

한국에서 열대거세미나방 알기생벌 *Telenomus remus* Nixon (가칭: 밤나방검정알벌) [검정알벌과]의 첫 보고 및 생물적 특성 연구

조점래*, 서보윤¹, 최준열¹, 이관석, 서미자, 김정환

농촌진흥청 국립농업과학원 작물보호과, ¹농촌진흥청 국립식량과학원 작물기초기반과

First report of *Telenomus remus* Nixon (Scelionidae), an egg parasitoid of *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Noctuidae) in Korea and its biological characteristics

Jum Rae Cho*, Bo Yoon Seo¹, June Yeol Choi¹, Gwan Seok Lee, Meeja Seo and Jeong Hwan Kim

Crop Protection Division, National Institute of Agricultural Sciences, Rural Development Administration, Wanju 55365, Republic of Korea

¹Crop Foundation Division, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Wanju 55365, Republic of Korea

***Corresponding author**

Jum Rae Cho
Tel. 063-238-3285
E-mail. jrcho82@korea.kr

Received: 11 May 2022

Revised: 16 June 2022

Revision accepted: 17 June 2022

Abstract: In this study, *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) was first reported as a natural enemy of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) egg collected from corn fields in Korea, and its biological characteristics was studied. Based on morphological and molecular analysis, the parasitoid emerged from *S. frugiperda* eggs was identified as *T. remus*. We found that *T. remus* can attack the eggs of *S. frugiperda*, *Spodoptera litura* and *Spodoptera exigua* under a laboratory condition. The longevity of *T. remus* female adult was longer than that of male adult. The egg-to-adult period of *T. remus* was not affected by the host age and sex. *T. remus* female adult laid at least 1–3 eggs a day to a maximum of 37 or more eggs, and the most oviposited on the 3rd to 4th day after emergence. The host preference for oviposition of *T. remus* adult was high in the order of *S. litura* > *S. exigua* > *S. frugiperda*. *T. remus* preferred to parasitize 1- and 2-day-old host egg rather than 3-day-old host egg. When compared to the sex ratio of *T. remus* progeny, the rate of female progeny was higher at the initiation time of oviposition, while the proportion of male progeny increased significantly with female adult age, especially after 8-day-old adult. This information may be useful for improving *T. remus* mass rearing system and developing a biological control program to control *S. frugiperda*.

Keywords: fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, egg parasitoid, *Telenomus remus*, biological characteristics

서 론

열대거세미나방 [*Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797)] 은 옥수수를 포함하여 여러 농작물에 심각한 피해를 주는 해충으로, 42과 186종의 식물을 가해할 정도로 기주범위가 매우 넓은 해충으로 알려져 있다 (Casmuz *et al.* 2010). 열대거세미나방은 미주 대륙이 원산지이며, 나비목 (Lepidoptera) 밤나방과 (Noctuidae) 흰무늬밤나방아과 (Amphipyrrinae)에 속한다. 특히, 이동성 (migratory behavior)이 강한 해충으로 알려져 있다 (Sparks 1979; Johnson 1987).

열대거세미나방 성충은 봄에서 가을까지 미국 텍사스와 플로리다에서 북쪽으로 캐나다 퀘벡과 온타리오까지 1,700 km를 이동하는 것으로 보고되었다 (Mitchell *et al.* 1991; Westbrook *et al.* 2016). 열대거세미나방의 발생이 서아프리카 나이지리아에서 2016년 처음 확인된 이후 (Goergen *et al.* 2016), 사하라 이남 지역 대부분의 아프리카 국가뿐만 아니라 (Nagoshi *et al.* 2018) 2018년 5월에 서아시아 지역 인도에서 처음 확인되었다. 같은 해 미얀마와 태국 등 동남아시아 국가에, 그리고 2019년에는 중국 등 동북아시아로 확산하였다 (Li *et al.* 2019). 우리나라에는 2019년 제주에서 처음 발견되었고, 전북과 경남 등 여러 지역에서도 피해가 확인되었다 (Lee *et al.* 2020).

열대거세미나방의 기생성 천적의 종류는 장소 및 보고된 해에 따라 다양하다. Hendery (2020)는 Feed the future의 IPM Innovation Lab 연구팀이 2018년 동아프리카에서 열대거세미나방 알에 대해 70% 이상의 기생률을 보이는 두 천적 (*Telenomus* 및 *Trichogramma*속)을 발견하였다고 보고하였다. 또한, Koffi *et al.* (2020)은 아프리카 가나 (Ghana)에서 열대거세미나방의 천적류를 보고하면서 *Chelonus bifoveolatus* 및 *Coccygidium luteum*이 가장 우점하였다고 보고하였다. 열대거세미나방을 공격하는 150종 이상의 알 기생자 중 아프리카에서 *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae)가 생물적방제 인자로서 가능성이 가장 유망한 것으로 보고한 바 있으며 (Kenis *et al.* 2019), 중국에서도 다양한 *Spodoptera*속에 속하는 알을 공격한다고 보고하였다 (Chou 1987; Tang *et al.* 2010). Liao *et al.* (2019)은 남중국 옥수수 밭에서 열대거세미나방 알에 기생하는 *T. remus*를 처음 보고하면서 이들의 야외 기생률이 30~50% 정도 된다고 보고하였다.

나방류 알기생벌 *T. remus* 성충 체장은 0.5~0.6 mm이고, 말레이시아에서 Nixon (1937)에 의해 처음으로 보고되었다. 이 종은 아시아, 아프리카, 아메리카 및 오세아니아 대륙에 분포하는데, 도입된 이후 정착한 사례도 다수 포함되어 있으며, 최근에는 중국 남부를 포함한 대부분의 열대거세미나방 발생지역에서 분포하고 있다 (CABI, <https://cabi.org/isc/datasheet/53078>; Kenis *et al.* 2019; Liao *et al.* 2019). *T. remus*의 기주로는 밤나방과 (Noctuidae), 포충나방과 (Crambidae) 및 불나방과 (Arctiidae)의 종이 있는데, 대부분 밤나방과에 속하며, 그중 *Spodoptera* spp.가 가장 많이 보고되어 있다 (Cave 2000). *Spodoptera* spp.의 알기생벌로 알벌과 (Trichogrammatidae)의 *Trichogramma* spp.도 있으나, 알 덩어리의 외부 노출된 알에 주로 산란하기 때문에 알 덩어리의 속에 있는 알까지 산란이 가능한 *T. remus*가 더 공격적인 알기생벌로 평가받고 있다 (Cave 2000). *T. remus* 암컷 성충은 기주의 알당 한 개의 알을 낳는데, 일생 동안 평균 270개의 알을 산란한다 (Cave 2000; Kenis *et al.* 2019). *T. remus*를 이용한 열대거세미나방과 담배거세미나방 (*Spodoptera litura*) 등 *Spodoptera* spp. 나방류의 생물적방제를 위해 여러 나라에서 대량증식 후 대량방사가 시도되기도 하였으며, 생물적 특성 (발육, 생식, 생태 등)과 대량사육기술 등이 연구되었다 (Cave 2000).

