

Biological Response of Resistant Genes to Korean Brown Planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål

Nak Jung Choi^{1*}, Gwang-Ho Kim², Chai-Hun Baik³ and Bong-Choon Lee¹

¹Crop Foundation Division, National Institute of Crop Science, 181 Hyeoksin-ro, Wanju-gun, Jeollabuk-do 55365, Korea

²Crop Protection Division, National Academy of Agricultural Science, 166 Nongsaeangmyeong-ro, Wanju-gun, Jeollabuk-do 55365, Korea

³Rural Development Administration, 300 Nongsaeangmyeong-ro, Jeonju-si, Jeollabuk-do 54875, Korea

Received August 31, 2018 / Revised October 11, 2018 / Accepted October 17, 2018

Brown planthopper (BPH), *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae), is one of the most important migratory pests damaging rice in Korea. It invades annually from tropical and subtropical areas via continental air streams. It is necessary to determine the resistance levels of rice varieties in order to control efficiency. The honeydew excretion, development, and reproduction of the migratory BPH were studied by region in a laboratory at 25±2°C and 65±5% RH and a 16L: 8D photoperiodism conducted on three BPH resistant genes: *Bph1*, *Bph2*, and *Bph18*. The information obtained was reported using the jackknife method, and we created life table statistics accordingly. The feeding amount of *Bph1* resistant gene was lower than that of resistant genes. The developmental periods of immature stages ranged from 13.7±0.10 d on *Bph2* (Namhae, 2015) to 18.5±1.06 d on *Bph2* (Sacheon, 2016). Reproductive period and female longevity were longest on the non-resistant genes, *Bph2* and *Bph18* (except 1980s), and the highest fecundity of *N. lugens* was observed on the two BPH resistant genes. Highest net reproductive rates (R_0) were calculated on *Bph2* by region. Intrinsic rates of population increase (r_m) showed a difference in resistant genes by region. These population parameters showed that migratory regions and biological characteristics of *N. lugens* vary annually.

Key words : Brown planthopper, development, life table, reproduction, resistant genes

서 론

국내에서 벼멸구는 연평균 10%에 해당하는 논에 발생하여 쌀의 품질과 수량에 큰 영향을 미친다[15, 25]. 벼멸구를 방제하기 위해 주로 화학살충제를 사용하는데, 이에 따른 부작용이 발생하고 있다[7]. 이러한 부작용을 해소하고자, 1970년대부터 저항성 품종 개발이 진행되었고[8], 국제미작연구소(IRRI, International Rice Research Institute)에서는 1973년에 벼멸구 저항성 유전자를 포함한 품종인 IR26 (*Bph1*), IR36 (*Bph2*)을 육성하였으며, 이후 PTB33 (*Bph3*)와 Babawee (*Bph4*)에서 유래된 저항성 품종을 육성하였다[1, 3, 11, 13]. 국내에서는 1977년 밀양30호를 시작으로 *Bph2* 유전자가 도입된 '화청'(1986년), '하남'(2005년), '다청'(2009년), '친농'(2011년) 등 23 품종의 벼멸구 저항성 벼를 개발하였다[14, 21]. 최근에는 병해충 저항성 유전자와 밀접하게 연관된 분자표지를 이용한 분자육종법을 통하여 벼멸구 저항성 유전자인 *Bph18* [12]을 '주남

(2000년)'에 여교잡하여 복합 내병충성인 고품질 벼 품종인 '안미'를 육성하였다[21].

곤충의 생존, 발육 및 생식의 경우 식물 종에 따라 곤충의 기주식물로서 적합 정도가 달라질 수 있으며, 곤충의 발육기간이 짧고, 번식력이 높은 것은 적합성이 높다는 것을 보여준다[24]. 곤충의 발육과 생식은 품종저항성에 대한 중요한 단서로 작용하는데, 사망률 등을 포함한 다양한 매개변수와의 관계를 분석하면 작물에 대한 저항성의 정확한 판정이 가능하다[16]. 특히 출생률과 사망률을 조합하여 개체군 성장의 추정이 가능한 생명표는 개체군의 동태를 연구하기에 매우 적합하며, 일부 곤충 중에서 유충기간 동안의 기주 상태가 성충의 번식력과 수정 능력에 영향을 미치는 중요한 결정 요인이 된다[2].

본 연구는 벼멸구의 주요 저항성 유전자에 대하여 벼멸구의 섭식, 발육 및 생식을 조사하여 확보한 정보를 바탕으로 국내로 유입되는 벼멸구가 지역적으로 차이가 있는지를 밝혀내고, 비배 벼멸구 집단에서 저항성 유전자의 발현 정도를 확인하고자 하였다. 이러한 연구 결과를 토대로 벼 육종 과정에서의 벼 품종에 대한 저항성 판정 시 객관적인 판정기준 제시하고, 저항성 유전자에 대한 벼멸구의 저항성 메커니즘 정보와 살충제 사용의 절감 및 벼멸구 저항성 벼의 친환경 재배에 활용 가능성을 판단할 수 있는 기초자료를 확보하고자 수행하였다.

