

좁은가슴잎벌레의 발육과 생식에 미치는 온도의 영향

안정준 · 김광호¹ · 박흥현² · 이관석² · 김정환² · 정인홍^{2*}농촌진흥청 국립원예특작과학원 온난화대응농업연구소, ¹농촌진흥청 기획조정관실 고객지원담당, ²농촌진흥청 국립농업과학원 농산물안정성부 작물보호과

Effects of Temperature on the Development and Reproduction of *Phaedon brassicae* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae)

Jeong Joon Ahn, Kwang Ho Kim¹, Hong Hyun Park², Gwan Seok Lee², Jeong Hwan Kim² and In-Hong Jeong^{2*}

Research Institute of Climate Change and Agriculture, National Institute of Horticultural and Herbal science, Rural Development Administration, Jeju 63240, Korea

¹Client Service Division, Rural Development Administration (RDA), Jeonju 56585, Korea²Crop Protection Division, Department of Agro-Food Safety and Crop Protection, National Institute of Agricultural Sciences, RDA, Wanju 55365, Korea

ABSTRACT: The brassica leaf beetle, *Phaedon brassicae* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae), is one of the important pests infesting cruciferous vegetables. In order to understand the biological characteristics of the insect, we investigated the effects of temperature on development of each life stage, adult longevity and fecundity of *P. brassicae* at four constant temperatures of 15, 20, 25 and 27.5°C for immature life stage and five constant different temperatures of 10, 15, 20, 25 and 27.5°C for adult stage. Eggs and larvae successfully developed next life stage at temperature tested. The development period of egg, larva, and pupa decreased as temperature increased. Lower developmental threshold (LDT) and thermal constant (K) were calculated using linear regression as 8.7°C and 344.73DD, respectively. Lower and higher threshold temperature (TL and TH) from egg to adult emergence were estimated by Briere function as 5.3°C and 40.4°C, respectively. Adults produced eggs at the temperature range between 10°C and 27.5°C, and showed an estimated maximum number, ca. 627.5 eggs at 21.7°C. Adult oviposition models including aging rate, age-specific survival rate, age-specific cumulative oviposition, and temperature-dependent fecundity were constructed. Temperature-dependent development models and adult oviposition models would be useful components to understand the population dynamics of *P. brassicae* and to establish the strategy of integrated pest management in cruciferous crops.

Key words: *Phaedon brassicae*, Temperature, Development, Oviposition, Nonlinear function, Population dynamics

초록: 좁은가슴잎벌레는 십자화과작물을 가해하는 해충으로 알려져 있다. 본 연구는 온도가 좁은가슴잎벌레의 발육단계별 발육기간, 성충의 수명과 산란특성에 미치는 영향을 파악하고자 성충 전 발육단계는 15, 20, 25, 27.5°C에서, 성충은 10, 15, 20, 25, 27.5°C 항온조건에서 조사하였다. 알과 유충은 항온조건에서 다음 발육 단계로 성공적으로 발육하였다. 알, 유충, 번데기의 발육기간은 온도가 상승할수록 짧아지는 경향을 보였다. 좁은가슴잎벌레의 발육영점온도, 유효적산온일도는 선형회귀분석을 통해 추정하였으며 알에서 성충출현까지 발육영점온도와 유효적산온일도는 8.7°C와 344.73DD였다. 좁은가슴잎벌레 발육단계별 최저, 최고 온도의 한계는 Briere함수를 이용하여 추정하였으며 알에서 성충출현까지 최저, 최고한계는 5.3°C와 40.4°C였다. 성충은 10°C와 27.5°C 범위에서 산란이 가능하였고 21.7°C에서 최대 약 627.5개의 알을 낳는 것으로 추정되었다. 노화율, 나이별 생존율, 나이별 누적산란율, 온도의존 산란수와 관련된 성충모델들을 작성하였다. 본 연구에서 제시한 온도발육모형과 성충산란모형은 좁은가슴잎벌레 개체군동태를 이해하는데 유용할 것이며 십자화과작물의 종합적 해충관리체계를 마련하는데 기초자료 활용될 것으로 기대된다.

검색어: 좁은가슴잎벌레, 온도, 발육, 산란, 비선형함수, 개체군동태

*Corresponding author: ihjeong1@korea.kr

Received June 9 2023; Revised November 18 2023

Accepted November 21 2023

좁은가슴잎벌레는 딱정벌레목 잎벌레과의 곤충으로 양파 (*Allium cepa*), 사탕무우(*Beta vulgaris*), 배추(*Brassica chinensis*), 쪽갓(*Chrysanthemum coronarium*), 당근(*Daucus carota*), 상추 (*Lactuca sativa*), 무우(*Raphanus sativus*), 냉이(*Capsella bursa-pastoris*) 등 십자화과 작물과 냉이(*Capsella bursa-pastoris*), *Rorippa atrovirens* 같은 잡초를 가해하는 것으로 알려져 있다 (EPPO, 2010). 좁은가슴잎벌레는 한국, 일본, 중국, 베트남, 인도를 포함한 아시아와 이탈리아를 비롯한 유럽에 널리 분포하는데, 특히 봄철에는 4월, 가을철에는 9월부터 11월 사이에 십자화과 작물을 수확하는 시기와 겹쳐서 좁은가슴잎벌레가 대발생하는 경향이 있다(Choi et al., 2015; Wang et al., 2007a).

좁은가슴잎벌레는 하면과 동면을 모두 성충으로 하는데, 동면을 마친 성충은 1세대를 경과하고 이들의 하면 결정은 유충과 번데기 시기에 받은 광, 온도조건에 의해 결정되며, 하면을 종료한 성충은 가을철에 2세대를 경과하고 성충 시기 초기에 받은 광, 온도 조건이 동면을 결정하는 것으로 알려져 있다 (Wang et al., 2007b). 국내 배추포장에서 조사된 좁은가슴잎벌레 발생생태를 보면 성충으로 월동한 개체는 5월 상순부터 6월 하순까지 발생하고, 7월 상순경부터 약 3개월 정도 하면에 들어가는 것으로 보이며, 10월 상순부터 11월 하순까지 2세대 발생을 하는 것으로 조사되었다(RDA, 2015).

