

쌀바구미 개체군 (딱정벌레목: 바구미과)의 행렬모형의 일반화와 그의 적용 가능성

A Generalization of the Matrix Model of Rice Weevil Population (Coeloptera: Curculionidae) and its Applicability

윤태중 · 류문일* · 조혜원

Tae Joong YOON, Mun Il RYOO* and Hye Won CHO

ABSTRACT A matrix model of rice weevil population based on degree day (DD) was constructed. The basic matrix model predicted on exponential increase of the adult weevil density and the finite rate of increase (λ) of the population was estimated to be 2.155/100DD. Adult density simulated by the matrix model including intraspecific competition showed a damped oscillation over time and reached at the stationary level of 530 at 69,300DD. The experimental population showed similar features to that of the model. But there were some differences in the highest density and period of adult oscillation. The differences could largely be caused by the assumption of the model; resource constancy.

KEY WORDS Matrix model, Rice weevil, Degree day, Intraspecific competition, Population dynamics

초 록 온일도(Degree day)를 시간단위로한 쌀바구미의 행렬모형을 작성하였다. 기본행렬모형에서 측정된 계차증가율은 2.155/100DD였으며, 성충밀도는 지수함수적으로 증가하였다. 종내경쟁을 도입한 행렬모형에서 성충밀도는 수렴진동의 형태를 보였으며 69,300일도경에서 530으로 안정되었다. 주어진 실험조건에서 실험개체군의 밀도변동 모형에서 예측되는 것과 유사하였다. 그러나 초기최고밀도와 밀도변동추이에서 양자간에 차이를 보였다. 이는 주로 실험 개체군의 경우 자원의 일정성이 유지되지 않았던 데에서 유기된 결과로 생각된다.

검색어 행렬모형, 쌀바구미, 온일도, 종내경쟁, 개체군 동태

개체군의 제반 현상을 설명하고자 하는 수리적 모형은 개체군의 생활계를 단순화하거나 또는 추상화 한다는 문제가 있다. 그럼에도 불구하고 장기간에 걸친 현상을 단시간에 모사할 수 있으며, 개체군 성장에 관계하는 인자들과 그들 간의 상호작용을 분석할 수 있다는 장점을 가지고 있으므로 개체군에 관련된 이론적 논의는 대체로 수리적 모형을 토대로 이루어져 왔다.

개체군의 현상을 수리적 모형으로 설명하기 위해

서는 이 모형이 수학적인 타당성과 아울러 생물학적인 타당성을 지니고 있다는 전제조건이 충족되어야 한다. 개체군 현상을 분석하기 이전에 분석을 위한 수리적 모형 자체가 논의의 대상이 되는 것은 이러한 이유에서이다.

개체군의 성장 모형으로 널리 알려진 로지스틱 모형(Lotka, 1925; Volterra, 1926)은: 1) 자원의 양이 일정하고, 2) 개체군을 구성하는 개체들이 모두 동일한 형질을 지니며, 3) 밀도에 대한 반응이 즉시적이

고려대학교 자연자원대학 농생물학과(Department of Agricultural Biology, College of Natural Resource, Korea University, Seoul, 136-701, Korea)

* 통신저자(Corresponding author)

라는 가정하에서 성립될 수 있다. 따라서 기본 사고의 틀로서는 유용할 수 있으나 수학적, 생물학적 타당성에서 문제를 가지고 있다(예, Kuno, 1991). 계차방정식(Hassell, 1975)은 개체군의 밀도변동을 비연속적 시간 상에서 검토함으로써 로지스틱 모형보다는 사실성(事實性)을 지니고 있으나 개체들의 동질성을 전제한다는 점에서 로지스틱 모형과 본질적으로 다르지 않다. Leslie(1945, 1948)에 의해 제안된 행렬모형은 개체군을 구성하는 개체들의 연령 계급간의 상이성을 포함함으로써 보다 현실성이 있는 모형이며 개체군의 밀도추이를 예측하는데 널리 사용되는 모형이다(예, Flipse & Veling, 1984; Werner & Caswell, 1977; Law, 1983; Samuel & Foin, 1983; Smith, 1970; Usher, 1966; Carey, 1982; Nakaoka, 1996). 이 모형은 특히 행렬의 각 요소를 함수로 조정할 수 있다는 융통성을 지니고 있다.