*Corresponding author

Tel : +82-63-238-5345, Fax : +82-63-238-5305

E-mail : njchoi@korea.kr

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

재료 및 방법

벼멸구 채집 및 사육

본 연구에 사용된 벼멸구는 1980년대, 2015년, 2016년에 채집한 개체군이며, 1980년대의 개체군(1980s)은 농촌진흥청 국립농업과학원에서 누대사육하고 있는 개체군을 분양받았다. 2015년 개체군은 경남 남해(NH_15)에서 채집하였고, 2016년 개체군은 경남 사천(SC_16)에서 채집하였다(Table 1). 3개의 벼멸구 개체군은 국립식량과학원 해충사육실(25±2℃, 60±5% RH, L:D=16:8)에서 파종 후 10일 이상 경과한 2~3엽기 유묘(동진 1)를 먹이로 공급하여 아크릴 사육 상자(가로 21.5 cm, 세로 41.5 cm, 높이 21 cm)에서 누대 사육하였다. 벼멸구의 생물적 특성 검정을 위한 실험용 벼는 저항성 유전자가 없는 동진 1(감수성, Japonica)을 사용하였고, 저항성 유전자는 *Bph1* 유전자를 가진 청청벼(Tolgil-type), *Bph2* 유전자를 가진 친농벼(Japonica) 그리고 *Bph18* 유전자를 가진 중모 1045(Japonica)를 사용하였다(Table 2). 실험용 벼는 냉수온탕침법으로 소독한 후 싹을 틔운 벼씨를 128구 포트에 파종하여 온실에서 14일 동안 생육된 3~4엽기의 벼를 사용하였으며, 벼멸구는 누대사육 중인 암수 성충 한 쌍을 각 지역별로 50반복 이상 접종하여 24시간 간격으로 채란하여 사용하였다.

벼멸구의 감로 분비량

벼멸구 저항성 유전자별 벼멸구의 감로 분비량 조사는 갓 우화한 72시간이 경과하지 않은 암컷 성충 한 마리를 2시간 이상 절식한 후 각 감수성 및 저항성 유전자를 포함한 품종을 대상으로 3~4엽의 유묘를 1본씩 이식한 감로 분비량 측정장치 [19]에 접종하여 24시간 섭식시켰다. 감로분비량은 감로가 묻은 filter paper를 꺼내어 0.1% ninhydrin 용액을 분무하고 10 5℃에서 10분 간 발색시킨 후 보라색 내지 자주색 반점의 면적을 측정하였다. 실험 조건은 25±2℃, 상대습도 60±5%, 광조건 16L:8D이었으며, 실험은 20반복 실시하였다.

벼멸구의 발육, 성충 수명과 산자수

난 발육기간 조사를 위해 사용된 벼멸구는 동일한 날짜에 우화한 24시간이 경과하지 않은 성충 한 쌍을 감수성 및 벼멸구 저항성 유전자를 가진 품종을 대상으로 3~4엽의 유묘를 1본씩 이식한 시험관(높이 20 cm, 지름 3 cm)에 접종하였다. 난 발육기간 조사를 위해 매일 성충을 옮겨주었으며, 24시간 간격으로 부화한 1령 약충을 대상으로 발육기간을 조사하였다. 난 발육기간은 접종일부터 1령 약충이 부화한 날까지로 계산하였다. 약충 발육기간 조사는 24시간이 경과하지 않은 1령 약충을 사용하였다. 약충 발육기간 조사를 위해 동일한 시험관에 부화한 1령 층을 각 저항성 유전자를 포함한 품종에 접종하여 발육을 진행하였다. 24시간 간격으로 탈피각 존재 여부를 확인하여 영기 변화를 기록하였다. 시험관 벼의 신선도를 유지하기 위해 새로운 시험관에 2~3일 간격으로 옮겨주었으며, 실험은 50반복 실시하였다.

벼멸구의 성충 수명과 산자수 조사는 약충 발육기간 조사를 통해 얻은 갓 우화한 24시간이 경과하지 않은 성충 한 쌍을 각 감수성 및 저항성 유전자를 가진 품종을 대상으로 3~4엽의 유묘를 1본씩 이식한 시험관(높이 20 cm, 지름 3 cm)에 10반복 접종하여 산란 여부를 확인하였다. 시험관에 접종한 성충 한 쌍을 1일 간격으로 새로운 시험관에 옮겨주면서 20일 동안 관찰하였다. 성충 수명은 시험관에 접종 후부터 암컷이 사망할 때까지의 기간으로 계산하였고, 산자수는 암컷이 죽을 때까지 출산한 산자를 1일 간격으로 조사하였다. 산란 후 20일 지난 벼 유묘는 해부현미경(Leica M205C, Germany)을 이용하여 미부화 알 수를 조사하여 부화율, 일별 산란 패턴 및 총산란수를 계산하였으며, 중복 조사를 피하고자 조사한 개체는 모두 제거하였다. 실험은 10반복 실시하였으며, 모든 실험 조건은 25±2℃, 상대습도 60±5%, 광조건 16L:8D에서 진행하였다.

