

감자수염진딧물 (*Macrosiphum euphorbiae* Thomas)의 온도발육모형과 출산생명표

전성욱, 김강혁¹, 이상계, 이용환, 박세근, 강위수, 박부용, 김광호*

농촌진흥청 국립농업과학원, ¹무주농업기술센터

Temperature-dependent developmental models and fertility life table of the potato aphid *Macrosiphum euphorbiae* Thomas on eggplant

Sung-Wook Jeon, Kang-Hyeok Kim¹, Sang Guei Lee, Yong Hwan Lee, Se Keun Park, Wee Soo Kang, Bueyong Park and Kwang-Ho Kim*

National Institute of Agricultural Sciences, RDA, Wanju 55365, Republic of Korea

¹Muju Agricultural Technology Center, Muju 55517, Republic of Korea

*Corresponding author

Kwang-Ho Kim

Tel. 063-238-3288

E-mail. ecomanager@korea.kr

Received: 2 October 2019

First Revised: 4 November 2019

Second Revised: 22 November 2019

Revision accepted: 26 November 2019

Abstract: The nymphal development of the potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas), was studied at seven constant temperatures (12.5, 15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0, and 27.5 ± 1°C), 65 ± 5% relative humidity (RH), and 16:8 h light/dark photoperiods. The developmental investigation of *M. euphorbiae* was separated into two steps, the 1st through 2nd and the 3rd through 4th stages. The mortality was under 10% at six temperatures. However, it was 53.0% at 27.5°C. The developmental time of the entire nymph stage was 15.5 days at 15.0°C, 6.7 days at 25.0°C, and 9.7 days at 27.5°C. In the immature stage, the lower threshold temperature of the larvae was 2.6°C and the thermal constant was 144.5 DD. In our analysis of the temperature-development experiment, the Logan-6 model equation was most appropriate for the non-linear regression models ($r^2 = 0.99$). When the distribution completion model of each development stage of *M. euphorbiae* larvae was applied to the 2-parameter and 3-parameter Weibull functions, each of the model's goodness of fit was very similar ($r^2 = 0.92$ and 0.93, respectively). The adult longevity decreased as the temperature increased but the total fecundity of the females at each temperature was highest at 20°C. The life table parameters were calculated using the whole lifespan periods of *M. euphorbiae* at the above six temperatures. The net reproduction rate (R_0) was highest at 20.0°C (63.2). The intrinsic rate of increase (r_m) was highest at 25°C (1.393). The finite rate of doubling time (D_t) was the shortest at 25.0°C (2.091). The finite rate of increase (λ) was also the highest at 25.0°C (1.393). The mean generation time (T) was the shortest at 25.0°C (9.929).

Keywords: potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae*, adult longevity, fecundity, life span

서 론

감자수염진딧물 (*Macrosiphum euphorbiae*)은 북아메리카가 기원으로 전 세계에 분포하며, 기주 식물로는 감자 및 가지과 작물을 비롯한 약 200여 종 이상의 채소작물, 화훼작물 및 잡초 등에서 발생하고 있다 (Chan *et al.* 1991; Radcliffe and Ragsdale 2002; Kwon *et al.* 2008). 우리나라에서 감자수염진딧물은 5월 하순부터 6월 중순에 월동체로부터 기주식물로 이동하며 (Kwon *et al.* 1997), 감자 및 가지과작물(가지, 고추 등)에서 밀도가 급격히 증가하는 특징을 보인다 (Barlow 1962; Walker 1982). 특히 복숭아혹진딧물과 함께 재배 작물에 발생한 진딧물의 95% 이상을 차지하고, 피해를 받은 작물은 약 40~90%의 수량 감소로 이어진다 (Hahm and Choi 1990). 진딧물의 피해 특징을 살펴보면 직접적 피해로는 기주식물 흡즙으로 작물의 생장을 저하시키고 (Houser *et al.* 1917) 감로 배출을 통해 그을음병을 유발한다. 간접적 피해로는 잎이 말리고 오그라드는 기형식물을 유발시키며, 감자잎말림바이러스 (Potato leaf roll virus)와 감자Y바이러스 (Potato virus Y) 등 40여 종 이상의 바이러스를 매개한다 (Salazar 1996). 특히 바이러스는 작물의 품질 저하 및 수확량의 감소로 이어지고 (Kim *et al.* 2012), 작물의 생장을 정상식물보다 더욱 저하시킨다 (Manzer *et al.* 1982; Walgenbach 1997). 따라서 직접적 흡즙에 의한 피해보다 바이러스 매개를 통한 간접적 피해가 경제적으로 더 큰 피해를 발생시키고 있다 (Kennedy *et al.* 1962; Walgenbach 1997).

작물 재배에 있어 곤충의 밀도 관리를 위해서는 방제전략의 수립이 필요하며, 방제전략 수립을 위해서는 기초생태자료가 필수적이다. 기초생태자료는 곤충의 발생시기, 발생밀도, 분포 등을 알아보기 위해 온도 기반 실험을 통해 자료를 수집하고 조사된다 (Kim *et al.* 2012). 대상곤충에 대한 온도와 발육과의 관계를 살펴보기 위해서 지금까지 다양한 온도기반 발육모형이 제시되고 있으며 (Campbell *et al.* 1974; Logan *et al.* 1976; Schoolfield *et al.* 1981; Lactin *et al.* 1995; Briere and Pracros 1998; Briere *et al.* 1999), 이러한 발육모형 연구들은 선형모형과, 비선형모형을 제시하여 곤충의 생태 정보를 제공하고 있다 (Eckenrode and Chapman 1972; AliNiazee 1976; Butts and McEwen 1981; Park *et al.* 2010a, b). 선형모형의 경우 온도 증가에 대한 곤충의 발육속도를 알아보는 모형이나 적정 생육온도 이상에서는 곤충의 정확한 발육속도 추정이 불가하여 이를 보

완하기 위해 비선형발육모형이 제시된다. 비선형발육모형은 이러한 선형모형의 문제점을 보완하여 적정생육온도 이상에서도 온도와 발육률과의 관계를 잘 설명해주나 (Schoolfield *et al.* 1981; Wagner *et al.* 1984a, b), 하나의 모형만으로는 대상곤충들의 특징을 추론하기 어려워 다양한 발육모형이 제시되고 있고, 이러한 발육모형을 통해 곤충의 생활사를 보다 정확하게 파악할 수 있다 (Kim *et al.* 2012).

