

가루깍지벌레(*Pseudococcus comstocki* Kuwana)의 온도별 발육기간 및 발육단계 전이 모형

전홍용* · 김동순 · 조명래 · 장영덕¹ · 임명순

농촌진흥청 원예연구소 원예환경과, ¹충남대학교 농생물학과

Temperature-dependent Development of *Pseudococcus comstocki* (Homoptera: Pseudococcidae) and Its Stage Transition Models

Heung Yong Jeon*, Dong Soon Kim, Myoung Rae Cho, Young Duck Chang¹ and Myong Soon Yiem

Horticultural Environment Division of National Horticultural Research Institute, RDA, Suwon 441-440, Republic of Korea

¹Department of Agricultural Biology, Graduate School, Chungnam National University Taejon 305-764, Republic of Korea

ABSTRACT : This study was carried out to develop the forecasting model of *Pseudococcus comstocki* Kuwana for timing spray. Field phenology and temperature-dependent development of *P. comstocki* were studied, and its stage transition models were developed. *P. comstocki* occurred three generations a year in Suwon. The 1st adults occurred during mid to late June, and the 2nd adults were abundant during mid to late August. The 3rd adults were observed after late October. The development times of each instar of *P. comstocki* decreased with increasing temperature up to 25°C, and thereafter the development times increased. The estimated low-threshold temperatures were 14.5, 8.4, 10.2, 11.8, and 10.1 °C for eggs, 1st+2nd nymphs, 3rd nymphs, preoviposition, and 1st nymphs to preoviposition, respectively. The degree-days (thermal constants) for completion of each instar development were 105 DD for egg, 315 DD for 1st+2nd nymph, 143 DD for 3rd nymph, 143 DD for preoviposition, and 599 DD for 1st nymph to preoviposition. The stage transition models of *P. comstocki*, which simulate the proportion of individuals shifted from a stage to the next stage, were constructed using the modified Sharpe and DeMichele model and the Weibull function. In field validation, degree-day models using mean-minus-base, sine wave, and rectangle method showed 2-3 d, 1-7 d, and 0-6 d deviation with actual data in predicting the peak oviposition time of the 1st and 2nd generation adults, respectively. The rate summation model, in which daily development rates estimated by biophysical model of Sharpe and DeMichele were accumulated, showed 1-2 d deviation with actual data at the same phenology predictions.

KEY WORDS : *Pseudococcus comstocki*, Forecasting model, Degree-days, Stage emergence model, Pear trees

초 록 : 본 연구는 가루깍지벌레 방제적기 예측을 위한 모형을 개발하고자 수행하였다. 포장에서 가루깍지벌레 발생시기 조사 및 온도별 발육기간을 조사하였으며 각 발육단계 전이(우화)모형을 작성하였다. 성충발생 최성기는 1세대 6월 중하순, 2세대 8월 중하순, 3세대는 10월 하순으로 수원지방에서는 연 3회 발생하였다. 가루깍지벌레 각 발육단계의 발육기간은 25°C까지는 온도가 증가할수록 감소하였으나 그 이상 온도에서는 증가하였다. 발육영점온도 추정결과 알 14.5°C, 1령 약충+2령 약충 8.4°C, 3령 약충 10.2°C, 산란전기간 11.8°C, 그리고 1령 약충부터 산란전까지는 10.1 °C이었다. 발육완성을 위한 적산온도(DD)는 알 105 DD, 1령+2령 315 DD, 3령 143 DD, 산란

*Corresponding author. E-mail: jeon5155@rda.go.kr

전기간 143 DD이었다. 알부터 산란기까지 필요한 적산온도는 599 DD이었다. 생물리적 발육모형과 발육완료시기 분포를 나타내는 Weibull 함수를 이용 가루깍지벌레의 특정 발육단계에서 다음 발육단계로 전이되는 개체수의 비율을 추정하는 발육단계 전이모형을 작성하였다. 1령부터 산란전 기간까지 적산온도를 이용하여 성충발생 세대별 50% 산란시기를 예측한 결과 Mean-minus-base 추정법을 사용한 경우 실측일과 비교하여 1992년과 1993년 1세대와 2세대 모두 2-3일의 편차를 보였고, Sine wave 추정법을 이용한 경우는 1-7일의 편차를 보였다. Rectangle 추정법은 0-6일의 편차를 보였다. 발육모형을 이용 일별 발육률을 추정하고 이것을 누적하는 발육률 적산모형의 경우 1세대와 2세대의 성충산란 시기 예측 결과 모두 50% 산란시기까지는 1-2일의 편차를 보였다.

검색어 : 가루깍지벌레, 예찰모형, 적산온도, 발육단계 전이모형, 배나무

가루깍지벌레(*Pseudococcus comstocki* Kuwana)는 분류학상 매미목 가루깍지벌레과(Pseudococcidae)에 속하는 해충으로 사과나무, 배나무, 감나무 등 65종의 기주식물에 발생하여 피해를 주는 해충으로 알려져 있다(Ferris, 1919; Compere, 1933). 국내 배나무에서는 가루깍지벌레, 굴가루깍지벌레(*Planococcus citri* Risso), 온실가루깍지벌레(*P. kraunthiae* Kuwana), 버들가루깍지벌레(*Crisicoccus matsumotoi* Shiraiwa), 등나무가루깍지벌레(*Dysmicoccus wistariae* Green) 등이 발생한다고 보고하였다(Park *et al.*, 1992). 가루깍지벌레는 배나무의 조피 또는 전정가지 절단면의 틈 등에서 왁스물질에 쌓인 난괴 상태로 월동하고, 월동알에서 부화된 약충들은 조피틈 등의 새살이 나온 곳에 서식하다가 과실로 이동하여 가해한다(Choi, 1991). 배는 대부분 봉지재배를 하기 때문에 봉지내 과실에 정착한 해충 개체들은 약제에 접촉되지 않아 방제에 어려움이 있다. 또한 농약을 주기적으로 살포하는 관행방제 과원에서 5% 내외의 피해과율을 보이고 있으며(Jeon *et al.*, 2000), 방제를 소홀히 할 경우 더욱 큰 경제적 손실을 가져오게 된다. 따라서 봉지를 씌우기 전에 발생 밀도를 낮추는 방법이 필요하고, 특히 알에서 갓 부화하는 약충시기에 적기방제하는 것이 필요하다. 즉, 가루깍지벌레가 성장할수록 조피 밑으로 이동하여 정착하는 한편 왁스물질을 분비하므로 농약이 층체에 직접 접촉이 잘 되지 않아 방제효과가 떨어지기 때문이다. 또한 농약의 오용과 과용에 대한 우려와 함께 농약사용을 절감하기 위한 해충종합관리체계의 실천이 요구됨에 따라 천적을 이용한 생물적방제와 해충 발생예찰에 의한 합리적 약제살포시기 결정이 중요시되고 있다(Metcalf, 1994).

