

휴면중인 오리나무잎벌레 (*Agelastica coerulea* Baly) 성충에 미치는 유약호르몬과 탈피호르몬의 영향

Effects of Juvenile Hormone and Molting Hormone on Diapausing
Adults of the Alder Leaf Beetle, *Agelastica coerulea* Baly

최진우·부경생¹

Jin Woo Choi and Kyung Saeng Boo¹

ABSTRACT Studies were carried out to investigate effects of temperature and photoperiod on diapause induction and of juvenile hormone III and 20-hydroxyecdysone treatment on diapausing adults of the alder leaf beetle, *Agelastica coerulea* Baly(Chrysomelidae: Coleoptera). Its life cycle and ovarian development in adults were also observed. The beetle had one year life cycle with egg, larval, pupal and adult periods being 7-10, 19-21, 14-15 days and about 10 months, respectively. All adults showed a diapause syndrome when the larvae were reared at 20°C or 25°C in combination of photoperiods of 16L/8D, 12L/12D, or 8L/16D. Their ovarioles did not show any development of vitellogenesis before or during diapause and even when exposed at 15°C after overwintering. When diapausing adults were treated with JH III they resumed feeding and laid several eggs and broke diapause condition temporarily. But diapausing adults treated with 20-hydroxyecdysone did not show any response.

KEY WORDS Alder leaf beetle, *Agelastica coerulea*, overwintering, adult diapause, juvenile hormone, molting hormone

초 록 본 연구는 오리나무잎벌레(*Agelastica coerulea* Baly)성충의 휴면 유기에 미치는 온도와 광주기 영향 및 유약호르몬(juvenile hormone III)과 탈피호르몬(20-hydroxyecdysone)이 휴면중인 성충에 미치는 영향을 조사하기 위하여 수행되었다. 오리나무잎벌레는 일년에 일회 발생하며 난, 유충,蛹, 성충기간은 각각 7~10일, 19~21일, 14~15일, 약 10개월로 조사되었다. 오리나무잎벌레의 알과 유충을 25°C와 20°C의 조건에서 광주기를 각각 16L/8D, 12L/12D, 8L/16D로 달리하여 사육하여도 모든 성충이 휴면에 들어가 이들은 필수성충휴면을 하는 것으로 생각되었다. 휴면기간동안 난소는 거의 발육되지 않았으며 휴면말기의 개체를 25°C, 16L/8D에 노출시키면, 난소소관이 급속하게 발달하였다. 휴면중인 성충에 유약호르몬을 처리하면 일시적으로 휴면이 타파되고 산란이 이루어졌으나, 탈피호르몬은 아무런 영향도 미치지 못했다.

검색어 오리나무잎벌레, alder leaf beetle, *Agelastica coerulea*, 월동, 성충휴면, 필수휴면, 유약호르몬, 탈피호르몬

¹ 서울대학교 農科大學 農生物學科 (Dept. Agric. Biol., Coll. Agric., Seoul Natl. Univ., Suwon 441-744, Korea)

곤충은 휴면이라는 특이적 메카니즘을 통해서 계절에 따라 변하는 환경에 적응기 위해 생리적, 행동적, 형태적, 생화학적 변화를 취한다(Tauber 등 1986). 딱정벌레目の 곤충들은 주로 성충기에 휴면하며 이러한 성충휴면의 중요한 특징중 하나가 생식활동의 억제로 나타나기 때문에 성충휴면은 생식휴면으로 간주되기도 한다. 이 시기에 수컷생식기관의 부속생들은 퇴화되고 암컷에 있어서는 휴면의 가장 중요한 측면인 난형성과정(ovogenesis)이 중단되는 등 전반적으로 곤충들의 생식활동이 정지된다(Denlinger 1985).