생명표 및 통계분석

벼멸구의 생명표 통계량을 추정하기 위해 감수성 및 벼멸구 저항성 유전자를 포함한 벼 품종의 약충 발육기간, 영기별 사

Table 1. Collection sites and dates of *N. lugens* in paddy fields

Population	Collection site	Date	GPS coordinates
1980s ¹⁾	Gyeonggi-do Suwon	-	-
NH_15	Gyeongsangnam - do Namhae	Jul. 30. 2015	34°48' 09" N; 127°58' 04" E
SC_16	Gyeongsangnam - do Sacheon	Sep. 1. 2016	35°03' 34" N; 128°04' 29" E

¹⁾Laboratory reared susceptible population.

Table 2. Rice varieties and their genetic backgrounds of resistance to *N. lugens*

Variety	Resistant gene	Other varieties with the same gene
Dongjin 1	None	TN1, Ilpum, Hwajin, Chuchung, Pungsan, IR20, IR22, IR24
Chungchung	<i>Bph1</i>	IR26, IR28, IR29, IR30, IR34, IR46, IR64, Samgang, Mudgo
Chinnong	<i>Bph2</i>	IR36, IR42, IR54, IR74, MTU15, Cisadane, M63 (Milyang63), ASD7
Jungmo 1045	<i>Bph18</i>	Anmi

망률, 성충 수명, 산자수 등을 구하여 생명표를 작성하였다[17]. 생명표에 관련된 여러 상수 값인 순증가율(net reproductive rate, R_0 : 다음 세대에 미치는 암컷의 순기여도로 전체 산란 기간 동안 암컷 당 총 암컷 자손의 수), 평균세대기간(generation time, T : 출생부터 출산 시까지 경과되는 기간), 내적자연증가율(intrinsic rate of increase, r_m : 물리적 환경에서의 개체군의 개체당 증가율), 기간자연증가율(finite rate of increase, λ : 일정 단위 시간당 개체군의 증가율), 배수기간(doubling time, DT : 개체군 밀도가 두 배가 되는 때까지 요구되는 기간)은 Maia *et al.* [17]이 작성한 SAS (SAS Institution, 9.4) 프로그램(www.cnpma.embrapa.br/servicos.html)을 이용하여 구하였으며, Tukey's Studentized Range (HSD) Test를 이용하여 유의성 검정을 하였다.

결과 및 고찰

해충의 식물체 흡즙량은 그 식물체의 저항성과 관련이 있다는 보고[18, 22]와 함께 감로 분비량은 섭식량과 저항성과 밀접한 관계가 있는 것으로 알려져 있다[4].

벼멸구 저항성 유전자에 대한 벼멸구의 감로 분비량을 분석한 결과(Table 3), 저항성 유전자가 있는 품종에서 대부분 분비량이 적은 것을 확인하였다. *Bph1* 저항성 유전자는 모든 집단에서 감수성보다 분비량이 적었으며 사천을 제외한 남해 집단은 감수성과 통계적으로 차이가 있는 것으로 나타났다(1980s $p < 0.05$, $df = (3, 62)$, $F = 32.79$; NH_15 $p < 0.05$, $df = (3, 74)$, $F = 3.92$; SC_16 $p > 0.05$). *Bph2* 저항성 유전자는 1980s 집단을 제외하고 감수성보다 분비량이 적었지만 통계적으로 차이를 보이지 않았다($p > 0.05$). *Bph18* 저항성 유전자는 남해를 제외한 1980s와 사천 집단의 분비량에서 통계적 차이를 확인하였다(1980s $p < 0.05$, $df = (3, 62)$, $F = 32.79$; SC_16 $p < 0.05$, $df = (3, 64)$, $F = 7.19$).

벼멸구 저항성 유전자가 있는 벼를 흡즙할 경우, 감수성에 비해 감로 분비량이 적은 것으로 조사되어 저항성 유전자가 벼멸구의 흡즙에 부정적인 영향이 있는 것으로 판단되어 앞서 기술한 연구와 일치하는 결과를 얻었다. 그러나 저항성 유전자의 종류와 지역에 따라 감로 분비량이 증가한 벼멸구 집단이 있는 것으로 보아 국내로 비래한 벼멸구 집단간 생태형의 차이가 있거나 저항성에 적응한 집단의 존재여부에 대한 추가

적인 연구가 필요할 것으로 생각된다.

벼멸구의 발육기간과 관련하여 Park and Song [19]은 벼멸구의 Biotype별 난기간이 25°C에서 8.2일에서 9.5일 사이로 나타났으며, Hu *et al.* [9]은 27°C에서 7.4일에서 9.0일로 조사되어 본 연구결과와 유사하게 나타났다(Table 4).