그러나 행렬모형을 구성하기 위해서는 연령계급이 일정하다는 전제를 충족시켜야 한다. 이 전제는 개체군이 알, 유충, 번데기, 성충의 상이한 총태로 구성되며 각 총태의 발육기간이 상이한 곤충 개체군의 경우 충족되기가 어렵다. 그러므로 총태를 중심으로 하는 성장모형을 설정하거나(Lefkovitch, 1963), 특정 총태를 인위적인 시간 단위로 설정(Longstaff, 1984)하고 있다. 그러나 곤충은 변온생물로서 각 총태별 발육기간과 생활사가 온도에 따라 상이하므로 이것은 근본적인 해결책이 되지 못하고 있다. Ryoo 등(1988)은 쌀바구미의 생명표를 온일도(degree day)를 단위로 작성하는 경우 온도에 따른 영향을 분리할 수 있다는 보고를 한 바 있다.

행렬모형에서 또 한가지 문제는 자원의 양이 일정하게 유지된다는 전제의 충족이다. 실제로 곤충 개체군의 경우 개체군이 사용할 수 있는 가용자원은 한정되어 있으며(상대적 결핍[relative shortage], Andrewartha & Birch, 1984), 시간의 흐름에 따라 감소할 수 밖에 없다. 자원의 소모가 유의(有意)하게 일어나는 이러한 시스템에서는 자원 양의 일정성이라는 전제를 충족시킬 수 없으며 필연적으로 모형과 실제 사이에 편차가 일어날 수 밖에 없다. 행렬모형을 응용하기 위해서는 이러한 문제점에 대한 검토가 있어야 한다고 생각된다.

본 연구는 온일도를 기준으로 쌀바구미 개체군의 행렬모형을 작성함으로써 연령계급의 일정성이라는 행렬모형의 전제를 어느 정도 충족시킬 수 있는가?

하는 문제와 자원의 감소가 수반되는 시스템에서 모형에 의한 추정치와 실제 밀도 간에 어느 정도의 편차가 일어날 수 있는가? 하는 문제를 검토하기 위하여 수행된 것이다.

재료 및 방법

1. 실험 개체군

쌀바구미의 밀도변동 양상은 자원의 혼잡이 쌀바구미의 개체군에 미치는 영향을 조사하기 위해서 수행된 실험결과를 인용하였다(조, 1988; Ryoo & Cho, 1992). 이 실험은 500 ml 들이 비커에 현미와 정조(正租)(품종: 추청)를 각 105 g 씩 1:1로 혼합한 210 g을 담은 후, 우화후 24 시간 미만의 쌀바구미 10쌍을 접종하여 상온(常溫)에 보관하면서 쌀바구미 성충수의 변화를 1개월 간격으로 조사한 것이다. 조사시마다 자원의 총 중량을 측정하면서 소모된 양만큼 보충하였다. 쌀바구미는 정조를 이용하지 못하므로(Cho *et al.*, 1988) 기간 중 주로 현미가 감소되었으며 감소량의 반 만큼 현미가 보충되었으므로 쌀바구미의 가용자원량은 시간이 경과함에 따라 감소되었다. 그러므로 자원의 양적 변화가 행렬모형의 예측도에 미치는 영향을 조사하기 위해서 적당한 자료라고 생각되었다.

2. 모형구성

1) 시간단위

행렬모형의 시간 단위는 쌀바구미의 100 온일도($\geq 15^{\circ}\text{C}$)였다. 실험 기간 중의 온일도는 Ryoo *et al.* (1988)의 자료를 인용, 산출하였다. 100온일도를 시간단위로 한 것은 모형구성의 편의성에 따른 것이었다.

2) 연령특성적 생존률과 출산률의 추정

Cho *et al.*(1988)의 쌀바구미 생명표의 시간단위를 온일도로 개편한 후, 생존률 또는 출산률과 온일도와의 관계를 Stinner(1975)의 방정식을 부분적으로 변형하여 추정하였다. 이를 위해서 SAS SYNLIN PROC(SAS Institute, 1988)를 사용하였다.

누적 출산률(P_f)과 온일도와의 관계는

$$P_f = C(1 - Z)^{6Z}$$

$$Z = (DD_{end} - DD_{current}) / (DD_{end} - DD_{start})$$

C 는 총산란수, θ 와 k 는 상수이며 DD_{end} , $DD_{current}$, DD_{start} 는 각각 산란종료일도, 조사일도, 산란시작일도이다.

생존률(P_s)과 온일도와의 관계는

$$P_s = (1 - Z)^{92}$$

$$Z = DD_{current} / DD_{end}$$

θ 와 k 는 상수이며 DD_{end} , $DD_{current}$ 은 각각 생존률이 0인 온일도와 조사일도이다.