성충휴면은 생식현상과 밀접하게 연관되기 때문에 이들 휴면의 조절요소로서 많은 종들에서 유약호르몬(JH)이 관여한다고 알려졌다(de Wilde와 de Loof 1973, Riddiford와 Truman 1978). 그러나 아직 유약호르몬의 주된 작용메카니즘은 알려지지 않고 있다. 여러가지 종들에서 휴면개시 시기에 알라타체(corpora allata)가 불활성화되어 유약호르몬이 낮은 농도로 지속되다가 휴면 종료전 알라타체가 재활성화되어 유약호르몬의 농도가 증가됨에 따라 난황소전구체(vitellogenin)가 축적되는 것으로 나타나 성충휴면에서 유약호르몬이 난형성 과정에 관여하는 것으로 보고되었다(Numata와 Hidaka 1984, Ichmori 등 1990, de Loof와 de Wilde 1970). 예를 들면, *Leptinotarsa decemlineata*(일벌레과)의 경우 유약호르몬 III만이 휴면중인 성충에서 발견되었고, 장일 조건에 처리한 개체의 유약호르몬 III의 농도가 높아지며 탈피호르몬과 precocene II는 알라타체활성에 아무런 영향도 주지 못했다(Khan 등 1982).

또한 최근 탈피호르몬(ecdysteroid)도 성충휴면의 조절요인으로 포함될 가능성이 높은 것으로 보고되었다. 이러한 양상은 특히 *L. decemlineata*에서 두드러진 것으로 이들 탈피호르몬은 유약호르몬과 상호 복합적으로 작용하여 유약호르몬을 분해하는 juvenile hormone esterase의 기능을 억제하고 휴면을 종료시키

는 역할을 하는 것으로 밝혀졌다(Lefevre 1989). 그러나 탈피호르몬은 난황형성과정(vitellogenesis) 동안 높은 농도를 유지함에도 불구하고 휴면 개체에 탈피호르몬만을 주입시 휴면타파나 난황물질 합성 자극에는 실패했다(Brier 등 1982).

오리나무잎벌레(*Agelastica coerulea* Baly)(일벌레과: 딱정벌레목)는 우리나라에서 오리나무과 식물들의 잎을 가해하며 일년에 일회 발생하는 곤충으로서 필수 성충휴면(obligatory adult diapause)을 행하는 것으로 추정되어 왔다. 이들의 생활사는 자연계에서 5월 초순까지 성충으로 월동하며 난은 5월 초순에서 7월 초순까지 발견되고 난기간은 평균 8.6일이고 난괴당 알수는 67개로 보고되었다. 유충은 5월 16일에 최초로 발생되었고 유충 기간은 19.9일(1령기: 6.4일, 2령기: 6.0일, 3령기: 7.5일)로 보고되었다. 용은 7월 8일에 최초로 발견되었으며 용기간은 14일, 전용 기간이 6일, 용기간이 8일로 조사되었다. 우화 성충은 7월 18일경부터 발생하여 9월 초순까지 오리나무잎등을 가해하였고 우화 성충의 잠입 기간은 8월 하순에서 9월 중순경으로 보고되었다(전 1977).

본 실험에서는 이 곤충이 필수휴면을 거치는지를 조사하기 위해 광과 온도조건을 각기 달리한 상태에서 사육하였으며 난소발육과정을 시기별로 조사하여 간접적으로 생식휴면임을 살펴보고 휴면중인 개체에 처리한 유약호르몬(JH III)과 탈피호르몬(20-hydroxyecdysone)의 영향을 각각 조사하였다.

재료 및 방법

실험곤충

야외에서 부엽이 덮힌 지표면을 깊이 3 cm 정도까지 파헤쳐 부엽속이나 부토속에서 월동 중인 개체들을 3월말에 채집하여 물오리나무(*Alnus hirsuta*)와 물갸나무(*Alnus hirsuta* var. *sibirica*)잎으로 사육하였다. 채집된 성충을 자연 상태와 유사한 환경조건을 조성한 원형의 유리

용기(20 cm×20 cm)에 50개체씩 넣고 25°C; 16L/8D 또는 15°C; 16L/8D, 상대습도 60~70%의 조건에서 산란시켰다. 산란된 알에서 부화한 유충을 30마리씩 플라스틱 페트리 접시(8.9 cmID×3 cmH)에 넣고 물오리나무나 물겅나무의 잎으로 사육하였다.

휴면유기

휴면유기조건을 조사키 위해 산란된 알을 16L/8D, 12L/12D, 8L/16D의 광기주와 20°C 및 25°C의 온도조건에 두고 한 난피에서 부화한 유충을 30마리씩 선별하여 같은 조건의 페트리 접시에 접종하여 발육 전기간 동안 사육하였다.

