

## 꿀응애 온도발육 매개변수 추정 및 개체군 추정 행렬모형

양진영 · 최경산<sup>1</sup> · 김동순\*

제주대학교 생명자원과학대학 식물자원환경전공, <sup>1</sup>농촌진흥청 국립원예특작과학원 온난화대응농업연구센터

## Parameterization of the Temperature-Dependent Development of *Panonychus citri*(McGregor) (Acari: Tetranychidae) and a Matrix Model for Population Projection

Jin Young Yang, Kyung San Choi<sup>1</sup> and Dong Soon Kim\*

Faculty of Bioscience and Industry, College of Applied Life Science, Jeju Nat'l. Univ., Jeju 690-756, Republic of Korea

<sup>1</sup>Agricultural Research Center for Climate Change, National Institute of Horticultural & Herbal science, Rural Development Administration, 690-150, Korea

**ABSTRACT:** Temperature-related parameters of *Panonychus citri* (McGregor) (Acarina: Tetranychidae) development were estimated and a stage-structured matrix model was developed. The lower threshold temperatures were estimated as 8.4°C for eggs, 9.9°C for larvae, 9.2°C for protonymphs, and 10.9°C for deutonymphs. Thermal constants were 113.6, 29.1, 29.8, and 33.4 degree days for eggs, larvae, protonymphs, and deutonymphs, respectively. Non-linear development models were established for each stage of *P. citri*. In addition, temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate, and age-specific survival rate models were developed for the construction of an oviposition model. *P. citri* age was categorized into five stages to construct a matrix model: eggs, larvae, protonymphs, deutonymphs and adults. For the elements in the projection matrix, transition probabilities from an age class to the next age class or the probabilities of remaining in an age class were obtained from development rate function of each stage (age classes). Also, the fecundity coefficients of adult population were expressed as the products of adult longevity completion rate (1/longevity) by temperature-dependent total fecundity. To evaluate the predictability of the matrix model, model outputs were compared with actual field data in a cool early season and hot mid to late season in 2004. The model outputs closely matched the actual field patterns within 30 d after the model was run in both the early and mid to late seasons. Therefore, the developed matrix model can be used to estimate the population density of *P. citri* for a period of 30 d in citrus orchards.

**Key words:** *Panonychus citri*, Citrus pest, Matrix model, Population dynamics, Development rate

**조 록:** 기존 보고된 꿀응애 온도발육자료를 이용하여 온도발육 관련 매개변수 값을 추정하고 개체군 동태 추정에 필요한 행렬모형을 작성하였다. 꿀응애 발육영점온도는 알 8.4°C, 유충 9.9°C, 제 1약충 9.2°C, 제 2약충 10.9°C 이었으며, 발육완료에 필요한 적산온도는 각각 113.6, 29.1, 29.8, 33.4일도(DD)로 추정되었다. 꿀응애 각 발육단계별 비선형 발육모형을 수립하였으며 또한 산란모형 작성에 필요한 온도별 총산란수 모형, 연령별 누적산란율모형, 연령별 생존율 모형의 매개변수 값을 각각 추정하였다. 꿀응애 연령군을 알, 유충, 제 1약충, 제 2약충, 성충 등 5단계로 구분하여 행렬모형을 작성하였다. 전환행렬의 구성요소인 다음 발육단계로 전이확률 또는 잔존확률은 각 발육단계의 발육률 함수를 이용하였다. 또한 성충의 산란계수는 해당온도에서 성충수명 완료율과 총산란수의 곱으로 추정하였다. 수립된 행렬모형의 포장적합 능력을 평가하기 위하여 실제 감귤원에서 조사된 꿀응애 실측밀도와 행렬모형으로 추정한 개체군 밀도를 비교하였다(2004년). 계절 초기 저온기와 계절중후기 고온기에 모형결과를 실측치와 비교한 결과 알 및 성충 개체군은 계절초 및 중후기 모두 약 30일까지 큰 차이가 없었다. 따라서 본 개발된 행렬모형을 이용하여 30일 내외의 단기간 동안 꿀응애의 개체군밀도 증가를 예측할 수 있을 것으로 기대되었다.

**검색어:** 꿀응애, 감귤해충, 행렬모형, 개체군 동태, 발육률

\*Corresponding author: dongsoonkim@jejunu.ac.kr

Received July 27 2011; Revised August 22 2011

Accepted September 5 2011

귤응애(*Panonychus citri* (McGregor))는 전 세계적으로 귤 나무속(*Citrus* 속) 과수의 중요한 해충으로 알려져 있다(McMurtry, 1985). 잎응애과(Tetranychidae)에 속한 다른 응애류와 같이 귤 응애는 높은 번식력, 약제에 대한 빠른 저항성 획득 능력을 갖고 있다. 또한 환경조건에 따라 급속하게 번식하여 피해를 주기 때문에 방제시기를 놓쳐서 피해를 받는 경우가 많다. 최근 귤응애의 귤나무 수관내 분포특성을 활용한 밀도조사법이 개발되어 (Song *et al.*, 2001) 방제시기를 결정하는데 유용하게 이용되고 있기는 하지만, 보다 더 합리적인 귤응애 관리를 위해서는 개체군 밀도증가 예측 기술이 필요하다.

지금까지 응애류 개체군 동태를 분석하기 위한 다양한 형태의 컴퓨터 모형(시뮬레이션 모델)이 개발되었다(Dover *et al.*, 1979; Berry *et al.*, 1991). 하지만 이러한 모형은 많은 복잡한 생물적 매개변수가 필요하고, 그 매개변수를 추정하기 위해서는 방대한 양의 실험 자료가 필요하다. 이에 반하여 적은 실험자료와 단순한 생물적 매개변수를 이용하여 개체군 밀도 변동을 추정할 수 있는 방법이 행렬모형을 이용하는 것이다. 행렬모형은 수명이 길고 1년에 1회 자손을 생산하는 동물에 적용하기 위하여 개발되었으나, 온도 의존적 생리적 연령을 이용하여 곤충에 적용할 수 있음이 제시되었다(Bommarco, 2001; Caswell, 2001). 최근 이런 행렬모형을 몇몇 곤충에 적용한 결과 이용 가능성이

높았다(Choi and Ryoo, 2003).