최근까지 해충발생 예찰은 유효적산온도를 이용한 방법이 폭넓게 이용되고 있으며 실제로 좋은 예측결과를 나타내는 것으로 알려져 있다(Eckenrode and

Chapman, 1972; AliNiazee, 1976; Butts and MeEwen, 1981). 그러나 유효적산온도 방법은 발육영점온도를 직선회귀식에 의해 추정하기 때문에 저온이나 고온 영역에서 오차가 발생된다는 단점이 있다(Howe, 1967). 최근 들어서는 이러한 문제점을 보완하는 발육속도 개념에 근거한 발육률을 적산하여 예측하는 방법이 개발되고 있으며(Wagner *et al.*, 1985), 적산온도를 이용한 모형보다 높은 적중도를 보이는 것으로 보고되고 있다.

어떤 해충의 발생시기 예찰모형을 작성하기 위해서는 온도에 따른 정량적인 발육자료가 필요하다. 국내 외적으로 상온상태에서 발육자료만 있을 뿐(Hough, 1925; Choi, 1991) 아직까지 가루깍지벌레의 온도발육에 대한 정량적 자료가 없는 상태이다. 따라서 본 연구는 가루깍지벌레의 온도발육 실험을 실시하고, 그 자료를 바탕으로 세대별 성충산란시기 예측모형을 작성하였다. 또한 장차 가루깍지벌레 개체군의 발생모형(population phenology model) 작성을 위한 각 발육단계 전이(우화)모형을 작성하였다.

재료 및 방법

실험곤충 사육

실험에 이용된 가루깍지벌레(*Pseudococcus comstocki* Kuwana)는 원예연구소(수원시 이목동) 배과원에서 월동알을 채집하여(1994년 2월) 사육실(25±0.5°C; RH=70±5%; L:D=16:8)에서 3-4세대 누대 사육한 개체들이었다. 누대사육시에는 감자싹을 이용하였다(Meyerdirk *et al.*, 1981). 가루깍지벌레 누대 사육을 위하여 빛드(W37×L32×H5 cm)에 모래(수분함량≈10%, g/g)를 1-2 cm 정도 깔고 그 위에 싹이 3-4 cm 크기로 나 있는 감자를 5-9개 올려놓았다. 감자싹에 가루깍지

Table 1. Development periods in days (mean \pm SD) of comstock mealybug, *Pseudococcus comstocki*, at constant temperatures

Stage	Temperature			
	15°C	20°C	25°C	30°C
Egg	—	17.4 \pm 0.99 (55)	9.3 \pm 0.44 (53)	12.1 \pm 1.78 (29)
1st + 2nd nymph	56.1 \pm 7.92 (28)	25.4 \pm 4.44 (40)	20.2 \pm 2.96 (43)	22.9 \pm 3.96 (75)
3rd nymph	31.2 \pm 5.35 (26)	37.8 \pm 7.24 (32)	9.8 \pm 3.31 (33)	10.8 \pm 2.82 (50)
Preoviposition	31.8 \pm 4.04 (25)	25.3 \pm 6.19 (31)	9.9 \pm 2.92 (32)	12.9 \pm 2.28 (44)
1st nymph to preoviposition	117.2 \pm 15.36 (25)	62.8 \pm 12.16 (31)	38.3 \pm 7.28 (32)	45.8 \pm 7.46 (44)

The values in parentheses are number of individuals examined.

벌레 난피(알덩어리)를 접종하고, 받드에 아크릴 케이지(W29 \times L27 \times H30 cm)를 씌워 누대사육하였다. 모래가 건조되는 경우 적당한 수분을 가하였으며 감자는 암조건에서 싹을 틔어 이용하였다.

온도별 발육기간 조사

가루깍지벌레 각 발육단계별 발육기간은 15, 20, 25 그리고 30 \pm 0.5°C로 설정된 항온기를 이용 실시하였으며 광주조건은 16:8 (L:D), 상대습도는 50-70%이었다.

알 발육기간 조사를 위하여 누대 사육실에서 갓 산란된 난피 20개를 채취하였으며, 각 난피에서 알 3개씩을 분리하여 총 60개의 알을 각 온도에 처리하였다. 온도 처리시 알을 무독성 접착제(Glue Stick®)를 이용하여 여과지에 접착시킨 다음 페트리디쉬(Φ 55 \times 12 cm)에 넣었다(Jeon et al., 1996). 알의 부화여부는 해부현미경(10-20 \times)을 이용 매일 10:00-12:00시 사이에 조사하였다.

