

Cypermethrin과 Methomyl저항성 집파리의 교차저항성과 Cypermethrin저항성에 대한 연관군 분석

Cross Resistance of Cypermethrin- and Methomyl-Resistance and Linkage Group Analysis on Cypermethrin Resistance in House Fly (*Musca domestica* L.)

유 주 · 박정규* · 이시우¹ · 최병렬¹

Ju Yoo, Chung-Gyoo Park*, Si-Woo Lee¹ and Byeong-Ryeol Choi¹

Abstract – The house fly (*Musca domestica* L.) strains were derived from the Yumenoshima III strain by selecting with cypermethrin and methomyl for 19 and 16 generations, respectively. The resulting strains, cypermethrin resistance strain (Cyp-R19) and methomyl resistance strain (Met-R16), showed high level of resistance by 12906 and 51 times, respectively, comparing with the susceptible SRS strain. The Cyp-R19 strain was resistant to synthetic pyrethroids such as deltamethrin, esfenvalerate, fenprothrin, β -cyfluthrin, showing >11000, 1231, 103, 292 times higher LD₅₀ values than the SRS strain, respectively. It was also resistant to 3 organophosphates and 2 carbamates such as fenitrothion, profenofos, pyridaphenthion, benfuracarb, methomyl, showing resistance ratios of 51, 17, 49, 39 and 62 comparing to SRS strain. The Met-R16 strain was resistant to synthetic carbamate benfuracarb, showing 6 times higher LD₅₀ value than SRS strain. It was also resistant to 4 organophosphates such as acephate, fenitrothion, profenofos and pyridaphenthion, showing >40, 103, 19, 60 times higher LD₅₀ value. It was also resistant to 5 pyrethroids and a pyrrole such as cypermethrin, deltamethrin, esfenvalerate, fenprothrin, β -cyfluthrin and chlorfenapyr, showing 3030, 249, 4063, 34, 330 and 86 times higher LD₅₀ values than the SRS strain.

Cyp-R14 strain which was selected for 14 generations by cypermethrin and developed 11014 times higher resistance to the SRS strain was used in the dominance and linkage group analysis. Cypermethrin resistance inheritance was incompletely dominant in house fly as judged by the reciprocal cross between the resistant and susceptible strains. The linkage group analysis for the major factors responsible for this resistance was carried out by the F₁ male-backcross method, using susceptible multi-chromosomal marker *aabys* strain. The major factors for cypermethrin resistance were located on the 1st, the 3rd and the 4th chromosomes, and the effect of the 3rd chromosome was most prominent.

Key Words – House fly, Cypermethrin, Methomyl, Resistance, Linkage group analysis.

해충의 약제에 대한 저항성 발달은 살충제의 방제
효과 저하라는 직접적인 문제 뿐만 아니라, 저항성

해결방안의 하나인 대체 살충제의 개발에도 많은
어려움을 주고 살충제의 효과적인 사용이나 새로운

*Corresponding author. E-mail: parkcg@nongae.gsnu.ac.kr

경상대학교 식물자원환경학부, 농업생명과학연구원(Division of Plant Resources and Environment, College of Agriculture, Gyeongsang National University, Jinju 660-701, Republic of Korea)

¹농업과학기술원 농업해충과(National Institute of Agricultural Science and Technology, Rural Development Administration, Suwon 441-707, Republic of Korea)

살충제 개발에 큰 제한요인이 되고 있다.

피레스로이드계 살충제는 1950년대 천연 제충국제로 시작하여, 온혈동물에 낮은 독성을 나타내어 현재까지 많이 이용되고 있다. Cypermethrin은 1975년 ICI社가 Ripcord®로 상품화하였고, 우리나라에는 1980년 처음으로 소개되었으며 현재 5% 유제가 잎말이나방 방제약으로 사용되고 있다. 이 약제는 지방질과 친화성이 강하여 곤충의 표피를 쉽게 침투할 수 있으며, 식독 및 접촉독작용을 일으킨다.

집파리에 대한 피레스로이드계 살충제의 저항성은 1977년 스웨덴과 덴마크에서 최초로 보고되었으며(Keiding, 1999), 1986년 Hama는 피레스로이드계 살충제에 저항성인 배추좀나방의 경우 같은 계통의 다른 살충제에도 모두 높은 저항성을 나타내었다고 보고하였다.

카바메이트계인 methomyl은 DuPont社가 1966년 Lannate®라는 이름으로 개발한 약제로서 우리나라에는 1975년에 소개되었고, 담배나방 방제용으로 45% 수화제, 진딧물 방제용으로 24.1% 액제 및 1.5% 분제가 사용되고 있으며, 침투 이행성의 식독 및 접촉독작용으로 광범위한 살충효과를 나타낸다. 1980년대 집파리 방제를 위해 과립제 형태로 전세계적으로 많이 보급되었으며 1991년 독일과 미국 캘리포니아지역에서 저항성이 보고되었다(Keiding, 1999).

저항성 발달은 대상 해충의 유전적 요인(저항성 유전자의 빈도, 수, 우성도 등), 생물적 요인(년간 세대수, 세대 당 자손 수, 생식방법 등), 방제적 요인(살충제의 화학적 성질, 잔효성, 제제형태 등) 등이 복합적으로 작용하는 것으로서(Gorghiou and Taylor, 1977), 특정한 해충의 저항성 연구는 위의 요인들이 저항성에 미치는 영향 및 그 정도를 연구하는 것이라고 할 수 있다.