Kim (2007)은 제한된 자료를 이용 귤응애 행렬모형에 필요한 온도발육 매개변수를 추정하여 시험적인 행렬모형을 작성하고 그 활용 가능성을 제시한 바 있다. 하지만 그 행렬모형은 예비 연구의 성격으로써 응용곤충학 분야와 독자층이 다른 지역 내 학술지에 소개되었고, 충분한 검증을 거치지 못하였다. 뿐만 아니라 제한된 자료를 기반으로 하고 있기 때문에 기존 보고된 귤응애 온도발육 자료를 종합하여 보다 개선된 행렬모형을 수립하는 것이 필요하다고 판단된다. 따라서 본 연구는 감귤원에서 귤응애 개체군 밀도변동을 분석하는 기구로서 행렬모형을 작성하고 개체군 밀도 예측이 가능한지를 알아보고자 수행하였으며, 기타 귤응애 개체군 모형작성에 필요한 단위모형들을 추정하고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

### 온도발육 자료

귤응애 온도발육 관련 모형의 매개변수를 추정하기 위하여 이용된 자료는 Table 1과 같다. 기존 보고된 자료를 수집하였으며 해당 자료의 출처는 Table 1에 제시되어 있다. 기주식물로 감

**Table 1.** Temperature-dependent development data of *P. citri* and source references

Temperature (°C)	Egg	Larva	Nymph			Pre-oviposition	Longevity	Fecundity	References
			Proto-Nymph	Deuto-Nymph	Total				
12	31.2	- <sup>1</sup>	-	-	-	-	73.9	12.9	Yasuda, 1982
15	20.4	5.8	-	-	14.9	-	23.3	37.3	Choi, 2006
15	18.3	5.8	5.5	7.5	13	5.4	32.2	16.5	Kasap, 2009
16	14.4	-	-	-	-	-	35.5	20.9	Yasuda, 1982
20	7.8	2.5	2.7	3.6	6.3	1.8	15.5	22.1	Kasap, 2009
20	8.8	2.2	-	-	4.5	-	8.3	26.6	Choi, 2006
20	9.6	-	-	-	-	-	30.3	34.4	Yasuda, 1982
21	11.2	3.4	2.8	3.8	6.6	-	-	-	Kim and Kim, 1999
24	7.7	2.2	2.1	2.5	4.6	-	-	-	Kim and Kim, 1999
24	7.2	-	-	-	-	-	26.3	42.6	Yasuda, 1982
25	6.4	1.9	1.8	2.1	3.9	1.3	14.6	25.6	Kasap, 2009
25	5.5	1.5	-	-	4	-	6.3	28.4	Choi, 2006
25	-	-	-	-	-	-	14.9	67	Gotoh <i>et al.</i> , 2003
27	5.9	1.9	1.4	2.2	3.6	-	-	-	Kim and Kim, 1999
28	5.8	-	-	-	-	-	13	12.6	Yasuda, 1982
30	4.9	1.6	1.4	1.5	2.9	-	-	-	Kim and Kim, 1999
30	4.9	1.3	1.7	2	3.7	2.2	13.6	16.6	Kasap, 2009
30	4.8	1.3	-	-	3.3	-	6.1	24.4	Choi, 2006
33	5	1.4	1.3	1.5	2.8	-	-	-	Kim and Kim, 1999
32	5.3	-	-	-	-	-	10.5	7.3	Yasuda, 1982
35	4.3	1.4	1.4	2	3.4	-	-	-	Kasap, 2009

<sup>1</sup> No available data.

귤류(*Citrus* 속)를 이용한 자료만 수집 이용하였다. 수집자료를 알, 약충, 제1약충, 제2약충, 산란전기간, 성충수명 및 산란수로 구분하여 정리하였다. 같은 온도조건에서 알 및 약충 발육기간은 출처 간 큰 차이가 없었으나 성충수명 및 산란수는 다소 차이가 있었다. 모형의 매개변수 추정시 동일한 온도에서 복수의 자료 값이 있는 경우는 평균값을 이용하였다.

## 온도 발육모형 추정

**발육영점온도 및 발육완료에 필요한 적산온도 추정:** 각 온도의 발육기간에 역수(1/발육기간)를 취하여 발육율을 얻었으며, 온도와 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. 회귀분석시 고온 영역에서 발육률이 감소하는 온도는 분석에서 제외하였다.

**비선형모형:** 귤에 알, 유충, 제1약충 및 제2약충 발육단계에 대하여 온도와 발육률 간의 관계를 경험적인 비선형발육모형인 Gaussian 모형(Taylor, 1981; 식 1)을 이용하여 적합시켰다.

$$y = a \cdot \exp\left[-\frac{1}{2} \left(\frac{(x-b)/c}{\right)^2\right] \quad (1)$$

여기서  $a$  = 최대 발육율,  $b$  = 최대 발육율을 보이는 온도, 그리고  $c$  = 곡선의 좌우 폭을 조절하는 매개변수를 나타낸다. 매개변수 값은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)을 이용하여 추정하였으며, 이하 모든 수식의 매개변수도 이 프로그램을 이용하였다.

## 산란모형을 구성하는 단위모형 추정

곤충의 산란모형(생식모형)은 온도별 총산란수, 연령별 산란율, 연령별 생존율 등 3개의 단위모형으로 구성할 수 있다(Curry and Feldman, 1987; Kim and Lee, 2003a). 이때 변온조건에서 산란율 및 생존율 모형을 구현하려면 온도 의존적인 성충의 연령(즉 일령, 日齡)을 온도와 독립적인 생리적 연령으로 변환시켜야 한다. 본 연구에서는 귤에 성충수명의 역수 값을 성충발육율(성충수명 완료율)로 취급하여 성충의 생리적 연령 추정에 이용하였다.

**성충수명 완료모형:** 온도( $T$ )와 성충 발육율(1/성충수명,  $r(T)$ ) 간 관계는 Curry and Feldman (1987)이 개선했던 Eyring 모형(식 2: Eyring, 1935)을 이용하여 추정하였다. 본 모형은 온도 증가에 따라 성충수명이 감소하는 특성을 기술하는데 적합하였다.

$$r(T) = \alpha \cdot T \cdot \exp(-\beta/T) \quad (2)$$

여기서  $\alpha$ ,  $\beta$ 는 추정해야 할 매개변수이며, 이 식을 이용하여 성충의 생리적 연령( $P_x$ )을 다음과 같이 계산하였다.

$$P_x = \int_0^n r(T_i) \approx \sum_{i=0}^n r(T_i) \quad (3)$$

여기서  $P_x$ :  $n$  번째 일(발육기간)에서 생리적 연령,  $r(T_i)$ :  $i$  번째 일 온도에서 성충 발육율을 나타낸다.

**온도별 총산란수 모형:** 본 모형은 온도에 따른 암컷 성충이 평생 동안(수명기간) 낳을 수 있는 총 알 수(자식 수)의 분포를 나타낸다. 연구자에 따라 귤에 총 산란수에 다소 차이가 있었으므로 가장 넓은 온도범위에서 실험을 실시한 Yasuda (1982)의 자료를 기반으로 하여 온도별 총산란수 모형을 추정하였고, 25°C에서는 Kasap (2009), Choi (2006), Gotoh *et al.* (2003) 등 자료의 평균값을 이용하였다(Table 1). 온도와 총산란수의 관계를 나타내는 데 있어서 아직까지는 생물학적 의미를 갖고 있는 수식(모형)은 없는 상태이며 경험적인 비선형식 또는 다항회귀식을 이용하고 있다(Richards, 1959; Hilbert and Logan, 1983; Shaffer and Gold, 1985; Allen *et al.*, 1995; Kim and Lee, 2003a, 2003b). 본 연구에서는 식 1을 이용하여 추정하였다. 따라서 이 경우 온도  $x$  및 총산란수  $y$ 에서 매개변수  $a$  = 최대 산란수,  $b$  = 최대 산란수를 보이는 온도가 되며,  $c$  = 총산란수 곡선의 분포를 조절하는 매개변수를 나타낸다.