변온동물인 곤충의 발육과 생존, 이동 등은 온도에 크게 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Hoffmann, 1985; Ratte, 1985). 곤충 생명현상에 미치는 온도의 영향을 설명할 수 있는 수학적 함수들이 개발되어 왔고 이를 통해 곤충 개체군동태를 이해하고 작물관리시스템에 적용하여 해충방제에 이용하여 왔다(Campbell et al., 1974; Karimi-Malati et al., 2014; Kim et al., 2017; Ahn et al., 2019; Ahn et al. 2022a, b, c, d). 좁은가슴잎벌레의 발육에 미치는 온도 영향은 중국 개체군(Wang et al., 2007a)과 전남지역에서 채집한 개체군(Choi et al., 2015)을 이용한 연구에서 일부 알려져 있으나 이를 활용한 온도관련 모형이 개발되지 않은 상태이다. 본 연구에서는 수원지역에서 채집한 좁은가슴잎벌레 개체군을 대상으로 배추를 먹이로 하여 미성숙태 발육과 성충의 생식 특성에 대한 온도 영향을 조사하였다. 이들 자료를 이용하여 발육 및 산란시기 예측가능 모델 개발에 필요한 수리모형을 추정하였다. 본 연구의 분석 결과는 좁은가슴잎벌레 개체군 밀도변동시기를 예측하는데 이용하여 좁은가슴잎벌레 방제전략을 수립하는데 기초자료로 활용하고자 한다.

재료 및 방법

실험곤충

좁은가슴잎벌레는 2014년 9 ~ 10월 경기도 수원시 당수동 소재 노지 재배 배추에서 채집하여 국립농업과학원 실내 사육실 아크릴상자 내에서 온도 $25 \pm 2^\circ\text{C}$, 습도 60 ~ 70%, 광주기 16:8(명:암)의 조건으로 사육한 개체를 2015년 4월부터 실험에 이용하였다. 사육용 먹이는 배추(진청배추, 흥농씨앗)를 직경 20 cm, 높이 15 cm의 포트에 1주씩 심어 약 1개월간 재배한 후 좁은가슴잎벌레의 먹이로 이용하였다.

온도별 발육

플라스틱 포트(20 × 18 cm, 직경 × 높이)에서 20 ~ 30일 동안 재배한 배추 2포트를 사육용 아크릴상자(50 × 50 × 50 cm, 가로 × 세로 × 높이)에 넣고, 대량 사육 중인 좁은가슴잎벌레 성충 중 약 50마리를 접종하여 하루가 지난 후 배추 포트를 꺼내어 배추에 산란한 알을 1개씩 잘라 수거하였다. 수거한 알은 습도 유지를 위해 한천(agar)를 2 ~ 3 mm 높이로 붓고 굳힌 후 배추 잎을 직경 4 cm로 잘라 잎의 뒷면이 위로 향하게 한 후 곤충사육용기(SPL Cat. No. 310050, 5 × 1.5 cm 직경 × 높이, 뚜껑에 1.3 cm의 미세망사가 있음)에 알을 1개씩 올려놓았다. 예비실험을 통해 10°C와 30°C에서는 알이 부화하지 않는 것을 확인한 후, 본 실험의 처리온도는 15, 20, 25, 27.5 ± 1°C, 광주기는 16:8(명:암)로 하였다. 온도 별로 50개체를 처리하였다. 조사방법은 매일 현미경으로 알의 부화여부와 유충의 탈피각을 조사하여 발육기간을 구분하였다. 확인한 탈피각은 다음 조사 시 혼돈을 피하기 위해 발견 시 바로 제거하였다.

온도별 성충 수명과 산란

좁은가슴잎벌레 성충은 형태적으로 암컷과 수컷을 구분하기 어려웠고 무리하게 구분할 경우 성충에 스트레스를 줄 수 있기 때문에 우화 1일 이내의 성충을 집단으로 모아 교미하고 있는 개체 1쌍을 잡아 실험 용기에 넣고 성충의 수명과 산란수를 조사하였다. 실험에 이용한 용기는 알 및 유충기간 조사에 사용한 것과 동일한 규격의 제품을 이용하였다. 처리온도는 10, 15, 20, 25, 27.5 ± 1°C, 광주기 16:8(명:암)로 하였다. 처리 개체수는 온도별 약 50쌍이며 조사과정에서 산란하지 않은 개체는 분석에서 제외하였다. 매일 현미경으로 산란한 알의 개수와 성충의 사망여부를 조사하였다. 저온(10, 15, 20°C)에서 장기간 생

존하고 있는 성충 개체수가 많아 개체의 조사간격을 10°C는 234일째부터 15°C, 20°C는 190일째부터 2~3일 간격으로 조사하였다. 유충과 성충의 먹이로 이용되는 배추는 신선도와 먹이의 양을 고려하여 교체하여 주었다.

자료분석

좁은가슴잎벌레의 온도별 각 발육단계의 발육기간, 성충의 수명, 산란수의 통계적차이는 SAS에 있는 일반화선형모형 (PROC GLM)을 이용하여 분석하였다(SAS Institute, 2004). 실험에 이용된 온도 간 각 발육단계의 발육기간, 성충의 수명, 산란수의 통계적 차이가 있는 경우 Tukey의 평균간 다중비교를 이용하여 처리온도간의 평균값을 비교하였다. 분석에 사용된 선형 및 비선형함수의 매개변수들은 TableCurve2D (SYSTAT, 1996)를 이용하여 추정하였다.

