향온기 온도는 온도센서(HOBO MX2301, Onset Computer Corporation, MA, USA)를 이용하여 일정하게 유지되는지 24시간 간격으로 확인하였다. 산란을 하지 않은 암컷과 초기에 사망한 개체는 분석에서 제외하였다.

3-3. 2차 온도별 산란실험 : 2021. 07월 14일 ~ 08월 28일

F3세대에서 얻은 난괴를 위와 같은 방법으로 우화한 성충F4를 이용하여 각각 향온기(16, 20, 28, 32°C; 16L:8D)에서 1차 온도별 산란실험과 동일하게 실시하였다.

3-4. 분석방법

온도별 발육기간, 산란전기간, 총산란수 및 암컷 성충 수명, 각종 통계량 분석에 분산분석(ANOVA)을 실시하였다. 평균간 비교는 Turkey 검정을 시행하였다. 분산분석(ANOVA)을 시행할 때 반복수가 균등하지 않았으므로 SAS 일반화모형(GLM, generalized linear model)을 적용하였다(SAS Institute., 2013). 모형을 작성하여 분석할 때 위에서 실험한 24°C의 데이터를 추가적으로 사용하여 모형을 작성

하였다. 매개변수 값은 Sigmaplot 프로그램을 이용하여 추정하였으며, 이하 모든 수식의 매개변수도 이 프로그램을 이용하였다.

3-4-1. 산란모형 추정

곤충의 산란모형(생식모형)의 작성은 기존 알려진 기법을 적용하였다(Curry and Feldman, 1987; Kim and Lee, 2003a). 즉 온도별 총산란수, 연령별 산란율, 연령별 생존율 등 3개의 단위모형으로 구성하였다. 본 연구에서는 열대거세미나방 성충 수명(산란전기간 + 산란기간 + 산란후기간)의 역수 값을 성충발육율(성충수명 완료율)로 취급하여 성충의 생리적 연령 추정에 이용하였다(Kim et al., 2001).

3-4-3. 생리적 연령

성충수명완료는 온도(T)와 성충 발육율($1/\text{성충수명}$, $r(T)$) 간 관계를 Curry and Feldman(1987)이 개선시켜 변형한 Eyring 모형(Eyring, 1935; 식1)에 적합시켜 이용하였다.

$$r(T) = \alpha \cdot T \cdot \exp(-\beta/T) \quad \text{--- 식 1}$$

여기서 α , β 는 추정해야 할 매개변수이며, 이 식을 이용하여 성충의 생리적 연령 (P_x)을 다음과 같이 계산하였다.

$$P_x = \int_0^n r(T_i) \approx \sum_{i=0}^n r(T_i) \quad \text{--- 식 2}$$

여기서 P_x : n 번째 일(발육기간)에서 생리적 연령, $r(T_i)$: i 번째일 온도에서 성충 발육율을 나타낸다.

3-4-2. 온도별 총산란수 모형

온도별 총산란수 모형은 온도에 따른 암컷 성충이 평생(수명기간) 동안 낳을 수 있는 총 알 수의 분포를 나타낸다(temperature-dependent total fecundity). 기존 다른 곤충류 산란모형에 사용하여 효과적으로 이용된 경험적 수식(식3)을 이용하였다(Kim and Lee 2003a, 2003b).

$$E(T) = a \cdot \exp \left[1 + \frac{b-T}{k} - \exp \left(\frac{b-T}{k} \right) \right] \quad \text{--- 식 3}$$

여기서 $E(T)$ 는 T 온도에서 총산란수를 나타내고 매개변수 $a =$ 최대 산란수, $b =$ 최대 산란수를 보이는 온도가 되며, $c =$ 총산란수 곡선의 분포를 조절하는 매개변수를 나타낸다.

3-4-3. 연령별산란율 모형

연령별 누적산란율(age-specific oviposition rate)은 암컷 성충이 평생(수명기간) 동안 총 산란능력(산란수) 중에서 어느 특정 연령시기까지 산란하는 알 수의 누적비율을 의미한다. 본 연구에서는 식4와 동일한 2개의 매개변수로 구성된 Weibull 함수(Wagner et al., 1984)를 이용하였으며, 매개변수의 표기법을 구분하기 위하여 식5로 표시하였다. 여기서 $F(px)$ 는 어느 발육단계의 생리적 연령 px 에서 발육을 완료하는 개체수들의 누적 비율이며, a 와 b 는 매개변수이다.

$$F(px) = 1 - \exp(-[px/a]^b) \quad \text{--- 식 4}$$

$$p(Px) = 1 - \exp(-[Px/\rho]^\eta) \quad \text{--- 식 5}$$

여기서 ρ, η 는 추정해야 할 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령(Px , 식2)으로 변환시키고 이에 대응하는 연령별 누적산란율($p(Px)$)을 계산하여 수식(모형)의 매개변수 값을 추정하였다.

3-4-4. 연령별생존율 모형

연령별 누적생존율(age-specific survival rate)은 갖 우화한 어떤 성충집단이 시간이 경과하여 어느 연령에 도달했을 때 살아있는 개체수의 비율이다. 본 연구에서 시그모이드 모형을 이용하였다(Kim and Lee, 2003a; 식6).

$$s(Px) = \frac{1}{1 + \exp[(\gamma - px)/\delta]} \quad \text{--- 식 6}$$

여기서 $s(Px) =$ 생리적 연령 Px 에서 생존율, $\gamma = 50\%$ 생존율에 대응하는 생리적 연령, $\delta =$ 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령(Px , 식2)으로 변환시키고 이에 대응하는 연령별 생존율($s(Px)$) 값을 이용하여 수식(모형)의 매개변수 값을 추정하였다.

3-4-5. 비선형 발육모델

열대거세미나방 성충의 온도와 발육율 간의 관계를 비선형발육 모형인 Lactin 1(Lactin et. al, 1995) 모형을 사용하여 추정하였다.

$$r(T) = \exp^{\rho T} - \exp^{\rho T_{max} - (T_{max} - T)/\Delta}$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 T 에서 성충의 발육율이며, T_{max} 는 추정된 상한치사 온도, ΔT 는 "온도 분해"가 최우선시되기 시작하는 온도 범위, 즉 "열분해"가 일어나서 생장을 하지 못하게 되는 온도이고 ρ 는 주요 효소에 의해 촉매되는 생화학적 반응의 복합적인 값이다(Logan et al., 1976; Damos and Savopoulou-Soultani, 2008).

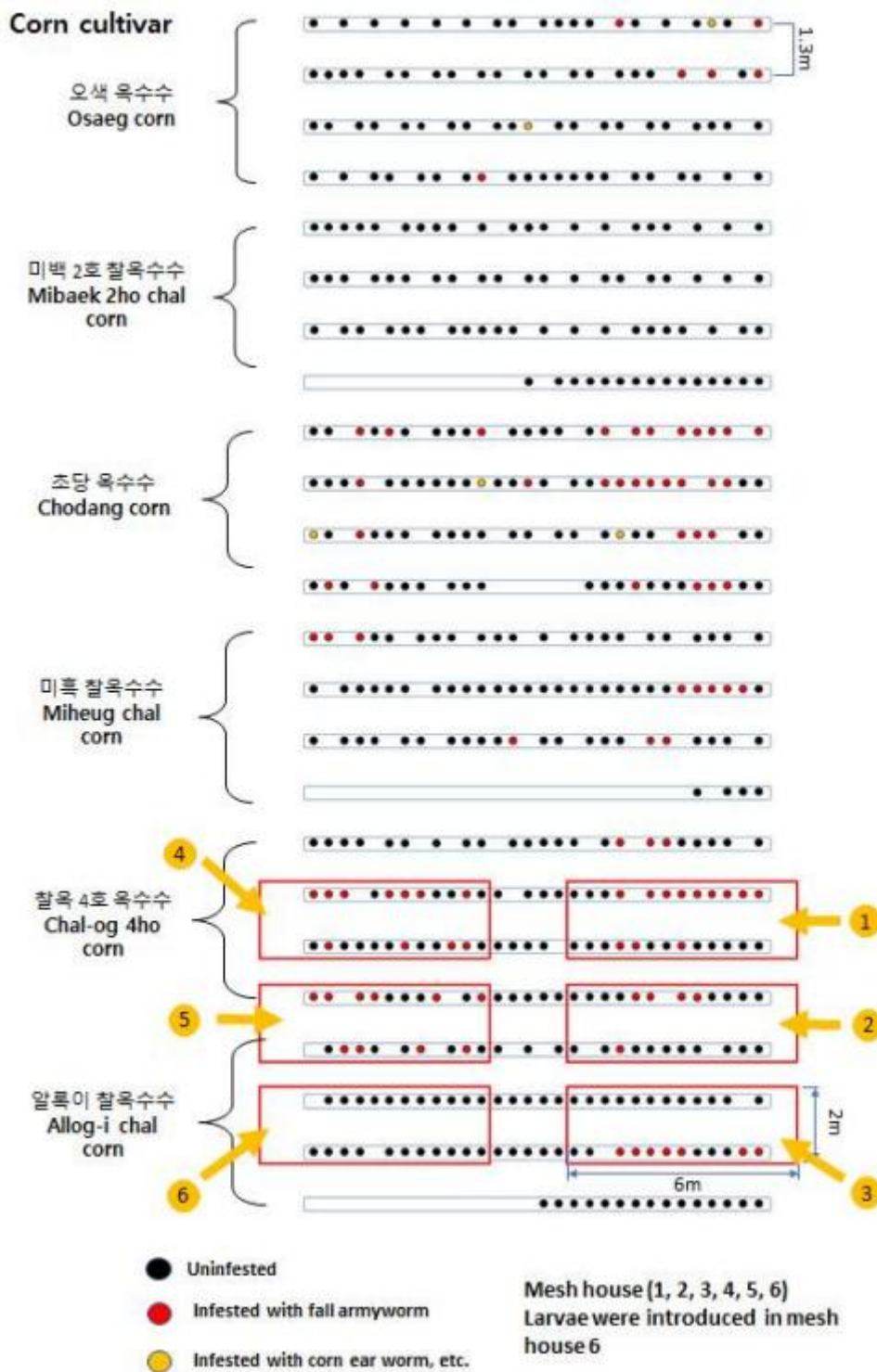


Fig. 1. Layout of corn cultivars and corn plants infested with fall armyworms in the experimental field. This reduced map was based on the actual field size.



Fig. 2. A typical light damage symptom on corn leaves caused by young small larvae of *Spodoptera frugiperda*. A = Chodang cultivar and B = Allog-ichal cultivar.



Fig. 3. A typical severe damage symptom on corn leaves caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*. A = Miheu (chal) cultivar, B = Chal-og 4ho cultivar, and C = Chodang cultivar.



Fig. 4. A typical damage symptom on corn whorl (Miheu chal corn) caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*.



Fig. 5. A typical damage symptom on corn tassel (Chodang corn) caused by large larvae of *Spodoptera frugiperda*. A, B & C = Chopped tassel, and D & E = larva on tassel (D) and penetration holes on leaves embracing tassel (E).



Fig. 6. Symptoms on corn ear (Chodang corn) by large larvae of *Spodoptera frugiperda* in early migrant generation. Frass on penetration hole in the top part of ear (A) and penetration hole on the husk of ear (B).



Fig. 7. Symptoms on the top of corn ear (Chal-og 4ho corn) by large larvae of *Spodoptera frugiperda* in the subsequent generation after early migrant. A large penetration hole on the top part of ear (A) and damaged kernels the inside (B).

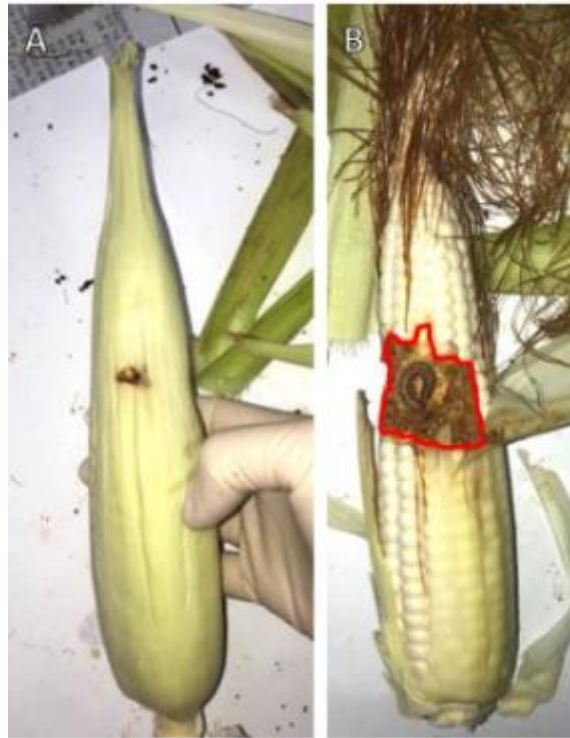


Fig. 8. Symptoms on the middle of corn ear (Chal-og 4ho corn) by large larvae of *Spodoptera frugiperda* in the subsequent generation after early migrant. A large penetration hole on the middle part of ear (A) and damaged kernels the inside (B).