본 연구에 사용된 cypermethrin과 methomyl 저항성 곤충에 대해서는 타 약제에 대한 교차저항성이나 연관군 분석에 대한 연구결과가 아직 없다. 여기에서는 이들 두 약제로 도태한 집파리 계통을 이용하여 다른 약제들에 대한 교차저항성 정도를 살펴보고, cypermethrin 저항성계통으로 저항성 유전자에 대한 연관군 분석을 행하였다.

재료 및 방법

실험곤충

집파리의 유충은 어린병아리용 사료와 톱밥, 이스트를 이용하여 25±1°C, 16L:8D의 항온기에서 사

육하였으며, 번데기시에 망사로 만든 사육상자(350×200×200 mm)에 넣고 우화 시켰다. 성충의 먹이는 분유와 각설탕을 사용하였고, 솜과 삼각플라스크를 이용하여 물을 공급하여 주었다.

저항성계통을 확보하기 위해 도태를 시작한 집파리는 Yumenoshima III 계통으로서 1995년 일본의 Tsukuba대학에서 분양 받았다.

이 실험에 사용된 감수성계통은 전 세계적으로 널리 사용되는 SRS (WHO Standard Reference Susceptible strain)계통이며 1999년 11월 서울대학교에서 분양 받아 약제에 노출시키지 않고, 25±2°C, 16L:8D의 사육실에서 누대사육 하였다.

연관군분석에 사용된 가시돌연변이 계통인 *ac*; *a*; *bw*; *ye*; *snp* (*aabys*)는 1, 2, 3, 4, 5번 염색체에 각각 *ali-curve* (굽은 날개), *aristapeda* (기형 더듬이), *brown body* (갈색 몸), *yellow eyes* (노란색 눈), *snip wings* (홈과인 날개)의 표현형 유전인자가 들어있다. *aabys*계통은 1995년 일본의 Tsukuba대학에서 분양 받았다.

실험약제

저항성계통 확보를 위해 cypermethrin ((*RS*)- α -cyano-3-phenoxybenzyl- (*1RS*)-*cis-trans*-3-(2,2-dichlorovinyl)-2,2-dimethyl-cyclopropanecarboxylate), AI 90%)과 methomyl (S-methyl N-(methylcarbamoyloxy) thioacetimidate, AI 90%)을 사용하였으며, 교차저항성 검정에 사용된 약제는 Table 1과 같다.

생물검정법

우화 4~5일된 집파리 암컷성충을 CO₂와 ethyl eter로 마취시킨 후 acetone (99.5%, Merck)에 소정 약량으로 희석된 약제를 미량국소처리기로 성충가슴등판에 0.5 µl/fly씩 처리하였다.

약제를 처리한 집파리는 플라스틱용기(φ75×60 mm) 당 20마리씩 넣고 망사를 씌운 후 구멍이 뚫린 뚜껑을 덮었다. 설탕물이 흐르지 않을 정도로 적신 솜을 올려놓아 먹이를 공급해 주었으며, 약제처

Table 1. List of insecticides used in this experiment

Common name	AI ^a (%)	Common name	AI (%)
Organophosphates		Pyrethroids	
Acephate	98.0	Deltamethrin	99.0
Fenitrothion	92.2	Cypermethrin	90.0
Pyridaphenthion	99.0	Esfenvalerate	85.0
Profenofos	95.7	Fenpropathrin	95.1
Carbamates		β-cyfluthrin	96.8
Methomyl	90.0	Pyrrol	
Benfuracarb	91.0	Chlorfenapyr	93.0

^a Active ingredient

리 48시간 후 붓으로 건드려서 걸어갈 수 없는 것을 사충으로 간주하였다. 이때 사용된 암컷성충의 무게는 평균 21 mg/fly이었으며, 실험충수는 20마리씩 2반복하여 총 40마리로 하였다.

반수치사약량(LD₅₀)은 Finney (1971)의 probit 분석법에 Michel Raymond가 제작한 probit 분석프로그램을 이용하여 산출하였다. 저항성비(resistance ratio; RR)는 (저항성계통의 LD₅₀)/(감수성계통의 LD₅₀)으로 계산하였다.

연관군분석

Cypermethrin으로 14세대 도태하여 감수성 SRS와 비교하여 11014배의 저항성비를 나타내는, 우성인자를 가진 cypermethrin 저항성계통 수컷과 열성인자를 가진 가시돌연변이계통인 *aabys* 암컷을 교미시켜 우성형질을 가진 잡종 1세대(F₁)를 얻고, 이 F₁을 다시 *aabys* 암컷과 교미시키는 F₁ male-backcross 방법(Tsukamoto, 1964)을 사용하여 32가지의 표현형(2⁵=32)을 가진 F₂ 집단을 얻었다.