성숙한 유충들을 물오리나무나 물겅나무 주변에서 채취한 흙을 넣은 플라스틱 용기(15×15×15 cm)에 옮겨 용화시킨 다음 여기서 우화한 성충은 계속 같은 먹이를 공급하여 주면서 휴면 개체들을 얻었다.

난소 발육

휴면기간 동안 난소의 발육정도를 관찰키 위해 3월말 야외의 부엽 또는 부토속에서 월동 중인 개체를 채집하여 25°C; 16L/8D조건의 실험실로 옮긴 뒤 지상으로 출현하는 개체들을 시기별로 곤충 생리식염수(NaCl : 149.0 mM, KCl : 40.0 mM, MgCl₂ : 9.0 mM, NaHCO₃ 로 pH7.0에 조절)(Aston과 Hughes 1980)속에서 해부하여 난소소관을 해부현미경(Model TS-2, Vision Engineering LTD.)으로 관찰하였다. 또한 일부 채집성충들을 15°C; 16L/8D의 조건에 처리한 후 3일 간격으로 해부, 관찰하였으며 휴면에 갓 들어간 성충의 난소발육정도도 검사하였다.

호르몬 처리 효과

호르몬이 휴면종료에 관여하는지를 확인하기 위하여 유약호르몬(JH III, Sigma Co.)과 탈피호르몬(29-hydroxyecdysone, Sigma Co.)의 두 가지 호르몬을 휴면에 들어간 지 15일된 개체에 각각 처리한 후 그 효과를 조사하였다. 휴

면 중인 개체를 얼음위에 1분간 둔 뒤 복부 4번째 마디의 등측면에 olive oil에 녹인 JH III 또는 2차 증류수에 희석시킨 탈피호르몬을 각각 Hamilton microsyringe로 주사하였다. 대조구로는 olive oil과 2차 증류수를 각각 1μl씩 사용하였으며 처리하지 않은 개체도 동일한 조건에서 비교 관찰하였다.

Khan 등(1982)의 실험결과를 참고하여 합성 JH III는 개체당 5, 10, 20, 50, 또는 100 μg을 olive oil에 용해시켜 1 μl을 주사하였으며 각 처리별당. 실험곤충수는 20~29마리씩이었다. 처리 후의 개체는 플라스틱 용기(15×15×15 cm)에 보관하여 24°C; 15L/8D에 두고 처리 각 3일째부터 신선한 물오리나무 잎을 계속 공급하면서 상태를 관찰하였다. 섭식량은 Δt Area meter(Meiwa Ltd.)로 측정하였고 산란된 알은 25°C; 16L/8D, 상대습도 60~70%에서 보관하면서 관찰하였다(Lefevre 1989).

결과 및 고찰

생활사

오리나무잎벌레(*Agelastica coerulea* Baly)는 일화성의 곤충이며 그들의 생활사 중 대부분을 지표면 가까이에서 성충휴면의 상태로 지냈다. 자연계에서 성충은 4월말부터 지상에 출현하여 섭식을 재개하면서 지상에 출현한 지 4~6일 내에 교미하였다. 지상에 출현한 성충의 산란 횟수 및 시간간격은 처리온도에 따라 달라(그림 1) 온도상승이 난소 발육을 촉진시켜 산란

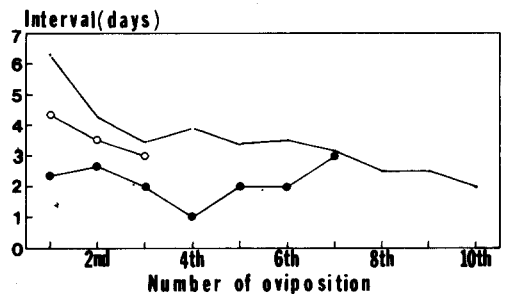


Fig. 1. Interval(days) of *Agelastica coerulea* oviposition at 25°C; 16L/8D(—●—), 20°C; 16L/8D(—○—) and natural condition(May)(—○—).

