

양배추에서 무테두리진딧물의 온도 의존 발육 및 산자 단위모형

오성오 · 권순화 · 김태옥 · 박정훈 · 김동순^{1*}제주대학교 생명자원과학대학 식물자원환경전공, SARI, ¹제주대학교 아열대농업생명과학연구소

Temperature-driven Models of *Lipaphis erysimi* (Hemiptera: Aphididae) Based on its Development and Fecundity on Cabbage in the Laboratory in Jeju, Korea

Sung Oh Oh, Soon Hwa Kwon, Tae Ok Kim, Jeong Hoon Park and Dong-Soon Kim^{1*}

Major of Plant Resources Science and Environment, College of Agriculture & Life Sciences, SARI, Jeju National University, Jeju 63243, South Korea

¹The Research Institute for Subtropical Agriculture and Biotechnology, Jeju National University, Jeju 63243, South Korea

ABSTRACT: This study was conducted to develop temperature-driven models for a population model of turnip aphid, *Lipaphis erysimi*: nymphal development rate models and apterious adult's oviposition (larviparous) model. Nymphal development and the longevity and fecundity of adults were examined on cabbage at six constant temperatures (10, 15, 20, 25, 30, 35 ± 1 °C, 16L:8D). *L. erysimi* nymphs did not survive at 10 °C. Development time of nymphs increased with increasing temperature up to 30 °C and thereafter slightly decreased, ranging from 18.5 d at 15 °C to 5.9 d at 30 °C. The lower threshold temperature and thermal constant were estimated as 7.9 °C and 126.3 degree days, respectively. The nonlinear model of Lactin 2 fitted well for the relationship between the development rate and temperature of small (1+2 instar), large (3+4 instar) and total nymph (all instars). The Weibull function provided a good fit for the distribution of development times of each stage. Temperature affected the longevity and fecundity of *L. erysimi*. Adult longevity decreased as the temperature increased and ranged from 24.4 d at 20 °C to 16.4 d at 30.0 °C with abnormal longevity 18.2 d at 15 °C, which was used to estimate adult aging rate model for the calculation of adult physiological age. *L. erysimi* showed a maximum fecundity of 91.6 eggs per female at 20 °C. In this study, we provided three temperature-dependent components for an oviposition model of *L. erysimi*: total fecundity, age-specific cumulative oviposition rate, and age-specific survival rate.

Key words: Physiological age, Longevity, Weibull function, Oviposition rate, Survival rate

초 록: 본 연구는 양배추에서 무테두리진딧물의 온도발육실험, 성충수명, 산자실험을 통해 매개변수를 추정하여, 약충의 온도발육모형, 무시성충의 산자모형 작성에 필요한 기본모형들을 제공하기 위해 실시하였다. 6개의 온도(10, 15, 20, 25, 30, 35 ± 1 °C, 16L:8D)에서 실험한 결과로 저온인 10 °C에서는 성공적으로 발육하지 못했다. 약충 발육기간은 온도가 증가할수록 30 °C까지는 감소하였고 35 °C에서는 다시 증가하였는데, 15 °C에서 18.5일, 30 °C에서 5.9일이었다. 약충전체 직선회귀식에서 발육영점온도(DT)는 7.9 °C로 나타났으며, 유효적산온도(DD)는 126.3일이었다. 전기약충(1+2령), 후기약충(3+4령), 전체약충 발육률에 대한 비선형모형(Lactin 2 model)과 발육기간 분포 모형(Weibull model)을 작성하였다. 성충수명은 15 °C에서 비정상적으로 18.2일을 보였고, 20 °C에서 24.4일, 30.0 °C에서 16.4일의 범위에 있었으며, 성충 생리적 연령 계산을 위한 노화율 모형작성에 이용되었다. 총 산자수는 20 °C에서 91.6마리로 최대값을 보였다. 본 연구를 통하여 무테두리진딧물 무시성충 산란모형 작성에 필요한 온도별 총산자수, 연령별 누적산자율, 연령별 생존율 모형 등 3개의 기본모형을 추정하였다.

검색어: 생리적 연령, 수명, 와이블 함수, 산란율, 생존율

무테두리진딧물(*Lipaphis erysimi* (Kaltenbach))은 노린재목(Hemiptera) 진딧물과(Aphididae)에 속한 해충이다(Blackman and Eastop, 1984). 이 진딧물 해충은 중요한 채소작물인 십자화과 식물(브로콜리, 양배추, 무, 토마토 등)을 기주식물로 하고

*Corresponding author: dongsoonkim@jejunu.ac.kr

Received March 22 2016; Revised May 1 2016

Accepted May 4 2016

있다. 우리나라에서는 주로 양배추와 무를 가해하는데, 다발생하는 경우 잎의 기형, 그리고 황화를 일으키고, 기주식물의 수액을 흡즙하여 생육을 저해시킨다(Metcalf, 1962; Singh et al., 1965; Jagan et al., 1981; Kim et al., 2008).

진딧물은 흡즙으로 인한 직접적인 피해보다도 감로 분비를 통한 그을음병과 바이러스를 매개하는 등의 간접적인 피해로 식물의 성장과 결실에 많은 피해를 준다(Eastop, 1983; Lee, 2006). 국내의 배추와 무에 발생하는 중요한 바이러스병으로 오이 모자이크 바이러스(Cucumber mosaic virus, CMV)와 순무 모자이크 바이러스(turnip mosaic virus, TuMV)가 있다(Choi, 1993). 봄 재배 배추와 무뿐만 아니라 서늘한 지역의 배추, 양배추, 무 등에도 매년 피해가 증가하고 있다(Choi, 1998).