최근 들어 작물 재배방법의 발달로 노지 및 시설을 이용한 작물의 집약적 재배, 연중 재배가 가능해져 다양한 해충들이 이들 작물에 발생하고 있다. 대부분의 곤충들은 서식처 주변의 온도에 영향을 받아 발육이 진행되는 경향이 강하므로, 해당 곤충의 밀도조절을 위해서는 대상 곤충에 대한 생태자료를 통해 곤충의 발생시기 등을 정확히 예측하여 방제에 활용하는 것이 아주 유용하다 (Kim *et al.* 2014). 따라서 본 연구는 감자수염진딧물의 온도발육실험을 통해 대상곤충에 대한 정확한 기초생태자료를 획득하여 실제 포장에서 발생시기를 예측하고 방제 시기 결정을 위한 기초자료로 제공하고자 수행되었다.

재료 및 방법

1. 공시충 사육

감자수염진딧물 (*Macrosiphum euphorbiae*)은 농촌진흥청 농산물안전성부 작물보호과 사육실에서 누대 사육중인 것을 사용하였다. 감자수염진딧물 증식용 기주로는 가지 (*Solanum melongena* L.), 흑마장 품종으로 파종 후 본엽이 1~2장 때 직경 22 cm의 화분에 심어 잎이 7~8장이 되면 시험곤충 증식에 사용하였다. 기주식물에 접종한 감자수염진딧물은 아크릴 케이지 (35 × 25 × 30 cm)에 넣고 25.0 ± 1°C, 광주기 16L:8D, 상대습도 65 ± 5%의 항온기에서 증식하며 실험에 사용하였다.

2. 발육 조사

약충 발육은 7개 온도 (12.5, 15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0, 27.5 ± 1°C, 광주기 16L:8D, 상대습도 65 ± 5%)의 조건에서 조사하였다. 개체별 발육은 ø 5 cm × 7 mm의 petri dish에 filter paper (Advantec, Japan) No. 3호 1매를 깔고, 그 위에 가로·세로 1.5 cm의 솜을 놓는다. Filter paper와 솜에

micro pipette를 이용하여 물 1,000 μL를 공급하고, 그 위에 직경 2.5 cm의 가지 leaf-disk를 아래 면이 위로 향하게 놓는다. 그 후, 감자수염진딧물 성충이 산란한지 6시간 이내의 1령 약충만을 선별하여, 온도별 30개체를 각각 leaf-disk 위에 올려놓고 개체 사육하였다. 발육조사는 약충 1령부터 4령이 탈피하여 성충이 되기 전까지 1일 12시간 간격 2회 조사를 실시하였고, 조사 단계는 small nymph (1st~2nd stage)와 large nymph (3rd~4th stage)의 2단계로 구분하고, 각 발육에 따른 영기의 구분은 탈피각 유무로 판단하였다.

3. 발육모형 및 발육완료분포모형 분석

비선형발육모형은 온도별로 각각의 령기별 발육기간의 역수를 취하여 모형식이 실제 관측값을 얼마나 잘 반영하는지의 정도를 5개의 비선형모형식을 사용하여 분석하였다.

발육완료분포모형 (2-parameter, 3-parameter Weibull)의 경우 개체들 간에 발육이 완료되는 시점이 상이하므로 이들은 편이성을 보정하기 위해 중위수를 사용하여 발육기간을 표준화하였고, 표준화된 시간과 각각의 누적빈도를 x -좌표, y -좌표로 표시하여 그들의 발육완료 특성을 분석하였다.

1) 선형모형

발육영점온도를 구하기 위한 선형회귀식은 Eq. 1을 사용하였다.

$$r(T_c) = aT_c + b \quad (\text{Eq. 1})$$

Eq. 1에서 $r(T_c)$ 는 온도에 따른 발육률, a 는 직선의 기울기, T_c 는 실험온도(°C), b 는 y -절편이다.

각각의 발육 단계별 발육영점온도는 발육속도가 0이 되는 지점을 추정하였으며, 발육이 완료되는 발육단계별 유효적산온도는 직선회귀식 기울기의 역수값을 취하였다.

2) 비선형모형

온도와 발육률 관계를 분석하기 위한 비선형모형은 5가지 모형을 사용하였다 [Lactin 2 (Lactin *et al.* 1995) (Eq. 2), Briere 1, 2 (Briere *et al.* 1999) (Eq. 3, 4), Logan 6 (Logan *et al.* 1976) (Eq. 5), Poikilotherm rate (Schoolfield *et al.* 1981) (Eq. 6)].

$$r(T_c) = e^{(pT_c)} - e^{(pT_L - (T_L - T_c)/\Delta)} + \lambda \quad (\text{Eq. 2})$$

Eq. 2의 p 는 최적온도에서의 발육률, Δ 는 생리적 장애에 가장 크게 영향을 받는 고온부 온도 범위, λ 는 발육영점온도를 추정할 수 있는 음의 y -절편값이다.

$$r(T_c) = aT_c(T_c - T_0)(T_L - T_c)^{\frac{1}{2}} \quad (\text{Eq. 3})$$

$$r(T_c) = aT_c(T_c - T_0)(T_L - T_c)^{\frac{1}{b}} \quad (\text{Eq. 4})$$

Eq. 3, 4의 a 는 매개변수, T_0 는 발육 임계 하한온도, T_L 은 치사 상한온도이다.

$$r(T_c) = \psi(e^{\rho T_c} - e^{\rho(T_L - T_c)/\Delta T}) \quad (\text{Eq. 5})$$

Eq. 5의 ψ 는 최대발육률, ΔT 는 발육상한온도와 치사상한온도와의 폭, ρ 는 최적온도에서의 발육률 상수이다.

$$r(T_c) = \frac{P25 \frac{T}{298.15} \cdot \exp\left[\frac{HA}{R} \left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right]}{1 + \exp\left[\frac{HL}{R} \left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right] + \exp\left[\frac{HH}{R} \left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right]} \quad (\text{Eq. 6})$$

Eq. 6의 $r(T_c)$ 는 절대온도(°K)에서의 발육률(1/발육기간), R 은 기체상수 (1.987 cal degree⁻¹ mole⁻¹), RH025는 25°C에서의 발육속도이며 발육에 어떠한 영향도 미치지 않는다는 가정을 포함함, HA 는 모형에서 가정한 속도조절 효소 (rate-controlling enzyme)가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피, TL 은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도(K), HL 은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화, TH 는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 활성을 나타내게 되는 온도(K), HH 는 이와 관련된 엔탈피의 변화이다.

