

# 변온조건이 과밤나방 [*Spodoptera exigua* (Hübner)] 발육에 미치는 영향

김용균 · 권도형 · 김찬영

(안동대학교 자연과학대학 생명자원과학부)

## Effect of Fluctuating Temperature on Development of the Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner)

Kim, Yonggyun, Dohyung Kwon and Chanyoung Kim

(School of Bioresource Sciences, College of Natural Sciences, Andong National University, Andong, Korea 760-749)

### ABSTRACT

Effect of fluctuating temperatures on the development of the immature beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), was analyzed. At constant rearing temperature regimes, the estimated developmental threshold temperatures were varied among stages and instars, but had an average 13°C from egg hatch to adult emergence. Based on the 13°C threshold temperature, we set up three different rearing temperature regimes having the same day-degrees. Two fluctuating temperature regimes changed significantly the developmental period expected by the constant rearing temperature regime. Under the same thermophase temperature (25°C), the thermocycling regime with the higher cryophase temperature (10°C) accelerated the developmental rate probably by lowering temperature limit for development, but that with the lower cryophase temperature (5°C) gave a negative developmental effect.

**Key words:** Fluctuating temperature, Development, *Spodoptera exigua*, Threshold temperature, Day degree

### 서 론

외온성 동물로서 곤충은 외부온도가 발육속도를 결정하여 준다. 이러한 이유로 많은 곤충발생의 생태적 모델은 온도가 주요한 결정변수로 이용되었다(Pruess 1983, Curry and Feldman 1987). 발육이 허용되는 온도범위 및 발육속도는 곤충의 종류와 발육시기에 따라 다를 수 있다(Ratte 1984). 그러나 일반적으로 최저임계온도(발육영점온도)를 기준으로 온도가 증가하면서 발육속도 증가율도 증가하다가 일정 변곡점을 지나면서 증가율이 감소하게 되고 증가율이 0이 되는 지점이 최적발육온도이고 이후 급격하게 발육저하를 보이게 된다. 여기에서 기본이 되는 개념이 발육영점온도이고 이 온도이상부터 발육최적온도까지가 발육유효온도이다. 이 발육유효온도의 누적치는 특정 곤충의 각 곤충발육시기에 일정한 상수로 여겨진다. 그러나 이 중요한 발육영점온도의 결정은 발육이 허용되는 온도범위의 서로 다른 정온조건에서 각 발육시기별로 발육속도를 실험적으로 정하고 외삽법의 방식으로 추정하게 된다. 그러므로 이렇게 해서 얻어진 발육영점온도는 이론치에 불과하

며 실제 야외 발생자료에 이용되었을 때에 시기 및 환경조건에 따라 심각한 편차를 보일 수도 있다(Beck 1983). 또 이 온도에서 과연 곤충의 발육이 정지하느냐에 대한 의구심도 자아내게 된다(Eubank *et al.* 1973). 특히 야외조건과 같은 변온환경에서 발육영점온도는 변동되어질 수 있다(Ratte 1984).

과밤나방(*Spodoptera exigua* (Hübner))은 비휴면성 비래해충으로 국내에서는 주로 7월 이후 심각한 야외밀도로 농작물에 피해를 주고 있다. 이 해충의 국내 월동가능성이 검정되어(Kim and Kim 1997) 이들의 국내 야외집단의 밀도증가 이유가 해마다 변동될 수 있는 이주집단 뿐만 아니라 월동세대의 분포와 밀도의 분석이 필요하게 되었다. 최근 들어 시설 재배지의 확대로 겨울기간중 이 환경에서는 작물의 저온장애 한계점인 5°C 이상인 대략 10-30°C 온도를 유지하게 된다(Cho 1995). 더욱이 많은 시설지는 하루중 일정한 온도를 유지하는 정온보다는 저온장애를 피할 수 있는 정도의 가온으로 하루중 편차가 크게 유지되는 변온조건으로 가동되고 있다(Chung *et al.* 1994).

