Original article KOREAN JOURNAL OF APPLIED ENTOMOLOGY

한국응용곤충학회지
Korean J. Appl. Entomol. 59(2): 93-107 (2020)
DOI: https://doi.org/10.5656/KSAE.2020.03.0.013

ⓒ The Korean Society of Applied Entomology
pISSN 1225-0171, eISSN 2287-545X

# 수원지방에서 콩과 옥수수 가해 밤나방과의 잠재해충에 대한 종 동정과 연중 성충 발생 추정

정진교 · 김은영 · 김이현 · 서보윤[1]*
국립식량과학원 재배환경과, [1]국립농업과학원 작물보호과

# Species Identification of Noctuid Potential Pests of Soybean and Maize, and Estimation of Their Annual Adult Emergence in Suwon, Korea

Jin Kyo Jung, Eun Young Kim, I Hyeon Kim and Bo Yoon Seo[1]*
Crop Cultivation and Environment Research Division, National Institute of Crop Science, Suwon 16616, Korea
[1]Crop Protection Division, National Institute of Agricultural Sciences, Wanju 55365, Korea

**ABSTRACT:** Adults of seven noctuid potential pests (*Spodoptera frugiperda*, *S. litura*, *S. exigua*, *Ctenoplusia agnata*, *Mythimna loreyi*, *Athetis dissimilis*, and *A. lepigone*) of soybean and maize in Suwon, Korea were identified by their morphological characteristics in the wing pattern and male genitalia and partial mitochondrial DNA sequences of cytochrome c oxidase subunit 1 gene. The generation number of adults that emerge annually in six species (except *A. lepigone*) was estimated from the data on density fluctuations of adults caught in sex pheromone traps in 2019 and the forecasted data using temperature-associated development and reproduction models for those species. *S. frugiperda* adults were caught from July 27th to October 31st in 2019, and hence were initially estimated to emerge three times per year. But, it was finally expected that *S. frugiperda* adults could possibly emerge a total of four times per year in Suwon, considering larval emergence observed during mid- and late June in other areas. Adult emergence of *S. litura*, *S. exigua*, *C. agnata*, and *M. loreyi* in 2019 was observed from May 29th to November 6th, from May 14th to November 6th, from May 26th to October 25th, and from May 31st to November 23rd, respectively. Annual adult emergence of these four species was estimated as at least four times. Adults of *A. dissimilis* were caught from May 26th to September 11th in 2019, and adult emergence was estimated at only twice per annum. It was postulated that the first adult populations of five species except the two *Athetis* species were probably migrated from other areas.

**Key words:** *Spodoptera* sp., *Ctenoplusia* sp., *Mythimna* sp., *Athetis* sp., Annual adult emergence

**초 록:** 수원지방에서 콩과 옥수수에 대한 잠재적인 해충으로 밤나방과의 열대거세미나방(*Spodoptera frugiperda*)과 담배거세미나방(*S. litura*), 파밤나방(*S. exigua*), 콩은무늬밤나방(*Ctenoplusia agnata*), 뒷흰가는줄무늬밤나방(*Mythimna loreyi* ), 뒷흰날개담색밤나방(*Athetis dissimilis*), 꼬마담색밤나방(*A. lepigone*)을 수컷 성충의 날개 무늬와 생식기 형태 및 미토콘드리아 시토크롬 옥시다제 1 유전자 부분 염기서열을 비교하여 해당 종들을 동정하였다. 꼬마담색밤나방을 제외한 6종에 대해서는, 2019년 성페로몬트랩에서 관찰된 연중 밀도변동 자료와 온도에 따른 발육과 생식 모델들을 이용하여 관찰 세대로부터 다음 세대 성충의 발생시기를 예측한 자료로, 해당 종이 1년 안에 성충 세대가 몇 회 연속하여 발생할 수 있는가 추정하였다. 열대거세미나방은 7월 27일부터 10월 31일까지 포획되었는데, 수원 지방의 자료만으로는 3회 성충이 발생하는 것으로 추정되었다. 그러나 다른 지방에서 관찰된 6월 중하순의 유충 발생 자료를 고려하여, 수원지방에도 연중 4회 성충이 발생할 수 있을 것으로 추정되었다. 담배거세미나방은 5월 29일부터 11월 6일까지 포획되었고, 파밤나방은 5월 14일부터 11월 6일까지, 콩은무늬밤나방은 5월 26일부터 10월 25일까지, 뒷흰가는줄무늬밤나방은 5월 31일부터 11월 23일까지 포획되었다. 이들 4종도 성충 세대가 연중 최소한 4회 발생할 것으로 추정되었다. 뒷흰날개담색밤나방은 5월 26일부터 9월 11일까지 포획되었고, 연 2회 발생이 추정되었다. 두 종의 *Athetis*속 나방을 제외한 다른 다섯 종들의 첫 발생 성충세대들은 다른 지역으로부터 비래했을 것으로 가정되었다.

**검색어:** *Spodoptera* sp., *Ctenoplusia* sp., *Mythimna* sp., *Athetis* sp., 연중 성충 발생

***Corresponding author:** seoby@korea.kr
**Received** February 5 2020; **Revised** March 15 2020
**Accepted** March 25 2020

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

수원지방에서 콩 포장의 주요 해충으로 꼬투리를 가해하는 톱다리개미허리노린재(*Riptortus pedestris*)(호리허리노린재과)(Jung et al., 2005)와 옥수수의 주요 해충으로 뿌리를 제외한 모든 부위를 가해하는 조명나방(*Ostrinia furnacalis*)(포충나방과)(Park et al., 2017)과 이삭 끝을 가해하는 왕담배나방(*Helicoverpa armigera*)(밤나방과)(Jung et al., 2015) 및 잎 가해 해충으로 대량 비래하여 문제가 되는 멸강나방(*Mythimna separata*)(밤나방과)(Jung et al., 2013)이 경계대상이었고, 다른 해충종들은 크게 주목받지 않았다. 그런데 최근 몇 년간 밤나방과(Noctuidae)의 담배거세미나방(*Spodoptera litura*)이나 파밤나방(*S. exigua*), 콩은무늬밤나방(*Ctenoplusia agnata*) 유충으로 인해 콩 잎 피해가 심하게 나타난 경우가 있어(Jung, J.K., unpublished observation), 이들 해충에 적합한 방제전략을 구상하기 위해 수원지방에서의 발생 생태에 대한 정보가 요구되고 있다. 또 이 해충들에 더해 2019년 중국 남부에 발생한 열대거세미나방(*S. frugiperda*)이 같은 해 우리나라로 침입하였는데(Lee et al., 2020; Li et al., 2020), 향후 지속적인 침입으로 옥수수와 다른 작물에 피해가 예상되고 있어, 역시 대비가 필요한 시점이다.

해충 세대가 연속적으로 진행되는 열대지방과 달리, 영하 온도가 수일 이상 지속되는 수원지방(37°N 127°E)(mean, minimum and maximum temperatures during January: -2.27℃, -6.75℃, and 2.60℃, respectively, 1990-2019)(KMA website, N.D.)과 같은 온대지방에서는 겨울동안 곤충 발육이 거의 정지되거나 사망한다. 따라서 월동에 성공한 집단이 세대를 시작하거나, 외부로부터의 침입한 개체들이 세대를 시작하여 한해 중 한정된 기간 동안에만 세대가 진행된다. 결국 온대지방에서는 세대별로 매년 유사한 시기에 발생하는데, 한 해충이 연중 몇 세대를 경과할 수 있을지 또 언제 발생할 것인지를 아는 것은 종합적 해충관리(IPM, integrated pest management)에서 관리/방제 전략을 설계하는데 중요한 정보가 된다(Hyun, 2005; Prasad and Prabhakar, 2012). 변온동물인 곤충에서는 온도가 발육과 생식 과정에 영향 미치는 중요한 환경요소 중 하나이다. 따라서 일장이나 습도와 같은 다른 환경조건에 비해 온도가 곤충 발육에 지배적으로 관여하는 경우, 특정 발육단계에서 온도와 해충 발육의 상관관계에 기초하여 세대 진전을 예측할 수 있고, 이에 관련된 여러 수리모형들을 발전시켜 왔다(Kim et al., 2017).

본 연구에서는 옥수수 또는 콩의 잠재적인 해충인 열대거세미나방, 담배거세미나방, 파밤나방, 콩은무늬밤나방 4종의 밤나방과 해충이 수원지방에서 발생하는 양상을 알기 위해 성페로몬트랩을 이용하여 시기별로 포획하고 성충 외부와 생식기 형태 및 미토콘드리아 시토크롬 옥시다제(cytochrome c oxidase subunit 1) 유전자 부분 염기서열을 비교하여 해당 종들을 동정하였다. 그런데 열대거세미나방과 파밤나방 트랩에는 각각 밤나방과의 뒷흰가는줄무늬밤나방(*M. loreyi*)과 뒷흰날개담색밤나방(*Athetis dissimilis*)이 동시에 포획되었다. 또 뒷흰날개담색밤나방과 동속종인 꼬마담색밤나방(*A. lepigone*) 성충이 같은 포장에서 우연히 발견되었다. 이들 3종도 옥수수 해충으로 알려져 있어(El-Sherif et al., 1972; Jiang et al., 2008; Li et al., 2014b), 이들을 포함하여 밤나방과에 속하는 7종을 동정하였다. 또, 트랩으로 조사된 6종에 대해서는 성충 밀도 변동 양상에 기초하여 온도에 따른 발육 및 생식의 수리모형들을 종합하여 세대 진전이 가능한가를 예측하였고, 이를 기초로 수원지방에서 성충 발생횟수를 추정하였다.

## 재료 및 방법

### 대상 해충종

본 연구는 원래 2019년 처음으로 국내에 침입한 옥수수 해충인 열대거세미나방과 콩 해충으로 알려진 담배거세미나방, 파밤나방, 콩은무늬밤나방, 총 4종의 곤충들을 대상으로 하였다. 여기에 열대거세미나방 트랩에 유인된 뒷흰가는줄무늬밤나방과 파밤나방 트랩에 유인된 뒷흰날개담색밤나방, 옥수수 포장 주변에 설치된 조명나방(*O. furnacalis*)(포충나방과) 예찰용 날개형 끈끈이트랩에 우연히 포획된 꼬마담색밤나방, 3종 곤충이 더해졌다. 꼬마담색밤나방은 종 동정에만 사용되었다.

### 성페로몬 화합물과 성페로몬 미끼

성페로몬 미끼 제조에 사용된 화합물은 (*Z*)-7-dodecenyl acetate (Z7-12Ac), (*Z*)-9-dodecenyl acetate (Z9-12Ac), (*Z*)-9-tetradecenyl acetate (Z9-14Ac), (*Z*)-11-hexadecenyl acetate (Z11-16Ac), (*Z,E*)-9,11-hexadecadienyl acetate (Z9E11-14Ac), (*Z,E*)-9,12-hexadecadienyl acetate (Z9E12-14Ac), (*Z*)-9-tetradecenol (Z9-14OH)이다. 이들 화합물은 모두 Chemtech (Netherlands)에서 구매하였다.