농작물에 발생하는 진딧물류는 발육기간이 짧고 번식력이 높아 약제에 대한 저항성을 빨리 획득할 뿐만 아니라 기후변화에도 민감하게 반응하는 것으로 알려져 있다(Frazier et al., 2006). 우리나라 박과류 채소작물에 많이 발생하는 목화진딧물(*Aphis gossypii*)과 복숭아혹진딧물(*Myzus persicae*)은 기온변화에 따라 다르게 반응하는데, 목화진딧물은 온도증가에 따라 환경 적합력(fitness)이 증가하는 반면, 복숭아혹진딧물은 감소하는 것으로 분석되었다(Kim et al., 2009). 일본에서 무테두리진딧물은 평균온도가 2°C 높았던 년도에 발생시기가 빨라졌는데, 발육영점온도가 10°C 이하로 낮아 온도 증가시 대기온도의 영향을 더 받기 때문이라고 보고하였다(Yamaguchi et al., 2001).

곤충의 온도발육 특성은 포장상태에서 발생시기 등 생태적 특성을 이해하는데 기본적으로 필요하다. 특히, 온도발육 모형은 변온조건에서 개체군 동태 이해에 이용될 수 있다. 부분적으로 무테두리진딧물의 온도발육모형이 보고되었으나(Liu and Meng, 2000), 아직 성충의 산자모형을 포함한 전체 모형의 기반모형이 개발된바 없다. 그 동안 보고되었던 무테두리진딧물 온도발육 자료(Liu, S.-S., 1991; Liu and Yue, 2001; Kim et al., 2008; Mahal et al., 2012)는 이 진딧물의 이해에 유용하게 활용될 수 있다. 기존자료가 비록 무테두리진딧물 온도발육에 대한 중요한 정보를 제공하고 있으나, 본 연구는 기존자료와는 다른 기주식물(양배추)에서 수행되었고, 10~35°C의 넓은 온도범위를 포함하였다. 진딧물류의 생물적 특성은 지역 개체군에 따라 차이가 다소 달라질 수 있으므로(Reviewed in Kwon, 2015) 비교 자료로서 가치가 있을 것이다. 더불어 무테두리진딧물 약충의 온도발육모형 뿐만 아니라 무시성충의 산자모형 작성에 필요한 기본모형들을 제공하였다.

재료 및 방법

무테두리진딧물 사육

본 연구에 이용한 무테두리진딧물(*Lipaphis erysimi* (Kaltenbach))은 2015년 10월 25일에서 11월 1일 기간에 제주특별자치도 제주시 한림읍에서 친환경 양배추를 재배하는 농가에서 채집하였다. 채집한 진딧물을 실험실에서 누대사육하기 위하여 Insect Breeding Dish(Φ 100 × 40 mm, SPL)에 물을 적신 솜과 탈지면을 깔고, 그 위에 'Matsumo' 품종 양배추(*Brassica oleracea*)를 크기에 맞게 잘라 뒷면이 보이도록 설치하여 진딧물 실험장치를 마련하였다. 채집한 진딧물을 접종하고 장일조건(25°C, LD 16:8)의 항온기에서 사육하였다. 대표 표본은 제주대학교 곤충생태학실험실에 보관되어 있다.

온도별 약충 발육기간 및 사망률 조사

약충의 온도발육기간을 조사하기 위하여 위와 같이 마련된 진딧물 사육용기에 무시형 성충을 15마리씩 접종하고(총 6개 실험장치 준비), 25°C 항온기에 보관하면서 갓 발생된 1령 약충을 확보하였다. 바로 태어난 부화약충을 세필봇(Artmate 300A 0호)로 진딧물을 양호하게 옮길 수 있도록 가늘게 가공함을 이용하여 한 마리씩 사육용기(양배추 절편크기 3 × 3 cm)에 접종하여 총 30반복으로 처리하였다. 양배추 절편의 교체는 부패가 시작되면 실시 하였다. 사육용기는 10, 15, 20, 25, 30 및 35 ± 1°C로 설정된 항온기((주)다솔과학)에 처리하였다. 항온기의 광주기는 16L:8D로 설정하였으며, 12시간 간격으로 발육상태 및 사망률을 조사 하였다. 약충의 발육단계는 1령, 2령, 3령, 4령으로 구분하였는데, 해부현미경 하에서 탈피각을 확인하였다(10~20배 관찰).

조사과정에서 탈지면에 다리가 걸려 사망하거나 물에 빠져 죽은 진딧물은 분석에서 제외하였고, 반복수가 부족한 경우 동일한 조건에서 1령을 접종하여 추가실험을 실시하였다.

성충기간 및 산자수 조사

성충기간과 산자수 조사는 약충발육 실험에서 성충으로 된 개체를 바탕으로 동일한 조건에서 이어서 실시하였다. 산자수와 생사유무는 매일 기록하였으며, 4령이 성충으로 탈피 후 첫 번째 산자까지 기간을 산자전기간, 수명이 다할 때까지의 기간을 성충기간이라 하였다.

약충의 온도발육 관련 모형

무테두리진딧물 약충 발육단계 중에서 1+2령을 전기약충, 3+4령을 후기약충으로 구분하여 분석하였다. 또한 기존 보고된 자료를 종합(Table 8)하여 약충의 발육모형을 제시하였다.

선형모형

무테두리진딧물의 약충기간의 역수(1/약충기간)를 취하여 약충 발육률로 변환하였다. 약충의 발육영점온도와 발육완료에 필요한 적산온도를 추정하기 위하여 온도와 발육률(1/발육기간) 간의 직선회귀식을 구하였다.

$$r(T) = aT + b \quad (1)$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 T 에서 약충 발육률이며, a 는 기울기, b 는 y 절편이다. 이 식으로부터 발육률이 0이 되는 온도를 추정하여 발육영점온도를 구하였다($-b/a$). 약충 발육완료에 필요한 적산온도는 추정된 회귀식 기울기의 역수 값($1/a$)으로 구하였다. 회귀분석시 발육을 완료하지 못한 10°C 와 발육율이 확연히 선형관계에서 벗어나 35°C 자료는 제외하였다.