난기간의 통계분석 결과, 1980s 집단에서 저항성 유전자와 감수성 간에 통계적인 차이가 있는 것으로 나타났다($p < 0.05$, $df = (3, 26)$, $F = 23.48$). 사천 집단에서는 *Bph1*만이 통계적인 차이를 보였으며($p < 0.05$, $df = (3, 35)$, $F = 2.26$), 남해 집단에서는 차이가 없는 것으로 확인되었다($p > 0.05$). 본 실험 결과, 각 유전자 간 통계적 차이는 나타나지만 저항성 유전자가 있음에도 감수성보다 난기간이 짧거나 긴 경우가 존재하여 저항성 유전자가 난기간에 영향을 주는 것은 불분명한 것으로 판단되며, 다른 요인과 연관성을 밝혀낼 추가적인 실험이 필요한 것으로 생각된다.

Hwang *et al.* [10]은 약충기간이 동진벼(감수성)에서 15.4 ± 0.19 일이었고, 청청벼(*Bph1*)는 16.0 ± 0.58 일로 나타나, 저항성 품종에서의 약충기간이 감수성 품종보다 긴 것으로 보고하였으며 Saxena and Barrion [20]의 보고에서 저항성 벼 품종에서는 벼멸구의 섭식 선호도가 낮아 약충의 발육에 지장이 있다고 하였다. 본 연구에서는 저항성 유전자에서 발육기간이 증가함을 확인하였으나 *Bph2* 유전자에서 감로 분비량이 감수성과 통계적인 차이가 없음에도 불구하고 발육기간이 증가하여 섭식이 약충의 발육에 지장이 있는 것으로 판정하기 어렵다. 다만 *Bph1* 유전자에서 감로분비량이 감소하면 발육도 지연되는 것이 확인되어 저항성 유전자가 섭식과 발육에 영향을 미칠 가능성이 높다는 것을 알 수 있다. 이와 같이 지역이나 연도에 따라 저항성이 다르게 나타나는 것은 비래 당시의 벼멸구의 생태형이 다르거나 해마다 다른 비래원에서 유입되는 것으로 추정할 수 있다.

Cohen *et al.* [6]은 벼멸구 계통에 따라 벼 품종에 대한 섭식 선호성 및 산란선호성이 다르며, 벼멸구 저항성품종에서는 계통에 상관없이 섭식과 산란을 저해하는 효과가 있다고 보고하였다. 이 결과와 관련하여 본 연구는 벼멸구 저항성 유전자가 벼멸구의 산란에 어떠한 영향을 미치는지 확인하기 위해 산란 전 기간, 산란기간, 산란후 기간, 암컷 수명, 산자수 등을 조사하였다(Table 5).

저항성 유전자의 경우 감수성보다 암컷 수명과 산란기간이

Table 3. Amount (mm^2) of honeydew extracted by female of *N. lugens* on resistant genes

BPH Population	Amount of honeydew ($\text{mm}^2/\text{female}$)			
	none	<i>Bph1</i>	<i>Bph2</i>	<i>Bph18</i>
1980s	$82.82 \pm 14.428^{a1)}$	10.28 ± 2.490^b	88.99 ± 9.970^a	16.86 ± 5.906^b
NH_15	82.59 ± 14.266^a	29.67 ± 4.722^b	70.17 ± 10.917^a	75.11 ± 14.292^a
SC_16	62.02 ± 7.177^a	36.49 ± 9.241^a	60.24 ± 11.518^a	16.65 ± 4.079^b

¹⁾The values followed by a common letter are not significantly different at the 5% level (DMRT).

Table 4. Mean developmental period (day±SE) of immature stages of *N. lugens* on resistant genes

BPH Population	Stage	Resistant genes			
		none	<i>Bph1</i>	<i>Bph2</i>	<i>Bph18</i>
1980s	Egg	8.2±0.06 ^{c1)}	9.0±0.00 ^a	8.5±0.08 ^b	9.3±0.17 ^a
	Nymph				
	1st Instar	2.9±0.09 ^a	2.9±0.10 ^a	3.1±0.08 ^a	3.1±0.05 ^a
	2nd Instar	2.4±0.07 ^b	2.8±0.10 ^a	2.4±0.08 ^b	2.4±0.07 ^b
	3rd Instar	2.5±0.07 ^b	2.8±0.12 ^a	2.3±0.08 ^b	2.4±0.08 ^b
	4th Instar	2.6±0.08 ^b	4.0±0.35 ^a	2.5±0.08 ^b	2.6±0.13 ^b
	5th Instar	3.5±0.09 ^a	3.6±0.24 ^a	3.6±0.09 ^a	3.9±0.13 ^a
	Total Nymph	13.6±0.12 ^a	13.8±0.49 ^a	13.8±0.15 ^a	14.3±0.22 ^a
NH_15	Egg	8.4±0.09 ^{ab}	8.6±0.14 ^a	8.2±0.04 ^b	8.5±0.07 ^{ab}
	Nymph				
	1st Instar	2.9±0.03 ^b	3.2±0.09 ^a	2.9±0.05 ^b	2.8±0.10 ^b
	2nd Instar	2.3±0.07 ^b	2.7±0.15 ^a	2.5±0.09 ^{ab}	2.5±0.07 ^{ab}
	3rd Instar	2.5±0.07 ^b	3.2±0.21 ^a	2.6±0.12 ^b	2.4±0.10 ^b
	4th Instar	2.4±0.08 ^b	3.2±0.24 ^a	2.5±0.08 ^b	3.0±0.09 ^a
	5th Instar	3.4±0.07 ^a	3.5±0.17 ^a	3.4±0.07 ^a	3.5±0.15 ^a
	Total Nymph	13.5±0.09 ^b	14.1±0.39 ^a	13.7±0.10 ^{ab}	14.0±0.20 ^{ab}
SC_16	Egg	9.0±0.12 ^b	10.0±0.65 ^a	9.2±0.15 ^{ab}	9.8±0.13 ^{ab}
	Nymph				
	1st Instar	3.0±0.03 ^b	3.2±0.07 ^b	3.6±0.14 ^a	3.5±0.13 ^a
	2nd Instar	2.6±0.07 ^b	2.6±0.09 ^b	3.5±0.23 ^a	2.3±0.07 ^b
	3rd Instar	2.3±0.06 ^b	2.4±0.08 ^b	3.8±0.32 ^a	2.7±0.08 ^b
	4th Instar	2.5±0.07 ^b	2.5±0.09 ^b	4.3±0.38 ^a	3.0±0.16 ^b
	5th Instar	3.7±0.07 ^c	3.7±0.14 ^c	5.9±0.65 ^a	5.0±0.39 ^b
	Total Nymph	14.0±0.11 ^c	14.2±0.19 ^c	18.5±1.06 ^a	15.8±0.46 ^b