본 연구는 과밤나방의 국내 월동집단을 추적하려는 목

적으로 기존에 본 연구실에서 기본적으로 집단유전자 지표 및 내한성 연구가 진행되어오고 있으며 (Kim and Kim 1997, Kim and Kim 1998, Kim *et al.* 1998). 이렇게 해서 얻어질 월동집단의 밀도와 분포를 온도의 변수로 예측하기 위해 겨울기간중의 변온조건에서 이 곤충의 발육속도가 일반적 정온 발육모델로서 설명되어질 수 있는지를 조사하였다. 이를 수행하기 위해 먼저 연구자에 따라 다르게 추정된 파밤나방 유충 및 용의 발육영점온도를 (Gho 1993, Lee 1993) 본 연구의 집단을 기준으로 다시 설정하였다. 변온조건의 효과는 변온효과 뿐만 아니라 발육영점온도 이하의 온도가 발육속도에 미치는 영향을 분석하기 위해 최저온도가 발육영점온도 이상 또는 이하인 경우로 나눠 분석하였다.

## 재료 및 방법

### 시험곤충

안동시 송천동 파 (*Allium fistulosum*)에서 채집하여 인공사료 (Gho 1993)로 사육실 (온도 25°C, 광주기 16:8 (L:D) h)에서 약 40세대 누대사육된 실내 파밤나방 집단을 이용하였다. 같은 조건의 사육실에서 성충의 산란을 위해 10% 설탕물이 먹이로 공급됐다.

### 발육속도분석

사육실에서 갓 부화된 1령충들이 모두 일정한 광주기 [12:12 (L:D) h] 조건을 갖는 세 가지 정온 (16, 20, 25°C) 조건에 임의로 50마리씩 나누어 플라스틱 사육용기 (직경 8.5 cm × 높이 3 cm)에서 인공사료를 먹이로 개체사육되었다. 유충의 각 령기간과 용기간은 허물벗기를 기준하여 일수로 측정하였다. 발육속도는 발육기간의 역수로 산출하여 이 발육속도와 발육온도간 회귀분석에 의해 발육영점온도를 결정하였다 (SAS Institute 1988).

### 변온처리

발육영점온도 (13°C)를 기준하여 일별 발육 유효온도가 같은 변온과 정온조건을 상호비교하였다. 각 처리에는 사육실에서 갓 부화된 1령충 60마리를 개체 처리하였으며 인공사료를 먹이로 각 발육기간이 조사되었다.

### 통계분석

처리별 발육기간의 평균간 차이는 Tukey 분석법 (Montgomery 1984)으로 비교했다 (SAS Institute 1988).

## 결 과

### 발육영점온도

세 가지 정온조건에서 파밤나방은 온도의 증가에 따라

**Table 1.** Larval and pupal periods of *Spodoptera exigua* with different constant rearing temperatures

Rearing temperature	N	Developmental period (days) mean ± SD	
		Larva	Pupa
16°C	50	59.0 ± 4.5 a <sup>1</sup>	— <sup>2</sup>
20°C	50	27.5 ± 2.5 b	16.3 ± 1.6 a
25°C	50	17.1 ± 2.0 c	8.6 ± 1.1 b

<sup>1</sup> Means followed by different letters are significantly different at  $\alpha=0.05$  (Tukey's test) in each developmental stage.

<sup>2</sup> Any pupa did not develop into adult at 16°C.

**Table 2.** Effect of fluctuating rearing temperature on the larval period of *Spodoptera exigua*, where its cryophase temperature was above developmental threshold temperature (13°C)

Rearing temperature	N	Developmental period (days) mean ± SD
25°C constant	42	15.4 ± 0.8 a <sup>1</sup>
30°C:20°C 12h:12h	39	13.6 ± 1.1 b

<sup>1</sup> Means followed by different letters are significantly different at  $\alpha=0.05$  (Tukey's test) in each developmental stage.

