

잔물땡땡이의 온도발육모형과 생물계절

윤성수, 김명현^{1,*}, 어진우¹, 송영주¹

국립생태원 생태정보연구실, ¹농촌진흥청 국립농업과학원 기후변화생태과

Temperature-dependent development models and phenology of *Hydrochara affinis*

Sung-Soo Yoon, Myung-Hyun Kim^{1,*}, Jinu Eo¹ and Young-Ju Song¹

National Institute of Ecology, Seocheon 33657, Republic of Korea

¹National Institute of Agricultural Sciences, RDA, Wanju 55365, Republic of Korea

*Corresponding author

Myung-Hyun Kim

Tel. 063-238-2503

E-mail. wildflower72@korea.kr

Received: 12 March 2020

Revised: 20 April 2020

Revision accepted: 27 April 2020

Abstract: Temperature-dependent development models for *Hydrochara affinis* were built to estimate the ecological parameters as fundamental research for monitoring the impact of climate change on rice paddy ecosystems in South Korea. The models predicted the number of lifecycles of *H. affinis* using the daily mean temperature data collected from four regions (Cheorwon, Dangjin, Buan, Haenam) in different latitudes. The developmental rate of each life stage linearly increased as the temperature rose from 18°C to 30°C. The goodness-of-fit did not significantly differ between the models of each life stage. Unlike the optimal temperature, the estimated thermal limits of development were considerably different among the models. The number of generations of *H. affinis* was predicted to be 3.6 in a high-latitude region (Cheorwon), while the models predicted this species to have 4.3 generations in other regions. The results of this study can be useful to provide essential information for estimating climate change effects on lifecycle variations of *H. affinis* and studies on biodiversity conservation in rice fields.

Keywords: *Hydrochara affinis*, temperature-dependent development models, phenology, rice paddy ecosystems, life stage

서 론

많은 연구자들은 곤충의 분포 패턴과 개체수 수준을 변화시키는 기후 요소에 주목해 왔다. 그중, 온도는 곤충 발육에 가장 지대한 영향을 주는 기후 요소이기 때문에 곤충 연구를 위한 다수의 온도발육모형이 개발되었다(Damos *et al.* 2012). 또한, 특정 종들의 온도와 발육속도의 관계를 밝히

는 연구들은 기후변화 대책을 수립하기 위한 기초 조사로 주목받고 있다(Dixon *et al.* 2009). 농업생태계에서는 작물에 심각한 피해를 입히거나 질병을 확산하는 해충(Bonato *et al.* 2007; Aghdam *et al.* 2009; Park *et al.* 2010)이나 해충을 포식하는 곤충(Ydergaard *et al.* 1997; Kontodimas *et al.* 2004)의 온도발육모형 및 생물계절 예측을 통한 기후변화 대응 연구가 주로 수행되었다. 하지만 농업생태계의 생물

다양성과 생태적 기능을 대표하는 종에 대한 연구는 부족한 편이다.

논은 한국 농경지 면적의 50% 이상을 차지하며 벼 재배를 위한 담수 시기에는 생물들의 서식 기회를 제공해 주기 때문에 반자연적인 습지생태계로 알려졌다(Elphick 2000; Kadoya *et al.* 2009; Kim *et al.* 2011). 담수된 논에서는 희귀 조류, 곤충 및 양서류 종(Han *et al.* 2007; Fujioka *et al.* 2010; Kim *et al.* 2013; Roh *et al.* 2014)과 더불어 수백여 종이 넘는 수서생물이 서식하는 것으로 알려졌다(Han *et al.* 2002). 특히 환경에 따른 논 생태계 수서 곤충의 군집 구성과 지역적 분포는 지속해서 관심을 받아왔다(Han *et al.* 2002; Kim *et al.* 2007; Han *et al.* 2013). 논 생태계 생물다양성과 생태적 기능을 명확히 이해하기 위해 논에서 서식하는 대표적인 수서 곤충 종들의 더욱 구체적인 생리적 및 생태적 특성에 관한 연구가 요구되고 있다.

물뽕뽕이과(Hydrophilidae)는 논 생태계를 대표하는 수서 딱정벌레로, 종에 따라 지역적인 분포를 띠는 것으로 알려졌다(Han *et al.* 2010). 또한, 물뽕뽕이과(Hydrophilidae)에 속한 다양한 종들의 군집 조성은 서식지의 수온과 밀접한 관계가 있다고 밝혀졌다(Pakulnicka *et al.* 2016; Yapo *et al.* 2018). 특히 논에서 쉽게 발견되며 모기 유충 방제 곤충으로 주목(Baek *et al.* 2014)받고 있는 잔물뽕뽕이(*Hydrochara affinis*)의 비행 활동 시기와 기온은 밀접한 관계가 있으며 기후변화 시나리오에 따라 비행 시기가 앞당겨질 것으로 예측되었다(Choi *et al.* 2016). 하지만 이전 연구들의 결과를 토대로 모기 유충 방제와 같이 생태계에서 실질적으로 지니는 생태적 기능과 기후변화의 관계는 아

직 명확하게 추정하기 어렵다. 따라서 실험을 통한 기초적인 생리반응 연구가 필요하다.