비선형모형

무테두리진딧물 약충의 온도와 발육률 간의 관계를 경험적인 비선형발육모형인 Lactin-2 (Lactin et al., 1995) 모형을 사용하여 추정하였다.

$$r(T) = e^{\rho T} - e^{\rho T_{max} - (T_{max} - T)/\Delta} + \lambda \quad (2)$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 T 에서 약충 발육률이며, T_{max} 는 추정된 상한치사온도, λ 는 저온영역에서 발육율이 y 축과 교차하도록 유도하는 매개변수를 나타내고, Δ 는 온도상한 부근에서 급격한 발육붕괴가 일어나는 온도범위(일종의 발육붕괴 온도범위), ρ 는 효소가 촉매하는 생화학적 반응에 대한 합성치로 해석될 수 있으며 이 값이 증가하면 발육을 곡선은 위쪽으로 수직 이동한다.

발육완료시기 분포모형

무테두리진딧물 약충 발육완료기간의 변이는 3개의 매개변수를 갖고 있는 Weibull 함수 (Wagner et al., 1984)를 이용하여 적합시켰다.

$$F(x) = 1 - \exp(-[(x - \gamma)/\eta]^{\beta}) \quad (3)$$

여기서 $F(x)$ 는 약충의 생리적 연령 x 에서 발육을 완료하는 약충 수의 누적 비율이며, γ , η , β 는 매개변수이다.

모든 수식의 매개변수 값은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)을 이용하여 추정하였다. 기타 통계분석은 SAS 프로그램을 이용하였다(SAS Institute, 1999)

무시성충 산자(산란)모형의 단위모형 수립

성충의 산자모형은 Kim and Lee (2003)이 제시한 산란모형을 기반으로 수립하였다. 해당 모형은 온도의존적인 성충 노화율(1/성충수명), 온도별총산란수, 연령별 누적산란율, 연령별 생존률 모형으로 구성되어 있다.

성충 노화율(ageing rate) 모형

무테두리진딧물 성충의 수명에 역수(1/수명)를 취하여 성충의 노화율로 취급하였다. 온도에 따른 성충 노화율을 선형모형(식 1)에 적합시켜 매개변수를 추정하였으며, 성충의 생리적 연령(Px)을 계산하는 목적으로 사용하였다(Curry and Feldman, 1987).

$$Px_i = \int_0^n r(T_i) \approx \sum_{i=0}^n r(T_i) \quad (4)$$

온도별 총 산자수 모형

이 모형은 온도에 따른 성충이 생존기간동안 낳을 수 있는 총 산자수를 나타낸다. 모형식은 곤충의 총산란수 모형으로 많이 이용되고 있는 다음 식을 사용하였다.

$$f(T) = \omega \cdot \exp\left[1 + \frac{\epsilon - T}{\kappa} - \exp\left(\frac{\epsilon - T}{\kappa}\right)\right] \quad (5)$$

여기서 온도 x 및 총 산란 수 y 에서 ω = 경험적으로 추정된 상수, ϵ = 최대 산자수를 보이는 온도가 되며, κ = 총산란수 곡선의 분포를 조절하는 매개변수를 나타낸다.

연령별 누적산자율 모형

연령별 누적산자율은 수명기간 동안 총 산자능력 중에서 어

특정 연령시기까지 산자하는 산자 수의 누적비율을 의미한다. 본 연구에서는 곤충 누적산란율 모형으로 많이 이용되고 있는(Kim and Lee, 2003) 2개의 매개변수를 갖고 있는 Weibull 함수를 이용하여 추정하였다.

$$Y = 1 - \exp(-(x/\alpha)^\beta) \quad (6)$$

α , β 는 추정해야 할 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령으로 변환시키고 이에 대응하는 연령별 누적산자율을 계산하여 수식의 매개변수 값을 추정하였다. 각 온도에서 생리적 연령에 대응하는 누적산자율은 일별 산란수를 누적하여 각각을 총 산자수로 나누어 얻었다. 결과적으로 온도에 따른 산자곡선의 변이를 표준화시켜 온도와 독립적인 누적산자율 곡선을 얻을 수 있었다. 매개변수 추정 비선형회귀분석 과정에서 통계적 수렴(statistical convergence)을 방해하는 20°C 자료의 일부를 제거하였다.

연령별 생존율 모형

생리적 연령별 생존율은 갓 성충이 된 진딧물 성충집단이 시간의 경과에 따라 특정 생리적 연령에 도달했을 때 살아있는 개체수의 비율이다. 본 연구에서는 기존 곤충의 생존율 모형으로 많이 사용되었던 시그모이드모형을 이용하였다(Kim and Lee, 2003).

$$s(Px) = \frac{1}{1 + \exp[(\gamma - Px)/\delta]} \quad (7)$$

여기서 $s(Px)$ =생리적 연령 Px 에서 생존률, γ = 50% 생존율에 대응하는 생리적 연령, δ = 매개변수이며, 성충의 수명을 생리적 연령으로 변화시키고 이에 대응하는 연령별 생존율 값을

이용하여 수식의 매개변수 값을 추정하였다.

결과

약충발육, 생존률, 성충 수명 및 산자수

무테두리진딧물의 발육기간 중 생존률은 Table 1에서와 같이 1~2령에서 생존률이 가장 낮았으며, 3~4령에서는 생존률이 비교적 높아지는 것을 알 수 있다. 15°C, 20°C, 35°C, 30°C에서는 높은 생존률을 나타내고 있다.

온도는 무테두리진딧물 약충발육기간에 통계적으로 유의한 영향을 주었다(Table 2; $df = 4, 72, F = 162.86, P < 0.0001$). 실험처리 중 저온인 10°C에서 고온인 30°C까지 온도가 증가함에 따라 발육기간이 짧아지는 경향을 보였으며, 35°C에서는 통계적 차이는 없었으나 오히려 약간 증가하였다. 본 연구에서는 저온인 10°C에서 2령까지만 발육이 가능하였고, 30°C에서 약충기간이 5.9일로 가장 짧았으며 15°C에서 18.5일로 가장 길었다.