중복기생자 (gregarious egg parasitoid)는 전형적으로 한 기주에 다수의 알을 산란하는 반면, 단독기생자 (solitary egg parasitoid)는 한 기주에 한 개의 알을 산란하는 특성이 있다. 과기생일 경우 단독기생자는 한 개체의 완전한 발육을 위해 동족의 발육을 억제한다 (Mayhew and van Alphen 1999; Pexton and Mayhew 2002). 반면 중복기생자는 서로 앞다투어 경쟁적으로 발육하는 경향이 있으나 (Dorn and Beckage 2007) 동족을 죽이는 경우는 드물다고 보고한 바 있다 (Bartlett and Ball 1964; Bartlett and Medved 1966; Grbic *et al.* 1992).

본 연구에서는 한국에서 기생성 천적인 *Telenomus remus* [(가칭)밤나방검정알벌]가 열대거세미나방 알에서 처음으로 발견된 것을 보고하면서 이 천적의 생물적 특성 (암수 성충의 수명, 알에서 성충까지 발육기간, 성비, 산란수, 기생률, 기주 선호성 및 중복기생 여부 등)에 대하여 보고하고자 한다.

재료 및 방법

1. 시험곤충

2020년 9월 18일 전북 완주군 소재 국립농업과학원 시험포장(35°49'40"N, 127°02'44"E)의 옥수수 잎에 산란된 열대거세미나방 알 덩어리와 알 주변에서 산란 중인 알기생벌 성충을 채집하였다. 실내 사육실로 가져온 이후 알 덩어리에서 *Telenomus remus* 성충이 확인되었으며, 이후 누대 사육하여 유지하면서 본 시험에 사용하였다. 사육실 조건은 온도 25±1°C, 광주기 16:8(Light:Dark) h 및 상대습도 60~70%였으며, 사육 용기 상단 그물망에 꿀을 발라 주고, 열대거세미나방 알을 기주로 제공하면서 생물적 특성을 조사하였다.

2. 알기생벌의 형태 및 분자동정

열대거세미나방 알에서 채집된 알기생벌 성충의 형태 동정을 위해서 Choi (1999)의 분류키를 참고하여 1차적으로 검정알벌과(Scelionidae)의 *Telenomus*속으로 확인하였다. 분자동정은 Seo *et al.* (2017)의 CTAB extraction solution (iNtRON Biotechnology Inc., Korea) 계놈 DNA 추출법을 이용하여 알기생벌 성충으로부터 계놈 DNA를 확보하였다. 일차적으로 알기생벌의 미토콘드리아 시토크롬옥시다제 I(mtCO1) 유전자 영역을 해독하기 위해서 mtCO1 증폭용 범용 프라이머인 LCO1490(5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3'), HCO2198(5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3')(Folmer *et al.* 1994)을 이용하였다. 중합효소연쇄반응(PCR)을 위해 0.2 mL PCR 튜브에 12.5 µL의 PrimeSTAR® GXL premix (2×)(Takara Korea Biomedical Inc., Korea)를 넣고 1 µL의 계놈 DNA와 2 µL의 정방향/역방향 프라이머(각 10 pM) 및 9.5 µL의 멸균수를 추가하고 섞어 최종 25 µL를 만들었다. PCR 반응은 SimpliAmp™ Thermal Cycler (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA)를 이용하여 98°C에서 10 초 후 49°C에서 15초, 68°C에서 30초로 30회 반복하였다. PCR 증폭 산물을 (주)마크로젠(Korea)에 의뢰해 Sanger sequencing을 수행하였으며, 분자동정을 위해서 미국 국립생물정보센터(NCBI) GenBank 데이터베이스와 BLAST 분석을 통해서 조회한 염기서열(query)에서 99% 이상의 유사도(similarity)를 보이는 상위 첫 번째의 종(species)을 탐색하였다. 상위 첫 번째 종인 *T. remus*와 다양한 유

전정보 유사도를 비교 검토하기 위해 중국에서 보고된 *T. remus* 미토콘드리아 유전체 정보(MW551561.1와 MT9066 47.1)를 참고하여 mtCO1(COX1) 전체 영역, COX3 부분 영역, CYTB 부분 영역을 증폭할 수 있는 프라이머를 Primer3(<https://bioinfo.ut.ee/primer3-0.4.0/>)를 이용하여 설계 제작하였다. mtCO1(COX1) 전체 영역 증폭용 프라이머는 Tel.remus-ND2-F1(5'-TTC CAT CAA CAT TTT ATT TT-3')와 Tel.remus-ND2-R1(5'-AAT TGG TGA TAT AGC ATC TT-3')이고, COX3 부분 영역 증폭용 프라이머는 Tel.remus-COX3-F1(5'-GTC AAC CAT TTC ACC TAG TA-3')와 Tel.remus-COX3-R1(5'-CAC ACT ACA TCA ACA AAA TG-3')이며, 마지막으로 CYTB 부분 영역 증폭용 프라이머는 Tel.remus-CYTB-F1(5'-GAT GAA ATT TTG GAT CAT TA-3')와 Tel.remus-CYTB-R1(5'-ACT GGT AIT AIT CCA ATT CA-3')이다. PCR 증폭 및 분자동정은 위와 같은 방법으로 수행하였다. 한편, 알기생벌의 핵 DNA 영역인 Internal transcribed spacer 2(ITS2) 염기서열 확보를 위해 보존형 PCR 프라이머 ITS3(5'-GCATCGATGAAGAAC GCAGC-3')와 ITS4(5'-TCCTCCGCTTATGATATGC-3')(White *et al.* 1990)를 활용하여 Seo *et al.* (2017)의 방법으로 PCR 반응을 수행하였다. 해당 PCR 산물의 분자동정은 위와 같은 방법으로 수행하였다.

분자계통수 분석을 위해서 Liao *et al.* (2019)을 참조하여 미국 국립생물정보센터(NCBI) GenBank 데이터베이스에서 405 bp의 공통 영역을 갖는 검정알벌과(Scelionidae) 총 50개의 mtCO1 염기서열을 분석에 활용하였다. 군외군(outgroup)으로는 2종의 Trichogrammatidae wasps를 적용하였다. MEGA 7.0(Kumar *et al.* 2015)에 탑재된 ClustalW 방법으로 배열한 후에 Tamura-Nei 방법으로 유전적 거리(evolutionary distance)를 계산하고 Maximum Likelihood 계통수를 추정하였으며, 총 1,000회 반복(bootstrapping)하여 신뢰도를 검정하였다.