**연령별누적산란율 모형:** 연령별 누적산란율(age-specific cumulative oviposition rate)은 수명기간 동안 총 산란능력(산란수) 중 어느 특정 연령시기까지 산란하는 알 수의 누적비율을 의미한다. 지금까지 곤충 개체군 모형에서는 감마분포식이나 다항회귀식 등이 많이 이용되었다(Mack *et al.*, 1987; Mack and Smith Jr, 1992). 본 연구에서는 Weibull 함수를 이용하여 추정하였다(식 4: Kim and Lee, 2003a).

$$p(P_x) = 1 - \exp(-[P_x/\rho]^\eta) \quad (4)$$

여기서  $\rho$ ,  $\eta$ 는 추정해야 할 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령( $P_x$ , 식 3)으로 변환시키고 이에 대응하는 연령별 누적산란율( $p(P_x)$ )을 계산하여 수식(모형)의 매개변수 값을 추정하였다. 각 온도에서 생리적 연령에 대응하는 누적산란율은 일별 산란수를 누적하여 각각을 총 산란수로 나누어 얻었다. 이런 과정을 거쳐서 온도에 따른 산란곡선의 변이를 표준화시켜 온도와 독립적인 누적산란율 곡선을 얻을 수 있었다. 모형추정에 이용

된 원 자료는 Kasap (2009)이 보고한 것으로 연령별 산란수 그래프 자료를 수치화하여 얻었다.

**연령별 생존율 모형** : 연령별 누적생존율(age-specific survival rate)은 갖 우화한 어떤 성충집단이 시간이 경과하여 어느 연령에 도달했을 때 살아있는 개체수의 비율이다. 지금까지 곤충의 연령별 생존율을 표현하기 위하여 지수함수(Birley, 1977), Gompertz 함수(Clements and Paterson, 1981; Readshaw and Van Gerwen, 1983), Weibull 함수(Bartlett and Murray, 1986; Madden *et al.*, 1986) 등이 이용된다. 본 연구에서 시그모이드 모형을 이용하였다(식 5: Kim and Lee, 2003a).

$$s(Px) = \frac{1}{1 + \exp[(\gamma - px)/\delta]} \quad (5)$$

여기서  $s(Px)$  = 생리적 연령  $Px$ 에서 생존율,  $\gamma = 50\%$  생존율에 대응하는 생리적 연령,  $\delta$  = 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령( $Px$ , 식 3)으로 변환시키고 이에 대응하는 연령별 생존율( $s(Px)$ ) 값을 이용하여 수식(모형)의 매개변수 값을 추정하였다. 어느 생리적 연령에 대응하는 생존율은 그때까지 생존수를 처음 개체수로 나눈 값으로 표현된다. 본 연구에서는 Kasap (2009)이 보고한 연령별 생존율 그래프 자료를 수치화하여 이용하였다.

### 행렬모형 작성

굴응에 개체군 동태를 분석하기 위하여 상이한 연령군으로 구성된 행렬모형[발육단계 내포 행렬모형](Lefkovich, 1965)을 이용하였다. 굴응에 발육단계는 알, 유충, 제 1약충, 제 2약충, 성충 등 5단계로 구분하였다. 기본 행렬모형은 아래와 같은 구조를 가지고 있다.

$$n_i(t+1) = A(t)n_i(t) \quad (6)$$

여기서  $n$ 은 열벡터로써 이것의 구성성분  $n_i(t)$ 는 시간  $t$ 에서  $i$ -번째 발육단계의 개체수이고,  $n_i(t+1)$ 는 시간  $t+1$ 에서 개체수이다. 본 연구에서 모형운영 시간 간격은 24h(1일)이 적용되었다. 전환행렬  $A$ 의 각 구성인자들인  $a_{ij}$ 는  $i$ -번째 발육단계에서  $i+1$ -번째 발육단계로의 전이확률, 각 발육단계에 잔존확률 또는 성충의 생식율 등을 나타낸다.

열 벡터 즉 연령구조 벡터  $n_i(t)$ 는 시간  $t$ 에서 개체군의 상태(즉 개체군 밀도)를 나타내는 것으로 다음과 같이 배열된다.

$$n_i(t) = \begin{bmatrix} n_E(t) \\ n_L(t) \\ n_{PN}(t) \\ n_{DN}(t) \\ n_A(t) \end{bmatrix} \quad (7)$$

여기는  $n_E(t), n_L(t), n_{PN}(t), n_{DN}(t), n_A(t)$ 은 각각 시간  $t$ 에서 알, 유충, 제 1약충, 제 2약충, 성충의 개체수를 표시한다. 전환행렬  $A(t)$ 는 다음과 같은 형태를 갖는다.

$$A(t) = \begin{bmatrix} P_E(t) & 0 & 0 & 0 & f(T_t) \\ M_E(t) & P_L(t) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & M_L(t) & P_{PN}(t) & 0 & 0 \\ a & a & M_{PN}(t) & P_{DN} & 0 \\ 0 & 0 & 0 & M_{DN}(t) & P_A(t) \end{bmatrix} \quad (8)$$

여기서  $f(T_t)$ 는 시간  $t$  및 온도  $T^\circ\text{C}$ 에서 성충의 생식율 계수를 나타내며,  $M_i(t)$ 는  $i$ -번째 발육단계에 있는 개체들이 발육을 완료하여  $i+1$ 번째 발육단계로 이동하는 전이확률이다. 또한  $P_i(t)$ 는  $i$ -번째 발육단계에 있는 개체들이 모형운영 시간단위 내에서 발육을 완료하지 못하고 그 발육단계에 잔존하는 확률을 나타낸다( $i$ -발육단계는 순서대로 E(알), L(유충), PN(제 1약충), DN(제 2약충), A(성충)를 나타냄).

전환(전이)행렬의 각 인자에 대하여 앞에서 추정된 각 발육단계의 발육모형을 바탕으로 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 이동하는 전이확률( $M_i(t)$ ) 및 그 발육단계에 잔존확률( $P_i(t)$ )을 구하였다.

$$\begin{aligned} M_i(t) &= r_i(T_t) \\ P_i(t) &= 1 - M_i(t) \end{aligned} \quad (9)$$

여기서  $r_i(T_t)$ 는 온도  $T^\circ\text{C}$ 에서  $i$ -번째 발육단계의 발육률이다. 생식율 계수는 다음과 같이 표현할 수 있었다.

$$f(T_t) = Fc(T_t) \cdot r_A(T_t) \quad (10)$$

여기서  $Fc(T_t)$  온도  $T^\circ\text{C}$ 에서 암컷의 총 산란수,  $r_A(T_t)$ 는 성충의 발육율이다(1/수명). 각 발육단계의 생존율이 고려되는 경우는  $M_i(t)$ 는  $r_i(T_t) \cdot S_i$ 로 추가할 수 있다( $S_i$  :  $i$ -번째 발육단계의 생존율).

