

풀무치(*Locusta migratoria*)의 난소 및 알 발육 특성

곽규원[†] · 고현진[†] · 김선영 · 이경용 · 윤형주*

농촌진흥청 국립농업과학원 농업생물부 곤충산업과

Developmental Characteristics of Ovary and Egg of Migratory Locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae)

Kyu-Won Kwak[†], Hyeon-Jin Ko[†], Sun Young Kim, Kyeong Yong Lee and Hyung Joo Yoon*

Industrial Insect Division, Department of Agricultural Biology, National Institute of Agricultural Sciences, RDA, Wanju 55365, Korea

ABSTRACT: As a baseline study of (common name) *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) to utilize as a food source, we investigated the developmental characteristics of ovaries and eggs. *Locusta migratoria* had a pair of ovaries and more than 90-104 panoistic ovarioles. The ovary length in the adult stage was longer than it is in the 5th nymph stage. The length on the first day of the adult stage was 2.5-fold longer than the first day of 5th instar. The ovary length showed a tendency to increase until the 30th day of the adult phase, but decreased from the 35th day. Ovarioles length was about half of the ovary length, showing a similar tendency to the variation of ovary length. The lengths of the ovaries and the ovarioles increased proportionally to body weight. The matured eggs were identifiable from the 15th day of the adult stage, and the number was the highest on the 30th day at 50.6 individuals. Spermatheca size was also affected by the ovary development. The ovaries of *L. migratoria* were highly matured until the 30th day of adult stage. Weight and size of eggs increased sharply from the 4th day after egg oviposition and remained from the 7th day after spawning. Based on the above results, we found that the ovary of *L. migratoria* was most developed on the 30th day of adult phase, and 1st nymph is being hatched on the 10th day of the oviposition.

Key words: *Locusta migratoria*, Ovary, Ovariole, Spermatheca, Egg, Development stage

초록: 식용 및 사료용 곤충으로 활용되는 풀무치에 대한 기초 연구로서 발육 단계별 난소 및 알 발육 특성을 조사하였다. 난소발육을 조사한 결과, 풀무치는 1쌍의 난소와 90개 이상의 무영양실형 난소소관을 가지고 있었다. 난소 길이는 5령 약충보다 성충시기가 더 길었다. 성충 1일째 난소 길이는 5령 1일보다 약 2.5배 길었다. 난소 길이는 성충 30일까지 증가한 후, 성충 35일부터 감소되었다. 난소소관 길이는 난소 길이의 1/2 정도로, 역시 난소 길이와 같은 경향을 보였다. 난소 및 난소소관 길이는 체중과 비례적인 상관관계가 있었다. 난소소관의 수는 94-104개로 성충 30일이 총 104개로 가장 많았고 35일부터 감소하였다. 성숙란 수 역시 성충 15일부터 확인할 수 있었고, 성충 30일이 50.6개로 가장 많았다. 수정란의 크기는 또한 발육 단계에 따라 영향을 받았다. 난피에서 알을 분리하여 산란 후 일별로 발육 특성을 조사한 결과, 산란 4일부터 무게 및 알의 크기가 급격하게 증가하였고, 산란 후 7일부터는 변화의 폭이 거의 없었다. 산란 7일부터 몸체의 구분이 가능했으며, 산란 10일에 부화되었다. 이상의 결과로 볼 때, 풀무치의 난소발육은 성충 30일이 가장 좋았고, 산란 10일경에 풀무치 1령 약충이 우화하는 것으로 판단된다.

검색어: 풀무치, 난소, 난소소관, 수정란, 알, 발달단계

2013년 국제식량농업기구 (FAO)에서는 곤충을 대체 식과 동물사료 첨가물로서 잠재력을 높이 평가하여 미래식량자원

으로 지정하였다(Azizi et al., 2010; Van Huis et al., 2013). 곤충은 가축 사육에 비해 적은 양의 온실가스 및 암모니아를 생성하며, 쇠고기와 비슷한 영양학적 가치를 가지고 있으며 지구온난화, 대기, 수질오염과 같은 환경문제와 세계인구의 증가로 곤충을 단백질 대체식품 및 동물사료로의 이용이 지속적으로 논의되고 있다(Durst et al., 2010; Nishide et al., 2017a; Ooninx et

[†] These authors contributed equally to this study.

*Corresponding author: yoohj1023@korea.kr

Received December 28 2020; Revised January 13 2021

Accepted January 26 2021

al., 2010; Ramos-Elorduy et al., 2011; Van Huis, 2010).

플무치(*Locusta migratoria* (L.)) (메뚜기목: 메뚜기과)는 열대지역부터 한대 지역 즉, 아프리카, 남 아라비아 반도, 파키스탄, 인도, 동남아시아, 동북아시아, 오세아니아까지 광범위하게 존재하며(Chen 1999; Farrow and Colless, 1980; Uvarov, 1977), 밀도에 따라 행동적, 형태적, 생리적 특성에서 변화를 보이는 '다현현상(polyphenism)'을 보인다(Pener, 1991; Uvarov, 1966, 1977). 크기는 보통 4-6 cm 정도로 메뚜기과에서도 크기가 큰 불완전변태 곤충에 속하며 단백질 원 공급원으로서 사람이 섭취할 수 있거나 동물사료용으로 이용될 수 있는 식용곤충 자원으로 알려져 있다(Mekonnen and Hoekstra, 2011; Uvarov 1966). 플무치(*L. migratoria*)의 화성(세대수/년)은 냉, 온대지역에서 1화성, 온대지역에서는 2~3화성, 아열대 및 열대지역에서는 다화성으로 지리적인 개체군에 따라 다양하다(Shimizu and Masaki, 1997; Tanaka, 1992, 2017). 따라서 플무치의 부화 시기는 다양한 지리적 집단 또는 동일한 지역에서 다른 세대에 다양하다.