3. 생물적 특성 조사

1) 성충 수명

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대거세미나방 및 담배거세미나방의 알과 꿀물을 넣어 두고, 갓 우화한 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 접종하고 매일 산란을 받으면서 *T. remus*의 생사를 확인하여 암수의 수명을 조사하였다.

2) 발육기간(알-성충)

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 및 담배거세미나방의 알과 꿀물을 넣어 두고, 갓 우화한 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 하루 동안 함께 넣어 둔 후 암수 성충은 모두 제거하고, 매일 *T. remus*의 우화를 확인하여 암수별로 알에서 성충까지의 기간을 조사하였다.

3) 산란수

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 및 담배거세미나방의 알과 꿀물을 넣어 두고, 우화한 직후 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 접종하여 산란을 받고, 매 다음날 암수 성충을 열대거세미나방 및 담배거세미나방의 알과 꿀물이 있는 용기로 옮겨 주었다. 매일 산란 받은 열대거세미나방 및 담배거세미나방의 알에서 우화하는 *T. remus*의 숫자로 일일 산란수로 산정하였다. 암컷 1마리의 총 산란수는 위의 방법으로 암컷 성충이 사망할 때까지 산란한 수를 합하여 총 산란수로 하였다.

4) 산란 기주 선호성

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 각 기주[파밤나방(*Spodoptera exigua*), 담배거세미나방 및 열대 거세미나방]의 알 35~60개 사이에서 동일한 수의 알을 넣어 두고, 우화 후 24시간이 지나지 않은 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 24시간 동안 접종한 이후 암수 성충은 모두 제거하였다. 약 20일 경과 후 각 기주 알에서 우화한 기생벌의 수를 조사하였다.

열대거세미나방 및 담배거세미나방으로부터 산란 받은 후 24, 48 및 72시간 된 30~65개의 알을 사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 넣고, 우화 후 24시간이 지나지 않은 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 24시간 동안 접종한 후 암수 성충을 제거하였다. 약 20일 경과 후 알에서 우화한 기생벌의 수를 조사하였다.

5) 암수 성비

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 및 담배거세미나방의 알을 넣고, 우화 후 24시간이 지나지 않은 암컷 1마리와 수컷 2마리를 24시간 동안 접종한 후 다음 날 성충을 제거하였으며, 약 20일 경과 후 우화한 *T. remus*의 더듬이 마지막 마디 모양과 충체 및 다

리의 색깔로 암수를 구분하였다(Cave 2000). *T. remus*의 성비는 일생 전체 산란한 알에서 우화하는 암수로 성비를 조사하였으며, 산란한 시기에 따라 성 분포를 조사하였다.

6) 단위생식

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 알을 넣고, 교미하지 않은 암컷 1마리를 접종한 뒤 24시간 지난 후 성충을 제거하였으며, 약 20일 경과 후 우화한 *T. remus*의 암수를 구별하여 단위생식 여부를 조사하였다.

7) 기생률

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 및 담배거세미나방의 알 25~50개와 꿀물을 넣고, 우화한 *T. remus* 암컷 1마리와 수컷 2마리를 24시간 동안 접종하여 기생당한 나방의 알 수를 조사하여 일일 기생률로 조사하였다.

8) 중복기생

사육 용기(직경 5.5×높이 1.5 cm, SPL #310050)에 열대 거세미나방 및 담배거세미나방의 알 30개와 꿀물을 넣고, 우화한 *T. remus* 암컷 10마리와 수컷 20마리를 접종하였다. 24시간 경과 후 열대거세미나방 및 담배거세미나방의 알을 각각 1개씩 개별로 보관하면서 우화한 기생벌 수를 조사하여 중복기생 여부를 조사하였다.

결과 및 고찰

1. 분자동정(BLAST 분석)

2020년 8월 18일 국립농업과학원 시험포장 옥수수에서 채집한 열대거세미나방 알기생벌(Fig. 1)의 미토콘드리아 세 가지 영역(1,753, 706 및 899 bp) 및 핵 DNA의 ITS2 (335 bp)의 뉴클레오타이드 시퀀스를 GenBank에 등록하였다(GenBank accession number ON737907, ON737908, ON737909 및 ON721270). 열대거세미나방 알기생벌의 미토콘드리아 세 가지 영역(1,753, 706 및 899 bp)을 BLAST 분석한 결과, 모두 99.33% 이상 *Telenomus remus*와 상동성을 보였다(Table 1). 가장 높은 상동성을 보인 *T. remus* (MT906647.1)는 2019년 7월 중국 중동부지역 저장성



Fig. 1. *Telenomus remus* adults that were found in corn fields in Korea on Sept. 18, 2020 and their morphological features.

Table 1. TOP 5 BLAST results for three mitochondrial gene regions (A7C) and internal transcribed spacer 2 (ITS2) region (D) of the fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) egg parasitoid that were found in Korea on Sep. 18, 2020

BLAST	Query sequences		Blast results						
	Gene	Nucleotide length (bp)	Top 5	Scientific name	Total score	Query cover	E-value	Percent identity	GenBank accession number
A	ND2 (partial)- COX1 (full)- COX2 (partial)	1,753	1	<i>Telenomus remus</i>	3210	100%	0.0	99.71	MT906647.1
			2	<i>Telenomus remus</i>	3182	100%	0.0	99.43	MW551561.1
			3	<i>Telenomus dignus</i>	2172	100%	0.0	89.00	KR270640.1
			4	<i>Trissolcus basalis</i>	1807	99%	0.0	85.52	JN903532.1
			5	<i>Trissolcus japonicus</i>	1729	99%	0.0	84.60	MW722780.1
B	COX3 (partial)	706	1	<i>Telenomus remus</i>	1293	99%	0.0	99.86	MW551561.1
			2	<i>Telenomus remus</i>	1288	99%	0.0	99.72	MT906647.1
			3	<i>Telenomus dignus</i>	712	99%	0.0	84.99	KR270640.1
			4	<i>Telenomus sp.</i>	575	99%	2E-159	81.62	MF776884.1
			5	<i>Trissolcus basalis</i>	573	99%	9E-159	81.55	JN903532.1
C	CYTB (partial)	899	1	<i>Telenomus remus</i>	1631	99%	0.0	99.44	MT906647.1
			2	<i>Telenomus remus</i>	1626	99%	0.0	99.33	MW551561.1
			3	<i>Telenomus dignus</i>	1188	99%	0.0	90.56	KR270640.1
			4	<i>Telenomus sp.</i>	1094	99%	0.0	88.69	MF776884.1
			5	<i>Trissolcus basalis</i>	994	99%	0.0	86.65	JN903532.1
D	ITS2 (full)	335	1	<i>Telenomus nawai</i>	601	100%	2E-167	99.11	AF467102.1
			2	<i>Telenomus remus</i>	590	100%	4E-164	98.51	KM272554.1
			3	<i>Trissolcus edessae</i>	172	57%	2E-12	94.55	MN613446.1
			4	<i>Trissolcus vindicius</i>	76.8	14%	1E-09	94.00	MN613475.1
			5	<i>Trissolcus basalis</i>	69.4	14%	2E-07	91.84	MN613531.1