Table 1. Developmental periods(days \pm standard error) of *Agelastica coerulea* larvae at different temperatures and photoperiods

Stage	25°C			20°C		
	16L/8D	12L/12D	8L/16D	16L/8D	2L/12D	8L/16D
Egg	7.4 \pm 0.54	10.6 \pm 0.00	6.7 \pm 0.00	10.7 \pm 0.00	14.0 \pm 0.00	11.1 \pm 0.00
Larva						
1st	5.9 \pm 0.22	5.9 \pm 0.00	5.3 \pm 0.00	8.6 \pm 0.00	7.4 \pm 0.00	6.9 \pm 0.04
2nd	5.3 \pm 0.42	4.8 \pm 0.00	6.3 \pm 0.00	7.8 \pm 0.00	6.6 \pm 0.00	7.8 \pm 0.04
3rd	7.7 \pm 0.31	8.7 \pm 0.00	9.3 \pm 0.00	8.9 \pm 0.01	11.0 \pm 0.00	10.1 \pm 0.00
Total	18.9	19.4	20.9	25.3	25.0	24.8

간격을 감소시켜준 것으로 추정되었다.

월동성충에서 얻은 유충들의 발육기간(표 1)은 일장조건에 따라 크게 차이하지 않았지만 난기간은 두가지 실험온도조건에서 모두 12L/12D의 중간 광주기에서 가장 길었는데 25°C에선 평균 51%, 20°C에선 평균 29%더 긴 기간이 소요되었다. 각 영기별 유충발육기간도 일장조건의 변화에 따라 달라졌지만 일정한 경향은 찾을 수 없었다. 다만 전체 유충발육기간은 일장이 짧아짐에 따라 25°C에서는 길어지는 경향인 반면에, 20°C에서는 짧아지는 경향을 나타냈다.

오리나무잎벌레유충들을 25°C; 16L/8D조건에서 키울 때 그들의 두폭은 각각 439.3 ± 14.6 , 662.5 ± 14.3 , $1066.1 \pm 29.3 \mu\text{m}$ 로 측정되어 각 영기마다 50~60%의 길이 성장율을 보였다. 성충은 주로 물오리나무(*A. hirsta*)와 물겉나무(*A. hirsuta* var. *sibirica*)을 가해하지만 글루티노사나무(*A. glutinosa*)에도 섭식하였다.

자연계에서 3령의 유충기를 끝낸 성숙유충들은 습기가 많은 오리나무 밑의 땅 속으로 들어가서 나용의 상태로 지냈으며 섭식중단 후 14 ± 1 일의 용기간(전용 5일, 나용 8~9일)을 거친 다음 우화하여 섭식을 개시하고 다시 14 ± 1 일을 더 지낸 후 휴면으로 들어갔다. 이와같은 행동과 소요시간은 자연계나 25°C; 16L/8D의 실험실에서도 비슷하게 나타났으며 전(1977)의 보고와도 큰 차이가 없었다.

각 발육단계별 치사율을 조사해 본 결과 25°C에선 2령충부터 차이되기 시작하여 24L/0D에서 가장 낮았고 일장이 짧아짐에 따라 증가

하여 8L/16D에서 가장 높게 나타났다(그림 2). 반면 20°C에선 일장에 따라 치사율에 큰 차이가 없었으나 완전한 어둠에서 키울 때 비교적 높았다(그림 3).

이들은 휴면상태로 이듬해 봄까지 유지되는지 또는 휴면기간이 끝난 후 온도의 저하에 따라 휴지상태로 지나다가 지상으로 출현하는지는 알 수 없었다. 그러나 본 실험의 결과로 제시되지는 않았으나 휴면에 들어간 개체를 -4°C에 약 40일 간 처리한 후 25°C; 16L/8D의 실험실조건으로 옮기면 28일째-섭식이 시작된 지 13일째-산란했다. 이 결과로 보아 이들의 휴면은 어느정도의 기간동안 저온처리를 받게 되면 끝나고 자연계에서 봄까지 나오지 못하는 것은 저온에 따른 일종의 활동정지상태로 판단된다.

