

**MethopreneO| 짚시나방(*Lymantria dispar*)의 배자 발생에 미치는 영향**Effects of Methoprene on Embryo Development in the Gypsy moth, *Lymantria dispar*강정호·오세원<sup>1</sup>·이경로Jeong-Ho Kang, Sei-Won Oh<sup>1</sup> and Kyung-Ro Lee

**ABSTRACT** We investigated effects of a topical treatment of methoprene(0.5–5.0  $\mu$ l/egg), a juvenile hormone analogue, on embryo development in the gypsy moth, *Lymantria dispar*. Methoprene lowered egg hatching rate, and also reduced the mean wet weights of hatched 1st instar larvae with the most effect shown at the highest concentration. The differences in protein( $p < 0.01$ ) and carbohydrate( $p < 0.05$ ) contents between control and methoprene(5  $\mu$ l/egg) treatment groups were observed during embryo development.

**KEY WORDS** *Lymantria dispar*, Methoprene, embryogenesis

**초 록**

짚시나방(*Lymantria dispar*)의 배자 발생에 미치는 유약호르몬의 영향을 조사하기 위하여 유약호르몬 유사체인 methoprene을 일에 도포처리(topical treatments)하여 부화율, 부화 유충의 생체량 및 알의 단백질과 탄수화물 함량 변화를 조사하였다. Methoprene 농도별 처리는 부화율에 영향을 미쳐 methoprene 처리군이 대조군(78.5%)에 비해 낮은 부화율을 나타냈으며 5.0  $\mu$ l 처리군에서 가장 낮은율(42.5%)을 보여 주었다. 부화 직후 1령 유충의 생체량은 대조군이 0.7525mg으로 가장 높았으며 methoprene 농도 처리 순으로 감소하다가 5.0  $\mu$ l 처리군에서 0.6487mg으로 최하치를 나타냈다. 처리군별로는 대조군과 0.5  $\mu$ l 처리군이, 1.0  $\mu$ l 와 2.0  $\mu$ l 처리군의 생체량이 유사하였다. 배자 발생 중 알의 단백질 함량 변화에서 0.5  $\mu$ l 처리군은 2, 4일째 대조군과 뚜렷한 차이를 나타냈으며, 탄수화물도 대조군에 비해 처리군이 낮은 함량을 유지하였다.

**검 색 어** 매미나방, 유약호르몬 유사체, 배자 발생

곤충은 왕성한 번식능력을 갖고 있어 많은 수의 알을 낳는데, 알은 대부분 단백질인 난황물질로 구성되어 있다(Kunkel & Nordin 1985). 배자 발생 과정은 온도와 수분 등의 환경적 영향을 받으며, 난황물질과 세포질의 상대적인 양과 분포에 따라 차이를 보인다(Chapman 1982). 곤충을 비롯한 절지동물의 알과 배는 ecdysteroid를 함유하고 배 발생을 조절하게 되는데(Lagueaux et al. 1984), 곤충에서는

여러 종류의 유약호르몬(JH)이 분리되어 배 발생은 내분비계의 조절을 받는 것으로 알려져 있다(Bergot et al. 1981, Rao et al. 1982). JH는 곤충의 성장과 생식을 조절하여 변태 단계에 따른 중요한 내분비적 기능을 수행하며 단백질 합성, 조직성장, 난성숙, 휴면 등에 관여하는 것이 보고되었고, 곤충의 JH 종류는 종과 발생 단계에 따라 기능과 활성이 다르게 작용하는 것으로 알려져 있다(Himeno et al. 1979,

Gordon & Burford 1984).