저항성과 감수성 사이에서 나온 F₁의 우성도(Degree of dominance; D)는 Stone (1968)의 방법을 따랐다.

$$D = \frac{2X_2 - X_1 - X_3}{X_1 - X_3}$$

- X₁: 저항성계통 LD₅₀의 로그값
- X₂: F₁ LD₅₀의 로그값
- X₃: 감수성계통 LD₅₀의 로그값

이때 D=1이면 완전우성이며, D=-1이면 완전열성, 0<D<1이면 불완전우성, -1<D<0이면 불완

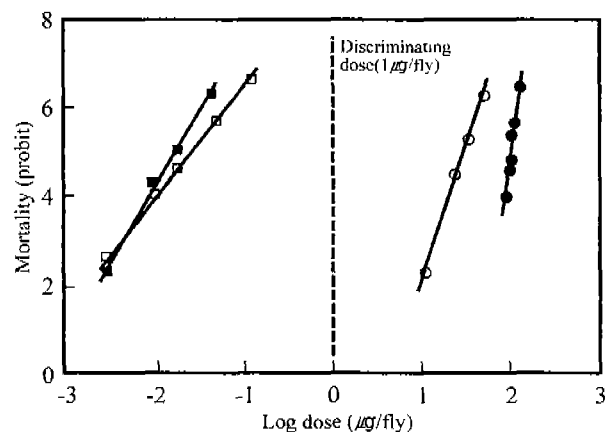


Fig. 1. Log dose-probit mortality regression lines for cypermethrin-resistance Cyp-R14 strain female (●) and male (○), susceptible *aabys* strain female (□) and male (■).

전열성이다.

우화한지 3~6일된 32가지의 표현형을 나타내는 F₂에 cypermethrin으로 감수성 판별약량(Discriminating dose, 1 μg/fly, Fig. 1)으로 미량극소처리하고, 각 표현형의 생존율을 조사하여 요인분석을 하였다(Tsukamoto, 1964).

결과 및 고찰

도태결과

Yumenoshima III 계통을 cypermethrin과 methomyl로 누대도태하였을 때 저항성 발달양상은 각각 Table 2, 3과 같다. Cypermethrin 도태계통은 3차 도태 이후 저항성이 급격히 발달하였지만, 9차 도태 이후부터는 저항성 정도가 크게 증가하지 않았으며, 19차 도태 후의 저항성비가 감수성인 SRS (Table 4)와 비교하여 12906배를 나타내었다. Methomyl 도태계통은 4차 도태 이후 빠른 저항성 증가를 보였으며, 14차 도태 후 감수성인 SRS와 비교하여 51배의 저항성비를 나타내었다.

이 실험에 사용한 집파리는 합성피레스로이드계

Table 2. Susceptibility decrease in Cyp-R19 strain derived from Yumenoshima III strain by the successive selection with cypermethrin

Selected generation	LD ₅₀ (μg/fly)	CI ^a	Slope ± SE	RR ^b
0 ^c	0.04	0.02-0.08	2.25 ± 0.56	4.0
3	0.41	0.19-12.25	1.61 ± 0.52	41.0
7	17.12	2.36-326.60	0.82 ± 0.41	1,712.0
9	77.81	53.57-176.05	1.77 ± 0.38	7,781.0
11	115.01	96.34-132.84	7.37 ± 1.49	11,501.0
14	110.14	105.75-114.28	10.88 ± 1.45	11,014.0
19	129.06	122.92-135.06	9.47 ± 0.93	12,906.0
SRS	0.01	0.01-0.02	2.92 ± 0.31	—

^a 95% confidence interval

^b Resistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of SRS strain).

^c Yumenoshima III strain before selection.

Table 3. Susceptibility decrease in Met-R16 strain derived from Yumenoshima III strain by the successive selection with methomyl

Selected generation	LD ₅₀ (μg/fly)	CI ^a	Slope ± SE	RR ^b
0 ^c	0.92	0.59-1.43	2.89 ± 0.93	3.8
4	0.76	0.61-0.89	3.38 ± 0.54	3.2
8	3.73	3.16-6.49	2.73 ± 0.95	15.5
14	12.31	10.48-14.45	3.51 ± 0.40	51.3
SRS	0.24	0.19-0.30	2.74 ± 0.30	—

^a 95% confidence interval

^b Resistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of SRS strain).

^c Yumenoshima III strain before selection

인 cypermethrin에 대해서는 카바메이트계인 methomyl에 비하여 빠른 저항성 발달속도를 나타내고 있는데, 이는 일반적으로 피레스로이드계 살충제가

타유형의 살충제에 비하여 저항성 발달이 빠르다는 보고(Scott and Georgiou, 1985)와 일치한다.

교차저항성

Cyp-R19계통의 다른 약제에 대한 교차저항성은 Table 5와 같다. 유기인계 살충제인 fenitrothion, profenofos, pyridaphenthion과 카바메이트계 살충제인 benfuracarb와 methomyl에 대해 높은 교차저항성을 나타내었다. 특히 cypermethrin과 같은 피레스로이드계 살충제인 deltamethrin, esfenvalerate, fenpropathrin, β -cyfluthrin에서는 아주 높은 저항성비를 나타내었다. 그러나 유기인계인 acephate와 피롤계인 chlorfenapyr에 대해서는 저항성비가 각각 3.1과 0.7에 지나지 않아 교차저항성을 나타내지 않았다. 유기인계와 카바메이트계 살충제의 저항성 작용으로는 주로 대사 특히 acetylcholinesterase (AChE)와 산화효소가 관련된 것으로 알려져 있으며(Georgiou and Saito, 1983; Rouch and Tabashnik, 1990; Gunning