3) 발육완료분포모형

각 발육단계별 개체들의 발육완료 양상을 알아보기 위해 2-parameter, 3-parameter Weibull 함수 (Eq. 7, 8)를 사용하였다 (Wagner *et al.* 1984a, b).

$$F(x) = 1 - \exp[-(x/\eta)^\beta] \quad (\text{Eq. 7})$$

$$F(x) = 1 - \exp[-((x - \gamma)/\eta)^\beta] \quad (\text{Eq. 8})$$

Eq. 7, 8의 $F(x)$ 는 표준화된 시간 x (발육기간/평균발육

Table 1. Equations used in the fertility life-table analysis

Number	Equation	Meaning
1	$\sum e^{-r_m x} \cdot l_x \cdot m_x = 1$	Birch(1948), x =age in days, l_x =age-specific survival rate, m_x =age specific fecundity
2	$T = \frac{\sum l_x m_x x}{\sum l_x m_x}$	T =mean generation time
3	$R_0 = \sum l_x m_x$	R_0 =net reproductive rate (females per female per generation)
4	$D_t = \frac{\ln(2)}{r_m}$	D_t =doubling time is the time required for a given population to double its number
5	$\lambda = e^{r_m}$	λ =finite rate of increase, female per female per day

기간)에서 동일연령집단 내 개체들 중 다음 연령 단계로 발육이 완료된 누적 개체들의 비율 γ , η , β 는 비선형모형의 매개변수이다.

4. 온도별 성충 수명과 산자 수

감자수염진딧물의 성충수명은 6개의 온도 (12.5, 15.0, 17.5, 20.0, 22.5, 25.0 \pm 1°C), 광주기 16L : 8D, 상대습도 65 \pm 5%의 조건에서 약충이 네 번째 탈피를 거쳐 성충이 된 직후부터 죽을 때까지의 기간을 조사하였다. 성충 암컷의 산자 수는 동일 온도에서 24시간 간격으로 조사하였고, 중복 조사를 피하기 위해 조사한 산자는 제거하였다.

5. 출산생명표 분석

감자수염진딧물의 출산생명표는 약충의 사망률, 발육기간, 성충의 수명, 산자 수를 조합하여 작성하였고 (Maia *et al.* 2000), 매개변수 추정에는 Jackknife (Meyer *et al.* 1986) 방법을 따라 SAS (SAS institute, EG 7.1 2016)를 이용하였다.

생명표에서 R_0 는 순증가율 (net reproductive rate, female/female)이며, 차세대에 미치는 암컷의 순기여도를 나타낸다. r_m 은 내적자연증가율 (intrinsic rate of natural increase, female/female/day), T 는 평균세대기간 (mean generation time, day), D_t 는 배수기간 (doubling time, day), λ 는 기간자증가율 (finite rate of increase, female/female/day)을 나타내며, 각각 다음의 수식을 사용하였다 (Table 1).

6. 통계분석

직선회귀식의 기울기와 y -절편값 추정은 SAS PROC REG (SAS Institution, EG 2016)를 사용하여 구하였고, 각각의 비선형발육모형 및 발육완료분포모형의 파라미터값

Table 2. Mortalities of small nymphs (1st and 2nd stages) and large nymph (3rd and 4th stages) of *Macrosiphum euphorbiae* under seven constant temperatures

Temp. (°C)	n	Mortality (%)		
		Small nymph (1st-2nd)	Large nymph (3rd-4th)	Total
12.5	30	3.3	0.0	3.3
15.0	30	0.0	0.0	0.0
17.5	30	0.0	6.6	6.6
20.0	30	0.0	0.0	0.0
22.5	30	3.3	0.0	3.3
25.0	30	0.0	0.0	0.0
27.5	30	3.3	50.0	53.3

들은 TableCurve 2D (SYSTAT 2002)를 사용하여 구하였다. 각 온도별 약충의 발육기간, 성충수명 및 암컷 한마리당 산자 수의 처리 평균 간 차이는 SAS (SAS Institution, EG 2016) Tukey's HSD를 사용하여 비교하였다. 생명표의 여러 파라미터값들은 Maia (2000)가 제공한 SAS Program을 이용하여 구하였으며, 온도별, 파라미터값들의 값들의 유의성 검정을 위하여 Jackknife method 방법을 사용하여 각 값들을 재추출한 후 Tukey's HSD를 이용하여 처리간 차이를 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 온도별 발육 특성

감자수염진딧물 약충의 온도발육에서 사망률은 12.5~25.0°C까지 6.6% 이하의 낮은 사망률을 보였고, 고온부인 27.5°C에서는 53.3%의 높은 사망률을 보였다 (Table 2). Barlow (1962)는 15.0°C를 기점으로 저온과 고온으로 갈수록 사망률이 증가하였고, 특히 고온부로 갈수록 사

망률이 급격히 증가하여 30.0°C에서 사망률은 100%였다. Kazino (1976)와 De Conti *et al.* (2011)도 각각 30.0°C와 31.0°C의 온도에서 발육 중인 약충이 모두 사망하였다고 보고하였다. 따라서 감자수염진딧물 약충은 발육에 있어 온도에 대한 부의 영향을 받으며, 특히 고온쪽일수록 더 큰 영향을 받는 것으로 생각된다. Kim *et al.* (2004)의 목화진딧물 (*Aphis gossypii* Glover), Kim and Kim (2004)의 복숭아혹진딧물 (*Myzus persicae* Sülzer), Lee *et al.* (2007)의 보리두갈래진딧물의 경우 3종 모두 30.0°C에서도 사망률이 33°C 미만으로 발육에 대한 온도의 영향이 적으나, 감자수염진딧물은 약충은 고온으로 갈수록 온도의 영향을 크게 받는 종일 것으로 판단된다.

감자수염진딧물의 약충의 발육기간은 12.5~25.0°C까지 온도가 상승함에 따라 발육기간은 짧아지는 경향을 보였고, 27.5°C에서는 다시 길어졌으며, 20.0~25.0°C 구간에서는 발육기간의 유의성은 인정되지 않았다: small nymph (1st~2nd) $F=171.09$, $df=6, 205$, $r^2=0.84$, $p=0.0001$; large nymph (3rd~4th) $F=202.41$, $df=6, 189$, $r^2=0.87$, $p=0.0001$; Total $F=307.15$, $df=6, 189$, $r^2=0.91$, $p=0.0001$ (Table 3). De Conti *et al.* (2011)은 1령에서 온도가 증가할수록 발육기간은 짧아지는 경향을 보였으나, 16.0~28.0°C까지 유의성은 없었고, 2~4령에서는 22.0~25.0°C까지 발육기간의 유의성이 인정되지 않아 본

Table 3. Development period (days, mean±SE) of the immature stages of *Macrosiphum euphorbiae* under seven constant temperatures

Temp. (°C)	Nymphal stage		
	Small nymph (1st-2nd)	Large nymph (3rd-4th)	Total
12.5	6.8±0.10a*	8.6±0.18a	15.5±0.21a
15.0	5.5±0.09b	6.2±0.11b	11.7±0.16b
17.5	4.3±0.19c	5.7±0.12c	9.9±0.25c
20.0	3.2±0.06d	4.0±0.09d	7.2±0.12d
22.5	3.6±0.08d	3.6±0.07de	7.3±0.14d
25.0	3.3±0.06d	3.5±0.07e	6.7±0.06d
27.5	4.3±0.09c	5.6±0.32bc	9.7±0.34c

*Means followed by the same letter within a column are not significantly different ($p>0.05$, Tukey's studentized range test).