JH의 기능적 활성을 흥부의 결찰, 알라타체의 이식이나 적출 의에도, JH 활성을 지닌 JH 유사체(juvenile hormone analogue : JHA)에 의한 효과가 주로 보고되고 있는데, JHA로는 epoxymethoprene, farnesol, farnesyl pyrophosphate, methoprene 등이 알려져 있다(Eugenio & Sehnal 1973). 이들의 효과로는 형태형성 저지, 난황형성, 표피세포의 암화 억제 등을 조절하는 것으로 보고되었다(Gunda & Krishnakumaran 1973, Bosquet et al. 1989). 이 중 methoprene은 terpene계의 JHA로서 해충 방제와 유충기 연장을 위한 생장조절제로 사용되고 있는데, *Bombyx mori*에 처리하여 증진 효과와 vitellogenin 합성, 지방체 및 일주기성 등에 영향이 있음이 보고되었다(Mah 1984, Cotton & Anstee 1991).

따라서 본 실험은 짚시나방의 매 발생에 따른 JH의 영향을 조사하기 위해 알에 methoprene을 처리하여 부화율, 부화 유충의 생체량, 알의 단백질과 탄수화물의 함량 변화를 연계 확인하여 기본적 생리 수준의 내분비계 작용과 변태 메카니즘의 기초자료를 얻고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험재료

#### 1) 실험곤충

경기도 강화군 일원에서 채집한 짚시나방 (*Lymantria dispar*)의 난괴를 온도  $27 \pm 1^{\circ}\text{C}$ , 광주기 16L : 8D, 습도 RH 70% 조건에서 실내 사육하여 실험재료로 사용하였다.

#### 2) Methoprene 처리

JH의 영향을 확인하기 위해 합성 유약호르몬 유사체인 methoprene(isopropyl(2E,4E)-11-methoxy-3,7,11-trimethyl-2,4-dodecadienoate)을 도포처리(topical treatment)를 하였다. 도포 처리는 일정농도를 acetone에 희석시켜 micro-syringe(Hamilton, USA)로 처리하였다. 농도는 알 1개당 0.5, 1.0, 2.0, 0.5 $\mu\text{l}$ 가 유지되도록 하

였으며, 대조군은 acetone만을 도포하였다. 단백질과 탄수화물의 정량에는 0.5 $\mu\text{l}$  처리군을 사용하였다.

### 2. 실험방법

#### 1) 부화율과 생체량 측정

Methoprene 처리에 의한 부화율과 생체량을 확인하기 위해 총 1,000개의 알을 샤레(50 × 8mm)에 각각 10개씩 분배한 후, 대조군과 알 1개당 0.5, 1.0, 2.0, 0.5 $\mu\text{l}$  농도별로 200마리씩 처리하여 온도  $27 \pm 1^{\circ}\text{C}$ , 광주기 16L : 8D, 습도 RH 70% 조건으로 부화시켜 매일 일정시간에 확인하였다. 부화 직후의 1령 유충은 chemical balance를 이용하여 생체량을 측정, 통계처리하였다.

#### 2) 단백질 정량

알의 총단백질 함량측정은 Lowry법(1951)을 이용하였는데, bovine serum albumin(4mg/ml)용액을 표준 단백질로 하여 1N folin reagent와 반응시켜 그 흡광도로 회귀방정식을 구하여 표준곡선을 작성하고, 시료의 흡광도를 비교하여 함량계산을 하였다. 흡광도는 spectrophotometer(UV-120-02 Shimadzu, Japan)를 이용하여 750nm에서 측정하였다.

#### 3) 탄수화물 정량

알의 총탄수화물 함량은 orcinol-sulphuric acid법(Charles & Kennedy 1986)을 변형하여 측정하였다. 각 시료와 표준 탄수화물로 사용한 glucose 200 $\mu\text{l}$ 씩을 조제한 orcinol-sulphuric acid와 반응시킨 후 표준곡선과 비교하여 정량하였다. 흡광도는 spectrophotometer(UV-120-02 Shimadzu, Japan)를 이용하여 420nm에서 측정하였다.

#### 4) 통계처리

대조군과 methoprene처리군과의 유의성을 검정하기 위하여 1요인 분산분석(One-way ANOVA)과 비모수 검정방법(nonparametric

analysis)인 크루스칼-월리스 검정(Kruskal-Wallis test)과 맨-휘트니 검정(Mann-Whitney test)을 이용하여 분석하였다(Bernard 1990).