Table 4. Susceptibility of SRS^a strain to some insecticides

Insecticides		LD ₅₀ (μ g/fly)	CI ^b	Slope \pm SE
Organophosphates	Acephate	2.47	1.75-3.34	1.31 \pm 0.18
	Fenitrothion	0.24	2.00-2.81	3.47 \pm 0.44
	Profenofos	0.06	0.02-0.16	2.69 \pm 1.04
	Pyridaphenthion	0.82	0.70-0.97	3.49 \pm 0.39
Carbamates	Benfuracarb	1.90	1.54-2.35	2.16 \pm 0.23
	Methomyl	0.24	0.19-0.30	2.74 \pm 0.30
Pyrethroids	Cypermethrin	0.01	0.01-0.02	2.92 \pm 0.31
	Deltamethrin	0.01	0.01-0.01	2.09 \pm 0.23
	Esfenvalerate	0.01	0.01-0.01	2.36 \pm 0.34
	Fenpropathrin	0.29	0.14-0.60	2.19 \pm 0.43
	β -cyfluthrin	0.01	0.01-0.01	1.74 \pm 0.18
Pyrrole	Chlorfenapyr	0.03	0.02-0.04	2.29 \pm 0.26

^aSRS: WHO standard reference susceptible strain.

^b95% confidence interval

Table 5. Susceptibility of Cyp-R19^a strain to some insecticides

Insecticides		LD ₅₀ (μ g/fly)	CI ^b	Slope \pm SE	RR ^c
Organophosphates	Acephate	7.66	5.26-11.19	3.04 \pm 0.51	3.1
	Fenitrothion	12.32	10.44-4.54	3.32 \pm 0.38	51.3
	Profenofos	1.03	0.69-1.38	1.64 \pm 0.23	17.2
	Pyridaphenthion	40.33	33.94-48.50	3.08 \pm 0.37	49.2
Carbamates	Benfuracarb	74.11	39.79-149.56	2.07 \pm 0.30	39.0
	Methomyl	14.78	11.41-19.51	1.60 \pm 0.20	61.6
Pyrethroids	Cypermethrin	129.06	122.92-135.06	9.47 \pm 0.93	12,906.0
	Deltamethrin	> 100	—	—	> 11,000
	Esfenvalerate	12.31	9.61-17.19	2.60 \pm 0.30	1,231.0
	Fenpropathrin	29.99	24.75-36.61	2.25 \pm 0.30	103.4
	β -cyfluthrin	2.92	2.06-4.03	1.23 \pm 0.18	292.0
Pyrrole	Chlorfenapyr	0.02	0.01-0.02	2.84 \pm 0.33	0.7

^aThis strain was produced by selecting the Yumonoshima III strain with cypermethrin for 19 generations at a selection pressure of 30 to 80% mortality.

^b95% confidence interval, ^cResistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of SRS strain of Table 4).

Table 6. Susceptibility of Met-R16^a strain to some insecticides

Insecticides		LD ₅₀ (μ g/fly)	CI ^b	Slope \pm SE	RR ^c
Organophosphates	Acephate	> 100	—	—	> 40
	Fenitrothion	24.82	19.14-36.80	2.24 \pm 0.36	103.4
	Profenofos	1.16	0.97-1.37	3.06 \pm 0.35	19.3
	Pyridaphenthion	48.82	39.52-62.95	2.33 \pm 0.31	59.5
Carbamates	Benfuracarb	11.18	9.22-13.68	2.47 \pm 0.27	5.9
	Methomyl	12.31	10.48-14.45	3.51 \pm 0.40	51.3
Pyrethroids	Cypermethrin	30.30	24.07-39.17	1.89 \pm 0.22	3,030.0
	Deltamethrin	2.49	1.96-3.12	1.84 \pm 0.22	249.0
	Esfenvalerate	40.63	31.35-57.16	1.81 \pm 0.27	4,063.0
	Fenpropathrin	9.98	7.57-14.32	1.67 \pm 0.22	34.4
	β -cyfluthrin	3.30	2.55-4.26	1.65 \pm 0.20	330.0
Pyrrole	Chlorfenapyr	2.58	1.99-3.42	1.61 \pm 0.20	86.0

^aThis strain has been produced by selecting the Yumonoshima III strain with methomyl for 16 generations at a selection pressure of 30 to 80% mortality.

^b95% confidence interval, ^cResistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of SRS strain of Table 4).

et al., 1998), 피레스로이드계 살충제는 sodium-channel의 비민감성에 의한 신경감수성 저하(Liu and Plapp, 1991; Lucas and Renou, 1992; Ottea et al., 1995; Dong et al., 1998)와 산화효소(Liu and Plapp, 1990; Scott et al., 1990)가 저항성에 관련한다고 알려져 있다. 본 실험에서 유기인계와 카바메이트계 살충제에 교차저항성을 보이는 것은 Cyp-R19의 저항성기작에 산화효소가 관여하는 것으로 판단되나, 피레스로이드계 살충제에 비해 교차저항성비가 낮게 나타나는 것으로 보아 Cyp-R19계통의 저항성 원인이 대사효소에 의한 것보다 신경감수성 저하에 기인하는 것으로 생각된다.