발육단계별 발육기간 조사를 위하여 누대 사육실에서 갓 산란된 난피 30개를 채취하여 알이 깨지지 않도록 가는 붓으로 각 난피를 서로 잘 혼합하였다. 이 알들을 25°C 조건에서 보관하면서 실험에 필요한 충분한 개체수가 나타날 때까지 일찍 부화하는 개체들은 제거하였다. 누대 사육시와 같은 방법으로 감자 싹을 마련하고 여기에 갓 부화된 약충을 가는 붓을 이용 접종하여 각 온도별로 처리하였다. 가루깍지벌레는 일단 정착하면 그 자리에서 성충이 될 때까지 머물기 때문에 개체별 발육기간 조사가 가능하였다. 발육단계별 발육기간은 탈피각을 이용하여 구분하였다. 탈피각 관찰은 해부현미경(10-20 \times)을 이용 매일 10:00-12:00시 사이에 실시하였다. 1령의 경우 탈피각이 너무 작아서 종종 발견하지 못하거나 소실되는 경우가 있었으므로 분석시에는 1령과 2령의 발육기간을 구분하지 않았다. 가루깍지벌레는 산란시 몸 속의 알을 내 놓으

면서 서서히 몸이 쭈그러들고 결국은 말라붙은 껍질만 남게 된다. 즉 수명 및 산란기간을 명확히 구분할 수 없었으므로 산란전기간만을 조사하였다. 결과적으로 본 연구에서 조사한 발육단계는 1령+2령, 3령, 산란전기간 등이었다. 각 온도별 처리 개체수는 50-80마리 이었으며 실험 중 사망한 개체수를 제외한 최종 분석시 이용된 개체수는 Table 1과 같다.

배과원에서 가루깍지벌레 발생시기 조사

1992년과 1993년 원예연구소(수원시 이목동) 배과수원에서 시기별 가루깍지벌레 주요 발생시기를 조사하였다. 전년도 발생밀도가 높았던 배 품종 조생팔달, 봉리, 금춘추 각 3주를 표시해 놓고 나무별 지상부 50-150 cm 사이에서 발견되는 수를 5월 하순부터 10월 하순까지 7-10일 간격으로 조사하였다. 1992년에는 시기별 성충수, 난피수, 부화 난피수 등을 조사하였고 1993년에는 성충수 및 난피수를 조사하였다.

발육단계 전이(우화) 모형

발육영점온도 및 발육완료에 필요한 적산온도 추정: 처리온도와 발육률(1/발육기간)간의 직선회귀식을 구하고, 이 식으로부터 발육률이 0이 되는 온도를 추정하여 발육영점온도를 구하였다. 각 발육단계 발육완료에 필요한 적산온도는 추정된 회귀식 기울기의 역수 값(1/기울기)으로 구하였다. 가루깍지벌레 각 발육단계 중 알, 1령+2령, 3령, 산란전기간, 1령-산란전기간에 대한 발육영점온도 및 적산온도를 추정하였다.

비선형 발육모형: 온도와 발육률(1/평균발육기간) 관계는 비선형발육모형인 생물리적 모형(biophysical model)을 이용하여 분석하였다(Schoolfield et al., 1981). 이 모형은 Eyring (1935), Johnson and Lewin (1946) 등의 온도와 효소반응 및 생물리적 이론 모형을 기초로 Sharpe and DeMichele (1977)이 종합한 모형으로 다음

과 같다.

$$r(T) = \frac{RHO25 \frac{T}{298.15} \exp\left[\frac{HA}{R}\left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R}\left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R}\left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (1)$$

여기서 $r(T)$ 는 절대온도 $^{\circ}K$ 에서 발육속도(1/발육기간), R 은 기체상수(1.987 cal degree $^{-1}$ mole $^{-1}$), $RHO25$ 는 25 $^{\circ}C$ 에서 발육속도, HA 는 발육에 관여하는 속도조절효소가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피, TL 는 속도조절효소가 저온영역에서 50% 활성을 나타내는 온도($^{\circ}K$), HL 은 속도조절효소가 저온영역에서 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화, TH 는 속도조절효소가 고온영역에서 50% 활성이 저해되는 온도($^{\circ}K$), HH 는 속도조절효소가 고온영역에서 50% 활성이 저해되는 것과 관련된 엔탈피의 변화를 의미한다. 각 매개변수 추정은 Wagner *et al.* (1984a)이 제시한 SAS 프로그램을 이용하였다(SAS Institute, 1999).

발육완료시기 분포모형 : 가루까지벌레 각 발육단계(알, 1+2령 약충, 3령 약충, 산란전기간)의 발육기간 변이는 Weibull 함수(식 2; Curry *et al.*, 1978)를 이용하여 적합시켰다.

$$F(px) = 100 (1 - \exp(-[(px - \gamma)/\eta]^{\beta})) \quad (2)$$

여기서 $F(px)$ 는 어느 발육단계의 생리적 연령 px 에서 발육을 완료하는 개체수들의 누적 비율이며, γ , η , β 는 매개변수이다.

Weibull 함수의 매개변수를 추정하기 전 실험자료는 생리적 연령에 대응하는 발육을 완료하는 개체수들의 표준화된 누적빈도분포로 변환시켰다. 알 발육단계를 예로 설명하면, 어떤 처리온도에서 얻은 각 발육기간에 대한 빈도분포를 작성하고 이 빈도수를 누적하여 누적빈도분포를 만들었다. 표준화된 누적빈도분포는 어떤 계급(발육기간)에 대응하는 누적빈도수를 총 개체수로 나누어서 얻었다. 이러한 방법으로 각 온도별 표준화된 누적빈도분포를 구하였다(각 온도의 누적빈도분포는 0-100% 범위의 분포로 표준화됨). 온도에 독립적인 누적빈도분포를 얻기 위하여 식 3과 같이 일별 발육기간을 생리적 연령으로 변환시켰다(Curry *et al.*, 1978a; Kim *et al.*, 2001). 따라서 각 온도의 누적빈도분포는 동일한 생리적 연령에 대응되었다.

$$px = \sum_{i=1}^n r(T_i) \quad (3)$$

여기서 px 는 n 번째 일(발육기간)에서의 생리적 연령, $r(T_i)$ 는 i 번째일의 절대온도 T ($^{\circ}K$)에서 발육률(식 1)이다. 가루까지벌레 1+2령, 3령, 산란전기간도 이와 동일한 방법으로 생리적 연령에 대응한 발육완료기간의 표준화된 누적빈도분포를 얻었다. Weibull 함수의 매개변수는 독립변수를 생리적 연령으로 하고 종속변수를 표준화된 누적빈도분포로 하여 SAS PROC NLIN를 이용 추정하였다(SAS Institute, 1999).