¹⁾The values followed by a common letter are not significantly different at the 5% level (DMRT).

Table 5. Oviposition period, adult longevity (days±SE) and fecundity (eggs per female) of *N. lugens* on resistant genes

BPH Population	Parameter	Resistant genes			
		none	<i>Bph1</i>	<i>Bph2</i>	<i>Bph18</i>
1980s	Preovipositional period	1.6±0.22 ^{b1)}	4.3±2.03 ^a	1.7±0.15 ^b	2.0±0.22 ^b
	Reproductive period	18.8±2.44 ^a	4.7±2.19 ^c	15.2±1.19 ^{ab}	8.9±2.95 ^{bc}
	Postreproductive period	1.3±0.30 ^b	2.3±0.33 ^b	2.0±0.15 ^b	4.6±1.17 ^a
	Female life span	21.7±2.46 ^a	6.8±1.10 ^c	18.9±1.17 ^a	12.4±2.51 ^b
	Fecundity	221.6±29.12 ^a	26.3±19.84 ^c	170.7±26.31 ^{ab}	80.3±17.87 ^{bc}
NH_15	Preovipositional period	2.0±0.26 ^{ab}	2.2±0.33 ^a	1.3±0.33 ^b	1.5±0.17 ^{ab}
	Reproductive period	24.5±2.91 ^a	14.8±1.97 ^b	23.0±3.42 ^a	22.0±1.77 ^{ab}
	Postreproductive period	1.8±0.25 ^a	3.9±1.71 ^a	1.9±0.38 ^a	3.2±0.29 ^a
	Female life span	28.3±2.79 ^a	20.9±2.58 ^a	26.2±3.12 ^a	26.7±1.85 ^a
	Fecundity	281.4±52.14 ^a	124.8±30.39 ^b	261.0±63.70 ^{ab}	223.7±26.99 ^{ab}
SC_16	Preovipositional period	2.5±0.27 ^{ab}	3.1±0.53 ^a	1.8±0.13 ^b	1.9±0.23 ^b
	Reproductive period	18.6±3.10 ^a	14.0±2.53 ^a	17.0±1.81 ^a	20.1±1.87 ^a
	Postreproductive period	2.5±0.52 ^a	2.8±0.65 ^a	2.2±0.33 ^a	1.9±0.35 ^a
	Female life span	23.6±2.79 ^a	19.9±2.84 ^a	21.0±1.74 ^a	23.9±1.97 ^a
	Fecundity	155.2±26.45 ^a	59.4±19.86 ^b	187.6±30.27 ^a	120.8±12.76 ^{ab}

¹⁾The values followed by a common letter are not significantly different at the 5% level (DMRT).

짧고 산란전 기간과 산란후 기간이 길어 최종적으로 산자수에 부정적인 영향을 주는 것으로 나타났다. 결과적으로 저항성 유전자는 벼멸구의 개체군 증식에 영향을 있다는 것을 확인하

였으며 이것은 저항성이 발현되는 경우 산란에 부정적인 영향이 있다는 것을 추정할 수 있다. 반면에 저항성 유전자가 있음에도 불구하고 감수성과 비슷한 수준의 산란 능력을 보인 것