Met-R16 계통의 다른 약제에 대한 교차저항성은 Table 6과 같다. 유기인계 살충제인 acephate, fenitrothion, profenofos, pyridaphenthion에서 높은 저항성을 나타내었으며, methomyl과 같은 계통인 카바메이트계 살충제인 benfuracarb에는 6배의 교차저항성을 나타내었다. 피레스로이드계 살충제인 cypermethrin, deltamethrin, esfenvalerate, fenpropathrin, β -cyfluthrin, 피롤계인 chlorfenapyr에서도 모두 높은 교차저항성을 나타내어, benfuracarb를 제외한 실험 약제 모두에 대해 높은 교차저항성을 나타내었다.

Aryl carbamate계의 경우, 유기인계에 높은 저항성을 나타내는 집파리의 대부분이 교차저항성을 나타내지만, oxim carbamate계의 대표적인 methomyl의 경우에는 낮은 저항성을 나타낸다고(Keiding, 1999) 보고 되어있다. 유기인계와 카바메이트계는 유사한 작용기작을 가지고 있지만(Georghiou and Saito, 1983) Met-R16의 경우 유기인계보다는 피레스로이드계 살충제에서 높은 교차저항성을 나타내었는데 이는 Keiding (1999)의 보고에서와 같이 methomyl이 oxim carbamate계에 속하기 때문에 유기인계에는 비교적 낮은 교차저항성을 보이는 것으로 생각된다.

Cypermethrin에 대한 집파리 저항성 유전자의 연관군 분석

F₁의 저항성 우성도: Cypermethrin 저항성유전자의 우성도조사와 연관군 분석에는, Yumenoshima III 계통을 cypermethrin으로 14차 도태시킨 Cyp-R14 (RR = 11014배) 계통을 사용하였다. Cyp-R14 계통의 수컷을 열성인자를 가진 가시돌연변이체인 aabys 암컷과 교미시켜 나온 F₁의 약제저항성과 우성도를 조사하였다. F₁ 암컷과 수컷은 감수성인 aabys와 비교하여 각각 1630배와 221배의 저항성비를 나타내었고, 우성도는 각각 0.97과 0.44로 나타났다(Table 7). 따라서 본 실험에서 사용한 집파리의 cyper-

methrin 저항성은 불완전 우성이라 할 수 있다. Cyp-R14 암컷과 aabys 수컷을 교미시켜 나온 F₁ 암컷과 수컷의 저항성 비는 각각 1732, 252로서 그 우성도가 상반된 교잡을 실시한 Table 7의 우성도보다 높지 않으므로 cypermethrin 저항성의 유전은 cytoplasmic factor와는 관계 없는 것으로 보여진다 (Table 8).

연관군 분석: Cypermethrin 저항성의 우성요인의 연관군 분석은 F₁-male backcross [aabys ♀ × F₁ (aabys ♀ × Cyp-R14 ♂) ♂] 방법(Tsukamoto, 1964)을 이용하였다. 이 방법에 따라 교잡을 시키면 F₂에서는 32가지의 표현형이 나타난다. 이 F₂ 집단을 각 표현형별로 분리하여 cypermethrin 1 µg/fly의 판별 약량(Fig. 1)으로 미량국소처리하여 생충율을 조사하였다(Table 9). F₂집단에서 cypermethrin의 작용은 3번 염색체에 열성인자인(bwb) 형질을 가진 것과 우성인자를 가진 야생형의(non-bwb, +)의 두 그룹으로 명확히 구분된다. 3번 염색체가 열성(bwb)인 집파리는 모든 표현형에서 생충율이 7.6~25.7%이었으나, 야생형집파리의 생충율은 모두 30.7~82.9%로서 bwb 표현형을 가진 열성 집파리에 비해 생충율이 월등히 높았다. 또한 1번 염색체가 우성(non-ac, +)일 경우에도 생충율이 높게 나타나는 경향이 있었다. 이러한 결과로 보아 1번과 3번 염색체가 주된 저항성 요인이며 4번 염색체도 저항성 발달에 관여함을 알 수 있었다. Table 10은 각 염색체별로 요인

Table 7. LD₅₀ values, slopes, resistance ratios and degrees of dominance for susceptible aabys, F₁ (Cyp-R14 ♂ × aabys ♀) hybrids and Cyp-R14 house fly strains

Strains	LD ₅₀ (µg/fly)	Slope ± SE	RR ^a	D ^b
Cyp-R14 (♂)	18.23	8.13 ± 0.96	1,823	-
F ₁ (♀)	16.30	5.45 ± 1.57	1,630	0.97
F ₁ (♂)	2.21	2.33 ± 0.25	221	0.44
aabys (♀)	0.01	2.72 ± 0.31	1	-

^a Resistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of aabys ♀ strain)

^b Degree of dominance

Table 8. LD₅₀ values, slopes, resistance ratios and degrees of dominance for susceptible aabys, F₁ (Cyp-R14 ♀ × aabys ♂) hybrids and Cyp-R14 house fly strains

Strains	LD ₅₀ (µg/fly)	Slope ± SE	RR ^a	D ^b
Cyp-R14 (♀)	110.14	10.88 ± 1.45	11,014	-
F ₁ (♀)	17.32	6.14 ± 0.86	1,732	0.60
F ₁ (♂)	2.52	2.56 ± 0.27	252	0.19
aabys (♂)	0.01	2.79 ± 0.30	1	-

^a Resistance ratio = (LD₅₀ of R strain)/(LD₅₀ of aabys ♂ strain)