Table 4. Lower threshold temperature and thermal requirement estimated by linear regression for *Macrosiphum euphorbiae*

Stage	Regressions equation	r^2	Lower threshold temperature (°C)	Degree days (DD)
Small nymph (1st-2nd)	$Y=0.0131x-0.0072$	0.96	0.5	76.15
Large nymph (3rd-4th)	$Y=0.0142x-0.0602$	0.98	4.2	69.34
Total	$Y=0.0068x-0.0177$	0.99	2.6	144.45

실험 결과와 일치함을 알 수 있었다. Barlow (1962)는 온도에 대한 발육기간은 온도가 증가할수록 짧아져 30.0°C에서 가장 짧았고, Kazino (1976)도 조사 온도 중 25.0°C에서 발육기간이 가장 짧아 본 실험과 상이한 결과로 생각할 수 있으나, 두 실험 모두 온도 증가에 따른 약충 발육기간의 감소폭이 짧아져 통계적 처리가 이루어졌다면 본 실험과 유사한 결과를 보였을 것으로 생각된다.

2. 발육모형 및 발육완료분포모형

1) 발육모형

온도와 발육과의 관계에서 사망률이 높아 직선회귀에 부정적 영향을 미치는 27.5°C를 제외하고 발육속도가 0이 되는 지점을 추정한 결과, 발육영점온도는 small nymph (1st~2nd)에서 0.5°C, large nymph (3rd~4th)에서는 4.2°C, 전체 (1st~4th) 발육영점온도는 2.6°C였고, 유효적산온도는 각각 76.15 DD, 69.34 DD, 144.45 DD였으며, 선형모형의 적합성 (r^2)은 0.96 이상이었다 (small nymph (1st~2nd) $F=91.86$, $df=1, 5$, $p=0.0007$, large nymph (3rd~4th) $F=178.66$, $df=1, 5$, $p=0.0002$, total nymph $F=540.78$, $df=1, 5$, $p=0.0001$) (Table 4, Fig. 1). De Conti *et al.* (2011)은 감자수염진딧물의 발육영점온도가 1.05°C, 유효적산온도는 144.9 DD라 하였고, Kazino (1976)는 감자수염진딧물 무시충에서 발육영점온도와 유효적산온도를 각각 3.6°C, 131.0 DD, 유시충은 3.3°C, 160.3 DD라 하여 본 실험에서 발육영점온도는 De Conti *et al.* (2011)과 Kazino (1976)의 중간값을 보였고, 유효적산온도는 De Conti *et al.* (2011)의 결과와 매우 유사하였다.

직선회귀를 이용한 곤충의 발육영점온도와 유효적산온도의 차이는 실험 조건 및 연구 환경의 차이로 발생할 수 있다 (Park *et al.* 2013). 따라서 발육영점온도 및 유효적산온도를 구하기에 앞서 실험에 영향을 끼치는 요인들에 대한 사전 검토가 충분히 이루어져야 한다.

감자수염진딧물을 5가지의 비선형발육모형 (Lactin 2, Briere 1, 2, Logan 6, Poikilotherm rate)에 적용한 결과 온도

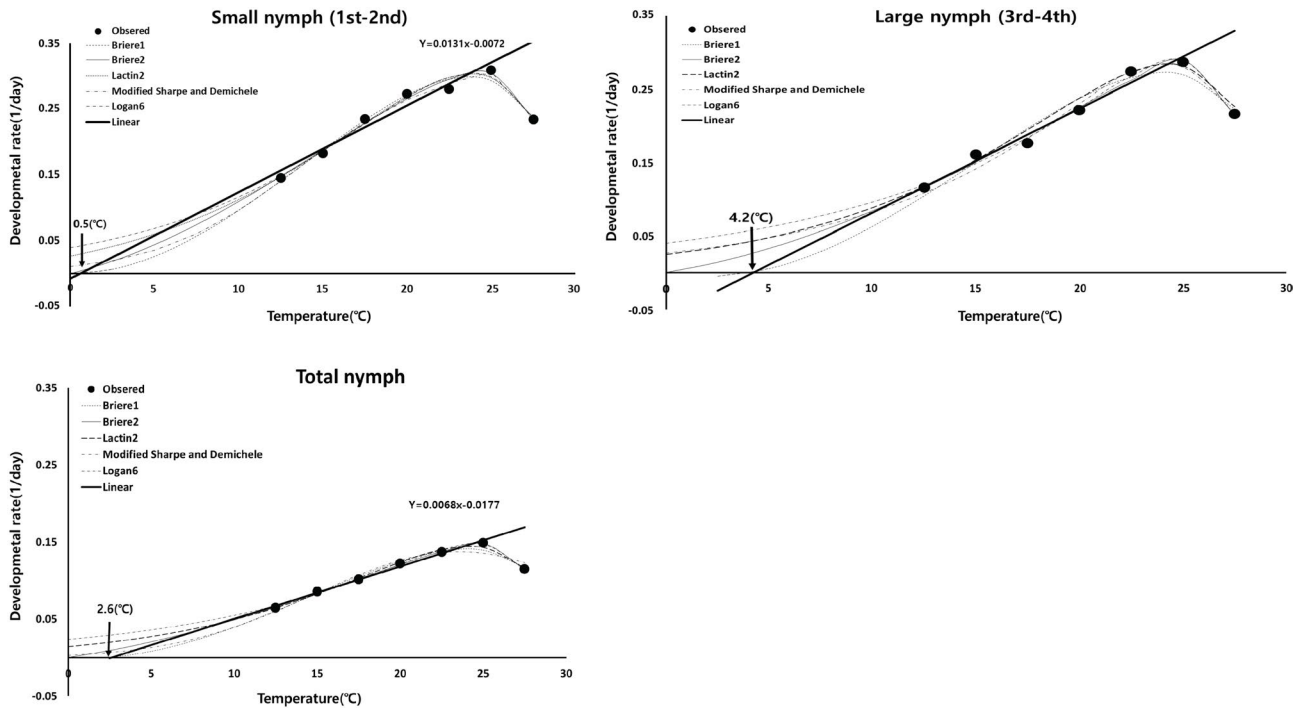


Fig. 1. Developmental rate curves (1/day) for immature stages of *Macrosiphum euphorbiae*. The linear and five non-linear models were used.