발육을 적산율 통한 발육단계 전이모형 시뮬레이션 : 발육률 적산을 통한 발육단계 전이모형은 어떤 발육단계 상태에 있는 집단(cohort) 중에서 다음 발육단계로 전이되는 개체수들의 비율을 추정한다. 발육모형과 발육완료시기 분포모형을 이용하여 각 발육단계 전이모형을 작성하였다(Curry *et al.*, 1978a, b; Wagner *et al.*, 1985). 즉 어떤 발육단계 집단의 생리적 연령 i 와 $i+1$ 사이에 다음 발육단계로 전이되는 개체수의 비율은 다음과 같이 계산하였다.

$$F(px_{i+1}) - F(px_i) \quad (4)$$

모형 포장적합 : 가루까지벌레는 알(난괴) 상태로 월동하고 이 알이 부화하여 발육한 후 1세대 성충이 되어 2세대 알을 낳는다. 2세대 알은 부화·발육하여 2세대 성충이 되고 이어서 3세대 알을 낳는다. 이와 같이 성충으로 된 후 산란전기를 거쳐서 곧바로 산란을 시작하기 때문에 1령부터 산란전기간에 대한 매개변수 값을 이용하여 1세대 성충 산란시기(2세대 알) 및 2세대 성충 산란시기(3세대 알) 추정하였고, 포장관찰자료(Fig. 1)와 비교하였다. 기상자료는 가루까지벌레 발생시기를 조사한 과원으로부터 약 5 km 떨어져 있는 수원기상대에서 측정한 것을 이용하였다.

적산온도 모형의 경우 적산온도는 일별 평균온도에서 발육영점온도 이상의 온도를 누적하는 Mean-minus-base 추정법, Sine wave 추정법(Allen, 1976), 그리고 Rectangle 추정법(Arnold, 1960) 등의 방법으로 구하였으며, DEGDAY 프로그램(Higley *et al.*, 1986)을 사용하였다. 1세대 성충 산란 최성기(50% 산란기)는 월동알 50% 부화일부터 적산온도를 계산하였다(Jeon *et al.*, 1996). 2세대 성충 산란 최성기는 1세대 성충 산란 최성기부터 2세대 알 발육에 필요한 적산온도(Table 2, 105 DD)에 1령 약충부터 산란전기간까지 발

Table 2. Developmental threshold and thermal requirement for the development completion of *Pseudococcus comstocki*

Stage	Regression		Low-threshold Temp. (°C)	Thermal constant, DD ^b
	Equation ^a	r ²		
Egg	$y = 0.009510x - 0.13804$	0.97	14.5	105
1st + 2nd nymph	$y = 0.003169x - 0.02668$	0.90	8.4	315
3rd nymph	$y = 0.006981x - 0.07099$	0.99	10.2	143
Preoviposition	$y = 0.006996x - 0.08259$	0.84	11.8	143
1st nymph to preoviposition	$y = 0.001669x - 0.01689$	0.99	10.1	599

^a $y = ax + b$ where y is the developmental rate (1/days) and x is the temperature.

^bDDs were reciprocal of slopes of each regression equation.

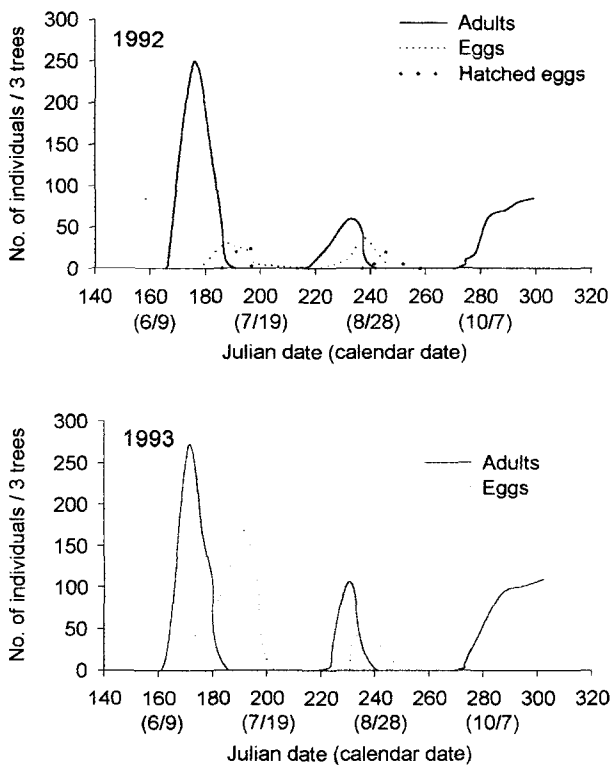


Fig. 1. Seasonal population fluctuation of *Pseudococcus comstocki* in Suwon.

육에 필요한 적산온도를 더하여 추정하였다.

발육률 적산모형은 발육완료시기 분포모형을 이용하여 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 전이되는 개체수들의 비율을 0-100%까지 추정하는 것이 가능하다. 하지만 여기서는 50% 발육완료에 해당되는 발생최성기에 대한 적합만을 수행하였다. 즉 재료 및 방법에서와 같이 발육모형 작성시 어떤 온도에서 실측 발육률은 '1/평균발육기간'으로 계산되었으므로 어떤 발육단계의 발육률을 누적하여 '1'이 되는 시점은 전체 개체군 중 50%가 발육을 완료하는 시점이 된다. 월동알 50%

부화일부터 1령부터 산란전기간의 발육모형을 이용 일별 발육률을 계산하고, 그것을 누적하여 '1'이 되는 시기를 1세대 성충 산란 최성기(생리적 연령 1=50% 산란기)로 추정하였다. 2세대 성충 산란 최성기는 1세대 성충 산란 최성기부터 알 발육모형을 이용 2세대 알 발육에 필요한 생리적 연령을 추정하고(50% 알 부화기), 여기서부터 1령-산란전기간의 발육모형을 이용 발육률을 계산·누적하여 추정하였다.