(30°15'N, 121°04'E) 열대거세미나방의 알에서 채집·동정된 알기생벌이다(Li *et al.* 2021). 검정알벌과(Scelionidae)와 알벌과(Trichogrammatidae)의 mtCO1 부분 영역(405 bp)을 국내에서 채집한 열대거세미나방 알기생벌의 동일 영역과

함께 분자계통수 분석 결과, *T. remus*와 97%의 높은 확률로 단일한 그룹으로 분지되었다(Fig. 2). 한편, 핵 DNA의 ITS2 (internal transcribed spacer 2) 영역(335 bp)을 BLAST 분석한 결과, 상동성이 *T. nawai*와 99.11%, *T. remus*와 98.51%를



Fig. 2. Maximum likelihood phylogenetic relationship of a FAW egg parasitoid found in Korea (●) on Sep. 18, 2020, with mtCO1 nucleotide sequences (405 bp) of 50 Scelionidae and two Trichogrammatidae wasps (as an outgroup). The tree was inferred by using the Maximum Likelihood method based on the Tamura-Nei model and the percentage of replicate trees after the bootstrap test (1,000 replicates) are shown above the branches (above 50%).

보였다 (Table 1). *T. remus* Nixon, 1937는 *T. nawai* Ashmead, 1904, *T. solitus* Johnson, 1983, *T. minutissimus* Ashmead, 1895, 및 *T. soudanensis* Risbec 등과 동종이명 (synonym)으로 추정되고 있으나, 이들 모두 매우 유사한 외부 형태를 가지고 있어 분류학적으로 확정되지 못하고 있다 (Wengrat et al.

2021). 지금까지 확보한 유전정보를 기반으로 2020년 국립농업과학원 시험포장 옥수수에서 채집한 열대겨세미나 방 알기생벌은 Li et al. (2021)의 *T. remus*로 판단되었다. *T. remus* 성충의 체장은 0.5~0.6mm이고, 검은 광택이 난다. 암컷의 다리 퇴절과 경절은 검은색이고, 수컷은 옅은 갈색이

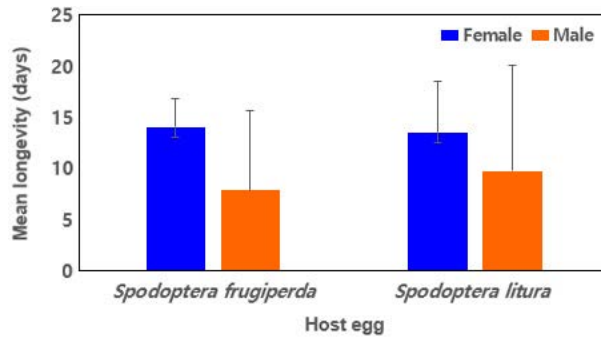


Fig. 3. Mean (+ SD) longevity (days) of *Telenomus remus* adult on two different host eggs. The number of female and male *T. remus* used for this test was 18 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 19 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

다. 암컷의 촉각은 곤봉 모양을 가지나 수컷은 곤봉 모양을 가지고 있지 않다. 암컷은 11마디, 수컷은 12마디의 촉각을 갖는다. 촉각의 병절(scape) 및 편절(flagella)은 검은 갈색(dark brown)을 띤다(Cave 2000).

2. 생물적 특성

1) 성충 수명

열대거세미나방 알로부터 우화한 *T. remus* 성충의 수명은 암컷이 14.0 ± 2.7 일, 수컷이 7.8 ± 7.7 일로 암컷 성충의 수명이 수컷 성충 수명보다 길었다(Fig. 3). 담배거세미나방 알에서 우화한 *T. remus* 성충의 수명도 암컷이 13.5 ± 5.1 일, 수컷이 9.7 ± 10.4 일로 암컷 성충의 수명이 수컷 성충 수명보다 길었다(Fig. 3). 그러나 암수 성충의 수명은 유의미한 차이를 보이지 않아 *T. remus* 성충의 수명은 기주의 종류와는 무관한 것으로 판단된다.

2) 발육기간(알-성충)

*T. remus*의 알에서 성충까지 발육 기간은 열대거세미나방의 알에서 암컷이 12.6 ± 1.2 일, 수컷이 12.1 ± 1.1 일, 담배거세미나방의 알에서 암컷이 13.5 ± 0.6 일, 수컷이 14.2 ± 1.0 일로 암수 간에 차이가 없었으며, 기주 간에도 유의미한 차이는 없었다(Fig. 4). *T. remus* 유충의 발육은 기주의 영양 상태에 따라 달라질 수 있을 것이나, 본 시험에서는 열대거세미나방과 담배거세미나방 알 모두 *T. remus* 유충이 발육하는데 차별적 영향을 주지 않은 것으로 생각된다.

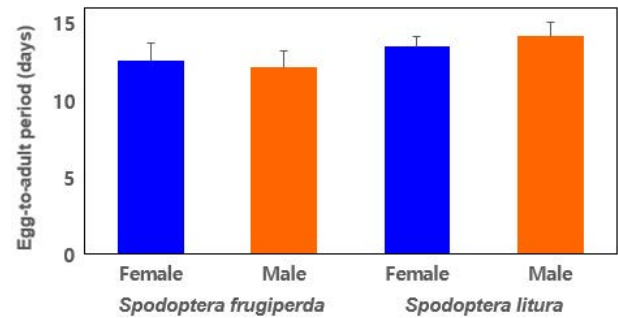


Fig. 4. Mean (+ SD) egg-to-adult period (days) of *Telenomus remus* when reared on eggs of *Spodoptera frugiperda* and *Spodoptera litura*. The number of *T. remus* used for this test was 96 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 126 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

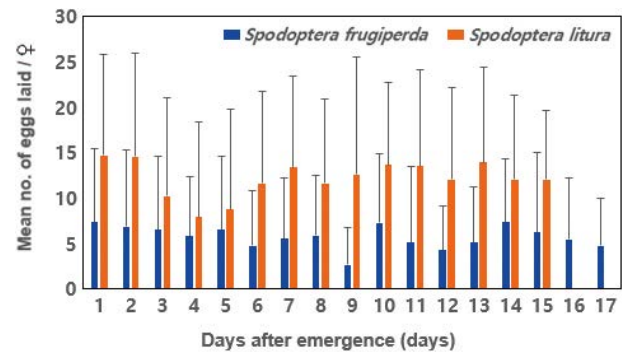


Fig. 5. Daily ovipositional pattern of *Telenomus remus* on two different host eggs. The number of female *T. remus* used for this test was 17 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 15 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