휴면 유기

산란된 알에서 시작하여 유충과 용의 전 발육기간 동안 20°C와 25°C의 온도조건에서 각각 광주기를 16L/8D, 12L/12D, 8L/16D로 하여 사육하여 얻은 성충들은 모두 휴면에 들어가 이들은 필수휴면을 행하는 것으로 나타났다. 즉 난에서부터 전 영기간에 걸쳐 온도와 광을 각기 달리 처리한 모든 개체가 용화 후 14 ± 1 일의 기간 동안 섭식을 행한 후 모두 휴면에 들어가 여러가지 광주기와 온도조건이 휴면에 전혀 영향을 미치지 못하였고 일정한 발육 단계에 이르면 휴면이 유기되는 필수휴면을 하는 것으로 나타났다.

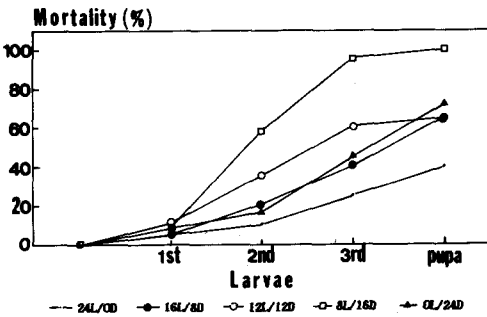


Fig. 2. Mortality of *Agelastica coerulea* Baly during larval and pupal stage under different photoperiods (25°C).

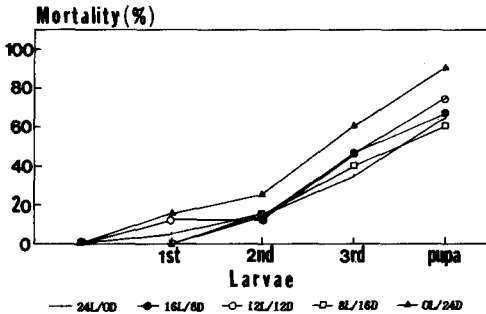


Fig. 3. Mortality of *Agelastica coerulea* Baly during larval and pupal stage under different photoperiods (20°C).

생식휴면에 따르는 난소발육과정 조사

휴면에 들어가기 직전의 개체와 유면말기 및 휴면종료후 개체의 난소 발육과정을 조사하였

다. 휴면에 들어가기 직전의 난소소관은 거의 발육되지 않고 증식실(germarium)과 난황실(vitellarium)로만 구분되고 난황물질은 전혀 축적되어 있지 않았다. 3월말 야외에서 채집한 개체를 15 ± 1°C; 16L/8D에 노출시킨 후 시기별로 구분해서 난소소관의 상대적 발육상태(길이와 폭)를 조사한 경우도 별다른 변화를 보여주지 않았었다. 즉 채집직후의 난소소관 길이는 약 735 μm, 14일 후에도 약 760 μm로 큰 변화가 없었으며 어느 경우나 난소소관의 가장 기부에 있는 첫 난포의 길이도 전체의 22~25%를 차지할 뿐이었다.

한편 3월말에 채집된 성충을 25°C; 16L/8D 조건에 노출하여 그들의 난소소관 발육과정을 추적하였다. 이때, 즉 지상으로 출현할 때의 난소소관도 휴면에 들어가기 직전의 모습과 별다른 차이가 없었으며 약 850 μm의 난소소관 길이중 첫번째의 난포가 약 25%를 차지하였다. 이들을 25°C; 16L/8D조건에 처리하면 3일째 이후부터 난소소관의 길이가 증가되고 난황실에 난황물질이 축적되기 시작하였으며 두번째 난포도 식별되었다. 첫 교미가 일어나는 6일경에는 난소소관의 길이가 1,250 μm로, 첫 산란이 일어나는 9일째에는 2,250 μm로 길어졌으며 이 전체길이의 약 40%가 난황물질로 채워진 첫번째의 난포가 차지하였다. 자연계에서도 월동한 개체들이 지상으로 출현하여 섭식을 시작하면서 난소소관이 발육하기 시작하였다.