## 결 과

### 1. 부화율

Methoprene의 농도별 처리가 짚시나방의 부화에 미치는 영향은 표 1의 결과와 같다. 검정

대상인 1,000개의 알에서 총 710개의 알이 부화하여 전체적으로 71.0%의 부화율을 나타냈으며, 대조군과 0.5 $\mu$ l, 1.0 $\mu$ l 처리군은 유사하였으나, 2.0 $\mu$ l에서 감소하다가 5.0 $\mu$ l 처리군에서 최하치를 나타냈다. 부화는 27±1°C 하에서 6일째부터 시작되었으나, 5.0 $\mu$ l 처리군만은 7일째부터 부화되는 차이를 보였다. 전체적으로는 부화를 시작한 후 2일째에서 최고를 나타내고, 점차 감소하는 경향을 보였다.

Table 1. Effects of methoprene on egg hatching of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

Treatments <sup>1</sup>	Days						Total	H.R. <sup>2</sup> (%)
	6	7	8	9	10	11		
Control	21	81	41	8	5	1	157	78.5
0.5 $\mu$ l	5	102	34	10	5	1	157	78.5
1.0 $\mu$ l	9	109	30	6	6	2	162	81.0
2.0 $\mu$ l	15	92	29	9	1	3	149	74.5
5.0 $\mu$ l	0	16	34	13	18	4	85	42.5
Total	50	400	168	46	35	11	710	71.0

<sup>1</sup> Treatments : Methoprene dosage( $\mu$ l/egg)

<sup>2</sup> H.R. : Hatching rate

### 2. 유충의 생체량

부화 직후 1령 유충의 평균 생체량은 대조군이 가장 높았으며 methoprene 처리 농도순으로 점차 감소하여 5.0 $\mu$ l 처리군이 최하치를 나타냈다(표 2). 처리군별로는 대조군과 0.5 $\mu$ l 처리군의, 1.0 $\mu$ l와 2.0 $\mu$ l 처리군의 생체량이 유사하게 나타났다( $P<0.05$ ).

Table 2. Effects of methoprene on wet weight of the 1st instar larvae from the gypsy moth, *Lymantria dispar*

Treatments <sup>1</sup>	Mean(mg)	S.D. <sup>2</sup>	F <sup>3</sup>
Control	0.7525	0.057	45.8336***
0.5 $\mu$ l	0.7500	0.087	
1.0 $\mu$ l	0.7000	0.055	
2.0 $\mu$ l	0.6850	0.033	
5.0 $\mu$ l	0.6487	0.043	

<sup>1</sup> Treatments : Methoprene dosage( $\mu$ l/egg)

<sup>2</sup> S.D. : Standard deviation

<sup>3</sup> F : One-way ANOVA statistics(\*\*\*: p-value<0.001)

### 3. 알의 단백질 함량 변화

정상적인 발생 중 알의 단백질 함량 변화는 2일째 감소하다 다시 증가하였으나, methoprene 처리군은 2일째 최고치를 보이다 감소를 하여 대조군과 역관계를 나타냈다(표 3). 일자별 함량변화는 대조군과 처리군 모두 뚜렷한 차이를 보여 탈생 간 단백질 변화가 있음을 나타내었다( $P<0.01$ , 표 4).

맨-휘트니 검정결과 0일째는 함량 차이를 보이지 않았으나, 2일과 4일째에서는 뚜렷한 차이를 나타내 methoprene의 영향이 있음을 확인하였다( $P<0.01$ , 표 5).

Table 3. Effects of methoprene(5.0 $\mu$ l/egg) on protein contents(mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

Treatments	Days			
	0	2	4	6
Control	11.2	9.1	9.9	—
Methoprene	11.1	12.1	8.6	8.90

Table 4. Kruskal-Wallis test for effects of methoprene(5.0 $\mu$ l/egg) on protein contents(mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

	Mean	S.D. <sup>1</sup>	$\chi^2$ <sup>2</sup>
Control			
0 day	11.2	0.7	10.65***
2 days	9.1	0.3	
4 days	9.9	0.5	
Methoprene			
0 day	11.1	0.3	14.38***
2 days	12.1	0.3	
4 days	8.6	0.5	
6 days	8.7	0.3	