3) 산란수

T. remus 암컷 성충은 우화 당일부턴 알을 낳기 시작하였는데, 하루에 1~3개에서부터 최고 37개까지 산란하였으며, 우화 후 1~2일째 가장 많이 산란하였다(Fig. 5). 이러한 결과는 Schwartz and Gerling (1974)이 *T. remus*는 우화 후 첫 5일 동안의 산란수가 전체 산란수의 76% 이상을 차지할 정도로 초기에 집중적으로 산란하였다고 보고한 것과 유사한 경향을 보였다. 총 산란수는 기주로 열대거세미나방 알을 사용하였을 경우 평균 118.4 (7.0~352.0)개, 담배거세미나방의 알에서는 평균 164.9 (5.0~372.0)개로 담배거세미나방 알을 사용하였을 때 산란수가 많았으나, 유의미한 차이는 보이지 않았다(Table 2).

Table 2. Total number of eggs laid by *Telenomus remus* in a lifetime on two different host eggs

Host eggs	Total no. of eggs laid (Mean ± SD)
<i>Spodoptera frugiperda</i>	118.4 ± 105.8 (n=17)
<i>Spodoptera litura</i>	164.9 ± 123.1 (n=15)

*n means the number of female *T. remus*.

4) 산란 기주 선호성

*T. remus*는 담배거세미나방 > 파밤나방 > 열대거세미나방 순으로 산란 선호도가 더 높은 경향을 보였으나 (Fig. 6), 유의미한 차이는 보이지 않았다.

*T. remus*는 1~2일 된 알을 기주로 더 선호하는 것으로 나타났다 (Fig. 7). 1~2일 된 알 중에서도 열대거세미나방 알의 경우 1일 된 알을 더 선호하였으며, 담배거세미나방 알의 경우 2일 된 알을 더 선호하였다. 3일 된 열대거세미나방과 담배거세미나방 알에는 산란하지 않았다.

알기생벌이 기주를 선택하는 일련의 행동은 기주 찾기-기주 인식-기주 받아들이기 단계로 이어진다 (Vinson 1976, 1984). 알기생벌은 기주 알의 발육 기간이 짧은 경우 기주 알을 찾는 데 더 효율성을 가져야 한다 (Penaflo et al. 2012). 알기생벌이 기주를 선택할 때 기주와 관련하여 화학 또는/그리고 물리적 특성, 기주와 식물 간 상호작용과 관련한 특성을 이용한다 (Borges et al. 1999; Hilker and Meiners 2002). 알기생벌이 기주의 특정한 연령을 선호하는 것은 기주의 적응력 향상과 무관하지 않을 것이다 (Pyke et al. 1977; Strand and Vinson 1983; Schmidt and Smith 1985; Vinson et

al. 1998). 따라서 알기생벌은 기주 알의 연령의 변화에 따라 알 표면이든 내부에서 물리적, 화학적 특성을 이용하여 기주의 적합성을 구분한다 (Penaflo et al. 2012).

기주 알의 나이는 알기생벌이 기생하는 데 제한 요인으로 작용할 수 있다. 오래된 알일수록 알기생벌은 기피할 가능성이 있고, 이때 알기생벌은 알에서 나는 화학적인 냄새, 알의 연령이 늘어남에 따른 알의 견고함 등 물리화학적 특성을 감지하여 기주의 연령을 구분할 것으로 생각한다 (Penaflo et al. 2012). 또한, 기주 알은 발육하는 동안 알의 크기, 알껍데기의 표면 구조 및 알의 색깔 등의 차이를 갖는다 (Goulart et al. 2011). 이러한 기주 알의 특이성이 *Trichogramma spp.*를 유인하거나 알에 더 머물게 하는 등에 영향을 줘 기주 선호도가 달라질 수 있을 것으로 생각한다 (Consoli et al. 1999). 따라서 기생성 천적의 기주 선호성은 실내 사육실에서와 다르게 야외에서는 여러 종의 해충이 발생하기 때문에 생물적방제 프로그램의 중요한 요소가 될 수 있다.

한편, 열대거세미나방은 우리나라에 2019년 5월에 첫 발견되었고, 담배거세미나방 및 파밤나방은 이미 우리나라에 발생하고 있었던 해충인 것을 고려한다면 *T. remus*가 열대거세미나방 알보다 담배거세미나방 및 파밤나방의 알을 더 선호한다는 것은 *T. remus*가 우리나라에 이미 존재하고 있었으나 발견하지 못한 미기록종으로 추측할 수 있다.

5) 암수 성비

*T. remus*의 암수 성비는 두 기주 모두에서 암컷이 수컷보다 높았으며, 열대거세미나방의 알에서 암수 비율이

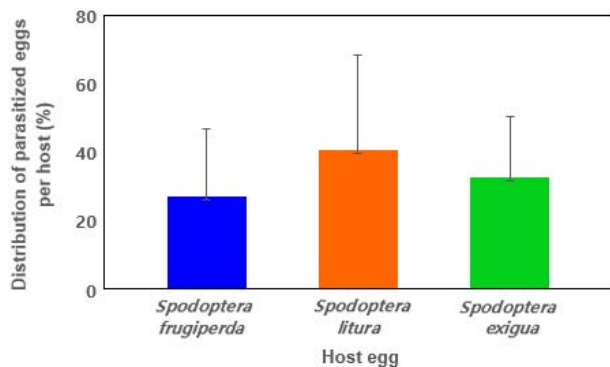


Fig. 6. Preference for *Telenomus remus* adult on three different host eggs. The number of used *T. remus* was 19 individuals for females and 38 individuals for males, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

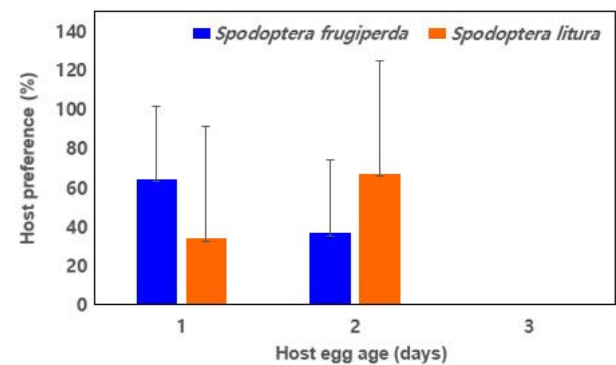


Fig. 7. Preference for *Telenomus remus* on different ages of host eggs. Overlapped standard deviation bars indicate no significant difference between the mean values. The number of female *T. remus* used for this experiment was 12 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 10 individuals for *Spodoptera litura*, respectively.