Fig. 9. Pupae of *Spodoptera frugiperda* in the root zone of corn plants.

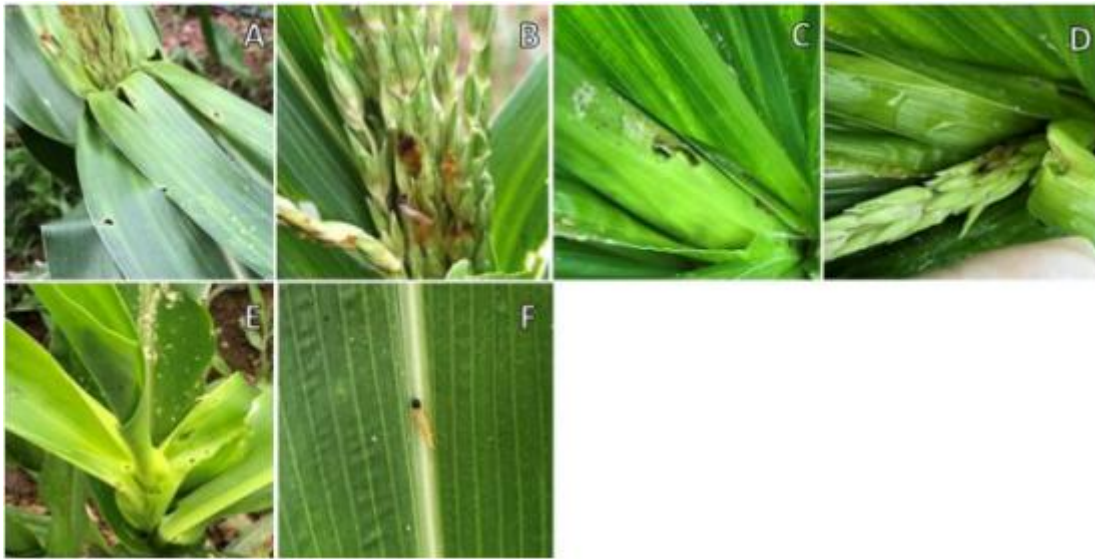


Fig. 10. The larvae of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée), on various parts of corn. A-D = Miheug chal cultivar, E-F = Chal-og cultivar.



Fig. 11. The pupa of Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée), found between ear husks in the bottom of ear.

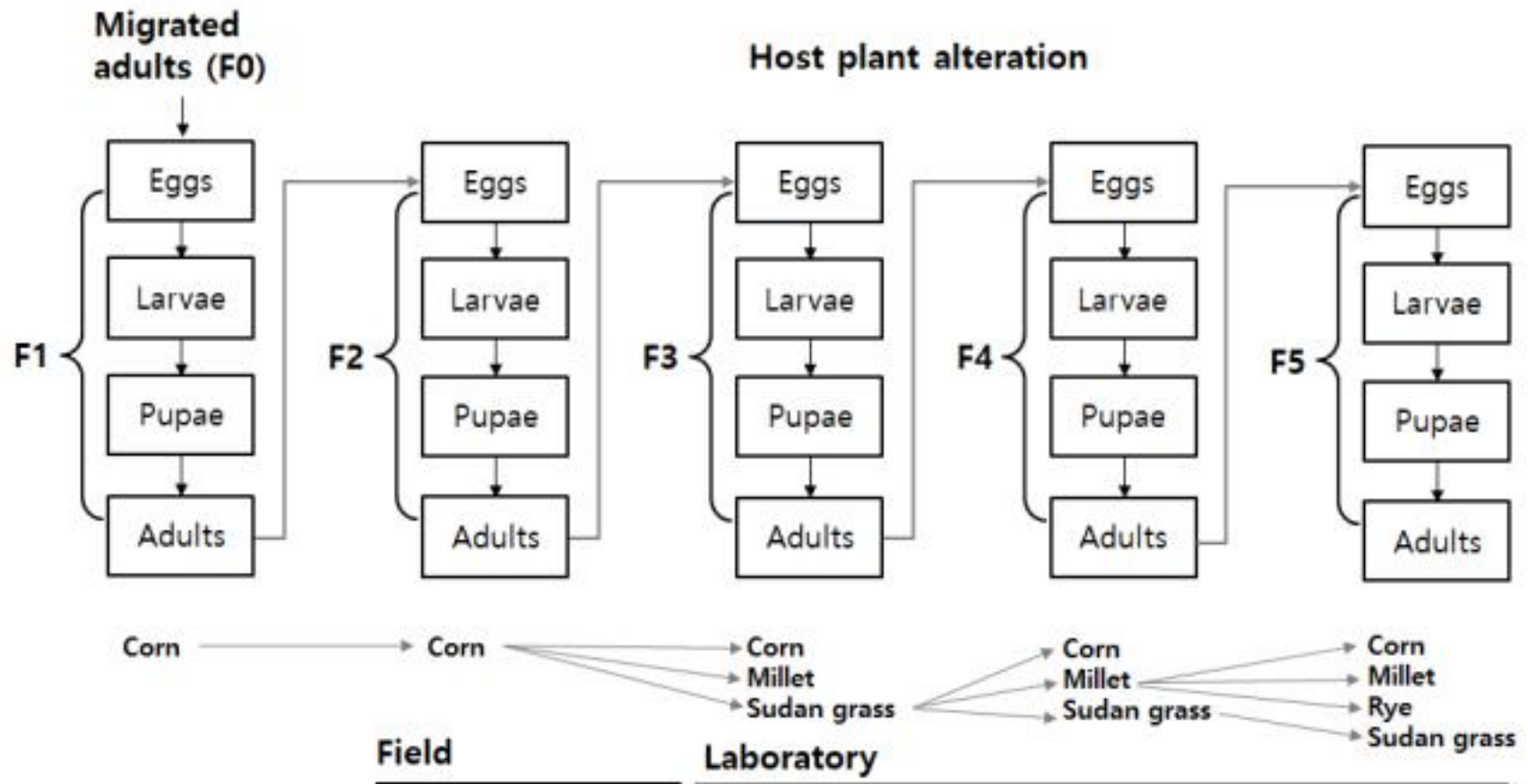


Fig. 12. Host plants provided to *Spodoptera frugiperda* by generation after migration.

IV. 결 과

1. 제주 옥수수 포장에서 비래세대 및 후세대의 피해양상 특성

1-1. 비래세대에 의한 피해특성

비래 초기 세대 열대거세미나방에 의한 옥수수 품종별 피해주율은 적게는 4.3 ~ 33.0%로 다양하였으며 전체 평균은 13.2% 이었다(Table 1). 피해율이 가장 높았던 초당(94주 중 31주 감염)과 두 번째인 찰옥4호(99주 중 15주 감염) 간 피해율의 차이가 있는지 빈도 분석결과 통계적으로 유의하게 차이가 있었다($\chi^2 = 7.49$; $df = 1$; $P < 0.01$). 옥수수 생육단계별(3~4엽기와 7~8엽기) 피해율은 오색($\chi^2 = 4.77$; $df = 1$; $P < 0.05$), 초당($\chi^2 = 5.50$; $df = 1$; $P < 0.05$), 찰옥4호($\chi^2 = 25.82$; $df = 1$; $P < 0.01$)와 같이 품종과 상관없이 7~8엽기 통계적으로 유의하게 높았다($\chi^2 = 10.48$; $df = 1$; $P < 0.01$).

열대거세미나방 유충이 발견된 옥수수를 추적 조사하여 피해도와 유충이 생존해 있는 옥수수 주의 비율을 추정한 결과는 Table 2와 같다. 총 조사주수 393주 중 140주에서 피해가 확인되어 피해주율은 35.6% 이었다. 초당옥수수의 피해주율은 60.0%로 가장 높았으며, 미백2호는 22.4%로 시험 품종 중 가장 낮은 피해주율을 보였다. 초기 정착한 140주에서 어린 유충기 모두 사망한 옥수수의 비율(피해 “경” 기준)은 42.9%, 후기 유충기 사망한 비율은 37.9%로 추정되었다. 최종 발견된 번데기를 기준으로 추정했을 때 까지 초기 정착한 유충 개체군이 번데기 까지 완료된 옥수수의 비율은 19.3%가 되었다.

1-2. 비래 후세대에 의한 피해특성

갓 부화한 유충 150마리를 망실 내 옥수수 1주에 접종하고 분산과정을 조사한 결과, 열대거세미나방 유충은 이랑(재식거리 약 30~40cm)을 따라 분산 이동하는 특성을 보였다. 약 130cm 떨어진 인접 이랑에는 전혀 발견되지 않았다. 2령 유충(적산온도를 이용하여 추정)에서 가장 많은 확산이 일어났으며, 4령으로 추정되는 시기에는 망실내 한 열의 11주 모두에서 유충이 발견되었다(Fig. 13, 19 July).

5령 후기에는 유충이 발견되지 않는 옥수수의 비율이 증가하기 시작하였다.

토양 속에서 총 34개의 번데기가 발견되어 집중한 부화유충의 22.7%가 생존한 것으로 나타났으며, 옥수수 1주당 평균 3.1개의 번데기가 발견되었다. 망실내에서 번데기가 발견된 위치로부터 옥수수까지의 최단거리의 평균은 16.6cm 이었으며, Fig. 14와 같은 분포를 나타냈다. 반경 20cm 이내에 약 68%의 번데기가 발견되었으며, 가장 멀리서 발견된 것은 32cm 이었다.

망실내에서 후세대를 자연 발생시킨 후 조사한 암이삭 피해는 Table 3과 Fig. 14와 같다. 전체 표본 중 80%의 암이삭이 열대거세미나방에 의한 피해를 받았으며(Table 3), 암이삭 수염을 가해하는 경우 종자에 피해가 나타나지 않았기 때문에 실제 종실 피해율은 60%가 되었다. 옥수수 식물체 상단부(Top) 피해율이 가장 높았으며(Fig. 15), 최대 4마리의 유충이 발견되었다. 옥수수 종실에 피해를 받은 면적은 평균 9.4%가 되었다.

2. 세대에 따른 기주식물별 발육 및 산란 실험

2-1. F2 세대 성충의 산란실험 : 2020년 08월 08일 ~ 08월 27일

열대거세미나방 비래(후) 2세대 유충을 야외 옥수수에 집중하여 얻은 번데기에서 우화한 성충의 산란전기간, 수명 및 산란수는 Table 4와 같았다. 암컷의 산란 전 기간은 6.4일, 수명 12.4일, 총산란수 1203.6개이었다. 알의 부화율은 70% 이었다.

2-2. 기주식물에 따른 F3세대 발육 : 2020년 08월 29일 ~ 10월 12일

실내($24 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 64~67%)조건에서 초당옥수수를 섭식한 유충이 성충이 되어 낳은 난괴를 부화시켜 다른 각 기주식물(수단그라스, 기장, 옥수수)별로 먹이를 제공한 결과는 Table 5와 같았다. 기주식물에 따라서 유충의 발육기간은 통계적으로 차이가 있었으며($df = 2, 31; F = 11.62; P = 0.0002$), 다른 기주식물과 비교하여 옥수수에서 짧았다. 옥수수를 섭식한 유충이 수단그라스와 기장을 섭식한 유충보다 발육이 더 빨랐다. 모든 기주식물에서 번데기의 발육기간은 통계적으로 유의한 차이는 없었다($df = 2, 30; F = 1.82; P = 0.1801$). 하지만 번데기의 무게에서 각 기주마다 통계적으로 유의하게 차이가 있었다($df = 2, 30; F = 27.03; P < 0.0001$). 수단그라스와 기장을 섭식한 경우 암컷의 비율이 높았으며 옥수수를 섭식한 경우에는 수컷의 비율이 더 높았다.

각 기주별로 섭식한 유충을 성충으로 우화시켜 교미를 시키고 산란실험을 진행하여 Table 6에 나타내었다. 모든 기주에서 암컷의 수명, 총산란수, 산란 전 기간, 부화율은 통계적으로 유의한 차이는 없었다($df = 2, 11; F = 2.11; P = 0.1675$, $df = 2, 11; F = 1.69; P = 0.2297$, $df = 2, 11; F = 3.5; P = 0.0666$, $df = 2, 6; F = 0.0700; P = 0.9362$).