플무치의 난소는 두개로 되어있고 난소소관 수는 비대칭적으로 령(나이)에 따라 증가하고(Phipps, 1950), 무영양실형 난소소관(Panoistic ovariole)의 생리적 기관으로 영양세포가 없다. 단지 한 줄의 여포가 존재하고 난모세포는 여포의 상피세포를 통하여 혈림프로부터 영양분을 얻는다(Gullan and Cranston, 2017). 플무치 암컷 성충의 난소 발육은 필수적으로 알라타체(Corpora allata, CA)에 의존하며(Minks and Hoffman, 1975), CA 호르몬의 역할은 지방체(Fat body)로부터 난황 단백질(Vitellogenic protein)의 합성과 방출을 자극하고 난소의 난포 세포에 있는 막 수용기(membrane receptor)에 결합한다(Bar-Zev et al., 1975; Sevala et al., 1995). 플무치는 난괴(알덩어리)로 산란을 하며 종종 일시에 부화를 한다(Colbert et al., 2010). 특히 사막메뚜기(*Schistocera gregaria*)의 경우, 난괴로 있는 알은 분리된 알보다 더 동시 부화하며(Nishide et al., 2017a), 플무치(*L. migratoria*) 역시 같은 경향을 보인다(Chen, 1999). 일시에 부화하는 특성은 온도, 습도, 광 주기 등에 영향을 받으며(Nishide et al., 2017a), 난괴에서 0.5~2.5 시간 내에 부화가 된다(Chen, 1999; Nishide et al., 2017b). 플무치와 같이 난괴로 산란하는 곤충의 경우, 일시 부화는 침략자들의 공격이 될 수 있는 시간 간격과 동종포식을 줄일 뿐 만 아니라 갓 부화한 약충이 난괴에서 탈출, 집단 형성을 돕거나 그룹으로 먹이를 먹을 수 있도록 한다(Sakamoto et al., 2019). 플무치 알의 부화 시기는 서식 및 환경 조건에서도 차이가 나타나며 배아(embryogenic) 휴면은 불리한 계절에 부화를 피하기 위하여 배자 발육을 조절하는데 중요한 역할을 한다(Tauber et al., 1986).

이와 같이 플무치의 난소 특성과 알의 부화에 관한 연구는 있지만, 플무치의 체중과 발육단계 별 난소, 난소소관, 수정낭 등 난소 발육과 알에 대한 연구결과는 알려진 바가 없다. 따라서, 본 연구에서는 플무치의 식용으로 새로운 자원 활용도가 증가됨에 따라 플무치 산란성과 알의 부화율을 높이기 위하여 발육 단계 별 난소의 발육과 알의 특성을 조사하였다.

재료 및 방법

실험 곤충 및 사육

실험 곤충은 국립농업과학원 농업생물부 곤충산업과에서 실내 계대사육한 7세대 플무치(*L. migratoria*)와 난괴(알덩어리)를 사용하였다. 실험 곤충의 사육 환경은 온도 $30 \pm 1^\circ\text{C}$, 습도 $60 \pm 5\%$ R.H., 광조건 9L/15D, 조도 1,000 lux 이상으로 하였다. 1~4령 약충은 $22 \times 22 \times 32$ cm의 4면이 철망으로 환기가 잘 될 수 있도록 제작된 사육상자에, 5령 약충과 성충은 $55 \times 45 \times 65$ cm의 사육상자에 20마리 정도 넣고 사육을 하였다. 먹이는 포토에 심긴 밀을 주기적으로 공급하였다.

난소 발육조사

발육 단계별 플무치의 난소 발육 특성을 조사하기 위하여, 교미하지 않은 암컷 약충 5령 1일부터 성충 35일까지 5일 간격으로 체중과 난소 발육 특성을 조사하였다. 실험곤충수는 시험구 별로 5마리로 하였다. 체중은 실험 곤충을 탄산가스로 잠시 마취시켜 움직임이 없는 상태에서 조사일의 오전 10시에 디지털 저울(OHAUS)을 이용하여 측정하였다. 난소 발육 특성 조사를 위해서 실험 곤충은 생리식염수(Phosphate Buffered Saline, PBS)를 사용하여 발육단계별로 해부하였다. 해부한 실험 곤충을 현미경(Leica, LED2500)으로 관찰 후 사진을 찍은 다음, 난소 및 난소소관 길이, 난소소관 수, 난소소관 내 성숙란수, 수정낭 크기 등을 조사하였다. 길이 측정은 길이 측정 프로그램(T Capture, version 4.3.0.602 beta 2, tuxsen)을 사용하였다.

알 특성조사

플무치 알의 특성을 알아보기 위해서 산란된 몇 개의 난괴를 온도 33°C , 습도 65% R.H., 광조건 9L/15D, 조도 3,500 lux 조건의 인큐베이터(항온항습기)에 두고 필요할 때, 일정량의 난괴를 떼낸 다음, 난괴에서 알을 각각 분리한 다음에서 산란 1일부터 10일동안 매일 알의 체중과 발육 특성을 조사하였다. 실험

곤충의 알수는 시험구 별로 20개로 하였다. 체중은 20개의 알을 한꺼번에 측정해서 20으로 나누어서 평균 체중으로 계산하였다. 알의 크기는 단경과 장경으로 구분하여 20개 각각을 조사하였다. 현미경(Leica, LED2500)으로 관찰 후 알의 단경과 장경 사진을 찍은 다음 크기를 측정하였고, 외부 형태를 사진으로 찍었다. 또한 일별로 알을 해부하여 내부 형태를 관찰하였다.

통계분석

본 실험의 통계 분석은 SPSS PASW 22.0 for windows 통계 패키지(IBM, Chicago, USA)를 이용하여 one-way ANOVA test (post Hoc: Tukey's HSD)로 통계 분석하였다.