발육모형매개변수 추정

온도와 발육율(발육기간의 역수)은 선형과 비선형함수를 이용하여 분석하였다. 추정된 선형함수($y = aT + b$) $y =$ 발육율, $T =$ 실험온도)에서 발육영점온도($-\frac{b}{a}$)와 유효적산온일도($\frac{1}{a}$)를 계산하였다(Campbell et al., 1974). 비선형함수는 Briere et al. (1999)가 제시한 함수를 이용하였다(수식 1).

$$r(t) = eT(T - T_L)(T_M - T)^{\frac{1}{m}} \quad (\text{수식 1})$$

$r(t)$ 는 온도 t 에서 발육단계별 발육율, T_L 는 발육이 가능한 최저온도, T_M 는 발육이 가능한 최대 온도, e, m 은 함수와 관련된 매개변수이다.

좁은가슴잎벌레의 발육단계별 발육완료 분포모형을 설명하기 위하여 2-매개변수 Weibull함수(수식 2)를 이용하였다 (Weibull, 1951; Wagner et al., 1984).

$$F(t) = 1 - \exp[-(\frac{t}{\alpha})^\beta] \quad (\text{수식 2})$$

$F(t)$ 는 정규화된 시간(각 개체의 발육기간/평균발육기간) t 에서 같은 연령집단의 개체들 중 발육이 완료된 누적 개체들의 비율을 나타내며, α, β 는 Weibull함수의 매개변수들이다. 정온 조건에서 좁은가슴잎벌레 성충이 출현하는 빈도를 비선형함수와 발육완료분포모형을 이용하여 추정하였다(수식 3).

$$F(x, T) = 1 - \exp[-(\frac{xr(T)}{\alpha})^\beta] \quad (\text{수식 3})$$

$F(x, T)$ 는 시간 x 와 온도 T 에서 좁은가슴잎벌레 성충이 출현하는 빈도로서 $r(T)$ 는 온도와 발육율간의 관계를 설명하는 비선형함수, α, β 는 발육완료분포모형에서 얻은 매개변수들이다. $F(x, T)$ 의 결과는 x_{t+1} 과 x_t 결과의 차이를 나타낸다.

산란모형 매개변수 추정

성충산란모형은 성충노화율모형, 연령별 생존율모형, 연령별 누적산란율모형, 온도별 총산란수 모형으로 구성되어 있다.

성충노화율모형

성충노화율(1/성충수명)과 온도와의 관계는 비선형함수(수식 4)를 이용하였다.

$$r(T) = aT^2 + bT + c \quad (\text{수식 4})$$

$r(T)$ 는 온도(T)에서 성충의 노화율, a, b, c 는 비선형함수의 매개변수이다.

연령별 생존율함수

좁은가슴잎벌레의 연령별 생존율은 2-매개변수 Weibull함수(수식 5)를 이용하였다(Pinder III et al., 1978).

$$S(t) = \frac{1}{\exp[(\frac{t}{\alpha})^\beta]} \quad (\text{수식 5})$$

$S(t)$ 는 동일 연령집단의 개체들에서 시간 t (정규화한 시간 = 각 개체의 성충연령/평균연령)에 살아있는 개체수의 비율을 의미하며, α, β 는 함수식의 매개변수들이다.

연령별 누적산란율함수

성충의 연령변화에 따른 누적산란율은 2-매개변수 Weibull함수(수식 6)를 이용하였다.

$$F(t) = 1 - \exp[-(\frac{t}{\alpha})^e] \quad (\text{수식 6})$$

$F(t)$ 는 정규화된 시간(각 성충암컷의 산란시기/평균성충수명)에서 총산란수에 대한 누적산란수의 비율, d , e 는 Weibull함수의 매개변수들이다.

온도별 총산란수모형

온도에 따른 총산란수 함수는 Briere et al. (1999)가 제시한 함수(수식 7)를 이용하였다.

$$f(t) = gT(T - T_L)(T_M - T)^{\frac{1}{m}} \quad (\text{수식 7})$$

$f(t)$ 는 온도 t 에서 암컷 성충의 총산란수, T_L 는 산란이 가능한 최저온도, T_M 는 산란이 가능한 최대 온도, g , m 은 함수와 관련된 매개변수이다.

동일 연령집단의 암컷으로부터 생산될 수 있는 암컷당 일일 산란수(시간 t_i 와 t_{i+1} 의 차이)는 다음과 같이 추정하였다.

$$f(t) \cdot F(t_{i+1} - t_i) \cdot \left(\frac{S_{t+1} + S_t}{2}\right) \quad (\text{수식 8})$$

$f(t)$, $F(t)$, $S(t)$ 는 위 식에서 정의하였다.

결과

발육단계별 온도발육

좁은가슴잎벌레는 15 ~ 27.5°C에서 정상적으로 성충으로 발육하였다(Table 1, Fig 1). 발육단계별 발육기간은 온도의 영향을 많이 받았는데 온도가 올라갈수록 발육기간이 짧아지는 경향을 보였다(알: $F_{3,146} = 1131.74$, $P < 0.0001$, 1령 유충: $F_{3,131} = 105.09$, $P < 0.0001$, 2령 유충: $F_{3,121} = 181.98$, $P < 0.0001$,

3령 유충: $F_{3,103} = 213.28$, $P < 0.0001$, 번데기: $F_{3,94} = 147.51$, $P < 0.0001$, 알부터 성충출현: $F_{3,94} = 1286.46$, $P < 0.0001$). 알의 발육기간 범위는 6.4일(27.5°C) ~ 16.5일(15°C)이었고 알부터 성충출현하는데 필요한 발육기간은 18.6일(27.5°C) ~ 54.25일(15°C)이었다. 좁은가슴잎벌레 발육단계별 발육영점온도와 유효적산온일도는 선형회귀분석을 이용하여 추정하였다(Table 2). 알, 번데기, 알부터 성충출현까지 추정된 발육영점온도는 각각 7.11, 9.34, 8.70°C였다. 알, 번데기, 알부터 성충출현까지 유효적산온일도는 각각 126.9, 66.0, 344.7DD였다. 비선형함수를 이용한 좁은가슴잎벌레 알 발육기간과 알에서 성충출현까지 발육이 가능한 최저온도는 5.19, 5.31°C, 최고온도는 35.76, 40.37°C였다(Table 3). 비선형함수를 이용하여 얻은 좁은가슴