<sup>1</sup> S.D. : Standard deviation

<sup>2</sup>  $\chi^2$  : Chi-square statistics(\*\*\*) : p-value < 0.001)

Table 5. Mann-Whitney test for effects of methoprene(5.0 $\mu$ l/egg) on protein contents(mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

	Mean	S.D. <sup>1</sup>	U(W) <sup>2</sup>
Total			
Control	10.0	1.1	119.0(238.0)
Methoprene	10.1	1.6	
0 day			
Control	11.2	0.7	9.0(21.0)
Methoprene	11.1	0.3	
2 days			
Control	9.1	0.3	0.0(15.0)***
Methoprene	12.1	0.3	
4 days			
Control	9.9	0.5	0.0(30.0)***
Methoprene	8.6	0.5	

<sup>1</sup> S.D. : Standard deviation

<sup>2</sup> U(W) : Mann-Whitney U statistics (Wilcoxon W statistics)

(\*\*\* : p-value < 0.001)

#### 4. 알의 탄수화물 함량 변화

정상적인 알이나 methoprene 처리를 받은 알의 탄수화물 함량은 모두 일자별 증가를 보였으나 처리군의 경우 6일째는 감소(표 6)를 나타내어 발생 일자별로 현저한 차이가 있음을 보여주었다(표 7).

한편 대조군과 처리군간의 탄수화물의 평균 함량( $P < 0.01$ )과 일자별 함량( $P < 0.05$ )에서 뚜렷한 차이를 나타내 methoprene 영향을 크게 받는 것으로 확인 되었다(표 8).

Table 6. Effects of methoprene(5.0 $\mu$ l/egg) on carbohydrate contents(mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

Treatments	Days			
	0	2	4	6
Control	11.0	12.3	14.7	—
Methoprene	9.9	9.4	12.8	8.7

Table 7. Kruskal-Wallis test for effects of methoprene(5.0 $\mu$ l/egg) on carbohydrate contents(mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

	Mean	S.D. <sup>1</sup>	$\chi^2$ <sup>2</sup>
Control			
0 day	11.0	0.7	8.91***
2 days	12.1	0.3	
4 days	14.7	1.3	
Methoprene			
0 day	9.9	0.1	12.20***
2 days	9.4	0.1	
4 days	12.8	0.3	
6 days	8.7	0.4	

<sup>1</sup> S.D. : Standard deviation

<sup>2</sup>  $\chi^2$  : Chi-square statistics(\*\*\* : p-value < 0.001)

#### 고 졸

배 발생에서 가장 중요한 환경 조건은 온도와 수분, 광주기 등이지만(Chapman 1982), 배 발생 전반에 걸쳐 ecdysteroid가 존재하며 낭배기에서 급격한 증가를 보이고(Rao et al. 1982), 많은 곤충의 알에서 JH의 존재도 보고되어(Barker et al. 1984), 배 발생에 내분비계의 영향이 있음을 보여주었다. 또한 Enslee와 Riddiford(1977)는 benzamid, colcemid, JHA 등의 화학적 유해 물질도 곤충의 배 발생에 영향을 미친다고 하였다.

Table 8. Mann-Whitney test for effects of methoprene(5.0 µl/egg) on carbohydrate contents (mg/g) during embryo development of the gypsy moth, *Lymantria dispar*

	Mean	S.D. <sup>1</sup>	U(W) <sup>2</sup>
Total			
Control	12.5	1.2	23.0(197.0)***
Methoprene	10.0	1.6	
0 day			
Control	11.0	0.7	0.0(6.0)**
Methoprene	9.9	0.1	
2 days			
Control	12.2	0.3	0.0(26.0)**
Methoprene	9.4	0.1	
4 days			
Control	14.7	1.3	0.0(15.0)**
Methoprene	12.8	0.3	

<sup>1</sup> S.D. : Standard deviation

<sup>2</sup> U(W) : Mann-Whitney U statistics (Wilcoxon W statistics)