Table 6. Population growth parameters of *N. lugens* on resistant genes

BPH Population	Parameter ²⁾	Resistant genes			
		none	<i>Bph1</i>	<i>Bph2</i>	<i>Bph18</i>
1980s	R ₀	64.89±19.286 ^{a1)}	4.50±14.578 ^c	37.86±13.202 ^b	26.18±14.277 ^b
	r _m	0.213±0.0241 ^a	0.125±0.3157 ^a	0.203±0.0134 ^a	0.209±0.0344 ^a
	T	19.59±2.648 ^a	14.85±6.207 ^{ab}	17.93±1.842 ^a	15.77±1.430 ^b
	λ	1.24±0.030 ^a	1.13±0.336 ^a	1.23±0.016 ^a	1.23±0.042 ^a
	DT	3.25±0.360 ^a	-64.84±322.172 ^a	3.41±0.225 ^a	3.31±0.042 ^a
NH_15	R ₀	69.67±28.347 ^a	17.67±9.735 ^b	63.77±35.210 ^a	51.17±13.964 ^a
	r _m	0.207±0.0200 ^a	0.143±0.0219 ^c	0.162±0.0317 ^{bc}	0.189±0.0097 ^{ab}
	T	20.55±3.024 ^a	20.09±3.032 ^a	25.69±6.368 ^a	20.82±1.621 ^a
	λ	1.23±0.025 ^a	1.15±0.025 ^c	1.18±0.037 ^{bc}	1.21±0.012 ^{ab}
	DT	3.36±0.326 ^a	4.85±0.759 ^c	4.29±0.803 ^{bc}	3.67±0.188 ^{ab}
SC_16	R ₀	23.30±8.983 ^a	4.57±3.458 ^c	32.18±11746 ^a	12.37±2.956 ^b
	r _m	0.154±0.0189 ^a	0.084±0.0502 ^c	0.138±0.0178 ^{ab}	0.110±0.0133 ^{bc}
	T	20.39±1.652 ^{ab}	18.05±3.585 ^b	25.14±4.328 ^c	22.87±2.234 ^{ac}
	λ	1.17±0.022 ^a	1.09±0.054 ^{bc}	1.15±0.020 ^{ab}	1.12±0.015 ^c
	DT	4.49±0.558 ^a	8.23±6.080 ^{ab}	5.02±0.645 ^a	6.30±0.762 ^b

¹⁾The values followed by a common letter are not significantly different at the 5% level (Tukey's Studentized Range Test).
²⁾R₀: net reproduction rate (female/female); r_m: intrinsic rate of increase (female/female/day); T: mean generation time (day); λ: finite rate of increase (female/female/day); DT: doubling time (day).

도 있는데, Choi *et al.* [5]이 산란기간과 산자수에서 동진1(감수성)과 친농벼(*Bph2*), 중모1045(*Bph18*)가 유사한 반면 청청벼(*Bph1*), 장성벼(*Bph1*)는 산란기간이 짧고 산자수가 적은 것으로 보고한 것과 일치하며, 이는 저항성 유전자의 발현 여부와 벼멸구의 적응 가능성도 배제할 수 없다.

일부 *Bph1* 유전자에서 감로분비량이 적고, 발육기간이 증가하며 산자수도 적어지는 경향이 나타남으로써 저항성 유전자의 발현 여부를 확인할 수 있었다. 반면에 매년 또는 지역에 따라 저항성 유전자가 있음에도 불구하고 섭식, 발육기간, 산란 등의 특성이 감수성과 차이가 없는 결과가 도출되어 저항성의 발현이 저해되거나 달라질 가능성이 있다는 것도 확인할 수 있었다.

개체군의 성장에 관한 정보는 해충군 관리에 필요한 전략을 수립하는데 매우 중요하다[17]. 개체군 성장에 대한 추정치는 곤충의 발육과 산란 그리고 사망률과 같은 다양한 매개변수와의 관계를 분석한 생명표를 통해 가능하다. Maia *et al.* [17]의 방법을 이용하여 벼멸구의 생명표 분석을 통해 얻어진 파라미터를 정리한 결과, 각각의 파라미터는 저항성 유전자의 유무에 따라 차이가 있는 것으로 나타났다(Table 6).

Hu *et al.* [9]은 TN1과 저항성 유전자를 가진 야생종인 *Oryza officinalis*, *Oryza rufipogon*에서 생명표를 작성하였는데, 순증가율은 각각 0.10, 67.82로 조사되었고, 내적자연증가율은 각각 0.1340, -0.0616, 0.1096, 평균세대기간은 37.2, 36.7, 38.6으로 조사되어 *O. rufipogon*과 TN1에서 번식이 가능하다고 보고하였으며, Choi *et al.* [5]은 동진1, 친농벼(*Bph2*), 중모1045(*Bph18*)의 내적자연증가율이 각각 0.172, 0.181, 0.196로 조사되어 친농

벼와 중모1045에서 벼멸구의 번식이 가능한 것으로 보고하였다. 본 실험에서는 생명표의 파라미터 값이 감수성에 비해 저항성 유전자에서 낮은 것이 확인되었으며 특히 *Bph1* 저항성 유전자는 지역에 관계없이 낮은 값들이 나타나 벼멸구의 번식이 불리한 것으로 나타났다.