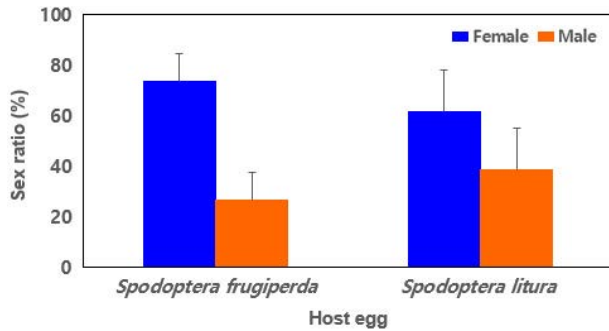


Fig. 8. Sex ratio (%) of *Telenomus remus* progeny on two different host eggs. The number of female *T. remus* used for this test was 17 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 16 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

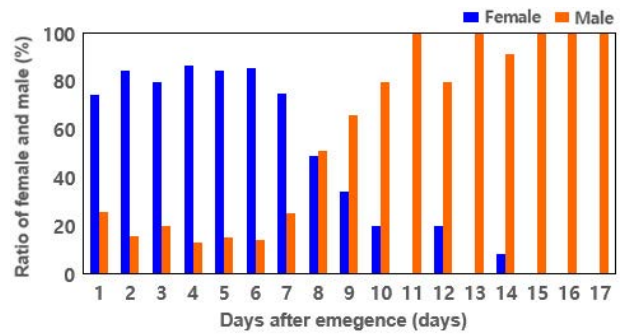
7.5 : 2.5, 담배거세미나방의 알에서 6.0 : 4.0 비율로 담배 거세미나방 알에서 수컷의 비율이 다소 높았다(Fig. 8). *T. remus* 성비는 산란 초기에 암컷의 비율이 높다가 *T. remus* 가 나이를 먹을수록, 특히, 산란 8일 이후부터 수컷의 비율이 현저하게 높아지는 경향이였다(Fig. 9). 이러한 결과는 Schwartz and Gerling (1974)이 *T. remus* 산자의 성비는 암컷의 비율이 60~70%이며, 암컷이 나이가 들수록 암컷 산자수는 22%까지 감소하였다. 우화 후 첫 5일 동안의 산자수가 전체의 76%를 차지할 정도로 초기에 집중적으로 산란하였다고 보고한 것과 유사한 경향을 보였다. Houseweart *et al.* (1983)은 성충이 나이가 들어갈수록 암컷 산자의 비율이 낮아지는 것은 저정낭 내 정자의 수가 부족하거나 감소하기 때문에 수정한 알의 수가 줄어들고 따라서 암컷의 수가 줄어드는 결과를 초래한다고 보고하였다. 기생성 천적의 암수 성비는 생물적방제 프로그램에서 중요한 생물적 특성이다. 특히, 암컷 천적의 성비가 높을수록 목표 해충에 대해 더 높은 기생을 일으킬 수 있으므로 생물적방제 인자로 활용할 수 있다(Bueno *et al.* 2009).

6) 단위생식 여부

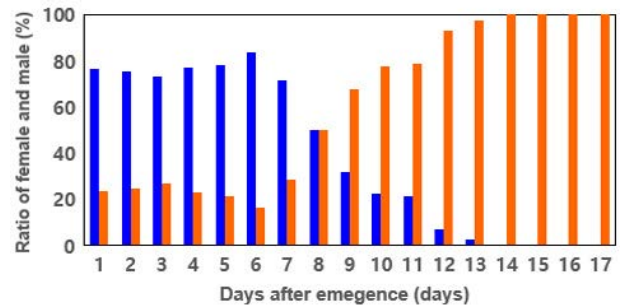
교미하지 않은 *T. remus* 암컷의 알에서는 100% 수컷 성충이 나와 arrhenotoky type의 단위생식을 하는 것으로 나타났다. 교미하여 산란한 알에서 부화한 경우, 암수 비율이 8.0 : 2.0로 암컷의 비율이 높게 나타났다(Fig. 10).

7) 기주별 기생률

*T. remus*의 기생률은 열대거세미나방 알에서 30.2%, 담배



(A) FAW egg



(B) TCW egg

Fig. 9. Gender distribution (%) of *Telenomus remus* progeny when reared on eggs of *Spodoptera frugiperda* and *Spodoptera litura*. The number of female *T. remus* used for this test was 17 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 16 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. FAW; Fall armyworm, TCW: Tobacco cutworm.

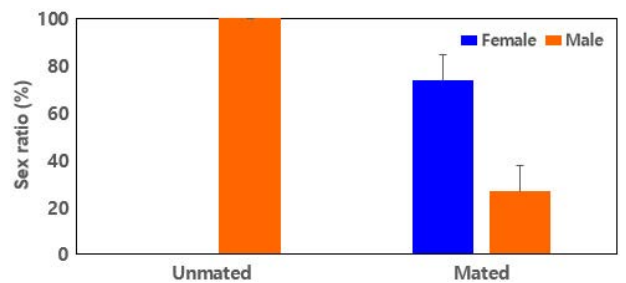


Fig. 10. The sex ratio (+SD) of *Telenomus remus* adults emerged from fertilized and unfertilized eggs. This experiment was replicated fifteen times. Overlapped standard deviation bars indicate no significant difference between the mean values.

거세미나방알에서 43.5%로 담배거세미나방 알에서 더 높았다(Fig. 11).

T. remus 암컷 성충의 일일 평균 기생률은 열대거세미나방 알에서 우화 후 첫날 41.8 ± 18.5%, 담배거세미나방 알에서 52.4 ± 32.6%였다. 기생률이 가장 높은 날은 열대거세미나방 알에서는 우화 후 3일째, 담배거세미나방 알에서는

Table 3. Adult emergence of *Telenomus remus* from single host egg after superparasitism

Host name	No. of <i>T. remus</i> adults per single host egg	Total no. of eggs examined	No. of one <i>T. remus</i> adult emerged from single host egg (%)	No. of more than two <i>T. remus</i> adults emerged from single host egg (%)
<i>Spodoptera frugiperda</i>	30 (♀ 10 + ♂ 20)	30	30 (100.0)	0 (0.0)
<i>Spodoptera litura</i>				

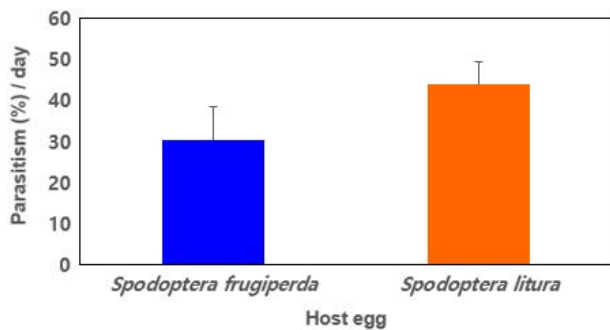


Fig. 11. Parasitism (%) of *Telenomus remus* adult for a day on two different host eggs. The number of female *T. remus* used for this test was 17 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 16 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

우화 후 4일째로 나타났으나 유의미한 차이는 없었다(Fig. 12). 다른 연구에서는 *T. remus*의 기생률은 우화 후 첫날 가장 높았다고 보고하였다(Morales *et al.* 2000; Bueno *et al.* 2010; Naranjo-Guevara *et al.* 2020)고 하였지만, 유의미한 차이가 없는 본 실험의 결과와 맞비교하는 것은 의미가 없을 것으로 생각된다.