결과 및 고찰

풀무치의 체중과 난소 발육 특성

발육단계별 풀무치 체중

실내에서 사육된 풀무치 암컷 약충 5령 1일부터 5일 간격으로 성충 35일까지 발육단계 별 체중을 조사하였다. 암컷 5령 약충 시기의 체중은 5령 1일(0.3 ± 0.1 g)보다 5령 3일(0.6 ± 0.2 g)과 5일(0.8 ± 0.1 g)으로 1.9~2.5배 증가하였다(Fig. 1). 성충 시기의 체중은 성충 1일째가 1.0 ± 0.1 g으로 5령 1일째 약충보다 3.2배나 증가하였다. 성충 10일(1.4 ± 0.2 g)부터 지속적으로 증가하여 성충 25일에는 1.9 ± 0.2 g으로 성충 1일째보다 약 2배 증가하였다. 그러나 성충 30일부터 감소하여 성충 35일째에는 1.5 ± 0.3 g이었다(Fig. 1). 풀무치의 체중은 발육단계별로 통계

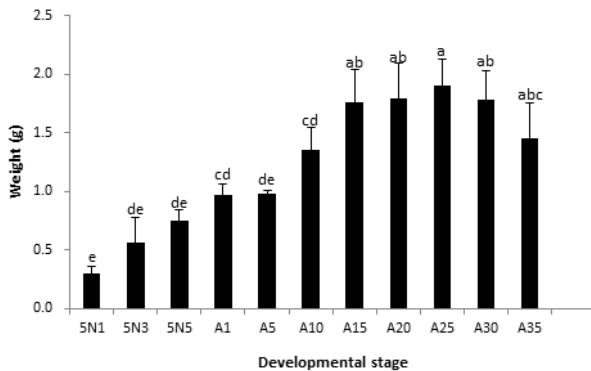


Fig. 1. Weight of *Locusta migratoria* at developmental stage. Different letters indicate significant difference in weight at developmental stage based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.0001$).

적으로 고도의 유의성이 인정되었다(one-way ANOVA test: $F_{10,42} = 26.873$, $p = 0.0001$).

풀무치의 난소 및 난소소관

풀무치의 산란에 주요 역할을 하는 난소 발육 특성을 조사하기 위하여 암컷 약충 5령 1일부터 35일까지 풀무치의 난소와 난소소관 수 및 길이 등을 조사하였다. 성충 풀무치는 좌우 1쌍의 난소를 가지고 있었고(Figs. 2A and 2B), 발육시기에 따라 다소 차이는 있었지만 좌, 우 난소 총 90개 이상의 난소소관을 가지고 있었다(Figs. 2B and 3). 발육단계별 난소소관수를 조사한 하기 위하여 5령 약충부터 성충 35일까지 조사하였으나, 성충 10일전까지는 난소발육이 늦어 난소에서 난소소관을 분리하기 어려워 난소소관이 분리되는 성충 10일부터 35일까지 조사하였다(Figs. 2C and 3). 그 결과, 난소소관 수는 좌 45.7 ~ 52.4개, 우 46.7 ~ 52.4개로 좌우 다소 대칭적이었다. 성충 10일(100.2개, 좌우 50.1 ± 4.8 개)부터 25일(94.8개, 좌우 47.4 ± 5.7 개)까지는 난소소관 수가 다소 감소하다가 성충 30일에 104.8개(좌우 52.4 ± 3.5 개)로 증가하였고, 성충 35일에 다시 감소하여 난소소관 수는 92.4개(좌우 46.2 ± 5.1 개)이었다. 성충 10일부터 35일까지의 난소소관 수는 92.4 ~ 104.8개로 조사되었으나, 통계적으로 유의성은 없었다($F_{5,22} = 0.740$, $p = 0.602$). 발육시기별로 난소소관 수는 차이가 없었지만 성충 30일째 증가하는 것에 대해서는 정확한 실험이 필요하다고 생각된다. 난소소관 수는 체중이 성충 10일경에 확인되기 시작하여 성충 35일에 난소소관 수가 감소하여 체중 및 난소소관 수와는 비례적인 상관관계가 있음을 확인하였다.

풀무치의 난소는 두개로 되어있고 난소소관 수는 비대칭적으로 령(나이)에 따라 증가하고(Phipps, 1950), 50 ~ 100개의 난소소관을 가지고 있다고 보고하였다(Lange, 2009; Phipps, 1950). 풀무치의 난소소관은 무영양실형 난소소관의 생리적 기관으로 영양세포가 없으며, 단지 한 줄의 여포가 존재하고 난모세포는 여포의 상피세포를 통하여 혈림프로부터 영양분을 얻는다고 보고하였다(Gullan and Cranton, 2017). 또한 풀무치의 난소소관의 수는 먹이에 따라서도 차이가 나타나며, 상추, 순무, 발아 옥수수, 이 세 가지 식물을 합쳐진 먹이를 먹었을 때 상추를 먹인 풀무치의 난소소관의 수가 가장 증가한다고 보고된 바 있다(Azizi et al., 2010). 이번 연구에서는 밀을 먹이로 사용하여 실험한 결과, 최대 104.8개의 난소소관 수를 보여 먹이에 따라서 난소소관의 수와 난소 발달에 다소 영향을 미칠 수 있을 것으로 생각된다.