2-3. F4세대의 발육 : 2020년 10월 13일 ~ 11월 25일

수단그라스를 섭취한 성충으로부터 얻은 난괴로 진행한 발육실험 결과는 Table 7에 나타내었다. 유충의 전체 발육기간에서 옥수수를 섭취한 개체군이 가장 발육이 빨랐으며($df = 2, 70; F = 50.12; P < 0.001$), 수단그라스와 기장에서 발육기간은 통계적으로 차이가 없었다. 수단그라스를 섭취한 개체군들의 대부분이 7령 단계를 경과하였고, 옥수수의 경우는 1개체가 7령을 경과하였으며, 기장의 경우는 6령에서 모두 용방을 형성하였다. 암수를 구분한 번데기 발육의 경우 암컷과 수컷 모두 기장을 섭취한 개체군을 제외하고 통계적으로 차이가 나타나지 않았다($df = 2, 24; F = 5.95; P = 0.0080, df = 2, 37; F = 5.03; P = 0.0117$). 암수 구분 없이 번데기 발육의 경우 기주식물에 따라 통계적으로 차이가 있었으며($df = 2, 64; F = 5.82; P = 0.0048$), 옥수수는 수단그라스와 기장에서 발육기간의 차이가 없었지만 수단과 기장은 서로 차이가 있었다. 번데기의 무게는 기주간 통계적으로 유의한 차이가 나타났다($df = 2, 67; F = 80.63; P < 0.001$).

실내 조건($24 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 42~ 58%, 16L:8D) 에서 시행된 기주별 산란실험을 나타낸 Table 8를 보았을 때 산란전기간과 암컷의 수명, 총산란수와 부화율 모든 부분에서 통계적으로 유의한 차이는 없었다(산란전기간 : $df = 2, 21; F = 2.48; P = 0.108$, 암컷 수명 : $df = 2, 21; F = 3.33; P = 0.0556$, 총산란 수 : $df = 2, 21; F = 0.34; P = 0.7189$). 옥수수를 섭취한 개체군은 암컷의 비율이 매우 낮았던 반면에 수단그라스와 기장은 암컷의 비율이 절반이었다.

2-4. F5세대의 발육 : 2020년 11월 22일 ~ 2021년 01월 12일

기장을 섭식한 성충과 수단그라스로부터 얻은 난괴로 진행한 발육실험 결과는 Table 9에 나타내었다. 유충의 전체 발육기간은 호밀을 섭식한 개체군이 가장 짧았으며($df = 3, 99; F = 5.89; P > 0.001$), 호밀을 제외한 다른 기주식물에서 발육기간은 유의하게 다르지 않았다. 옥수수를 섭식한 개체군에서 3마리가 7령을 경과하였으며 수단을 섭식한 개체군에선 1마리가 7령에 도달하였다. 기장과 호밀을 섭식한 개체군은 모두 6령에서 용방을 형성하였다. 암수를 구분한 번데기 발육의 경우 옥수수를 섭식한 개체군이 발육이 가장 빨랐으며($df = 3, 40; F = 2.55; P = 0.0694, df = 3, 44; F = 7.63; P = 0.0003$), 옥수수를 제외하고 모든 암컷과 수컷은 통계적으로 차이가 나타나지 않았다. 암수를 구분하지 않은 번데기 발육의 경우 수단그라스를 섭식한 개체군이 옥수수를 섭식한 개체군보다 더 빠르게 진행되었으며($df = 3, 88; F = 5.26; P = 0.0022$), 기장과 호밀을 섭식한 개체군들은 차이가 나타나지 않았다.

실내 조건($24 \pm 1^\circ\text{C}$, RH 35~ 40%, 16L:8D) 에서 시행된 기주별 산란실험을 나타낸 Table 10을 보았을 때 기장을 섭식한 개체군이 수명이 가장 길었고, 옥수수를 섭식한 개체군이 수명이 가장 짧았다($df = 3, 31; F = 3.28; P = 0.0338$). 반면 총산란수의 경우 옥수수를 섭식한 개체군이 산란수가 가장 많았고, 기장을 섭식한 개체군이 가장 적었다($df = 3, 31; F = 4.42; P = 0.0107$). 암컷의 수명과 총산란수에서 수단과 호밀을 섭식한 개체군은 기장과 옥수수를 섭식한 개체군과 통계적으로 유의한 차이가 나타나지 않았다. 부화율은 각각의 기주식물을 섭식한 개체군들이 통계적으로 유의하게 다르지 않았다. 산란전기간의 경우 전체적으로 섭식한 기주식물의 종류에 따라 통계적으로 유의하게 다르게 나타났다($df = 3, 31; F = 6.8; P = 0.0012$). 산란전기간은 기장이 가장 길었으며 기장과 호밀을 섭식한 개체군 간에는 통계적으로 유의한 차이가 나타나지 않았다. 수단과 호밀을 섭식한 개체군의 경우 수컷이 더 많았고, 옥수수를 섭식한 개체군은 암컷과 수컷의 비율이 동일하였으며, 기장을 섭식한 개체군은 암컷보다 수컷의 비율이 높았다.

3. 온도별 산란실험

3-1. 1차 온도별 산란실험 : 2021년 06월 04일 ~ 06월 21일

20℃, 28℃, 32℃에서 진행한 산란실험의 결과는 Table 11과 같았다. 32℃에서 진행한 개체군들이 28℃에서 진행한 개체군에 비하여 산란전기간이 가장 길었다($df = 2, 24; F = 6.46; P > 0.0057$). 총산란수는 모든 온도에서 통계적으로 유의한 차이는 없었다($df = 2, 24; F = 2.43; P = 0.1097$). 암컷의 수명은 20℃ 개체군이 가장 오래 생존하였으며, 28℃와 32℃는 통계적으로 다르지 않았다($df = 2, 24; F = 21.51; P < 0.001$).

3-2. 2차 온도별 산란실험 : 2021년 07월 14일 ~ 08월 28일

16℃, 20℃, 28℃, 32℃에서 진행한 산란실험의 결과는 Table 12에 나타내었다. 산란전기간은 온도에 따라 유의하게 차이가 있었으며($df = 3, 30; F = 7.38; P = 0.0008$), 16℃에서 가장 길었고, 20~32℃에서 차이가 없었다. 총산란수는 1656.0개로 20℃에서 가장 많았으며($df = 3, 30; F = 3.55; P = 0.026$), 16℃에서 가장 적은 수치를 나타내었다. 28℃와 32℃는 16℃와 20℃에 대하여 유의한 차이가 나타나지 않았다. 암컷의 수명의 경우 16℃에서 가장 오래 생존하였으며($df = 3, 30; F = 16.56; P < 0.001$), 16℃를 제외한 나머지 온도에서 차이가 없었다.

3-3. 산란 단위모형 추정

열대거세미나방의 산란모형을 구성하는 각 단위모형의 매개변수 값은 Table 13에 제시하였다. 온도별 총산란수 모형(Fig. 16 B)은 약 22.4℃(매개변수 b)에서 최대 산란수인 1407.007(매개변수 a)개를 보였다(Table 13). 열대거세미나방의 생리적 연령별 산란율은 Fig. 16 C와 같이 시그모이드 형으로 증가하였으며, 생리적 연령 0.5551(파라미터 ρ)에서 50%의 산란을 완료하였다. 연령별 생존율은 처음에는 사망률이 변동이 거의 없다가 중간연령에서 갑자기 급격히 증가하였다(Fig. 16 D). 생리적 연령 1.0176(파라미터 γ)까지 50%의 성충이 생존하였다.

Table 1. Corn cultivar- and development stage-related comparison of corn plants infested by *Spodoptera frugiperda* larvae in a small corn field in Jeju, South Korea

Cultivar	Corn stage in 3-4 leaf			Corn stage in 7-8 leaf			Total (% infested)
	n	No. infested	% infested	n	No. infested	% infested	
Osaeg	42	1	2.4	40	5.0 ¹	12.5	7.3
Mibaek 2ho	35	3	8.6	41	1.0ns	2.4	5.3
Chodang	45	10	22.2	49	21.0*	42.9	33.0
Miheug	26	3	11.5	50	8.0ns	16.0	14.5
Chal-og 4ho	56	0	0.0	43	15.0**	34.9	15.2
Allog-i	43	4	9.3	51	0.0ns	0.0	4.3
Mean		3.5	9.0		8.3	18.1	13.2
Sum	247	21		274	50.0**		

¹ χ^2 -test between two corn stages in the number of infested plants in each cultivar: ns = not significant, * = significant at $P = 0.05$, and ** = significant at $P = 0.01$.

Table 2. Field condition damage class-based changes in the number of corn plants infested by *Spodoptera frugiperda* in Jeju, South Korea

Stage class	Osaeg	Mibaek 2ho	Chodang	Miheug	Chal-og 4ho	Allog-i	Total	Proportion (%)
No. corn plants examined	82	76	95	76	36	28	393	
Corns infested with larvae	23	17	57	19	14	10	140	35.6
Lightly damaged (Dead in early larvae)	15	11	25	3	3	3	60	42.9
Severely damaged (Dead in late larvae)	8	6	16	12	7	4	53	37.9
Corns found with pupae	0	0	16	4	4	3	27	19.3
% infested corn plants	28.0	22.4	60.0	25.0	38.9	35.7		

Table 3. Distribution pattern of corn ear damage caused by *Spodoptera frugiperda* larvae

Damaged part ¹	Infested ears	Larvae found		% damaged area on kernel
		No. larvae per ear	Maximum	
Silk	7	0.0	0.0	-
Top of ear	18	1.3	4.0	8.9
Middle of ear	3	1.0	1.0	12.7
Bottom of ear	0	0.0	0.0	-
Sum or mean	28	1.3		9.4

The number of samples were 35 corn ears.

¹Fig. : Top of ear (Fig. 7), Middle of ear (Fig. 8), and Bottom of ear (Fig. 11).

Table 4. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate of *Spodoptera frugiperda* at 24°C ± 1°C

Host	Female longevity (Days ± S.D.)	n	Fecundity	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Egg hatch (% ± S.D.)
Corn ¹	12.4 ± 3.06	10	1203.6 ± 405.96	6.4 ± 1.17	71.0 ± 17.92

¹ *Zea mays* L. 'Allog-i'.

Table 5. Total larvae, pupae, pupae weight of *Spodoptera frugiperda* according to host plant at 24°C ± 1°C

Host plant ¹	Total larvae (Days ± S.D.)	Pupae (Days ± S.D.)	Pupae weight (g ± S.D.)
Sudan grass	17.9 ± 1.24a ² (12) ³	12.92 ± 1.000a (12)	0.118 ± 0.0109b (12)
Proso millet	17.9 ± 1.56a (12)	12.55 ± 1.21a (11)	0.096 ± 0.0203c (12)
Corn ‘Chodang’	15.0 ± 2.10b (11)	12.70 ± 0.95a (10)	0.159 ± 0.0239a (11)

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn ‘Chodang’ (*Zea mays* L.).

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

³ The values in parenthesis indicate sample size.

Table 6. Female longevity, total eggs, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of *Spodoptera frugiperda* according to host plants (24°C ± 1°C)

Host plant ¹	n	Female longevity (Days ± S.D.)	Fecundity	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Egg hatch (% ± S.D.)	Femal sex ratio ³
Sudan grass	7	16.7 ± 2.98a ²	447.3 ± 413.61a	9.0 ± 3.00a	61.49 ± 19.549a	0.67
Proso millet	4	12.8 ± 2.50a	422.8 ± 310.66a	6.3 ± 2.06a	60.50 ± 21.730a	0.58
Corn ‘Chodang’	3	14.0 ± 4.58a	942.3 ± 566.31a	4.7 ± 1.53a	64.90 ± 14.827a	0.36

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn ‘Chodang’ (*Zea mays* L.).

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

³ Femal sex ratio = (Total Female) / (Total Female + Total Male).

Table 7. Immature development time (days \pm S.D.), total larvae, pupae and pupae weight of *Spodoptera frugiperda* according to host plants (24°C \pm 1°C)

Development stage	Host plant ¹		
	Sudan grass	Proso millet	Corn 'Chodang'
L1	3.50 \pm 0.949a ² (26) ³	3.18 \pm 0.548b (28)	2.03 \pm 0.186c (29)
L2	2.09 \pm 0.288a (23)	2.00 \pm 0.000a (25)	2.18 \pm 0.390a (28)
L3	1.96 \pm 0.638a (23)	1.71 \pm 0.624a (24)	1.68 \pm 0.548a (28)
L4	1.86 \pm 0.710b (22)	2.38 \pm 0.495a (24)	2.07 \pm 0.766ab (28)
L5	2.50 \pm 0.740a (22)	2.67 \pm 0.637a (24)	2.68 \pm 0.612a (28)
L6	3.64 \pm 0.790b (22)	6.13 \pm 1.035a (24)	3.59 \pm 1.010b (27)
L7	3.13 \pm 0.500 (16)	- ⁴	2.00 \pm 0.000 (1)
Larvae	17.77 \pm 1.744a (22)	17.88 \pm 1.296a (24)	14.30 \pm 1.325b (27)
Pupae(female)	10.89 \pm 0.333b (9)	12.17 \pm 1.337a (12)	11.00 \pm 0.000b (6)
Pupae(male)	12.09 \pm 0.944b (11)	13.30 \pm 1.337a (10)	12.37 \pm 0.597b (19)
Pupae	11.55 \pm 0.945b (20)	12.68 \pm 1.427a (22)	12.04 \pm 0.790ab (25)
Pupae weight	0.1746 \pm 0.01409a (21)	0.1111 \pm 0.01253c (23)	0.1364 \pm 0.02110b (26)

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn 'Chodang' (*Zea mays* L.).