저항성 유전자는 발육과 산란에 영향을 미쳐 해충의 성장을 저해하고 번식률을 감소시키는 것과 관련이 있는 것으로 판단된다. 그러나 벼멸구의 생태적 특성은 먹이조건 등 생육환경에 크게 영향을 받을 수 있기 때문에 저항성 유전자가 작용한다고 단정하기 어려운 측면도 존재한다. 벼멸구를 누대사육했을 때 3-6세대 만에 품종에 대한 적응능력이 변할 수 있고 [10], 야생 벼멸구의 저항성 적응능력이 증가하는 경향이 중국 남부와 일본에서도 보고된 바 있어 [23], 본 시험에 사용된 비래 벼멸구 집단이 저항성 품종에 적응했을 가능성도 배제하기 어렵다.

한편으로 Cohen *et al.* [6]과 Alam and Cohen [1]은 같은 저항성 유전자를 가지고 있더라도 품종에 따라 다른 소수의 유전자가 부가적으로 작용하여 저항성의 차이가 있다고 하였는데, 본 실험에서도 확인된 저항성의 차이가 이와 같은 원인이 작용할 가능성도 존재한다. 식물에서 해충 저항성이 발현되면 발육기간이 길어지고, 수명과 산란이 감소하여 세대증식에 불리한 영향을 끼치는 것이 확인되었으나, 해충 저항성 유전자가 존재한다 하더라도 품종, 지역, 연도에 따라 그 저항성의 정도가 다르게 나타날 수 있다.

비래 해충은 국내에서 월동이 불가능하여 세대가 단절되고 매년 새로운 개체군이 형성되는 특징이 있다. 본 연구 결과에

서도 지역이나 비래 연도에 따라서 동일한 저항성 유전자에 나타나는 반응이 다름을 확인하였으며, 이러한 결과는 매년 다른 지역에서 생태적 특징이 다른 벼멸구가 이주를 해왔을 가능성을 제기하고 있다. 향 후 벼멸구에 의한 피해를 방지하기 위해서는 저항성 발현이 강하게 나타나는 유전자를 선발하고, 벼멸구에 대한 지속적인 특성 변화와 저항성 기작 원인 규명에 대한 연구의 진행이 필요하다.

감사의 글

본 논문은 농촌진흥청 아젠다과제(과제번호: PJ01386402)의 지원에 의해 이루어진 연구결과의 일부입니다.

References

- Alam, S. N. and Cohen, M. B. 1998. Detection and analysis of QTLs for resistance to the planthopper, *Nilaparvata lugens*, in a doubled-haploid rice population. *Theor. Appl. Genet.* **97**, 1370-1379.
- Awmack, C. S. and Leather, S. R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu. Rev. Entomol.* **47**, 817-844.
- Brar, D. S., Virk, P. S., Jena, K. K. and Khush, G. S. 2009. Breeding for resistance planthoppers in rice, pp. 401-409. In: Heong, K. L. and Hardy, B. (eds.), *Planthoppers: New Threats to the Sustainability of Intensive Rice Production Systems in Asia*. International Rice Research Institute Publishers: Los Baños, Philippines.
- Choi, J. S. and Park, Y. D. 1999. Differences of the honeydew excretion in growing characteristics of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. biotypes on different cultivars of rice with various resistance genes. *J. Life Sci.* **9**, 121-126.
- Choi, N. J., Jeong, I. H., Kwon, D. H., Choi, M. Y. and Baek, C. H. 2017. Life table analysis of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) on rice of resistant cultivars. *Kor. J. Environ. Biol.* **35**, 526-532.
- Cohen, M. B., Alam, S. N., Medina, E. B. and Bernal, C. C. 1997. Brown planthopper, *Nilaparvata lugens*, resistance in rice cultivar IR64: mechanism and role in successful *N. lugens* management in Central Luzon, Philippines. *Entomol. Exp. Appl.* **85**, 221-229.
- Hackerott, H. L. and Harvey, T. L. 1971. Greenbug injury to resistant and susceptible sorghums in the field. *Crop. Sci.* **11**, 641-643.
- Heinrichs, E. A. 1986. Perspectives and directions for the continued development of insect-resistant rice varieties. *Agric. Ecosyst. Environ.* **18**, 9-36.
- Hu, L. X., Chi, H., Zhang, J., Zhou, Q. and Zhang, R. J. 2010. Life-table analysis of the performance of *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) on two wild rice species. *J. Econ. Entomol.* **103**, 1628-1635.
- Hwang, I. C., Kim, J. H. and Song, Y. H. 2002. Changes in the fitness of brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål. (Homoptera: Delphacidae) to several resistant rice varieties after multi-generational selection. *Kor. J. Appl. Entomol.* **41**, 113-121.
- Jena, K. K. and Kim, S. K. 2010. Current status of brown planthopper (BPH) resistance and genetics. *Rice* **3**, 161-171.
- Jena, K. K., Jeung, J. U., Lee, J. H., Choi, H. C. and Brar, D. S. 2006. High-resolution mapping of a new brown planthopper (BPH) resistance gene, *Bph18(t)*, and marker-assisted selection for BPH resistance in rice (*Oryza sativa* L.). *Theor. Appl. Genet.* **112**, 288-297.
- Khush, G. S. and Virk, P. S. 2005. IR varieties and their impact, p. 163, International Rice Research Institute: Los Baños, Philippines.
- Kim, W. J., Park, H. S., Kim, H. S., Ha, K. Y., Cho, Y. C., Lee, J. H. and Kim, B. K. 2016. Response to brown planthopper resistance genes at rice seedling stage. *Kor. J. Breed. Sci.* **48**, 29-36.
- Lee, J. H., Yeo, U. S., Kwak, D. Y., Park, D. S., Oh, B. G., Ku, Y. C., Kim, H. Y. and Sohn, J. K. 2005. QTL analysis for ripening traits of BPH resistant backcross inbred in rice. *Kor. J. Breed. Sci.* **37**, 295-299.
- Liu, Z., Li, D., Gong, P. Y. and Wu, K. J. 2004. Life table studies of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae), on different host plants. *Environ. Entomol.* **33**, 1570-1576.
- Maia, A. H. N., Luiz, A. J. B. and Campanhola, C. 2000. Statistical influence on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: Computational Aspects. *J. Econ. Entomol.* **93**, 511-518.
- Paguia, P., Pathak, M. D. and Heinrichs, E. A. 1980. Honeydew excretion measurement techniques for determining differential feeding activity of biotypes of *Nilaparvata lugens* on rice varieties. *J. Econ. Entomol.* **73**, 35-40.
- Park, Y. D. and Song, Y. H. 1988. Preference, development and fecundity of the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) biotypes fed on different cultivars of rice with various resistance gene. *Kor. J. Appl. Entomol.* **27**, 87-93.
- Saxena, R. C. and Barrion, A. A. 1985. Biotypes of the brown planthopper *Nilaparvata lugens* (Stål) and strategies in deployment of host plant resistance. *Insect Sci. Applic.* **6**, 271-289.
- Seo, J. P., Jeong, J. U., Kim, Y. G., Jena, K. K., Cho, Y. C., Lee, J. H., Kim, M. K., Hong H. C., Lee, J. H., Kim, J. J., Choi, I. S., Jeong, E. G., Hwang, H. G., OH, S. K., Yang, C. I. and Shin, M. S. 2014. A brown planthopper resistant and high grain quality rice variety 'Anmi' developed by molecular breeding method. *Kor. J. Breed. Sci.* **46**, 152-159.
- Sogawa, K. and Pathak, M. D. 1970. Mechanism of brown planthopper resistance in Mudgo variety of rice (Hemiptera: Delphacidae). *Appl. Ent. Zool.* **5**, 145-158.
- Tanaka, K. and Matsumura, M. 2000. Development of virulence the resistant rice varieties in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Homoptera: Delphacidae), immigrating into Japan. *Appl. Entomol. Zool.* **35**, 529-533.
- Van Lanteren, J. C. and Noldus, L. P. J. J. 1990. Whitefly