누적 출산률의 각 시간단위별 차이를 연령특성적 출산률로, 시간단위별 (100DD) 누적생존률의 비 (L_{x+100} / L_x)를 연령특성적 생존률로 하였다.

3) 밀도의존적 종내경쟁 추정

밀도의 증가로 인한 자원의 부족은 필연적으로 종내경쟁을 유발하게 된다. 행렬모형 구성을 위한 쌀바구미의 생활사에서 종내경쟁은 산란하는 암컷 상호간의 방해 (mutual interference)와 산란 가능한 쌀알의 부족으로 유도된다고 가정하였다. 성충의 수명 등도 생각할 수 있으나 우리의 경험으로는 이것이 관건인자가 아니었기 때문이다 (Longstaff, 1981 참조). 밀도증가로 인한 산란수 감소는 다음과 같이 Bellows (1982)의 경쟁방정식을 기본으로 추정하였다.

$$N_{t+1} = \lambda_t N_t (1 + aN_t)^{-b}$$

이때 N_t 와 N_{t+1} 은 시간(온일도) t 와 $t+1$ 에서의 암컷 성충의 밀도이고, λ_t 는 종내경쟁이 일어나지 않을 경우 t 에서의 증가율, 그리고 a 와 b 는 경쟁 상수이다. 각 통계량은 SAS NLIN PROC (SAS Institute, 1988)를 이용하여 추정하였다.

결 과

1. 실험개체군에서의 성충밀도 변동

그림 1은 실험개체군에서의 성충의 밀도변동을 보인 것이다. 초기의 빠른 증가로 비커 당 610 마리에 이른 후부터 다시 감소하여 1942일도에서 최저치인 101마리에 이르고 2000일도 경부터 다시 증가하여 962마리 수준에 이르렀다. 실험의 중단으로 인해 더 이상의 변동 추세를 볼 수 없었으나, 주어진

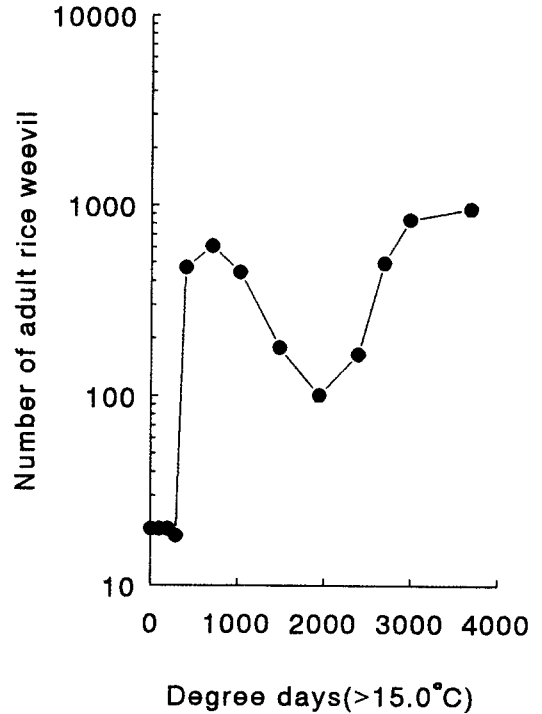


Fig. 1. The sequential changes in the number of living adult of rice weevil over time based on degree

조건에서 쌀바구미의 개체군 밀도는 주기적 변동 특성을 지니고 있음을 보여주었다. 이러한 주기성은 밀도의존적 경쟁의 결과로 해석된다. 밀도가 높아감에 따라 증가율이 반비례적으로 감소하고 있으며 (그림 2a) 밀도케적이 시계바늘 방향으로 진행되고 있기 때문이다 (그림 2b).

2. 쌀바구미의 행렬모형

1) 연령특성적 출산률과 생존률

쌀바구미의 생명표 (Cho et al., 1988)를 토대로 산출한 출산률의 매개변수 추정치는 $C = 263.0$, $\theta = 0.7564$, $k = 2.9867$ 이었으며, 산란은 452.4일도에서 시작하여 2363.4일도에서 종료되었다. 생존률의 매개변수 추정치는 $\theta = 1.0163$, $k = 0.9921$ 이었고 100%가 사망하는 시간은 2454.4일도로 추정되었다. 추정방정식의 결정계수 (r^2)는 출산률과 생존률에서 각각 0.9923과 0.9020으로 만족할 수 있는 수준이었다 (그림 3a, 3b).