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$. (L1; df = 2, 74; $F = 46.27$; $P < 0.0001$), (L2; df = 2, 71; $F = 2.63$; $P = 0.0788$), (L3; df = 2, 71; $F = 1.62$; $P = 0.2059$), (L4; df = 2, 70; $F = 3.54$; $P = 0.0344$), (L5; df = 2, 70; $F = 0.63$; $P = 0.5341$), (L6; df = 2, 70; $F = 55.44$; $P < 0.0001$).

³ The values in parenthesis indicate sample size.

⁴ No available data.

Table 8. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of *Spodoptera frugiperda* according to host plant at 24°C ± 1°C

Host plant ¹	n	Female longevity (Days ± S.D.)	Fecundity	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Egg hatch (% ± S.D.)	Female sex ratio ³
Sudan grass	9	10.1 ± 2.76a ²	923.2 ± 392.10a	3.1 ± 1.36a	59.02 ± 11.022a	0.43
Proso millet	11	10.5 ± 1.75a	697.5 ± 179.09a	3.7 ± 1.01a	66.15 ± 12.127a	0.57
Corn ‘Chodang’	6	11.5 ± 5.07a	522.0 ± 133.60a	4.8 ± 1.50a	49.95 ± 12.308a	0.23

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn ‘Chodang’ (*Zea mays* L.).

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

³ Femal sex ratio = (Total Female) / (Total Female + Total Male).

Table 9. Immature development time (days \pm S.D.), total larvae, pupae and pupae weight of *Spodoptera frugiperda* according to host plants (24°C \pm 1°C)

Development stage	Host plant ¹			
	Sudan grass	Proso millet	Corn 'Chodang'	Rye
L1	3.37 \pm 0.490a ² (30) ³	3.00 \pm 0.000b (30)	2.41 \pm 0.682c (29)	3.00 \pm 0.000b (30)
L2	2.70 \pm 0.559a (23)	1.90 \pm 0.403b (30)	2.23 \pm 0.652b (26)	2.00 \pm 0.643b (30)
L3	1.29 \pm 0.561b (21)	1.83 \pm 0.539a (29)	1.81 \pm 0.402a (26)	1.53 \pm 0.571ab (30)
L4	2.10 \pm 0.301a (21)	2.10 \pm 0.489a (29)	2.12 \pm 1.211a (26)	2.07 \pm 0.371a (29)
L5	2.33 \pm 0.577a (21)	2.52 \pm 0.509a (29)	2.58 \pm 0.504a (26)	2.36 \pm 0.559a (28)
L6	4.10 \pm 0.436a (21)	3.59 \pm 0.501ab (29)	3.42 \pm 1.301bc (26)	3.00 \pm 0.000c (28)
L7	4 (1)	- ⁴	2.00 \pm 0.000 (3)	-
Larvae	15.76 \pm 1.136a (21)	14.93 \pm 0.753a (29)	14.65 \pm 2.770a (26)	13.82 \pm 0.476b (28)
Pupae (female)	12.45 \pm 0.522a (11)	13.00 \pm 0.775a (11)	11.20 \pm 0.919b (10)	12.53 \pm 1.330a (13)
Pupae (male)	14.66 \pm 0.500a (9)	15.00 \pm 0.594a (18)	12.90 \pm 0.875b (10)	14.72 \pm 2.101a (11)
Pupae	13.40 \pm 1.187a (20)	14.24 \pm 1.184a (29)	12.05 \pm 1.234b (20)	13.54 \pm 2.021a (24)
Pupae weight	0.1568 \pm 0.02755b (21)	0.1691 \pm 0.01564ab (29)	0.1760 \pm 0.02551a (26)	0.1720 \pm 0.01403ab (27)

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn 'Chodang' (*Zea mays* L.), Rye.

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$. (L1; df = 3, 114; $F = 26.46$; $P < 0.0001$), (L2; df = 3, 104; $F = 9.06$; $P < 0.0001$), (L3; df = 3, 101; $F = 5.33$; $P = 0.0019$), (L4; df = 3, 100; $F = 0.02$; $P = 0.9954$), (L5; df = 3, 99; $F = 1.14$; $P = 0.3366$), (L6; df = 3, 99; $F = 9.03$; $P < 0.0001$).

³ The values in parenthesis indicate sample size.

⁴ No available data.

Table 10. Female longevity, fecundity, pre-oviposition, hatch rate and sex ratio of *Spodoptera frugiperda* according to host plant at 24°C ± 1°C

Host plant ¹	n	Female longevity (Days ± S.D.)	Fecundity	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Egg hatch (% ± S.D.)	Female sex ratio ³
Sudan grass	7	19.1 ± 2.91ab ²	500.4 ± 371.11ab	9.1 ± 3.53ab	47.48 ± 17.198a	0.57
Proso millet		21.3 ± 2.63a	408.9 ± 224.54b	13.4 ± 4.12a	54.84 ± 10.304a	0.38
Corn ‘Chodang’	10	15.4 ± 4.72b	973.0 ± 415.31a	6.7 ± 2.79b	51.91 ± 13.118a	0.50
Rye	11	18.2 ± 4.29ab	579.7 ± 346.55ab	10.4 ± 2.25a	45.54 ± 16.309a	0.59

¹ Sudan grass (*Sorghum bicolor* ssp. *drummondii*), Proso millet (*Panicum miliaceum* L.), Corn ‘Chodang’ (*Zea mays* L.), Rye.

² Means with the same letters in a column at each host are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

³ Femal sex ratio = (Total Female) / (Total Female + Total Male).

Table 11. Pre-oviposition, fecundity and female longevity of *Spodoptera frugiperda* according to temperature(20 ± 1°C, 28 ± 1°C, 32 ± 1°C)

Temperature	n	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Fecundity	Female longevity (Days ± S.D.)
20°C	10	5.30 ± 2.163ab ¹	1297.0 ± 429.87a	18.8 ± 3.88a
28°C	9	3.89 ± 0.928b	1073.3 ± 513.99a	11.1 ± 1.69b
32°C	8	6.75 ± 1.488a	803.4 ± 474.96a	12.6 ± 1.60b

¹ Means with the same letters in a column at each temperature are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

Table 12. Pre-oviposition, fecundity and female longevity of *Spodoptera frugiperda* according to temperature(16 ± 1°C, 20 ± 1°C, 28 ± 1°C, 32 ± 1°C)

Temperature	n	Pre-oviposition (Days ± S.D.)	Fecundity	Female longevity (Days ± S.D.)
16°C	7	9.14 ± 3.891a ¹	966.3 ± 380.10b	31.9 ± 8.65a
20°C	11	4.18 ± 0.874b	1656.0 ± 604.92a	19.4 ± 4.30b
28°C	10	4.20 ± 1.687b	1496.9 ± 458.72ab	15.5 ± 4.55b
32°C	6	5.17 ± 3.189b	1056.3 ± 536.35ab	14.3 ± 1.75b

¹ Means with the same letters in a column at each temperature are not significantly different by Turkey test at $P = 0.05$.

Table 13. Estimated parameter values for temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate and age-specific survival rate of *spodoptera frugiperda*

Model	Parameter	Estimated	SEM	R2
Adult development ¹ (1/longevity)	ρ	0.1391	0.0223	0.9724
	Tmax	36.5623	1.7246	
	ΔT	7.1814	1.1466	
Total fecundity ²	a	1407.007	130.401	0.8563
	b	22.3852	1.1061	
	k	8.9119	2.0736	
Age-specific oviposition rate ³	ρ	0.5551	0.0077	0.9769
	η	2.5047	0.1207	
Age-specific survival rate ⁴	γ	1.0176	0.0055	0.9895
	δ	-0.118	0.0049	

¹ Lactin 1 was applied with statistical significance (df = 2, 2; $F = 17.3818$; $P = 0.0544$).

² Extreme value function (Kim and Lee 2003a, 2003b) was applied with statistical significance (df = 2, 2; $F = 2.7478$; $P = 0.2668$).

³ The Weibull function (suggested by Kim and Lee, 2003) was applied with statistical significance (df = 1, 192; $F = 4005.3525$; $P < 0.0001$).

⁴ A sigmoid function (suggested by Kim and Lee, 2003) was applied with statistical significance (df = 1, 173; $F = 8127.3484$; $P < 0.0001$).

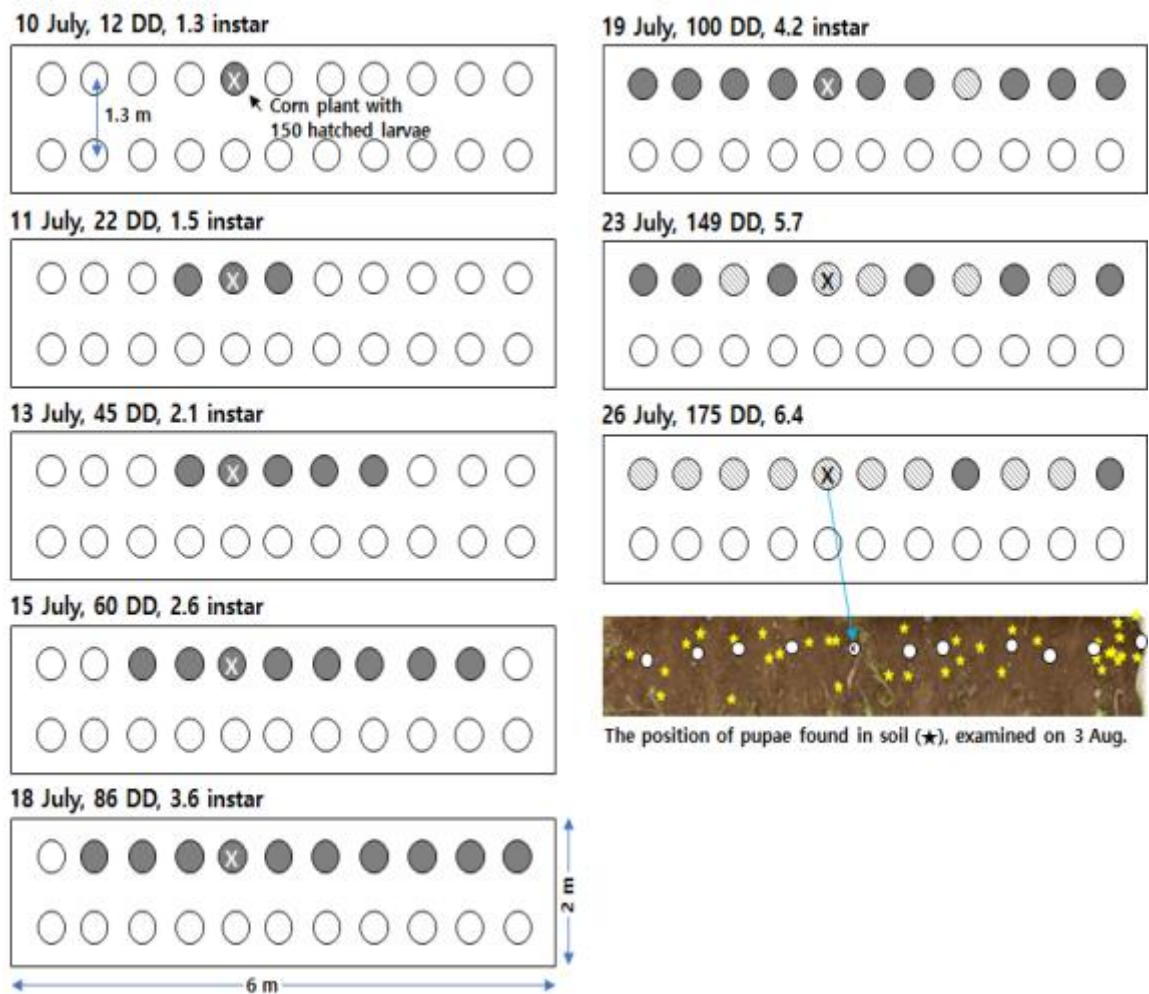


Fig. 13. Dispersion of hatched *Spodoptera frugiperda* larvae (single cohort of 150 larvae) in caged corn plants. The solid circles indicate the corn plants where the larvae were found. The circles with diagonal patterns indicate the corn plants without larvae but with damage symptoms. The degree-days based on 12.2 °C are provided on each date with the physiological age of *S. frugiperda* larval instars and pupae. That is, 1.4 instar indicates the physiological age of the first instar with the completion of 40% for the first instar. The signs “6.C” and “P.2” indicate the completion of the sixth instar and the 20% completion of the pupal stage, respectively.