본 연구는 잔물뽕뽕이의 분포, 개체군 동태 및 생태적 기능에 대한 기초자료 수집과 추후 기후변화 연구 활용을 위해 수행되었다. 이를 위해 잔물뽕뽕이의 온도별 발육속도를 분석하여 생육최적온도, 발육최저온도, 발육최고온도 등 생리적 특성을 확인했다. 또한 적합한 온도발육모형을 선정하여 농촌진흥청 무인생물 자동관측시스템이 구축된 위도별 4개 지역(철원: 38.2032N 127.2503E, 당진: 37.0381N 126.4986E, 부안: 35.7781N 126.6743E, 해남: 34.5271N 126.5594E)의 2018년 벼 재배 시기(5~9월)의 평균기온 데이터를 바탕으로 잔물뽕뽕이의 생물계절을 추정했다.

재료 및 방법

1. 잔물뽕뽕이 사육

잔물뽕뽕이 온도발육실험을 위해 2019년 4월 18일 부안 농촌진흥청 무인생물관측시스템(35.7781N 126.6743E) 인근 농수로에서 성충을 채집하였다. 잔물뽕뽕이 알의 온도 발육 실험 수행을 위해 실내 사육장에서 산란이 완료된 직후(약 1시간 이내)의 알집을 수거했다(Fig. 1a). 온도별 부화 시기를 확인하기 위해 알집을 약 0.5 cm 수심의 패트리 디쉬(Ø: 9 cm)에 넣어 향온향습기(Multi-room incubator, VS-1203PF-CLN, Vision, Korea)의 4개 온도 조건(18, 22, 26 및 30°C)에서 5개 반복구로 사육하였다. 온도 조건은 논

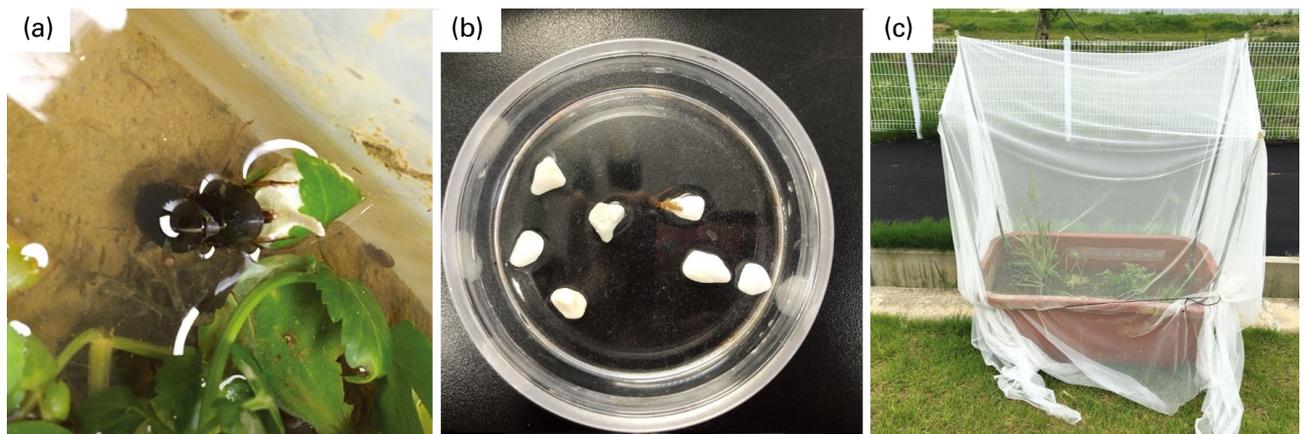


Fig. 1. Photos of (a) the oviposition of *Hydrochara affinis* in an indoor breeding case, (b) a rearing plate for the larval development experiment, and (c) an outdoor breeding case for measuring the delayed time between adult emergence and the first oviposition.

Table 1. Average monthly temperatures in four regions (Cheorwon, Dangjin, Buan, Haenam) in 2018

Month	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Average of daily mean temperature	-1.4	0.4	5.9	12.1	17.6	21.4	25.2	25.7	20.7	14.4	7.5	1.2
Average of daily maximum temperature	3.6	5.7	12.3	18.4	24.0	26.6	29.5	30.6	26.3	20.3	12.9	6.0

촌진흥청 무인생물 자동관측시스템이 구축된 4개 지역의 논 재배시기 월 평균온도 범위를 고려하여 설정했다(Table 1). 잔물땡땡이 유충 실험도 같은 온도 조건에서 15개의 반복구를 설치하여 수행하였다. 잔물땡땡이 유충은 부화 직후 한 마리씩 패트리디쉬로 옮겨졌다. 패트리디쉬에는 유충의 호흡을 위해 자갈(Ø: 약 1 cm) 7개를 넣었으며 수심을 약 1 cm 정도로 유지하였다(Fig. 1b). 유충의 먹이 공급을 위해 약 1 cm 크기의 깔따구과(Chironomidae) 유충이 사용되었다. 온도발육모형 실험에서 하루 급이량은 하루 최대 섭식량 이상으로 주는 것이 일반적이다. 하지만 잔물땡땡이는 살아있는 먹이에만 주로 반응하고 3령은 모기 유충을 하루 800마리 이상 섭식이 가능하다고 추정(Baek et al. 2014)됐기 때문에 일반적인 실험 조건을 충족시키기 어렵다. 따라서 2령과 3령의 하루 최대 모기 유충 섭식량을 1령과 2령에 비해 각각 2배, 3배로 추정한 결과(Baek et al. 2014)에 따라 깔따구는 1령에 5마리, 2령에 10마리 그리고 3령에 30마리가 공급되었다. 또한 부화 직후의 유충은 깔따구에 포식될 수 있기 때문에 약 0.5 cm 이내의 깔따구를 최초 먹이로 공급하였다. 3령 유충은 용화시기가 다가오면 섭식량이 줄거나 포식 활동을 중단 하며 몸이 짙은 초록색이 된다. 이 시기에 유충은 육상으로 넘어갈 수 있을 정도의 패트리디쉬(Ø: 5 cm, 높이 0.5 cm)에 옮겨졌다. 또한, 번데기방 형성을 위해 부식토를 채워 넣은 플라스틱통(Ø: 8 cm, 높이 12 cm)에 이 패트리디쉬를 옮겨 넣었다. 이후 먹이는 땅속으로 들어갈 때까지 공급하였다.