무테두리진딧물의 성충수명은 Table 3와 같이 온도에 따라 유의하게 영향을 받았다($df = 2, 57, F = 14.18, P < 0.0001$). 온

Table 1. Survival rate (%) of *Lipaphis erysimi* at constant temperatures in the laboratory

Temperature (°C)	1 instar	2 instar	3 instar	4 instar	Cumulative ¹
10	36.0	55.6	20.0	0.0	0.0
15	62.1	72.2	100.0	100.0	44.8
20	93.1	92.6	96.0	100.0	82.8
25	90.0	77.9	100.0	100.0	70.0
30	85.2	82.6	100.0	100.0	70.4
35	66.7	55.6	50.0	60.0	11.1

¹Survival rate during nymphal period.

Table 2. Developmental period in days (Mean ± SD) for nymphal stages of *Lipaphis erysimi* at constant temperatures in the laboratory

Temperature (°C)	Stage									
	n	1st instar	n	2nd instar	n	3rd instar	n	4th instar	n	Total nymph
10	9	6.4 ± 2.46d ¹	5	11.2 ± 3.68d	1	5.5	0	- ²	0	-
15	18	4.2 ± 1.87c	13	4.9 ± 1.15c	13	4.1 ± 0.89c	13	4.8 ± 0.66d	13	18.5 ± 2.59c
20	27	2.7 ± 0.75b	25	3.0 ± 0.80b	24	2.6 ± 0.50b	19	2.8 ± 0.34ab	19	10.5 ± 0.81b
25	27	1.9 ± 0.88ab	21	1.7 ± 0.49a	21	1.6 ± 0.44a	21	1.7 ± 0.44c	21	7.1 ± 1.27a
30	23	1.5 ± 0.60a	19	1.6 ± 0.68a	19	1.3 ± 0.30a	19	1.3 ± 0.38bc	19	5.9 ± 0.83a
35	18	1.4 ± 0.58a	10	2.3 ± 1.03a	5	2.1 ± 1.64ab	3	3.3 ± 1.53a	3	7.7 ± 2.89a

¹Means with same letters are not significantly different by Tukey's HSD test (GLM) at $P = 0.05$.

²No survived instar.

Table 3. Adult longevity and fecundity of *Lipaphis erysimi* at constant temperature (Mean \pm SD)

Temperature (°C)	n	Longevity (days)	Fecundity (days)	Nymphs/female/day
15	13	18.2 \pm 3.82ab ¹	27.8 \pm 10.83a	1.5 \pm 0.5a
20	19	24.4 \pm 6.54c	91.6 \pm 21.53b	3.8 \pm 0.57b
25	21	21.0 \pm 3.49bc	75.8 \pm 28.38b	3.7 \pm 1.34b
30	19	16.4 \pm 3.28a	29.8 \pm 20.74a	1.9 \pm 1.42a

¹Means with same letters are not significantly different by Tukey's HSD test (GLM) at $P=0.05$.

Table 4. Estimated parameters of a linear regression model for nymphal and total immature stages of *Lipaphis erysimi*

Stage	Regression		Low-threshold temp, DT	Thermal constant, DD
	Equation	R ²		
1+2 instar	$y = 0.0141x - 0.1040$	0.98	7.4	70.8
3+4 instar	$y = 0.0183x - 0.1658$	0.99	9.0	54.5
Nymph	$y = 0.0079x - 0.06268$	0.99	7.9	126.3
Nymph based on previous reports	$y = 0.0122x - 0.1056$	0.79	8.6	81.7

Table 5. Estimated parameter values (\pm SEM) for nymphal development model of *Lipaphis erysimi*

Stage	ρ	T_{max}	Δ	λ	R ²
1+2 instar	0.1020 \pm 0.02887	41.0900 \pm 2.52573	9.6364 \pm 2.52311	-0.1090 \pm 0.12989	0.99
3+4 instar	0.1581 \pm 0.00759	36.5936 \pm 0.18849	6.3038 \pm 0.29707	-0.0070 \pm 0.01897	0.99
Nymph	0.1522 \pm 0.03853	37.5746 \pm 1.25250	6.5625 \pm 1.64747	0.0072 \pm 0.04007	0.99
Nymph based on previous reports	0.1036 \pm 0.01594	38.4152 \pm 0.98782	9.5021 \pm 1.36104	-0.0995 \pm 0.05735	0.91

Table 6. Estimated parameter values (\pm SEM) for nymphal distribution model of development time of *Lipaphis erysimi*

Stage	η	β	γ	R ²
1+2 instar	0.3676 \pm 0.13274	3.0040 \pm 0.78226	0.6451 \pm 0.13567	0.98
3+4 instar	0.6972 \pm 0.03826	1.7592 \pm 0.37233	0.2749 \pm 0.04326	0.97
Nymph	0.5101 \pm 0.22385	3.9366 \pm 2.00972	0.5037 \pm 0.22095	0.95

도증가에 따라 감소하였는데, 15°C에서 비정상적으로 짧은 이 상치를 보였다(See Discussion for the details). 총산자수는 온도에 따라 유의하게 차이가 있었으며(df = 2, 4, $F = 30.12$, $P < 0.03213$), 20°C에서 91.6개로 최고값을 나타냈다. 일일 산자수도 총산자수와 유사한 경향을 보였다.

약충 온도발육 모형

온도에 따른 무테두리진딧물 약충 발육률의 선형모형 매개 변수는 Table 4와 같았다(35°C 자료 제외). 각 발육단계별 발육 영점온도(DT)는 전기약충 7.4°C, 후기약충 9.0°C, 약충전체

7.9°C로 나타났으며, 유효적산온도(DD)는 각각 70.8, 54.5, 126.3일도(DD, degree-days)로 추정되었다. 결정계수(R²)는 모두 0.98 이상으로 회귀식으로 발육률의 변이가 충분히 설명되었다. 참고로 기존 보고자료의 약충발육기간을 종합하여 추정된 결과 발육영점온도는 8.6°C, 유효적산온도는 81.7DD 이었다.

무테두리진딧물의 약충 발육률에 대한 비선형 모형(Lactin 2 model)과 발육기간 분포 모형의 매개변수 추정값은 Table 5와 Table 6과 같았다. 전기약충, 후기약충, 약충전체의 발육률 곡선은 30°C 이하에서는 모두 선형적으로 증가하였으나, 그 이상에서는 급격히 감소하는 형태를 보였다(Fig. 1). 결정계수가 모

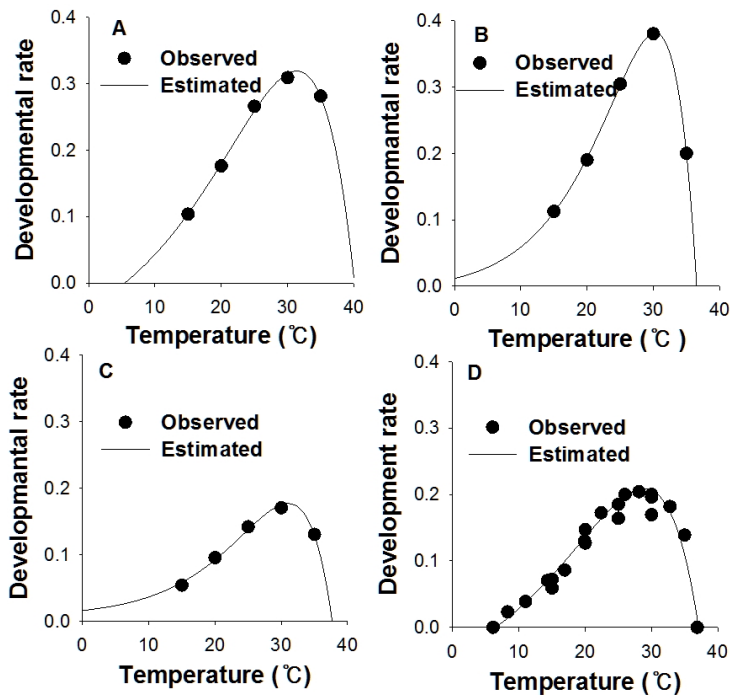


Fig. 1. Developmental rate (1/days) curve for each developmental stage of *Lipaphis erysimi* at constant temperatures. A: small nymph (1+2 instar), B: large nymph (3+4 instar), C: nymph (all instar), and D: nymph (previous reports combined, see Table 8 for details).

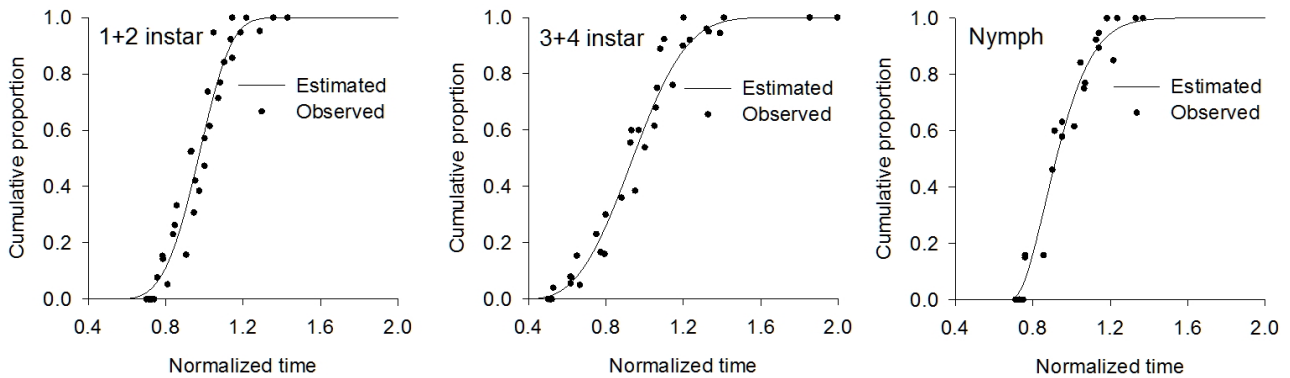


Fig. 2. Cumulative proportions for the development completion time of *Lipaphis erysimi* nymphs as a function of the physiological ages.

두 0.99로 무테두리진딧물 약충 발육률은 선택된 비선형 모형 식으로 잘 설명되었으며 통계적으로 유의하였다($df = 3, 5, F = 73.7961, P < 0.0134$). 참고로 기존 보고자료의 약충발육기간을 종합하여 발육모형의 매개변수를 제시하였다.

약충발육기간의 분포모형은 Fig. 2와 같이 약충이 발육을 완료하는 빈도분포를 잘 보여 주었다. 결정계수로 판단했을 때 Weibull 모형은 변이의 95% 이상을 설명하였다(Table 6: $R^2 = 0.95\sim 0.98$).

무시성충 산자 단위모형

무테두리진딧물 무시성충의 산자모형 작성에 필요한 단위 모형들의 매개변수와 형태는 각각 Table 7, Fig. 3과 같았다. 성충의 노화율은 수명에 역수를 취하여 계산하였으며 선형모형에 잘 적합되었다($df = 1, 3, F = 75.839, P < 0.0129, R^2 = 0.97$). 온도별 총산자수 모형은 온도 20.0°C (매개변수 ε)에서 최대 산자수 95.3(매개변수 ω)개로 추정되었으며, 통계적으로 유의하였다($df = 2, 4, F = 30.1209, P < 0.0321, R^2 = 0.97$). 생리적 연령에 따른 누적산자율(연령별 누적산자율) 곡선은 Weibull 모

Table 7. Estimated parameter values for the adult aging rate, temperature-dependent total fecundity, age-specific oviposition rate, and age-specific survival rate of *Lipaphis erysimi*

	Model	Parameter	Estimated	SEM	R ²
Present Study	Adult aging rate (1/longevity)	<i>a</i>	0.0024	0.00027	0.97
		<i>b</i>	-0.0102	0.00632	
	Total Fecundity	ω	95.3318	4.80253	0.99
		ε	20.9891	0.30937	
		κ	4.7458	0.29509	
	Age-specific oviposition rate (Weibull function)	<i>a</i>	1.0898	0.00963	0.91
		β	5.3620	0.37168	
	Age-specific survival rate (Sigmoid)	γ	1.0295	0.00674	0.98
δ		-0.1391	0.00616		
Based on previous reports	Adult aging rate (1/longevity)	<i>a</i>	0.0045	0.00094	0.88
		<i>b</i>	-0.0188	0.02203	
	Total Fecundity	ω	80.9237	5.84829	0.89
		ε	19.5778	0.29416	
		κ	4.3392	0.33925	