예찰 대상 4종의 성페로몬 트랩 미끼는 기존 보고들을 참고하여 실험실에서 제조하여 사용하였는데, 열대거세미나방 대상으로 5월 7일부터 7월 4일까지 사용된 미끼만 Z9-14Ac와 Z7-12Ac가 50:1의 조성(Andrade et al., 2000)인 고무마개형 방출제의 상용제품(Greenagrotech, Korea)을 사용하였고, 이후에는 Z7-12Ac와 Z9-12Ac, Z9-14Ac, Z11-16Ac를 1.8:0.9:90.1:7.2 비율로 Unbehend et al. (2014)에서 보고된 조성을 약간 변형하여 사용하였다. 담배거세미나방 대상으로는 Z9E11-14Ac와 Z9E12-14Ac를 9:1 비율로(Sun et al., 2003), 파밤나방은 Z9-

14OH와 Z9E12-14Ac, Z11-16Ac를 3:7:5 비율로(Jung et al., 2003), 콩은무늬밤나방은 Z7-12Ac와 Z9-12Ac를 9:1 비율로(Sugie et al., 1990) 제조하여 사용하였다.

방출제는 7 mm 흰색 고무마개(Chemglass, USA)를 사용하였고, 여기에 성페로몬 화합물을 헥산에 녹여 침투시켜 미끼를 만들었다. 열대거세미나방과 콩은무늬밤나방은 성페로몬을 전체 미끼당 1 mg을, 다른 두 종에 대해서는 500 ug 사용하였다. 모든 미끼에는 성페로몬과 같은 양의 Butylated hydroxytoluene (Sigma-Aldrich, USA)을 첨가하였다.

## 예찰

위 해충의 트랩들을 모두 경기도 수원시에 위치한 국립식량과학원 중부작물부 가공이용연구동(37°16'N 126°59'E) 내 콩과 옥수수 포장 가장자리에 설치하였다. 트랩형으로 모두 콘트랩(Greenagrotech, Korea)을 사용하였고, 대상해충 종별로 1개씩 설치하였다. 열대거세미나방과 콩은무늬밤나방 트랩은 5월 7일, 다른 두 종 트랩은 5월 11일 설치하고, 1~4일 간격으로 트랩에 포획된 성충 수를 늦가을까지 조사하였다. 포획수를 조사간격 일수로 나누어 하루당 포획수를 산출하고, 앞뒤 조사일의 중앙일에 조사한 것으로 하여 연중 변동 모습을 표현하였다.

## 외부형태 및 생식기 검경

트랩에 포획된 나방 성충 날개 무늬를 기준으로 하여, 국내 기록종은 Kononenko et al. (1998), 열대거세미나방은 EPPO (2015)에 수록된 사진을 참고하여 같은 종을 추정하였다.

생식기 형태를 기준으로는 Kononenko and Han (2007)과 EPPO (2015)에 수록된 사진을 참고하여 종을 동정하였다. 채집된 수컷 성충 복부 끝의 4마디 이상을 잘라 1.5 ml 에펜돌프 튜브에 넣고 10% KOH 용액을 적당량 넣어 90℃ heating block에서 15분간 가열하여 외부 조직을 분해시켜 생식기를 분리하였다. 분리된 생식기를 증류수로 5번 세척하고 이어 1*N* 염산수 용액, 증류수, 99.9% 에탄올 순서대로 각각 1회씩 세척하였다. 마지막으로 Acid fuchsin 용액으로 염색하여 해부현미경(Leica, Germany) 하에서 육안으로 관찰하였다.

## 미토콘드리아 시토크롬 옥시다제 1(CO1) 부분 염기서열 동정과 계통수 작성

포획된 성충으로부터 상용화된 AccuPrep® Genomic DNA Extraction 키트(BIONEER, Korea)를 이용하여 제조사의 방법에 따라 genomic DNA를 추출하였다. 간략히 설명하면 성충 머리와 가슴을 완충용액으로 균질화하고 proteinase K와 RNase A로 단백질과 RNA를 분해하였고, 키트 컬럼을 이용하여 혼합물에 포함된 DNA를 분리하였다.

CO1 부분 염기서열 증폭을 위해 시판의 PCR premix (TAKARA, Japan) 25 ul과 분리된 게놈 DNA 0.5-2 ul, 범용 프라이머인 LCO1490 (10 pM)와 HCO2198 (10 pM) (Folmer et al., 1994) 각각 1 ul 씩, 마지막으로 증류수를 섞어 50 ul 용액으로 효소연쇄중합반응(PCR)을 시켰다. 이 반응은 95℃에서 3분 처리한 후에 94℃에서 30초, 49℃에서 30초, 72℃에서 40초로 34번 반복하여 증폭하고, 마지막으로 72℃에서 7분간 처리하는 조건에서 수행하였다. 얻어진 PCR 증폭물을 1% 아가로스 젤에서 참고용 사이즈 마커(100 bp ladder size marker) (DYNEBIO, Korea)와 함께 전기영동하여 전개된 산물의 증폭양과 염기서열 길이를 확인하였다. 증폭산물을 ㈜마크로젠(Korea)에 PCR-direct sequencing을 의뢰하여 염기서열을 해독하고, 크로마토그램 결과의 피크 검정을 거쳐 최종 염기서열을 결정하였다. 결정된 서열을 미국 국립생물정보센터(NCBI) BLAST 서비스를 통해 NCBI 데이터베이스에 등록되어 있는 accession 자료들과 비교하여 종 동정을 하였다(NCBI website, N.D.). BLAST 결과에서 query cover가 최대(99 혹은 100%)인 자료를 total score값이 높은 순서로 배열하였다. 이어 서열 유사도(similarity)가 99% 이상인 자료를 다시 선발하고 본 연구의 해충을 2차 동정하였다. NCBI에 수록되지 않은 뒷흰날개담색밤나방 CO1 유전자 부분 염기서열에 대해서는 Kim et al. (2016)의 연구에서 동종으로 추정되어 확보된 서열정보(Kim, J., personal information)와 서열영역을 비교하였다. 계통수 작성을 위해 본 연구의 6종에서 결정된 10개 염기서열(Supplement Table 1)과 NCBI 데이터베이스에서 선택된 89개 염기서열[본 연구의 종과 BLAST 결과 100%의 서열유사도를 보인 10개 서열, 다른 동속종들로부터 85개 염기서열, 군외군(outgroup) (포충나방과 3종, 좀나방과 1종)로부터 임의로 선택된 4개 염기서열] 및 별도로 꼬마담색밤나방에 대해 확보된 1개 서열로, 전체 100개 염기서열을 선택하였다. 이들의 공통 서열영역인 540 bp에 대해 MEGA 7 프로그램(Kumar et al., 2016)에서 ClustalW 방법으로 배열하고 neighbor-joining 계통수(Nei-Gojobori method, bootstraping 1,500 iteration)를 작성하였다.

## 성충발생 세대수 추정

포획된 성충 밀도변동 양상으로부터 각 발생세대를 임의로 구분하였다. 구분된 세대별로 날짜별 발생수를 시작으로 하여

다음 세대가 언제 발생할 수 있는지를, 미성숙태 온도의존 발육 모델들(온도별 발육속도, 생리연령별 발육 누적분포, 온도별 생존율)과 성충 모델들(온도별 노화율, 생리연령별 생존율, 온도별 산란 수, 생리연령별 산란율 누적분포)을 이용하여 추정하였다(Supplement Table 3). 모델들은 해당 특성을 표현하기 위해 여러 곤충에 사용된 보고들에서 임의로 골라 사용하였다. 즉 성충에서, 온도별 노화율(수명의 역수)에는 Choi and Kim (2016)의 모델 혹은 Park et al. (2014)에서 사용된 Lactin-2 모델(Lactin et al., 1995)을 적용하였다. 생리연령별 생존율과 온도별 산란수, 생리연령별 누적산란율(2개 매개변수 Weibull 모델)은 Kim and Lee (2003)에서 보고된 모델들을 사용하였다. 미성숙태에서, 온도별 발육속도는 Lactin-2 모델(Lactin et al., 1995) 혹은 Briere-2 모델(Briere et al., 1999)을 사용하였다. 생리연령별 발육 누적분포는 2개 매개변수 Weibull 모델(Kim et al., 2001), 온도별 생존율 모델은 Kim and Lee (2003)의 온도의존 산란수모델을 미성숙태 생존율에 적용한 경우(Son and Lewis, 2005)를 참고하여 이용하였다. 모든 모델식들은 발생시기 예측 프로그램인 PopModel (version 1.5)(Choi, 2018)에서 성충부터 번데기 시기까지 결합하고, 프로그램을 구동하여 관찰된 한 발생기간으로부터 다음 세대 성충이 우화하는 시기와 밀도를 추정하여 표현하였다. 관찰된 발생 양상과 세대별로 예측된 다음 세대 발생 양상을 비교하면서, 각 해충종별로 연중 성충이 발생할 수 있는 세대수를 추정하였다. 이때 사용된 수원지방 일일 온도자료는 기상청에서 제공하는 시간별 자료를 평균하여 사용하였다(KMA website, N.D.).

사용된 모델들의 매개변수를 추정하기 위해 온도별 발육 혹은 산란 관련 자료는 국내외에 보고된 자료들을 이용하였다. 열대거세미나방 모델에서 성충 단계는 Schlemmer (2018)의 자료를, 미성숙태는 Barfield et al. (1978) 자료로부터 전체 한 단계(알-번데기)로만 하여 온도별 생존율은 암수 모두, 온도별 발육속도와 생리연령별 발육 분포는 암컷 자료만 이용하였다. 담배거세미나방 모델에서 성충 온도별 산란수는 Chen et al. (2002) 자료를, 성충의 다른 자료는 Fand et al. (2015)의 암컷 자료를 이용하였는데, 생리연령별 누적산란율 분포는 결과의 그림으로부터 길이를 측정하여 자료로 환산하였다. 미성숙태(알, 유충, 번데기) 각 단계는 Chen et al. (2002) 자료를 사용하였다. 파밤나방 모델에서 성충 노화율은 Dai et al. (2017)의 자료를, 생리연령에 따른 생존율은 Lee (1993)의 자료를, 누적산란율은 Goh et al. (1991a)의 자료를, 온도별 산란수는 Karimi-Malati et al. (2014b) 자료를 이용하였다. 미성숙태는 Karimi-Malati et al. (2014a) 자료를 이용하였다. 콩은무늬밤나방 모델에서 Liu et al. (1994) 자료가 성충과 미성숙태에서 모두 사용되었는데, 성충 누적산란율 자료는 해당되는 자료를 찾을 수 없어 같은 은무늬밤나방아과(Plusiinae)에 속한 양배추은무늬밤나방(*Trichoplusia ni*) 성충의 Fye and McAda (1972) 자료를 대신 이용하였다. 열대거세미나방 트랩에 같이 포획된 뒷흰가는줄무늬밤나방 모델에는 Qin et al. (2017) 자료가 성충과 미성숙태 모두에서 사용되었다. 뒷흰날개담색밤나방 모델에는 Guo et al. (2016, 2017)의 자료가 사용되었다. 모든 모델의 매개변수는 TableCurve 2D (Version 5.01) (Sigmaplot, UK)을 이용하여 구했는데, 일부 해충종들의 온도별 생존율 모델과 Weibull 누적분포 모델에서 매개변수를 추정할 때 모델 적합도(adjusted $R^2$)가 매우 낮은 경우가 있었으나 예측시기를 크게 변동시키지 않을 것으로 판단하여 그대로 사용하였다. 대부분의 자료에서 누적 분포(연령별 발육 누적분포와 누적산란율)와 성충 생리연령별 생존율 모델에 필요한 자료는 평균값을 기준으로 편차의 1, 2, 3배를 설정하여 음과 양의 방향으로 값을 구하고, 이를 평균값에 대한 생리연령으로 환산하였고, 분포 범위를 0.13~99.87%로 설정하여 사용하였다. 일부 보고에서 본 연구에 필요한 모델들이 제시된 경우도 있었으나, 무시하고 원자료만 이용하였다.