발육단계별 풀무치의 난소 및 난소소관 길이를 조사하였다

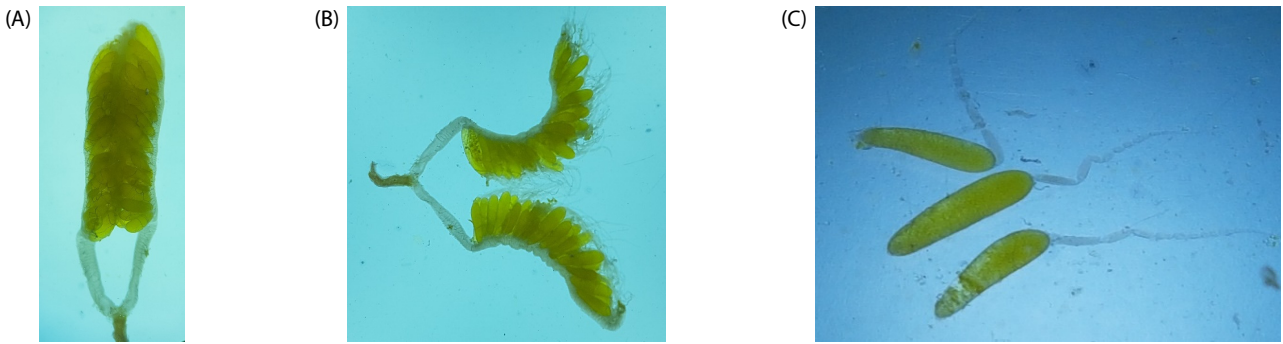


Fig. 2. Pictures showing the female reproductive organ of *Locusta migratoria*. *L. migratoria* have two ovaries (A), each consisting of over 90 ovarioles (B) and (C) show separated ovarioles from ovary.

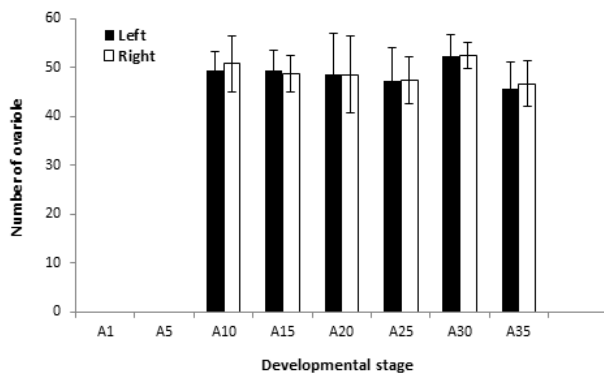


Fig. 3. Number of ovarioles in left and right ovary of *L. migratoria* at developmental stage. There were not significant differences in number of ovarioles and matured egg at developmental stage based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.05$).

(Fig. 4). 풀무치의 난소 길이는 5령 1일 약충(2.4 ± 0.5 mm)보다 5령 5일이 5.7 ± 1.1 mm로 1.4배 길었다. 성충 1일째는 5.9 ± 0.1 mm으로 5령 1일째 약충보다 2.5배 길었다. 성충 10일째 (10.6 ± 2.7 mm)부터 급격히 길어져 성충 30일째에는 15.5 ± 2.1 mm으로 성충 1일째보다 약 2.6배나 길었다. 하지만 성충 35일째에는 10.6 ± 0.5 mm로 짧아졌으며, 발육단계별로 난소길이는 상당히 영향을 받는 것으로 나타났다($F_{10,13.799} = 53.499$, $p = 0.0001$). 발육단계별 난소소관 길이를 조사한 결과 (Fig. 4), 난소 길이와 같은 경향을 보였다. 즉 난소소관 길이도 성충 10일째 (5.5 ± 1.9 mm)부터 유의적으로 증가하였고, 성충 15일부터 35일까지 $7.7 \sim 8.1$ mm로 증가하다가 성충 35일째에 7.4 ± 1.1 mm로 짧아져 통계적으로 차이가 있었다($F_{10,14.162} = 61.542$, $p = 0.0001$). 난소소관 길이는 난소 길이보다 1.5~3.2배 짧았다.

암컷 성충의 난소 발육은 알라타체(Corpora allata, CA)에 의존하며, 알라타체에서 생성되는 유약 호르몬(Juvenile hormone, JH)은 지방체에서 난황단백질의 생성을 자극한다(Davey, 1985; Riddiford, 2012; Sevala et al., 1995; Wyatt et al., 1996).

난소 성장과 성숙에는 유약 호르몬 수용체 Met이 필수적이라고 보고하였다(Davey et al., 1993; Gijbels et al., 2019). 유약 호르몬과 난황단백질 유전자 전사 활성화가 풀무치의 발육시기별 난소 발육에 영향을 미칠 것으로 사료되나 이에 대한 연구가 더 필요할 것으로 생각된다.

난소소관 내 성숙란 수 및 수정란

난소 발육 상태를 확인하기 위한 하나의 요인으로 난소소관 내 풀무치의 성숙란 수를 조사한 결과, Fig. 5에서 보는 바와 같이 성숙란 수는 성충 15일째부터 확인할 수 있었다. 성충 15일부터 35일까지 난소소관 당 좌 성숙란 수는 12.6 ~ 26.4개, 우 성숙란 수는 13.6 ~ 24.2개이었다. 성충 15일째는 좌우 평균 14.2 ± 13.33 개이었고, 성충 30일째가 25.3 ± 12.3 개로 가장 많았고, 35일째는 15.3 ± 15.9 개로 감소하였다. 하지만 성숙란 수의 심한 편차로 성충일 수에 따른 성숙란 수는 차이가 없었다 ($F_{4,18} = 0.449$, $p = 0.771$).

고미 후 알의 수정이 될 때까지 정자를 저장하는 기능을 하는 암컷 생식기관 중 하나인 수정낭도 생식활동에 큰 기능을 갖는다(Lange and da Silva, 2007). 이에 발육시기별로 수정낭의 크기를 조사한 결과(Fig. 6), 풀무치의 저장낭은 길이로 비교해 볼 때, 장경이 단경보다 2.0~3.1배 큰 장타원형태로 5령 1일 약충(단경 \times 장경 0.2×0.7 mm)보다 5령 5일이 0.6×1.4 mm로 2.1~2.7배나 컸다. 하지만 성충시기에는 5령 약충시기보다 큰 차이가 없었다. 성충 30일째의 장경이 2.3 mm로 가장 컸고, 단경은 성충 25일째에 1.1 mm로 유의적으로 증가하였다. 그러나 성충 35일째는 난소소관 수, 난소소관 당 성숙란 수 등과 같은 경향으로 저장낭 크기는 적어졌다. 발육시기별로 저장낭의 크기는 고도의 유의성이 인정되었다(장경 $F_{10, 15.802} = 171.055$, $p = 0.0001$; 단경 $F_{10, 15.286} = 167.250$, $p = 0.0001$).