(\*\* : p-value < 0.01   \*\*\* : p-value < 0.001)

매미나방에 methoprene을 처리하면 부화율에 영향을 나타냈는데, Chen과 Borden(1989)은 *Ips paraconfusus*에 fenoxy carb를 처리하여 알의 부화가 현저하게 감소됨을 관찰한 바 있다. Smith와 Arking(1975)도 JH나 JH 유사체의 처리는 여러 곤충에서 매의 치사를 유도한다고 하여, 발생 종인 알에서 이런 호르몬들이 배 발생동안 영향을 미친다는 것을 알려주고 있다. Dorn(1982)은 외부로 부터의 JH I의 높은 농도는 등간힘(dorsal closure)의 결함을 가져온다고 하여 치사 외에도 발생 중 많은 장해를 유도함을 보여 주고 있는데, 곤충의 배 발생 동안 JH 활성 변화와(Hoffmann & Lagueux 1985), 일부 곤충에서 JH나 JH 유사체 처리에 의한 배 발생의 영향이 보고된 바 있지만(Injectyan et al. 1979), JH의 역할은 크게 알려진 바 없다.

Dorn(1982)은 항유약호르몬제인 precocene을 알에 처리시 물질 성분이 난각의 안쪽이나 바깥 부위에 남아 있게 되어 부화 기간중 anti-

-allatrin 효과를 가져온다 하였다. methoprene 도 배의 알라타체 기능에 영향을 미치는 것으로 생각되는데, JHA는 배 발생 중 퇴행운동(katatrepsis)이 일어나지 못하게 하여 배를 반전시킨다고 하였다(Enslee & Riddiford 1977). 또한 JHA는 일부 협력작용으로서 독성 효과를 나타낸다고 보고하였다(Dorn 1982).

Methoprene 처리 농도 별로는 5.0 µl 처리가 가장 효과적이었는데, Strand 등(1991)은 methoprene과 JH II가 *Copidosoma floridanum* 배 발생에서 형태형성을 억제하며 효과는 적절한 투여량과 투여 시간에 의존한다고 하여 농도와 깊은 관계 있음을 보여 주었다. Charib와 Reggi(1983)은 배 발생기간 중 JH는 발생 1일, 배자운동 전과 배 발생 끝단계 등 세 경우에 나타나고 JH의 농도 변화가 다양함을 보여 주어, methoprene 처리 시기에 따른 영향도 있을 것으로 생각된다.

부화 유충의 생체량도 농도별로 차이를 나타냈는데 이는 배 발생동안 methoprene에 의한 생육 억제를 받은 것으로 생각된다. Smith와 Arking(1975)이 JHA 처리가 배 발생을 억제시키거나 배 발생 과정이 무질서하게 이루어진다는 것을 관찰하였고, Riddiford(1985)가 JH 와 20-hydroxyecdysone 처리하에서 여러 곤충의 조직은 단백질 패턴 및 유전자 발현과 관계 있음을 제시하였다. Hoffmann과 Lagueux (1985)는 배 발생시 증가되는 JH는 배를 반전시키고, 등간힘, 부속기관의 확장 등을 유도한다고 하였고, Lanzrein 등(1984)은 *Nauphoeta cinerea*의 배에서 알라타체와 카디아카체 복합체가 형성되어 호르몬을 분비하여 정상적인 배 발생을 이끈다 하였다. methoprene 처리에서도 배 발생을 억제시켜 정상 분화를 방해하고 ecdysteroid와 상호작용을 하는 것으로 생각된다.

곤충의 알은 대부분 단백질로 구성되어 80 ~90%가 vitellin으로 축적되어 있으며(Kunkel & Nordin 1985), vitellin은 배 발생 동안 감소되어 부화 유충에서는 알의 30% 만을 함유하

고, 이중 egg-specific protein은 배 발생에 매우 중요하여 유충으로 부화하기 전에 모두 소모된다고 보고되었다(Irie & Yamashita 1980). 발생 중 알의 단백질 함량은 대조군과 처리군이 뚜렷한 차이를 보여 methoprene의 영향이 있음을 암시하였는데, 대조군의 함량은 감소하다 2일째부터 증가를 보인 반면, 처리군은 이와 역관계를 성립하여 매 발생은 단백질과 상당히 밀접한 관계를 갖는 것으로 생각다.