2) 행렬모형

100온일도를 단위로 한 쌀바구미 개체군의 기본

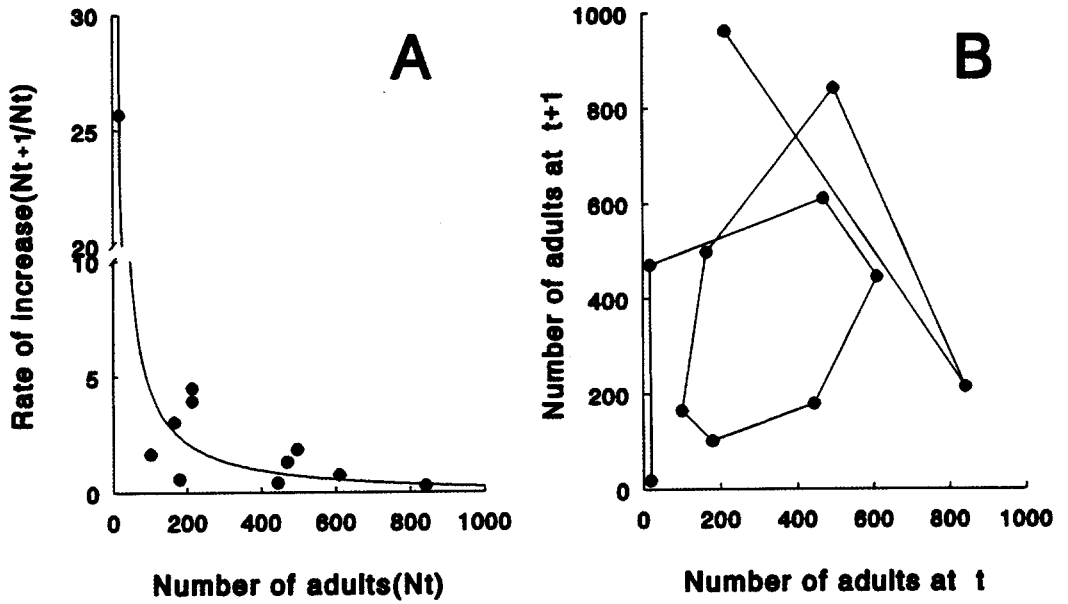


Fig. 2. Influences of the density at the base time (N_t) on the density at the next counting time (N_{t+1}). (a) The relationship between rate of increase (N_{t+1}/N_t) and number of adults (N_t) (●: observed and -: estimated) and (b) the relationship between the number of adults observed at t and $t+1$.

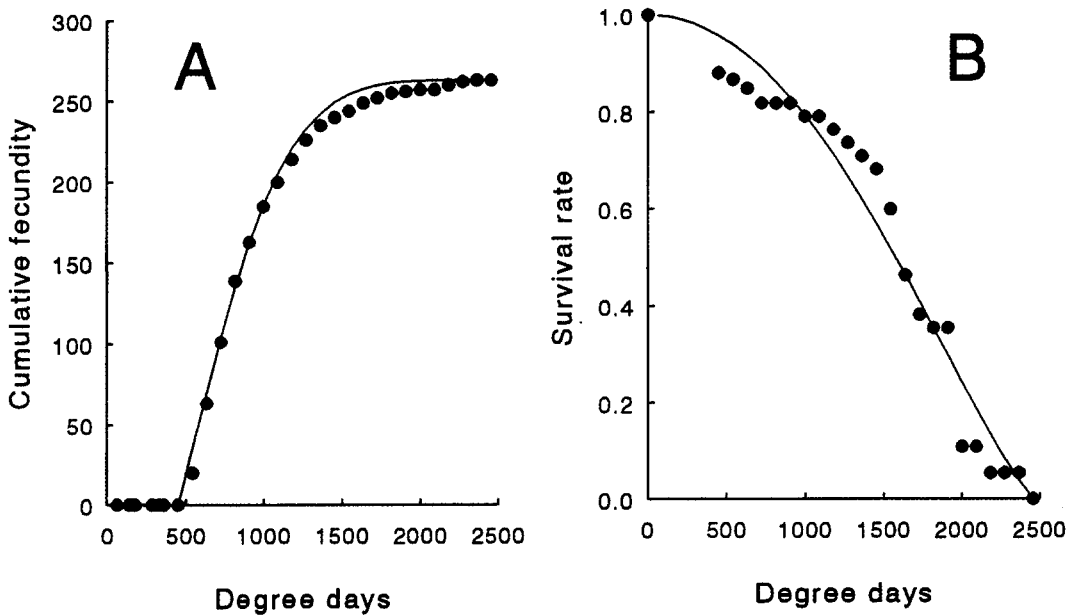


Fig. 3. The observed (●) and estimated value (-) of (a) the cumulative fertility and (b) survival rate of rice weevil based on degree days.