결 과

온도별 발육기간

가루깍지벌레의 발육단계별 발육기간은 처리온도 중 25°C에서 가장 짧았으며 15°C에서는 알이 부화하지 못하였다(Table 1). 15°C에서 발육기간은 25°C와 비교해서 1+2령 기간은 2.8배, 3령 기간은 3.2배, 산란전기기간은 3.2배 길었다. 고온인 30°C에서 발육기간은 25°C 보다 증가하는 경향을 보였다. 가루깍지벌레 1령부터 산란전기까지 발육기간은 15°C에서 117.2일로 처리온도 중 발육기간이 가장 짧았던 25°C와 비교해서 71.4일 길었으며, 30°C에서는 25°C 보다 발육이 지연되었다.

배과원에서 가루깍지벌레 발생시기

성충 발생최성기는 1세대 6월 중하순, 2세대 8월 중하순, 3세대는 10월 하순으로 수원지방에서는 년 3회 발생하였다. 즉 Fig. 1과 같이 성충이 3번 발생하였으며 마지막 세대인 3세대 성충이 월동알을 낳았다. 1세대의 경우 산란 최성기는 7월 상순이고 알 부화시기는 7월 상중순이 최성기였다. 2세대 성충의 산란최성기는 8월 하순경이었다.

Table 3. Estimated values of parameters in biophysical model (Sharpe and DeMichele, 1977) for each stage *Pseudococcus comstocki*

Stage	RHO25	HA	TH	HH	r ²
Egg	0.1213 (0.01273) ^a	29950.3152 (3114.01473)	301.3135 (2.13841)	84930.0927 (8947.77381)	0.92
1st + 2nd nymph	0.0588 (0.00437)	20225.4525 (1917.24792)	302.0250 (0.77346)	68533.5158 (5739.28438)	0.94
3rd nymph	0.1136 (0.01323)	29310.3127 (4179.02946)	301.8132 (0.98745)	85790.7212 (6401.36284)	0.98
Preoviposition	0.1065 (0.03142)	26310.0253 (3991.41865)	302.3990 (1.03242)	147133.17143 (44321.88274)	0.92
1st nymph to preoviposition	0.0357 (0.00745)	23750.7392 (6921.19521)	300.5277 (0.44275)	58084.4296 (2490.32112)	0.98

^aStandard error

Table 4. Estimated values of parameters in Weibull function of development time for each stage *Pseudococcus comstocki*

Stage	γ	η	β	r ²
Egg	-0.1498 (6.56872) ^a	1.1319 (6.57884)	11.3329 (66.26006)	0.83
1st + 2nd nymph	0.6262 (0.08011)	0.3873 (0.08404)	2.2959 (0.58318)	0.96
3rd nymph	0.5101 (0.11106)	0.4399 (0.12098)	1.6108 (0.55529)	0.89
Preoviposition	-0.1048 (1.12207)	1.1489 (1.12862)	5.4411 (5.75643)	0.90
1st nymph to preoviposition	0.6133 (0.06696)	0.4159 (0.07259)	1.7672 (0.39279)	0.93

^aStandard error

발육영점온도 및 발육완료에 필요한 적산온도

각 발육단계별 발육영점 온도를 추정한 결과 알은 14.5°C, 1령+2령 8.4°C, 3령 10.2°C, 산란전기는 11.8°C로 알의 발육영점온도가 가장 높았다(Table 2). 또한 1령부터 산란전기까지 발육영점온도는 10.1°C이었다. 발육완성에 필요한 적산온도는 알 105 DD, 1령+2령 315 DD, 3령 143 DD, 산란전기간 143 DD, 그리고 1령부터 산란전기간 완료시까지 필요한 적산온도는 599 DD이었다.

비선형 발육모형 및 발육완료시기 분포모형

가루깍지벌레의 발육률과 온도와의 관계는 온도가 증가함에 따라 발육률도 같이 증가하였으나 발육 최적온도 이상에서는 온도가 증가함에 따라 발육률이 오히려 감소하였다. 모든 발육단계는 고온영역에서 발육이 저해(Wagner *et al.*, 1984a) 되는 4개 매개변수의 발육모형으로 설명되었다. 추정된 각 발육단계별 발육모델의 매개변수 값은 Table 3과 같았다.