8) 중복기생 여부

*T. remus*는 열대거세미나방 및 담배거세미나방의 알 모두에서 두 마리 이상 우화한 경우는 없었다(Table 3). 이를 통해 *T. remus*는 암컷 성충이 중복기생을 피하거나 중복기생 후 경쟁을 통해 최종 한 마리만 우화하는 단독기생자(solitary egg parasitoid)로 판단된다.

적 요

본 연구에서는 국내 옥수수 포장에서 채집한 열대거세미나방 알덩어리로부터 우화한 알기생벌을 형태 및 분자동정하여 검정알벌과(Scelionidae)의 *Telenomus remus*

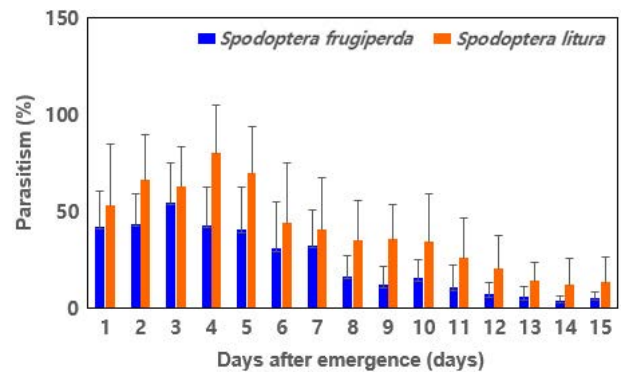


Fig. 12. Daily mean (+SD) parasitism (%) of *Telenomus remus* on two different host eggs. The number of female *T. remus* used for this test was 17 individuals for *Spodoptera frugiperda* and 16 individuals for *Spodoptera litura*, respectively. Overlapped standard deviation bars indicate no significant differences between the mean values.

Nixon (1937) [(가칭)밤나방검정알벌]로 최초로 확인되었다. *T. remus* 성충의 수명 및 발육기간(알-성충까지)은 기주 종류 및 성별에 따른 차이가 없었다. *T. remus* 암컷 성충은 우화 후 바로 산란하고, 하루에 1~3개에서부터 최고 37개까지 산란하였으며, 우화 후 1~2일째 가장 많이 산란하였다. 총 산란수는 기주로 열대거세미나방 알을 사용하였을 경우 평균 118.4 (7.0~352.0)개, 담배거세미나방의 알에서는 평균 164.9 (5.0~372.0)개로 담배거세미나방 알을 사용하였을 때 산란수가 많았으나, 유의미한 차이는 없었다. *T. remus*의 산란 기주 선호도는 담배거세미나방 > 파밤나방 > 열대거세미나방 순으로 높았다. 기주 알의 나이에 따라 *T. remus*의 선호도가 달랐는데, 1~2일 된 알을 선호하였다. *T. remus* 자손의 암수 비율은 기주와 상관없이 암컷의 비율이 수컷보다 높았으며, 산란 초기에는 암컷 산자의 비율이 높다가 나이가 들수록 수컷 산자의 비율이 현저하게 높았다. 교미하지 않은 *T. remus* 암컷이 산란하여 부화한 경우, 100% 수컷 성충으로 arrhenotoky type의 단위생식을 보여 주었으며, 교미하여 산란한 경우, 암수의 비율은 8.0 : 2.0로

암컷의 비율이 높았다. *T. remus*는 증복기생자(gregarious egg parasitoid)가 아닌 단독기생자(solitary egg parasitoid)로 판단된다. 본 연구에서 보고한 *T. remus*의 생물적 특성에 관한 연구 결과는 실험실 조건에서 대량생산을 위한 정보로 활용하거나 생물적방제 프로그램을 개발할 때 활용될 수 있을 것이다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국제농업기술협력사업(과제번호: PJ0164962022)예산 지원으로 수행하였습니다.

REFERENCES

- Bartlett BR and JC Ball. 1964. The developmental biologies of two encyrtid parasites of *Coccus hesperidum* and their intrinsic competition. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57:496–503.
- Bartlett BR and RA Medved. 1966. The biology and effectiveness of *Diversinervus elegans* (Encyrtidae: Hymenoptera), an imported parasite of lecaniine scale insects in California. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59:974–976.
- Borges M, MLM Costa, ER Sujii, M Cavalcanti, GF Redigolo, TS Resck and EF Vilela. 1999. Semiochemical and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Euchistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). *Physiol. Entomol.* 24:227–233.
- Bueno RCOF, TR Carneiro, AF Bueno, D Pratisoli, OA Fernandes and SS Vieira. 2010. Parasitism capacity of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 53:133–139.
- Bueno RCOF, JRP Parra, AF Bueno and ML Haddad. 2009. Desempenho de *Tricogramatídeos* como potenciais agentes de controle de *Pseudoplusia includens* Walker (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.* 38:389–394.
- Casmuz A, ML Juárez, MG Socías, MG Murúa, S Prieto and S Medina. 2010. Revisión de los hospederos del gusano cogollero del maíz, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Ar. Entomol. Soc.* 69:209–231.
- Cave RD. 2000. Biology, ecology and use in pest management of *Telenomus remus*. *Biocontrol News Inf.* 21:21N–26N.
- Choi JY. 1999. Taxonomic study on the family Scelionidae in Korea (Hymenoptera: Platygastroidea). Ph.D. dissertation, Seoul National University. Seoul.
- Chou LY. 1987. Note on *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae). *Bull. Soc. Entomol. Nat. Chung-Hsing Univ.* 20:15–20.
- Cônsoi FL, EW Kitajima and JRP Parra. 1999. Ultrastructure of the natural and factitious host eggs of *Trichogramma galloi* Zucchi and *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Int'l. J. Insect Morphol. Embryol.* 28:211–229.
- Dorn S and NE Beckage. 2007. Superparasitism in gregarious hymenopteran parasitoids: ecological, behavioural and physiological perspectives. *Physiol. Entomol.* 32:199–211.
- Folmer O, M Black, W Hoeh, R Lutz and R Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 3:294–299.
- Goergen G, PL Kumar, SB Sankung, A Togola and M Tamò. 2016. First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in west and central Africa. *PLoS One* 11:e0165632.
- Goulart MMP, AF Bueno, RCOF Bueno and AF Diniz. 2011. Host preference of the egg parasitoids *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum* in laboratory. *Rev. Brasil. Entomol.* 55:129–133.
- Grbić M, PJ Ode and MR Strand. 1992. Sibling rivalry and brood sex ratios in polyembryonic wasps. *Nature* 360:254.
- Hendery S. 2020. New study reveals natural enemies of fall armyworm in both Asia and Africa. *Entomol. Today. Entomol. Soc. Am.* Retrieved 23 July 2020.
- Hilker M and T Meiners. 2002. *Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition*. Blackwell. Berlin. p. 390.
- Houseweart MW, DT Jennings, C Welty and SG Southard. 1983. Progeny production by *Trichogramma minutum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) utilizing eggs for *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera: Tortricidae) and *Sitotroga cerealella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Can. Entomol.* 115:1245–1252.
- Johnson SJ. 1987. Migration and the life history strategy of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in the Western Hemisphere. *Insect Sci. Appl.* 8:543–549.
- Kenis M, H du Plessis, J van den Berg, MN Ba, G Goergen, KE Kwadjo, I Baoua, T Tefera, A Buddie, G Cafà, L Offord, I Rwo-mushana and A Polaszek. 2019. *Telenomus remus*, a candidate parasitoid for the biological control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already present on the continent. *Insects* 10:92.
- Koffi D, R Kyerematen, VY Eziah, K Agboka, M Adom, G Goergen and R Meagher. 2020. Natural enemies of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in Ghana. *Fla. Entomol.* 103:85–90.
- Kumar S, G Stecher and K Tamura. 2015. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets.