^b Degree of dominance

Table 9. Relation between phenotypic expression of visible markers and cypermethrin resistance in backcross progeny from the cross (*ac; ar; bw; ye; snp*)♀ × F₁ ♂ (*ac; ar; bw; ye; snp* × Cyp-R14 ♂)

Phenotype					No. of flies		Survival rate (%)
(1;	2;	3;	4;	5)	Tested	Alive	
+ ^a ;	+	+	+	+	161	55	34.16
<i>ac</i> ;	+	+	+	+	136	65	47.79
+	<i>ar</i> ;	+	+	+	94	50	53.19
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	+	+	+	109	50	45.87
+	+	<i>bw</i> ;	+	+	131	21	16.03
<i>ac</i> ;	+	<i>bw</i> ;	+	+	140	17	12.14
+	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	+	+	128	23	17.97
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	+	+	123	15	12.20
+	+	+	<i>ye</i> ;	+	126	90	71.43
<i>ac</i> ;	+	+	<i>ye</i> ;	+	135	51	37.78
+	<i>ar</i> ;	+	<i>ye</i> ;	+	99	62	62.63
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	+	<i>ye</i> ;	+	111	47	42.34
+	+	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	+	124	24	19.35
<i>ac</i> ;	+	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	+	124	24	19.35
+	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	+	114	19	16.67
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	+	92	19	20.65
+	+	+	+	<i>snp</i>	63	31	49.21
<i>ac</i> ;	+	+	+	<i>snp</i>	87	30	34.48
+	<i>ar</i> ;	+	+	<i>snp</i>	53	24	45.28
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	+	+	<i>snp</i>	55	19	34.55
+	+	<i>bw</i> ;	+	<i>snp</i>	71	13	18.31
<i>ac</i> ;	+	<i>bw</i> ;	+	<i>snp</i>	72	9	12.50
+	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	+	<i>snp</i>	51	9	17.65
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	+	<i>snp</i>	53	7	13.21
+	+	+	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	56	40	71.43
<i>ac</i> ;	+	+	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	77	27	35.06
+	<i>ar</i> ;	+	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	47	39	82.98
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	+	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	65	20	30.77
+	+	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	87	20	22.99
<i>ac</i> ;	+	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	83	10	12.05
+	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	70	18	25.71
<i>ac</i> ;	<i>ar</i> ;	<i>bw</i> ;	<i>ye</i> ;	<i>snp</i>	117	9	7.69
Total					3,054		

^a Wild type with no-visible marker in each chromosome.

분석한 결과이다. 3번 염색체상에 있는 유전인자가 cypermethrin의 저항성에 가장 크게 영향을 주며 1번과 4번 염색체상의 유전인자도 저항성에 영향을 주는 것으로 나타났다.

살충제 저항성의 주요 원인으로 살충제의 체내 침투량 감소, 살충제를 분해하는 대사능력의 증대, 살충제가 작용하는 작용점의 비민감성 등을 들고 있다. Cypermethrin이 속하는 피레스로이드계 살충제의 경우 작용점의 비민감성이 저항성의 주요 원인으로 관여한다고 보고되어 있다(Cluck *et al.*, 1985; Ahn *et al.*, 1986; Hama *et al.*, 1987; Kobayashi *et al.*, 1991; Liu and Plapp, 1991; Peyronnet *et al.*, 1993; Williamson *et al.*, 1996; Zhao *et al.*, 1996). 이는 교차저항성 발현에 크게 기여하며, 산화효소도 저항성 발현의 주요 기작으로 보고 되고 있다(Kasai *et al.*, 1998; Zhang *et al.*, 1998).

Table 10. Factorial analysis of resistance effects using *ac*; *ar*; *bw*; *ye*; *snp* (1; 2; 3; 4; 5) multichromosomal mutant strain

Chromosome	Sum of square	d.f.	Mean square	F value
Total	12,541.91	63	199.08	-
Phenotype	10,407.56	31	335.73	6.96
1	1,466.64	1	1,466.64	30.40***
2	3.95	1	3.95	0.08
12	37.15	1	37.15	0.77
3	6,844.33	1	6,844.33	141.88***
13	195.68	1	195.68	4.06
23	11.42	1	11.42	0.24
123	0.01	1	0.01	0.00
4	274.80	1	274.80	5.70**
14	368.77	1	368.77	7.64**
24	2.75	1	2.75	0.06
124	0.89	1	0.89	0.02
34	115.81	1	115.81	2.40
134	227.25	1	227.25	4.71*
234	7.35	1	7.35	0.15
1234	0.70	1	0.70	0.01
5	21.90	1	21.90	0.45
15	406.91	1	406.91	8.44**
25	6.69	1	6.69	0.14
125	12.53	1	12.53	0.26
35	0.36	1	0.36	0.01
135	45.35	1	45.35	0.94
235	3.99	1	3.99	0.08
1235	1.88	1	1.88	0.04
45	2.00	1	2.00	0.04
145	50.66	1	50.66	1.05
245	10.65	1	10.65	0.22
1245	127.74	1	127.74	2.65
345	52.17	1	52.17	1.08
1345	59.22	1	59.22	1.23
2345	40.84	1	40.84	0.85
12345	7.16	1	7.16	0.15
Error	1,495.32	31	48.24	

