

흰등멸구 [*Sogatella furcifera* (Horvath)] 온도 발육 모델

박창규* · 박흥현 · 김광호 · 이상계

국립농업과학원 농산물안전성부 작물보호과

Temperature-dependent Development Model of White Backed Planthopper (WBPH), *Sogatella furcifera* (Horvath) (Homoptera: Delphacidae)

Chang-Gyu Park*, Kwang-Ho Kim, Hong-Hyun Park and Sang-Guei Lee

Crop protection Division, Department of Crop Life Safety, National Academy of Agricultural Science, Suwon 441-853, Republic of Korea

ABSTRACT: The developmental times of the immature stages of *Sogatella furcifera* (Horvath) were investigated at ten constant temperatures (12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5, 35±1°C), 20~30% RH, and a photoperiod of 14:10 (L:D) h. Eggs were successfully developed on each tested temperature regimes except 12.5°C and its developmental time was longest at 15°C (22.5 days) and shortest at 32.5°C (5.5 days). Nymphs successfully developed to the adult stage from 15°C to 32.5°C temperature regimes. Developmental time was longest at 15°C (51.9 days) and it was decreased with increasing temperature up to 32.5°C (9.0 days). The relationships between developmental rate and temperature were fitted by a linear model and seven nonlinear models (Analytis, Briere 1, 2, Lactin 2, Logan 6, Performance and modified Sharpe & DeMichele). The lower threshold temperature of egg and total nymphal stage was 10.2°C and 12.3°C respectively. The thermal constant required to complete egg and nymphal stage were 122.0 and 156.3 DD, respectively. The Briere 1 model was best fitted ($r^2 = 0.88 \sim 0.99$) for all developmental stages, among seven nonlinear models. The distribution of completion of each development stage was well described by three non-linear models (2-parameter, 3-parameter Weibull and Logistic) ($r^2 = 0.91 \sim 0.96$) except second and fifth instar.

Key words: *Sogatella furcifera*, Temperature-dependent development models, Stage emergence model

조 록: 흰등멸구, *Sogatella furcifera* (Horvath), 의 온도에 따른 알 및 약충 발육 기간을 12.5~35±1°C 범위에서 2.5°C 간격으로 10개 항온, 14:10(L:D) h 광, 상대습도 20~30% 조건에서 조사하였다. 알은 12.5°C를 제외한 모든 온도 조건에서 1령으로 성공적으로 발육하였으며, 15°C에서 22.5일로 가장 길었고, 32.5°C에서 5.5일로 가장 짧았다. 약충은 15~32.5°C 온도범위에서 성충까지 발육 가능하였으며, 약충 전체 발육기간은 15°C에서 51.9일로 가장 길었으며 온도가 증가함에 따라 짧아져 32.5°C에서 9.0일로 가장 짧았다. 온도와 발육률과의 관계를 설명하기 위해 선형 및 7개의 비선형(Analytis, Briere 1, 2, Lactin 2, Logan 6, Performance, Modified Sharpe and DeMichele) 모델을 사용하여 분석하였다. 선형 모델을 이용하여 추정된 알과 약충 전기간 발육을 위한 발육영점온도는 각각 10.2°C와 12.3°C였으며 발육에 필요한 유효적산온도는 각각 122.0, 156.3 DD였다. 7가지 비선형 모델 중 Briere 1 모델이 모든 발육단계에서 온도와 발육률과의 관계를 가장 잘 설명하였다($r^2 = 0.88 \sim 0.99$). 알 및 유충의 발육단계별 발육완료 분포는 사용된 3가지 비선형(2-parameter, 3-parameter Weibull, Logistic) 모델 모두 2령과 5령을 제외한 발육단계에서는 비교적 높은 $r^2(0.91 \sim 0.96)$ 값을 보여 양호한 모형 적합성을 보였다.

검색어: 흰등멸구, 온도의존적 발육 모델, 발육완료 모델

우리나라에서 흰등멸구 [*Sogatella furcifera* (Horvath)]는 매년 해외로부터 비래, 정착한 후 2~3세대를 경과하며 벼의

생육 및 품질 저하에 영향을 미치는 벼의 중요 해충 중 하나이다(Uhm, 1991). 흰등멸구는 국내에서 월동이 불가능하며 매년 6월부터 7월 사이 저기압 통과시 해외로부터 비래하는 것으로 알려져 있으며(Kisimoto, 1971; Seino et al., 1987; Uhm, 1991), 비래 근원지에 장시형 성충의 밀도가 형성되어 있고 기상 조건만 충족된다면 연중 언제나 비래하여 올 수 있다(Wada