2. 온도발육모형

각 발육단계(알, 유충, 번데기)에서 온도와 발육속도(1/days)의 관계를 모형으로 해석하기 위해 선형(Campbell et al. 1974) 및 비선형(Taylor 1981; Lactin et al. 1995; Briere et al. 1999; Kontodimas et al. 2004)을 활용하였다.

$$rT = aT + b \quad (\text{Campbell et al. 1974}) \text{ (Eq. 1)}$$

$$rT = R_{\max} \times e^{(-1/2 \times ((T - T_{\text{opt}})/T_d)^2)} \quad (\text{Taylor 1981}) \text{ (Eq. 2)}$$

$$rT = e^{(a \times T)} - e^{(a \times T_{\max} - (T_{\max} - T)/\delta)} \quad (\text{Lactin et al. 1995}) \text{ (Eq. 3)}$$

$$rT = a \times T \times (T - T_{\min}) \times (T_{\max} - T)^{1/2} \quad (\text{Briere et al. 1999}) \text{ (Eq. 4)}$$

$$rT = a(T - T_{\min})^2 \times (T_{\max} - T) \quad (\text{Kontodimas et al. 2004}) \text{ (Eq. 5)}$$

Eq. 1은 선형 모형(Campbell et al. 1974)으로 발육영점온도와 적산온도를 각각 $-b/a$ 와 $1/a$ 로 추정하여 온도와 발육률의 선형적 관계를 보여준다. Eq. 2에서 R_{\max} 는 최대발육속도, T_d 는 발육최적온도(T_{opt})에서 온도 변화에 따른 발육속도의 변화율이다. Eq. 2는 발육최적온도 전후로 발육속도의 감소율이 일정하다는 것을 가정하여 정규분포 그래프 평균 오른쪽 끝을 잘라낸 형태를 활용했다(Taylor 1981). Eq. 3은 로간모형(Logan et al. 1976)이 추정하는 매개변수 중 발육영점온도와 실험온도의 차이를 조정하는 것을 제거하여 발육최고온도(T_{\max})와 두 상수(a, δ)만을 추정하는 단순화된 모형이다(Lactin et al. 1995). Eq. 4, Eq. 5 역시 온도와 발육속도의 비선형적 관계를 보다 단순한 발육모형으로 표현한 것으로, 생태적 의미를 지닌 매개변수인 발육최고온도(T_{\max}), 발육영점온도(T_{\min}) 및 경험적 상수(a)만을 추정한다(Briere et al. 1999; Kontodimas et al. 2004).

온도별 발육단계의 기간의 차이를 분석하기 위해 Kruskal-Wallis test를 사용하였고 사후 검정으로 Nemenyi test를 실시하였다. 각 발육단계(알, 유충, 번데기)의 온도발육모형 추정을 위해 R software (ver. 3.6.0) devRate 패키지의 devRateModel 함수를 사용하였다. 각 발육단계에서 아카이케정보기준(AIC; Akaike Information Criterion) 값이 최소인 모형을 가장 적합한 온도발육모형으로 선정했다.

3. 생물계절 예측

잔물땡땡이의 생물계절은 선정된 온도발육모형과 위도별 4개 지역(철원, 당진, 부안, 해남)의 논 담수기간

(2018.05.01.~2018.09.30)의 평균기온을 적용하여 예측되었다. 이를 위해 R software의 *devRateIBM* 함수를 활용하였으며, 벼 재배기간에 발생하는 세대 수 및 발육단계별 발생 시기가 추정되었다. 해당 함수는 생물계절 예측을 위해 각 단계별로 적합한 온도발육모형과 잔물땡땡이의 우화 후 산란까지 걸리는 평균시간을 요구한다. 산란까지 소모되는 시간을 추정하기 위해 논 재배시기 평균기온(약 21°C)와 비슷한 평균기온을 가지는 기간(2019.06)에 인공적으로 조성한 논 실험구로 야외실험을 실시했다(Fig. 1c). 초기 실험구에는 유충만 남도록 부모 세대의 성충은 모두 제거하였다. 이후 24시간 간격으로 실험구를 확인하여 F1 세대 성충 최초 발견에서 최초 산란일까지 7일 정도 소모된 것으로 확인됐다. 또한 실내 실험을 통해 성충은 우화 뒤 약 2일 뒤에 땅에서 나오는 것으로 확인되었다. 따라서 우화 이후 최초 산란까지 걸리는 기간을 9일로 추정하여 생물계절 예측 함수에 활용하였다.