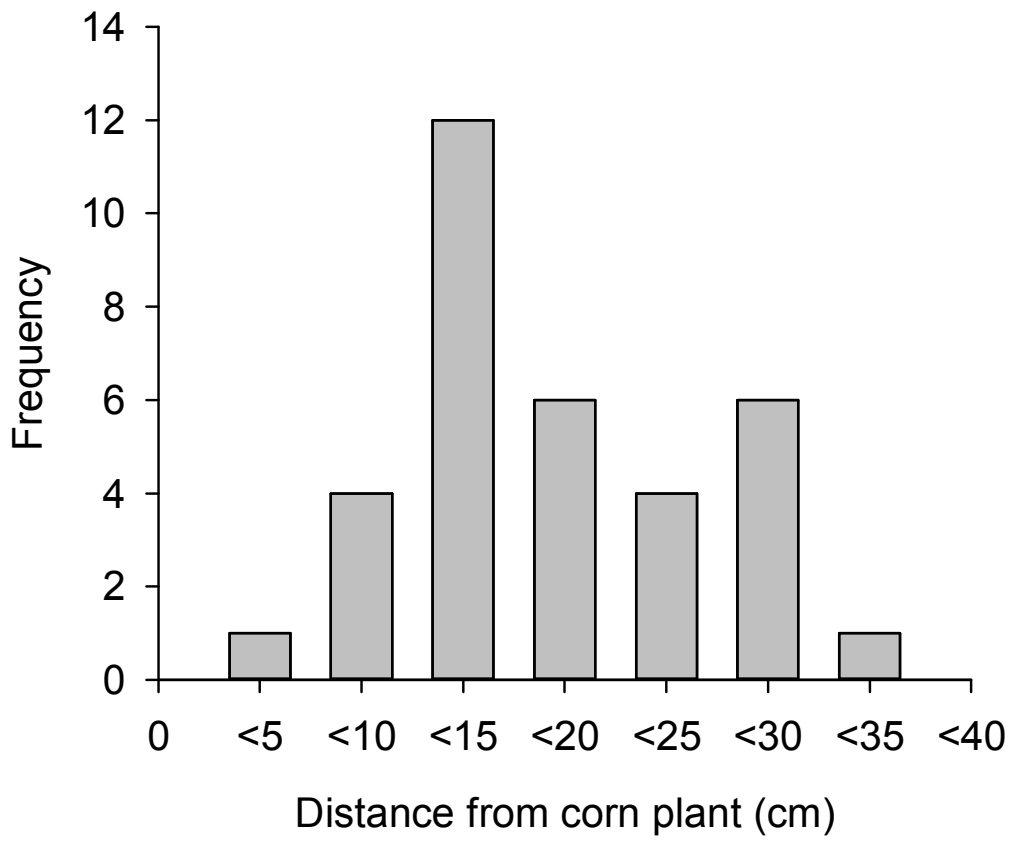


Fig. 14. Frequency distribution of the distance between the position of the *Spodoptera frugiperda* pupae and the nearest corn plants.

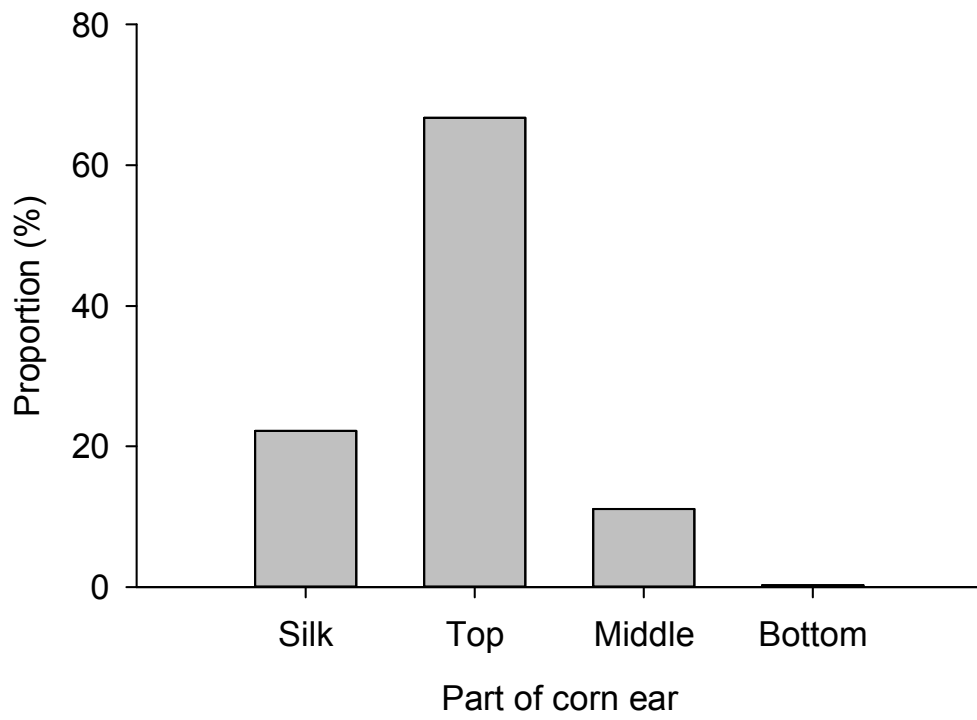


Fig. 15. Proportion (%) of each corn ear part damaged by *Spodoptera frugiperda*.

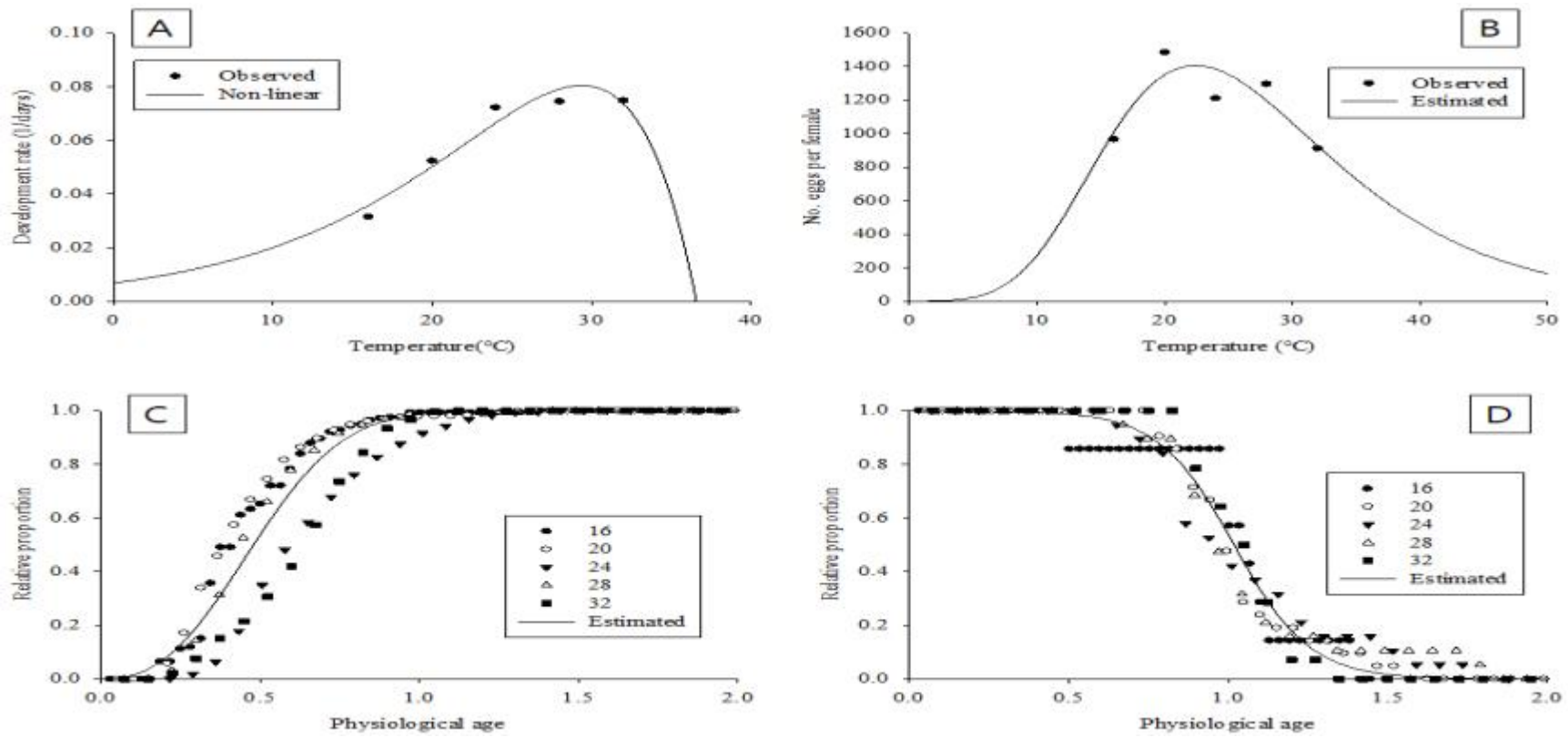


Fig. 16. Component models for the oviposition model of *Spodoptera frugiperda* A = Adult aging model B = Temperature-dependent total fecundity, C = Age-specific cumulative oviposition rate and D = Age-specific survival rate.

V. 고 찰

열대거세미나방은 기주식물의 선호도에 따라 옥수수 선호형과 목초(벼) 선호형 등 두 유전자형이 존재하는 것으로 보고되었는데(Nagoshi et al., 2017), 국내에 비래한 계통은 옥수수 선호형으로 추정된다(Lee et al., 2020). 초기 비래 개체군에서 태어난 유충은 옥수수 생육단계별로 볼 때 7~8엽기에 유의하게 많이 발견되었다. 처음 포장에서 2~3령의 유충이 발견되었기 때문에 역으로 산란부터 발육기간을 추적하면 7~8엽기 보다 훨씬 이전의 옥수수 발육단계에 산란이 일어났고, 따라서 암컷성충은 7~8엽기 보다 더 어린 옥수수를 산란처로 선택했을 것이다. 처음 조사시 3~4엽기 상태이었던 옥수수에서 유충이 적게 발견되었던 이유는 성충이 산란하던 시점에는 이들 옥수수가 너무 어려서 산란이 기피되었을지도 모른다. 열대거세미나방이 주로 정착하는 옥수수 생육단계는 3엽기(V3)였다는 외국의 사례들(FAO/CABI, 2019)은 이런 해석을 뒷받침하고 있다. 또한 열대거세미나방 유충의 섭식량은 옥수수 영양생장 초기 단계에서 영양생장 후기보다 24% 낮은 것으로 알려져 있다(Barfield and Ashley, 1987). 다만, 옥수수의 발육단계에 따른 열대거세미나방의 산란 선호성은 향후 정량적인 연구를 통하여 더 구명되어야 할 것이다.

열대거세미나방이 처음 정착한 옥수수 중에서 최종 19.3%에서 번데기가 발견되었는데, 이것으로 초기 정착 개체군의 상대적인 발육 성공률을 추정할 수 있을 것으로 생각된다. 옥수수 피해 정도로 추정한 어린 유충기 사망한 옥수수 주의 비율은 42.9%로 높았다. 실제 초기에는 주당 1마리 이상이 정착했을 것이므로 어린 유충의 사망률은 훨씬 높은 것으로 추정된다. 노숙 유충기까지 생존한 것으로 추정되는 옥수수 주의 비율이 37.9%로 실제 옥수수 수량에 영향을 미칠 수 있는 피해로 생각할 수 있다.

옥수수 암이삭에 대한 직접적 피해는 비래 정착 개체군의 경우 포장 전체에서 2~3개 정도 보일만큼 미미하였다. 옥수수에서 열대거세미나방에 의한 수량 피해는 옥수수의 영양생장단계에 따라 크게 다르게 나타나는데, 초기(VE~V6, 즉 발아후~6엽기)에는 피해가 적고, 후기(V7~VT, 즉 7엽기~이삭 출현기)에는 피해

가 가장 많은 것으로 알려져 있다(Marenco et al., 1992). 옥수수 생육후기에 열대 거세미나방 유충이 주당 0.2~0.8마리일 경우에 5~29%의 수량이 감소했다는 선행연구도 있다(Marenco et al., 1992). 초기 비래 번식 개체군은 암이삭이 발달하는 시기 이전에 번데기가 되기 때문에 암이삭 피해는 적었던 것으로 생각된다. 물론 비래 개체군에 의한 암이삭의 피해 정도는 지역별 옥수수 작형에 따라 달라질 수 있으므로 이 부분에 대한 검토가 필요해 보인다. 비래 후세대에 의한 옥수수의 피해는 암이삭에 집중되어 나타났으며 종실까지 피해를 받은 비율은 60%로 매우 높았다. 따라서 2기작 옥수수를 재배하는 경우 후속세대에 의하여 암이삭 피해는 크게 증가할 것으로 생각된다.