### 행렬모형 포장적합

**행렬모형 시뮬레이션** : 수립된 행렬모형의 실제 유효성을 평가하기 위하여 실제 감귤과원에서 조사된 굴응에 개체군 밀도를 행렬모형의 초기 값으로 입력하여 밀도증가를 추정한 다음 실험치와 비교하였다. 포장상태에서 굴응에 발육단계별 생존율에 대한 정보가 없었으므로 임의로 80%를 적용하였다. 성비(암컷의 비율)는 0.7 (Yasuda, 1982)로 가정하였다.

제한된 자원 환경(감귤 잎)에서 굴응에의 밀도가 무한정 증가

할 수 없기 때문에 밀도의존적 요소를 추가하였다. 감귤 잎 당 꿀 응에 최대 발생밀도 기록을 조사한 결과 알을 포함하여 900이 최고 기록이었다(Takafuji, 1983). 따라서 감귤 잎의 꿀응에 수용 능력(K)을 잎 당 900마리로 설정하였으며, 밀도의존적 효과(D(N))가 성충의 산란능력에만 영향을 미치는 것으로 가정하였다. Takafuji (1983)가 제시한 바에 따라 밀도가 산란능력에 미치는 효과는 다음과 같이 계산하였다.

$$D(N) = (K-N)/K \quad (N = \text{꿀응에 밀도}, N > K \text{이면 } D(N)=0 \text{ 적용})$$

따라서 최종적인 성충의 산란수는  $f(T_i) \cdot D(N)_s$ 으로 추정하였다.

행렬모형 전개에 필요한 온도는 감귤포장에 가장 가까운 제주 지방기상청 기상대 자료(대기 평균온도)를 이용하였다.

**포장자료:** 제주시 도련동 일반재배 포장(관행적 약제관리)에서 조사된 자료(2004)를 이용하였다(Kim, 2005). 본 자료는 잎 당 꿀응에 발생밀도를 조사한 것으로 저온기인 생육초기(4월 28일~6월 9일) 및 고온기인 생육중후기(8월 2일~9월 27일)로 분리하여 예측치와 비교하였다. 계절초기 초기밀도로 4월 28일 조사된 잎당 알 1.14, 약충 0.26, 성충 0 마리 자료를 입력하였으며 약충 수는 유충, 제 1약충, 제 2약충 각각 0.0867마리로 균등

히 분할하여 사용하였다. 계절중후기 초기밀도로 8월 2일 조사된 잎당 알 0.68, 약충 0.06, 성충 0.04 마리 자료를 입력하였으며 약충 수는 유충, 제 1약충, 제 2약충 각각 0.02마리로 균등히 분할하여 사용하였다. 모형결과는 알, 약충(유충+제 1약충+제 2약충), 성충으로 구분하여 실측치와 비교하였다.

## 결과

### 온도발육관련 매개변수

꿀응에 알, 유충, 제 1약충, 제 2약충 발육율과 온도와의 관계는 Fig. 1과 같았다. 모든 발육단계는 온도가 증가할수록 발육률이 증가하다가 고온에서는 오히려 발육률이 감소하는 전형적인 변온동물의 온도의존 발육양상을 보였다. 각 발육단계의 추정된 발육영점온도는 알 8.4°C, 유충 9.9°C, 제 1약충 9.2°C, 제 2약충 10.9°C 이었으며 발육완료에 필요한 전산온도는 각각 113.6, 29.1, 29.8, 33.4일도(DD)가 되었다(Table 2). 알부터 성충이 될 때까지 적산온도는 평균 발육영점온도 9.6°C에서 205.9일도가 되었다.

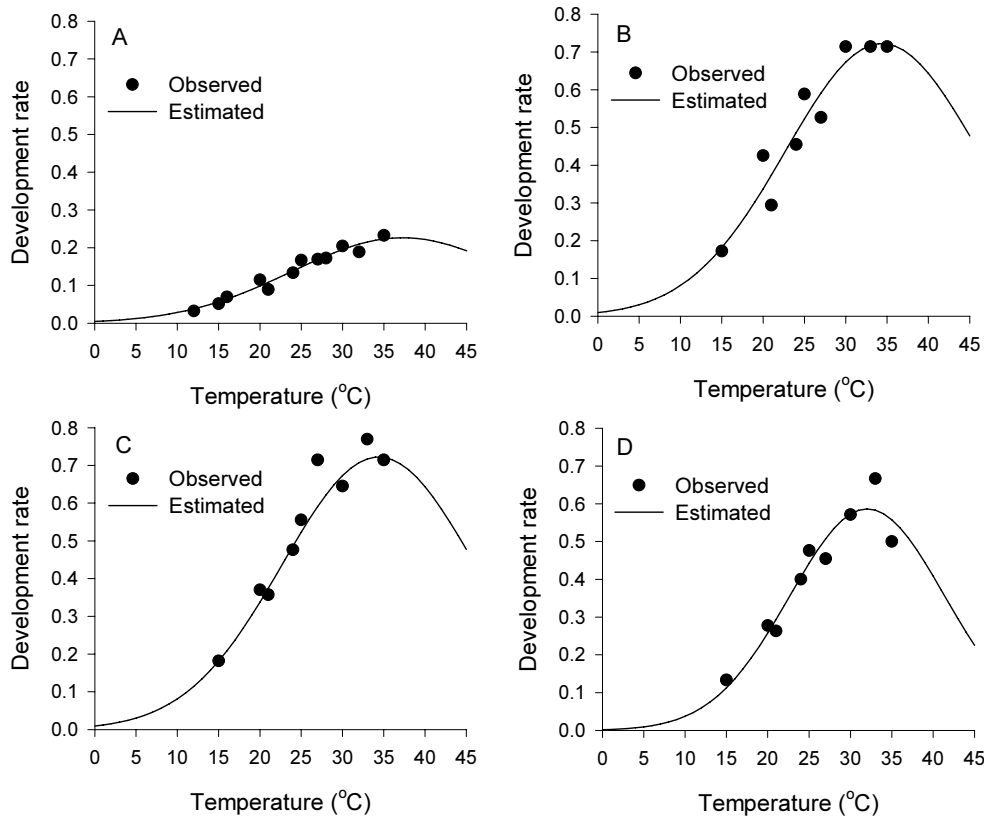


Fig. 1. Developmental rate curves of *P. citri*, showing the relationship between temperature and development rate. A = Eggs, B = Larvae, C = Protonymphs, and D = Deutonymphs.

**Table 2.** Developmental threshold temperatures and thermal requirements for *P. citri* development completion

Stage	Regression		Low-threshold Temp.(°C)	Thermal constant, DD <sup>b</sup>
	Equation <sup>a</sup>	R <sup>2</sup>		
Eggs	y=0.008802x-0.073671	0.96	8.4	113.6
Larvae	y=0.034309x-0.340370	0.88	9.9	29.1
Protonymphs	y=0.033540x-0.308812	0.93	9.2	29.8
Deutonymphs	y=0.029980x-0.325379	0.97	10.9	33.4
Mean or sum			9.17	172.5

<sup>a</sup>y=ax+b, where y is the developmental rate (1/days) and x is the temperature.

<sup>b</sup>DD was calculated as the reciprocal of slope in each regression equation.