결과 및 고찰

본 연구에서 잔물땡땡이는 알에서 성충까지 18°C에서 약 46일, 22°C에서 약 27일, 26°C에서 약 20일, 30°C에서 약 17일이 소요되었다. 잔물땡땡이의 모든 발육단계에서 평균 발육기간은 온도에 따라 증가했으며 (Table 2), Kruskal-Walis test를 통해 온도에 따른 발육기간이 유의한 차이를 보였다($df=3, p < 0.05$).

1. 알 단계

알은 다른 발육단계에 비해 매우 짧았으며 18°C와 30°C

에서의 발육기간만이 차이가 낮다(Nemenyi test, $p < 0.05$). 본 연구에서 알의 발육기간은 낮은 온도(18°C)에서도 5일을 넘지 않았으며 22°C 이상에서는 대부분 3일 이내로 부화했다(Table 2). 이는 일화성 수서 곤충보다 산란 후 배발달 기간이 짧은 다화성 수서 곤충들 중에서도 비교적 짧은 것으로 나타났다(Gillooly *et al.* 2000). 잔물땡땡이의 유충은 18°C를 제외하고 약 2주 내외의 발육기간을 가졌다(Table 2). 잔물땡땡이가 속한 물땡땡이아과(Hydrophilinae)의 종들은 대부분 수위가 안정적으로 유지되는 정수역에 서식하기 때문에 유충 기간이 30~60일 정도로 일시적인 습지에서 주로 서식하는 다른 물땡땡이아과(Hydrophilidae)의 아과(Subfamily)에 비해 비교적 긴 발육기간을 가진다고 알려졌다(Archengelsky 2004). 하지만 잔물땡땡이는 본 실험에서 22°C 이상에서는 알에서 성충이 되기까지 평균적으로 30일을 넘지 않았다. 이러한 잔물땡땡이의 비교적 짧은 유충 발육기간은 잔물땡땡이가 영구적인 수위를 가지는 습지뿐만 아니라 일시적으로 물이 유입되는 논과 같은 정수역에서도 서식할 수 있게 하는 생리적 특성으로 보인다.

잔물땡땡이의 모든 발육단계는 실험온도 구간(18°C~30°C)에서 발육속도와 온도의 관계가 선형적인 것을 확인할 수 있었다(Fig. 2). 잔물땡땡이 알의 온도발육모형으로 Campbell 모형이 가장 적합한 모형으로 선정되었다(Table 3). 하지만 다른 비선형모형들과 적합한 모형의 ΔAIC 의 값이 2보다 작기 때문에 모형의 적합도가 유의하게 다르지 않았다. 알 단계에서 온도발육모형들의 적합도(R^2)는 약 0.7 정도로 유충과 번데기 단계 모형들보다 적합도가 다소 낮았다(Table 3). 잔물땡땡이 알은 22°C 이상에서 부화하는 데 필요한 시간이 대부분 2~3일로 짧았다. 따라서

Table 2. Developmental periods and mortality of each life stage of *Hydrochara affinis* at four different experimental temperatures

Temperature (°C)	Parameter	Developmental stage		
		Egg (n=16)	Larva (n=53)	Pupa (n=53)
18	Period (days ± SE)	4.67 ± 0.33	33.89 ± 1.29	7.67 ± 0.44
22		2.67 ± 0.33	18.93 ± 0.47	5.35 ± 0.17
26		2.40 ± 0.24	13.67 ± 0.25	3.80 ± 0.11
30		2.00 ± 0.00	11.53 ± 0.17	3.27 ± 0.12
18	Mortality (%)	40.00	53.33	0.00
22		40.00	20.00	0.00
26		0.00	0.00	0.00
30		0.00	0.00	0.00

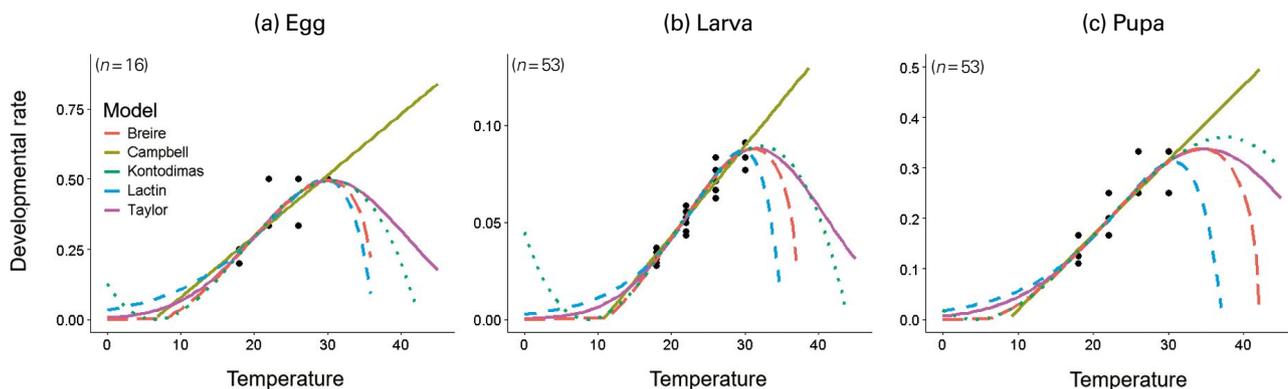


Fig. 2. Developmental rate data of *Hydrochara affinis* at the (a) egg, (b) larval, and (c) pupal stages fitted to temperature-dependent development models.