*, **, ***; Significant at 5, 1, 0.1% level

집파리의 경우 여러 약제에 대한 연관군분석을 통하여 염색체별로 저항성기작이 보고되어 있다. Georghiou와 Saito (1983)는 유기인계 약제인 fenitrothion이 1번 염색체에 의해 저항성을 가진다고 하였으며, 2번 염색체는 산화효소와 acetylcholinesterase의 비민감성에 관여하여 주로 DDT와 유기인계 및 카바메이트계 살충제 등의 여러가지 살충제 저항성에 관여하고(Hama and Hosoda, 1983; Sawicki *et al.*, 1984; Park *et al.*, 1996; Gunning *et al.*, 1998), 3번 염색체는 약제의 침투력 감소와 신경의 비민감성으로 주로 DDT와 피레스로이드계 및 카바메이트계 살충제에 저항성을 나타내는 것으로 보고되어 있다(Ahn *et al.*, 1987; Hama *et al.*, 1987; Liu and Plapp, 1991; Ottea *et al.*, 1995; Thomas *et al.*, 1996; Williamson *et al.*, 1996). 4번 염색체에 대해서도 dieldrin에 저항성이 보고되어 있으며, 5번 염색체는 산화효소와 관련하여 DDT, 유기인계, 카바메이트계, 피레스로이드계 등의 여러가지 살충제에 저항성을

Table 11. Sex ratio of progeny from the cross (*aabys*)♀ × Cyp-R14♂

No. of flies		% male
Female	Male	
359	482	57.3

Table 12. Sex ratio of *bwb* and non-*bwb* house flies in backcross progeny, B₁ generation, from the cross (*aabys*)♀ × F₁♂ (*aabys*♀ × Cyp-R14♂)

Phenotype	No. of flies		% male
	Female	Male	
<i>bwb</i>	61	70	53.4
non- <i>bwb</i>	1,734	1,189	40.7

나타내고 있다고 보고되어 있다(Georghiou and Saito, 1983).

합성피레스로이드계 살충제에 대한 곤충의 저항성기작은 작용점의 비민감성과 대사작용의 증대(Ahn *et al.*, 1987; Hama *et al.*, 1987;) 등이 알려져 있다. 따라서 본 실험에서 3번 염색체상의 유전자가 저항성에 크게 관여하는 것은 당연한 결과라 생각된다. 그러나 1번 염색체상의 유전자가 적은 영향이기는 하지만 저항성에 관여하는 것으로 나타난 원인은 현재까지의 실험으로는 잘 알 수가 없다.

Yumenoshima III 계통은 유기인계 약제로 누대도 태하여 높은 저항성을 획득하게 되면 성염색체상의 성을 결정하는 부분(M factor; 수컷의 성을 결정)이 3번 염색체로 옮겨가게 된다(Takahashi and Wada, 1983). 따라서 이 저항성계통과 감수성계통을 교잡하면 우성형질만 나타나는 수컷만 나오며, 이 수컷을 backcross 시키면 F₂에서는 3번 염색체가 우성인 경우는 모두 수컷, 열성이면 대부분이 암컷으로 나오는 것으로 보고되어 있다(Park *et al.*, 1996; Takahashi and Wada, 1983). 본 논문에서는 유기인계 약제가 아닌 합성피레스로이드계인 cypermethrin으로 누대도태하였으며, F₁ (*aabys*♀ × Cyp-R14♂)에서 암수의 비율이 43 : 57로 나타났다(Table 11). 또한 B₁에서도 *bwb* 형질을 가진 집단과 non-*bwb* 집단에서의 수컷의 비율이 53%와 40%로 나타났다(Table 12). 이러한 결과로 볼 때 본 실험에서 사용한 Cyp-R14 계통에서는 유기인계 계통과는 달리 M factor가 3번 상염색체상으로 옮겨가지 않은 것으로 판단된다.

Literature Cited

Ahn, Y.J., T. Shono and J.I. Fukami. 1986. Inheritance of pyre-

throid resistance in a house fly strain from Denmark. J. Pesticide Sci. 11: 591~596.

Ahn, Y.J., T. Shono and J.I. Fukami. 1987. Linkage group analysis of nerve insensitivity in a pyrethroid-resistant strain of house fly. Pestic. Biochem. Physiol. 26: 231~237.

Cluck, T., F.W. Plapp and J.S. Johnston. 1985. Metabolic resistance to insecticides: Heterozygosity at the chromosome II locus in house flies, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). J. Econ. Entomol. 78: 1015~1019.

Dong, K., S.M. Valles, M.E. Scarf, B. Zeichner and G.W. Bennett. 1998. The knockdown resistance (*knr*) mutation in pyrethroid resistant german cockroaches. Pestic. Biochem. Physiol. 60: 195~204.

Finney, D.J. 1971. Probit analysis. Cambridge University Press, London.

Georghiou, G.P. and T. Saito. 1983. Pest resistance to pesticides. 809 pp. Plenum Press, New York.

Georghiou, G.P. and C.E. Taylor. 1977. Genetic and biological influences in the evolution of insecticide resistance. J. Econ. Entomol. 70: 319~323.

Gunning, R.V., G.D. Moores and A.L. Devonshire. 1998. Insensitive acetylcholinesterase and resistance to organophosphates in Australian *Helicoverpa armigera*. Pestic. Biochem. Physiol. 62: 147~151.