가 증가할수록 발육률 비례적 증가를 보였으며, 25.0°C에서 가장 높은 값을 보였고, 그 이상의 온도에서는 다시 감소하였다. 비선형 발육모형에 대한 적합성은 5가지 발육모형 중 Briere 2 ($r^2=0.99$), Logan 6 ($r^2=0.99$), Poikilotherm rate ($r^2=0.99$)가 가장 우수하였으나, 속도조절효소 (HL), 발육임계하한온도(T_0), 치사상한온도(T_L) 등이 비현실적으로 추정되는 parameter 값들을 제외시키면 감자수염진딧물에 대한 발육을 Logan 6 모형이 가장 잘 설명해 주고 있다(Table 5, Fig. 1). 진딧물에 대한 온도와 발육과의 관계를 알아보기 위한 선행연구에서 제시된 비선형발육모형은 Schoolfield *et al.* (1981)이 제시한 Poikilotherm rate 모형 혹은 Logan *et al.* (1976)의 모형을 변형한 Lactin 2 모형 (Lactin *et al.* 1995)을 이용한 분석이 대부분이었고, 최근 Kim *et al.* (2012)의 복숭아혹진딧물 실험에서 앞의 두 모형과 Briere 1 (Briere *et al.* 1999)을 추가한 세 가지 비선형 발육모형을 이용한 분석이 이루어졌다. 하지만 비선형 발육모형의 경우 모델별 표현의 특성치 차이로 대상곤충에 대한 정확한 발육을 설명하지 못하는 경우가 발생하기도 한다. 따라서, 보다 정확한 온도발육 특성을 알아보기 위해

서는 최소 5가지 이상의 정형화된 발육모형을 토대로 모형간의 특성 비교를 통해, 보다 적절한 발육을 제시할 필요가 있다.

2) 발육완료분포모형

발육완료분포모형은 동일연령 발육단계 집단이 시간의 흐름에 따라 각 단계별 발육이 완료되는 기간의 평균 값 혹은 중앙값을 취하여 개체들의 발육기간으로 나누어 정규화시키면 온도와 관계없이 비슷한 모양의 누적빈도분포곡선을 취할 수 있다(Sharpe *et al.* 1977; Curry *et al.* 1978b). 따라서 Curry *et al.* (1978a)이 제시한 동일 연령 집단의 개체들의 발육기간을 평균 발육기간으로 나누어 발육기간을 정규화시킨 후, 2-Weibull, 3-Weibull 함수에 적용시켜 비교한 결과 두 함수 모두 적합도(r^2)가 0.92 이상으로 감자수염진딧물 개체들의 발육완료를 잘 설명하고 있다(Table 6). 3-Weibull 함수를 이용한 발육완료누적비율은 발육을 시작한 시점과 발육이 완성된 시점이 평균 발육완료시기(Normalized time = 1.0)를 중심으로 좁은 시간 안에 분포하여 동일한 온도 내 발육기간의 변이가 적었음

Table 5. Estimated parameters for six non-linear models describing the relationship between temperature and the developmental rate of all immature stages of *Macrosiphum euphorbiae*

Model	Parameter and r^2	Nymphal stages		
		Small nymph (1st-2nd)	Large nymph (3rd-4th)	Total
Lactin 2	ρ	0.142747	0.165508	0.156125
	T_L	30.77207	30.33076	30.59623
	ΔT	6.929963	6.011199	6.383781
	λ	-0.01978	-0.00551	-0.00152
	r^2	0.97	0.97	0.99
Briere 1	a	0.00022	0.000241	0.000111
	T_0	0.08108	4.051998	1.951125
	T_L	29.56056	29.57023	29.75675
	r^2	0.97	0.94	0.97
Briere 2	a	0.000256	0.000289	0.000127
	T_0	-11.3819	-11.1868	-15.6533
	T_L	28.02986	27.54247	27.63962
	r^2	0.98	0.98	0.99
Logan 6	ψ	0.046926	0.04019	0.023377
	ρ	0.12395	0.087563	0.085137
	T_L	30.42869	29.17776	29.65343
	ΔT	5.369468	2.077432	2.613204
	r^2	0.97	0.99	0.99
Modified Sharpe and Demichele	$RHO25$	0.318479	0.384826	0.586809
	HA	126.8234	16925.04	24946.66
	HL	-37982.3	-119720	-27319.7
	TL	286.4957	218.4716	291.0955
	HH	617010.39	82349.53	404799.3
	TH	300.9426	300.041	300.329
	r^2	0.99	0.97	0.99

Table 6. Estimated parameters for three stage emergence models for each stage of *Macrosiphum euphorbiae*

Model	Parameter and r^2	Nymphal stage		
		Small nymph (1st-2nd)	Large nymph (3rd-4th)	Total
2-parameter Weibull	β	0.93617518	0.9353233	0.9574339
	η	6.3572408	9.4816074	11.146299
	r^2	0.87	0.89	0.92
3-parameter Weibull	β	1.0155844	0.1809075	0.24795327
	γ	6.9208462	1.7864761	2.6947141
	η	-0.079110331	0.72727242	0.70588076
	r^2	0.87	0.90	0.93

을 알 수 있었다(Fig. 2). 3-Weibull 함수는 목화진딧물(Kim *et al.* 2004), 복숭아혹진딧물(Kim and Kim 2004; Kim *et al.* 2012), 보리두갈래진딧물(Lee *et al.* 2007), 흑다리긴노린재(Park *et al.* 2010), 호박꽃과실파리(Jeon *et al.* 2012), 흰등멸구(Park *et al.* 2013) 등에서 널리 쓰이고 있는 모형으로 동일연령 집단에 대한 곤충 발육완료 연구에 가장 최적화된 모형으로 판단된다.