Table 3. Parameters of five temperature-dependent development models

Model	Parameter	Developmental stage		
		Egg (n=16)	Larva (n=53)	Pupa (n=53)
Campbell	a	0.0218	0.00463	0.0148
	b	-0.139	-0.0497	-0.129
	Accumulated degree day (1/a)	45.871	215.982	67567
	$T_{min} (-b/a)$	6.376	10.734	8.71
	R^2	0.686	0.938	0.786
	AIC	-36.49	-404.82	-201.51
Taylor	R_{max}	0.495	0.0876	0.337
	T_d	10.1687	9.389	12.360
	T_{opt}	30.408	31.485	34.8334
	R^2	0.712	0.953	0.791
	AIC	-35.89	-416.48	-200.71
Lactin	a	0.147	0.182	0.152
	T_{max}	36.379	35.141	37.207
	δ	6.752	5.492	6.569
	R^2	0.700	0.950	0.794
AIC	-35.22	-413.67	-201.47	
Briere	a	0.00029	0.0000566	0.000123
	T_{max}	36.45	37.33	42.16
	T_{min}	7.56	11.08	5.779
	R^2	0.712	0.953	0.790
AIC	-36.08	-416.72	-200.24	
Kontodimas	a	0.0000717	0.0000136	0.0000194
	T_{max}	42.5	44.03	54.26
	T_{min}	6.496	8.666	4.236
	R^2	0.716	0.953	0.789
AIC	-35.89	-416.74	-200.40	

The best model's AIC (Akaike Information Criterion) values are in bold.

일(day) 단위 관찰로는 온도 상승에 따른 발육속도의 증가가 정확히 측정되지 않았기 때문에 온도와 발육속도의 선형적인 적합도가 낮아진 것으로 생각된다.

잔물팽팽이 알의 발육최저온도는 6.4°C에서 7.6°C 사이로 추정되었다(Table 3). R devRate package (Rebaudo *et al.* 2017)의 Campbell 모형을 사용한 딱정벌레목 128종의 알에서 번데기까지의 발육최저온도 평균은 11.2°C였다. 또한, 잔물팽팽이 성충이 비행을 시작하는 기저온도 역시 11.0°C로 추정되었다(Choi *et al.* 2016). 잔물팽팽이속(*Hydrochara*)의 종들은 성충으로 동면하고 이듬해 봄에 산란하는 것으로 알려졌다(Hilsenhoff 1995). 따라서 추정된 발육최저온도는 잔물팽팽이 성충이 활동을 시작하는 논 최초 담수 시기(4월말~5월초)의 평균온도보다 상당히 낮은 것으로 보인다(Table 1). 온도발육모형 Lactin과 Briere은 알의 발육최고온도를 약 36°C로 추정하였다. 반면에 Kontodimas 모형은 42.5°C로 추정하여 여름 평균 일 최고기온 기준으로 봤을 때 약 10°C 정도 높게 추정되었다(Table 1). 발육최적온도는 Lactin이 29.6°C, Briere가 30.0°C, Talyor가 30.4°C 그리고 Kontodimas는 30.5°C로 추정하였다.

2. 유충 단계

잔물팽팽이의 유충의 경우 Kontodimas 온도발육모형이 가장 낮은 AIC 값을 나타냈다(Table 3). Briere과 Taylor 온도발육모형들은 ΔAIC 값이 2 이하로 작아 Kontodimas 온도발육모형과 모형적합도에서 유의한 차이가 없었다. ΔAIC 의 값이 2 이내인 세 모형은 모두 R^2 값이 약 0.95로 매우 높았으며 발달단계 중 가장 높은 적합도를 보여주었다. 발육최저온도는 Campbell과 Briere 모형이 각각 10.7°C와 11.1°C로 비슷하게 추정하였다. 이는 농업 해충으로 분류된 딱정벌레목 55종의 발육최저온도인 10.6°C와 비슷하다(Nietschke *et al.* 2007). 반면에 Kontodimas 온도발육모형은 8.7°C로 약간 낮은 값을 보였으며 그보다 낮은 온도에서는 모형의 특성상 비현실적인 발육속도를 나타내었다(Fig. 2). 발육최고온도는 Lactin과 Briere 모형으로 추정했을 때 각각 35°C와 37°C로 여름철 일평균 최고기온 평균보다 약간 높았다(Table 1). 하지만 Kontodimas 모형은 발육최고온도를 다른 모형보다 상당히 높은 44°C로 추정하였다. 유충의 발육최적온도는 Lactin이 29.6°C, Briere가 31.2°C, Talyor가 31.4°C 그리고 Kontodimas가 32.2°C로 추정하였다.

3. 번데기 단계

번데기는 Campbell 모형이 가장 적합한 온도발육모형으로 선정되었다(Table 3). 하지만 다른 4개의 모형 모두 ΔAIC 값이 2 이하로 Campbell 모형과 모형적합도에 유의한 차이가 없었으며 모든 온도발육모형의 R^2 값은 약 0.79로 비슷했다. 번데기의 발육최저온도는 모형마다 값이 크게 달랐다. Campbell이 8.7°C, Briere이 5.8°C, Kontodimas가 4.2°C로 추정하였다(Table 3). 마찬가지로 발육최고온도는 Lactin이 37.2°C, Briere이 42.1°C, Kontodimas가 54.2°C로 다른 발육단계보다 모형 간의 편차가 컸다. 번데기의 발육최적온도는 Lactin이 30.6°C로 Briere가 34.4°C, Talyor가 34.8°C 그리고 Kontodimas가 37.6°C로 추정하여 다른 발육단계에 비해 다소 높은 값을 보여주었다.