Table 2. Effect of juvenile hormone III on oviposition and feeding of diapausing* adult female *Agelastica coerulea* Baley

Treatment	Total No. insects	No. Insects ovipositing	Pre-oviposition period	Oviposition period	Total No. eggs laid	No. eggs laid by 1 female	Amount eaten by 1 female(cm ²)
Olive oil	20	8	26	9	281	35.1	12.4
Distilled water	20	3	27	3	99	33.0	18.3
JH III 5μg	20	20	11	12	328	16.4	28.1
10μg	20	9	—	—	0	0	36.8
20μg	20	11	12	13	207	18.8	22.1
50μg	29	17	12	9	312	18.4	10.9
100μg	28	11	14	19	428	38.9	27.4

* These females had spent 15 days in diapause before hormone treatment.

이 실험에서 오리나무잎벌레는 휴면 시작 전과 휴면 전기간 동안 난소소관은 전혀 발육되지 않은 것으로 나타났다.

휴면종료에 미치는 호르몬들의 영향

휴면중인 개체에 유약호르몬을 처리하면 모두 산란하였다(표 2). 호르몬들을 희석시키는데 사용된 olive oil(유약호르몬)이나 증류수(탈피호르몬)를 처리한 개체들도 처리한 지 7일째 섭식이 재개되었고 olive oil처리 개체는 23일째에 섭식이 중단되었으며 증류수를 처리한 개체들은 19일 이후 섭식이 중단되었다. 호르몬 처리 전 기간 동안 이들의 섭식량은 모두 호르몬 처리개체보다 낮았다. 이들이 산란한 알 중 JH III 100 μg 을 처리한 개체가 산란한 난피의 일부가 부화되었으며 이들은 정상적인 유충보다 훨씬 긴 발육기간을 보냈다. 산란하기 위해서는 섭식이 필수적이지만 섭식량은 산란행위 또는 산란량과는 아무런 연관이 없는 것으로 나타났고 단지 유약호르몬을 처리한 개체가 전반적으로 높은 섭식량을 보인다는 것을 알 수 있었다(표 2).

탈피호르몬이 처리된 개체들에서는 한마리도 섭식을 재개하지 않았을 뿐만 아니라 전혀 산란도 하지 않았다.

이상의 결과에서 보듯이 처리하여 준 유약호르몬은 휴면을 일시적으로 타파시켰지만 탈피호르몬은 휴면타파에 아무런 영향도 미치지 못하였다. 필수성충휴면을 행하는 *Eurygaster maura*(Nemeth와 Varjas 1976)도 이와 유사한 양상을 보여주었다. 즉 휴면이 시작되기 전 이들 성충에 유약호르몬을 처리하면 휴면이 지연되었지만 휴면중인 성충에 처리해도 휴면이 종료되지는 않았다. 외부에서 주입시켜 준 유약호르몬은 휴면 중인 개체의 체내에서 일시적으로 유약호르몬의 농도를 증가시켜 휴면을 순간적으로 타파시켜 주었으며 난소 발육 촉진 호르몬으로 작용하였다고 볼 수 있다. 유약호르몬은 체내의 JH-esterase의 활성을 유발시켜, 이들에 의해 주입시켜 준 유약호르몬이 분해됨에 따라 다시 휴면의 상태로 되돌아간 것으로 추정된다.

*L. decemlineata*의 경우 유약호르몬 100 μg 을 처리한 개체에서만 암컷 몇마리가 산란을 보였고 그 이하의 개체들에서는 산란도 없었고 전반적인 활성도 이들 개체에서 제일 높았다(Schooneveld 등 1977). 또한 *L. decemlineata*에 유약호르몬과 탈피호르몬을 동시에 처리할 경우 탈피호르몬을 먼저 처리하고 48시간 이후 유약호르몬을 처리한 경우의 휴면타파 효과가 유약호르몬을 먼저 처리한 뒤 탈피호르몬을 48시간 이후 처리한 경우보다 훨씬 높았다. 이러한 결과는 탈피호르몬이 휴면 프로그램을 완전히 정지시켜주고 혈액 내의 JH-esterase의 기능을 억제하며 외부에서 주입해 준 유약호르몬의 negative feed back을 방지시켜 준다는 것을 암시한다고 해석되었다(Lefevre 1989).