3. 성충 수명과 산자 수

감자수염진딧물의 성충수명 및 산자 수 조사는 성충이 되었으나 성충기간 동안 산자를 생산하지 못하고 모두 사망한 27.5°C를 제외하고 6개 온도에서 조사되었다. 성충의 수명은 온도가 상승함에 따라 짧아지는 경향을 보였으나, 15.0~25.0°C까지의 범위는 통계적인 차이를 보이지 않았다. 총 산자 수는 20.0°C(64.4개)를 기점으로 저온

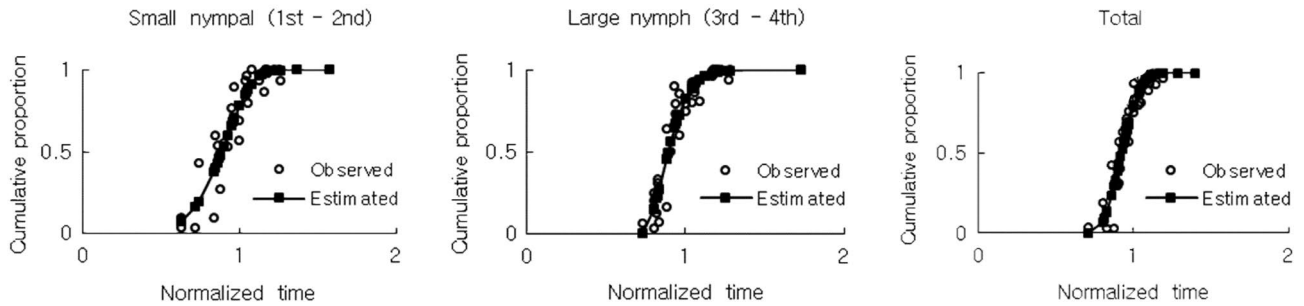


Fig. 2. Cumulative proportions of developmental completion for each immature stage of *Macrosiphum euphorbiae* as a function of normalized time (the 3-parameter Weibull function was used).

과 고온으로 갈수록 산자 수가 감소하는 경향을 보였다. 일일 산자 수도 20.0°C 기점으로 저온부가 고온부로 갈수록 줄어드는 경향을 보였다(adult longevity $F=6.52$, $df=6$, 184, $r^2=0.19$, $p=0.0001$; fecundity $F=12.88$, $df=6$, 184, $r^2=0.32$, $p=0.0001$; Nymphs/female/day $F=7.34$, $df=6$, 243, $r^2=0.16$, $p=0.0001$) (Table 7). Barlow (1962)는 감자 수염진딧물 성충의 수명이 가장 높은 온도는 5°C였고, 가장 많은 산자를 생산한 온도는 10.0°C였다. Kazino (1976)는 15.0°C에서 성충의 평균수명이 가장 길었으며, 무시충보다 유시충의 성충수명이 길었다. 총산자 수는 20.0°C에서 무시충이 77.9개로 가장 많은 산자를 생산하였다. Fig. 3은 감자수염진딧물의 성충 생존율과 일일산자생산과의 관계를 보여주고 있다. 성충 생존율은 12.5~17.5°C 범위가 생존율이 가장 높았으나, 산자 생산은 20.0°C에서 가장 높았다. 최초 성충의 산자 생산일은 저온부인 12.5°C에서 17일부터 산자를 생산하기 시작하였고, 15.0°C 이상의 온도에서는 9일 전후부터 산자 생산을 시작하여 온도가 증가할수록 산자 생산일은 줄어드는 경향을 보였다(Fig. 3). Barlow (1962)는 성충 생존율은 5.0°C에서 20일로 가장 길었고, 온도가 증가할수록 생존율이 급격히 줄어들었으며, 가장 많은 산자를 생산한 온도는 20.0°C였다. Kim and Kim (2004)의 목화진딧물 성충의 생존율은 온도가 증가할수록 생존율이 급격히 줄어들었고, 최초 성충의 산자생산일은 저온부인 15.0°C를 제외하고 17.5°C에서 약 10일에 시작하여 온도가 증가할수록 산자의 생산 시작일이 짧아지는 경향을 보였다. Kim *et al.* (2014)의 양배추가루진딧물은 24.0°C에서 성충의 생존율이 가장 높았고, 산자 생산시작일은 온도가 증가할수록 짧아지는 경향을 보였다. 따라서 감자수염진딧물은 성충의 산자생산 및 생존율을 토대로 볼 때 다

Table 7. Adult longevity (mean±SE) in days and fecundity (mean±SE) of *Macrosiphum euphorbiae* under six constant temperatures

Temp. (°C)	n	Longevity	Fecundity	Nymphs/female/day
12.5	29	29.6±1.12a*	476±3.45b	1.2±0.13c
15.0	16	22.9±1.46b	53.0±3.05ab	1.3±0.20c
17.5	28	19.7±1.68bc	60.7±4.52a	1.8±0.20bc
20.0	24	16.9±1.27cd	64.4±3.93a	2.9±0.33a
22.5	29	13.4±0.90de	44.4±3.19bc	2.5±0.26ab
25.0	17	10.6±1.30e	27.4±3.36d	1.7±0.36abc

*Means followed by the same letter within a column are not significantly different ($p>0.05$, Tukey's studentized range test).

른 진딧물보다 저온을 더욱 선호하는 종으로 생각된다.

4. 출산생명표

진딧물은 실온에서 대부분 단위 생식하는 것으로 알려져 있어 본 실험에서도 성비를 1에 가까운 0.99로 설정하여 생명표를 구하였다. Table 8은 감자수염진딧물의 온도별 생명표의 파라미터를 보여주고 있다. 순증가율(R_0)은 20.0°C에서 63.2로 가장 높았고, 저온보다 고온으로 갈수록 감소폭은 큰 차이를 보였다. 내적자연증가율(r_m)과 기간자연증가율(λ)은 25.0°C에서 가장 높았으나, 20.0°C와의 통계적 차이는 없었으며, 배수증가기간(D_i)과 평균세대기간(T)은 25.0°C에서 가장 짧게 나타났다(Table 8). Barlow (1962)는 순증가율(R_0)과 내적자연증가율(r_m)은 각각 10.0°C와 20.0°C에서 가장 높았고, 평균세대기간(T)은 25.0°C에서 가장 짧았다. 따라서 감자수염진딧물의 발육에 적합한 온도는 20.0~25.0°C 범위가 발육에 최적인 조건으로 생각된다. Kim *et al.* (2007)의 보리두갈래진딧물에서도 발육의 최적 온도조건은 20.0~30.0°C 범위라 하였고,