4. 생물계절 예측

잔물팽팽이 생물계절을 예측하기 위해 각 단계에서 설정된 온도발육모형과 네 지역(철원, 당진, 부안, 해남)에서 논 담수 시기의 온도 구간을 확인하였다. 모든 온도발육모형은 실험된 온도 구간(18~30°C)에서 거의 비슷한 예측성능을 보여주었다(Fig. 2). 반면에 온도발육모형의 발육 하한 및 상한온도는 모형에 따라 큰 차이를 보여주었다(Table 3). 따라서 외삽이 필요한 온도구간에서 발육률의 예측은 모형에 따라 크게 다르다(Fig. 2). 다만 본 연구는 잔물팽팽이의 생물계절 예측을 위해 일 평균기온을 사용하였다(Table 1). 해당 온도 구간은 적합성이 모형별로 큰 차이가 없기 때문에 생물계절을 예측하는 데 적합하다고 판단됐다(Fig. 2).

잔물팽팽이는 철원에서 3.6 세대, 다른 지역에서는 4.3 세대가 발생하는 것으로 예측됐다(Fig. 3). 이는 잔물팽팽이속은 주로 한 세대가 길고 일화성을 가진다는 이전의 연구결과와 상이하다(Hilsenhoff 1995). 본 연구에서는 각 발육단계에서 추정된 발육최적온도가 30°C 이상이었으며 온화한 지역에서 더 많은 세대를 발생시킬 수 있는 것을 확인하였다. 또한, 남한에서 가장 한랭한 기후를 보이는 철원 역시 3.6 세대를 발생시킬 수 있으며, 이는 다른 지역과 큰 차이가 없었다. 논 생육기간인 6~8월에는 일 평균 수온이 기온에 비해 약 2~4°C 정도 높은 것으로 알려졌다(Kuwagata *et al.* 2008; Maruyama *et al.* 2017). 추후 연구에서는 수온을 반영한 보다 정밀한 세대 수 예측이 필요하며, 실제로는 더 많은 세대 수를 가질 수 있을 것으로 보인다. 다만 남한 지

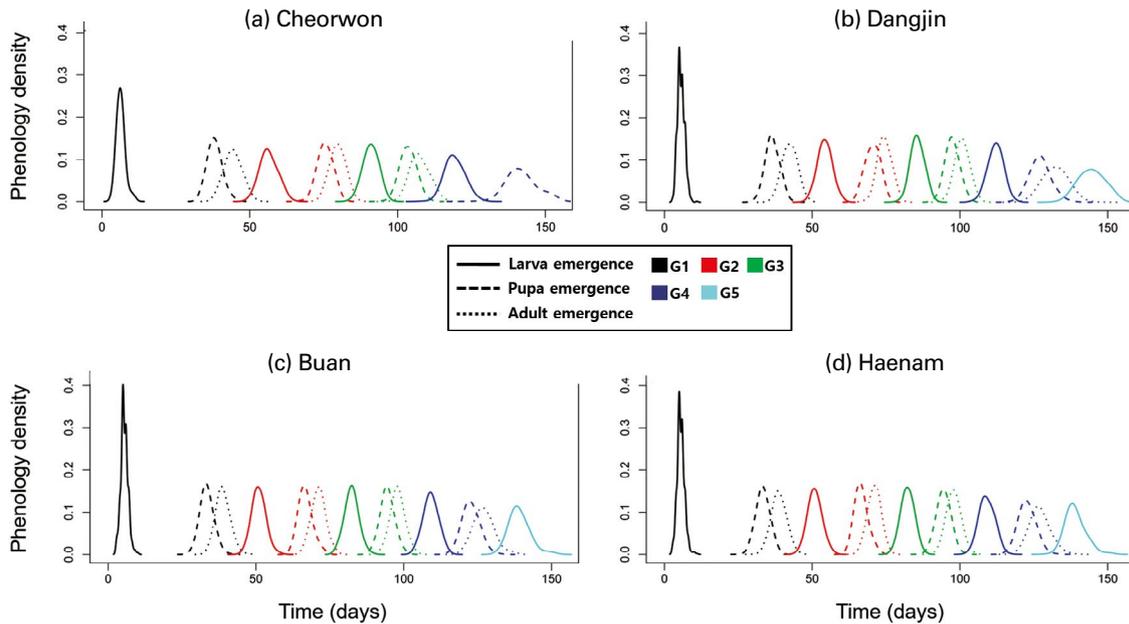


Fig. 3. The predicted phenology density of *Hydrochara affinis* is plotted as a function of time (in days), with different line types (normal, dashed, dotted) for life stages and a different color for each generation.

역 전반의 기후는 잔물뽕뽕이가 여러 세대를 번식하기에 충분한 최저발육온도와 최고발육온도 범위 사이에 해당한다. 따라서 평야 지대 논 생태계에서는 잔물뽕뽕이가 특정 지역에 분포한다는 이전 연구(Han *et al.* 2010)와는 다르게 전국적으로 발생할 수 있을 것으로 판단된다. 다만, 발생 세대 수의 차이에 의해서 지역별 발생밀도에는 차이를 나타낼 것으로 판단된다.