열대거세미나방은 동종포식성이 강하기 때문에 최종적으로 옥수수 한 포기 당 유충밀도는 1~2마리 수준으로 알려져 있다(Capinera, 2017). 이러한 동종포식을 피하기 위하여 어린 유충이 분산하는 것으로 해석되며, 본 연구에서는 망실내의 경우 한 개의 난피에서 부화한 유충(150 마리)이 11주까지 분산하여 피해를 줄 수 있는 것으로 나타났다. 노지포장에서는 동일한 이랑에서 9주까지 연속하여 피해가 나타나는 것이 관찰되었다(Fig. 1). 망실 내 시험에서 인접한 이랑으로 유충의 분산이 일어나지 않았는데, 이것은 이랑 간에 옥수수의 잎 서로 겹쳐 연결되지 않았기 때문으로 보인다. 노지에서도 이랑과 이랑사이에서 잎이 서로 겹쳐지는 않았으나, 유충의 분산이 바람의 영향을 받을 수도 있기 때문에(Reviewed in FAO/CABI, 2019; Capinera, 2017) 인접한 이랑을 따라 동시에 나타난 피해주는 동일 난피로부터 분산한 것일 수도 있다(Fig. 1). 유충의 분산은 대부분 2령기 동안 일어난 것으로 조사되었고, 3령이나 4령 발생기에도 새롭게 피해가 나타난 옥수수가 발견되었다. 이런 현상은 3~4령기에 분산했다고 보기 보다는 2령기 때 분산한 개체가 은신하고 있어서 늦게 발견된 것으로 해석하는 것이 더 논리적인 것으로 보인다. 즉, 분산후 유충은 윤생체 속으로 숨어들어가기 때문에(FAO/CABI, 2019; Capinera, 2017) 3~4령으로 자라서 또 다시 분산한다는 것은 이해하기 어렵다.

노지포장에서는 옥수수 1주당 1개 이상의 번데기가 발견되는 경우가 없었으나, 망실에서는 옥수수 1주당 평균 3.3개의 번데기가 발견되었는데, 이것은 옥수수의 암이삭이 생기게 되면서 열대거세미나방 유충이 암이삭을 먹이로 이용할 수 있

어서 동중포식율이 낮아졌던 것으로 보인다. 암이삭의 한 부분(즉 상단부 Fig. 7)에서 동중포식 없이 최대 4마리가 발견된 경우가 있었는데, 이것은 종실의 영양분(Pannuti et al., 2015)이 원인으로 작용했을 수 있다. 따라서 이럴 경우 주변 토양에서 여러 개의 번데기가 발견될 수 있었을 것이다. 또한 노지에서는 피해주로부터 20cm 이내 범위에서 번데기가 발견되었으나, 망실 옥수수에서는 최대 32cm 거리에서 번데기가 발견된 것은 옥수수가 성장함에 따라 수관이 넓어졌기 때문인 것으로 생각된다.

열대거세미나방 유충은 암이삭을 뚫고 들어갈 때 수염을 타고 침입하는 유럽조명나방(*Helicoverpa zea*)과는 달리 암이삭 측면 껍질에 구멍을 내고 식입하는 것으로 알려져 있다(Reviewed in Capinera, 2017). 어린 유충이 수염으로 침입하거나 중간이상 자란 유충이 암이삭 하단부 자루(shank)로 침입한다는 설도 있으나(FAO/CABI, 2019), 본 조사에서는 상단부나 중간부분으로 침입한 것만 관찰되었다. 암이삭 하단부에서 발견된 종은 주로 줄기 속으로 들어가는 조명나방이었다(Fig. 11). 열대거세미나방은 처음에는 암이삭 수염에 정착하는 경향이 있으나 수염이 유충의 성장에 적합하지 않고, 낫이삭을 먹기는 하지만 발육에는 적당하지 않은 것으로 알려져 있다(Pannuti et al., 2015). 낫이삭의 피해는 꽃가루 수분을 방해하여 수량에 영향을 미치는 간접적 피해를 주는 것으로 보인다.

옥수수에서 열대거세미나방 피해로 인한 수량손실은 매우 큰 것으로 알려져 있다. 한편, 아프리카 소농규모 대상 조사에서 열대거세미나방 피해율은 32~48%로 다른 지역(대륙)과 비슷하나 수량 감소율은 실제 11.57%로 낮았다는 것을 근거로 열대거세미나방의 피해가 과대평가되어 있을 수 있다고 주장도 제기되고 있다(Baudron et al., 2019). 본 조사에서 옥수수 재배 초기 일시적인 비래로 35.6% 피해주율이 나타났으며, 그 중 19.3%가 심한 피해를 받았다는 것은 열대거세미나방에 의한 피해 유발 잠재력을 보여주는 것으로 보인다. 실제 암이삭에서 종실부위까지 피해가 60%에 달하였으므로 기존에 보고된 피해 자료가 과대평가된 것 같지는 않다. 미국에서 열대거세미나방의 북방한계 지역은 기존 북위 27°~28°로 보고되었으나(Waddill et al. 1982), 2006~2016년 플로리다 42개 지점의 기후적합성을 평가한 결과 28°~29°로 북상한 상태로 나타났다(Garcia et al., 2017). 기후변화로 온난화가 지속되고 있기 때문에 우리나라에서도 피해위험이

증가할 것으로 예상되며, 본 결과는 열대거세미나방의 피해조사와 해석 및 향후 연구에 기초를 제공할 수 있을 것이다.

본 실험에서 각 세대별 옥수수 선호형 열대거세미나방에게 2세대에 걸쳐 옥수수를 먹이로 주다가 목초(벼)과 기주식물을 먹이로 전환시켰을 때 결과는 정상적으로 발육을 완료하고 산란을 마쳤다. 비래 후세대 유충을 옥수수에 접종하여 얻은 번데기에서 우화한 성충이 24℃에서 총 산란한 수는 1203.6개였고, 산란전기간은 6.4일이며 부화율은 70%였다. 이 결과는 기존 온도에 따른 연구결과에서 차이가 났다. 25℃에서 옥수수를 섭식한 Murúa and Virla(2004)의 결과는 산란전기간이 3.87로 매우 짧은 경향을 보여주었지만, 총 산란한 수는 1044개로 큰 차이 없이 비슷하였다.

F3세대에서의 발육 결과는 옥수수를 섭식한 유충의 발육기간은 15.0일 이었고, 수단그라스를 섭식한 개체군과 기장을 섭식한 개체군은 17.9일로 동일하였으며, 옥수수를 섭식한 개체군의 발육기간이 가장 짧았다. 옥수수를 섭식한 개체군의 발육기간인 15.0일은 26℃에서 시행된 14.86일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷한 결과가 나왔고, 번데기의 발육기간은 12.70으로 26℃에서 시행된 11.43(Du Plessis et al., 2020)과 차이가 크게 나지 않았다. 번데기 기간의 경우 기주식물의 차이 없이 모두 비슷한 결과가 나왔다. 옥수수를 섭식한 번데기 무게는 0.159g으로 가장 무거웠으며 기장을 섭식한 번데기는 0.096으로 많은 차이가 보였다. 25℃에서 옥수수를 섭식한 번데기의 무게는 0.2343g(Da Silva et al., 2016)으로 차이가 매우 크게 나타났다. F3세대의 성충의 경우 수명, 총산란수, 산란전기간과 부화율 모두 옥수수를 섭식한 개체군과 통계적으로 큰 차이를 보이지 않았다. 본 실험에서 옥수수를 섭식한 개체군의 수명은 14.0일이고 총산란수는 942.3개이며, 온도 25℃에서 시행된 Murúa and Virla(2004) 결과의 경우 암컷의 수명은 16.56일과 총산란수는 1044개로 큰 차이를 보이지 않았다. 성비는 수단그라스를 섭식한 개체군이 암컷의 비율이 0.67로 높았으며, 옥수수를 섭식한 개체군이 0.36으로 25℃에서 실험한 성비 0.52(Da Silva et al., 2016)보다 낮은 경향을 보였다.

F4세대의 경우 1령 발육에서 옥수수를 섭식한 개체군이 2.03일로 가장 빨랐으며, 기장을 섭식한 개체군은 3.18일, 수단을 섭식한 개체군은 3.50으로 발육이 지연 됐다. 26℃에서 옥수수를 먹이로 시행된 Du Plessis et al(2020)의 결과는 2.90

일로 본 실험과 비슷한 경향이 나타났다. 2령과 3령에서는 모두 옥수수를 섭식한 개체군과 비슷하였다. 옥수수를 섭식한 개체군의 발육은 2령에서 2.18일과 3령에서 1.68일이고 26℃에서 시행된 결과로 2령에서 2.14일(Du Plessis et al., 2020)이며, 3령에서 2.00일(Du Plessis et al., 2020)로 비슷한 경향이 나타났다. 4령의 발육단계에서 수단그라스를 섭식한 개체군이 1.86일로 가장 빨랐으며 옥수수를 섭식한 개체군은 2.07일, 기장을 섭식한 개체군은 2.38일로 26℃에서 시행된 2.10일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷한 경향이 나타났다. 5령의 경우 모두 발육기간이 크게 다르지 않고 비슷한 경향을 보였다. 옥수수를 섭식한 개체군은 2.68일이 소모되었으며 수단그라스를 섭식한 개체군은 2.50일, 기장은 2.67로 26℃에서 시행된 2.33일(Du Plessis et al., 2020)보다 발육이 지연되었다. 온도 26℃의 경우 6령의 발육단계에서 3.38일(Du Plessis et al., 2020)이 소모되었고, 옥수수 3.59일과 수단그라스 3.64일로 비슷한 경향을 나타내었지만, 기장에서 6.13일로 발육기간이 크게 감소하였다. 하지만 수단그라스를 섭식한 대부분이 7령의 발육단계를 거쳤으며, 옥수수를 섭식한 개체군 또한 1마리가 7령에 도달하였다. 전체적인 유충 발육기간의 경우 26℃에서 14.86일(Du Plessis et al., 2020)로 본 연구결과 14.30일과 비슷하다고 볼 수 있으나, 수단 17.77일과 기장 17.78일은 발육속도가 지연되는 경향을 나타내었다. 암수를 구분한 번데기의 발육기간의 경우 수단의 암컷 10.89일, 수컷 12.09일, 기장의 암컷 12.17일, 수컷 13.30일과 옥수수의 암컷 11.00일, 수컷 12.37일로 암컷이 수컷보다 발육기간이 더 짧은 경향을 보였다. 전체적인 번데기의 발육기간은 26℃의 경우 11.43일(Du Plessis et al., 2020)로 본 실험의 수단그라스 11.55일, 기장 12.68일과 옥수수를 섭식한 개체군 12.04일로 비슷한 경향을 나타내었다. 번데기 무게의 경우 25℃에서 옥수수를 섭식한 번데기는 0.2343g(Da Silva et al., 2016)이지만 수단을 섭식한 개체군 0.1746g, 기장 0.1111g, 옥수수 0.1364g으로 차이가 매우 크게 났다.

F4세대의 성충 또한 수명, 총산란수, 산란전기간과 부화율 모두 옥수수를 섭식한 개체군과 통계적으로 큰 차이를 보이지 않았다. 25℃에서 옥수수를 섭식한 개체군의 암컷수명은 16.56일(Murúa and Virla, 2004)로 본 실험의 수단그라스를 섭식한 개체군 10.1일, 기장 10.5일과 옥수수 11.5일에 비하여 많이 지연된 경향이 나타났다. 총산란수의 경우 수단그라스를 섭식한 개체군이 평균 923.2개로 가장

높았고, 기장 697.5개, 옥수수 522.0개로 25℃에서 시행된 1044개(Murúa and Virla, 2004)보다 많이 줄어든 경향을 보인다. 산란전기간의 경우 25℃에서 3.87일(Murúa and Virla, 2004)로 본 실험에서 수단그라스 3.1일, 기장 3.7일, 옥수수 4.8일로 비슷한 경향을 나타내었다. 옥수수의 성비는 0.23으로 전 세대 0.36보다 급격히 감소하였다.