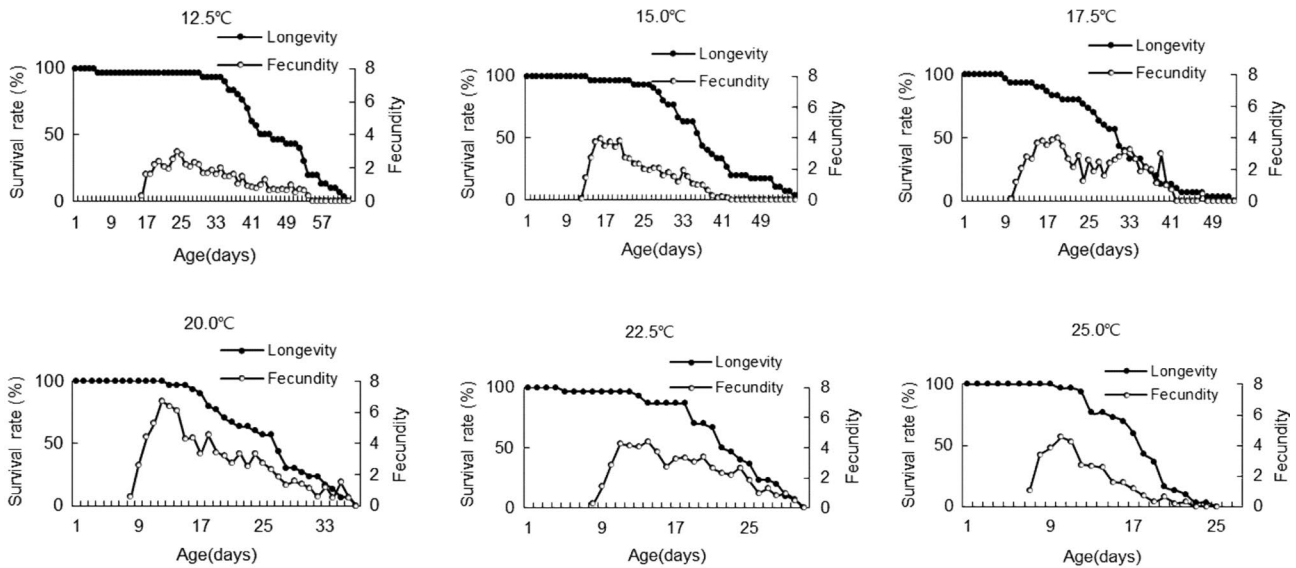


Fig. 3. Age-specific survivorship (solid line) and age-specific daily fecundity (solid line with solid dots) of *Macrosiphum euphorbiae* under six constant temperatures.

Table 8. Jackknife life table estimates of *Macrosiphum euphorbiae*

Temp. (°C)	R_0	r_m	D_t	λ	T
12.5	47.9 ± 7.76c	0.156 ± 0.0064d	4.449 ± 0.1854a	1.169 ± 0.0076d	24.860 ± 0.9534a
15.0	50.0 ± 6.12bc	0.207 ± 0.0065c	3.340 ± 0.1050b	1.231 ± 0.0080c	18.857 ± 0.5558bc
17.5	49.5 ± 8.54bc	0.210 ± 0.0108c	3.292 ± 0.1689bc	1.234 ± 0.0134c	18.548 ± 1.1756b
20.0	63.2 ± 8.16a	0.311 ± 0.0154a	2.227 ± 0.1102d	1.365 ± 0.0210ab	13.329 ± 0.6431c
22.5	42.8 ± 6.46d	0.289 ± 0.0117b	2.398 ± 0.0971d	1.335 ± 0.0156b	13.008 ± 0.5176c
25.0	26.8 ± 2.97e	0.331 ± 0.0122a	2.091 ± 0.0770e	1.393 ± 0.0170a	9.929 ± 0.3986d

R_0 : net reproductive rate (female/female), r_m : intrinsic rate of increase (female/female/day), D_t : Doubling time (day), λ : finite rate of increase (female/female/day), T : Mean generation time (day). This statistics were obtained using Maia's SAS Program (2000). Means in a column written by different letters are significantly different (Tukey's HSD test: $p < 0.05$).

Kim et al. (2014)의 양배추가루진딧물도 24.0~27.0°C의 범위가 발육에 적합한 온도로 보였다. 대부분의 진딧물 발육 온도 범위는 넓게는 20.0~30.0°C의 범위로 추정된다. 하지만 기존 온도발육 실험에서 제시되는 생명표에는 통계적인 유의성 여부를 검증하지 않고 연구자들의 주관에 따라 결과를 도출하고 있다. 본 실험에서는 감자수염진딧물에 대한 발육과 생명표를 구하고 통계적 차이 검증을 통해 감자수염진딧물에 대한 보다 명확한 결과를 도출하였다.

적 요

감자수염진딧물 (*Macrosiphum euphorbiae*)의 온도별 발육은 12.5~27.5°C까지 2.5°C 간격(상대습도 65 ± 5%, 광주

기 16L : 8D), 7개 온도조건에서 1~2령, 3~4령의 2단계로 구분하여 조사하였다. 약충의 사망률은 7개 온도 중 6개 온도에서 10% 미만이었으나, 27.5°C에서 사망률은 53.0%였다. 온도별 발육기간은 15.0°C에서 15.5일, 25.0°C에서는 6.7일로 고온으로 갈수록 발육기간은 짧아졌으나, 27.5°C에서는 발육기간이 다시 길어져 9.7일이었다. 약충의 발육 영점온도는 2.6°C였고, 유효적산온도는 144.5일도였다. 약충의 발육을 5가지 비선형발육모형에 적용한 결과 Logan6 ($r^2 = 0.99$) 모형이 발육에 적합하였고, 발육완료분포모형은 2-Weibull과 3-Weibull의 모형 적합성(r^2)이 각각 0.92와 0.93으로 유사하였다. 성충 수명과 산자 수에서 성충 수명은 온도가 증가함에 따라 짧아지는 경향을 보였고, 산자 수는 20.0°C에서 64.4개로 가장 많은 산자를 생산하였다. 생명표분석에서 순증가율(R_0)은 20.0°C에서 63.2로 가장

켰고, 내적자연증가율(r_m)은 25.0°C에서 1.393로 가장 컸다. 배수증가기간(D_i)은 25.0°C에서 2.091로 가장 짧았다. 기간자연증가율(λ)은 25°C에서 가장 컸고(1.393), 평균세대기간(T)은 25°C에서 9.929로 가장 짧았다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 ‘생물다양성 위협 외래생물 확산 및 변화 예측 기술개발(과제번호: PJ013464022019)’ 과제의 지원으로 수행되었음.