행렬은 그림 4와 같다. 행렬의 고유치로 추정된 계차증가율(λ)은 100일도 당 2.155였으며 성충밀도는

지수함수적으로 증가하였다.

그림 5는 종내경쟁을 도입한 행렬에 의한 개체군

0.000	0.000	0.000	0.000	19.722	37.589	37.400	34.877	30.762	25.936	21.047	16.503	12.526	9.200	6.525	4.448	2.891	1.771	1.002	0.507	0.216	0.068	0.011
0.992	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0.987	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0.983	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0.978	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0.973	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0.968	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0.962	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0.956	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0.995	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.942	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.933	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.924	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.913	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.900	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.885	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.867	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.845	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.816	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.778	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.723	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.637	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.478

Fig. 4. The matrix model (23 × 23) of rice weevil based on 100 degree days on brown rice.

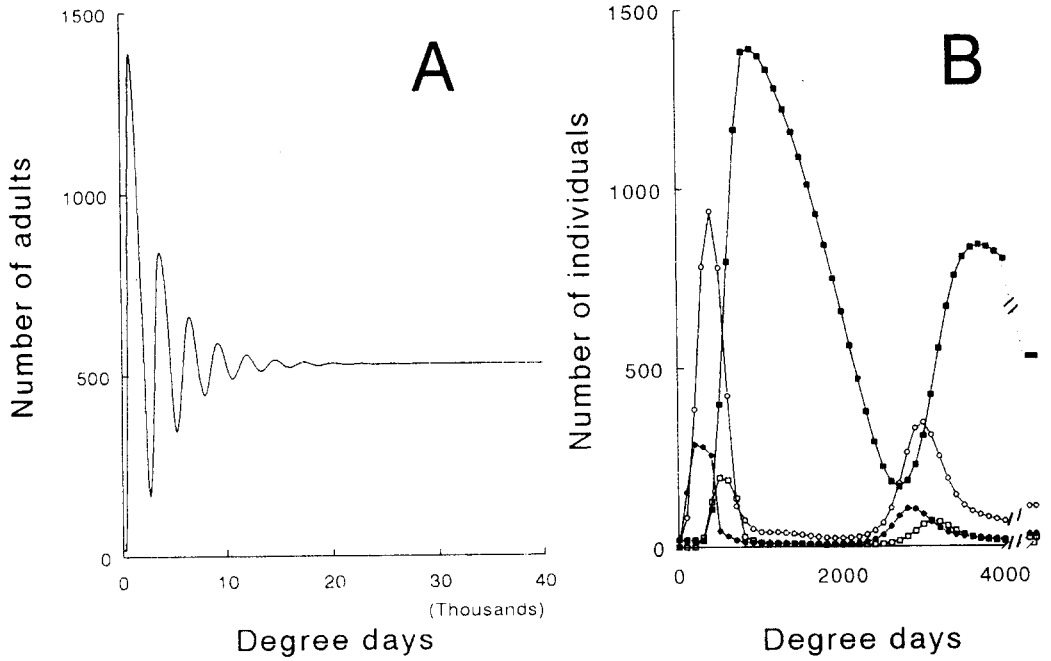


Fig. 5. The predicted changes in the number of eggs (—●—), larvae (—○—), pupae (—□—) and adults (—■—) of rice weevil over time.