**Table 3.** Estimated parameter values for adult longevity completion rate(1/longevity), temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate, and age-specific survival rate of *P. citri*

Model	Parameter	Estimated	SEM	R <sup>2</sup>
Adult development (1/longevity)	$\alpha$	0.0058	0.00174	0.91
	$\beta$	22.8363	8.19534	
Total fecundity	a	42.3077	4.96578	0.86
	b	21.9017	0.69451	
	c	5.0806	0.76542	
Age-specific oviposition rate	$\rho$	0.7338	0.01674	0.89
	$\eta$	1.9278	0.12768	
Age-specific survival rate	$\gamma$	1.1242	0.01221	0.96
	$\delta$	-0.1240	0.00956	

온도에 따른 굴응애 발육률은 이용된 비선형모형에 잘 적합되었다. 즉 각 결정계수(R<sup>2</sup>)는 알 0.96, 유충 0.92, 제 1약충 0.95, 제 2약충 0.92로 비교적 높은 값을 보였다(알 : F=114.9; df=9; P<0.001, 유충 : F=32.7; df=6; P<0.001, 제 1약충 : F=58.6; df=6; P<0.001, 제 2약충 : F=38.5; df=6; P<0.001). 각 발육단계의 발육모형에 대한 추정된 매개변수 값은 Table 3과 같았다. 발육율이 최대가 되는 온도를 나타내는 매개변수인 b값은 알 37.3, 유충 34.4, 제 1약충 32.9, 제 2약충 32.0로 추정되었으며 알이 가장 높은 값을 보여 주었다.

### 산란관련 단위모형 추정

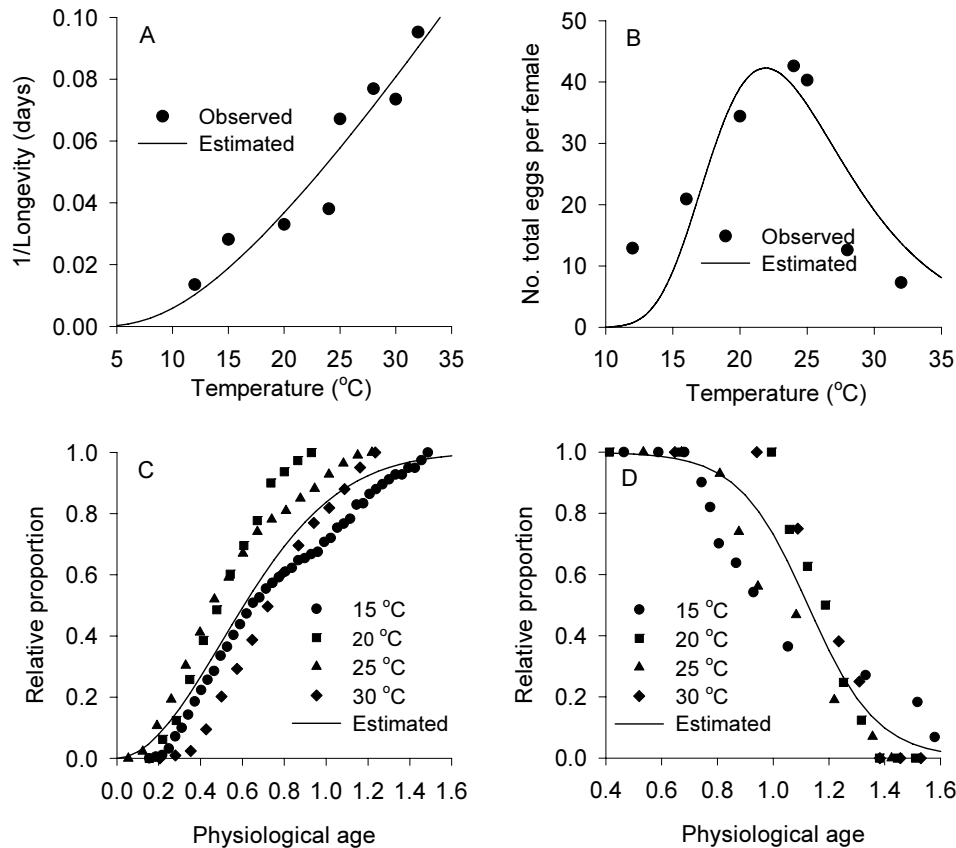
굴응애 산란모형 작성에 필요한 추정된 단위모형 및 매개변수 값은 Fig. 2 및 Table 3에 제시되었다. 온도와 성충수명과 관계는 Fig. 2A와 같았다(F=64.5; df=6; P<0.001). 온도가 증가할수록 성충 발육률 즉 성충수명 완료율은 급격히 증가하였으며(즉 성충수명의 감소), 반대로 저온에서는 감소하였다. 온도별 총산란수 모형은 Fig. 2B와 같았으며, 약 22.9°C(매개변수 b)에

서 최대 산란수인 42.3(매개변수 a)개를 보였다(Table 3, F=12.5; df=4; P=0.019). 굴응애 성충의 연령별산란율은 Fig. 2C와 같이 시그모이드 형으로 증가하였고, 생리적 연령 0.73(파라미터  $\rho$ )에서 50%의 산란을 완료하였다(F=708.5; df=88; P<0.001). 굴응애의 연령별 생존율은 처음에는 사망률이 서서히 증가하다가 중간연령에서는 급격히 증가하였고 그 후 다시 서서히 증가하였으며, 생리적 연령 1.12(파라미터  $\gamma$ )까지 50%의 성충이 생존하였다(F=2171.6; df=100; P<0.001).

### 행렬모형 작성

굴응애 각 발육단계별 온도발육모형, 성충 총산란수 모형 등의 매개변수를 이용하여 25°C에서 전환행렬의 각 구성요소의 값을 추정하면 아래와 같다.

$$\begin{bmatrix} 0.8513 & 0 & 0 & 0 & 2.0445 \\ 0.1487 & 0.4775 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.5225 & 0.4440 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.5560 & 0.5575 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.4425 & 0.9418 \end{bmatrix}$$

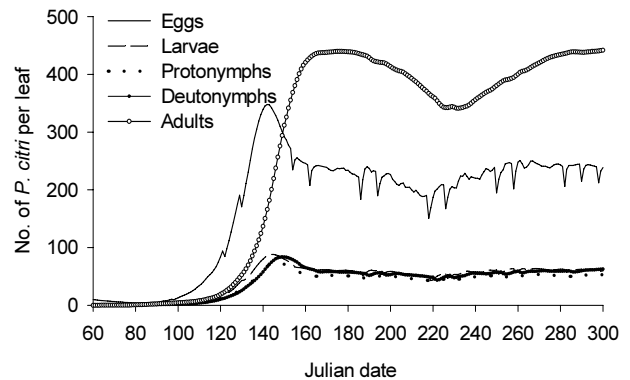


**Fig. 2.** Component models for the *P. citri* oviposition model. A = Adult longevity completion rate, B = Temperature-dependent total fecundity, C = Age-specific cumulative oviposition rate, and D = Age-specific survival rate.