가루깍지벌레 각 발육단계의 생리적 연령에 대응한 발육완료시기 분포는 Fig. 2와 같다. 각 발육단계는 모

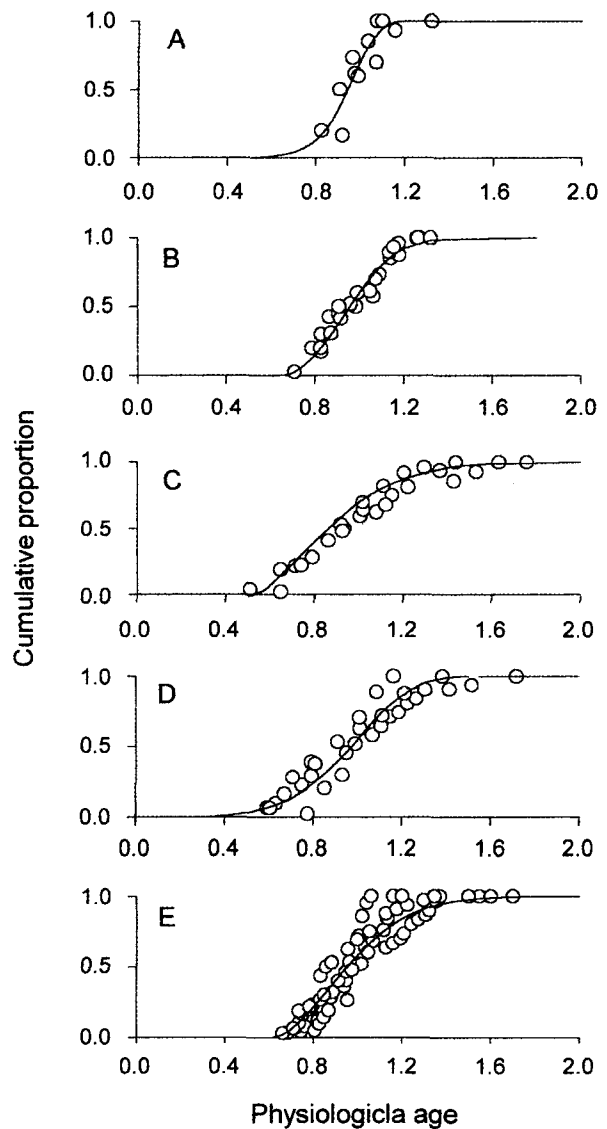


Fig. 2. Cumulative proportions of development completion for each stage of *Pseudococcus comstocki* as a function of physiological age. Three-parameter Weibull function was applied. Open circles and solid lines indicate observed and estimated values, respectively. (A) Eggs. (B) 1st+2nd nymphs. (C) 3rd nymphs. (D) Preoviposition. (E) The 1st nymphs-preoviposition.

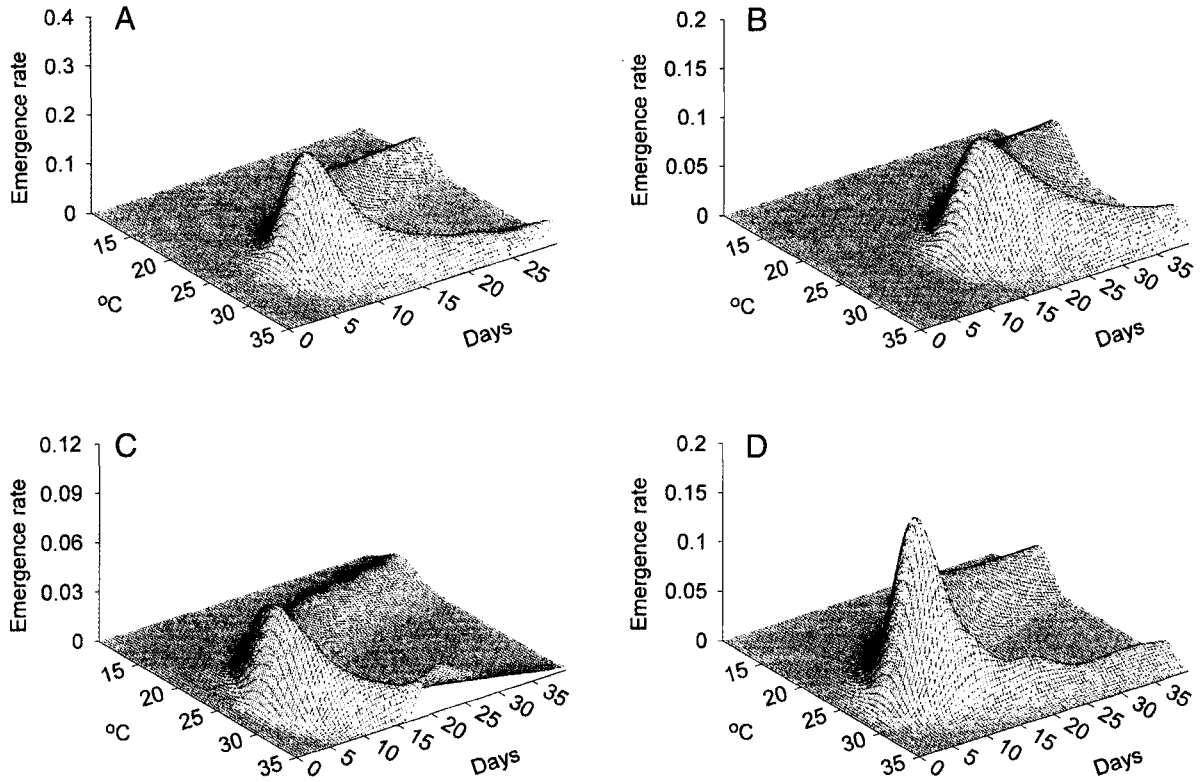


Fig. 3. Predicted stage emergence (transition) density curves in relation to cohort age (days) and temperature (°C) for *Pseudococcus comstocki*. (A) Eggs. (B) 1st+2nd nymphs. (C) 3rd nymphs. (D) Preoviposition.

Table 5. Observed and predicted dates of oviposition peak times of *P. comstocki* each generation

Generation	Years	Observed	Estimated by accumulated degree-days ^a			Estimated by rate summation ^b
			Mean-minus-base method	Sine wave method	Rectangle method	
1st	1992	7 Jul.	10 Jul. (3) ^c	7 Jul. (0)	6 Jul. (1)	9 Jul. (2)
	1993	2 Jul.	4 Jul. (2)	2 Jul. (0)	1 Jul. (1)	3 Jul. (1)
	Mean		2.5 d	0.0 d	1.0 d	1.5 d
2nd	1992	28 Aug.	26 Aug. (2)	21 Aug. (7)	22 Aug. (6)	29 Aug. (1)
	1993	23 Aug.	26 Aug. (3)	22 Aug. (1)	23 Aug. (0)	25 Aug. (2)
	Mean		2.5 d	4.0 d	3.0 d	1.5 d

^aThe thermal units were calculated by daily average temperature minus low threshold temperature for mean-minus-base method, and sine wave and rectangle method came from Allen (1976) and Arnold *et al.* (1976), respectively.

^bDaily development rates which were estimated by Biophysical model of Sharpe and DeMichele (1977) were accumulated.

^cThe values in parenthesis indicate deviation between predicted and observed date (days).

All models used 50% hatch date of overwintering eggs as a starting date.

두 유사한 분포 형태를 보였으며 Weibull 함수에 잘 적합되었다. 추정된 매개변수 값은 Table 4와 같다.

발육단계 전이모형 시뮬레이션

가루각지벌레 각 발육단계의 비선형 발육모형을 이용 생리적 연령을 추정하고, 이 값을 발육완료시기 분

포모형에 입력하여 추정한 발육단계 전이모형 시뮬레이션 결과(계산방법: 식 4)는 Fig. 3과 같다. 각 발육단계의 전이(우화)분포곡선은 유사한 형태를 나타냈다. 저온에서는 전이(우화)곡선의 평균값이 크고 보다 큰 변이폭을 보였다. 온도가 증가할수록 전이곡선의 평균값이 작아지고 변이폭도 감소하였으며, 25-28°C 사이에서 분포곡선의 높이가 가장 높았다. 이 온도 이상에

서는 다시 전이곡선의 평균값이 커지고 변이폭도 증가하는 형태를 보였다.

모형 포장적합

1령부터 산란 전기간까지 적산온도를 이용하여 성충발생 세대별 산란 최성기를 예측한 결과(Table 5) Mean-minus-base 추정법을 적용한 경우 실측일과 비교하여 1992년과 1993년 1세대와 2세대 모두 2-3일의 편차를 보였고, Sine wave 추정법을 적용한 경우는 1세대 예측에서는 실측치와 차이가 없었으나 2세대 산란시기 예측일은 1-7일의 편차를 보였다. 또한 Rectangle 추정법을 적용한 경우도 1세대 예측결과는 실측치와 큰 차이가 없었으나 2세대 예측시에는 0-6일의 편차를 보였다. 발육률 적산모형을 이용 1세대와 2세대 성충 산란 최성기 예측결과 실측치와 1-2일의 편차를 보였다(Table 5).

고 찰

가루깍지벌레의 온도별 발육률은 온도가 증가할수록 증가하다가 최적온도 이상의 고온에서는 감소되는 전형적인 곤충발육의 특성을 보였으며(Wagner *et al.*, 1984a) 생물리학적 발육모형(식 1)으로 잘 설명되었다. 25°C에서 발육률의 근사치를 나타내는 매개변수 값 (RHO_{25})은 알 0.1213, 1+2령 0.0588, 3령 0.1136, 산란전기 0.1065로 실측치와 크게 다르지 않았다. 또한 고온영역에서 50% 효율성이 저해되는 온도(절대온도)를 의미하는 TH 값은 모형에서 정의한 250-330의 범위에 있었다(Wagner *et al.*, 1984a). 식 1은 6개의 매개변수를 포함하고 있으나 가루깍지벌레의 모든 발육단계는 적온과 고온영역에서 발육을 조절하는 4개 매개변수 모델에 적합되었다. 따라서 저온영역 발육특성에 관련하는 매개변수 값인 HL 은 -100,000,000, TL 은 100이 된다(Wagner *et al.*, 1984a). 또한 가루깍지벌레 각 발육단계 발육완료시기 분포는 Weibull 함수(식 2)로 잘 기술되었다. 매개변수들 중 β 는 분포의 변이폭을 나타내는 값으로서 각 발육단계간 차이가 컸다. 하지만 이 차이가 각 발육단계의 발육완료시기 변이를 직접적으로 나타내는 것을 의미하지는 않는다. 각 매개변수 값은 실험 반복수 및 조사간격 등에 따라서 달라질 수 있기 때문이다(Wagner *et al.*, 1984b). 발육모형의 매개변수 값들도 처리온도 범위 및 관측치 수

에 따라서 달라질 수 있다(Wagner *et al.*, 1984a). 아직까지 가루깍지벌레의 온도별 발육기간에 대한 정량적인 자료가 없는 상태이다. 비록 본 연구가 제한된 범위의 온도발육 자료만을 포함하고 있지만 보다 더 정량적인 자료가 마련될 때까지 가루깍지벌레의 온도발육 특성 이해와 기후생물학적 모형 작성시 유용하게 사용될 수 있을 것이다.

가루깍지벌레 산란시기 예측결과 적산온도 계산방법에 따라 적중도에 차이가 있었다(Table 5). 이것은 적산온도 계산시 온도자료를 처리하는 방법의 차이로 해석된다. Rectangle 추정법은 하루 중 최저온도가 발육영점온도 이상일 때는 Mean-minus-base 추정법과 동일하고, Sine wave 추정법과도 큰 차이가 없다(Arnold, 1960). 그러나 최저온도가 발육영점온도 이하일 경우에는 최저온도를 무시하고 최고온도와 발육영점온도의 평균값을 그 날의 평균온도로 이용하기 때문에 이러한 상황에서는 Mean-minus-base 추정법이나 Sine wave 추정법 보다 유효온도가 높게 추정된다. 또한 일교차가 큰 원인으로 평균온도가 낮을 때 Mean-minus-base 추정법은 Sine wave 추정법과 비교하여 하루 중 발육영점온도 이상의 기간을 과소 평가하기 쉽다. 더 나아가 발육영점온도가 경험적으로 추정되므로 발육영점온도 부근의 저온에서는 발육상황을 과소 평가하게 되고 최적 발육온도 이상의 고온에서는 과대 평가되는 모순점을 배제할 수 없다(Howe, 1967). 이러한 문제점을 극복할 수 있는 방법이 발육률 적산모형이라 할 수 있다. 본 연구에서 발육률 적산모형의 경우 1세대와 2세대 성충 산란시기 예측결과 모두 1-2일의 편차를 보여 적산온도 모형들보다 편차가 적었다(Table 5).