### 살충제 살포

성충 발생 양상을 관찰한 본 연구의 실험포장은 콩과 옥수수가 각기 다른 관리주체에 의해 비슷한 비율로 재배되는 포장으로, 최대 수확을 위해 관리주체에 따라 살충제가 몇 회 살포되었다. 각 작물별로 전체 약 절반정도의 면적에 2019년 7월 3일, 7월 30일, 8월 30일, 9월 24일, 9월 30일 살포되었고, 다른 절반정도의 면적에는 8월 10일, 8월 24일, 9월 16일, 9월 20일 살포되었다. 살충제 살포가 해충 밀도 변동에 어떤 영향을 미쳤는지는 분석할 수 없었고, 향후 참고를 위한 자료로만 제시되었다.

## 결과 및 고찰

### 종 동정

본 연구에서 성페로몬트랩에 포획된 밤나방과 성충 6종[열대거세미나방(*Spodoptera frugiperda*), 담배거세미나방(*S. litura*), 파밤나방(*S. exigua*), 콩은무늬밤나방(*Ctenoplusia agnata*), 뒷흰가는줄무늬밤나방(*Mythimna loreyi*), 뒷흰날개담색밤나방(*Athetis dissimilis*)]과 우연히 채집된 꼬마담색밤나방(*A. lepigone*)은 모두 날개 무늬와 수컷 생식기 모양에 의해 각각 보고된 종들의 것과 동일하다고 판단되어 해당 종으로 1차 동정을 하였다(Supplement Fig. 1). 포획된 종별로 미토콘드리아 CO1 유전자

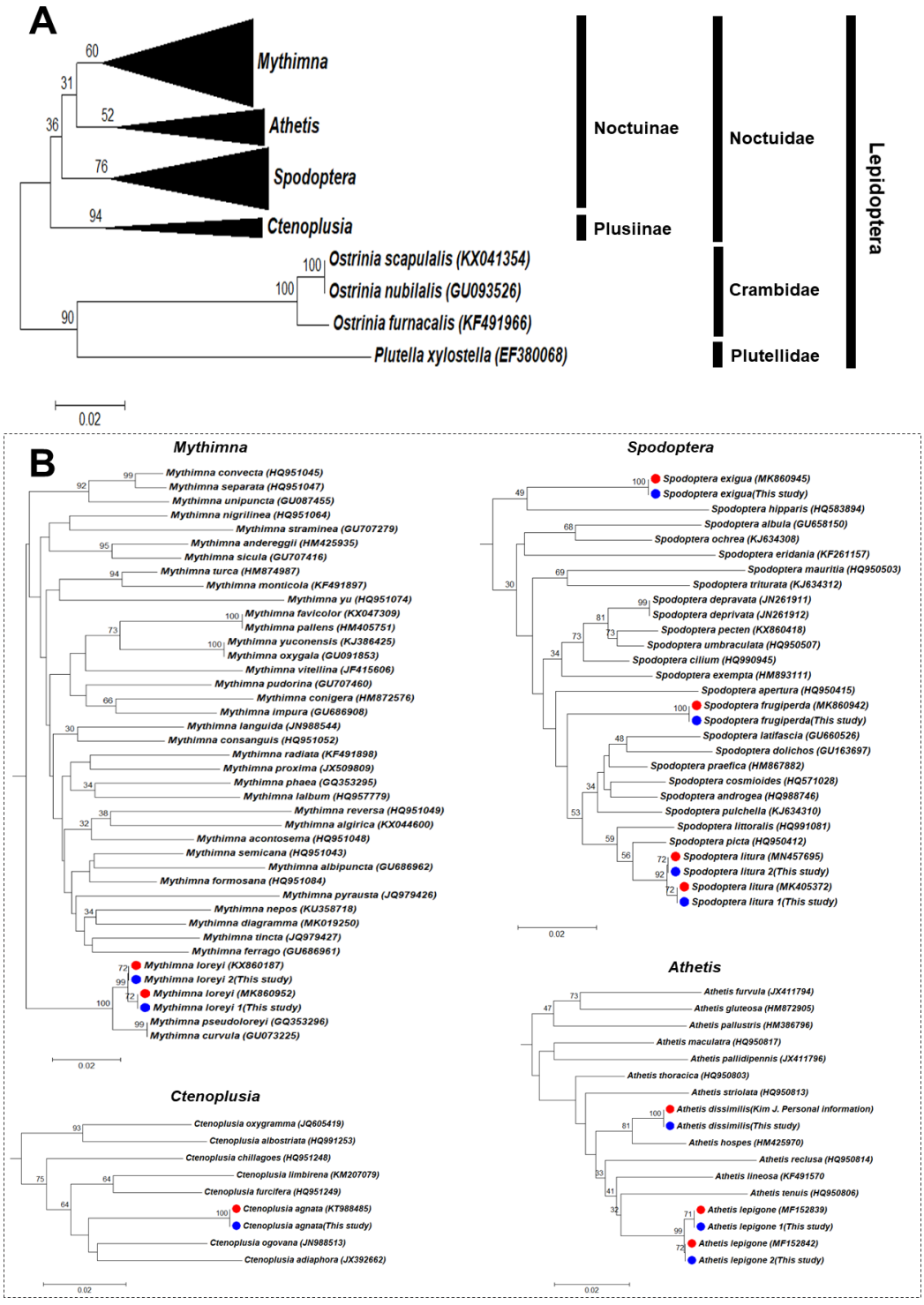


**Fig. 1.** A neighbor-joining phylogenetic tree (A) using 100 lepidopteran partial DNA sequences (Seq.)(540 base pairs) of cytochrome c oxidase 1 genes including 10 Seq. from seven species in this study, 85 Seq. from 4 noctuid genera and 4 Seq. from another two families in the NCBI database, and one Seq. of *Athetis dissimilis* informed by Dr. J. Kim (personal information). The tree was constructed by Nei-Gojobori distance method with 1,500 bootstrap replicates. Details of compressed subtrees of four genera, *Mythimna*, *Spodoptera*, *Athesis*, and *Ctenoplusia*, are displayed in (B), respectively. ●: species collected in this study; ●: species showing 100% identity with the species collected in this study using the BLAST test in NCBI database.

의 부분 염기서열이 540 bp 이상 확보되었는데(Supplement Table 1), 담배거세미나방, 뒷흰가는줄무늬밤나방, 꼬마담색밤나방은 각각 개체변이가 2종류로 발견되었다(Fig. 1B; Supplement Table 1). 뒷흰날개담색밤나방을 제외한 6종의 서열은 변이를 포함하여 NCBI 데이터베이스에 등록된 해당 종들과 99~100% 서열유사도에서 거의 일치하는 것이 확인되었다(Supplement Table 2). 뒷흰날개담색밤나방은 NCBI 데이터베이스에 등록된 서열은 없었고, BLAST 결과 *A. hospes*가 약 97.5%으로 유사성이 가장 높았다. 그런데 이 서열은 국내에서 뒷흰날개담색밤나방 성유인제를 검토하는 과정(Kim et al., 2016)에서 포획된 동종 성충으로부터 확보된 염기서열(Kim, J., personal information)에 대해 100% query cover에서 100% 유사성을 보였다. 계통수에서 본 연구에서 포획된 나방의 염기서열은 뒷흰날개담색밤나방(Kim et al., 2016)과 높은 bootstrap값(100%)으로 함께 분지되었고, *A. hospes*와는 다른 그룹으로 분리되어 Kim et al. (2016)의 뒷흰날개담색밤나방과 같은 종으로 최종 동정하였다(Fig. 1B). 작성된 계통수 안에서 밤나방과와 포충나방과, 좀나방과는 서로 다른 그룹으로 구별되어 분지가 되었으며 밤나방과 내에서도 같은 속의 곤충들은 각각 한 그룹으로 분지되는 유연관계를 보였다(Fig. 1A and B). 그리고 본 연구에서 포획된 다른 6종의 밤나방과 종들은 BLAST 결과 유사도 100%를 보인 2차 동정된 종들과 각각 높은 bootstrap 값(92% 이상)으로 함께 분지되었다(Fig. 1B). 이상으로 본 연구에서 다룬 밤나방과 성충 7종에 대해 외부 및 수컷생식기 형태 비교와 미토콘드리아 CO1 유전자의 염기서열 비교 분석(BLAST, 계통수)을 통해서 종을 동정할 수 있었다.