휴면 개체에 처리한 유약호르몬이 휴면을 일시 정지시켰다고 추정되지만 정확한 해석은 쉽지 않다. 왜냐하면 유약호르몬을 용해시킨 olive oil이나 탈피호르몬을 녹인 증류수만을 처리한 개체들도 산란했기 때문이다. 더욱이 산란된 알수는 용매처리를 받은 개체에서 오히려 더 높게 나타나(표 2)이 결과를 정확하게 해석하기 위해서는 추가의 실험이 필요하다. 그러나 이들의 섭식량 및 산란 양상만을 놓고 비교해 보면(표 2) 유약호르몬을 처리한 개체들에서는 이들의 섭식이 한참 진행 중인 시기에 산란이 이루어졌고, 약량 수준에 따라서 50 μg 의 처리개체를 제외하고는 산란이 이루어진 기간이 길었다. 반면 olive oil과 증류수를 처리한 개체들에서는 섭식활동이 정지되고 난 뒤 상당한 시간이 지난 다음에 산란이 이루어졌고, 산란이 지속된 기간도 유약호르몬을 처리한 개체들보다 훨씬 짧았다. 따라서 유약호르몬은 휴면 중인 개체에서 일시적인 휴면 타파와 산란 촉진 요소로서 작용하였다고 생각된다.

인 용 문 헌

- Aston, R.J. & L. Hughes. 1980. Diuretic hormone-Extraction and chemical properties, In T.A. Miller (ed.), Neurohormonal techniques in insects, pp.91~115. Springer-Verlag, New York.
- Briers, T., M. Peferoen & A. de Loof. 1982.

- Ecdysteroids and adult diapause in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Physiol. Ent.* 7 : 379~386.
- De Kort, C.A.D., B.J. Bergot & D.A. Schooly. 1982. The nature and titre of juvenile hormone in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* 28 : 471~474.
- De Loof, A. & J. de Wilde. 1970. Hormonal control of synthesis of vitellogenic female protein in the Colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* 16 : 1455~1466.
- Denliger, D.L. 1985. Hormonal control of diapause, pp.353~412. In G.A. Kerkut & L.I. Gilbert (eds.), *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, Vol. 8, Pergamon Press, Oxford.
- De Wilde, J. & A. de Loof. 1973. Reproduction-endocrine control, pp.97~157. In M. Rockstein (ed.), *The physiology of insecta*. 2nd ed. Vol. 1, Academic Press, New York.
- Ichmori, T., R. Ohtomo., K. Suzuki & M. Kurihara. 1990. Specific protein related to adult diapause in the leaf beetle, *Gastrophysa atrocyanea*. *J. Insect Physiol.* 36 : 85~91.
- Khan, M.A., A.B. Koopmanschap & C.A.D. de Kort. 1982. The effects of juvenile hormone, 20-hydroxyecdysone and precocene II on activity of corpora allata and the mode of negative-feedback regulation of these glands in the adult female Colorado potato beetle. *J. Insect Physiol.* 28 : 995~1001.
- Lefevere, K.S. 1989. Endocrine control of diapause termination in the adult female Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* 35 : 197~203.
- Nemeth, I. & L. Varjas. 1976. Temporary inhibition of diapause incidence by juvenoids in cereal bug, *Eurygaster maura* L. (Heteroptera : Scutelleridae). *Acta. Pytopath. Acad. Sci. Hung.* 11 : 317~323.
- Numata, H. & T. Hidaka. 1984. Role of the brain in post-diapause adult development on the swallowtail, *Papilio xuthus*. *J. Insect Physiol.* 30 : 165~168.
- Riddiford, L. & J. Truman. 1978. *Biochemistry of insect*. pp.307~357. Academic Press, New York.
- Schooneveld, M., A.O. Sanchez & J. de Wilde. 1977. Juvenile hormone-induced break and termination of diapause in the Colorado potato beetle. *J. Insect Physiol.* 23 : 689~696.
- 전문장. 1977. 오리나무잎벌레 천적조사 이용시험. 임업시험 연구보고서. pp. 727~736.
- Tauber, J.M., C.A. Tauber & S. Masaki. 1986. *Seasonal adaptation of insect*, 411 pp. Oxford University Press, Oxford.

(1991년 7월 18일 접수)