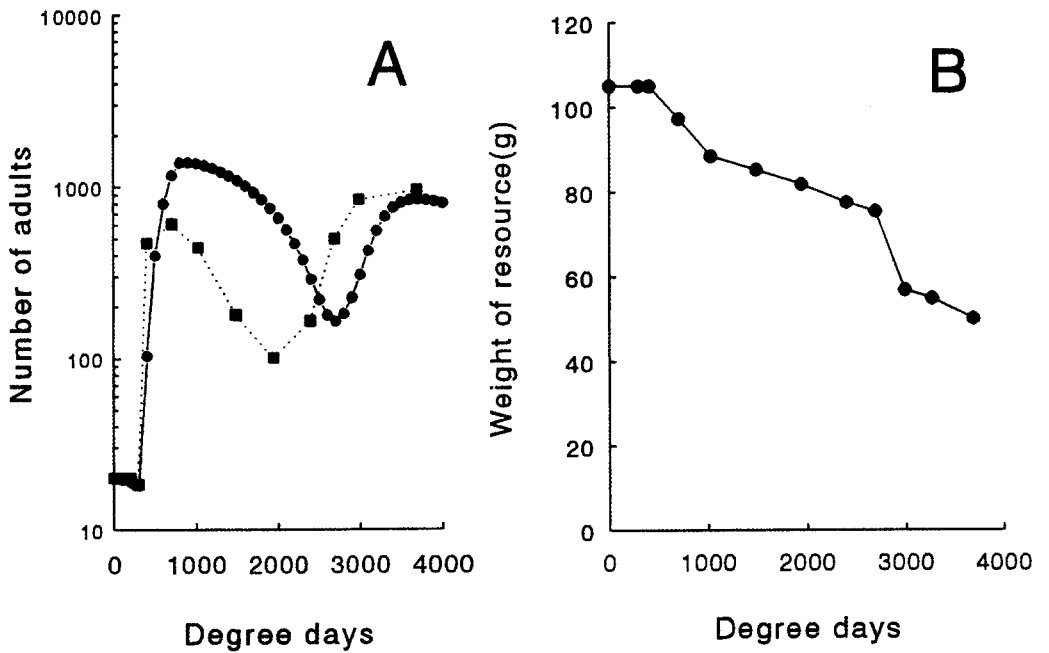


Fig. 6. Sequential changes in the number of living adult rice weevils observed (—■—) and estimated by the matrix model (—●—) (a) and changes in the weight of resource (brown rice) over time (b).

의 경시적 밀도변동을 보인 것이다. Bellows (1982)의 경쟁방정식의 계수는 최적 접근법(maximum likelihood method)에 의해 추정되었으며 $a=0.01$, $b=2.90$ 이었다. 성충의 밀도는 초기 진동과정을 거쳐 시간의 경과에 따라 진동폭이 감소하면서 69,300일도에서 530두로 안정되는 양상을 보였다(그림 5a). 이에 따라 각 층태별 밀도도 수렴적 진동을 거쳐 안정연령분포에 도달하였다(그림 5b).

3) 모형의 사실성(reality)

그림 6a는 실험개체군과 모형에 의해 추정된 성충의 밀도 변동을 비교한 것이다. 양자가 다 주기성을 보이고 있으며 밀도변동도 유사하게 진행되고 있다. 그러나 모형에 의한 밀도의 최고치가 실제 관측치에 비해 높게 나타나고 있으며(비커 당 1,390마리 대비 610마리) 변동 주기도 긴 것으로 나타나고 있다. 실험개체군에서는 밀도가 재상승하기까지 경과한 시간이 대체로 2,000일도인데 비해 모형에서는 2,700일도 정도로 나타나고 있다. 실험개체군과 모형에서 나타난 이러한 차이는 행렬 모형에서의 종내경쟁의 평가가 실제보다 낮았던 데서 온 것일 수가 있다. 이는 또한 주기적인 자원의 변화가 초래한 종내경쟁의 강도를 제고했던 데서 온 결과일 수도 있다고 생각된다. 실험개체군에서 쌀바구미의 자원은 시간이 경과함에 따라 점차 감소함으로써 자원의 일정성이 충족되지 않은 것으로 나타나고 있다(그림 6b). 그럼에도 불구하고 3,000 DD가 경과된 후에는 추정모형에 의한 추정치와 성충의 밀도변동이 유사하게 되었는데 이것은 행렬모형에 의한 개체군 밀도의 장기적인 추정이 가능함을 보여주고 있다.

고 찰

가용자원이 일개월 주기로 보충되는 상황에서 쌀바구미 성충의 밀도는 진동하는 양상을 보였다. 쌀바구미는 알에서부터 번데기까지 쌀알내에서 생활하는 단독포식기생자(solitary parasitoid)와 유사한 생활사를 가진 곤충이다. 따라서 쌀바구미 밀도의 증가는 산란되지 않은 쌀알의 수와 관계를 가지고 있다. 자원을 보충하는 사이 기간에는 소모된 자원이 보충되지 않으므로 가용자원량이 감소되며 따라서 산란을 위한 개체 간 경쟁이 필연적이었을 것이다. 이 결과로 성충의 밀도는 지연적 밀도의존 현

상(delayed density dependence)을 보인 것으로 추정된다. 즉 밀도의존적 산란수의 증감이 차세대 성충 밀도의 증감으로 나타나기까지는 발육 기간 만큼의 시간적 지연이 있었다는 것이다. 일정량 자원의 주기적 공급으로 인한 개체군밀도의 진동현상은 잘 알려져 있는 사실이다(예, Nicholson, 1957).