발육기간이 짧아짐을 보였다 (Table 1). 용 발육의 경우 16°C에서 108일까지 조사하였으나 성충으로 탈피가 일어나지 않아 이 온도에서 용기간을 측정할 수 없었다. 이상의 발육시기별 발육속도를 기준으로 온도에 따른 발육영점온도가 추정되었다. 추정된 유충기의 발육영점온도는 유충영기에 따라 10-14°C로 상이하였으나 평균 11.2°C를 나타냈고 용기간중에는 약 14.4°C로서 유충기간과의 차이점을 나타냈다. 유충과 용기간을 합산하여 발육영점온도를 추정하면 약 13°C의 발육영점온도가 얻어졌다.

### 변온효과

변온처리는 크게 두 가지로 나뉘어 분석되었다. 먼저 순수하게 변온의 효과만 분석하기 위해 변온조건의 최저온도가 발육영점온도 (13°C) 이상인 경우이다. 이에 상응한 정온조건은 두 온도의 평균온도이다. 두 조건은 위에서 결정된 13°C의 발육영점온도를 기준으로 같은 일별 유효발육온도 (12 day-degrees)를 갖게 된다. 이때 변온조건 (30°C:20°C=12h:12h)이 정온 (25°C)에 비해 발육기간이 약 2일 정도 짧아졌다 (Table 2).

변온효과 뿐만 아니라 결정된 발육영점온도의 본질을 추적하기 위해 변온조건에서 최저온도가 발육영점온도 (13°C) 이하일 경우를 분석하였다. 이때 정온조건은 변온조건과 같은 일별 유효적산온도 (3.5 day-degrees)를 갖게되는 온도로 맞추었다. 최저온도가 10°C인 변온조건에서는 정온조건 (16.5°C)에 비해 발육을 약 5일 정도 빠르게 촉진시켰

**Table 3.** Effect of fluctuating rearing temperature on the larval and pupal periods of *Spodoptera exigua*, where their cryophase temperatures were below developmental threshold temperature (13°C).

Stage	Developmental period, days (mean ± SD)		
	16.5°C: 16.5°C constant	20°C: 10°C 12 h: 12 h	20°C: 5°C 12 h: 12 h
Instar			
1st	8.81 ± 1.39(31) <sup>1</sup>	8.25 ± 0.84(32)	9.94 ± 4.03(35)
2nd	6.90 ± 1.02(23)	6.40 ± 0.82(25)	8.32 ± 0.95(25)
3rd	6.89 ± 1.23(21)	6.00 ± 1.10(21)	8.61 ± 0.94(23)
4th	5.53 ± 1.33(20)	6.21 ± 0.63(19)	8.48 ± 0.87(21)
5th	16.63 ± 1.75(19)	12.00 ± 1.00(17)	19.90 ± 1.73(21)
Larvae	44.75 ± 2.26(19) <sup>a2</sup>	38.94 ± 1.89(17) <sup>b</sup>	54.95 ± 2.65(21) <sup>c</sup>
Pupae	20.50 ± 1.37(19) <sup>a</sup>	20.00 ± 1.73(17) <sup>a</sup>	22.67 ± 1.83(21) <sup>b</sup>
Larvae + Pupae	65.25 ± 2.52(19) <sup>a</sup>	58.94 ± 2.46(17) <sup>b</sup>	77.62 ± 2.25(21) <sup>c</sup>

<sup>1</sup> Figures in the parentheses represent the numbers of measurements.  
<sup>2</sup> Means followed by different letters are significantly different ( $\alpha = 0.05$ ; Tukey's test) in each developmental stage.

으나 최저온도가 5°C인 변온조건은 오히려 발육 저해효과를 주었다 (Table 3).