즉  $M_E(t) = r_E(25) = 0.1487$ 이며, 따라서  $P_E(t) = 1 - 0.1487 = 0.8513$ 이 된다. 산란률 계수  $f(T_i)$ 는  $Fc(T_i) \cdot r_a(T_i)$ 이므로  $0.0582 \times 35.1287 = 2.0445$ 가 된다(밀도효과를 제외한 경우). 이렇게 매일 평균온도를 바탕으로 전환행렬을 갱신함으로써 변온조건인 실제 야외조건에서 굴응애의 개체군 밀도변동을 추정하는 것이 가능하였다.

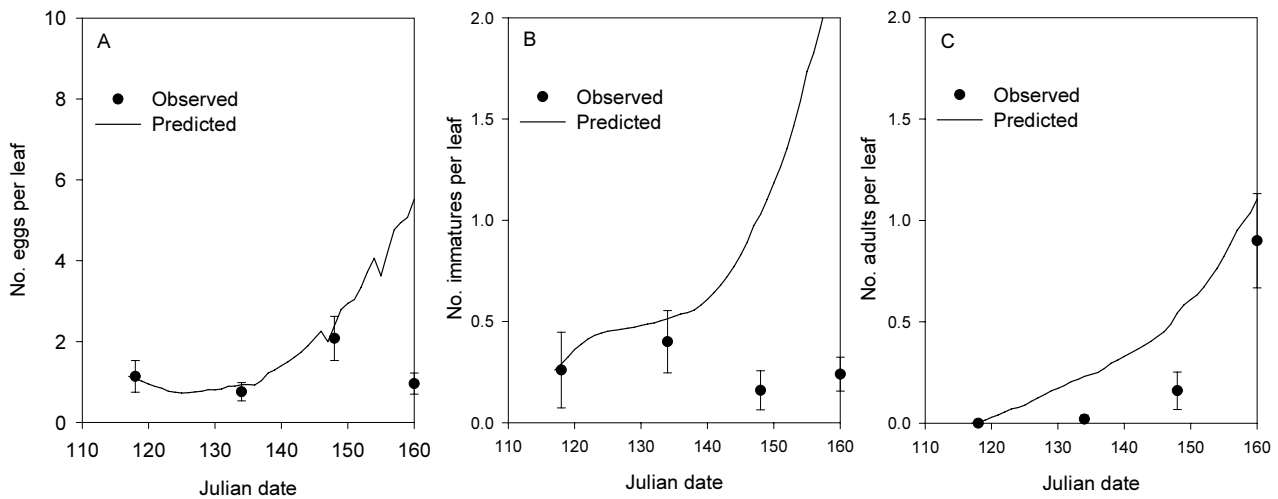
### 행렬모형 포장적합

임의의 초기밀도 잎 당 알 10개(3월 1일) 및 잎 당 최대밀도 900마리(Carrying capacity, K)로 가정하고 평년온도(1998~2007 평년온도, 서귀포 기상대)를 입력하여 행렬모형을 구동했을 때 결과는 Fig. 3과 같았다. 처음에는 지수함수적인 개체군 성장모형을 보이다가 각 발육단계별 도달할 수 있는 잎 당 최고밀도 수준에서 수렴 또는 진동하였다. 즉 성충은 약 400마리, 알은 약 230개, 약충부터 제 2약충은 약 70마리 수준에서 평형을 이루었다.

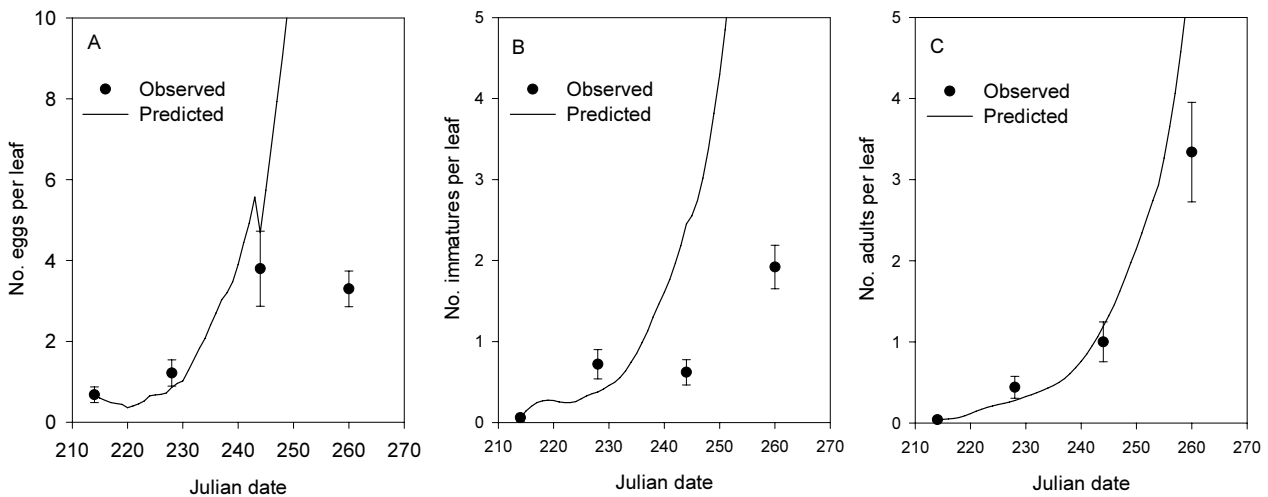


**Fig. 3.** A typical example of the matrix model output for *P. citri* showing the population dynamics of each stage. Population projections were conducted with an initial influx of 10 eggs per leaf, 30-year average temperatures from 1 March (1998–2007) in Seogwipo, and carrying capacity, K = 900.

2004년 실제 감귤원에서 조사된 굴응애 실측밀도와 행렬모형으로 추정된 개체군 밀도를 비교하면 Fig. 4 및 Fig. 5와 같았다. 계절초기 저온기 적합결과에서 알 개체군의 경우는 약 30일



**Fig. 4.** Comparison of matrix model-predicted outputs with actual data from the early season of 2004. Vertical bars on the figure indicate standard errors. A = Eggs, B = Total larvae, protonymphs, and deutonymphs, and C = Adults.



**Fig. 5.** Comparison of matrix model-predicted outputs with actual data from the mid to late season of 2004. Vertical bars on the figure indicate standard errors. A = Eggs, B = Total larvae, protonymphs, and deutonymphs, and C = Adults.

까지 실측치와 예측치가 일치하였으며 그 후 차이가 벌어졌다 (Fig. 4A). 약충개체군의 경우는 15일 이후부터 모형이 과대평가되었다(Fig. 4B). 성충개체군의 경우 처음에는 실측치와 예측치 간 차이가 있었으나 약 40일후에는 예측치가 실측치의 오차 범위 내에 있었다(Fig. 4C). 계절중후기 고온기 적합결과에서 알 개체군의 경우는 약 30일까지 실측치와 예측치 간 큰 차이가 없었다(Fig. 5A). 약충개체군의 경우는 모형 개시 초기부터 예측치와 실측치 간 차이가 있었다(Fig. 5B). 성충개체군의 경우 모형 개시 약 30일까지 실측치와 예측치 간 차이가 없었으며, 약 45일후도 큰 차이가 없었다(Fig. 5C).