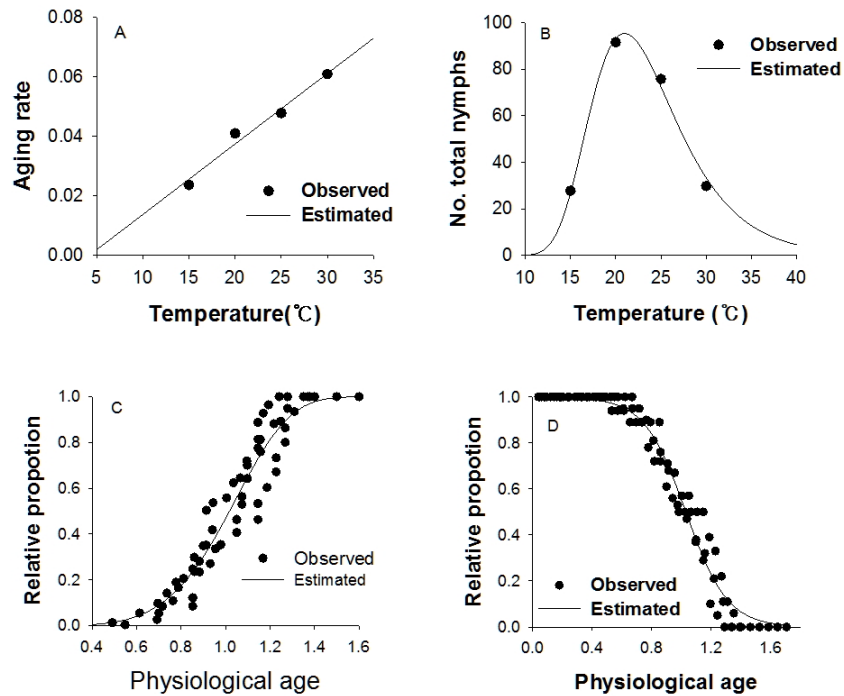


Fig. 3. Component models for oviposition model of *Lipaphis erysimi*, A = adult aging rate, B = temperature-dependent total fecundity, C = age-specific cumulative oviposition rate, and D = age-specific survival rate.

형에 잘 적합되었으며, 통계적으로 유의하였고($df = 1, 57, F = 543.392, P < 0.0001; R^2 = 0.91$), 표준화된 생리적 연령을 적용함으로써 온도간 변이가 효과적으로 수렴되었다. 연령별 생존률(Sigmoid) 곡선은 전체적으로 처음 사망율이 낮다가 중간연령에서 급격히 선형적으로 증가하고, 후기 연령에서는 다시 감

소하는 형태를 보였다. 실측 생존률 자료는 시그모이드 모형에 잘 적합되었으며 통계적으로 유의하였다($df = 1, 89, F = 3557.4, P < 0.0001, R^2 = 0.98$). 모형에서 생리적 연령 1.0295(매개변수 γ)까지 50%의 사망이 일어난 것으로 계산되었다.

고찰

약충 온도발육기간

기존 연구결과에서 나타난 바와 같이 본 연구에서도 온도는 무테두리진딧물 발육에 큰 영향을 주는 것으로 나타났다. 실험 처리 온도 범위인 10~35°C 에서 10°C 의 경우 약충이 3령까지 발육할 수 있는 것을 관찰할 수 있었으며(1 개체), 성공적으로 4령이 되지 못하였다. 무테두리진딧물의 약충의 발육기간은 Table 8에 정리한 것과 같이 실험지역(나라)과 기주식물에 따라 다소 변이를 보였다. Liu (1991)는 본 실험결과와는 달리 10°C 이하인 8.3°C 에서도 약충이 성공적으로 발육한다고 보고하였다. 하지만, 다른 모든 선행연구자들은 15°C 이하에서 약충발육을 확인하지 못하여 본 결과와 같은 경향이었다. Liu (1991)

는 다른 연구자들과 비교하여 특별히 다른 기주식물이나 실험 방법을 사용한 것이 아니기 때문에 저온에서 무테두리진딧물의 성공적인 발육결과에의 이유를 해석하기 어렵다. 한 가지 가능성은 지역 개체군의 유전적인 특성일 것으로 보인다. 비교적 고온인 35°C 에서도 약충발육이 가능하였는데(Table 8), Liu (1991)와 본 실험결과는 거의 일치하였다.

무테두리진딧물 약충 발육기간의 경우 15~25°C 범위에서는 본 실험결과가 기존 보고자료 보다 다소 길었고, 고온인 30과 35°C 에서는 다른 연구결과와 비슷한 수준이었다(Fig. 4, A). 본 연구와 동일한 기주식물(양배추)에서 수행한 결과(Liu and Yue, 2001)라고 해서 발육기간이 더 일치하지도 않았다. 이러한 차이는 사용한 기주식물, 실험환경과 방법, 지역개체군의 유전적 특성 등 다양한 요인으로 나타났다고 생각된다.