### 고 찰

본 연구에서 결정된 파밤나방(*Spodoptera exigua*)의 발육영점온도는 기존에 알려진 결과에 비해 차이가 있었다. Gho(1993)는 유충과 용의 발육 영점온도를 각각 13.7°C와 15.1°C로, Lee(1993)는 모두 15.4°C로 보고하여 기존의 두 결과들에서도 차이가 있었다. 이러한 차이는 우선 발육영점온도가 이론 추정치의 한계성을 갖는다는 점에서 이해될 수 있다. 즉, 실제적으로 발육영점온도에서는 발육기간이 무한대로 추정됨으로 실험상으로 이 온도를 결정하기란 불가능하다. 또 발육영점온도 부근의 발육허용온도들은 온도와 발육간에 비직선적으로 접근하기 때문에 (Ratte 1984) 본 연구와 기존 연구들간에 차이점은 이러한 추정치들의 차이로 사려된다.

이러한 연구자 사이에 발육영점온도 차이에 대한 다른 요인으로서 실험집단들이 야외집단에서 추출된 표본집단들로서 실내에서 서로 다른 먹이 조건에서 선발되었고, 또 추출된 소집단의 임의 유전적 부동에 따른 유전적 변이를 고려한다면 이들의 온도에 대한 발육반응은 유전적 변이로서도 간주할 수 있겠다. 일반적으로 발육영점온도의 변이는 같은 야외 종이라 하더라도 연중 발생시기가 서로 다른 집단에서도 차이가 난다고 여러 곤충에서 보고되었다 (Harari et al. 1998).

온도별 파밤나방의 발육에서 16°C에서 용은 성충으로 발육하지 못했다. 반면에 16.5°C에서는 약 20일후 정상적인 성충으로 발육했다. Lee(1993)는 15°C에서 파밤나방을

사육했을 때 용으로 발육하지 못했음을 보고했고, 이때 6령으로 이상 탈피현상을 보였다. 다시 14°C로 파밤나방을 사육하였을 때 4령이후의 발육이 진행되지 않았다(미발표 자료). 곤충의 발육은 다양한 생체내 화학반응의 복합 표현물로 간주될 수 있으며 이들 반응의 전체속도는 가장 느린 화학반응들에 의해 결정되어지며, Beck(1983)은 이러한 반응들을 발육속도 결정단계라고 규정하였다. 낮은 저온으로 갈수록 발육의 이상은 이러한 발육속도 결정단계들이 발육시기에 따라 온도에 대한 민감도가 다르다는 것을 의미하게 된다. 분명한 것은 본 실험실의 파밤나방 용집단은 16°C와 16.5°C 사이의 정온조건에서 생리적 발육 영점온도를 갖는다는 점이고 이에 대한 구체적인 연구접근이 진행중에 있다.

본 연구에서 얻어진 13°C의 발육영점온도를 기준으로 동일한 일별 유효적산온도를 주는 변온과 정온조건에서 변온조건은 파밤나방의 발육을 촉진시켰다. 정온에 비해 변온조건에서의 발육 촉진효과는 발육영점온도 부근의 변온조건(20°C/10°C)이 발육최적온도 부근에서 변온조건(30°C/20°C)에 비해 두드러졌다. 이러한 변온조건에서의 촉진효과는 많은 곤충에서 보고되었으며 이에 대해 Hoffmann(1980)은 다음의 요인들로 이유를 설명하였다.

첫째로 곤충의 일일리듬에 건주어 변온조건에서 저온기간동안은 휴식기간으로 고온기간은 활동기간으로 간주될 수 있다. 즉 휴식기간에서는 변온인 경우 더 낮은 온도이므로 적은 에너지 손실을 보이며 활동기간에서는 더 높은 온도를 가짐으로 더욱 활발한 발육생리기작을 보일 수 있다는 열역학적 우월성을 제시하였다. 그러나 이 가설을 파밤나방에 적용하기는 곤란하다. 왜냐하면 파밤나방의 발육에 필요한 섭식활동이 주로 밤기간중에 일어남으로 (Kim and Yeo 1995) 변온조건에서의 저온기간에 해당하게 된다.

둘째로 변온조건이 광주기와 더불어 일일리듬성을 강화하여주는 효과로서 내분비계통의 분비 촉진을 일으키는 현상이다. 이 가설을 뒷받침하여 주는 연구 결과들로서 변온조건에 따라 탈피호르몬과 유아호르몬의 분비증가가 보고되었다 (Hoffmann et al. 1981, Behrens and Hoffmann 1983).