실온에서의 쌀바구미 성충밀도의 경시적(經時的) 변동은 정온(28°C)에서 작성된 쌀바구미의 생명표를 토대로 작성된 행렬모형에 의해 근사적(近似的)으로 예측될 수 있었다. 이 사실은 특정 환경에서의 생명표를 온일도를 시간단위로 하여 변형할 경우 일반적으로 확대 적용될 수 있다는 것을 암시하는 것으로, 개체군의 밀도변동 매카니즘을 구명하는 데 특정한 환경하에서 작성된 생명표 통계량도 일반적인 분석모형의 지표로 할 수 있음을 보여주는 것이다.

그러나 실제로 행렬모형에서 예측되는 현상은 실제 관찰치에 비해 시간적 지체를 보이고 있으며 초기 최고밀도의 예측치가 실제치보다 높았다. 이러한 불일치도는 종내경쟁의 측정이 실제보다 낮았던 데서 온 결과일 수도 있으며 동시에 모형에서 전제하는 자원의 질적, 양적 일정성이 실제로 이루어지지 않은 사실에 기인되는 것으로 판단된다. 본 연구에서 처럼 일개월을 단위로 먹이를 보충할 경우 기간 중 이루어지는 자원의 밀도의존적 소모로 인해, 자원의 부족에 따른 밀도의존적 인자의 작용은 모형에서 예측되는 수준보다 현저히 높을 수 있기 때문이다. 그러므로 자원 증감의 주기는 모형의 예측도에 크게 영향을 줄 수 있다고 생각된다. Shimada와 Tuda (1996)는 쌀바구미(*Callosobruchus chinensis* L.)의 개체군동태를 논함에 있어 자원의 공급 간격이 개체군 동태에 영향을 미칠 수 있음을 보여주었다. 그들에 따르면 자원(쌀 5g)을 7일을 주기로 공급할 경우 성충의 밀도는 진동 또는 한정 순환(limit cycle)을 보이는데 비해 10일을 주기로 공급할 경우 성충의 밀도가 빠르게 안정되었다고 한다. 더우기 본 연구에서 자원의 공급은 시간의 흐름에 따라 감소하였으므로 이 영향은 모형에서의 예측보다는 컸을 것이다. 그러므로 행렬모형을 논함에 있어 시간의 경과에 따른 자원의 양적, 질적인 변화에 대한 고려는 분명히 있어야 할 것으로 생각된다. 이러한 문제에도 불구하고 3,000 DD이후에서 보이는 추정치와 실제 개체군 밀도의 유사성은 모형에 의한 개

체군 동태 추정이 장기적인 면에서 가능함을 보여 주고 있는데 이는 점진적으로 안정되는 밀도수준(그림 5)에서 자원량에 의한 개체군의 종내경쟁이 일정수준으로 안정되어가기 때문으로 생각된다. 이에 대한 연구는 앞으로 이루어져야 할 것이다.

일정한 시간단위를 기준으로 한다는 행렬모형의 조건은 온도와 총태에 따라 상이한 기간을 요하는 곤충 개체군의 경우 충족시키기가 어렵다. Longstaff와 Evans(1983) 그리고 Longstaff(1984)는 쌀바구미의 유충기간을 일정단위로 단위로 하여 모형을 작성한 바 있으며 Shimada와 Tuda(1996)은 쌀바구미에서 알, 유충, 번데기, 어린성충기, 노후성충기 등을 각각 일 주(週)로 하는 행렬모형을 작성하고 개체군의 문제를 논의한 바 있다. 그러나 이러한 노력은 온도에 따라 크게 영향을 받는 곤충 개체군의 모형에서는 그의 일반성이 인정될 수 없으며 특정한 환경에서만 적용 가능하다. 이를 극복하기 위해서는 곤충의 생리적 시간을 단위로 하는 모형이 필요하며 Ryoo(1988) 등은 생리적 시간의 척도인 온일도(溫日度, degree day)를 단위로 쌀바구미 생명표를 작성하여 타당성을 검토한 바 있었다. 본 연구에서는 온일도를 시간단위로 한 행렬모형이 쌀바구미의 개체군의 동태를 추정함에 좋은 방안이 될 수 있음을 보여 주었다. 그러나 이를 위해서는 쌀바구미의 종내경쟁이 생활사에 미치는 영향과 자원량의 변화가 종내경쟁에 미치는 영향에 대한 연구가 자세하게 이루어져야 할 것으로 생각된다.

사 사

본 연구는 고려대 식품가공핵심기술센터의 연구비(수령자:류문일)지원으로 이루어졌습니다.