*Corresponding author: changgpark@korea.kr

Received October 16 2012; Revised February 20 2013

Accepted March 25 2013

et al., 1987). 비래 해충의 경우 비래 후 시간에 따른 밀도 변동과 총태의 변화를 정확하게 예측하는 것은 방제 시기와 방제 수단을 결정하는데 중요한 정보가 되는데 이를 위해 많이 사용되는 방법이 유효 적산온도를 이용하거나, 온도에 따른 발육률 적산에 기초한 개체군 밀도 변동 모델을 이용하는 것이다. 흰등멸구를 대상으로 온도에 따른 발육 연구들이 일부 수행되었으며 발육영점온도 등도 보고되어 있으나(Suenaga, 1963; Hirao, 1972; Noda, 1989; Uhm, 1991), 수학적 모델을 이용하여 발육률을 분석하고 개체군 밀도 변동 모델 개발에 적용시킬 다양한 정보들을 제공한 연구 자료는 없었다. 따라서 본 연구는 다양한 항온 조건에서 흰등멸구의 온도에 따른 발육 특성을 조사하고, 여러 가지 선형, 비선형 온도 의존적 발육 모델들의 매개변수들을 제공하여 다양한 발육 예측 수단 개발을 위한 기본 자료를 제공하고자 하였다. 또한 동일 연령집단 기반의 개체군 밀도 변동 모델 개발에 필수적인 몇 개의 온도 독립적인 발육완료 함수의 매개변수들을 제공하여 동일연령집단을 기반으로 하는 보다 정밀한 개체군 밀도 변동 모델 개발에 필요한 기초자료를 제공하고자 수행하였으며 이에 그 결과를 보고하고자 한다.

재료 및 방법

실험 곤충의 사육

흰등멸구 개체군은 국립농업과학원 작물보호과 해충사육실(25±2°C, 40~60% RH, L:D = 16:8)에서 파종 후 14일 이상 경과한 2-3 엽기 유묘(추청벼)를 스테인레스 사각 용기(가로 35 cm, 세로 31 cm, 높이 5.5 cm)에 넣고 아크릴 사육 상자(가로 30 cm, 세로 25.5 cm, 높이 20.5 cm)를 씌운 상태에서 누대 사육하였다.

온도 발육 시험

난 발육기간의 조사는 2010년 8월 11일 국립농업과학원 작물보호과 해충 사육실에서 누대 사육중인 성충 암수 80쌍 이상을 플라스틱 원형 케이지(직경 6.5 cm, 높이 11 cm)에 넣고 25°C에서 24시간 간격으로 3회 채란하여 사용하였다. 산란된 유묘는 직경 4 cm, 높이 8.5 cm의 플라스틱 원형 케이지 10개에 고루 나누어 넣고 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 32.5, 35°C 10개 항온 조건으로 설정된 다단실험온기(NK-system TG-100-ADCT, ±1.0°C, RH 20~30%, L:D = 14:10)로 옮겨 발육을 진행시켰다. 24시간 간격으로 부화한 1령 약충을 조사하였으며, 난 발육기간은 가온개시일로부터 1령 약충으로 부

화한 날까지로 계산하였다.

약충 발육기간의 조사는 2010년 8월 14일부터 앞에서 기술한 난 발육실험에서 부화한 약충들과 25°C에서 집단으로 부화시킨 24시간이 경과하지 않은 약충들을 사용하였다. 부화한 1령 약충을 2% 한천 배지에 추청벼 유묘를 1본씩 이식한 유리병(Iwaki, code 1880 SV15, 직경 2.5 cm, 높이 5.5 cm)에 1마리씩 넣은 후 난 발육 조사와 같은 온도 조건으로 설정된 다단실험온기(NK-system TG-100-ADCT, ±1.0°C, RH 20~30%, L:D = 14:10)로 옮겨 발육을 진행시켰다. 약충 발육 조사는 각 온도별로 최초 50마리씩 처리하였으며, 24시간 간격으로 탈피각 존재 여부를 확인하여 영기 변화를 기록하였다.

온도발육 모델 및 발육 완료 분포 모델

선형 모델

온도와 발육률과의 관계를 나타낸 선형 모델은 최소자승법(Campbell et al., 1974)을 사용하여 구하였으며(수식 1), 온도에 따른 알 및 약충의 영기별 발육률은 각 발육단계별 평균 발육기간의 역수로 표현하였다.

$$r(T_c) = aT_c + b \quad (1)$$

수식 (1)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률이며, T_c 는 온도(°C) a 는 직선회귀식의 기울기이며, b 는 0°C에서 발육률이다. 매개변수의 추정은 윈도우용 TableCurve 2D(SYSTAT, 2002)을 사용하였다. 각 발육단계별 발육영점온도는 회귀직선식의 X절편(-b/a) 값이 되고, 발육단계별 발육완료에 필요한 유효적산온도(Degree-day)는 기울기의 역수(1/a) 값이다.

비선형 모델

온도와 발육률과의 관계를 분석하기 위해 사용된 비선형 모델은 Analytis(Analytis, 1981)(수식 (2)), Briere 1, 2(Briere et al., 1999)(수식 3, 4), