

흑다리긴노린재 [*Paromius exiguus* (Distant)] 온도발육 모형

박창규* · 박홍현 · 엄기백 · 이준호¹

국립농업과학원 농업생물부 작물보호과, ¹서울대학교 농생명공학부 곤충학전공

Temperature-dependent Development Model of *Paromius exiguus* (Distant) (Heteroptera: Lygaeidae)

Chang-Gyu Park*, Hong-Hyun Park, Ki-Baik Uhm and Joon-Ho Lee¹

Crop protection Division, Department of Agricultural Biology, National Academy of Agricultural Science, Suwon 441-853; ¹Entomology Program, Department of Agricultural Biotechnology, Seoul National University, Seoul 151-921, Republic of Korea

ABSTRACT: The developmental time of immature stages of *Paromius exiguus* (Distant) was investigated at nine constant temperatures (15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5, 35±1°C), 20-30% RH, and a photoperiod of 14:10h (L:D). Eggs did not develop at 15°C, and their developmental time decreased with increasing temperatures. Its developmental time was longest at 17.5°C (28.2 days) and shortest at 35°C (5.9 days). The first nymphs failed to reach the next nymphal stage at 17.5 and 35°C. Nymphal developmental time decreased with increasing temperatures between 20°C and 32.5°C, and developmental rate was decreased at temperatures above 30°C in all stages except for the fourth nymphal stage. The relationship between developmental rate and temperature fit a linear model and three nonlinear models (Briere 1, Lactin 2, and Logan 6). The lower threshold temperature of egg and total nymphal stage was 13.8°C and 15.3°C, respectively. The thermal constant required to reach complete egg and the total nymphal stage was 109.9 and 312.5DD, respectively. The Logan-6 model was best fitted ($r^2=0.94-0.99$), among three nonlinear models. The distribution of completion of each development stage was well described by the 3-parameter Weibull function ($r^2=0.91-0.99$).

Key words: *Paromius exiguus*, Developmental time, Temperature-dependent Development models, Stage emergence model

초 록: 흑다리긴노린재 [*Paromius exiguus* (Distant)]의 온도에 따른 발육 시험을 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5, 35±1°C의 9개 항온, 광주기 14L:10D, 상대습도 20-30% 조건에서 수행하였다. 알은 15°C에서 발육하지 못하였으며 17.5°C에서 발육기간이 28.2일로 가장 길었고 온도가 증가함에 따라 짧아져 35°C에서 5.9일이 소요되었다. 약충은 17.5°C와 35°C에서 1령 약충을 넘기지 못하고 모두 사망하였으나, 20-32.5°C 범위에서는 온도가 증가할수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였고, 4령을 제외한 모든 영기에서 32.5°C에서의 발육기간이 30°C와 같거나 더 길어져 발육속도가 둔화되는 경향을 보였다. 온도와 발육율과의 관계를 설명하기 위해 선형 및 3개의 비선형 (Briere 1, Lactin 2, Logan 6) 모형을 사용하여 분석하였다. 선형모형을 이용하여 추정된 알과 전체 약충발육의 발육영점온도는 각각 13.8°C와 15.3°C였으며 발육 유효적산온도는 각각 109.9, 312.5DD 였다. 3가지 비선형 모형 중 Logan-6 모형이 모든 발육단계에서 온도와 발육율과의 관계를 가장 잘 설명하였다 ($r^2=0.94-0.99$). 알 및 유충의 발육단계별 발육완료 분포는 3-parameter Weibull 함수를 사용하였으며 모든 발육단계에서 높은 r^2 (0.91-0.99) 값을 보여 양호한 모형 적합성을 보였다.

검색어: 흑다리긴노린재, 발육기간, 온도의존적 발육 모형, 발육단계별 발육완료 모형

흑다리긴노린재 [*Paromius exiguus* (Distant)]는 2001년 경기도 김포시 대곶면 일대 1200ha의 논에서, 2006년에는 경기도 화성시 시화호 간척지 인근지역 100여 농가 논에서

대발생하여 심각한 반점미 발생 피해를 일으킨 해충이다 (Park *et al.*, 2009). 본 해충은 한국, 일본, 인도, 스리랑카 등 아시아지역의 해안사구 지역에 분포하며, 일본의 경우 연 2-3회 발생하는 것으로 보고되었다 (Takimoto *et al.*, 1989). 국내에서는 김포, 당진, 보령, 서천, 부안 지역에서

*Corresponding author: changgypark@korea.kr

Received October 6 2010; revised October 31 2010; accepted November 22 2010

성충으로 월동하는 개체들이 확인되었으며, 월동 후 1세대는 2세대는 산조풀, 3세대는 벼 및 화본과 잡초에서 증식한 후 성충으로 월동한다 (Park *et al.*, 2009). 알은 투명한 막대형으로 기주 이삭사이 틈에 끼워 넣는데 발육이 진행됨에 따라 주황색으로 변한다. 약충은 5령을 경과하며 영기가 경과함에 따라 복부의 날개 딱지 부분의 흰색이 뚜렷해진다. 성충의 체장은 7.5 mm 정도이며, 개체에 따라 체색변이가 있지만 날개는 담갈색을 띠며, 날개를 접었을 때 가운데 2쌍의 흑색 반점이 있다.

온도는 곤충의 발생시기, 발생밀도, 분포 등 개체군 기초 생태에 영향을 미치는 가장 중요한 물리적 요인이며, 해충의 방제 전략 수립과 계절적 밀도 변동을 예측하기 위한 가장 기본적인 요소이다. 즉 해충 개체군의 양적 질적 변동을 예측을 위해서는 곤충 발육에 가장 중요한 영향을 미치는 온도의 효과를 이해하는 것이 필요하였으며, 오래전부터 선형, 비선형 모형을 이용하여 온도와 곤충 발육과의 관계를 해석하고자 많은 시도가 있었다 (Campbell *et al.*, 1974; Logan *et al.*, 1976; Sharpe and DeMichele, 1977; Schoolfield *et al.*, 1981; Taylor, 1981; Lactin *et al.*, 1995; Briere and Pracros, 1998; Briere *et al.*, 1999; Scott and Yeoh, 1999; Kim *et al.*, 2001).

한편 여러 발육단계 및 연령 집단이 혼재하는 개체군 수준에서 개체단위의 밀도변동 모형을 만들기 위해서는 반드시 동일 발육단계의 특정 연령 집단이 시간의 흐름에 따라 발육이 완료되는 분포 모형이 필요하며, 특히 개인용 컴퓨터를 이용한 프로그램 개발을 위해서는 온도에 독립적인 발육 완료 모형을 만드는 것이 필요하다. 즉 각각의 발육단계별 발육기간의 평균값이나 중앙값으로 개체들의 발육기간을 나누어 정규화 시키게 되면 온도에 관계없이 모양이 같거나 비슷한 모습을 지니는 하나의 온도 독립적인 발육완료 누적 빈도 분포 곡선을 얻을 수 있다 (Sharpe *et al.*, 1977; Curry *et al.*, 1978b). 이러한 수학적 모형을 이용하여 개체군 밀도 변동 및 연령구조 변화 예측 연구를 위해 개체군내 동일 연령 집단의 발육 완료에 대한 통계적 모형들에 관한 연구가 진행되었으며 (Sharpe *et al.*, 1977; Curry *et al.*, 1978a; Curry *et al.*, 1978b; Wagner *et al.*, 1984a; Wagner *et al.*, 1984b) 이를 응용하여 곤충 종들의 발육에 관한 다양한 연구 결과들이 발표되었다 (Han *et al.*, 1993; Kim *et al.*, 2001; Liu *et al.*, 2002; Kim and Lee, 2003; Skinner *et al.*, 2004; Park *et al.*, 2010).

본 연구는 잠재적 들벌해충으로 간척지 주변 벼 재배지역

에서 미질 및 수량에 큰 문제를 일으키는 흑다리긴노린재의 온도 발육 특성을 파악하고, 개체군 밀도 변동 모형을 구성하는 온도 의존적 발육모형을 개발하고자 몇 가지 온도발육 모형과 발육완료 모형의 매개 변수를 추정, 비교해 보고자 수행되었다.

재료 및 방법

시험 곤충의 사육 및 온도 발육 시험

시험 곤충의 사육

시험 곤충은 2002년 가을 김포시 대곶면 일대에서 채집하여 농업과학기술원 농업해충과 항온실(28±3°C, 40-60% RH, L:D=24:0)에서 약 5세대 가량 누대 사육한 개체들을 사용하였다. 개체군 사육을 위하여 2002년 9월 하순경 경기도 수원시 당수동에 위치한 농업과학기술원 수도포장에서 수확한 추청벼(호숙 황숙기) 이삭을 플라스틱 비닐백에 넣어 냉동보관 하며 먹이로 사용하였다. 사육을 위한 먹이 공급 방법은 냉동된 이삭을 상온에 잠시 보관하여 녹인 후 이삭 4-5개를 겹쳐 기부를 탈지면으로 등글게 말고 물 1 cm 정도가 들어있는 시험관 (직경 5 cm, 높이 15 cm) 바닥까지 밀어 넣어 먹이로 제공하는 방법을 사용하였다. 채란방법은 완성된 먹이에 성충 20-25마리를 넣고 3-4일간 알을 받은 후 새로운 먹이로 성충들을 옮겨주는 방법을 사용하였다. 알을 받은 시험관은 약충이 부화할 때 까지 항온실에 보관하였고, 같은 날 부화한 약충들은 새로운 먹이가 들어 있는 용기에 60-80마리를 넣어 성충과 동일한 방법으로 먹이를 교체하며 사육 하였으며, 4령 이상의 경우 사육용기 당 40마리를 넘지 않도록 하여 과밀을 방지하였다.

온도 발육 시험

2003년 2월 20일, 21일 농업과학기술원 농업해충과 항온실에서 누대 사육중인 성충 암수 20쌍을 먹이가 들어 있는 직경 5 cm, 높이 15 cm 유리시험관에 넣은 후 24시간 동안 알을 받았다 (2회 채란). 알을 받은 시험관은 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5, 35°C 9개 항온 조건으로 설정된 다단실항온기 (NK-system TG-100-ADCT, ±1.0°C, RH 20-30%, L:D=14:10)로 옮겨 발육을 진행시켰다. 모든 항온 조건에서 발육태의 변화는 24시간 간격으로 조사되었다. 알 발육 기간은 가온개시일로부터 1령 약충으로 부화한 날까지로 하였으며, 약충 발육기간의 조사는 알 발육 기간

조사 시험에서 부화되어 나온 약충을 사용하였다. 동일한 조사일에 부화한 1령 약충 5마리씩을 먹이가 들어 있는 직경 4 cm 높이 5 cm 플라스틱 용기에 넣어 각각의 온도 조건에서 발육을 진행시키며 24시간 간격으로 탈피 여부를 조사하였다. 각각의 온도조건에서 동일한 날에 탈피한 개체는 같은 연령 집단으로 간주하는 방법으로 영기별 발육기간을 조사하였다. 영기별 발육기간은 동일 연령 발육개시일로부터 다음 영기로의 탈피가 이루어진 시기까지로 계산하였다.

온도발육 모형 및 발육 완료 분포 모형

선형 모형

온도와 발육율과의 관계를 나타낸 선형 모형은 최소자승법 (Campbell *et al.*, 1974)을 사용하여 구하였으며 (수식 1), 온도에 따른 알 및 약충의 영기별 발육율은 각 발육단계별 평균 발육기간의 역수로 표현하였다.

$$r(T_c) = aT_c + b \tag{수식 1}$$

수식 1에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육율이며, T_c 는 온도 (°C) a 는 직선회귀식의 기울기이며, b 는 0°C에서 발육율이다. 직선회귀 분석은 알 발육의 경우 17.5-32.5°C까지 7, 약충 영기별 발육은 20-30°C까지 5 온도별 발육율을 사용하였으며, 매개변수의 추정은 SAS의 PROC REG (SAS Institute, 1999)를 사용하였다. 각 발육단계별 발육영점온도는 회귀직선식의 X절편 ($-b/a$) 값이 되고, 발육단계별 발육 완료에 필요한 유효적산온도 (Degree-day)는 기울기의 역수 ($1/a$) 값이 된다.

비선형 모형

온도와 발육율과의 관계를 분석하기 위해 사용된 비선형 모형은 Briere 1 (Briere *et al.*, 1999) (수식 2), Lactin 2 (Lactin *et al.*, 1995) (수식 3), Logan 6 (Logan *et al.*, 1976) (수식 4) 모형을 사용하였다.

$$r(T_c) = aT(T_c - T_0)(T_L - T_c)^{1/2} \tag{수식 2}$$

수식 2에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육율, T_c 는 온도 (°C), a 는 매개변수, T_0 는 발육영점온도, T_L 은 치사 상한온도를 의미한다.

$$r(T_c) = e^{(\rho T_c)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T_c)/\Delta T)} + \lambda \tag{수식 3}$$

수식 3에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육율, T_c 는 온도 (°C), ρ 는 최적온도에서 발육율 상수, T_L 은 치사 상한온도, ΔT 는 고온부분 경계지역의 온도 범위로서 생리적인 장애가 최우선 영향이 되는 온도 범위를 의미하며, λ 는 이 식에서 음의 y절편 값을 가지게 만들으로써 발육영점온도를 추정할 수 있도록 해주는 값이다.

$$r(T_c) = \psi(e^{(\rho T_c)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T_c)/\Delta T)}) \tag{수식 4}$$

수식 4에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육율, ψ 는 최대발육율, T_c 는 온도 (°C), ρ 는 최적온도에서 발육율 상수, T_L 은 치사 상한온도, ΔT 는 고온부분 경계지역의 온도 범위로서 생리적인 장애가 최우선 영향이 되는 온도 범위를 의미한다.

분석에 사용된 모든 비선형 모형의 매개변수 추정을 위해서 윈도우용 TableCurve 2D ver. 5.01 (SYSTAT, 2002)의 사용자 정의 비선형 모형 분석 모듈을 사용하였다.

발육완료 분포 모형

각 발육단계별 발육완료 분포 모형을 구하기 위하여 3-parameter Weibull 모형을 사용하였다 (Wagner *et al.*, 1984b) (수식 5).

$$F(x) = 1 - \exp[-((x - \gamma)/\eta)^\beta] \tag{수식 5}$$

수식 5에서 $F(x)$ 는 표준화된 시간 x (발육기간/평균발육기간)에서 동일한 연령집단의 개체들 중에 다음 연령단계로 발육이 완료된 누적 개체수들의 비율을 의미한다. γ , η , β 는 비선형 회귀식의 매개변수이며, 이들을 추정하기 위하여 윈도우용 TableCurve 2D ver. 5.01 (SYSTAT, 2002)의 사용자 정의 비선형 모형 분석 모듈을 사용하였다.

결과 및 고찰

온도에 따른 알 및 약충의 발육 특성

흑다리긴노린재 알 발육을 조사한 결과, 15°C에서는 한 마리도 1령으로 부화하지 않아 알 발육이 불가능하였고, 17.5°C에서는 28.2일이 소요되어 알 발육기간이 가장 길었으며 온도가 증가함에 따라 발육기간이 짧아져 35°C에서는 가장 짧은 5.9일이 소요되었다 (Table 1). 알 발육기간은 부화에 성공한 개체들로만(viable egg) 발육기간을 계산하였으며, 알 발육 동안의 사망률은 조사할 수 없었는데 이는 알 발육에 사용된 전체 알 수를 정확하게 조사할 수 없었기

때문이었다. 약충 발육 기간 조사 결과, 17.5°C와 35°C에서는 1령 약충이 2령까지 발육하는데 실패하였으나, 20-32.5°C 온도 범위에서는 성충까지 발육이 가능하였고 모든 항온 조건에서 약충은 5령을 경과하였다. 약충 전체 발육기간을 보면 20°C에서 58.5일로 가장 길었고 온도가 증가함에 따라 발육기간이 짧아져 32.5°C에서 19.5일로 가장 짧았다. 약충 영기별 발육기간을 보면 모든 항온 조건에서 5령의 발육기간이 가장 길었으며, 온도 조건에 따라 약간의 차이는 있었으나, 다음으로 1, 4령의 기간이 길었고, 2, 3령의 발육기간이 가장 짧은 발육 특성을 보였다. 온도 변화에 따른 약충 발육단계별 특징을 보면 4령을 제외한 모든 영기에서 32.5°C에서의 발육기간이 30°C와 같거나 더 길어져 발육속도가 둔화되는 경향을 보였다. 1령부터 성충까지 발육할 때 27.5°C에서 53.3%로 가장 생존율이 높았으며 20°C에서 18.3%로 가장 생존율이 낮아 27.5°C 근처가 생존에 가장 유리한 온도 범위일 것으로 판단되었다. 한편 20°C와 30°C

에서 상대적으로 낮은 생존율은 1, 2, 5령 발육 기간 동안의 높은 치사율과 관계가 있었다. 1, 2령의 경우 상대적으로 작은 생체량을 가지고 있어 저온이나, 고온 조건에서 견디는 능력이 낮았던 결과로 유추해 볼 수 있을 것 같고, 5령에서의 높은 치사율은 저온과 고온이 성충으로 변화하는데 필요한 큰 생리적 변화에 적절한 대응을 하기 힘들었던 결과로 추론해 볼 수 있을 것 같다 (Table 1).

알 및 5령 약충까지 각 발육단계별 발육 영점온도는 각각 13.8, 14.9, 17.4, 16.4, 15.0, 15.9°C였으며, 약충 전체 발육기간 동안의 발육 영점온도는 15.3°C였다 (Table 2, Fig. 1). 또한 알 및 5령 약충까지 발육 단계별 유효적산온도는 각각 109.9, 50.8, 27.9, 33.0, 44.1, 58.5일도였으며, 약충 전체 발육에 필요한 유효적산온도는 312.5일도가 필요한 것으로 추정되었다 (Table 2). 유효 적산온도는 온도와 발육속도간의 직선회귀식의 기울기를 역수로 한 값이며, 유효적산온도가 작다는 것은 기울기가 크다는 것을 의미하는데, 이러한

Table 1. Developmental time (day) (mean±SEM) for immature stages of *P. exiguus* at constant temperatures

Temp. (°C)	Egg	Nymphal stage					Total nymph
		First	Second	Third	Fourth	Fifth	
17.5	28.2±1.53a ^{a)}	- ^{b)}	-	-	-	-	-
20.0	18.0±1.30b	8.7±1.60a (50.0) ^{c)}	8.8±4.19a (75.0)	7.5±1.58a (91.1)	8.4±2.47a (87.8)	11.7±1.25a (61.1)	58.5±4.06a (18.3)
22.5	13.0±0.81c	7.4±1.59b (66.7)	5.6±1.54b (86.7)	5.4±1.27b (94.9)	5.4±0.90b (87.8)	8.8±1.15b (90.8)	44.8±3.83b (43.7)
25.0	10.7±0.85d	4.8±0.92c (81.5)	3.9±0.77c (88.6)	4.7±0.96c (88.5)	4.8±1.16c (66.7)	7.5±1.45c (87.0)	35.1±2.84c (37.0)
27.5	8.0±0.58e	4.4±0.52c (72.4)	3.1±0.78d (93.4)	3.2±0.95d (97.2)	4.1±1.46d (89.9)	5.9±1.16d (90.3)	28.2±2.40d (53.3)
30.0	6.4±0.50f	3.2±0.39d (59.6)	2.0±0.21e (78.6)	2.2±0.54e (95.5)	2.7±0.47e (95.2)	3.7±0.56e (95)	19.8±0.71e (40.4)
32.5	6.1±0.36g	3.2±0.43d (45.0)	2.2±0.45e (68.9)	2.2±0.51e (93.5)	2.4±0.83e (96.6)	4.1±0.65e (75.0)	19.5±1.69e (21.0)
35.0	5.9±0.27g	-	-	-	-	-	-

a) values followed by the same letter within a column are not significantly different (P>0.05, DMRT).

b) not examined.

c) The numbers in parenthesis are the survival rate (%)

Table 2. Lower threshold temperatures and thermal requirements estimated by linear regression for *P. exiguus*

Stage	Regression equation	r ²	Lower threshold temperature (°C)	Degree days (DD)
Egg	y = 0.0091x - 0.126	0.99	13.8	109.9
1 st nymph	y = 0.0197x - 0.293	0.95	14.9	50.8
2 nd nymph	y = 0.0358x - 0.622	0.96	17.4	27.9
3 rd nymph	y = 0.0303x - 0.498	0.93	16.4	33.0
4 th nymph	y = 0.0227x - 0.341	0.92	15.0	44.1
5 th nymph	y = 0.0171x - 0.272	0.91	15.9	58.5
Total nymph	y = 0.0032x - 0.049	0.95	15.3	312.5

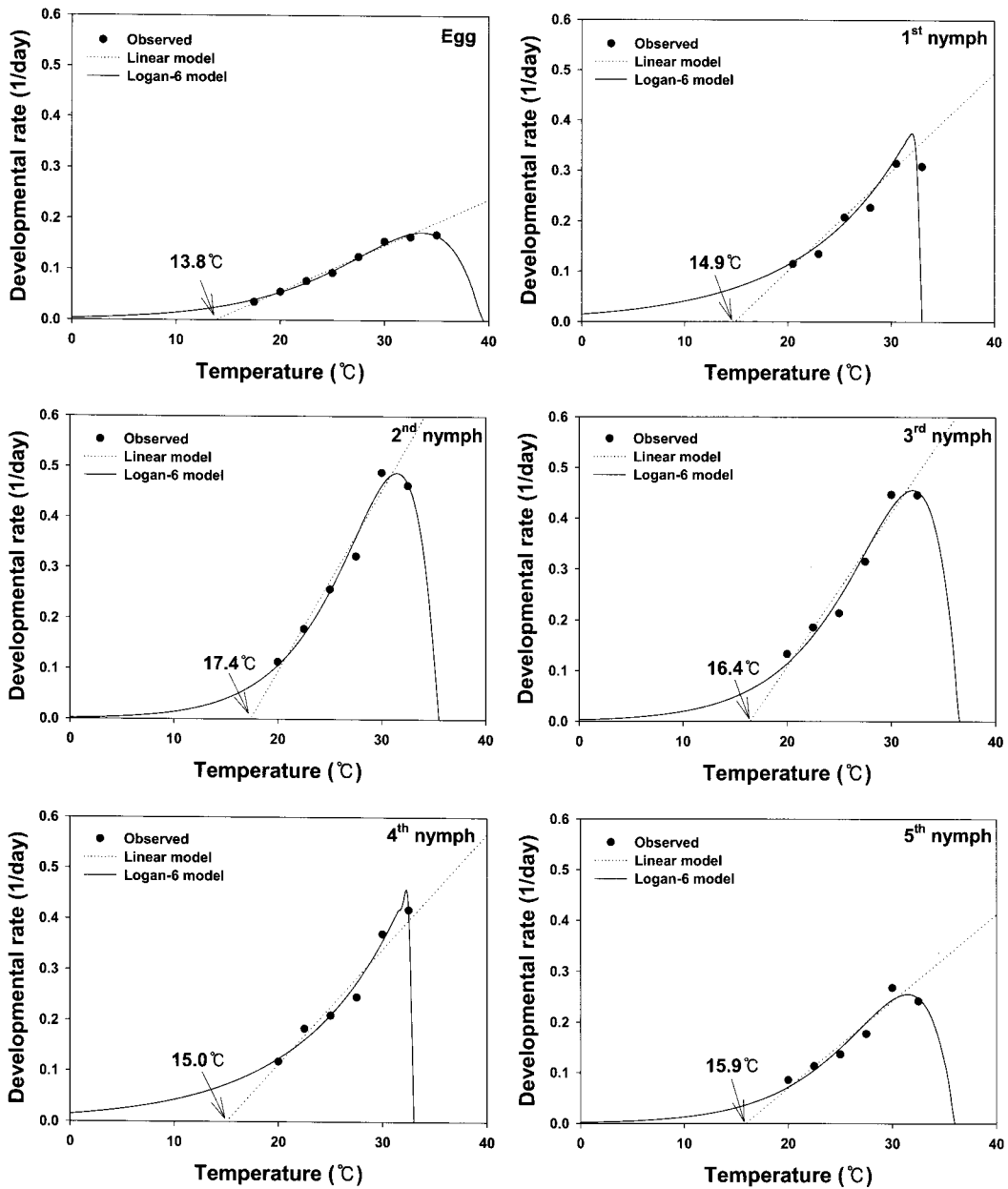


Fig. 1. Developmental rate curves (1/day) for immature stages of *P. exiguus*. The Linear and non-linear (Logan 6 model) models were used.

결과로 볼 때 단위 온도변화에 따른 발육율의 변화가 2령 발육동안에 가장 컸으며 알 발육 동안에 가장 작았다는 것을 알 수 있었다.

Takimoto 등(1989)은 피의 일종을 기주로 이용하여 20, 25, 30°C 항온 조건에서 사육하며 발육일수를 조사한 결과 알 발육의 경우 25°C에서 7일이 소요되었고 발육영점온도는 15°C, 유효적산온도는 70일도라 하여 본 연구와는 알 발육기간, 발육영점온도, 유효적산온도 모두 상당한 차이를 보였다. 또한 약충 발육의 경우 25°C에서 성충까지 우화하

는데 본 연구결과는 35.1일 소요되었는데 Takimoto 등 (1989)는 16일이 소요되었다고 보고하여 큰 차이가 있었다 (Table 1). 이러한 실험 결과의 차이는 시험 환경에 의한 차이일수 있으며, 특히 발육기간 조사에 사용된 기주 식물의 종류가 달라 이에 대한 충분한 검토가 이루어져야 정확한 해석이 가능하리라 판단된다.

3가지 비선형 모형을 이용하여 온도와 발육율과의 관계를 분석한 결과 분석에 사용된 모든 비선형 모형은 각 발육단계의 발육속도와 온도와의 관계를 잘 설명할 수 있었다

($r^2=0.91-0.99$). 그러나 Briere 1 모형의 경우 4령 발육 치사 상한온도가 비현실적으로 ($T_L=407^\circ\text{C}$) 추정되었으며, Lactin 2 모형의 경우도 추정된 치사 상한 온도가 모든 총태에서 실제로 조사된 값과 현저한 차이를 보여 ($T_L=38.66-48.32^\circ\text{C}$) 현실성이 부족한데 반하여 Logan 6 모형의 경우 다른 두 개의 비선형 모형보다 모든 총태에서 상대적으로 높은 r^2 값을 가져 성충이 되기 전 발육 단계별 온도에

따른 발육율의 변화를 가장 잘 설명하였다 (Table 3).

알 및 약충의 발육단계별 발육완료 특성

동일한 발육단계, 동일한 연령집단의 발육완료를 추정하는 이론은 Curry 등 (1978a)에 의하여 곤충의 발육율과 분포의 함수로부터 개발되어 졌는데, 본 연구에서도 각각의 온도조건에서 개체들의 발육기간을 평균 발육기간으로 나

Table 3. Parameter estimates for three non-linear models describing the relationship between development rate of all immature stages of *P. exiguus* and temperature

Model	Parameter & r^2	Egg	Nymphal stages					Total nymph
			First	Second	Third	Fourth	Fifth	
Briere 1	a	0.00008	0.00017	0.00033	0.00017	0.00003	0.00014	0.00002
	T_0	13.06	13.58	16.75	14.00	9.74	14.21	12.19
	T_L	42.27	41.44	40.47	52.63	407.42	42.47	53.96
	r^2	0.99	0.95	0.95	0.95	0.97	0.91	0.96
Lactin 2	ρ	0.14157	0.14732	0.16008	0.15418	0.14163	0.14962	0.14282
	T_L	40.94	39.44	38.66	40.38	48.32	39.44	41.55
	ΔT	7.05	6.77	6.22	6.47	7.05	6.67	7.00
	λ	-0.0295	-0.062	-0.156	-0.087	-0.005	-0.059	-0.009
	r^2	0.99	0.96	0.96	0.96	0.97	0.92	0.97
Logan 6	ψ	0.00865	0.01493	0.02478	0.01704	0.01504	0.01181	0.00438
	ρ	0.16797	0.10121	0.25009	0.22068	0.10553	0.21779	0.19108
	T_L	39.33	32.78	35.44	36.53	32.99	36.01	37.82
	ΔT	5.53	0.19	3.97	4.43	0.21	4.49	5.11
	r^2	0.99	0.98	0.98	0.97	0.98	0.94	0.98

Table 4. Estimated parameters of the stage emergence model (3-parameter Weibull function) for each stage of *P. exiguus*

Stage	Parameter	Estimated value	SEM	r^2
Egg	γ	0.6249	0.35977	0.9623
	β	6.5200	7.09431	
	η	0.3608	0.36193	
First nymph	γ	0.6386	0.06656	0.9413
	β	1.7504	0.48916	
	η	0.2924	0.07180	
Second nymph	γ	0.4626	0.11756	0.9512
	β	1.8319	0.63131	
	η	0.4204	0.12668	
Third nymph	γ	0.5741	0.06173	0.9394
	β	1.6112	0.41535	
	η	0.3390	0.06900	
Fourth nymph	γ	0.6301	0.07102	0.9207
	β	1.1962	0.39172	
	η	0.2654	0.26539	
Fifth nymph	γ	0.5768	0.17260	0.9471
	β	2.9594	1.55946	
	η	0.3814	0.17787	
Total nymph	γ	0.8516	0.02624	0.9439
	β	1.9003	0.42437	
	η	0.1501	0.02813	

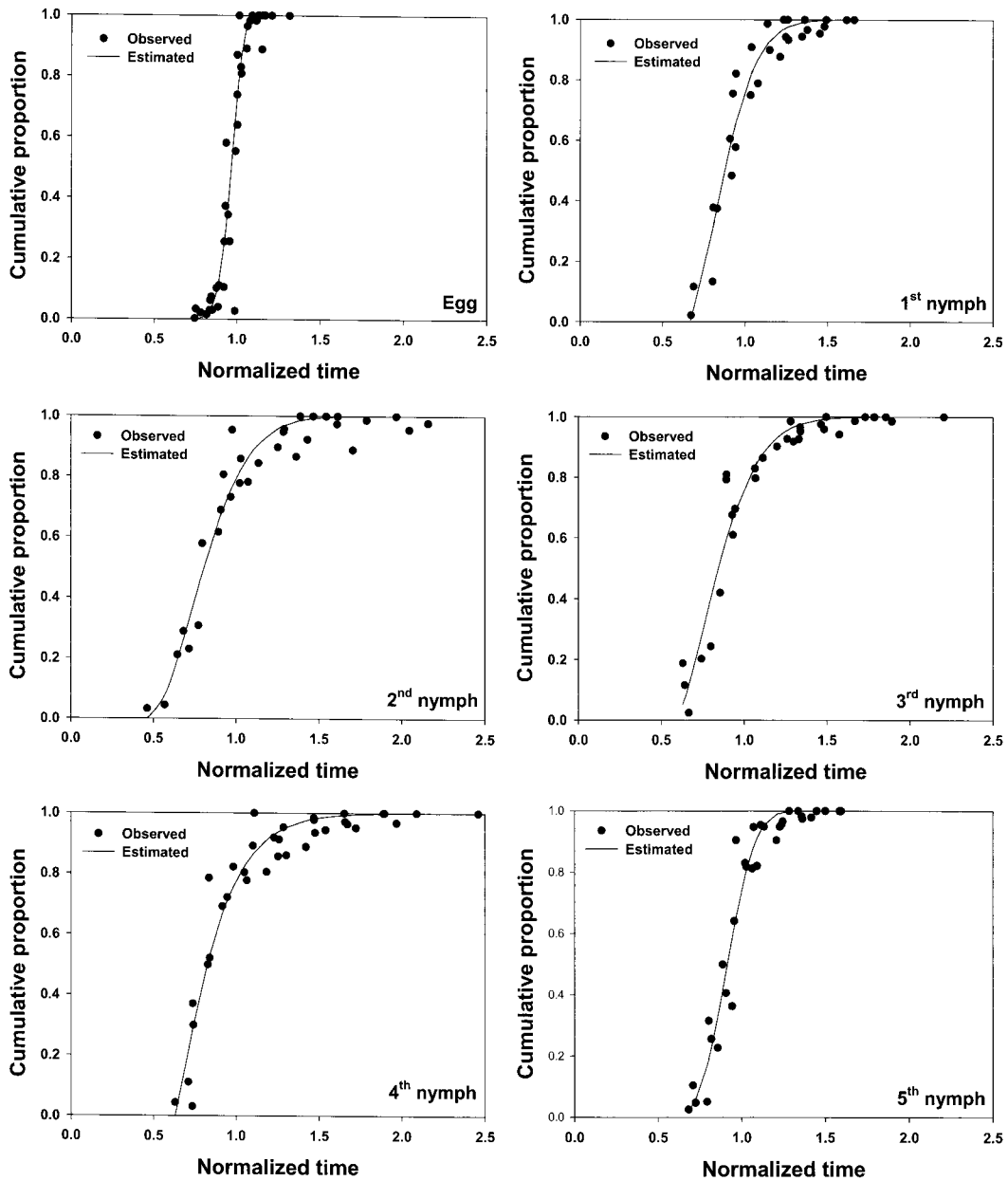


Fig. 2. Cumulative proportion of development completion for each immature stage of *P. exiguus* as a function of normalized time (developmental time/mean developmental time). The 3-parameter Weibull function was used.

누는 방법으로 발육기간을 정규화시킨 후 3-parameter Weibull 함수에 적용시켰다. 그 결과 모든 발육단계에서 r^2 값이 0.92 이상으로 높은 모형 적합성을 보였는데, 상대적으로 4령 발육완료 함수의 r^2 값이 0.9207로 가장 낮았고 알 발육완료 분포함수의 r^2 값은 0.9623으로 가장 높았다 (Table 4). 이는 알 발육 완료 형태의 특성이 평균 발육 완료시기까지(Normalized time = 1.0) 전체 개체 중 73% 정도의 개체들이 발육을 완료하였으며 발육 완료 개시 시점과 발육완료 종료 시점이 평균 발육 완료시기를 중심으로

좁은 시간 안에 분포하여 동일한 온도 내 발육기간의 변이가 적었고, 온도 간 발육 완료 분포의 차이가 적어 높은 r^2 값을 보인 것으로 추정된다. 그러나 약충 발육의 경우 발육 완료 개시 시점부터 발육완료 종료시점까지 발육완료 기간의 분포가 넓어 개체 간 발육완료 시간에 변이가 크고, 발육완료 개체들이 분포가 평균 발육완료 시기 뒤쪽에 주로 분포하고 있어 r^2 값이 낮았을 것으로 생각되어 진다 (Fig. 2).

이상의 결과를 종합할 때 눈에 침입한 흑다리긴노린재 개체군 밀도 변동을 예측하기 위한 모형을 개발하기 위한

부 모형으로 알 및 약충 발육의 온도의존적 발육모형은 Logan 6 함수를, 각 발육단계별 발육 완료분포 모형은 3-parameter Weibull 함수를 사용할 수 있을 것으로 판단된다. 본 연구 결과는 흑다리긴노린재가 벼에 침입한 후 시간의 변화에 따른 약충 연령구조 변화를 예측 가능하게 하여 효율적인 방제 시기 결정을 위한 기본 정보를 제공할 수 있으리라 판단되며, 추후 흑다리긴노린재 성충의 산란 및 생존 모형을 개발할 경우 하나의 완전한 개체군 밀도 변동 예측 모형의 개발이 가능할 것으로 사료된다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원의 “미질향상을 위한 벼 병해충 방제 체계 연구” 과제와 농촌진흥청 공동연구사업 (과제번호: PJ006851호)의 지원에 의하여 연구가 수행되었으며, 발육조사에 도움을 주신 김정란, 김필련 여사님께 감사의 말씀을 드립니다.

Literature Cited

- Briere, J.F. and P. Pracros. 1998. Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* 27: 94-101.
- Briere, J.F., P. Pracros, A.Y. Le Roux and J.S. Pierre. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28: 22-29.
- Campbell, A., B.D. Frazer, N. Gilbert, A.P. Gutierrez and M. Markauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11: 431-438.
- 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.
- Han, M.W., J.H. Lee and M.H. Lee. 1993. Effect of temperature on development of oriental tobacco budworm, *Helicoverpa assulta* Guenee. *Kor. J. Appl. Entomol.* 32: 236-244.
- Lactin, D.J., N.J. Holliday, D.I. Johnson and R. Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24: 68-75.
- Liu, S.S., F.Z. Chen and M.P. Zalucki. 2002. Development and survival of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) at constant and alternating temperatures. *Environ. Entomol.* 31: 221-231.
- Logan, J.A., D.J. Wollkind, S.C. Hoyt and L.K. Tanigoshi. 1976. An analytical model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5: 1133-1140.
- 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.
- Kim, D.S. and J.H. Lee. 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Ecol. Model.* 162: 145-153.
- Park, C.G., H.H. Park, K.B. Uhm and J.H. Lee. 2009. Seasonal occurrence and age structure of *Paromius exiguus* (Distant) (Heteroptera: Lygaeidae) on major host plants. *Kor. J. Appl. Entomol.* 48: 21-27.
- Park, C.G., H.Y. Kim and J.H. Lee. 2010. Parameter estimation for a temperature-dependent development model of *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). *J. Asia Pac. Entomol.* 13: 145-149.
- SAS Institute. 1999. SAS OnlineDoc. version 8.01. SAS Institute. Cary NC.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe and C.E. Mugnuson. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88: 719-731.
- Scott, J.K. and P.B. Yeoh. 1999. Bionomics and the predicted distribution of the aphid *Brachycaudus rumexicolens* (Hemiptera: Aphididae). *Bull. Entomol. Res.* 89: 97-106.
- Sharpe, P.J.H. and D.W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64: 649-670.
- Sharpe, P.J.H., G.L. Curry, D.W. DeMichele and C.L. Cole. 1977. Distribution model of organisms development times. *J. Theor. Biol.* 66: 21-38.
- Skinner, L.C., D.W. Ragsdale, R.W. Hansen, M.A. Chandler, and R.D. Moon. 2004. Temperature-dependent development of overwintering *Aphthona lacertosa* and *A. nigriscutis* (Coleoptera: Chrysomelidae): Two flea beetles introduced for the biological control of leafy spurge, *Euphorbia esula*. *Environ. Entomol.* 33: 147-154.
- SYSTAT software inc. 2002. TableCurve 2D Automated curve fitting analysis: version 5.01. Systat software. inc. San Jose, CA.
- Takimoto, M., T. Asayama, Y. Isogawa, T. Nakagome, S. Katou and Y. Uebayasi. 1989. Ecology and chemical control of *Paromius exiguus* Distant (Heteroptera: Lygaeidae). *Res. Bull. Aichi Agric. Res. Ctr.* 21: 69-77.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117: 1-23.
- 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 distribution of insect development time: a literature review and application of Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 475-487.