- Mol. Biol. Evol. 33:1870–1874.
- Lee GS, BY Seo, J Lee, H Kim, JH Song and W Lee. 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.
- Li XJ, MF Wu, J Ma, BY Gao, QL Wu, AD Chen, J Liu, YY Jiang, BP Zhai, R Early, JW Chapman and G Hu. 2019. Prediction of migratory routes of the invasive fall armyworm in eastern China using a trajectory analytical approach. Pest Manag. Sci. 76:454–463.
- Li XF, ZK Li, JC Zhu, BY Zheng, P Tang and XX Chen. 2021. The mitochondrial genome of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae), Mitochondrial DNA Part B-Resour. 6:844–845.
- Liao YL, B Yang, MF Xu, W Lin, DS Wang, KW Chen and HY Chen. 2019. First report of *Telenomus remus* parasitizing *Spodoptera frugiperda* and its natural parasitism in south China. J. Hymenoptera Res. 73:95–102.
- Mayhew PJ and JM van Alphen. 1999. Gregarious development in alysiine parasitoids evolved through a reduction in larval aggression. Anim. Behav. 58:131–141.
- Mitchell ER, JN McNeil, JK Westbrook, JF Silvain, B Lalanne-Casou, RB Chalfant, SD Pair, VH Waddill, A Sotomayor-Rios and FI Proshold. 1991. Seasonal periodicity of fall armyworm, (Lepidoptera: Noctuidae) in the Caribbean Basin and northward to Canada. J. Entomol. Sci. 26:39–50.
- Morales J, JS Gallardo, C Vásquez and Y Ríos. 2000. Patrón de emergencia, longevidad, parasitismo y proporción sexual de *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) con relación al cogollero del maíz. Bioagro. 12:47–54.
- Nagoshi RN, G Goergen, KA Tounou, K Agboka, D Koffi and RL Meagh. 2018. Analysis of strain distribution, migratory potential, and invasion history of fall armyworm populations in northern Sub-Saharan Africa. Sci. Rep. 8:3710.
- Naranjo-Guevara N, LAOD Santos, NCCP Barbosa, AC Morales Correa e Castro and OA Fernandes. 2020. Long-term mass rearing impacts performance of the egg parasitoid *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae). J. Entomol. Sci. 55:69–86.
- Nixon GEJ. 1937. Some Asiatic Telenominae (Hym., Proctotrupoidea). Ann. Mag. Natural History. 20:444–475.
- Penaflo MFGV, MMM Sarmiento, CSB Silva, AG Werneburg and JMS Bento. 2012. Effect of host egg age on preference, development and arrestment of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae). Eur. J. Entomol. 109:15–20.
- Pexton JJ and PJ Mayhew. 2002. Sibling and life-history evolution in parasitoids. Behav. Ecol. 13:690–695.
- Pyke GH, HR Pulliam and EI Charnov. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. Q. Rev. Biol. 52:137–154.
- Schwartz A and D Gerling. 1974. Adult biology of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) under laboratory conditions. Entomophaga 19:482–492.
- Schmidt JM and JJB Smith. 1985. Host volume measurement by the parasitoid wasp *Trichogramma minutum*: The roles of curvature and surface area. Entomol. Exp. Appl. 39:213–221.
- Seo BY, CG Park, YH Koh, JK Jung, J Cho and C Kang. 2017. ITS2 DNA Sequence analysis for eight species of delphacid planthoppers and a loop-mediated isothermal amplification method for the brown planthopper-specific detection. Korean J. Appl. Entomol. 56:377–385.
- Sparks AN. 1979. A review of the biology of the fall armyworm. Fla. Entomol. 62:82–86.
- Strand MR and SB Vinson. 1983. Analysis of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). Isolation and host function. J. Chem. Ecol. 9:423–432.
- Tang YL, KW Chen and ZF Xu. 2010. Study on ontogenesis of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). J. Changjiang Vege. 18:1–3.
- Vinson SB. 1976. Host selection by insect parasitoids. Ann. Rev. Entomol. 21:109–134.
- Vinson SB. 1984. Parasitoid-host relationships. pp. 205–233. In: Chemical Ecology of Insects (Bell WJ and Cardé RT eds.). Chapman and Hall, London.
- Vinson SB, F Bin and LEM Vet. 1998. Critical issues in host selection by insect parasitoids. Biol. Control 11:77–78.
- Wengrat APGS, A Coelho Jr and JRP Parra. 2021. Integrative taxonomy and phylogeography of *Telenomus remus* (Scelionidae), with the first record of natural parasitism of *Spodoptera* spp. in Brazil. Sci. Rep. 11:14110.
- Westbrook JK, RN Nagoshi, RL Meagher, SJ Fleischer and S Jairam. 2016. Modeling seasonal migration of fall armyworm moths. Int. J. Biometeorol. 60:255–267.
- White TJ, T Bruns, S Lee and J Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal genes for phylogenetics. pp. 315–322. In: PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications (Innis MA, DH Gelfand, JJ Sninsky and TJ White, eds.). Academic Press, Inc., New York.