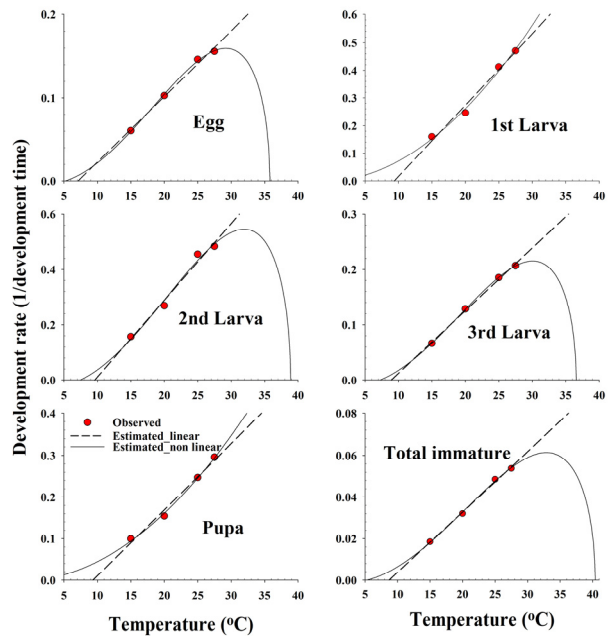


Fig. 1. Linear and nonlinear functions fitted to the data of developmental rates (day⁻¹) for each life stage of *Phaedon brassicae*.

Table 1. Developmental periods (days) (mean ± SEM) for each life stage of *Phaedon brassicae* at constant different temperatures.

Temperature (°C)	Life stage						Total immature
	Egg	1st larva	2nd larva	3rd larva	Pupa		
15	16.5±0.19 a	6.3±0.28 a	6.4±0.18 a	15.1±0.46 a	10.1±0.35 a	54.2±0.65 a	
20	9.7±0.15 b	4.1±0.22 b	3.7±0.23 b	7.8±0.30 b	6.5±0.32 b	31.2±0.52 b	
25	6.8±0.21 c	2.4±0.17 c	2.2±0.12 c	5.4±0.28 c	4.1±0.19 c	20.6±0.44 c	
27.5	6.4±0.07 d	2.1±0.08 c	2.1±0.09 c	4.8±0.25 c	3.4±0.15 c	18.6±0.26 d	

Egg: $F_{3,146} = 1131.74$, $P < 0.0001$, 1st larva: $F_{3,131} = 105.09$, $P < 0.0001$, 2nd larva: $F_{3,121} = 181.98$, $P < 0.0001$, 3rd larva: $F_{3,103} = 213.28$, $P < 0.0001$, Pupa: $F_{3,94} = 147.51$, $P < 0.0001$, Total immature: $F_{3,94} = 1286.46$, $P < 0.0001$. Total immature means from egg to adult emergence.

Table 2. Linear regression analysis for *Phaedon brassicae*.

Life stage	Linear regression	P	LDT	K
Egg	0.0079T - 0.0560	0.0047	7.11	126.86
1st larva	0.0257T - 0.2413	0.0087	9.37	38.85
2nd larva	0.0277T - 0.2661	0.0095	9.59	36.05
3rd larva	0.0113T - 0.1010	0.0017	8.92	88.31
Pupa	0.0159T - 0.1484	0.0079	9.34	62.95
Total immature	0.0029T - 0.0253	0.0017	8.70	344.73

LDT: Lower developmental threshold. K: thermal constant. Egg: $F_{1,2} = 210.78, r^2 = 0.99$, 1st larva: $F_{1,2} = 113.05, r^2 = 0.98$, 2nd larva: $F_{1,2} = 103.29, r^2 = 0.98$, 3rd larva: $F_{1,2} = 601.12, r^2 = 0.99$, Pupa: $F_{1,2} = 125.75, r^2 = 0.98$, Total immature: $F_{1,2} = 572.11, r^2 = 0.99$. Total immature means from egg to adult emergence.

Table 3. Parameter estimates of polynomial nonlinear developmental rate models of *Phaedon brassicae* at constant different temperatures.

Parameters	Life stage					Total immature
	Egg	1st larva*	2nd larva	3rd larva	Pupa*	
a	8.897×10^{-5}	3.430×10^{-5}	0.00026	0.00012	2.088×10^{-5}	2.474×10^{-5}
b	5.1940	-1.8522	7.3916	7.2170	-1.7934	5.3113
c	35.7590	323.0818	38.8685	36.5507	334.0075	40.3732

* The lower and higher temperature threshold were not reasonable. Egg: $F_{2,2} = 701.42, P < 0.0014, r^2 = 0.99$, 1st larva: $F_{2,2} = 118.83, P < 0.0084, r^2 = 0.99$, 2nd larva: $F_{2,2} = 66.46, P < 0.0148, r^2 = 0.99$, 3rd larva: $F_{2,2} = 11769.7, P < 0.00008, r^2 = 0.99$, Pupa: $F_{2,2} = 298.38, P < 0.0033, r^2 = 0.99$, Total immature: $F_{2,2} = 525.64, P < 0.0019, r^2 = 0.99$. Total immature means from egg to adult emergence.