## 성충 발생 횟수

### 열대거세미나방(*Spodoptera frugiperda*)

2019년 처음으로 국내로의 침입이 예상되었던 열대거세미나방 성충은 수원에서 7월 27일 처음 1마리만이 포획되었으나, 다시 8월 18일부터 9월 27일 사이에 집중적으로 포획되었으며, 이후 다시 10월 4일부터 10월 31일까지 간헐적으로 포획되어 세 번 이상(1st, 2nd+2'nd, 3rd)의 성충세대 발생이 있었을 것으로 짐작되었다(Fig. 2). 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 4)를 이용하여 PopModel로 7월 27일 성충 발생(1st)을 기준으로 다음 세대 성충 발생 시기가 8월 말에서 9월 초 사이(F2nd)로 예측되었고, 이 시기는 8월 중순과 9월 초 사이의 집중 발생이 관찰된 시기(2nd)에 포함되었다. 그러나 9월 초부터 9월말 사이의 발생(2'nd)은 위 F2nd 이후에 발생한 것으로 첫피크(1st)에서 모델링에 의해 예측되지 않았다. 또, 관찰된 2'nd 기간의 발생피크로부터는 연말까지 발생이 예측되지 않았다. 따라서 이 2'nd 기간 발생은 동일 지역 개체군의 세대 연속에 의한 결과가 아닐 수도 있을 것으로 추정되었다. 대신 국내 다른 곳 혹은 중국으로부터의 추가 이입에 따른 별개의 피크일 수도 있는데, 이런 발생에 대한 원인은 추가적인 연구가 필요하다. 2nd 기간 발생을 기준으로 다음 세대 성충 발생은 9월 말부터 11월 초까지 여러 번의 피크를 보이며 발생할 것이 예측되었고(F3rd), 이 기간에 여러 발생 피크(3rd)가 관찰되었다. 10월초 이후 발생(3rd)으로부터는 다음 세대 성충이 예측되지 않았다. 이상의 분석에서 7월 말 첫 발생으로부터 세대를 이어가면서 3회 성충세대 발생(1st, 2nd, 3rd)이 가능했던 것으로 추정되었다. 그런데 국립농업과학원에서 조사한 2019년 국내 열대거세미나방 유충 발생 자료에 의하면 제주도와 전남북에서 1~3

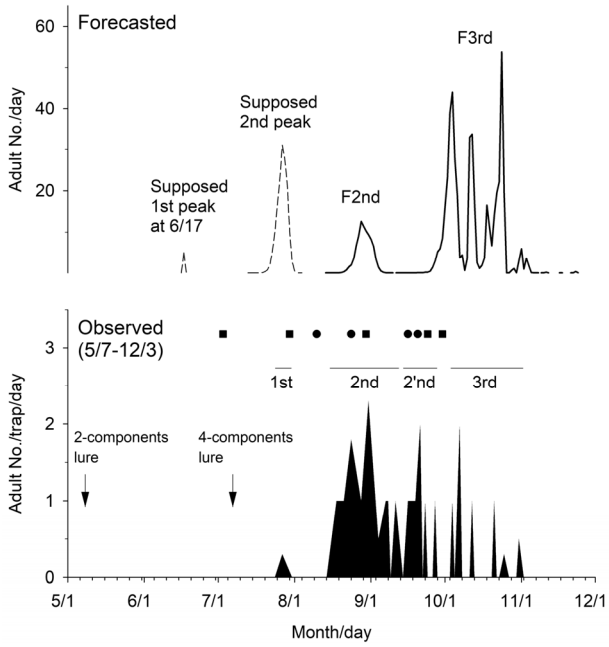


**Fig. 2.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Spodoptera frugiperda* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 11th to December 3rd with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Two different lures were utilized separately in the trapping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5) (Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 4). The supposed first and second peaks in the forecasted adult emergence were derived from data of larval emergence in other areas. Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

령 유충들의 발생이 6월 중하순에 지속적으로 관찰되었는데(Lee et al., 2020), 수원지방에도 6월 중순 성충이 침입한다면 세대를 이어가면서 적어도 일년 안에 4회 발생이 나타날 것이 추정되었다(supposed 1st, supposed 2nd, F2nd, and F3rd in Fig. 2). 늦게 파종된 옥수수 포장에서 2019년 8월 29일 영양생장단계인 옥수수 잎을 가해하는 열대거세미나방의 갓부화 유충이 발견되었고(Supplement Fig. 1), 이들은 실내에서 우화시켜 성충을 확인하였다. 이때의 유충은 2차 발생(2nd)한 성충 자손으로 추정되었다(Fig. 2). 한편, 본 연구에서 성페로몬트랩에 잡히는 성충 포획량은 많지 않았는데, 향후 해외 비래집단의 성페로몬 조성을 더 정확하게 밝혀 유인력이 높은 미끼 조성을 선택하는 것이 필요하다고 생각되었다.

열대거세미나방은 아메리카 대륙에서 휴면을 하지 않고, 연중 먹이가 있고 발육이 가능한 지역(연중 약 10℃ 이하로 떨어지는 날이 드문 지역)에서 발생한 성충이 온대지역으로 계절적인 비래를 하는 것으로 알려져 있다(Sparks, 1979). 따라서 현재의 시점에서는 열대거세미나방이 수원지방을 포함한 국내 대부분 지역에서 월동할 가능성은 거의 없다고 생각된다. 대신, 이 해충이 정착하여 연중발생이 가능하다고 예상되는 동남아시아지역 혹은 중국 남부에서 매년 새롭게 비래할 것으로 짐작된다(Ma et al., 2019). 따라서 2019년과 같이 최초 비래시기인 6월 중에 대량 침입할 경우, 대부분 4월말에서 5월 중순 사이가 파종시기인 국내 옥수수 포장에서는 1차 침입 성충의 다음 세대 유충에 의한 피해가 예상되고, 늦게 파종된 포장에서는 그 다음세대 유충에 의한 피해가 예상된다.

## 담배거세미나방(*Spodoptera litura*)

담배거세미나방 트랩에는 동종의 수컷만 포획되었다. 담배거세미나방은 5월 29일 처음 포획되었고, 이후 11월 6일까지 포획되었다(Fig. 3). 성충 밀도 변동 양상으로 5월 말부터 6월 말 사이의 발생을 1차 발생(1st)으로, 7월 초부터 8월 초까지의 발생을 2차 발생(2nd), 8월 초부터 9월 말까지를 3차 발생(3rd), 9월 말부터 11월 초까지를 4차 발생(4th)로 나눴다. 발육 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 5)를 이용하여 1차 발생으로부터 7월 초부터 8월 초 사이에 2차 발생(F2nd)이 예측되었다. 이 기간은 관찰된 2차 발생기간(2nd)과 거의 일치하였다. 2차 발생(2nd)으로부터 다음 세대 성충이 8월 초부터 9월 초 사이(F3rd)에 예측되었는데, 관찰된 3차 발생시기(3rd)와 비교하여 시작 시기는 유사하였으나 약 보름 이르게 종료되었다. 관찰된 3차 발생(3rd)에서 9월 초부터 11월 초까지 4차 발생(F4th)이 예측되었고, 관찰된 4차 발생(4th)에 비해 시작 시기가 약 보름 이르게 예측되었고 종료시점은 거의 유사하였다. 4차 발생(4th)에서 5차 발생은 예측되지 않았다. 이상의 분석 결과에서 각 관찰된 발생 세대로부터 다음 세대들이 발생할 수 있다고 판단되었다. 따라서 담배거세미나방이 수원지방에서 5월 말에서 6월 사이에 1차 발생을 시작으로 세대를 거듭하여 발생한다면 연중 최소 4회 발생이 가능할 것으로 추정되었다. 발생시기를 고려하면 수원지방 콩 포장에서는 7월과 9월 중순 사이에 발생한 성충들의 다음 세대 유충이 피해를 일으킬 것으로 짐작된다.

담배거세미나방은 국내 남부지방(거제, 남해, 부산, 진주 등)에서는 빠를 경우 3월 중순부터 출현하기 시작하여 11월말까지 매우 긴 기간 발생하는 것이 보고되었다(Bae et al., 2007). 따라서 남쪽 지방에서는 첫 발생부터 세대를 거듭할 수 있다면 수원지방보다 더 많은 세대가 발생할 것으로 짐작된다.

담배거세미나방은 알, 유충, 번데기 단계에 일장 혹은 온도 영향으로 휴면에 들어가지 않는다고 보고되었고(Ishida and

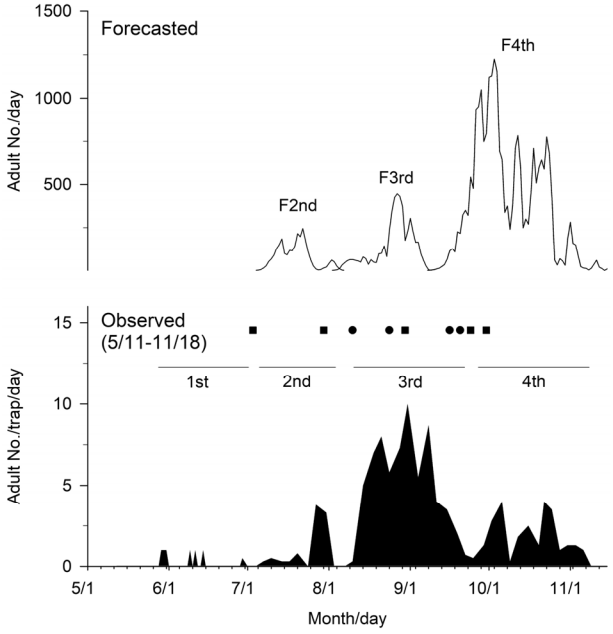


**Fig. 3.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Spodoptera litura* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 11th to November 18th with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5) (Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 5). Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

Miyashita, 1976), 10℃ 부근의 저온 조건에서 먹이가 있는 경우 3-4령 유충이 약 90일 이상 생존이 가능하고, 중국 광저우시(23°08'N 113°16'E)와 같은 따뜻한 지방에서 연중 7-8세대를 경과하고 12월-2월중 월동한다고 추정되고 있다(Wu, 1977). 온대지방에서는 겨울철 동결온도 때문에 담배거세미나방 월동은 불가능한 것으로 추정되고 있어(Matsuura and Naito, 1997), 담배거세미나방이 수원 지방에서 월동할 가능성은 없다고 생각된다. 대신 수원 지방에서의 발생이 다른 지역으로부터의 침입이나 부근 온실에서 지속된 세대에서부터 유래한다고 생각될 수 있으나, 현재까지 보고된 자료는 없다.

### 파밤나방(*Spodoptera exigua*)

파밤나방은 5월 14일(1st)에 처음 포획되었고, 이후 5월 말에 다시 1마리가 포획된 이래 6월 말까지(1'st) 간헐적으로 포획되었다. 7월 초부터 포획량이 증가하여 8월초에 약간 감소하고(2nd) 다시 증가하여 9월초까지(3rd) 변동을 보이면서 많은 수가 포획되었다. 9월 초부터 11월 6일까지(4th)는 낮은 수준의 발생밀도 변동을 보였다(Fig. 4). 발육 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 6)를 이용하여 5월 14일 발생피크(1st)로부터 6월 말(F2nd)에 다음 세대 성충이 발생하는 것이 예측되었다. 5월 말부터 6월 말까지의 발생을 다른 1차 발생(1'st)으로 결정하였을 때, 이 시기를 기준으로 다음 세대 성충이 6월 말부터 8월 초순 사이에 발생(F2'nd)한다고 예측되었고 관찰된 발생 시기(2nd)와 유사한 시기였다. 7월 초부터 8월 초순 사이의 발생을 2번째 성충 발생(2nd)으로 가정하였을 때 다음 세대 성충은 7월 말부터 9월 초 사이에 발생(F3rd)하는 것이 예측되었고, 이는 관찰된 3번째 발생시기와 유사하였다. 8월 초부터 9월 초 사이 관찰된 발생을 3번째(3rd)로 하여 8월 말부터 11월 말 사이(F4th)에 다음 세대 성충 발생이 예측되었다. 9월 초부터 11월 초 사이에 관찰된 4번째 발생(4th)은 이 예측 기간에 포함되었다. 9월 초 이후의 발생(4th)을 기준으로 10월 중순과 11월 초 사이에 매우 작은 밀도의 5번째 발생(F5th)도 예측되었으나 4번째 예측시기(F4th)와 겹쳐 구분하기는 어려웠다(Fig. 4). 이상의 결과에서 5월 초 발생이나, 2번째와 3번째 발생 사이의 뚜렷하지 않은 세대 경계, 10월 중순부터 11월 초 사이의 발생의 기원이 애매하나, 수원지방에서 파밤나방은 적어도 4번은 충분히 세대를 이어 발생할 것으로 추정되었다. 과거 수원 야외에서 5월 중 우화시킨 파밤나방을 계속 야외에서 사육하였을 때, 4세대를 경과하였고 5회 성충 발생이 관찰(Goh et al., 1993)된 것은 위 추정을 뒷받침하였다. 한편, 파밤나방은 남부지방에서 3월 초부터 11월 중순까지 지속적으로 성충 발생이 관찰되었는데(Bae et al., 2007), 이들 지방에서는 훨씬 더 많은 세대가 진전될 것으로 추정된다. 파밤나방은 콩뿐만 아니라 옥수수 잎에 피해를 주는 것이 알려졌으나(Goh et al., 1991b), 옥수수 피해는 자주 보고되지는 않았다. 그런데 2018년 8월 충남 논산의 옥수수포장에서 영양생장단계의 어린 잎에 파밤나방 유충에 의한 피해가 발생했던 민원이 있었는데, 본 연구 포장에서도 늦게 파종한 옥수수 포장에서 8월 29일 영양생장단계의 어린 옥수수 잎을 3령 유충이 가해하는 것도 발견되었다. 따라서 1세대 성충의 발생량이 많을 경우 옥수수 포장에서의 피해가 예상되고, 2차와 3차 발생량이 많을 경우 늦게 파종한 옥수수 포장과 콩 포장에서의 피해가 예상되고 있다.