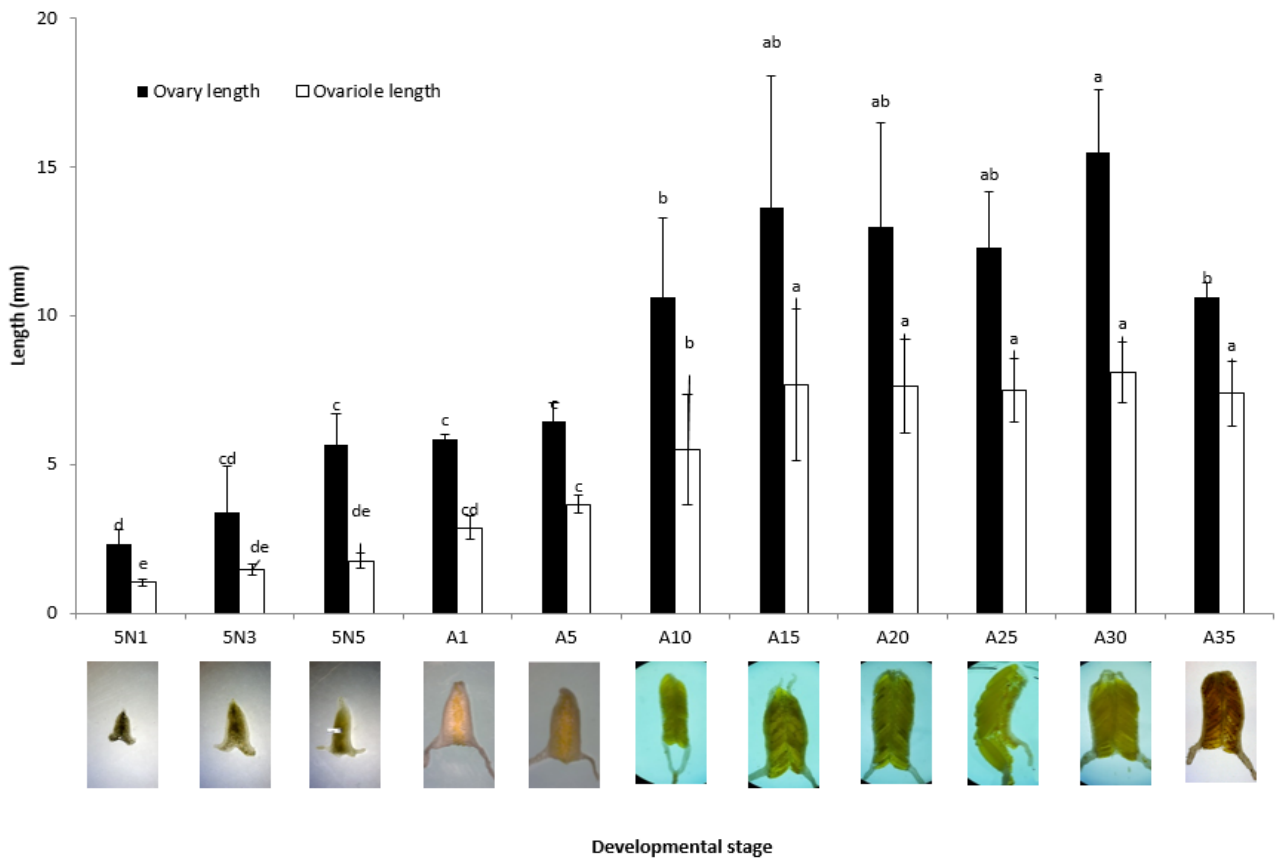


Fig. 4. Length of ovary and ovariole of *L. migratoria* at developmental stage. Different letters indicate significant differences in length of ovary and ovariole at developmental stage based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.0001$).

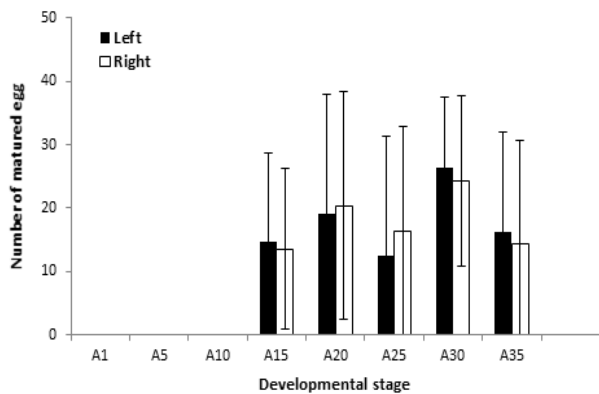


Fig. 5. Number of matured egg in left and right ovariole of *L. migratoria* at developmental stage. There were not significant differences in number of ovarioles and matured egg at developmental stage based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.05$).

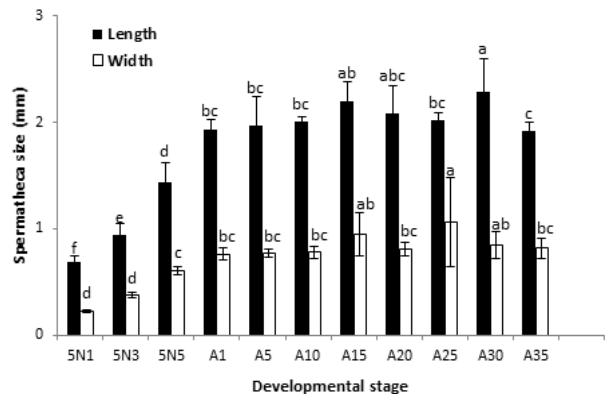


Fig. 6. Length and width of spermatheca of *L. migratoria* at developmental stage. Different letters indicate significant differences in length and width of spermatheca at developmental stage based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.0001$).