## 고찰

### 굴응애 온도발육 매개변수

굴응애는 전세계적으로 감귤류에서 중요한 해충으로 알려져 있으나 개체군 발생(phenology) 및 모형 개발에 필요한 온도발육 매개변수가 현재까지 종합적으로 보고되지 않은 상태에 있다. 다만, UC-IPM (UC, 2011)에서 Yasuda (1982)의 자료를 바탕으로 발육영점온도를 7.9°C로 추정하고 알 120.2일도, 약충 기간(유충~제 2약충) 227.4일도, 세대기간(알~알) 347.5일도



를 적용하여 포장상태에서 발생예찰에 활용하고 있는 실정이다. 기타 Fukuda and Shinkaji (1954)는 굴응애 알의 발육영점온도는 8.01 °C 라고 보고하였고 본 연구의 8.4 °C 와 큰 차이가 없었다. 본 연구에서는 현재까지 발표된 굴응애 온도발육 자료를 종합하여 발육단계별 발육영점온도 및 발육완료에 필요한 적산온도 정보를 제시하였다. 따라서 기존에 보고된 자료보다 더 폭 넓게 현장에서 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

본 연구에서 추정된 굴응애 발육단계별 발육모형은 개체군 모형 작성에서 발육단계전이모형을 작성하는데 유용하게 이용될 수 있으며, 이러한 발육률 적산을 통한 발육단계 전이모형은 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 전이되는 개체수를 확률적으로 추정할 수 있다(Kim *et al.*, 2001). 어떤 발육단계의 발육률을 누적하여 생리적연령이 '1'이 되는 시점은 전체 개체군 중 50%가 발육을 완료하는 시점이 되며, 생리적연령에 따른 발육완료분포 모형을 활용하여 발육을 완료하는 개체수의 비율을 추정한다. 본 연구에서는 발육완료분포 모형을 제시하지는 않았지만 발육완료분포 모형은 발생량에 영향을 미치지 않고 발육완료기간의 변이에만 관여하기 때문에(Wagner *et al.*, 1984) 다른 근연종 응애류에서 추정된 값을 대치하여 사용할 수 있을 것이다.

근종의 산란모형(생식모형)은 온도별 총산란수, 연령별 산란율, 연령별 생존율 등 3개의 단위모형으로 구성할 수 있다(Curry and Feldman, 1987). 이때 변온조건에서 산란율 및 생존율 모형을 구현하려면 온도 의존적인 성충의 연령(즉 일령, 日齡)을 온도와 독립된 생리적 연령으로 변화시켜야 한다. 본 연구에서는 굴응애 성충수명의 역수 값을 성충발육율(성충수명 완료율)로 취급하여 성충의 생리적 연령 추정에 이용하였다. 또한 온도별 총산란수 모형뿐만 아니라 성충의 생리적연령에 기반하여 연령별산란률 및 생존률모형을 제시하였다. 본 자료를 이용하여 변온조건에서의 해당 온도에서 굴응애의 산란능력(총 산란수)을 계산하고, 여기서 해당 단위시간 동안 굴응애 생리적연령에 대응하는 산란율과 생존율 부분을 추정할 수 있는 굴응애 산란모형을 작성하여 개체군 모형 작성에 활용할 수 있을 것으로 기대된다(Kim and Lee, 2003a).

## 행렬모형의 활용 및 개선

굴응애의 개체군 동태를 분석하기 위하여 굴응애 연령군을 알, 유충, 제 1약충, 제 2약충, 성충 등 5단계로 구분하여 행렬모형(발육단계 내포 행렬모형)을 작성하였다. 전환행렬의 각 구성요소의 확률은 기존 보고된 온도발육 자료를 기초로 온도발육 관련 매개변수를 추정하여 이용하였다. 기존 보고된 Kim (2007)

의 행렬모형과 비교하여 약충 발육단계를 제 1약충과 제 2약충으로 세분화시켰으며, 감굴 잎의 굴응애 수용능력을 기반으로 하는 밀도의존적 효과가 추가되었다. 뿐만 아니라 굴응애 온도 발육 자료를 종합하여 전환행렬의 인자를 구성하는 매개변수값이 크게 개선되었다.

2004년 제주시 도련동 일반재배 포장에서 조사된 자료를 이용하여 실제 감굴원에서 조사된 굴응애 실측밀도와 행렬모형으로 추정하여 개체군 밀도를 비교하였다. 그 결과 알 및 성충 개체군은 약 30일까지 예측치와 실측치 간 큰 차이가 없었다. 약충 개체군 예측에서 다소 차이가 발생한 원인은 포장상태와는 다른 초기 밀도를 입력해서 나타나는 결과로 보인다. 즉 포장조사자료가 알, 약충, 성충으로만 구분되어 있었으므로 모형에 초기 밀도를 입력할 때 약충 밀도를 유충, 제 1약충, 제 2약충으로 균등히 배분하여 입력하였다. 물론 반복적인 시뮬레이션(Fig. 3)에서 형성되는 연령분포는 유충, 제 1약충, 제 2약충의 비율이 동일한 것으로 나타나고 있지만, 만일 정확한 초기 값을 입력하였다면 다른 결과가 나타났을 수 있다. 비록 행렬모형이 지수함수적으로 증가하는 태생적 한계를 갖고 있으나 본 개발된 행렬모형을 이용하여 30일 내외의 단기간 동안은 굴응애의 개체군밀도 증가를 예측할 수 있을 것으로 기대된다. 또한 계절초기 저온기 및 계절중후기 고온기에 모두 단기예측이 가능하였으므로 어느 시기에도 적용할 수 있을 것이다. 제주 감굴은 노지를 포함하여 시설 가온 및 무가온 등 다양한 환경에서 재배되고 있기 때문에 온도의존적 행렬모형이 유용하게 쓰일 수 있겠다. 또한 최근 지구온난화에 따른 굴응애 발생량의 상대적 크기를 추정하는 데도 활용될 수 있을 것이다(Kim *et al.*, 2009). 하지만 더 정확하고 증장기 예측모형으로 사용하기 위해서는 매개변수들의 개선이 필요하다고 생각된다. 즉 야외 상태에서 굴응애 개체군 밀도는 천적, 강우 등 환경조건, 기주식물, 기상요인과 관련된 굴응애의 생리적 반응 등 많은 요인에 영향을 받을 수 있다. 또한 환경수용능력( $K = 900$ )에 도달할수록 사망률도 증가할 수 있다. 하지만 이러한 요인들이 본 행렬모형에는 고려되지 않았다. 행렬모형을 이용하여 보다 더 정확한 굴응애 밀도 예측을 위해서는 굴응애 개체군 동태에 중요하게 관여하는 환경 및 생물적 요인들에 대한 매개변수들이 향후 추가되어야 할 것으로 판단된다.

## 사 사

본 연구는 농촌진흥청 아젠다 과제 '지리정보시스템 및 IT 기반 현장 밀착형 돌발 병해충 예찰모형 개발'의 세부과제 '감굴 볼록총채벌레, 화살까치벌레, 굴응애 개체군 모형 개발(과제번호: PJ0073952011)'로 수행된 결과의 일부임.