본 연구는 곤충의 발육최저온도 및 발육최고온도의 추정에서 온도발육모형별로 각기 다른 값을 보여주었다. 또한, 개체 수준의 특정한 실험 조건 아래에서 발육률을 측정하였기 때문에 실제 생물계절은 먹이 그물이나 동족 포식 등의 생물적 요소 및 습도와 같은 기후적 요소를 고려한다면 다를 수 있다(Rebaudo and Rabhi 2018). 온도발육모형은 기후변화로 인한 생물계절 변화를 정확히 예측하기 위해 활용되고 있으며(Mwalusepo *et al.* 2015; Azrag *et al.* 2018), 따라서 본 연구 결과는 국내 논 생태계에 널리 분포하고 있는 잔물뽕뽕이의 생물계절 변화 연구에 중요한 기초자료로 활용될 것으로 기대된다.

적 요

논 생태계 서식 생물을 장기적으로 모니터링하여 기후 변화의 영향을 평가하기 위한 기초 연구로 잔물뽕뽕이의

발육단계별 온도발육모형을 선정하고 생태적 매개변수(유효적산온도, 발육한계온도, 발육최적온도, 발육최고온도)를 추정하였다. 선정된 온도발육모형을 이용하여 위도별 4 지역(철원, 당진, 부안, 해남)에서 발생하는 잔물뽕뽕이의 세대 수를 각 지역의 일 평균기온을 사용하여 예측하였다. 실험온도 구간(18~30°C)에서는 모든 성장단계에서, 발육속도가 온도에 따라 선형적으로 증가하였고 모형 사이의 적합성은 유의한 차이가 없었다. 하지만 발육최적온도와 달리 발육한계온도는 모형별로 상당한 차이를 보였다. 잔물뽕뽕이는 고위도인 철원에서 3.6 세대가 발생하지만 다른 지역에서는 4.3 세대가 발생하는 것으로 예측되었다. 본 연구의 결과는 기후변화에 따른 생물계절 변동 및 논 생태계 생물다양성 보전 연구의 기초자료로 활용될 것으로 보인다.

사 사

본 연구는 국립농업과학원 농업과학기술 연구개발사업(과제번호: PJ01249002)의 지원에 의해 이루어진 것임.

REFERENCES

Aghdam HR, Y Fathipour, G Radjabi and M Rezapanah. 2009.

- Temperature-dependent development and temperature thresholds of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) in Iran. *Environ. Entomol.* 38:885–895.
- Archangelsky M. 2004. Higher-level phylogeny of Hydrophilinae (Coleoptera: Hydrophilidae) based on larval, pupal and adult characters. *Syst. Entomol.* 29:188–214.
- Azrag AG, CW Pirk, AA Yusuf, F Pinard, S Niassy, G Mosomtai and R Babin. 2018. Prediction of insect pest distribution as influenced by elevation: Combining field observations and temperature-dependent development models for the coffee stink bug, *Antestiopsis thunbergii* (Gmelin). *PLoS One* 13:e0199569.
- Baek HM, DG Kim, MJ Baek, CY Lee, HJ Kang, MC Kim, JS Yoo and YJ Bae. 2014. Predation efficiency and preference of the Hydrophilid Water Beetle *Hydrochara affinis* (Coleoptera: Hydrophilidae) larvae on two mosquitos *Culex pipiens molestus* and *Ochlerotatus togoi* under laboratory conditions. *Korean J. Environ. Biol.* 32:112–117.
- Boda P, G Horváth, G Kriska, M Blahó and Z Csabai. 2014. Phototaxis and polarotaxis hand in hand: night dispersal flight of aquatic insects distracted synergistically by light intensity and reflection polarization. *Naturwissenschaften* 101:385–395.
- Bonato O, A Lurette, C Vidal and J Fargues. 2007. Modelling temperature-dependent bionomics of *Bemisia tabaci* (Q-biotype). *Physiol. Entomol.* 32:50–55.
- 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.
- Campbell A, B Frazer, N Gilbert, A Gutierrez and M Mackauer. 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11:431–438.
- Choi SK, MH Kim, LJ Choe, J Eo and HS Bang. 2016. Prediction of the flight times of *Hydrochara affinis* and *Sternolophus rufipes* in paddy fields based on RCP 8.5 scenario. *Korean J. Agric. For. Meteorol.* 18:16–29.
- Damos P and M Savopoulou-Soultani. 2012. Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche* 2012:ID123405.
- Dixon AF, A Honěk, P Keil, MAA Kotela, AL Šizling and V Jarošík. 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Funct. Ecol.* 23:257–264.
- Eliopoulos PA, DC Kontodimas and GJ Stathas. 2010. Temperature-dependent development of *Chilocorus bipustulatus* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ. Entomol.* 39:1352–1358.
- Elphick CS. 2000. Functional equivalency between rice fields and seminatural wetland habitats. *Conserv. Biol.* 14:181–191.
- Fujioka M, SD Lee, M Kurechi and H Yoshida. 2010. Bird use of rice fields in Korea and Japan. *Waterbirds* 33:8–29.
- Gillooly JF and SI Dodson. 2000. The relationship of egg size and incubation temperature to embryonic development time in univoltine and multivoltine aquatic insects. *Freshw. Biol.* 44:595–604.
- Han MS, HK Nam, KK Kang, M Kim, YE Na, HR Kim and MH Kim. 2013. Characteristics of benthic invertebrates in organic and conventional paddy field. *Korean J. Environ. Agric.* 32:17–23.
- Han MS, HS Bang, MH Kim, KK Kang, MP Jung and DB Lee. 2010. Distribution characteristics of water scavenger beetles (Hydrophilidae) in Korean paddy field. *Korean J. Environ. Agric.* 29:427–433.
- Han MS, JD Shin, YE Na, NJ Lee, MH Park and SG Kim. 2002. Changes of invertebrate density in rice paddies of different fertilizer managements in demonstration villages of sustainable agriculture. *Korean J. Environ. Agric.* 21:96–101.
- Han MS, YE Na, HS Bang, MH Kim, MK Kim, KA Roh and JT Lee. 2007. The fauna of aquatic invertebrates in paddy field. *Korean J. Environ. Agric.* 26:267–273.
- Hilsenhoff WL. 1995. Aquatic Hydrophilidae and Hydraenidae of Wisconsin (Coleoptera). 2. Distribution, habitat, life cycle and identification of species of Hydrobiini and Hydrophilini (Hydrophilidae: Hydrophilinae). *Great Lakes Entomol.* 28:97–126.
- Kadoya T, SI Suda and I Washitani. 2009. Dragonfly crisis in Japan: a likely consequence of recent agricultural habitat degradation. *Biol. Conserv.* 142:1899–1905.
- Kim JG, YC Choi, JY Choi, HS Sim, HC Park, WT Kim, BD Park, JE Lee, KK Kang and DB Lee. 2007. Ecological analysis and environmental evaluation of aquatic insects in agricultural ecosystem. *Korean J. Appl. Entomol.* 46:335–341.
- Kim JO, SH Lee and KS Jang. 2011. Efforts to improve biodiversity in paddy field ecosystem of South Korea. *Reintroduction* 1:25–30.
- Kim MR, HK Nam, MY Kim, KJ Cho, KK Kang and YE Na. 2013. Status of birds using a rice paddy in South Korea. *Korean J. Environ. Agric.* 32:155–165.
- Kontodimas DC, PA Eliopoulos, GJ Stathas and LP Economou. 2004. Comparative temperature-dependent development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): evaluation of a linear and various nonlinear models using specific criteria. *Environ. Entomol.* 33:1–11.
- Kuwagata T, T Hamasaki and T Watanabe. 2008. Modeling water temperature in a rice paddy for agro-environmental research. *Agric. For. Meteorol.* 148:1754–1766.
- Lactin DJ, N Holliday, D Johnson and R Craigen. 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by ar-