Table 8. Temperature-dependent development data of *Lipaphis erysimi* and source references in previous studies

Temperature (°C)	Nymph (days)	Longevity (days)	Fecundity	Host plant	Country	Reference
6.1	0	18.8	0	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
8.3	42.8	27.1	0	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
11	25.8	26.7	5.6	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
14.3	14.2	19.2	30.1	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
15	13.9	25.3	52.5	Cabbage	China, Chengdu	Liu and Yue (2001)
15	16.9	47.8	35.7	Chinese cabbage	Korea, Gwangju	Kim et al. (2008)
16.9	11.6	14.6	42.6	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
19.9	7.7	14.9	51.8	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
20	6.8	21.3	90.8	Cabbage	China, Chengdu	Liu and Yue (2001)
20	7.9	32.7	80.6	Chinese cabbage	Korea, Gwangju	Kim et al. (2008)
22.4	5.8	11.9	65.4	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
24.3	4.3	7.8	52.7	Chinese kale	Pakistan, Islamabad	Amjad (1999)
24.3	3.8	11.7	58	Leaf mustard	Pakistan, Islamabad	Amjad (1999)
24.3	3.8	10.9	65.7	Rape	Pakistan, Islamabad	Amjad (1999)
24.3	4.2	10.2	43.6	African kale	Pakistan, Islamabad	Amjad (1999)
25	6.1	17.5	83	Cabbage	China, Chengdu	Liu and Yue (2001)
25	5.4	24.1	64.2	Chinese cabbage	Korea, Gwangju	Kim et al. (2008)
26	5	9.3	40.2	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
28.1	4.9	7.2	15.9	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
30	5	11.7	29.7	Cabbage	China, Chengdu	Liu and Yue (2001)
30	5.1	7.6	6.6	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
30	5.9	19.1	6.6	Chinese cabbage	Korea, Gwangju	Kim et al. (2008)
32.8	5.5	7.3	0.1	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
35	7.2	4.2	0	Chinese cabbage	China	Liu (1991)
36.9	0	2	0	Chinese cabbage	China	Liu (1991)

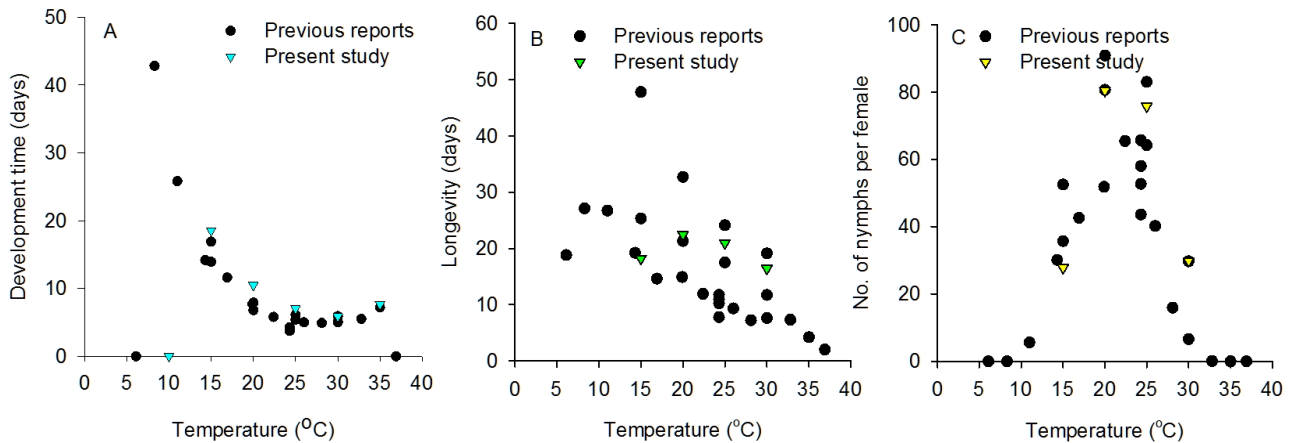


Fig. 4. Immature development time (A), apterous longevity (B), and fecundity (C) of *Lipaphis erysimi* in the previous reports comparing with present study.

무시성충의 수명 및 산자수

무테두리진딧물의 성충수명은 약충발육기간보다 더 큰 변이를 보였다. 우리나라에서 발표된 Kim et al. (2008)의 결과가 다른 연구들과 비교하여 모든 온도에서 훨씬 수명이 길었고, Liu and Yue (2001)의 보고도 다소 증가하는 경향이였다(Fig. 4, B). 본 실험의 결과는 20°C의 경우 Kim et al. (2008)과 일치하였고, 25와 30°C에서는 Kim et al. (2008)와 Liu and Yue (2001) 결과의 평균값에 가까웠다. 비록 Liu (1991)의 결과와는 비슷했으나, 본 연구의 15°C에서 타연구와 비교하여 경향성에서 벗어나 수명이 짧은 결과가 나타났는데, 이는 다른 온도처리구의 결과 값과 경향성에서 벗어난 것으로 보아 실험과정에서 오류를 충분히 제어하지 못한 것으로 보인다.

온도별 총 산자수는 지역과 연구자에 따라 다소 변이가 있었지만 20°C 전후에서 최대 산자수를 보이면서 뚜렷한 경향성을 나타냈다(Fig. 4, C). Liu (1991)의 보고에서는 11°C에서도 산자활동이 가능한 것으로 나타났고, 30°C 이상에서는 산자활동이 거의 불가능하여 본 실험과 같은 경향이였다. 본 연구결과의 산자수는 대체로 Liu and Uye (2001)과 Kim et al. (2008) 등 결과의 범위에 있었으며, 다만 30°C에서 산자수는 본 실험에서 훨씬 많았다.

온도관련 기본모형 추정

무테두리진딧물은 다양한 작물에서 중요한 해충으로 취급되고 있으나 개체군발생 및 모형 개발에 필요한 온도발육 매개변수가 현재까지 보고되지 않은 상태에 있다. 본 연구에서는 직접 실험자료 및 기존 보고자료를 종합하여 무테두리진딧물 무

시충의 개체군 모형 작성에 필요한 기본적인 모형을 모두 제시하였다.

제시된 온도발육모형과 발육완료분포모형은 향후 무테두리진딧물의 발육단계전이모형 작성(Kim et al., 2001)에 유용하게 사용될 수 있을 것이다. 특히 약충발육단계를 전기약충(1~2)령과 후기약충(3~4)령으로 구분하였기 때문에 더 세분화된 시물레이션 모형 작성이 가능할 것으로 보인다. 또한 약충 전체기간을 모형작성에 사용하는 경우는 기존 보고자료를 종합하여 발육모형의 매개변수를 사용하는 경우 모형의 대표성을 높일 수 있을 것이다.