가루깍지벌레는 발육기간이 비교적 길고 연 발생횟수가 3세대로 방제시기가 어린 약충 발생기에 맞춰지면 되기 때문에 실제 과수원에서 가루깍지벌레 발생예찰 모형을 방제목적으로 이용시 2-3일의 편차는 크게 중요하지 않을 수 있다. 즉 계산방법이 간단한 Mean-minus-base 추정법의 경우 가루깍지벌레 발생시기를 예측하여 방제할 수 있는 손쉬운 방법이 될 것이다. Agnello *et al.* (1992)은 가루깍지벌레 약충 발생 초기 약제를 살포한 경우 좋은 방제효과를 보였다고 보고하였다. 가루깍지벌레 약충 발생초기는 성충 산란기로부터 알 발육에 필요한 105 DD가 경과된 시기가 될 것이고, 이 때가 적기방제시기라 판단된다. 물론 이와 같은 예찰방제가 가루깍지벌레 방제체계를 개선할

수 있는지는 실제 포장실험을 통하여 검증 받아야 할 것이다.

본 연구에서 작성한 발육률 적산에 근거를 둔 발육 단계 전이모형은 실제 포장자료와 적합하는 데 있어서 50% 발육완료에 해당되는 발생최성기에 대한 적합만을 수행하였다. 발육단계 전이모형은 가루까지벌레 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 전이되는 개체수를 확률적으로 추정할 수 있는 장점이 있다. 즉 적산온도 모형의 경우 발생 최성기 즉 50% 발생기에 찰에 한정되지만 이 발육단계 전이모형은 0-100%까지 추정이 가능하다. 이 모형들은 장차 가루까지벌레 월동알 부화시기 모형(Jeon *et al.*, 1996)과 연결하여 전체 개체군의 발생 모형을 작성하는데 유용하게 이용될 수 있을 것으로 기대된다.

Literature Cited

- Agnello, A.M., S.M. Spangler, W.H. Reissig, D.S. Lawson and R.W. Weires. 1992. Seasonal development and management strategies for comstock mealybug (Homoptera: Pseudococcidae) in New York pear orchards. *J. Econ. Entomol.* 85: 212~225.
- AliNiazee, M.T. 1976. Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) in the Willamette Valley of the Oregon. *Environ. Entomol.* 5: 398~402.
- Allen, J.C. 1976. A modified sine wave method for calculating degree days. *Environ. Entomol.* 5: 388~396.
- Arnold, C.Y. 1960. Maximum-minimum temperature as a basis for computing heat units. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 76: 682~692.
- Butts, R.A. and F.L. MeEwen. 1981. Seasonal populations of the diamond back moth: *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), in relation to day-degree accumulation. *Can. Entomol.* 113: 127~131.
- Choi, K.R. 1991. Biology and control the comstock mealybug, *Pseudococcus comstocki* (Homoptera: Pseudococcidae) on the pear tree. *Res. Rept. RDA.* 34: 85~92.
- Compere, H. 1933. The Parasites of *Pseudococcus comstocki*. *Can. Entomol.* 65: 243~247.
- Curry, G.L., R.M. Feldman and K.C. Smith. 1978a. A stochastic model of a temperature-dependent population. *J. Theor. Pop. Biol.* 13: 197~213.
- Curry, G.L., R.M. Feldman and P.J.H. Sharpe. 1978b. Foundation of stochastic development. *J. Theor. Biol.* 74: 397~410.
- Eckenrode, C.J. and R.K. Chapman. 1972. Seasonal adult cabbage maggot populations in the field in relation to thermal-unit accumulation. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65: 151~156.
- Eyring, H. 1935. The activated complex in chemical reactions. *J. Chem. Physics* 3: 107~115.
- Ferris, G.F. 1919. Observations on some mealy-bugs (Hemiptera: Coccidae). *J. Econ. Entomol.* 12: 292~301.
- Higley, L.G., L.P. Pedigo and K.R. Ostlie. 1986. DEGDAY: a program for calculating degree-days, and assumptions behind the degree-day approach. *Environ. Entomol.* 15: 999~1016.
- Hough, W.S. 1925. Biology and control of comstock's mealybug on the umbrella catalpa. *Va. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.* 29: 17.
- Howe, R.W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 10: 15~42.
- Jeon, H.Y., D.S. Kim, M.S. Yiem and J.H. Lee. 1996. Modeling temperature-dependent development and hatch of overwintering eggs of *Pseudococcus comstocki* (Homoptera: Pseudococcidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 35: 119~125.
- Jeon, H.Y., D.S. Kim, M.R. Cho, M.S. Yiem and Y.D. Chang. 2000. Recent status of major fruit tree pest occurrences in Korea. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 41: 606~612.
- Johnson, F.H. and I. Lewin. 1946. The growth rate of *E. coli* in relation to temperature, quinine and coenzyme. *J. Cell. Comp. Physiol.* 28: 47~75.
- Kim, D.S., J.H. Lee and M.S. Yiem. 2001. Temperature-dependent development of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), and its stage emergence models. *Environ. Entomol.* 30: 298~305.
- Metcalf, R.L. 1994. Insecticides in pest management. In R.L. Metcalf and W.H. Luckmann, [eds.], *Introduction to insect pest management*. 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York.
- Meyerdirk, D.E., I.M. Newell and R.W. Warkentin. 1981. Biological control of comstock mealybug. *J. Econ. Entomol.* 74: 79~84.
- Park, J.D. and K.H. Hong. 1992. Species damage and population density of Pseudococcidae injuring pear fruits. *Kor. J. Appl. Entomol.* 31: 133~138.
- SAS Institute. 1999. SAS OnlineDoc, version 8. SAS Institute, Cary, NC.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe and C.E. Mugnison. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88: 715~731.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield and R.N. Coulson. 1984a. Modeling insect development rates: A literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 208~225.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe and R.N. Coulson. 1984b. Modeling distributions of insect development time: A literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 475~487.
- Wagner, T.L., H. Wu, R.N. Feldman, P.J.H. Sharpe and R.N. Coulson. 1985. Multiple-cohort approach for simulating development of insect populations under variable temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 691~704.

(Received for publication 17 December 2002; accepted 25 February 2003)