F5세대의 실험 결과 호밀 또한 발육을 완료하여 성충을 거쳐 산란까지 완료하였다. 26℃에서 Du Plessis et al(2020)의 실험 결과에 따르면 1령의 발육기간은 2.90일, 2령은 2.14일, 3령 2.00일, 4령 2.10일, 5령 2.33일, 6령 3.38일, 유충 전체 기간 14.86일, 번데기 11.43일의 연구결과가 있었다. 1령의 경우 옥수수를 섭식한 개체군이 2.41일로 가장 빨랐으며, 기장과 호밀은 3.00일로 동일하였고, 수단을 섭식한 개체군은 3.37일로 가장 느렸다. 26℃에서 옥수수를 섭식한 2.90일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷하였지만 수단을 섭식한 개체군은 발육이 지연되는 경향이 나타났다. 2령은 수단그라스 2.70을 제외하고 옥수수 2.23일과 기장1.90일, 호밀 2.00일로 서로 통계적으로 차이가 없었고 26℃에서 시행한 2.14일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷한 경향이 나타났다. 3령의 경우 수단그라스를 섭식한 개체군이 1.29일로 가장 빠르게 발육하였으며, 2.00일(Du Plessis et al., 2020)보다 빨랐다. 4령과 5령의 경우 모든 기주식물이 옥수수와 비슷한 발육기간이 나타났으며, 옥수수 4령의 발육기간 2.12일, 2.58일 모두 26℃에서 2.10일(Du Plessis et al., 2020), 2.33일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷한 경향이 나타났다. 6령의 경우 수단그라스를 섭식한 개체군이 4.10일로 가장 늦게 발육하였고 호밀이 3.00으로 가장 빠르게 발육하여 3.38일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷하였다. 본 실험에서 또한 수단그라스와 옥수수를 섭식한 개체군이 7령에 도달하였다. 전체적인 유충기간의 경우 호밀이 13.82로 가장 짧았으며 호밀을 제외한 옥수수 14.65일 기장 14.93일, 수단 15.76일은 서로 통계적으로 다르지 않았으며, 14.86일(Du Plessis et al., 2020)과 비슷하였다. 암컷의 번데기 발육의 경우 수단그라스 암컷 12.45일, 수컷 14.66일, 기장 암컷 13.00일, 수컷 15.00일, 옥수수 암컷 11.20일, 수컷 12.90일, 호밀 암컷 12.53일, 수컷 14.72일로 암컷이 발육기간이 짧은 것을 볼 수 있다. 전체적인 번데기 발육기간의 경우 옥수수가 12.05일로 가장 빠르며, 옥수수를 제외하고 수단그라스 13.40일, 기장 14.24일, 호밀 13.54일로 유의하지 않았으며, 11.43일(Du

Plessis et al., 2020)과 옥수수는 비슷하였지만 다른 기주식물은 지연되는 경향이 있다. 번데기의 무게는 옥수수를 섭식한 개체군이 0.1760g으로 가장 무거웠으며, 수단그라스가 0.1568g으로 가장 가벼웠으며, 이 또한 0.2343g(Da Silva et al., 2016)과 차이가 매우 크게 나타났다.

F5세대의 성충 산란실험에서 암컷수명의 경우 옥수수 15.4일이 가장 짧았고 기장 21.3일이 가장 길었지만 총산란수는 옥수수 973.0개, 기장 408.9개로 옥수수가 가장 많았고 기장이 가장 적었다. 전체적으로 기장의 수명은 21.3일, 수단그라스 19.1일이며 25℃에서 실험한 16.56일(Murúa and Virla, 2004)과 옥수수는 비슷한 경향이 나타났지만 다른 기주식물은 지연되는 것을 볼 수 있다. 총산란수의 경우 수단그라스는 500.4개, 호밀은 579.7개로 25℃에서 진행한 1044개(Murúa and Virla, 2004)보다 매우 적은 수를 나타내었으며, 옥수수 총산란수는 비슷한 경향을 나타내었다. 산란전기간의 경우 기장 13.4일, 호밀 10.4일로 가장 길었으며, 옥수수 6.7일로 가장 짧은 것을 볼 수 있다. 수단그라스의 산란전기간은 9.1일이며 26℃의 결과인 3.87일(Murúa and Virla, 2004)보다 많이 지연되었다. 알의 부화율은 모두 통계적으로 다르지 않았으며, 성비는 옥수수를 섭식한 개체군이 0.5로 25℃의 실험 결과인 0.52(Da Silva et al., 2016)와 비슷한 경향을 보였다.

이처럼 열대거세미나방의 발육기간과 번데기의 무게, 수명 및 총산란수는 기주식물에 따라 다양한 양상을 나타내었다. 특히나 번데기의 무게가 가장 차이가 심하였는데 이는 기주식물의 영양가치가 다르기 때문으로 보인다. *Spodoptera*에 속하는 나방은 수컷성충보다 암컷이 더 발육이 빨라 먼저 우화하여 수컷을 기다리는 양상이 나타난다(Santos et al., 1980., Bavaresco et al., 2004., Farahni et al., 2011., Nagoshi, 2011., Montezano et al., 2013. 참고). 옥수수를 선호하는 열대거세미나방이 기주식물에 따라 다양한 양상을 나타내어도 선호하는 옥수수와 비슷하게 혹은 더 늦거나 빠르더라도 발육을 완료하여 성충이 되어 산란까지 달성하는 것을 볼 수 있다. 산란 후 부화율도 다른 기주식물과 차이 없이 모두 동일하게 이루어진 것을 알 수 있었다. 수단그라스와 옥수수에서 7령이 도달하는 것을 볼 수 있는데 이와 같은 결과는 기주식물의 영양성분의 결핍이나 부족의 영향으로 추정된다. 결과적으로 산란과 발육기간에 차이가 발생하기는 하지만 모두 옥수수가 아닌 계절별 대체 기주식물로 생활사를 완료할 수 있는 가능성을 알게 되었

으며, 본 연구 실험에서 월동이 가능하게 된다는 전제가 달성된다면 옥수수를 포함한 화본과 작물들을 이용해서 번식할 수 있으며, 목장에 혼한 목초들 또한 2차 기주가 될 수 있다고 판단할 수 있다. 번식 가능한 세대가 옥수수 이후에 수단그라스 혹은 호밀 등을 경작하고 나서 잔재들이 남아있을 경우 그 안에서 발육이 충분히 이루어 질 수 있기 때문에 주의가 필요할 것이다. 따라서 경작을 하고난 이후에 밭을 잔여물 없이 깨끗하게 처리하거나 토양 살충제 살포와 페로몬 트랩과 같은 비래 해충을 예찰하는 등 동시 방제 대책이 필요할 것이다.

본 연구에서는 열대거세미나방 성충의 산란모형에 필요한 모든 온도관련 매개 변수를 추정하였다. 곤충의 산란모형(생식모형)은 온도별 총산란수, 연령별 산란율, 연령별 생존율 등 3개의 단위모형으로 구성할 수 있다(Curry and Feldman, 1987). 산란율과 생존율 모형을 구현하기 위하여 온도 의존적인 성충의 연령을 온도와 독립된 생리적 연령으로 변화시켜야한다. 본 연구에서는 각 온도에 사용된 열대거세미나방 성충 수명의 역수 값을 성충발육율로 취급하여 성충의 생리적 연령 추정에 사용하였다. 이러한 성충의 생리적 연령을 이용하여 연령별산란률 및 생존률모형을 제시하였다. 이 자료를 이용하여 항온조건의 해당온도에서 열대거세미나방의 산란능력을 계산하고, 단위시간 동안 열대거세미나방 생리적 연령에 대응하는 산란율과 생존율을 추정할 수 있는 산란모형을 작성하였다.

VI. 적 요

열대거세미나방(*Spodoptera frugiperda*)은 열대성 비래해충으로써 우리나라에서는 최근 비래하여 피해가 발견되고 있다. 본 연구는 열대거세미나방 비래 초기와 후세대의 옥수수에 대한 피해양상을 파악하고자 수행하였다. 봄에 비래하여 옥수수를 섭식한 후 다른 기주에 이전하면서 지속적으로 생존 및 발육이 가능한지 여부를 확인하기 위하여 다양한 기주식물을 선택하여 발육실험을 실시하였다. 이때 국내에서 월동이 가능하다는 조건으로 계절별 열대거세미나방의 섭식 가능성이 있는 기주를 선택하였다. 봄과 여름(수단그라스, 기장), 여름과 가을(초당옥수수), 겨울과 봄(호밀)에 파종하는 작물을 각기 선정하였다. 추가적으로 산란 실험은 번식능력을 평가하는데 중요한 요소이기 때문에 온도가 산란전 기간과 총산란수, 수명에 미치는 영향을 알아보기 위하여 16, 20, 28, 32℃에서 온도별 산란 실험을 진행하였다. 옥수수 품종별 열대거세미나방의 초기 비래세대 감염률은 적게는 4.3%(알록이옥수수)에서 많게는 33.0%(초당옥수수)로 다양하였으며, 전체 평균 감염률은 13.2% 이었다. 옥수수 발육단계별(3~4엽기와 7~8엽기) 감염율은 전체 품종에서 7~8엽기 유의하게 높았다. 열대거세미나방에 감염된 옥수수 중에서 최종 번데기까지 성공한 비율은 19.3% 이었다. 비래 후세대는 암이삭에 피해는 초기 비래세대에서 거의 무시할 수준과는 달리 높게 나타났으며, 종자까지 피해 받은 암이삭의 비율은 60%가 되었다. 유충의 분산은 2령기 가장 활발하였으며, 한 이랑을 따라서 일렬로 일어났다. 각 기주별 발육율을 조사한 결과 유충의 발육기간은 수단그라스, 기장, 초당옥수수, 호밀에서 각각 15.76, 14.93, 14.65, 13.82 일로 호밀을 제외한 모든 작물에서 통계적으로 유의한 차이가 나타나지 않았다. 성충은 모두 산란하여 유정란을 생산하였고 성공적으로 1세대를 완료하였다. 온도별 산란 실험은 각 항온 조건에서 암컷 성충의 산란전기간과 총산란수, 수명을 확인하고, 산란모형과 관련된 매개변수를 제시하였다. 기타 열대거세미나방의 피해발달에 대하여 고찰하였으며, 본 결과는 이 해충의 피해해석과 향후 연구에 기초를 제공할 수 있을 것이다.

Supplement data

Supp. Table S1. Temperature-dependent development of *Spodoptera frugiperda* at constant temperatures (original data from Du Plessis et al., 2020)

Tem.(°C)	Egg	Larval instar						Pupa
		1	2	3	4	5	6	
18	6.38	4.94	4.52	5.00	5.16	6.16	8.61	30.68
22	4.00	3.70	3.00	2.48	2.85	3.42	5.12	17.06
26	3.00	2.90	2.14	2.00	2.10	2.33	3.38	11.43
30	2.00	2.70	1.90	1.43	1.62	2.19	2.00	9.00
32	2.00	2.70	1.33	1.06	1.52	1.79	2.06	7.82

Supp. Table S2. Degree days (DD) for the development completion of each instar (namely thermal constant K) of *Spodoptera frugiperda* based on low threshold temperature of 12.2 °C

Tem.(°C)	Larval instar						Pupa
	1	2	3	4	5	6	
18	29	26	29	30	36	50	178
22	36	29	24	28	33	50	167
26	40	30	28	29	32	47	158
30	48	34	25	29	39	36	160
32	53	26	21	30	35	41	155
Average	41	29	25	29	35	45	163
Cumulative	-	70	95	125	160	204	368

VII. 인용 문헌

- Ashley T.R., 1983. Growth pattern alterations in fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, Larvae after parasitization by *Apanteles marginiventris*, *Campoletis grioti*, *Chelonus insularis*, and *Eiphosoma vitticole*.
- Barfield, C.S., Ashley, T.R., 1987. Effects of corn phenology and temperature on the life cycle of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). Fla. Entomol. 70, 110-116.
- Baudron, F., Zaman-Allah, M.A., Chaipa, I., Chari, N., Chinwada, P., 2019. Understanding the factors influencing fall armyworm (*Spodoptera frugiperda* J.E. Smith) damage in African smallholder maize fields and quantifying its impact on yield. A case study in Eastern Zimbabwe. Crop Prot. 120, 141-150.
- Bavaresco, A., Garcia, M. S., Garcia, A. D., Grützmacher, R., Foresti, J., 2004. Adequação de uma dieta artificial para a criação de *Spodoptera cosmioides* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae) em laboratório. Neotrop. Entomol. 33, 155-161.
- Capinera, J.L., 2017. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). Publication No. EENY-98, University of Florida, USDA. http://entnemdept.ufl.edu/creatures/field/fall_armyworm.htm (accessed on 20 February, 2021).
- Capinera, J.L., 2020. Fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae), EENY-098.
- Casmuz Augusto, J.M.L., Socías, M.G., Murúa, M.G., Prieto, S., Medina, S., 2010. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Ar. Entomol. Soc. 69, 209-231.
- Curry, G.L., Feldman, R.M., 1987. Mathematical Foundations of Population Dynamics. Mono. Ser. 3, 246 pp. Tex. Eng. Exp. Stn., College Station, TX.