셋째로 변온조건에 따른 발육허용 온도범위의 확장이다. 이러한 현상은 *Tribolium confusum*의 난발육 (Lin et al. 1954), *Dacus dorsalis*의 난발육 (Messenger and Flitters 1958), *Gryllus bimaculatus*의 유충발육 (Behrens et al. 1983) 등의 곤충에서 보고되었다. 파밤나방의 경우 11°C 정온조건에서 섭식활동이 중단되었다 (Song 1998). 즉 이 온도 이하에서는 발육이 정지되고 휴면기작이 없으므로 장기간 이 온도에 노출될 때 치사하게 된다. 그러나 30°C/20°C와 비교하여 볼 때 20°C/10°C 변온조건이 발육촉진효과가 각각의 정온조건들에 비해 더 크다는 것은 후자의 조건에서는 상승적 변온효과가 존재함을 의미한다. 즉, 순수한 변온

효과 외에 이 변온에 따른 발육허용온도의 확장으로 10°C의 저온기간에서도 발육효과가 일어났음을 의미한다. 그러나 파밤나방에 있어서 발육영점온도의 변화는 발육온도 조건에 따라 섭식한계저온의 변화 추적과 같은 보다 구체적인 분석이 요구된다. 이에 대한 연구가 본 연구실에서 진행되고 있다.

최저온도가 낮은 20°C/5°C 변온조건의 경우는 오히려 같은 발육 허용온도를 갖는 정온조건에 비해 발육저해효과를 보였다. 즉, 변온조건에 따른 발육허용온도의 확장도 추정된 발육영점온도를 기준으로 한계성을 갖는다는 것을 의미한다. 더욱이 발육지연효과는 5°C의 저온이 파밤나방의 발육에 유해함을 의미한다. 실제로 파밤나방의 체내빙결점은 대략 -10~-20°C이며 이 온도이하에서는 빙해를 입으며 이 온도이상의 저온에서도 노출시간의 증가에 따라 냉해를 가짐을 보였다(Kim and Kim 1997).

국내 겨울기간중 시설재배지의 온도를 살펴보면 작물의 발육최저온도인 5°C를 피하기 위한 가온대책으로 대략 10-30°C의 온도범위를 갖는다(Cho 1995). 본 연구는 이러한 온도범위에서는 파밤나방의 발육이 허용되며 밤과 낮으로 야기되는 변온조건은 정온에 기초한 월동 파밤나방의 발육모형에 편차를 줄 수 있음을 이 연구결과는 제시한다.

## 적 요

변온조건이 파밤나방(*Spodoptera exigua* (Hübner)) 유충과 용의 발육에 미치는 영향이 분석되어졌다. 정온조건에서 사육하였을 때 발육영점온도는 발육태와 유충영기에 따라 다르지만 평균 13°C로 추정되었다. 이 발육영점온도를 기준으로 동등한 일일유효온도를 갖는 세 가지 다른 발육 온도조건을 설정하였다. 정온조건에 비해 변온조건은 발육속도를 뚜렷하게 변화시켰다. 동일한 최고온도(20°C)를 가졌던 두 가지 일일 변온조건중에서 저온기간이 상대적으로 높았던 조건(10°C)은 발육속도를 촉진시킨 반면 저온기간의 온도가 낮았던 조건(5°C)은 오히려 저해효과를 나타냈다.

검색어: 변온, 발육, 파밤나방, 발육영점온도, 일도

## 사 사

본 연구 결과중 발육영점온도와 변온조건의 생태학적 의미를 친절하게 조언하여 준 서울대학교 농생물학과 이준호교수님께 감사드립니다. 이 연구는 농림부에서 시행한 농림수산특정연구사업의 지원으로 수행되었습니다.