plant relationships, behavioural and ecological aspects, pp. 47-89. In: Gerling, D. (eds.), White Flies: Their Bionomics, Pest Status and Management. Intercept Press Publisher: Andover, UK.

25. Yeo, U. S. and Sohn, J. K. 1995. Effective screening methods and inheritance of resistance to brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål.) in rice. *Kor. J. Breed.* 27, 372-379.

초록 : 벼멸구 저항성 유전자에 대한 국내 벼멸구의 생물적 반응 연구

최낙중^{1*} · 김광호² · 백채훈³ · 이봉춘¹

(¹국립식량과학원 작물기초기반과, ²국립농업과학원 작물보호과, ³농촌진흥청)

벼멸구는 국내로 비래하여 벼에 가장 큰 피해를 주는 해충 중 하나이고, 매년 열대 및 아열대 지역에서 저기압 기류를 타고 침입한다. 따라서 벼멸구의 효과적인 방제를 위해 저항성 정도를 모니터링 하는 것은 매우 중요한 일이다. 국내 비래한 벼멸구를 지역별로 구분하여 벼멸구 저항성 유전자(*Bph1*, *Bph2*, *Bph18*)에 각각 접종하여 사육실의 동일한 환경조건(25±2℃, 60±5% RH, L:D=16:8)에서 벼멸구의 감로 배설, 발육기간 및 산자수 등을 조사하였다. 얻어진 정보는 Jackknife 방법을 이용하여 생명표를 작성하였다. 벼멸구 저항성 유전자 중 *Bph1* 유전자에서 감로 분비량이 가장 적었고, 약충 발육기간은 13.7±0.10일(*Bph2*, 남해, 2015)에서 18.5±1.06일(*Bph2*, 사천, 2016)로 나타났다. 산란기간과 암컷수명은 감수성, *Bph2* 및 *Bph18* (1980s 예외)에서 긴 것으로 조사되었고, 산자수도 2개의 동일한 저항성 유전자에서 많이 관찰되었다. 순증가율(R_0)은 *Bph2* 유전자에서 지역에 관계없이 높은 것으로 나타났는데 내적자연증가율(r_m)은 저항성 유전자에 대해 지역별로 차이를 보였다. 생명표는 벼멸구가 매년 다른 지역에서 비래하거나 그 생물적 특징이 다르다는 것을 보여준다.