파밤나방은 대부분의 대륙에 분포하며 남위 45°와 북위 75°까지의 지역에서 발견되나(Zheng et al., 2011), 일장에 의해 휴면 반응을 일으키지 않고(Dai et al., 2017; Kim and Song, 2000), 온대지역에서는 휴면에 들어가지 않는다고 추정되고 있다(Fye and Carranza, 1973). 동아시아 열대 혹은 아열대 남쪽 지역에서는 연중 발생하거나(< 25°N), 아열대 북쪽 혹은 상

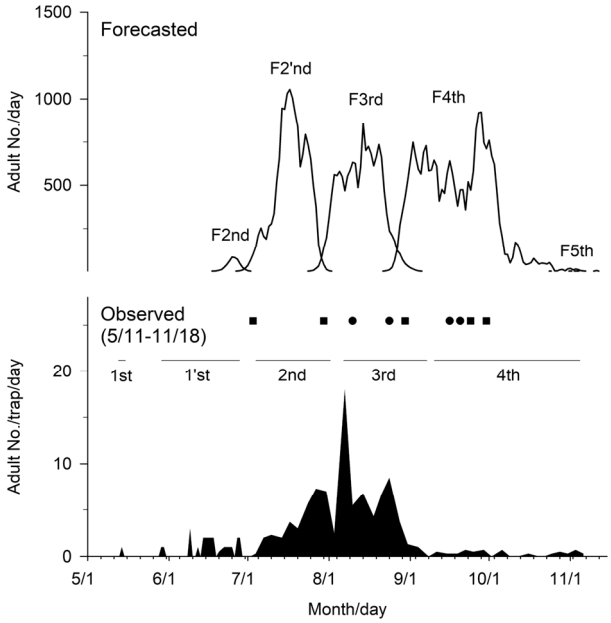


**Fig. 4.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Spodoptera exigua* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 11th to November 18th with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5) (Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 6). Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

대적으로 따뜻한 온대지역에서는 겨울 중 번데기 혹은 유충태로 월동하며(25-35°N), 온대 북쪽지역의 월동하지 못하는 지역(주로 38°N)에도 분포한다고(Zheng et al., 2011; Fu et al., 2017) 추정되고 있다. 국내에서 파밤나방 월동지역이 밝혀진 보고는 없었는데, 위 추정에 따라 수원지방에서는 월동이 불가능할 것으로 생각된다. 그러나 온실에서의 월동은 가능한 것으로 추정되고 있는데, 안동에서 2020년 1월말 파 재배온실에서 하루 동안 약 80마리의 유충이 채집될 수 있는 것으로 보아(Kim, Y., personal information), 온실재배지에서 겨울 중 세대 유지가 가능할 것으로 예상된다.

## 콩은무늬밤나방(*Ctenoplusia agnata*)

콩은무늬밤나방은 5월 26일 처음 포획되어 10월 25일까지 발생밀도 변동을 보이면서 포획되었다. 발생밀도 증감으로 판단하여 5월 26일과 7월 1일 사이를 1차 발생(1st), 7월 7일과 8월 3일 사이의 발생을 2차 발생(2nd), 8월 10일부터 9월 25일 사이를 3차 발생(3rd), 10월 2일부터 25일 사이를 4차 발생(4th)으로 발생세대를 임의로 구분하였다(Fig. 5). 발육 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 7)를 이용하여 관찰된 발생시기로부터 다음 세대 성충 발생을 예측하였을 때, 1차 발생(1st)에서 7월 초부터 8월 초 사이에 다음 세대(F2nd) 성충 발생이 예측되었고 관찰된 2차 발생(2nd) 시기와 거의 유사하였다. 2차 발생(2nd)에서 8월 초부터 9월 초 사이에 다음 세대(F3rd) 발생이 예측되었고, 관찰된 3차 발생(3rd)에 비해 이르게 종료되었으나 대부분의 시기가 유사하였다. 3차 발생(3rd)에서 다음 세대는 9월 중순부터 11월 말까지 발생(F4th)이 예측되었고, 이 시기는 낮은 밀도로 관찰된 4차 발생시기(4th)를 포함하였다(Fig. 5). 이상의 분석결과로부터 콩은무늬밤나방 성충은 수원지방에서 4회 발생할 수 있을 것으로 판단되었다. 그리고, 7월과 9월 사이의 발생(2차 혹은 3차)이 콩 포장에 피해를 줄 것으로 짐작되었다. 콩은무늬밤나방은 국내에서는 1973년 대발생이 있었다고 보고되었고, 이때 처음 종이 기록된 것으로 보이며, 후에 콩 잎 가해 해충으로 보고되었다(Park et al., 1978; Hwang et al., 1980). 이후 실험실에서 각 발육태별 발육기간과 유충 령기수, 산란수 등 몇 가지 생물속성이 파악되었으나(Hwang et al., 1980), 이후 다른 연구는 쉽게 발견되지 않는다.

콩은무늬밤나방은 한국, 일본, 중국, 대만 등 아시아의 열대부터 온대 북부지역까지 분포하는 것이 알려져 있으나(Kononenko et al., 1998), 월동지역이나 휴면에 관한 구체적 정보는 없다. 휴면을 하거나 하지 않는 것으로 모순되는 추정들이 있고(Li et al., 2014a; Saulich et al., 2017), 노숙 유충과 번데기 두 단계 모두 혹은 번데기 단계로 월동한다는 추정들(Li et al., 2014a; Umeya and Okada, 2003)이 있다. 12시간이나 8시간의 단일조건에서 휴면 반응을 일으키지 않아(Yamanaka et al., 1982; Liu et al., 1994), 수원지방에서 만날 수 있는 단일조건에 의해서는 휴면이 유도되지는 않을 것으로 추정된다.

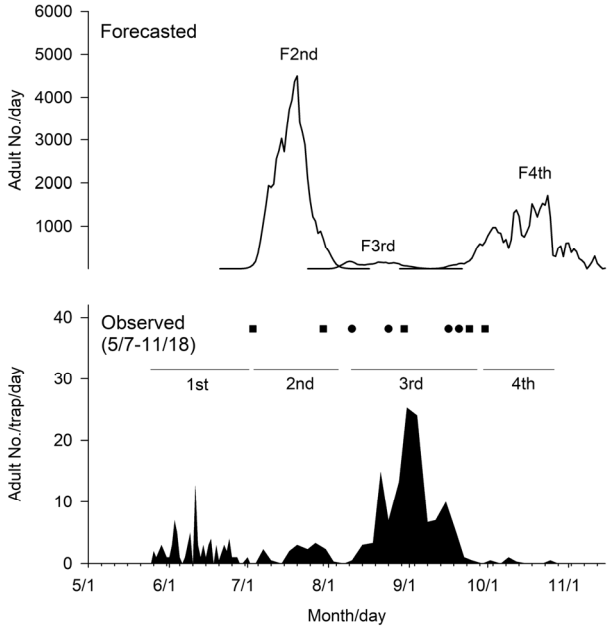


**Fig. 5.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Ctenoplusia agnata* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 7th to November 18th with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5) (Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 7). Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

## 뒷흰가는줄무늬밤나방(*Mythimna loreyi*)

뒷흰가는줄무늬밤나방은 열대거세미나방 트랩에 열대거세미나방과 함께 유인되었는데 모두 수컷만 포획되었다. 뒷흰가는줄무늬밤나방 성페로몬 미끼는 Z9-14Ac와 Z7-12Ac, Z11-16Ac가 10:1:2.5 (Takahashi et al., 1983) 혹은 Z9-14Ac와 Z7-12Ac가 85:15 (Ho et al., 2002)의 비율로 사용될 수 있는데, 열대거세미나방 성페로몬 미끼에 주성분으로 사용된 Z9-14Ac와 미량성분으로 사용된 다른 하나 혹은 두 성분이 뒷흰가는줄무늬밤나방에 공통적으로 작용하였기 때문에 조성이 약간 다를 수 있음에도 불구하고, 열대거세미나방 트랩에 이 종이 유인

되었을 것으로 추정되었다. 같은 성분들을 사용하는 열대거세미나방 트랩에 뒷흰가는줄무늬밤나방이 동시에 유인되는 것은 아프리카 토고(Togolese Republic)에서 실험된 자료에서도 보고되었다(Meagher Jr et al., 2019).

수컷 성충이 5월 31일과 7월 17일 각각 한 번씩 포획되었다. 이후 8월 중순부터 11월말까지 지속적으로 포획되었다. 앞의 두 피크를 1차(1st)와 2차(2nd) 발생으로 구분하고, 8월 14일과 9월 7일 사이를 3차 발생(3rd), 9월 11일과 10월 2일 사이를 다른 3차 발생(3'rd)으로 별도로 구분하였다. 이후 10월 6일부터 11월 23일까지를 4차 발생(4th)으로 구분하였다(Fig. 6). 발육 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 8)를 이용하여 1차 발생(1st)을 기준으로 2차 성충의 발생이 7월 중순(F2nd) 발생으로 예측되었다. 이 예측세대(F2nd)의 발생 피크일(7월 21일)은 관찰된 2차 발생시기(2nd)인 7월 17일과 크게 다르지 않았다. 2차 발생피크(2nd)로부터 3차 성충이 8월 20일경에 피크를 보이며 8월 초와 9월 초 사이에 발생(F3rd)할 것으로 예측되었다. 이는 8월 중순부터 9월 초순에 관찰된 3차 발생시기(3rd)와 거의 유사한 시기를 보였다. 이 3차 발생시기로부터 4차 발생(F4th)이 9월 중순부터 11월까지 지속적으로 발생한다고 예측되었고, 이 시기는 관찰된 4차 발생(4th) 보다 약 보름 이르게 시작하여 11월 말까지를 포함하였다. 별도로 후기로 구분한 3차 발생시기(3'rd)는 2차 발생시기(2nd)로부터 예측된 세대 범위(F3rd)에 포함되지 않아 애매했다. 이 3'rd로부터 다음 세대가 11월 말에 적은 밀도로 발생하는 것(F4'th)이 예측되었으나, 3rd로부터 예측된 4차 발생기간(F4th)과 겹쳤다(Fig. 6). 따라서 세대 구분이 불확실한 3'rd 시기를 제외하더라고 5-6월 중 처음 발생하여 세대가 이어진다면 수원지방에서 적어도 4회 성충이 발생할 수 있을 것으로 추정되었다. 유충은 2019년 9월 16일과 23일 3마리가 노숙유충 형태로 늦게 파종한 수확기 옥수수에서 가해부위가 확인되지 않은 채 채집되었고, 실내에서 우화시켜 성충을 확인하였다. 국내에서는 1982년 수원에서 채집된 성충 표본을 동정하여 1994년 처음 기록되었으나(Ahn et al., 1994), 다른 연구결과들은 쉽게 발견되지 않는다.

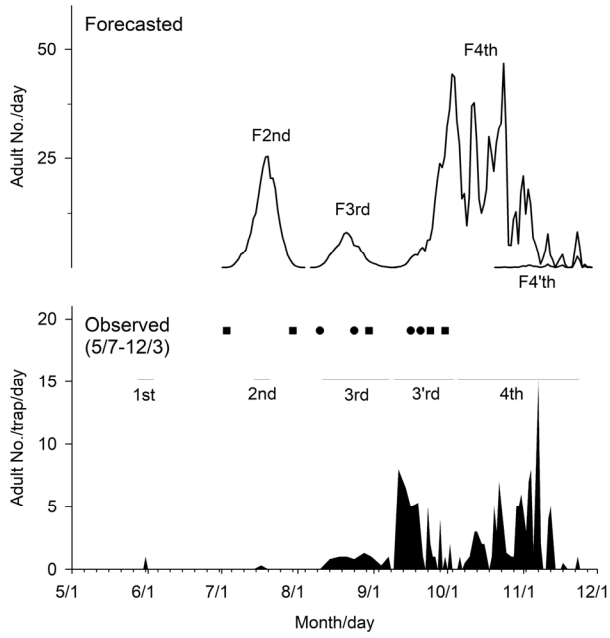


**Fig 6.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Mythimna loreyi* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 7th to December 3rd with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5)(Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 8). Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

뒷흰가는줄무늬밤나방은 벼, 옥수수, 수수, 사탕수수, 귀리, 수단그라스 등의 주로 벼과 작물 잎을 가해하는 것으로 보고되었다(El-Sherif et al., 1972; Ho et al., 2002). 이 해충은 대부분의 대륙에서 발생이 발견되고, 연중 몇 세대를 거치는 것으로 보이나, 월동지역이나 휴면에 관한 연구는 아직 없다. 일본에서는 Yamaguchi현(34°N, 131°E)에서는 4월부터 11월말 혹은 12월초까지 포획된 기록이 있다(Takahashi et al., 1983). 본 연구에서의 발생 양상으로 볼 때, 수원지방에서 7~10월사이에 여러 작물에서 피해가 발생할 가능성이 있다.

### 뒷흰날개담색밤나방(*Athetis dissimilis*)과 꼬마담색밤나방(*A. lepigone*)

뒷흰날개담색밤나방은 파밤나방 트랩에 파밤나방과 함께 유인되어 수컷들만 포획되었다. 동종의 성페로몬은 아직 동정된 적은 없으나, 수컷을 유인하는 성유인제로 Z9-14OH와 (*Z*,*E*)-9,12-hexadecadienol이 개별 화합물들로 혹은 1:9 혼합물이 작용한다고 보고되었기에(Ando et al., 1977; Kim et al., 2016), 본 연구에서 사용된 파밤나방 페로몬 성분 중에 포함된 Z9-14OH가 동종 수컷을 유인한 결과로 추정되었다. 성충 첫 발생은 5월 26일 처음 포획되어 7월 10일까지 발생(1st)을 보였다. 다시 약 1개월 후인 8월 14일부터 9월 11일까지 2차 성충이 발생(2nd)하였고, 더 이상의 발생은 관찰되지 않았다(Fig. 7). 발육 관련 모형과 매개변수(Supplement Tables 3, 9)를 이용하여 1차 발생(1st)을 기준으로 2차 성충 발생기간(F2nd)이 관찰

된 기간(2nd)보다 약간 이르게 예측되었으나, 대부분 그 시기를 포함하였다. 2차 발생(2nd)을 기준으로 10월 초에서 11월 중순 사이에 낮은 밀도의 3차 발생(F3rd)이 예측되었으나 트랩에는 전혀 포획되지 않았다(Fig. 7). 국내 진주의 단감원에서도 뒷흰날개담색밤나방 성충 발생이 본 연구와 유사한 시기에 2회 관찰되어(Kim et al., 2016), 이 곤충 성충은 수원지방에서 연중 2회 발생할 것으로 추정되었다. 본 연구에서는 유충을 발견하지 못해 기주식물에 대해서는 앞으로 연구가 필요한데, 중국에서는 2013년 처음 산동지방에서 밀과 옥수수, 콩, 땅콩, 고구마에 피해를 준다고 알려졌고(Li et al., 2014b; Guo et al., 2016), 일본에서는 토쿄 시나가와구에서 1973년 9월과 10월 사이에 가택에 유충이 대량 침입한 적이 있었는데 그 기원지를 부근의 고구마밭으로 추정한 보고가 있다(Takahashi, l975).

꼬마담색밤나방은 옥수수와 콩 포장 경계에 설치된 조명나방 예찰용 날개형 끈끈이트랩에 간헐적으로 포획되었는데, 암수 모두가 발견되는 것으로 보아 근처에서 비행하던 성충이 우연히 포획되었을 것으로 짐작되었다. 몇 마리 정도의 성충만을 발견하였기에 발생 양상은 알 수 없었으나, 동속의 뒷흰날개담색밤나방이 포획되지 않았던 7월 하순 혹은 9월 하순에 포획된 것으로 보아 뒷흰날개담색밤나방과 조금 다른 발생 특성을 보일 것으로 짐작되었다. 본 연구에서는 유충을 확인하지 못해 기주식물을 알 수 없었는데, 국내에서 2012년 경북 성주 참외 재배지에서 6월과 7월 사이에 80% 정도의 과실 피해가 관찰된 적이 있다(Park et al., 2012). 중국에서 이 곤충의 생태에 관해 여러 연구들이 있었는데, 2005년과 2011년 사이에 주로 북위 34-41도 사이에 위치한 허베이, 산동, 산시 지역에서 발생이 많았던 것으로 보이며, 옥수수 줄기 안에서 가해하여 식물체를 시들게 하거나 뿌리 지상부를 가해하여 도복을 야기하는 피해를 입힌다고 보고되었다(Jiang et al., 2008; Zhang et al., 2011; Zhu et al., 2012). 허베이 지역에서 연중 4회(4월 중하순, 6월 중하순, 7월 중하순, 9월 초중순) 성충 발생이 관찰되었고, 옥수수, 콩, 목화, 땅콩, 고구마 포장에서 토양 표피 위 잡초와 낙엽, 잔가지 아래에서 노숙유충이 흙과 낙엽부스러기가 섞인 고치 안에서 월동한다고 보고되었다(Shi et al., 2011; Zhang et al., 2011; Zhang et al., 2012).

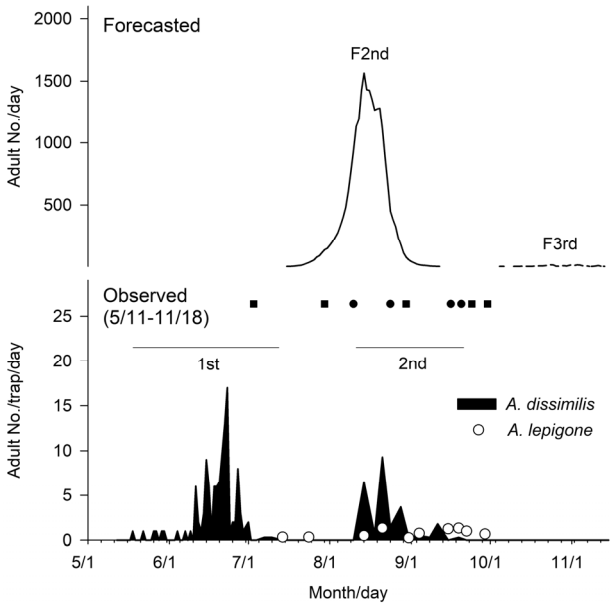


**Fig. 7.** Observed (below) and forecasted (above) seasonal emergence of *Athetis dissimilis* adults in Suwon, 2019. Density fluctuation of adults was monitored from May 11th to November 18th with a sex pheromone trap, and different generations were isolated through peak grouping. Next generations of adult emergence were forecasted from the every isolated generation, using a phenology modelling platform, PopModel (version 1.5)(Choi, 2018), in which temperature-associated development and reproduction models for this species were integrated (Supplement table 3 and 9). Several adults of *A. lepigone* were caught accidently in sticky traps of other unrelated species installed in the field, and its numbers are indicated with open circles in the figure. Timings of insecticide spray over half area of the observed field are indicated by closed rectangles and circles, respectively. For more detail information about insecticidal spray, see the Materials and Methods.

이상으로 본 연구에서 다루는 잠재해충들의 연중 성충 발생 횟수에 대해 분석하였는데, 관찰된 발생시기와 예측된 발생시기가 잘 들어맞지 않는 경우들과 열대거세미나방, 파밤나방, 뒷흰가는줄무늬밤나방에서는 기대되지 않은 발생이 관찰된 경우들도 있었다. 이는 본 연구에서 사용된 모형들로는 그 해충종 자체의 고유한 발생현상을 제대로 설명할 수 없거나, 이입과 같은 다른 요인들에 의해 변형되었기 때문일 수 있다. 앞으로 축적되는 야외 발생자료와 생물특성 자료를 이용하여 더 정밀하게 해석하는 것이 필요할 것이다.

본 연구에서 *Athetis*속의 뒷흰날개담색밤나방과 꼬마담색밤나방을 제외한 다른 5종은 수원지방에서 노지 월동이 불가능할 것으로 추정되고 있다. 대신 이 곤충들이 겨울 중 온실에서 재배하는 작물에서 발육하여 노지로 이동하는 경우가 아니라면, 국내 남부 따뜻한 지역이거나 해외에서 비래하여 봄과 여름 사이에 처음 침입하여 겨울 전까지 세대를 경과할 것으로 생각된다.