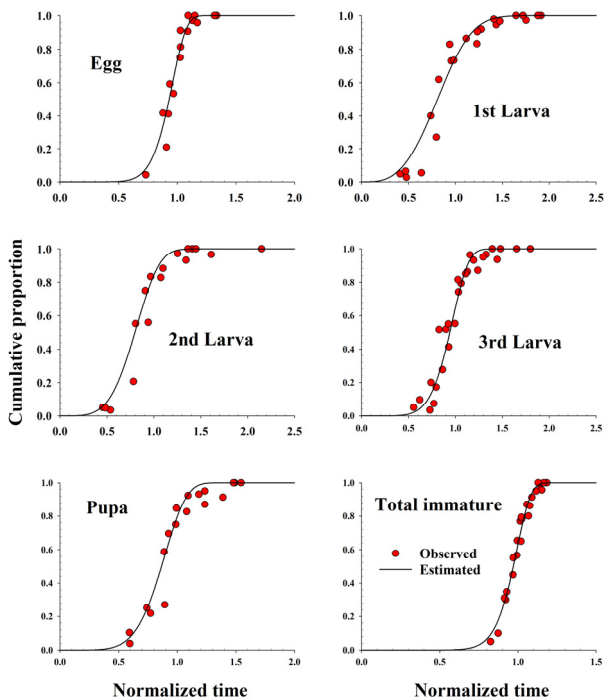


Fig. 2. Cumulative proportion of development completion for egg, 1st larva, 2nd larva, 3rd larva, pupa and total immature of *Phaedon brassicae* as a function of normalized time (developmental time / mean developmental time). The observed data was fitted by using the two-parameter Weibull function (solid line). Dots are observed data.

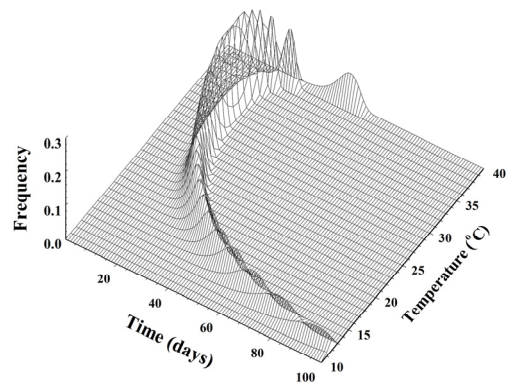


Fig. 3. Simulated temperature-dependent adult emergence of *Phaedon brassicae* using Briere equation.

잎벌레의 알 발육단계 및 알에서 성충출현까지 발육이 가능한 온도 범위, 즉 TL과 TH의 차이는 30.57, 35.06°C으로 발육가능온도범위가 넓었다.

2-매개변수 Weibull함수는 좁은가슴잎벌레 발육단계별 발육완료분포와 정규화된 시간과의 관계를 잘 설명해주었다(Fig. 2) (알: $F_{1,13} = 338.89, P < 0.0001, r^2 = 0.96$, 1령 유충: $F_{1,17} = 955.36, P < 0.0001, r^2 = 0.98$, 2령 유충: $F_{1,13} = 823.08, P < 0.0001, r^2 = 0.98$, 3령 유충: $F_{1,24} = 778.48, P < 0.0001, r^2 = 0.97$,

번데기: $F_{1,15} = 697.41, P < 0.0001, r^2 = 0.98$, 알부터 성충출현: $F_{1,22} = 938.44, P < 0.0001, r^2 = 0.98$. 9 ~ 40°C의 정온조건에서 좁은가슴잎벌레 알부터 성충출현기간의 온도발육모형과 발육완료분포모형의 매개변수들을 이용하여 좁은가슴잎벌레 성충출현빈도를 시뮬레이션한 결과 31°C에서 성충 출현빈도가 가장 높았다(Fig. 3).

온도별 성충의 수명, 산란수 및 산란모형

좁은가슴잎벌레 성충은 조사된 모든 항온조건에서 생존하고 산란하였다. 좁은가슴잎벌레 성충의 산란전기간, 산란기간, 산란후기간, 전체수명, 산란수는 온도에 영향을 받았다(Table 4). 성충의 평균수명은 15°C에서 가장 길었으며(431.2일) 15°C 이후에는 온도가 올라갈수록 수명이 짧아졌다. 평균산란수는 20°C에서 가장 많았으며(631.3) 20°C보다 높은 온도조건에서 얻은 산란수가 20°C이하에서 얻은 산란수 보다 많았다. Fig. 4는 온도별 좁은가슴잎벌레 성충의 일별 평균산란수와 누적산란수를 나타낸 것이다. 20°C이하에서는 산란최성기가 3회이상 나타나고 25, 27.5°C에서는 2회정도 나타났었다. 이러한 현상은 좁은가슴잎벌레 성충수명이 길고 생리적으로 하면을 하는 특징에 의해 나타난 현상으로 추정된다. 좁은가슴잎벌레 성충의 생존율은 Fig. 5에 나타내었다.

좁은가슴잎벌레 산란모형 구축을 위한 4개의 산란부모형과 관련된 매개변수는 Table 5에 제시하였다. 10 ~ 15°C의 경우 좁은가슴잎벌레 성충산란은 trimodal 분포를 보여주었는데 이러한 산란 특성을 고려하여 산란모형은 100일까지의 산란을 중심으로 추정하였다. 산란이 가능한 추정온도범위는 7.6 ~ 38.0°C이며 최대산란수를 생산하는 추정온도는 26.8°C였다(Fig. 6). 암컷성충의 연령과 항온조건을 고려하여 추정된 일별 산란수는 Fig. 7에 나타내었다.