- thropods. Environ. Entomol. 24:68–75.
- Logan, JA, DJ Wollkind, SC Hoyt and LK Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. Environ. Entomol. 5:1133–1140.
- Maruyama A, M Nemoto, T Hamasaki, S Ishida and T Kuwagata. 2017. A water temperature simulation model for rice paddies with variable water depths. Water Resour. Res. 53:10065–10084.
- Mwalusepo S, HE Tonnang, ES Massawe, GO Okuku, N Khadioli, T Johansson, PA Calatayud and BP Le Ru. 2015. Predicting the impact of temperature change on the future distribution of maize stem borers and their natural enemies along East African mountain gradients using phenology models. PLoS One 10:e0130427.
- Nietschke BS, RD Magarey, DM Borchert, DD Calvin and E Jones. 2007. A developmental database to support insect phenology models. Crop Prot. 26:1444–1448.
- Ohta S and A Kimura. 2007. Impacts of climate changes on the temperature of paddy waters and suitable land for rice cultivation in Japan. Agric. For. Meteorol. 147:186–198.
- Park CG, HY Kim and JH Lee. 2010. Parameter estimation for a temperature-dependent development model of *Thrips palmi* Karny (Thysanoptera: Thripidae). J. Asia-Pac. Entomol. 13:145–149.
- Pakulnicka J, P Buczyński, P Dąbkowski, E Buczyńska, E Stępień, A Szlauer-Lukaszewska and A Zawal. 2016. Development of fauna of water beetles (Coleoptera) in waters bodies of a river valley-habitat factors, landscape and geomorphology. Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. 417:1–21.
- Rebaudo F and VB Rabhi. 2018. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. Entomol. Exp. Appl. 166:607–617.
- Rebaudo F, Q Struelens and O Dangles. 2018. Modelling temperature-dependent development rate and phenology in arthropods: The devRate package for R. Methods Ecol. Evol. 9:1144–1150.
- Roh G, A Borzée and Y Jang. 2014. Spatiotemporal distributions and habitat characteristics of the endangered treefrog, *Hyla Suweonensis*, in relation to sympatric *H. Japonica*. Ecol. Inform. 24:78–84.
- Taylor F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. Am. Nat. 117:1–23.
- Yapo ML, S Sylla, Y Tuo, BC Atse and P Kouassi. 2018. Composition and distribution of aquatic insect community of a non-stocked pond of Banco National Park (Côte d'Ivoire, Western Africa). J. Environ. Sci. Comp. Sci. Eng. Tech. 7:247–259.
- Ydergaard S, A Enkegaard and HF Brødsgaard. 1997. The predatory mite *Hypoaspis miles*: temperature dependent life table characteristics on a diet of sciarid larvae, *Bradysia paupera* and *B. tritici*. Entomol. Exp. Appl. 85:177–187.