- Da Silva, D.M., Bueno, A.F., Andrade, K., Stecca, C.S., Neves, P.M.O.J., de Oliveira, M.C.N., 2016. Biology and nutrition of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on different food sources. *Sci. Agric.* v.74, n.1, p. 18-31.
- Day, R., Abrahams, P., Bateman, M., Beale, T., Clottey, V., Cock, M., Colmenarez, Y., Corniani, N., Early, R., Godwin, J., Gomez, J., Moreno, P.G., Murphy, S.T., Opong-Mensah, B., Phiri, N., Pratt, C., Silvestri, S., Witt, A., 2017. Fall armyworm: impacts and implications for Africa. *Outlooks on Pest Manag.* 28, 196-201.
- Du Plessis, H., Schlemmer, M.L., den Berg, J.V., 2020. The Effect of Temperature on the Development of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae).
- Dumas, P., Legeai, F., Lemaitre, C., Scaon, E., Orsucci, M., Labadie, K., Gimenez, S., Clamens, A.L., Henri, H., Vavre, F., Aury, J.M., Fournier, P., Kergoat, G.J., d'Alençon, E., 2015. *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) host-plant variants: two host strains or two distinct species? *Genetica* 143 (3), 305~316, 2015.
- Early, R., González-Moreno, P., Murphy, S.T., Day, R., 2018. Forecasting the global extent of invasion of the cereal pest *Spodoptera frugiperda*, the fall armyworm. *NeoBiota* 40, 25-50.
- Eyring, H., 1935. The activated complex in chemical reactions. *J. Chem. Phys.* 3, 107-115.
- FAO/CABI, 2019. Community-based fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) Monitoring, Early warning and Management. Training of Trainers Manual, First Edition. Digitized by Google. p. 112.
- Farahni, S., Naseri, B., Talebi, A. A., 2011. Comparative life table parameters of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae) on five host plants. *J. Entomol. Res. Soc.* 13, 91-101.

- FDACS/DPI, 2017. common name: fall armyworm scientific name: *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae)
- Foster, R.E., Cherry, R.H., 1987. Survival of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, (Lepidoptera: Noctuidae) exposed to cold temperatures. The Florida Entomologist 70, 419-422.
- Garcia, A.G., Godoy, W.A.C., Thomas, J.M.G., Nagoshi, R.N., Meagher, R.L., 2017. Delimiting strategic zones for the development of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on corn in the State of Florida. J. Econ. Entomol. 111, 120-126.
- Jemma Pearl, 2020. Fall Armyworm(*Spodoptera frugiperda*). 9 November 2020, Agriculture Victoria
- Johnson, S.J., 1987. Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the Western Hemisphere. *Insect Sci. Appl.*, 8, 543-549.
- Kebede, M., Shimalis, T., 2019. Out-break, distribution and management of fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* J.E. Smith in Africa: The status and prospects. *Am. J. Agric. Res.* 4, 43.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., Yiem M.S., 2001. Temperature-dependent development of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), and its stage emergence models. *Environ. Entomol.* 30, 298-305.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003a. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003b. Oviposition model of overwintered adult *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and mite phenology on the ground cover in apple orchards. *Exp. Appl. Acarol.* 31, 191-209.
- Kim, S., Kim, D.-S., 2020. A new direction to understand the life cycle of the Japanese pine sawyer considering the selection strategy of instar pathways. *Scientific Report* 10, 16952(<https://www.nature.com/articles/s41598-020-73344-1>).

- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen, R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.*, 24, 68-75.
- Lee, G.-S., Seo, B.Y., Lee, J., Kim, H., Song, J.H., Lee, W., 2020. First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) (Lepidoptera, Noctuidae), a new migratory pest in Korea. *Korean J. Appl. Entomol.* 59, 73-78.
- Logan, J.A., Wollkind, D.J., Hoyt, S.C., Tanigoshi, L.K., 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5, 1133-1140.
- Luginbill, P., 1928. The fall armyworm, USDA Tech. Bull. 34. 92 pp.
- Marenco, R.J., Foster, R.E., Sanchez, C.A., 1992. Sweet corn response to fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) damage during vegetative growth. *J. Econ. Entomol.* 85, 1285-1292.
- Mitchell, E.R., McNeil, J.N., Westbrook, J.K., Silvain, J.F., Lalanne-Cassou, B., Chalfant, R.B., Pair, S.D., Waddill, V.H., Sotomayor-Rios, A., Proshold, F.I., 1991. Seasonal periodicity of fall armyworm, (Lepidoptera: Noctuidae) in the Caribbean Basin and northward to Canada. *J. Entomol. Sci.* 26, 39-50.
- Montezano, D.G., Specht, A., Bortolin, T.M., Fronza, E., Sosa-Go´mez, D.R., Roque-Specht, V.F., Pezzi, P.P., Luz, P.C., Barros, N., 2013. Immature stages of *Spodoptera albula* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae): developmental parameters and host plants. *Anais da Academia Brasileira de Cieˆncias* 85, 271-284.
- Murúa G., Virla E., 2004. Population parameters of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (LEP.: Noctuidae) fed on corn and two predominant grasses in Tucuman (Argentina). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, vol. 20, núm. 1, 2004, pp. 199-210.

- Murúa, G., Molina-Ochoa, J., Coviella, C., 2006. Population dynamics of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its parasitoids in northwestern Argentina. *Fl. Entomol.* 89, 175-182.
- Nagoshi, R. N., 2011. Artificial selection for developmental rates in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) and its implications on the design of feeding studies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 104, 88-94.
- Nagoshi, R.N., Koffi, D., Agboka, K., Tounou, K.A., Banerjee, R., Jurat-Fuentes, J.L., Meagher, R.L., 2017a. Comparative molecular analyses of invasive fall armyworm in Togo reveal strong similarities to populations from the eastern United States and the Greater Antilles. *PLoS ONE* 12, e0181982.
- Pannuti, L.E.R., Baldin, E.L.L., Hunt, T.E., Paula-Moraes, S.V., 2015. On-plant larval movement and feeding behavior of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on reproductive corn stages. *Environ. Entomol.* 45, 192-200
- Pashley, D.P., 1986. Host-associated genetic differentiation in fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): a sibling species complex?. *Entomol Soc Am* 79, 898 - 904.
- Santos, G. P., Cosenza, G.W., Albino, J. C., 1980. Biologia de *Spodoptera latifascia* (Walker, 1856) (Lepidoptera: Noctuidae) sobre folhas de eucalipto. *Revista Brasileira de Entomologia* 24, 153-155.
- SAS Institute., 2013. SAS OnlineDoc®, Version 9.4, SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Sharanabasappa, D., Kalleshwaraswamy, C.M., Maruthi, M.S., Pavithra, H.B., 2018. Biology of invasive fall army worm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) on maize. *Indian Journal of Entomology*, 80(3), 540-543(2018)
- Smith, J.E., 1797. The natural history of the rare lepidopterous insects of Georgia, including their systematic characters, the particulars of their several metamorphoses, and the plants on which they feed. Collected from the observations of Mr John Abbot, many years resident in that country. Vol. II. pp. 191.

- Waddill, V.H., Mitchell, E.R., Denton, W.H., Poe, S.L., Schuster, D.J., 1982. Seasonal abundance of fall armyworm and velvetbean caterpillar (Lepidoptera: Noctuidae) at four locations in Florida. Fla. Entomol. 65, 350-354.
- Wagner, T.L., Wu, H., Shraper, P.J.H., Coulson, R.N., 1984. Modeling distribution of insect development time: a literature review and application of Weibull function. Ann. Entomol. Soc. Am. 77, 475-487.
- Westbrook, J.K., Nagoshi, R.N., Meagher, R.L., Fleischer, S.J., Jairam, S., 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. Int. J. Biometeorol. 60, 255-267.
- Wyckhuys, K.A.G., O'Neil, R.J., 2006. Population dynamics of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) and associated arthropod natural enemies in Honduran subsistence maize. Crop Prot. 25, 1180-1190.

사 사

길다면 길고 짧다면 짧은 2년이라는 석사과정의 끝에서 곤충생태학실험실에서 보낸 시간을 돌이켜보면 많은 사람의 관심과 사랑으로 이 자리까지 올 수 있었던 것 같습니다. 학부 2학년 재학시절 곤충생태학실험실에 들어온 이후로 5년이라는 시간이 되었습니다. 그 시절부터 선배들의 대학원 졸업을 지켜보고 갈등을 많이 하며 멈춰 섰습니다. 머릿속이 하얗고 백지와 다름없는 내가 과연 대학원 과정을 무사히 마치고 졸업할 수 있을 것인가에 대한 벽이 앞을 가로막았습니다. 이러한 갈등과 고뇌로 벽이 앞을 가로막을 때마다 항상 제 주변에는 저를 지탱해주는 사람들이 있었습니다. 힘들고 고뇌하는 저를 지탱해주신 모든 분께 마지막으로 이 공간을 빌어 감사의 마음을 전하고자 합니다.

이 논문을 작성하기까지 많은 배움과 시행착오가 있었지만 부족했던 저를 이끌어주시고 힘들게 쌓아온 것들이 결실을 보도록 인내하여 지도해주신 김동순 교수님 감사드립니다. 항상 정성 들여 논문을 검토해주시고 부족한 부분을 지도해주신 전용철 교수님, 정용석 교수님께 감사의 말씀 올립니다. 그리고 많은 지도와 가르침을 주신 송창길 교수님, 현해남 교수님, 김주성 교수님, 박원표 교수님께 마음 깊이 감사드립니다. 학부생 재학시절부터 많이 부족하고 모자랐던 저를 항상 응원해주시고 힘들 때마다 멘토가 되어 주신 이종훈 조교 선생님, 이희선 조교 선생님께 진심으로 감사드립니다.

시행착오로 인하여 지치고 좌절하여 포기하고 싶어질 때 주변의 많은 도움과 조언들이 저에게 큰 힘이 되었습니다. 혼자서 수행하지 못하였던 것들을 먼저 나서서 도와주시고, 관심과 조언을 아끼지 않는 김용근 선생님, 장용석 박사님, 현승용 박사님, 신용균 선생님, 좌명은 선생님, 하영삼 선생님, 민동원 선생님께 마음 깊이 감사드립니다. 선생님들의 관심과 조언으로 좌절하지 않고 여기까지 해낼 수 있었습니다.

실험 설계의 기본도 알지 못했던 저를 설계부터 결론 도출과 한 편의 논문이 완성되기까지 많은 도움이 필요하였습니다. 하나부터 열까지 옆에서 개인 멘토를 해준 수빈이누나, 항상 투정 부리고 장난쳐도 받아주는 건이형, 상희누나 연락하면 언제든지 도와주는 태욱이형, 성오형, 명수형, 경훈이형, 서로 의지하며 희로 애락을 함께한 실험실 메이트 희정이, 생각이 짧은 오빠를 만나서 고생한 지은, 소리에게 감사하다는 말 전합니다.

논문발표 자료를 준비하는 동안 발표 요령과 조언을 해주었던 동은이형, 연락 없이 찾아가서 물어봐도 무엇이든지 대답해주는 경철이형, 만나는 것만으로 행복하고 즐거운 강해형, 지환이형, 준이형, 황이형, 제가 앞으로 나아갈 수 있도록 이끌어주는 내 마음의 안식처 현숙이, 찾아가면 늘 밝게 반겨주고 신경써주는 해란이누나, 종오형, 늘 건강 챙겨주시는 미란이누나, 하나누나, 자주 만날 수는 없어도 항상 걱정해주고 응원해주는 민규, 희영이, 잊지않고 먼저 연락해주는 수성이를 비롯한 모든 사람에게 마음 깊이 감사드립니다.

고등학생 때부터 현재까지도 힘들 때마다 제 얘기를 들어주고 격려해준 주변 형들과 친구들에게 감사하다는 말 전합니다. 뜬금없이 연락해도 웃으면서 받아주는 경철이형, 존재만으로 든든한 혁우형, 바쁘고 연락이 없을 때 먼저 챙겨주는 승환이형, 태환이형, 만나면 조언과 웃음으로 보답해주는 종윤이형, 언제든지 고민 상담을 해주는 현영이누나, 자주 만날 수는 없어도 함께하면 무엇이든지 즐거운 민식이, 찬영이, 현중이, 유정이, 이 모든 인연을 이어준 제 사촌 병욱이형에게 진심으로 감사드립니다.

마지막으로 지금의 저를 있게 해주신 저의 어머니 양애경, 아버지 허재석 그리고 응원해준 지선이누나, 동생 지원이 모두 사랑하고 감사드립니다.