이상의 풀무치의 발육단계별 난소소관 수, 난소 및 난소소관 길이 등으로 볼 때, 풀무치의 난소는 성충 10일째부터 발달하여 성충 30일째에 정점에 도달하고, 35일후부터는 감소하는 것을

알 수 있다. 발육단계별 풀무치의 난소발육과 체중을 비교분석한 결과, 풀무치 체중의 유의적인 증가에 따라 난소소관 수와 난소 및 난소소관 길이도 증가하였고, 성충 35일에 총 무게가

감소할 때 난소소관수 등이 감소하는 것을 확인하였다. 따라서 발육단계별 풀무치 체중과 난소발육은 비례적인 상관관계가 있다는 것을 알 수 있었다. 본 실험에서는 발육단계별 난소발육 실험을 미교미 암컷을 대상으로 실험한 것이기 때문에 교미한 암컷을 실험곤충을 대상으로 하면 난소발육시기가 다소 차이가 있을 것으로 생각되어 추후에 교미 및 미교미 암컷의 발육단계별 난소발육실험이 필요하다고 생각된다.

풀무치 알의 특성

풀무치는 산란 구멍에 50~100개의 알이 들어있는 난괴(Fig. 7)로 산란한다(Kennedy, 1949; Vincent, 1975). 산란이 진행됨에 따라 정자는 난자와의 수정을 위해 수정낭에서 정자관 아래로 이동되며 생식기 내 미세소관에서 수정되어 알이 배출된다(Clark and Lange, 2001; Lange, 1992; Van Huis et al., 2013). 이러한 과정을 거치는 난괴로 산란되는 풀무치 알의 특성을 알아보기 위하여 일정량의 난괴를 떼 후, 난괴에서 알을 각각 분리한 다음, 온도 33°C, 습도 65% R.H., 광조건 9L/15D, 조도 3,500 lux의 사육환경에서 산란 1일부터 10일까지 알의 체중과 발육 특성을 조사하였다(Fig. 8). 풀무치 알의 체중은 산란 1일(6.1 mg)부터 3일(6.3 mg)까지는 거의 변화가 없다가 산란 4일째에 7.8 mg으로 1.3배 증가하였다. 그 후 산란 7일(10.5 mg, 1.8배)까지 증가하다가 10일까지는 체중 증가 폭이 아주 적었다(Fig. 8A). 알의 단경과 장경도 체중과 같은 경향을 보여 산란 4일째부터 6~7일째까지 증가하고 그 후부터는 거의 변화가 적었다(Figs. 8B and 8C). 빠른 개체는 산란 9일째에 부화하는 것도 있었다. 풀무치 알의 단경과 장경은 산란일수에 크게 영향을 받았다(단경 $F_{8,68.789} = 200.841$, $p = 0.0001$; 장경 $F_{8,69.502} = 25.877$, $p = 0.0001$).

산란 1일부터 10일까지 난괴에서 분리된 알의 외부 및 내부 형태 변화를 Table 1에 나타내었다. 풀무치의 알은 단경보다 장경이 4.0 ~ 4.6배 긴 장타원형으로 짙은 나무색에서 산란일 수



Fig. 7. Egg mass of *Locusta migratoria*.

가 경과함에 따라 밝은 나무색으로 변화하였다. 체중 및 단경, 장경이 증가하는 산란 4일째에 알이 다소 통통한 것을 확인할 수 있었고, 7일 후부터는 알의 외부형태보다 색이 밝아지는 경향이 있었다.

산란 1일부터 10일까지 분리된 알의 내부 형태 변화를 조사한 결과(Table 1), 산란 4일까지는 난황단백질의 형태가 크게 변화가 없었으나, 6일부터 난황단백질부분이 덩어리로 뭉치기 시작하였다. 산란 7일째에는 진한색으로 눈이 형성된 것이 보

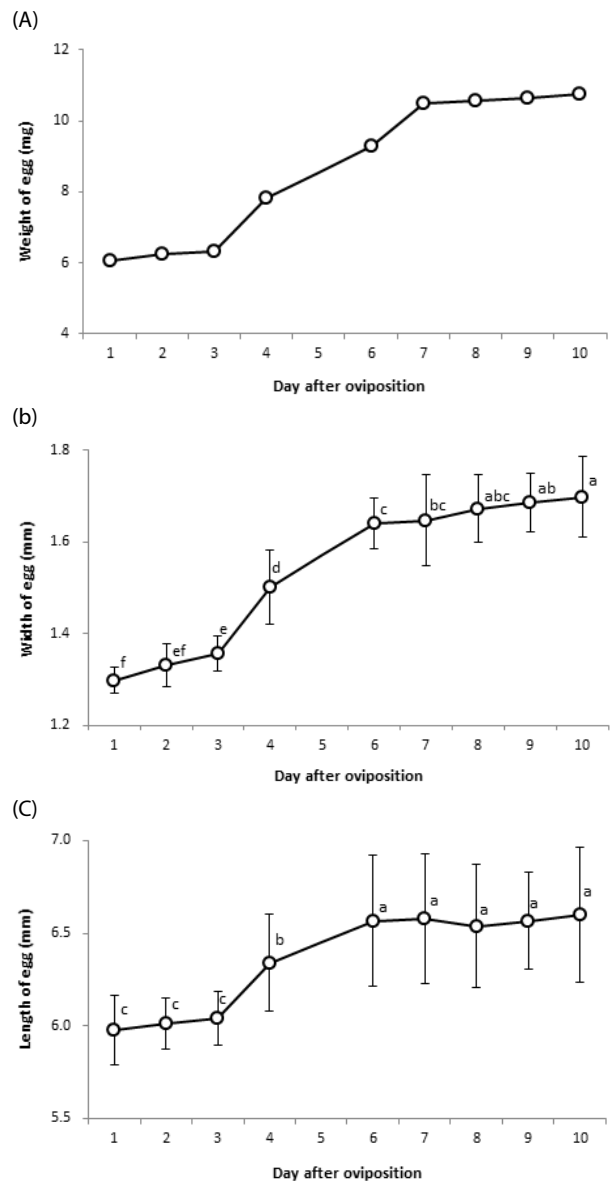


Fig. 8. Weight (A), width (B) and length (C) of egg of *L. migratoria* at day after oviposition. Different letters indicate significant differences in width and length of egg at day after oviposition based on the results of one-way ANOVA test ($p < 0.0001$).

Table 1. Morphological change of egg at days after oviposition

Day after oviposition	1	2	4	6	7	8	9	10
External change of egg								
Internal change of egg								

이며, 몸체를 구분할 수 있었고, 8일째에는 난황부분이 많이 줄어들고, 다리도 볼 수 있다. 산란 9일째에는 풀무치 약충과 유사한 형태를 갖추었지만 외골격이 경화되지 않아서 마디의 구분이 없는 반면에 산란 10일째는 풀무치 약충 형태로 뚜렷이 구별될 뿐만 아니라 외골격도 경화되어서 다리의 마디 구분이 명확해진다. 빠른 개체는 산란 9~10일에 부화한 것이 관찰되었다.

풀무치는 난괴로 산란을 하며, 난괴로 있는 알은 분리된 알보다 더 일시에 부화를 하며(Chen, 1999), 개개로 분리된 알들은 부화가 더 늦고 오랜 시간에 걸쳐 부화하고, 인접한 알들로부터 얻은 정보에 의해 부화 시간이 조절된다고 보고하였다(Tanaka, 2017). 또한 일시에 부화하는 특성은 온도, 습도, 광주기 등에 영향을 받으며(Arai, 1977; Nishide et al., 2017a, 2017b), 풀무치의 알은 20°C에서는 휴면기에 들어가나 25~30°C에서는 들어가지 않으며 특히 광주기가 휴면기에 많은 영향을 준다고 보고하였다(Yamagishi and Tanaka, 2009).

본 실험에서는 일정량의 난괴를 떼낸 후, 난괴에서 알을 각각 분리한 다음, 온도 33°C, 습도 65% R.H., 광조건 9L/15D, 조도 3,500 lux의 사육환경에서 실험한 결과, 거의 산란 10일만에 부화하는 결과를 얻었다. 만약에 난괴 자체로 부화를 하였다면 개개로 분리된 알들보다 부화 기간이 짧아진다는 보고(Chen, 1999; Tanaka, 2017)에 따라 추후 이에 대한 실험도 필요하다고 생각된다.

이상의 본 연구에서는 풀무치의 5령 약충시기부터 성충 35일까지의 체중, 난소 길이, 난소소관 및 성숙란 수, 수정낭 크기 등 단계별 난소 발육과 알의 발육 특성을 조사하였다. 그 결과, 풀무치의 난소, 난소소관의 크기는 풀무치 5령 약충시기부터 성충 30일까지 체중과 비례하게 증가됨을 확인하였다. 특히 체중이 가장 증가된 성충 15~30일경의 난소소관의 수, 난소 및 난소소관 길이 성숙란 수등이 증가하였다. 성충 35일부터 체중 및 난소, 난소소관의 크기 등이 유의적으로 감소되어 성충 35일부터는 산란성이 감소될 것이라고 판단할 수 있었다. 또한 알의 발육특성을 조사한 결과, 알의 체중은 산란 7일째에 73.4%로

최대로 증가하였고, 알의 장경과 단경은 산란 6~7일째에 가장 증가하였다. 결론적으로, 실내 사육환경에서 풀무치의 난소발육 시기 및 산란 가능 시기들을 밝힘으로써 산란율을 향상시키고, 발육단계별 알의 특성을 규명함으로써 풀무치 부화율을 증가시킬 수 있을 것으로 판단된다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 연구사업(세부과제명: 아메리카왕거저리, 풀무치의 식용 소재화를 위한 분말제조 조건 확립, 세부과제번호: PJ01352501)를 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었다.

저자 직책 & 역할

- 곽규원: 국립농업과학원, 전문연구원; 논문작성
- 고현진: 국립농업과학원, 전문연구원; 실험수행
- 김선영: 국립농업과학원, 농업연구사; 실험수행 및 자료정리
- 이경용: 국립농업과학원, 농업연구사; 자료 분석 및 검토
- 윤형주: 국립농업과학원, 농업연구관; 실험설계, 실험수행 및 분석, 논문작성

모든 저자는 원고를 읽고 투고에 동의하였음.

Literature Cited

- Arai, T., 1977. Effects of the daily cycle of light and temperature on hatchability and hatching time in *Metriopectera hime* Furukawa (Orthoptera, Tettigonidae). *Kontyu* 45, 107-120.
- Azizi, N., Ghadraoui, L.E., Petit, D., Fadil, F., Mohim, A., 2010. A simple diet for the rearing success of the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk., 1775) (Orthoptera, Acrididae). *Bull. Soc. entomol. Fr.* 115, 445-450.