열대거세미나방은 아메리카 대륙에서 장거리 이동에 대해 알려져 있고(Johnson, 1987), 중국을 포함한 아시아에 침입한 집단이 다시 한국과 일본에 장거리 이동에 의해 침입할 것으로 예상하였고(Ma et al., 2019), 실제 2019년 국내에 비래한 것이 확인되어(Lee et al., 2020), 앞으로도 매년 비래할 것이 예상된다. 담배거세미나방과 파밤나방, 콩은무늬밤나방의 경우에 국내 안에서의 이동 혹은 외국으로부터 비래에 관한 직접적인 증

거는 없다. 대신 우리나라와 근거리에 있는 위치에서 이들 곤충들이 장거리 이동하는 것이 관찰된 보고들이 있는데, 1967년과 1968년에 5월과 11월 사이 일본 남쪽 태평양 해상 지점(29°N 135°E)에서 기상관측선에 설치된 비래곤충 포획트랩에서 위 세 곤충이 포획되었고(Asahina and Turuoka, 1968; 1969; 1970), 2005년 6월 일본 큐슈 남서쪽 해상(29-32°N 127-130°E) 선박에 설치된 트랩에는 담배거세미나방과 콩은무늬밤나방이 2005년 6월에 포획되었다(Kawazu et al., 2008). 또 월동이 불가능하다고 생각되는 고위도에 위치한 황해 중국쪽 Bohai만 Beihuang섬(38°24'N 120°55'E)에서 서치라이트트랩을 이용하여, 담배거세미나방(Fu et al., 2015), 파밤나방(Fu et al., 2017), 콩은무늬밤나방(Li et al., 2014a)의 장거리 비행을 관찰한 보고가 있다. 따라서 이 곤충들이 장거리 이동이 가능하다면 해외로부터 국내로 매년 침입하는 가능성이 제기된다. 이런 가정과 유사하게 담배거세미나방의 경우 성페로몬트랩 조사 결과와 기후모델을 바탕으로 중국 남부 혹은 대만에서 우리나라나 일본으로 침입하는 것을 추정한 보고도 있다(Tojo et al., 2013).

수원지방에서 월동이 가능하지 않은 해충종들이 장거리 이동에 의한 침입으로 세대를 시작하였어도, 도중에 다른 개체군이 이입하는 경우가 생긴다면, 연중 발생양상이 복잡하게 변할 수도 있다. 이에 현재의 기술로는, 이런 종류의 해충에 관해서는 성충, 혹은 알과 어린 유충 발생을 정확하게 예찰하여 피해에 대비하는 것을 우선 선택하여야 할 방제 전략으로 생각된다.

## 사 사

이 연구에서 사용된 PopModel 프로그램을 제공해 주신 최경산 박사에게 감사 드린다. 또 유충을 채집해 준 신수현씨와 신명나씨, 콩 피해 정보를 제공해 준 김민태 박사와 밤나방과 나방 성충 생식기 도감을 빌려준 이관석 박사, 뒷흰날개담색밤나방 CO1 부분서열 정보를 제공해준 김준헌 박사에게 감사드린다. 본 연구는 농촌진흥청 어젠다 연구과제(PJ01311602)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

## Supplementary Information

Supplementary data are available at Korean Journal of Applied Entomology online (http://www.entomology2.or.kr).

## Statements for Authorship Position & contribution

Jung, J.K.: National Institute of Crop Science, Researcher; Designed the research, analyzed adult voltinism, and wrote the manuscript

Kim, E.Y.: National Institute of Crop Science, Researchers; Conducted field trapping, and microscopic and molecular identification of species

Kim, I.H.: National Institute of Crop Science, Researchers; Conducted field trapping, and microscopic and molecular identification of species

Seo, B.Y.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Designed the research, conducted molecular identification of species, analyzed phylogenetic relationship, and wrote the manuscript

All authors read and approved the manuscript.

## Literature Cited

Ahn, S.B., Kononenko, V.S., Park, K.T., 1994. New records of Noctuidae (Lepidoptera) from the Korean Peninsula (I). Trifinae. Ins. Koreana 11, 26-47.

Ando, T., Yoshida, S., Tatsuki, S., Takahashi, N., 1977. Sex attractants for male Lepidoptera. Agric. Biol. Chem. 41, 1485-1492.

Andrade, R., Rodriguez, C., Oehlschlager, A.C., 2000. Optimization of a pheromone lure for *Spodoptera frugiperda* (Smith) in Central America. J Braz. Chem. Soc. 11, 609-613.

Asahina, S., Turuoka, Y., 1968. Records of the insects visited a weather ship located at the ocean weather station 'Tango' on the Pacific, II. Kontyu 36, 190-202.

Asahina, S., Turuoka, Y., 1969. Records of the insects visited a weather-ship located at the ocean weather station "Tango" on the Pacific, III. Kontyu 37, 290-304.

Asahina, S., Turuoka, Y., 1970. Records of the insects visited a weather-ship located at the ocean weather station "Tango" on the Pacific, V. Insects captured during 1968. Kontyu 38, 318-330.

Bae, S.-D., Kim, H.-J., Lee, G.-H., Park, S.-T., 2007. Seasonal occurrence of tobacco cutworm, *Spodoptera litura* Fabricius and beet armyworm, *Spodoptera exigua* Hübner using sex pheromone traps at different locations and regions in Yeongnam district. Korean J. Appl. Entomol. 46, 27-35.

Barfield, C.S., Mitchell, E.R., Poe, S.L., 1978. A temperature-dependent model for fall armyworm development. Ann. Entomol. Soc. Am. 71, 70-74.

Briere, J.-F., Pracros, P., Le Roux, A.-Y., Pierre, J.-S., 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. Environ. Entomol. 28, 22-29.

Chen, Q.-J., Yang, J.-Q., Zhang, J.-Z., Zhang, Y.-Z., Chen, J.-H., 2002. Effect of temperature on laboratory population of *Spodoptera litura* (Fabricius) in tobacco fields. Tobacco Science & Technology (No 2), 42-45.

Choi, K.S., 2018. Introduction of a model simulation program and its application in a demonstrative expert system to predict optimal spraying time for pest: PopModel 1.5 and pest forecast system, in: Shih, H.-T., Chang, C.-J. (Eds.), Proceedings of the 2018 international symposium on proactive technologies for enhancement of integrated pest management of key crops. Taiwan Agricultural Research Institute, Taichung, pp. 227-243.

Choi, K.S., Kim, D.-S., 2016. Effect of temperature on the fecundity and longevity of *Ascotis selenaria* (Lepidoptera: Geometridae): developing an oviposition model. J. Econ. Entomol. 109, 1267-1272.

Dai, H.Q., Zhang, G.L., Zhang, W.J., 2017. Temperature dependent development parameters and population life table of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). Arthropods 6, 117-125.

El-Sherif, S.I., Hammad, S.M., El-Sawaf, S.K., 1972. Field observations on *Leucania loreyi* (Dup.) (Lepid., Noctuidae) in Egypt. J. Appl. Entomol. 70, 160-166.

EPPO, 2015. PM 7/124 (1) *Spodoptera littoralis*, *Spodoptera litura*, *Spodoptera frugiperda*, *Spodoptera eridania*. EPPO Bull. 45, 410-444.

Fand, B.B., Sul, N.T., Bal, S.K., Minhas, P.S., 2015. Temperature impacts the development and survival of common cutworm (*Spodoptera litura*): simulation and visualization of potential population growth in India under warmer temperatures through life cycle modelling and spatial mapping. PLoS ONE 10(4): e0124682. doi:10.1371/journal.pone.0124682.

Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., Vrijenhoek, R., 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 3, 294-299.

Fu, X., Feng, H., Liu, Z., Wu, K., 2017. Trans-regional migration of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae), in North-East Asia. PLoS ONE 12(8): e0183582. doi:10.1371/journal.pone.0183582.

Fu, X., Zhao, X., Xie, B., Ali, A., Wu, K., 2015. Seasonal pattern of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) migration across the Bohai Strait in northern China. J. Econ. Entomol. 108, 525-538.

Fye, R.E., Carranza, R.L., 1973. Cotton pests: overwintering of three lepidopterous species in Arizona. J. Econ. Entomol. 66, 657-659.

Fye, R.E., McAda, W.C., 1972. Laboratory studies on the development, longevity, and fecundity of six lepidopterous pests of cotton in Arizona. USDA Tech. Bull. No. 1454, USDA, Washington D.C.

Goh, H.G., Choi, K.M., Kim, H.S., Choi, Y.M., Lee, S.G., Lee, Y.I., 1991a. Study on ecology and monitoring method of *Spodoptera exigua* Hübner. Res. Rpt. RDA. 440-463.

Goh, H.G., Choi, J.S., Uhm, K.B., Choi, K.M., Kim, J.W., 1993. Seasonal fluctuation of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), adult and larva. Korean J. Appl. Entomol. 32, 389-394.

Goh, H.G., Park, J.D., Choi, Y.M., Choi, K.M., Park, I.S., 1991b. The host plants of beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner), (Lepidoptera: Noctuidae) and its occurrence. Korean J. Appl. Entomol. 30, 111-116.

Guo, T.-T., Li, L.-L., Men, X.-Y., Lu, Z.-B., Chen, H., Wang, Z.-Y., Sun, T.-L., Yu, Y., 2017. Impact of temperature on the growth and development of *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). J. Econ. Entomol. 110, 274-281.

Guo, T.-T., Men, X.-Y., Yu, Y., Chen, H., Zhou, X.-H., Zhuang, Q.-Y., Wang, Z.-Y., Li, L.-L., 2016. Effects of temperature on the development and reproduction of *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae). Acta Entomol. Sin. 59, 865-870.

Ho, H.Y., Tsai, R.S., Hsu, E.L., Chow, Y.S., Kou, R., 2002. Investigation of possible sex pheromone components of female loreyi leafworm, *Acantholeucania loreyi* (Duponchel) (Lepidoptera: Noctuidae) in Taiwan. Zool. Stud. 41, 188-193.

Hwang, C.Y., Uhm, K.B., Choi, K.M., Hyun, J.S., 1980. Studies on the life history of three spotted plusia (*Chrysoideixis agnata* S.) in the laboratory. Korean J. Pl. Prot. 19, 85-89.

Hyun, J.-S., 2005. Integrated pest control - principles and practices. Korean J. Appl. Entomol. 44, 73-90.

Ishida, S., Miyashita, K., 1976. Effects of photoperiod and temperature on development and overwintering of *Spodoptera litura* F. (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Entomol. Zool. 11, 248-257.

Jiang, J., Li, X., Xu, Y., Li, Z., Zhang, Z., Xu, H., 2008. Preliminary studies on *Athetis* (*Proxenus*) *lepigone*. Plant Protection 34, 123-126.

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.