Hama, H. and A. Hosoda. 1983. High aliesterase activity and low acetylcholinesterase sensitivity involved in organophosphorus and carbamate resistance of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stal (Homoptera: Delphacidae). Appl. Ent. Zool. 18: 475~485.

Hama, H., Y. Kono and Y. Sato. 1987. Decreased sensitivity of central nerve to fenvalerate in the pyrethroid-resistant diamondback moth, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Yponomeutidae). Appl. Ent. Zool. 22: 176~180.

Kasai, S., S.W. Indira and T. Shono. 1998. P450 monooxygenases are an important mechanism of permethrin resistance in *Culex quinquefasciatus* Say larvae. Arc. Insect Biochem. Physiol. 37: 47~56

Keiding, J. 1999. Review of the global status and recent development of insecticide resistance in field populations of the housefly, *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). Bull. Ent. Res. 89 (supplement 1): S7~S67.

Kobayashi T., K. Nishimura, M. Ohoka and T. Fujita. 1991. Quantitative structure-activity studies of pyrethroids. Pestic. Biochem. Physiol. 35: 275~283.

Liu, M.Y. and F.W. Plapp. 1990. Formamidines as synergists of cypermethrin in susceptible and pyrethroid resistant house flies (Diptera: Muscidae). J. Econ. Entomol. 83: 2181~2186.

Liu, M.Y. and F.W. Plapp. 1991. Apparent reduction in the number of nerve membrane sodium channels in the house fly in relation to metabolic resistance to insecticides. Pestic. Biochem. Physiol. 41: 1~7.

Lucas, P. and M. Renou, 1992. Electrophysiological study of the effects of deltamethrin, bioresmethrin and DDT on the activity of pheromone receptor neurones in two moth species. Pestic. Biochem. Physiol. 43: 103~115.

Ottea, J.A., S.A. Ibrahim, A.M. Younis, R.J. Young, B.R. Leonard and A.R. McCaffery. 1995. Biochemical and physiological mechanisms of pyrethroid resistance in *Heliothis virescens* (F.). Pestic. Biochem. Physiol. 51: 117~128

Park, C.G., T. Shono and Y.J. Ahn. 1996. Linkage group analysis of profenofos resistance in the housefly (Diptera: Muscidae). Korean J. Appl. Entomol. 35: 159~163.

Peyronnet, O., Y. Pichon and R. Delorme. 1993. Biological responses and electrophysiological effects of topical application of deltamethrin on a resistant and a susceptible strain of *Drosophila melanogaster* Meig. Pestic. Biochem. Physiol. 47: 185~198.

Roush, R.T and B.E. Tabashnik. 1990. Pesticide resistance in

- arthropods, Chapman & Hall, New York. pp. 1~96.
- Sawicki, R.M., A.L. Devonshire, A.W. Farnham, K.E. O'dell, G.D. Moores and I. Denholm. 1984. Factors affecting resistance to insecticides in house-flies, *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). II. Close linkage on autosome 2 between an esterase and resistance to trichlorophon and pyrethroids. *Bull. ent. Res.* 74: 197~206.
- Scott, J.G., D.G. Cochran and B.D. Siegfried. 1990. Insecticide toxicity, synergism and resistance in the German cockroach (Diptera: Blattellidae). *J. Econ. Entomol.* 83: 1698~1703.
- Scott, J.G. and G.P. Georghiou. 1985. Rapid development of high-level permethrin resistance in a field-collected strain of the house fly (Diptera: Muscidae) under laboratory selection. *J. Econ. Entomol.* 78: 361~319.
- Stone B.F. 1968. A formula for determining degree of dominance in cases of monofactorial inheritance of resistance to chemical. *Bull W. H. O.* 28: 325~326.
- Takahashi, M. and Y. Wada. 1983. Anomalous sex determination and delayed follicular development in the house fly of the "Third Yumnoshima" dumping ground, Tokyo. *Medical Animal.* 34: 241~243.
- Thomas, J.D., J.A. Ottea, D.J. Boethel and S. Ibrahim. 1996. Factors influencing pyrethroid resistance in a permethrin-selected strain of the soybean looper, *Pseudoplusia includens* (Walker). *Pestic. Biochem. Physiol.* 55: 1~9.
- Tsukamoto, M. 1964. Methods for the linkage-group determination of insecticide-resistance factors in the house fly. *Botyu-Kagaku.* 29: 51~59.
- Williamson, M.S., D.M. Torres, C.A. Hick, N. Castells and A.L. Devonshire. 1996. Molecular genetics and evolution of pesticide resistance. Analysis of sodium channel gene sequences in pyrethroid-resistant houseflies. *American chemical society.* 52~61.
- Zhang, L., K. Shinji and T. Shono. 1998. In vitro metabolism of pyriproxyfen by microsomes from susceptible and resistant housefly larvae. *Arc. Insect Biochem. Physiol.* 37: 215~224.
- Zhao, G., R.L. Rose, E. Hodgson and R.M. Roe. 1996. Biochemical mechanisms and diagnostic microassays for pyrethroid, carbamate and organophosphate insecticide resistance /cross-resistance in the tobacco budworm, *Heliothis virescens*. *Pestic. Biochem. Physiol.* 56: 183~195.

(Received for publication 23 April 2001;
accepted 27 November 2001)