## Literature Cited

- Allen, J.C., Y.Y. Yang and J.L. Knapp. 1995. Temperature effects on development and fecundity of the citrus rust mite (Acari: Eriophyidae). *Environ. Entomol.* 24: 996-1004.
- Bartlett, P.W. and A.W.A. Murray. 1986. Modeling adult survival in the laboratory of diapause and non-diapause colorado beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) from Normandy, France. *Ann. Appl. Biol.* 108: 487-501.
- Bommarco, R. 2001. Using matrix models to explore the influence of temperature on population growth of arthropod pests. *Agric. Forest. Entomol.* 3: 275-283.
- Berry, J.S., T.O. Holtzer and J.M. Norman. 1991. MiteSim - a simulation model for the banks grass mite (Acari: Tetranychidae) and the predatory mite, *Neoseiulus fallacis* (Acari: Phytoseiidae) on maize: model development and validation. *Ecol. Model.* 53: 91-117.
- Birley, M. 1977. The estimation of insect density and instar survivorship functions from census data. *J. Anim. Ecol.* 46: 497-510.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. 2nd ed., 722 pp. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
- Choi, D.S. 2006. Ecology of *Panonychus citri* (accessed December 2006 at <http://www.wjatc.go.kr>).
- Choi, W.I. and M.I. Ryoo. 2003. A matrix model for predicting seasonal fluctuations in field populations of *Paronychiurus kimi* (Collembola: Onychiuridae). *Ecol. Model.* 162: 259-265.
- Clements, A.N. and G.D. Paterson. 1981. The analysis of mortality and survival rates in wild populations of mosquitoes. *J. Appl. Ecol.* 18: 373-399.
- Curry, G.L. and R.M. Feldman. 1987. Mathematical Foundations of Population Dynamics. Mono. Ser. 3, 246 pp. Tex. Eng. Exp. Stn., College Station, TX.
- Dover, M.J., B.A. Croft, S.M. Welch and R.L. Tummala. 1979. Biological control of *Panonychus ulmi* (Acarina: Tetranychidae) by *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) on apples: a prey-predator model. *Environ. Entomol.* 8: 282-292.
- Eyring, H. 1935. The activated complex in chemical reactions. *J. Chem. Phys.* 3: 107-115.
- Fukuda, J. and N. Shinkaji. 1954. Experimental studies on the influence of temperature and relative humidity upon the development of the citrus red mite. I. On the influence of temperature and relative humidity upon the development of the egg. *Tokai-kinki Agric. Exp. Stn.* 2: 160-171.
- Gotoh, T., Y. Ishikawa and Y. Kitashima. 2003. Life-history traits of the six *Panonychus* species from Japan (Acari: Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol.* 29: 241-252.
- Hilbert, D.W. and J.A. Logan. 1983. Empirical model of nymphal development for migratory grasshopper, *Meldnoplus sanguinipes* (Orthoptera: Acrididae). *Environ. Entomol.* 12: 1-5.
- Jandel Scientific. 1996. TableCurve 2D. Automated curve fitting and equation discovery: version 4.0. Jandel Scientific, San Rafael, CA.
- Kasap, I. 2009. The biology and fecundity of the citrus red mite *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) at different temperatures under laboratory conditions. *Turk. Agric. For.* 33: 593-600.
- Kim, D.H. and K.S. Kim. 1999. Studies on the ecology and control methods of *Panonychus citri*, pp. 340-361. In Annual Research Report for 1999, ed. by National Jeju Agricultural Experiment Station. 602 pp. Simindang Press, Jeju.
- Kim, D.-S. 2005. Comparison of population regulation of *Panonychus citri* by predacious mite complex between abandoned and sprayed citrus orchards in Jeju island. *J. Subtropical Agri. & Biotech., Jeju Nat'l Univ.* 21: 21-27.
- Kim, D.-S. 2007. A tentative temperature-dependent matrix model for the short-term prediction of population dynamics of *Panonychus citri* (Acari: Tetranychidae) in citrus orchards. *J. Subtropical Agri. & Biotech., Jeju Nat'l Univ.* 23: 51-57.
- 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. 2003a. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162: 145-153.
- Kim, D.-S. and J.-H. Lee. 2003b. Oviposition model of overwintered adult *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) and mite phenology on the ground cover in apple orchards. *Exp. Appl. Acarol.* 31: 191-209.
- Kim, D.-S., K.S. Choi, Y.S. Jang and J.H. Song. 2009. The effects of elevated temperatures on the population phenology and abundance of citrus pests in Jeju, Korea. International Symposium on Climate Change and Insect Pest, Ramada Plaza Jeju Hotel, Jeju, Republic of Korea. 28-30 October, 2009.
- Lefkovich, L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Mack, T.P., J.W. Smith Jr and R.B. Reed. 1987. A mathematical model of the population dynamics of the lesser cornstalk borer, *Elasmopalpus lignosellus* (Lepidoptera: Pyralidae). *Ecol. Model.* 39: 269-286.
- Mack, T.P. and J.W. Smith Jr. 1992. Modeling insect recruitment. pp. 155-169. In Basics of Insect Modeling, eds. by J.L. Goodenough and J.M. McKinion. 221 pp. American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, MI.
- Madden, L.V., L.R. Nault, S.E. Heady and W.E. Styer. 1986. Effect of temperature on the population dynamics of three *Dalbulus leafhopper* species. *Ann. Appl. Biol.* 108: 475-485.
- McMurtry, J.A. 1985. Citrus. pp. 339-347. In Spider mites: their biology, natural enemies and control, vol. 1B, eds. by W. Helle and W. Sabelis. 458 pp. Elsevier, Amsterdam.

- 
- Readshaw, J. L. and A.C.M. Van Gerwen. 1983. Age-specific survival, fecundity and fertility of the adult blowfly in relation to crowding, protein food and population cycles. *J. Anim. Ecol.* 52: 879-887.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10: 290-300.
- Shaffer, P.L. and H.J. Gold. 1985. A simulation model of population dynamics of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Ecol. Model.* 30: 247-274.
- Song, J.H., C.H. Lee, S.H. Kang, D.H. Kim, S.Y. Kang and K.Z. Riu. 2001. Dispersion indices and sequential sampling plan for the citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) on satsuma mandarin on Jeju island. *Kor. J. Appl. Entomol.* 40: 105-109.
- Takafuji, A. 1983. Diapause attributes and seasonal occurrences of two populations of the citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) on pear (Acarina: Tetranychidae). *Appl. Ent. Zool.* 18: 525-532.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117: 1-23.
- University of California (UC). 2011. UC IPM phenology model data base: citrus red mite (accessed July 2011 at <http://www.ipm.ucdavis.edu/index.html>).
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Shrape and R.N. Coulson. 1984. Modeling distribution of insect development time: a literature review an application of Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 475-487.
- Yasuda, M. 1982. Influence of temperature on some of the life cycle parameters of the citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae). *Jap. J. Appl. Ent. Zool.* 26: 52-57.