앞부분에서 고찰한 바와 같이 무시성충의 수명은 변이가 심하였기 때문에 비이상적인 15°C 자료를 제거하고, 대신 경향성이 일치하는 Kim et al. (2008)의 값(수명 47.8)으로 대체하여 무시성충 노화율 모형을 추정하였다. 국내 개체군의 온도발육 자료를 이용하였기 때문에 국내환경에 적합한 모형을 제작하는 경우 유용할 것이다. 노화율 모형 제작과정에서 본 실험결과의 15°C 자료를 제거하였기 때문에 연령별 산자율 및 생존율 모형 추정시에는 20, 25, 30°C의 자료만 포함되었다.

본 연구에서 제시된 단위모형들의 결정계수(R^2) 값이 0.91~0.99로 높은 적합력을 보여주고 있고, 실측 생물적 자료를 사용하였으므로 무테두리진딧물의 생물적 특성을 반영하고 있다고 판단된다. 다만, 부분적으로 자료의 대체와 생략을 가했기 때문에 향후 모형결과의 해석 시 이 부분의 이해가 동반되어야 할 것이다. 그럼에도 불구하고 본 연구결과의 단위모형들은 무테두리진딧물의 개체군 동태 등 발생평가에 필요한 개체군 모형을 작성하는 데 중요한 자료로 활용될 수 있을 것이다. 또한 본 연구는 기존 연구결과를 종합하여 무테두리진딧물의 온도발육에 대한 이해의 폭을 넓혀 놓았다고 판단된다.

Acknowledgments

This study was carried out with the partial support of the Agenda Project (PJ00996202), RDA, Republic of Korea. We are grateful to Sustainable Agriculture Research Institute (SARI) in Jeju National University for providing the experimental facilities.

Literature Cited

- Blackman, R.L., Eastop, V.F., 1984. Aphids on the world's crops: An identification guide, 291 pp.
- Choi, G.-S., 1993. Studies on biological properties and genome analysis of turnip mosaic virus isolated from Chinese cabbage and radish. Kangwon National University, Doctor Thesis. 126 pp.
- Choi, J.-k., 1998. Studies on ecology and control of viral disease by turnip mosaic virus on Chinese cabbage. Kangwon National University, Doctor Thesis. 119 pp.
- Curry, G.L., Feldman, R.M., 1987. Mathematical foundations of population dynamics. The Texas A&M University Press.
- Eastop, V.F., 1983. The biology of the principle virus vectors, in: Plumb, R.T., Thresh, J.M. (Eds.), Plant virus epidemiology. Blackwell Scientific Publication, Oxford. pp. 115-132.
- Frazier, M.R., Huey, R.B., Berrigan, D., 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "Warmer is better". *Am. Nat.* 168, 512-520.
- Kwon, S.-H., 2015. A Forecasting model for the occurrence of sexual morphs in cotton aphid in relation to temperature and photoperiod. Jeju National University. Master Thesis. 46 pp.
- Jagan, M., Krishnaiah, N.K., Krishna K.N.K., 1981. Chemical control of mustard aphid, *Lipaphis erysimi* Kalt and leaf webber, *Crocidolomia binotalis* Zell on cabbage. *Pesticides* 15, 29-32.
- Jandel, 1996. Tabel curve 2D. Automated curve fitting and equistin discovery; version 4.0. Dandel Scientific, San Rafel, CA.
- Kim, D.-S., Lee, J.H., Yiem, M.S., 2001. Temperature-dependent development of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae), and its stage emergence models. *Environ. Entomol.* 30, 298-305.
- Kim, D.-S., Lee, J.-H., 2003. Oviposition model of *carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D.Y., Chang, S.K., Jeong, H.U., Kim, M.J., Kim, I., 2008. Development of the turnip aphid, *Lipaphis erysimi* Kaltenbach (Homoptera: Aphididae), and test of insecticidal efficacy of some commercial natural products. *Int. J. Indust. Entomol.* 16, 93-99.
- Kim, D.-S., Choi, K.S., Jang, Y.S., Song, J.H., 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.
- Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen, R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24, 68-75.
- Liu, S.-S., 1991. The influence of temperature on the population increase of *Myzus persicae* and *Lipaphis erysimi*. *Acta Entomol. Sinica* 34, 189-197.
- Liu, S.S., Meng, X.D., 2000. Modelling development time of *Lipaphis erysimi* (Hemiptera: Aphididae) at constant and variable temperatures. *Bull. Entomol. Res.* 90, 337-347.
- Liu, T.X., Yue, B.S., 2001. Comparison of some life history parameters between alate and apterous forms of turnip aphid (Homoptera: Aphididae) on cabbage under constant temperatures. *Florida Entomol.* 84, 239-242.
- Lee, J.-H., 2006. Temperature-dependent development and its model of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae). Chonbuk National University. Master Thesis. 46 pp.
- Mahal, M.S., Kumar, S., Brar, G.S., 2012. Threshold temperature and thermal constant for the development of mustard aphid *Lipaphis erysimi* on rapeseed and mustard. *J. Insect Sci.* 25, 359-363.
- Metcalf, R.L., 1962. Destructive and useful insects: Their habits and control. McGraw-Hill Co, New York.
- Singh, S.R., Narain, A., Srivastava, K.P., Siddiqui, J.A., 1965. Fecundity of mustard aphid of different rapes and mustard species. *Indian Oilseeds J.* 9, 215-219.
- SAS Institute, 1999. SAS OnlinDoc[®]. Versin 8, SAS Institute Inc., Cary, NC. UBA.
- Yamaguchi, T., Kiritani, K., Matsuhira, K., Fukuda, K., 2001. The influence of unusual hot weather on the occurrence of several arthropod crop pests. *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 45, 1-7.
- Wagner, T.L., WU, H.-I., Sharpe, P.J.H., Coulson, R.N., 1984. Modeling distributions of insect development time: A literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 475-487.