곤충 알에서의 주요 탄수화물은 trehalose, mannose, glucose 등으로 알려져 있다(Chen 1971). 발생 중 알의 탄수화물 함량도 대조군과 methoprene 처리군 간에 유의적인 차이를 나타내 처리군이 전체적으로 낮은 함량을 유지하였는데, 탄수화물은 곤충의 배 발생 동안 중요한 에너지원으로 작용하는 것으로 알려져 있다(Agrell 1964). 한편 Yamasaki(1973)는 알의 탄수화물이 단백질과 복합체로 존재한다고 하여, 단백질과 연관되어 알의 발생에 주요역할을 수행할 것으로 생각된다.

이상의 결과로 methoprene 처리가 짚시나방의 배자 발생에 형태적, 생리적으로 크게 영향을 미침을 알 수 있다.

### 인용 문헌

- Agrell, I. 1964. Physiological and biochemical changes during insect development. In *The Physiology of Insecta*(Edited by Rockstein), Vol. I, pp. 91~148. Academic Press, New York.
- Bergot, J. B., F.C. Baker, D.C. Cerf, G. Jamieson & D.A. Schooley. 1981. Qualitative and quantitative aspects of juvenile hormone titer in developing embryos of several insect species: discovery of a new JH-like substance extracted from eggs of *Manduca sexta*. In *Juvenile hormone biochemistry* (Edited by Pratt, G.E. & G.T. Brooks), Vol. 15, pp. 33~45, Elsevier/North Holland Biomedical Press, New York, Oxford.
- Baker, F.C., B. Lanzrein, C.A. Miller, L.W. Tsai, G. C. Jamieson & D.A. Schooley. 1984. Detection of only JH III in several life-stages of *Nauphoeta cinerea* and *Thermobia domestica*. *Life Sci.* 35: 1553~1560.
- Bernard, R. 1990. Fundamentals of biostatistics. Pws-Kent Pub. U.S. A. pp. 293~317.
- Bosquet, G., J. Fourche & Guillet. 1989. Respective contributions of juvenile hormone and 20-hydroxyecdysone to the regulation of major haemolymph protein synthesis in *Bombyx mori* larvae. *J. Insect Physiol.* 35(12): 1005~1015.
- Chapman, R.F. 1982. *The insects: Structure and function*. Hodder and Stoughton, London, pp. 318~330.
- Charib, B. & M. De Reggi. 1983. Changes in ecdysteroid and juvenile hormones in developing eggs of *Bombyx mori*. *J. Insect Physiol.* 29(12): 871~876.
- Charles, A. W. & J. F. Kennedy. 1986. Oligosaccharide. In *Carbohydrate analysis*(Edited by Chaplin, M. F. & J.F. Kennedy), pp. 37~54, IRL Press, Oxford.
- Chen, N.M. & J.H. Borden. 1989. Adverse effect of fenoxy carb on reproduction by the California five-spined ips, *Ips paraconfusus* Lanier(Coleoptera: Scolytidae). *Can. Ent.* 121: 1059~1068.
- Chen, P. S. 1971. Biochemical aspects of insect development. S. Karger, Basel.
- Cotton, G. & J.H. Anstee. 1991. A biochemical and structural study on the effects of methoprene on fat body development in *Locusta migratoria* L. *J. Insect Physiol.* 37(7): 525~539.
- Dorn, A. 1982. Precocene-induced effects and possible role of juvenile hormone during embryogenesis of the milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*. *Gen. Comp. Endocr.* 46: 42~52.
- Enslee, E. C. & L. M. Riddiford. 1977. Morphological effects of juvenile hormone mimics on embryonic development in the bug *Pyrrhocoris apterus*. *Wiht. Roux' Archiv.* 181: 163~181.
- Eugenio, B. R. & F. Sehnal. 1973. Inhibition of reproduction and embryogenesis in the firebrat, *Thermobia domestica* by juvenile hormone analogues. *J. Insect Physiol.* 19: 37~56.
- Gorden, R. & I. R. Burford. 1984. Effects of methoprene, a juvenile hormone analogue, on the larval and pupal stages of the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 30: 279~286.