Jung, C.R., Park, Y.J., Boo, K.S., 2003. Optimal sex pheromone composition for monitoring *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) in Korea. J. Asia-Pac. Entomol. 6, 175-182.

Jung, J.K., Seo, B.Y., Cho, J.R., Kim, Y., 2013. Monitoring of *Mythimna separata* adults by using a remote-sensing sex pheromone trap. Korean J. Appl. Entomol. 52, 341-348.

Jung, J.K., Seo, B.Y., Park, C.-G., Ahn, S.-J., Kim, J.I., Cho, J.R., 2015. Timing of diapause induction and number of generations of *Helicoverpa armigera* (Hüber) (Lepidoptera: Noctuidae) in Suwon, Korea. Korean J. Appl. Entomol. 54, 383-392.

Jung, J.K., Youn, J.-T., Im, D.J., Park, J.H., Kim, U.H., 2005. Soybean seed injury by the bean bug, *Riptortus clavatus* (Thunberg) (Hemiptera: Alydidae) at reproductive stage of soybean (*Glycine max* Linnaeus). Korean J. Appl. Entomol. 44, 299-306.

Karimi-Malati, A., Fathipour, Y., Talebi, A.A., 2014a. Development response of *Spodoptera exigua* to eight constant temperatures: linear and nonlinear modeling. J. Asia-Pac. Entomol. 17, 349-354.

Karimi-Malati, A., Fathipour, Y., Talebi, A.A., Bazoubandi, M., 2014b. Life table parameters and survivorship of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) at constant temperatures. Environ. Entomol. 43, 795-803.

Kawazu, K., Otuka, A., Adati, T., Tonogouchi, H., Yase, J., 2008. Lepidoptera captured on the East China Sea in 2005 and predicted migration sources. Entomol. Sci. 11, 315-322.

Kim, D.-S., Ahn, J.J., Lee, J.-H., 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: characteristics and developmental process of models. Korean J. Appl. Entomol. 56, 1-18.

Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). Ecol. Model. 162, 145-153.

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, J., Byun, B.-K., Oh, H.-W., Jang, S.A., Park, C.G., 2016. *Athetis dissimilis* (Lepidoptera: Noctuidae) is attracted to the sex pheromone of *Euzophera batangensis* (Lepidoptera: Pyralidae). J. Asia-Pac. Entomol. 19, 841-845.

Kim, Y., Song, W., 2000. Effect of thermoperiod and photoperiod on cold tolerance of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol. 29, 868-873.

KMA (Korea Meteorological Administration) website, N.D. https://www.weather.go.kr/ (accessed on 2 February, 2020).

Kononenko, V.S., Ahn, S.-B., Ronkay, L., 1998. Illustrated catalogue of Noctuidae in Korea (Lepidoptera), in: Park, K.T. (Ed.), Insects of Korea, 3, 1-509.

Kononenko, V.S., Han, H.L., 2007. Atlas Genitalia of Noctuidae in Korea (Lepidoptera), in: Park, K.T. (Ed.), Insects of Korea, 11, 1-464.

Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K., 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. Mol. Biol. Evol. 22, 1870-1874.

Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.I., 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.

Lee, S.D., 1993. Effects of host plants and temperature on the development of beet armyworm, *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), MS thesis, Gyeongsang National University, Jinju.

Li, C., Fu, X., Feng, H., Ali, A., Li, C., Wu, K., 2014a. Seasonal migration of *Ctenoplusia agnata* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai Sea in northern China. J. Econ. Entomol. 107, 1003-1008.

Li, J., Yu, Y., Zhang, A., Men, X., Zhou, X., Zhang, Y., Zhuang, Q., Wang, Z., Li, L., 2014b. Morphologically alike species of *Athetis lepigone* (Möschler) - *Athetis dissimilis* (Hampson) found in Shandong province of China. Plant Protection 40, 193-195.

Li, X.-J., Wu, M.-F., Ma, J., Gao, B.-Y., Wu, Q.-L., Chen, A.-D., Liu, J., Jiang, Y.-Y., Zhai, B.-P., Early, R., Chapman, J.W., Hu, G., 2020. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach. Pest Manag. Sci. 76, 454-463.

Liu, J., Liu, F., Pang, Y., Chen, Q., Lin, P., 1994. Effects of temperature on experimental population of *Argyrogramma agnata* (staudinger) (Lepidoptera: Noctuidae). Nat. Enemies Insects 16, 127-133.

Ma, J., Wang, Y.-P., Wu, M.-F., Gao, B.-Y., Liu, J., Lee, G.-S., Otuka, A., Hu, G., 2019. High risk of the fall armyworm invading into Japan and the Korean peninsula via overseas migration. J. Appl. Entomol. 143, 911-920.

Matsuura, H., Naito, A., 1997. Studies on the cold-hardiness and overwintering of *Spodoptera litura* F. (Lepidoptera: Noctuidae) VI. Possible overwintering areas predicted from meteorological data in Japan. Appl. Entomol. Zool. 32, 167-177.

Meagher Jr, R.L., Agboka, K., Tounou, A.K., Koffi, D., Agbevohia, K.A., Amouze, T.R., Adjévi, K.M., Nagoshi, R.N., 2019. Comparison of pheromone trap design and lures for *Spodoptera frugiperda* in Togo and genetic characterization of moths caught. Entomol. Exp. Appl. Appl. 167, 507-516.

NCBI (National Center for Biotechnology Information) website, N.D. https://blast.ncbi.nlm.nih.gov (accessed on 2 February, 2020).

Park, C.G., Seo, B.Y., Jung, J.K., Kim, H.Y., Lee, S.W., Seong, K.Y., 2017. Forecasting spring emergence of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae), based on postdiapause development rate. J. Econ. Entomol. 110, 2443-2451.

Park, H.-H., Park, C.-G., Ahn, J.J., 2014. Oviposition model of *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). J. Asia-Pac. Entomol. 17, 781-786.

Park, K.T., Hwang, C.Y., Choi, K.M., 1978. Lepidopterous insect pests on soybean. Korean J. Pl. Prot. 17, 1-5.

Park, S.H., Kim, S.H., Kang, M.G., Woo, J.H., Choi, S.Y., Park, S.D., 2012. A report about damage of Oriental melon fruits by *Athetis lepigone*, in: Proceeding of 2002 fall international conference of Korean Society of Applied Entomology: entomology and outreach. 128 pp.

Prasad, Y.G., Prabhakar, M., 2012. Pest monitoring and forecasting, in: Abrol, D.P., Shankar, U. (Eds.), Integrated pest management: principles and practice, CABI, Cambridge, MA, pp. 41-57.

Qin, J., Zhang, L., Liu, Y., Sappington, T.W., Cheng, Y., Luo, L., Jiang, X., 2017. Population projection and development of the *Mythimna loreyi* (Lepidoptera: Noctuidae) as affected by temperature:

application of an age-stage, two-sex life table. J. Econ. Entomol. 110, 1583-1591.

Saulich, A.K., Sokolova, I.V., Musolin, D.L., 2017. Seasonal cycles of noctuid moths of the subfamily Plusiinae (Lepidoptera, Noctuidae) of the Palaearctic: diversity and environmental control. Entomol. Rev. 97, 143-157.

Schlemmer, M., 2018. Effect of temperature on development and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), MS thesis, North-west University, Potchefstroom.

Shi, J., Wang, Z., Jiang, Y., Shan, X., Zhang, H., Wang, J., Ge, X., 2011. Preliminary report on investigation of the overwintering sites of *Athetis lepigone*. Plant Protection 37, 138-140.

Son, Y., Lewis, E.E., 2005. Modelling temperature-dependent development and survival of *Otiorhynchus sulcatus* (Coleoptera: Curculionidae). Agric. For. Entomol. 7, 201-209.

Sparks, A.N., 1979. A review of the biology of the fall armyworm. Fla. Entomol. 62, 82-87.

Sugie, H., Kawasaki, K., Higuchi, H., Kitamura, C., Tamaki, Y., 1990. Identification of the sex pheromone of the three-spotted plusia, *Acanthoplusia agnata* Staudinger (Lepidoptera: Noctuidae). Appl. Entomol. Zool. 25, 467-473.

Sun, F., Du, J.-W., Chen, T.-H., 2003. The behavioral responses of *Spodoptera litura* (F.) males to the female sex pheromone in wind tunnel and field trapping tests. Acta Entomol. Sin. 46, 126-130.

Takahashi, M., 1975. *Athetis dissimilis* Hampson, a new nuisance? Med. Entomol. Zool. 26, 66.

Takahashi, S., Sato, Y., Kodama, T., 1983. Attractiveness of synthetic sex pheromne to males of the lorey leafworm, *Acantholeucania loreyi* (Duponchel). Appl. Entomol. Zool. 18, 435-437.

Tojo, S., Ryuda, M., Fukuda, T., Matsunaga, T., Choi, D.-R., Otuka, A., 2013. Overseas migration of the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae), from May to mid-July in East Asia. Appl. Entomol. Zool. 48, 131-140.

Umeya, K., Okada, T., 2003. Agricultural insect pests in Japan, Zennokyo, Tokyo.

Unbehend, M., Hänniger, S., Vásquez, G.M., Juárez, M.L., Reisig, D., McNeil, J.N., Meagher, R.L., Jenkins, D.A., Heckel, D.G., Groot, A.T., 2014. Geographic variation in sexual attraction of *Spodoptera frugiperda* corn- and rice-strain males to pheromone lures. PLoS ONE 9(2): e89255. doi:10.1371/journal.pone.0089255.

Wu, Y.-C., 1977. A survey on the peanut noctuids in Kwangtung province. Acta Entomol. Sin. 20, 445-450.

Yamanaka, M., Fujiyoshi, N., Takasaki, T., 1982. Effects of temperature and photoperiod on the development of the three-spotted plusia, *Plusia agnata* Staudinger (Lepidoptera: Noctuidae). Kyushu Pl. Prot. Res. 28, 155-158.

Zhang, H., Shi, J., Wang, Z., Qin, Y., 2012. Preliminary investigation of the overwintering developmental stage of *Athetis lepigone* and the spacial distribution in overwintering sites. Pl. Prot. 38, 146-150.

Zhang, X.-L., Zhang, Y.-G., Li, H.-Q, Liu, L., Dong, Z.-P., 2011. Damage characteristics, occurrence regularity and control technology of *Proxenus lepigone*. J. Hebei Agric. Sci. 15, 1-4.

Zheng, X.-L., Cong, X.-P., Wang, X.-P., Lei, C.-L., 2011. A review of geographic distribution, overwintering and migration in *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). J. Entomol. Res. Soc. 13, 39-48.

Zhu, Y.-B., Ma, J.-F., Dong, L., Li, L.-T., Jiang, J.-Y., Li, Z.-H., Dong, Z.-P., Dong, J.-G., Wang, Q.-Y., 2012. Analysis of genetic polymorphism of *Athetis lepigone* (Lepidoptera: Noctuidae) populations from China based on mtDNA COI gene sequences. Acta Entomol. Sin. 55, 457-465.