REFERENCES

- AliNiazee MT. 1976. Thermal unit requirements for determining adult emergence of the western cherry fruit fly (Diptera: Tephritidae) in the Willamette Valley of Oregon. *Environ. Entomol.* 5:397–401.
- Barlow CA. 1962. The influence of temperature on the growth of experimental populations of *Myzus persicae* (Sulzer) and *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) (Aphididae). *Can. J. Zool.* 40:145–156.
- Birch LC. 1948. The Intrinsic Rate of Natural Increase of an Insect Population. *Zool. Dep. Univ. Syd. Press. Australia.* pp. 15–26.
- Briere JF and P Pracros. 1998. Comparison of temperature-dependent growth models with the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* 27:94–101.
- Briere JF, P Pracros, AY Le Roux and JS Pierre. 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28:22–29.
- Butts RA and FL McEwen. 1981. Seasonal populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), in relation to day-degree accumulation. *Can. Entomol.* 113:127–131.
- Campbell A, BD Frazer, N Gilbert, AP Gutierrez and M Markauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11:431–438.
- Chan CK, AR Forbes and DA Raworth. 1991. Aphid-transmitted viruses and their vectors of the world. *Agric. Can. Tech. Bull.* 3E:1–216.
- Curry GL, RM Feldman and KC Smith. 1978a. Astochastic model of a temperature-dependent population. *Theor. Popul. Biol.* 13:197–213.
- Curry GL, RM Feldman and PJH Sharpe. 1978b. Foundation of stochastic development. *J. Theor. Biol.* 74:397–410.
- De Conti BF, VH Paes Bueno, MV Sampaio and JC Van Lenteren. 2011. Development and survival of *Aulacorthum solani*, *Macrosiphum euphorbiae* and *Uroleucon ambrosiae* at six temperatures. *Bull. Insec.* 64:63–68.
- Eckenrode CK and RK Chapman. 1972. Seasonal adult cabbage maggot populations in the field in relation to thermal unit accumulations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65:151–156.
- Hahm YI and JK Choi. 1990. The virus detection of viruliferous aphid caught alive on a yellow trap for Potato Leafroll Virus in Daekwallyeong area. *Korean J. Plant Pathol.* 6:382–386.
- Houser JS, TL Guyton and PR Lowry. 1917. The pink and green aphid of potato. *Ohio Agric. Exp. Stn. Bull.* 317:60–88.
- Jeon SW, MR Jo, YP Kim, SG LEE, SH Kim, J Yu, JJ Lee and CY Hwang. 2011. Temperature-dependent development model of the striped fruit fly, *Bactrocera scutellata* (Hendel) (Diptera: Tephritidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 50:373–378.
- Kazino Y. 1976. Influence of temperature on the development and reproduction of *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas). *Bull. Hokkaido Pref. Agric. Exp.* 35:64–69.
- Kennedy JS, MF Day and VF Eastop. 1962. A Conspectus of Aphids as Vectors of Plant Viruses. *Commonw. Inst. Ent.* London, UK.
- Kim DI, DS Chio, SJ Ko, BR Kang, CG Park, SG Kim, JD Park and SS Kim. 2012. Comparison of development times of *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) between the constant and variable temperatures and its temperature and its development models. *Korean J. Appl. Entomol.* 51:431–438.
- Kim JS, YH Kim, TH Kim, JH Kim, YW Byeon and KH Kim. 2004. Temperature-dependent development and its model of the melon aphid, *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). *Korean J. Appl. Entomol.* 43:111–116.
- Kim JS and TH Kim. 2004. Development time and development model of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Korean J. Appl. Entomol.* 43:305–310.
- Kim SH, KH Kim, CY Hwang, JR Lim, KH Kim and SW Jeon. 2014. Life table analysis of the cabbage aphid, *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) (Homoptera: Aphididae), on Tah Tsai Chinese cabbages. *Korean J. Appl. Entomol.* 53:449–456.
- Kwon M, CS Park and YI Hahm. 1997. Occurrence pattern of insect pests on several varieties of potato. *Korean J. Appl. Entomol.* 36:145–149.
- Kwon M, DC Chang and YJ Ahn. 2008. Infestation of potato cultivars by potato aphid, *Macrosiphum euphorbiae* Thomas, and its infestation-related factors. *Korean J. Appl. Entomol.* 47:193–199.
- Lactin DJ, NJ Holliday, DI Johnson and R Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24:68–75.

- Lee JH, TH Kim, CY Hwang and SG Lee. 2007. Temperature-dependent development and its model of the greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera: Aphididae). Korean J. Appl. Entomol. 46:213-219.
- Logan JA, DJ Wolkind, SC Hoyt and LK Tanigoshi. 1976. An analytical model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5:1133-1140.
- Maia AHN, AJB Luiz and C Campanhola. 2000. Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. J. Econ. Entomol. 93:511-518.
- Manzer FE, DC Merriam, RH Storch and JWM Simpson. 1982. Effect of time inoculation with potato leaf-roll virus on potato tubers. Am. Potato J. 59:347-349.
- Meyer JS, CG Igersoll, LL MacDonald and MS Boyce. 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: Jackknife vs bootstrap techniques. Ecology 67:1156-1166.
- Park CG, HH Park, KB Uhm and JH Lee. 2010a. Temperature-dependent development model of *Paromius exiguus* (Distant) (Heteroptera: Lygaeidae). Korean J. Appl. Entomol. 49:305-312.
- Park CG, HY Kim and JH Lee. 2010b. Parameter estimation for a temperature-dependent development model of *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). J. Asia-Pac. Entomol. 13:145-149.
- Radcliffe EB and DW Ragsdale. 2002. Aphid-transmitted potato viruses: The importance of understanding vector biology. Am. J. Potato Res. 79:353-386.
- SAS Institute. 2016. SAS Enterprise version 7.1, Institute Cary, N.C.
- Salazar LF. 1996. Potato Viruses and Their Control. International Potato Center, Lima. p. 214.
- Schoolfield RM, PJH Sharpe and CE Mugnison. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. J. Theor. Biol. 66:21-38.
- Sharpe PJH, GL Carry, DW DeMichele and CL Cole. 1977. Distribution model of organisms development times. J. Theor. Biol. 66:21-38.
- Wagner TL, H Wu, PJH Sharpe and RN Coulson. 1984a. Modeling distribution of insect development time: A literature review and application of Weibull function. Ann. Entomol. Soc. Am. 77:475-487.
- Wagner TL, H Wu, PJH Sharpe, RM Schoolfield and RN Coulson. 1984b. Modeling insect development rate: A literature review and application of a biophysical model. Ann. Entomol. Soc. Am. 77:208-225.
- Walgenbach JF. 1997. Effect of potato aphid (Homoptera: Aphididae) on yield, quality, and economics of staked-tomato production. J. Econ. Entomol. 90:996-1004.
- Walker GP. 1982. The dispersion and abundance of the potato aphid (*Macrosiphum euphorbiae* (Thomas)) on tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). PhD. dissertation, Ohio State Univ. Ann Arbor, MI.
- Whalon ME and Z Smilowitz. 1979. Temperature-dependent model for predicting field populations of green peach aphid *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae). Can. Entomol. 111:1025-1032.