- Gunda, R. & A. Krishnakumaran. 1973. Changes in the morphogenetic response of *Tenebrio molitor* pupae to juvenile hormone in relation to age. *J. Insect Physiol.* 19: 773~780.
- Himeno, M., J. Takahashi & T. Komano. 1979. Effect of juvenile hormone on macromolecular synthesis of an insect cell line. *Agric. Biol. Chem.* 43: 1285~1292.
- Hoffmann, J. A. & M. Lagueux. 1985. Endocrine aspects of embryonic development in insects. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*(Edited by Kerkut G. A. & L.I. Gilbert), Vol. 1, pp.435~457. Pergamon Press, Oxford.
- Injeyan, H.S., S.S. Tobe & E. Rapport. 1979. The effects of exogenous juvenile hormone treatment of embryogenesis in *Schistocerca gregaria*. *Canad. J. Zool.* 57: 838~845.
- Irie, K. & O. Yamashita. 1980. Changes in vitellin and other yolk proteins during embryonic development of the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect physiol.* 26: 811~817.
- Kunkel, J. G. & J. H. Nordin. 1985. Yolk proteins. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*(Edited by Kerkut, G. U. & L. I. Gilbert), Vol. 1. pp. 83~111. Pergamon Press, Oxford.
- Lanzrein, B., H. Imboden, C. Bürgin, E. Burning & H. Gfeller. 1984. On titers, origin and function of juvenile hormone III, methyl farnesoate, and ecdysteroids in embryonic development of the ovoviviparous cockroach *Nauphoeta cinerea*. In *Biosynthesis, Metabolism and Mode of Action of Invertebrate Hormones*(Edited by Hoffman, J. A. & M. Porchet), pp. 454~465. Springer, Berlin.
- Lagueux, M., J. A. Hoffmann, F. Goltzene, C. Kappler, G. Tsoupras, C. Hetru & B. Luu. 1984. Ecdysteroids in ovaries and embryos of *Locusta migratoria*. In *Biosynthesis, Metabolism and Mode of Action of Invertebrate Hormones*(Edited by Hoffman, J. A. & M. Porchet), pp. 168~180. Springer, Berlin.
- Lowry, O. H., N. J. Rosenbrugh, A. L. Farr & R. J. Randall. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265~275.
- Mah, Y. I., Y. H. Kwon & S. P. Lee. 1984. Effects of juvenile hormone analog Manina on silkworm, *Bombyx mori* L.: II. Varietal differences in cocoon productivity of the leading silkworm varieties by topical application of juvenile hormone analog "Manina". *Korean J. Seric. Sci.* 26(1): 25~29.
- Rao, K. D. P., D. M. Norris & H. M. Chu. 1982. Ecdysteroids in adults, ovaries and eggs of *Xyleborus ferrugineus*(Coleoptera: Scolytidae). *Insect Biochem.* 12: 531~536.
- Riddiford, L. M. 1985. Hormone action at the cellular level. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*(Edited by Kerkut, G. U. & L. I. Gilbert), Vol. 8. pp. 37~84. Pergamon Press, Oxford.
- Smith, R. F. & R. Arking. 1975. The effects of juvenile hormone analogue on the embryogenesis of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 21: 723~732.
- Strand, M. R., W. G. Goodman & E. H. Baehrecke. 1991. The juvenile hormone titer of *Tricoplusia ni* and its potential role in embryogenesis of the polyembryonic wasp *Copidosoma floridanum*. *Insect Biochem.* 21: 205~214.
- Yamasaki, K. 1973. Characterization and partial purification of a mannanlike polysaccharide in the egg of *Locusta migratoria*. *Insect Biochem.* 3: 79~90.

(1993년 9월 20일 접수)