## 인 용 문 헌

- Beck, S.D. 1983. Insect thermoperiodism. *Annu. Rev. Entomol.* **28**: 91-108.
- Behrens, W. and K.H. Hoffmann. 1983. Effects of exogenous ecdysteroids on reproduction in crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Int. Invertebr. Reprod.* **6**: 149-159.
- Behrens, W., K.H. Hoffmann, S. Kempa, S. Gässler and G. Merkél-Wallner. 1983. Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Oecologia* **59**: 279-287.
- Cho, S. 1995. Crop developmental reaction in response to environment of protected horticulture. *Korean Res. Soc. Prot. Hort.* **8**: 11-20.
- Chung, S.J., B.S. Lee and Y.W. Kwon. 1994. Effects of temperature and light intensity on the growth of red pepper (*Capsicum annum* L.) in plastic house during winter. I. Fluctuations of temperature and light environment in the multilayered plastic house grown red pepper. *J. Bio. Fac. Env.* **3**: 106-118.
- Curry, G.L. and R.M. Feldman. 1987. Mathematical foundations of population dynamics. 240pp. Texas A&M Univ. Press, College Station.
- Eubank, W.P., J.W. Atmar and J.J. Ellington. 1973. The significance and thermodynamics of fluctuating versus static thermal environments on *Heliothis zea* egg development rates. *Environ. Entomol.* **2**: 491-496.
- Gho, H-G. 1993. Ecological aspects of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), major pest of vegetables. Ph. D. Dissertation. 77 pp. Chungbuk National University, Cheongju, Korea.
- Harari, A.R., D. Ben-Yakir, M. Chen and D. Rosen. 1998. Temperature-dependent developmental models for predicting the phenology of *Maladera matrida* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environ. Entomol.* **27**: 1220-1228.
- Hoffman, K.H. 1980. Anpassungen im Stoffwechsel von Insekten an tagesperiodische Wechseltemperaturen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* **1980**: 214-227.
- Hoffman, K.H., W. Behrens and W. Ressin. 1981. Effect of a daily temperature cycle on ecdysteroid titres and cyclic nucleotide titres in adult female crickets, *Gryllus bimaculatus*. *Physiol. Entomol.* **6**: 375-385.
- Kim, Y. and K. Kim. 1998. Analysis of the isozyme loci of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *Korean J. Appl. Entomol.* **37**: 19-22.
- Kim, Y. and N. Kim. 1997. Cold hardiness of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* **26**: 1117-1123.
- Kim, Y., M-L. Lee and C. Chung. 1998. Study on the genetic variation of the mitochondrial DNA in the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), using PCR-RFLP. *Korean J. Appl. Entomol.* **37**: 23-30.
- Kim, Y. and K. Yeo. 1995. Study on the feeding behavior of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). *ANU Ag-Tech. Report* **2**: 9-15.
- Lee, S-D. 1993. Effects of host plants and temperature on the development of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). M.S. Thesis. 35 pp. Gyeongsang National University, Chinju, Korea.
- Lin, S., A.C. Hodson and A.G. Richards. 1954. An analysis of threshold temperature for development of *Oncopeltus* and *Tribolium* eggs. *Physiol. Zool.* **27**: 287-311.
- Messenger, P.S. and N.E. Flitters. 1958. Effect of constant temperature environments on the egg stage of three species of Hawaiian fruit flies. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **51**: 109-119.

**Effect of Fluctuating Temperature on Development of the Beet Armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner)**

Montgomery, D.C. 1984. Design & analysis of experiments. 2nd ed., 538 pp. John Wiley & Sons, New York.

Pruess, K.P. 1983. Day-degree methods for pest management. *Environ. Entomol.* **12** : 613-619.

Ratte, H.T. 1984. Temperature and insect development. pp. 33-66 in Environmental physiology and biochemistry, ed. by K.H. Hoffmann.

296 pp. Springer Verlag, Berlin.

SAS Institute. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 ed. SAS Institute. Cary, NC.

Song, W. 1998. Study on the physiological factors affecting cold hardness of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner). M.S. Thesis. 59 pp. Andong National University, Andong, Korea.