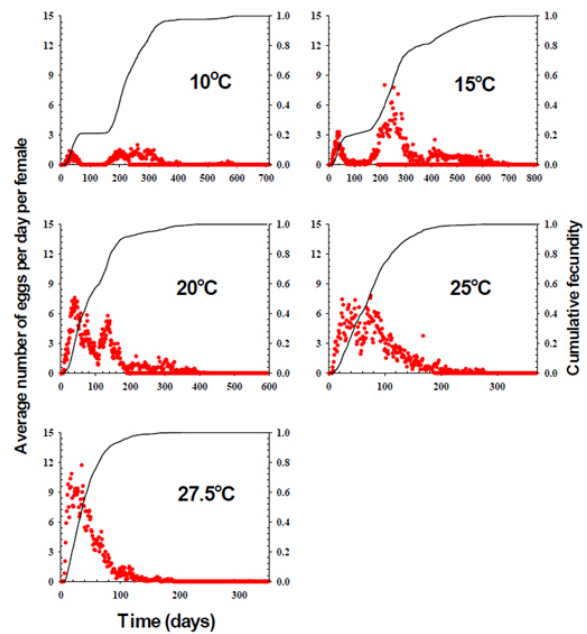


Fig. 4. The daily fecundity of *Phaedon brassicae* and cumulative fecundity proportion at different constant temperatures.

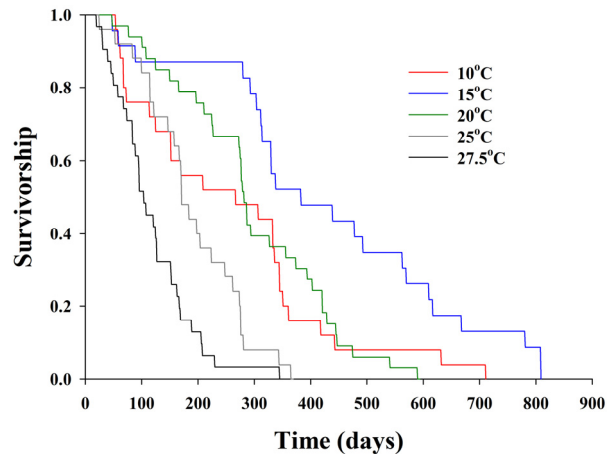


Fig. 5. The survival proportion of *Phaedon brassicae* over time at different constant temperatures.

Table 4. Adult longevity in days and fecundity (eggs/female) (mean ± SE) of *Phaedon brassicae* at constant different temperatures.

Temperature (°C)	Pre-oviposition	Oviposition	Post-oviposition	Longevity	Fecundity
10	24.1±1.58 a	202.3±37.67 b	33.1±6.81 ab	259.5±37.02 b	144.9±27.49 b
15	18.0±1.18 b	358.6±42.20 a	54.5±12.38 ab	431.2±48.64 a	425.3±75.53 a
20	12.5±0.76 c	213.3±20.21 b	70.9±11.74 a	296.6±24.25 b	631.3±61.04 a
25	10.6±0.74 cd	129.5±13.46 bc	49.3±13.27 ab	189.4±18.07 bc	566.4±70.03 a
27.5	7.5±0.34 d	85.0±11.94 c	25.4±5.12 b	117.9±13.06 c	493.9±65.22 a

Pre-oviposition: $F_{4,132} = 50.64, P < 0.0001$, Oviposition: $F_{4,132} = 16.36, P < 0.0001$, Post-oviposition: $F_{4,132} = 3.70, P < 0.0069$, Longevity: $F_{4,132} = 17.46, P < 0.0001$, Fecundity: $F_{4,132} = 9.52, P < 0.0001$.

Table 5. Estimated parameter values for the adult aging rate, age-specific survival rate, age-specific oviposition rate and temperature-dependent fecundity models of *Phaedon brassicae*.

Models	Parameters	Estimated values	r^2
Adult aging rate model	a	$4.3 \times 10^{-5} \pm 7.9 \times 10^{-6}$	0.97
	b	-0.0014 ± 0.0003	
	c	0.0135 ± 0.0026	
Age-specific survival rate model	α	1.1072 ± 0.0091	0.98
	β	2.0946 ± 0.0564	
Age-specific cumulative oviposition rate model	d	0.5431 ± 0.0039	0.95
	e	2.1631 ± 0.0489	
Temperature dependent fecundity model	g	0.4491 ± 2.3978	0.96
	T_L	9.7673 ± 4.0095	
	T_M	31.9319 ± 2.8792	
	m	2.0205 ± 7.5491	

Adult aging rate model: $F_{2, 2} = 36.62$, $P < 0.0266$, Age-specific survival rate model: $F_{1, 81} = 4615.17$, $P < 0.0001$, Age-specific cumulative oviposition rate model: $F_{1, 498} = 9350.7$, $P < 0.0001$, Temperature dependent fecundity model: $F_{3, 2} = 14.76$, $P < 0.0641$.

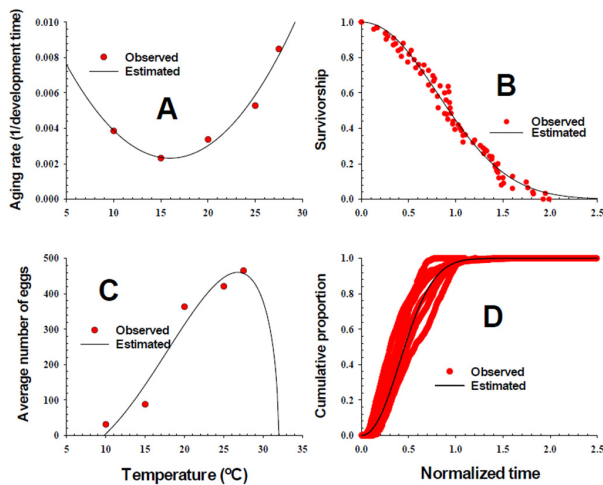


Fig. 6. Important components of oviposition model on *Phaedon brassicae*. A: adult aging rate curve (1 / mean longevity), B: age-specific cumulative survival rate curve, C: temperature-dependent fecundity curve, and D: age-specific cumulative oviposition rate curve.

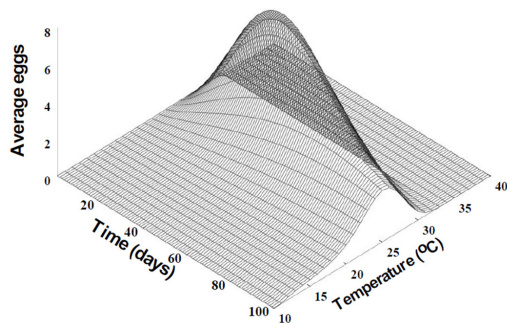


Fig. 7. Simulated oviposition density curves of *Phaedon brassicae* related to temperature ($^{\circ}\text{C}$) and cohort age.

고찰

본 연구는 수원지역 배추에서 채집한 좁은가슴잎벌레를 이용하여 발육단계별 발육기간, 성충수명과 산란을 $10 \sim 27.5^{\circ}\text{C}$ 온도 조건에서 조사하였다. 본 연구에서 알이 10°C 에서 부화하지 못하였는데 Wang et al. (2007a)이 실험에 이용한 개체군은 8°C 에서 부화하였다. Wang et al. (2007a)은 중국 후베이성 (114.3°E , 30.5°N)부근 배추 밭에서 채집한 좁은가슴잎벌레를 누대사육 후 실험을 하였는데 야외조건에서 성장한 물리적 조건, 개체군의 유전적 차이가 이러한 결과를 나타낸 것으로 사료된다. 알, 유충, 번데기의 발육기간은 온도가 증가할수록 짧아지는 경향을 보였는데(Table 6), 이러한 결과는 Choi et al. (2015)와 유사하였다. Wang et al. (2007a)의 경우, 알, 유충, 번데기의 발육기간이 28°C 까지 온도가 올라갈수록 짧아지다가 그 이후에 길어지는 경향을 보였다. Wang et al. (2007a)은 $16, 20, 24, 27^{\circ}\text{C}$ 에서 본 연구의 결과보다 짧은 발육기간을 보여주었다. Choi et al. (2015)의 경우 $21, 24, 27^{\circ}\text{C}$ 에서 본 연구의 결과보다 짧은 발육기간을 보여주었다. Choi et al. (2015)는 알, 1령, 2령, 3령 유충, 번데기, 성충전단계에 대한 발육영점온도를 $0.11, 14.08, 3.88, 0.02, 0.11, 4.04^{\circ}\text{C}$ 로 본 연구의 결과($7.1, 9.37, 9.59, 8.92, 9.34, 8.70^{\circ}\text{C}$)와 알을 제외하고 낮은 발육영점온도를 나타내었다(Table 2). Wang et al. (2007a)의 경우 알, 유충, 번데기의 발육영점온도가 $7.1, 6.9, 7.1^{\circ}\text{C}$ 로 알 발육단계의 발육영점온도는 본 연구 결과와 동일하였다. Choi et al. (2015)가 보고한 알, 번데기, 성충전단계의 유효적산온일도($132.6, 88.3, 407.6\text{DD}$)은 본 연구결과($126.86, 62.96, 344.73\text{DD}$)보다 길었다.

Table 6. Temperature dependent development data of *Phaedon brassicae* and source references in previous studies.

Temperature (°C)	Life stage			References
	Egg	Larva	Pupa	
8	56.6	-*		Wang et al. 2007a
12	16.2	35.5	13.8	Wang et al. 2007a
15	16.5	27.8	10.1	This study
16	11.4	20.4	8.2	Wang et al. 2007a
18	7.4	16.7	6.7	Choi et al. 2015
20	9.7	15.6	6.5	This study
20	6.5	13.3	5.0	Wang et al. 2007a
21	6.8	13.3	3.4	Choi et al. 2015
24	5.1	10.0	4.2	Wang et al. 2007a
24	5.0	11.4	3.1	Choi et al. 2015
25	6.8	10.0	4.1	This study
27	5.0	9.4	3.0	Choi et al. 2015
27.5	6.4	9.0	3.4	This study
28	4.3	8.7	3.2	Wang et al. 2007a
30	5.1	9.0	3.5	Wang et al. 2007a
30	4.5	8.5	3.2	Choi et al. 2015
32	5.3	-		Wang et al. 2007a
33	Not hatched			Choi et al. 2015

*The egg could not develop next life stage.

곤충의 산란행동은 개체군의 특성을 다음 세대에 전달하기 위한 중대한 생활사의 일부이다(Schowalter, 2011). 본 연구에서는 10°C에서 성충이 생존하고 산란을 하였다. Wang et al. (2007a)의 경우 12°C에서 암수의 짝짓기가 이루어지지 않아 성충수명 및 산란의 결과를 얻지 못하였다. 본 연구의 산란전기간은 20, 25, 27.5°C에서 12.5, 10.6, 7.5일 이었는데 이러한 결과는 Wang et al. (2007a)의 20, 24, 28°C에서 결과(12.4, 8.9, 7.9일)와 유사하였다. 그러나 성충수명은 본 연구의 20, 25, 27.5°C에서 결과가(296.6, 189.4, 117.9일)가 Wang et al. (2007a)의 결과(71.8, 65.4, 58.8일)보다 길었다. 산란수는 25°C를 제외하고 본 실험의 결과(631.3, 566.4, 493.9개)가 Wang et al. (2007a)의 결과(481.2, 768.7, 414.4개)보다 많았다. Wang et al. (2007a)의 경우 고온(30°C)에서 정상적으로 알부터 성충으로 발육을 하였고 성충이 산란을 한 반면 본 연구는 예비실험을 통해 30°C에서 성충이 생존하지 못하였다. 20°C이하에서는 산란최성기를 나타내는 시점이 3회를 나타냈고 누적 산란곡선은 trimodal 분포를 보여주었다(Fig. 4). 좁은가슴잎벌레는 봄, 가을철에 시설하우스나 노지재배 십자화과 채소에 피해를 주는 것으로 알려져 있다. 저온(10°C 이상)에서 성충의 생존과 지속적인 산란, 15°C이상에서 성충으로 성공적인 발육은 좁은가슴잎벌레가

십자화과 작물에 주요한 해충임을 나타내는 주요한 결과들이다. 자연조건에서는 좁은가슴잎벌레 성충은 광주기의 명기시간이 12시간 이상이 되면 하면을 하게 되는데 (Wang et al., 2007b) 본 실험의 사육조건 16:8(명:암)에서 성충이 산란을 정지했다가 다시 시작하는 생리적인 변화를 보여준 것에 대한 실험이 필요하다.

본 연구에서는 배추를 이용하여 좁은가슴잎벌레 알, 유충, 번데기의 온도발육과 온도발육모형, 발육완료모형, 성충의 수명과 산란 및 산란모형을 작성하였다. 본 연구에서 제시한 수학적 모델들과 생물적 자료들은 십자화과작물에 피해를 주는 좁은가슴잎벌레의 생물계절학을 이해하고 종합적인 개체군관리를 수행하기 위한 기본적인 자료로 이용될 수 있을 것으로 사료된다. 보다 구체적인 모델의 적용을 위해서는 연간 발생소장 조사와 성충의 생식과 관련된 생리적인 변화에 미치는 온도 영향에 대한 연구가 필요하다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 연구과제(과제번호 RS-2021-RD009979)을 수행하는 과정에서 얻은 결과를 바탕으로 작성되었습니다.

Statements for Authorship Position & Contribution

- Ahn, J.J.: National Institute of Horticultural and Herbal Science, Researcher; Data Analysis, wrote and edited the manuscript.
- Kim, K.H.: Client Service Division, Researcher; Edited the manuscript.
- Park, H.H.: National Institute of Agricultural Sciences, Senior Researcher; Edited the manuscript.
- Lee, G.S.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Edited the manuscript.
- Kim, J.H.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Designed experiment, Investigated the process, collected data, wrote and edited the manuscript.
- Jeong, I.H.: National Institute of Agricultural Sciences, Researcher; Designed experiment, wrote and edited the manuscript.

All authors read and approved the manuscript.

Literature Cited

- Ahn, J.J., Choi, K.S., Koh, S., 2019. Effects of temperature on the development, fecundity, and life table parameters of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). *Appl. Entomol. Zool.* 54, 63-74.
- Ahn, J.J., Kim, E.Y., Seo, B.Y., Jung, J.K., 2022a. Effects of temperature on the development and reproduction of *Matsumuraese falcana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 61, 435-447.
- Ahn, J.J., Kim, E.Y., Seo, B.Y., Jung, J.K., 2022b. Effects of temperature on the development and reproduction of *Matsumuraese phaseoli* (Lepidoptera: Tortricidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 61, 461-473.
- Ahn, J.J., Kim, E.Y., Seo, B.Y., Jung, J.K., 2022c. Effects of temperature on the development and reproduction of *Ostrinia scapulalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 61, 577-590.
- Ahn, J.J., Kim, E.Y., Seo, B.Y., Jung, J.K., Lee, S-W., 2022d. Effects of temperature on the development and fecundity of *Maruca vitrata* (Lepidoptera: Crambidae). *Korean J. Appl. Entomol.* 61, 563-575.
- Briere, J.F., Pracros, P., Le Roux, L.Y., Pierre, J.S., 1999. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environ. Entomol.* 28, 22-29.
- Campbell, A., Frazer, B.D., Gilbert, N., Gutierrez, A.P., Mackauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431-438.
- Choi, D-S., Ko, S-J., Ma, K-C., Kim, D-I., Kim, H-W., 2015. Development periods and damage of Chinese cabbage (*Brassica campestris*) by *Phaedon brassicae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Kor. J. Soil Zool.* 19, 57-62.
- EPPO, 2010. Mini data sheet on *Phaedon brassicae*, Paris.
- Hoffmann, K.H., 1985. Metabolic and enzyme adaptation to temperature, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 1-32.
- Karimi-Malati, A., Fathipour, Y., Talebi, A.A., 2014. Development response of *Spodoptera exigua* to eight constant temperatures: linear and nonlinear modelling. *J. Asia Pacific Entomol.* 17, 349-354.
- Kim, D-S., Ahn, J.J., Lee, J-H., 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: characteristics and developmental process of models. *Korean J. Appl. Entomol.* 56, 1-18.
- Pinder III, J.E., Wiener, J.G., Smith, M.H., 1978. The Weibull distribution: a new method of summarizing survivorship data. *Ecology* 59, 175-179.
- Ratte, H.T., 1985. Temperature and insect development, in: Hoffmann, K.H. (Ed.), *Environmental physiology and biochemistry of insects*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 33-66.
- RDA, 2015. Annual report of National Institute of Agricultural Sciences, Jeonju.
- SAS Institute, 2004. SAS system for window, release 8.02, Cary, NC.
- Schowalter, T.D., 2011. *Insect ecology: An ecosystem approach*, 3rd ed., Academic Press, CA.
- SYSTAT, 1996. *TableCurve 2D: user's manual for windows*, SYSTAT, Inc., CA.
- Wagner, T.L., Wu, H.I., Sharpe, P.J.H., Schoolfield, R.M., Coulson, B.N., 1984. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77, 208-225.
- Wang, X., Zhou, X., Lei, C., 2007a. Development, survival and reproduction of the Brassica leaf beetle, *Phaedon brassicae* Baly (Coleoptera: Chrysomelidae) under different thermal conditions. *Pan-Pac. Entomol.* 83, 143-151.
- Wang, X-P., Xue, F-S., Tan, Y-Q., Lei, C-L., 2007b. The role of temperature and photoperiod in diapause induction in the brassica leaf beetle, *Phaedon brassicae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Eur. J. Entomol.* 104, 693-697.
- Weibull, W., 1951. A statistical distribution functions with wide applicability. *J. Appl. Mech.* 18, 293-297.