인용문헌

- Andrewartha, H.G. & L.C. Birch. 1984.** "The ecological web". The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Bellows, T.S.Jr. 1982.** Analytical models for laboratory populations of *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). *J. Anim. Ecol.* **51**: 263-287.
- Carey, James R. 1982.** Demography and population dynamics of the mediterranean fruit fly. *Ecological Modelling.* **16**: 125-150.
- Cho, K.J., M.I. Ryoo & S.Y. Kim. 1988.** Life table statistics of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) in relation to the preference for rough, brown and polished rice. *Korean J. Entomol.* **18**: 1-6.
- Flipse, Eric & ED J.M. Veling. 1984.** An application of the Leslie matrix model to the population dynamics of the hooded seal, *Cystophora cristata* Erxleben. *Ecological Modelling.* **24**: 43-59.
- Hassell, M.P. 1975.** Density dependence in single-species populations. *J. Anim. Ecol.* **44**: 283-295.
- Kuno, E. 1991.** Some strange properties of the logistic equation defined with r and K : Inherent defects or artifacts? *Res. Popul. Ecol.* **33**: 33-40.
- Law, Richard. 1983.** A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology.* **64**(2): 224-230.
- Lefkovich, L.P. 1963.** Census studies on unrestricted populations of *Lasioderma serricorne* (F.) (Coleoptera: Anobiidae). *Bull. Ent. Res.* **55**: 87-96.
- Leslie, P.H. 1945.** On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika.* **33**: 183-212.
- Leslie, P.H. 1948.** Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika.* **35**: 213-245.
- Longstaff, B.C. 1981.** Density-dependent fecundity in *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.* **17**: 73-76.
- Longstaff, B.C. 1984.** An extension of the Leslie matrix to include a variable immature period. *Aust. J. Ecol.* **9**: 289-293.
- Longstaff, B.C. & B.C. Evans. 1983.** The demography of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae), submodels of age-specific survivorship and fecundity. *Bull. ent. Res.* **73**: 333-344.
- Lotka, A.J. 1925.** "Elements of Physical Biology" Princeton University Press, Princeton.
- Nakaoka, M. 1996.** Dynamics of age- and size-structured populations in fluctuating environments: applications of stochastic matrix models to natural populations. *Res. Popul. Ecol.* **38**: 141-152.
- Nicholson, A.J. 1957.** The self-adjustment of populations to change. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* **22**: 153-73.
- Ryoo, M.I., K.J. Cho. & C.K. Yoo. 1988.** Life table statistics of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* (Coleop-

- tera: Curculionidae) on the degree day scale. *Korean J. Appl. Entomol.* **27**: 14–20.
- Ryoo, M.I. & H.W. Cho. 1992.** Feeding and oviposition preferences and demography of rice weevil (Coleoptera: Curculionidae) reared on mixtures of brown, polished, and rough rice. *Environ. Entomol.* **21**(3): 549–555.
- Samuel, Michael D. & Theodore C. Foin. 1983.** Exploiting sea otter population analysis. *Ecological Modelling*, **20**: 297–309.
- SAS Institute. 1988.** SAS user's guide : statistics. SAS Institute, Cary, N.C.
- Shimada, Masakazu & Midori Tuda. 1996.** Delayed density dependence and oscillatory population dynamics in overlapping-generation systems of a seed beetle *Callosobruchus chinensis*: matrix population model. *Oecologia*, **105**: 116–125.
- Smith, F.E. 1970.** Analysis of ecosystems. In *Analysis of temperate forest ecosystems*, ed. Reichle, D.E., 7–18. Springer, Berlin.
- Stinner, R.E., G.D. Butler Jr., J.S. Bachelor & G. Turtle. 1975.** Simulation of temperature-dependent development in population dynamics model. *Can. Entomol.* **107**: 1167–1174.
- Usher, M.B. 1966.** A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J. Appl. Ecol.* **3**: 355–367.
- Volterra, V. 1926.** Variazioni e fluttuazioni dei numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Ascd. Lincei*, **2**: 31–113 (English translation in: Chapman, R.N. 1931. "Animal Ecology" McGraw-Hill, New York.)
- Werner, Patricia A. & Hal Caswell. 1977.** Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, **58**: 1103–1111.
- 조혜원. 1988.** 식이조합이 쌀바구미 (*Sitophilus oryzae* L.) (Coleoptera: Curculionidae)의 생활사, 개체군 동태 및 쌀바구미 좀벌 (*Lariophagus distinguendus* Förster)과의 상호작용에 미치는 영향. 고려대학교 석사학위논문.
(1997년 2월 3일 접수, 1997년 9월 26일 수리)