- Bar-Zev, A., Wajc, E., Cohen, E., Sapir, L., Applebaum, S.W., Emmerich, H., 1975. Vitellogenin accumulation in the fat body and haemolymph of *Locusta migratoria* in relation to egg maturation. *J. Insect Physiol.* 21, 1257-1263.
- Chen, Y., 1999. The locust and grasshopper pests of China, China Forestry Publishing House, Beijing, pp. 1-72.
- Clark, J., Lange, A.B., 2001. Evidence of a neural loop involved in controlling spermathecal contractions in *Locusta migratoria*. *J. Insect Physiol.* 47, 607-616.
- Colbert, P.L., Spencer, R.J., Janzen, F.J., 2010. Mechanism and cost of synchronous hatching. *Functional Ecol.* 24, 112-121.
- Davey, K.G., 1985. The female reproductive system. in: Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Kerkut G.A., Gilbert L.I. (Eds.) Pergamon Press, Oxford, pp. 15-36.
- Davey, K.G., Sevala, V.L., Gordon, D.R.B., 1993. The action of juvenile hormone and antigonadotropin on the follicle cells of *Locusta migratoria*. *Invertebr. Reprod. Dev.* 24, 39-45.
- Durst, P., Johnson, D.V., Leslie, R.N., Shono, K., 2010. Forest insects as food: Humans bite back. RAP publication, Bangkok, pp. 1-4.
- Farrow, R.A., Colless, D.H., 1980. Analysis of the interrelationships of geographical races of *Locusta migratoria* (Linnaeus) (Orthoptera: Acrididae), by numerical taxonomy, with special reference to sub-speciation, in the tropics and affinities of the Australian race. *Acrida* 9, 77-99.
- Gijbels, M., Lenaerts, Cynthia, L., Broeck, J.V., Marchal, E., 2019. Juvenile hormone receptor Met is essential for ovarian maturation in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Sci. Rep.* 9, 10797.
- Gullan, P.J., Cranston, P.S., 2017. The insects: An outline of entomology. Wiley-Blackwell, 3, New Jersey, p. 78.
- Kennedy, J.S., 1949. A preliminary analysis of oviposition behavior by *Locusta* (Orthoptera, Acrididae) in relation to moisture. *Proc. Roy. Soc. Lona.* 89, 83-89.
- Lange, A.B., 1992. The neural and hormonal control of locust oviducts and accessory structure. *Adv. Comp. Endocrinol.* 1, 109-115.
- Lange, A.B., da Silva, R., 2007. Neural and hormonal control of muscular activity of the spermathecal in the locust, *Locusta migratoria*. *Peptides* 28, 174-184.
- Lange, A.B., 2009. Neural mechanisms coordinating the female reproductive system in the locust. *Front. Biosci.* 14, 4401-4415.
- Mekonnen, M.M., Hoekstra, A.Y., 2011. The green, blue and grey water footprint of crops and derived crop products. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 1577-1600.
- Minks, G., Hoffman, J.A., 1975. Biological aspects of juvenile hormone action in the adult *Locusta migratoria*. *Arch. Neerl. Zool.* 17, 175-258.
- Nishide, Y., Suzuki, T., Tanaka, S., 2017a. Synchrony in the hatching of eggs in the desert locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera: Acrididae): Egg condition influences hatching time in the laboratory and under simulated field temperatures. *Appl. Entomol. Zool.* 52, 599-604.
- Nishide, Y., Suzuki, T., Tanaka, S., 2017b. The hatching time of *Locusta migratoria* under outdoor conditions: role of temperature and adaptive significance. *Physiol. Entomol.* 42, 146-155.
- Oonincx, D.G., Van Itterbeeck, J., Heetkamp, M.J., Van den Brand, H., Van Loon, J.J., Van Huis, A., 2010. An exploration on greenhouse gas and ammonia production by insect species suitable for animal or human consumption. *PLoS One* 5, e14445.
- Pener, M.P., 1991. Locust phase polyphenism and its endocrine relations. *Adv. Insect Physiol.* 23, 1-79.
- Phipps, J., 1950. The maturation of the ovaries and the relation between weight and maturity in *Locusta migratoria migratorioides* (R. & F.). *Bull. Ent. Res.* 40, 539-557.
- Ramos-Elorduy, J., Moreno, J.M., Vázquez, A.I., Landero, I., Oliva-Rivera, H., Camacho, V.H., 2011. Edible lepidoptera in Mexico: Geographic distribution, ethnicity, economic and nutritional importance for rural people. *J. Ethnobiol. Ethnomed.* 7, 3-22.
- Riddiford, L.M., 2012. How does juvenile hormone control insect metamorphosis and reproduction? *Gen. Comp. Endocrinol.* 179, 477-484.
- Sakamoto, H., Tanaka, S., Hata, T., 2019. Identification of vibrational signals emitted by embryos of the migratory locust *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) that induce synchronous hatching. *Eur. J. Entomol.* 116, 258-268.
- Sevala, V.L., Davey, K.G., Prestwich, G.D., 1995. Photoaffinity labeling and characterization of a juvenile hormone binding protein in the membranes of follicle cells of *Locusta migratoria*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 25, 267-273.
- Shimizu, T., Masaki, S., 1997. Daily time of hatching in Nembiine crickets. *Jap. J. Entomol.* 65, 335-342.
- Tanaka, S., 1992. The significance of embryonic diapause in a Japanese strain of the migratory Locust, *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae). *Jpn. J. Ent.* 60, 503-520.
- Tanaka, S., 2017. *Locusta migratoria* (Orthoptera: Acrididae) embryos monitor neighboring eggs for hatching synchrony. *J. Orthopt. Res.* 26, 103-115.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S., 1986. Seasonal adaptation of insects. Oxford University Press, London, pp. 1-411.
- Uvarov, B.P., 1966. Grasshoppers and Locusts, Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge, p. 481.
- Uvarov, B.P., 1977. Grasshoppers and Locusts, Vol. 2. Centre for Overseas Pest Research, London, p. 613.
- Van Huis, A., 2010. An exploration on greenhouse gas and ammonia production by insect species suitable for animal or human consumption. *PLoS One* 5, e14445.
- Van Huis, A., van Itterbeeck, J., Klunder, H., Mertens, E., Halloran, A., Muir, G., Vantomme, P., 2013 Edible insects: Future prospects for food and feed security. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, pp. 1-187.

Vincent, J.F.V., 1975. How dose the female locust dig her oviposition hole? J. Ent. 50, 175-181.

Wyatt, G.R., Braun, R.P., Zhang, J., 1996. Priming effect in gene activation by juvenile hormone binding protein in the membrane of follicle cells of *Locusta migratoria*. Insect Biochem. Mol. Biol.

25, 267-273.

Yamagishi, M., Tanaka, S., 2009. Overwintering biology and morphological characteristics of the migratory locust, *Locusta migratoria* after outbreaks on Iheya Island, Japan. Appl. Entomol. Zool. 44, 165-174.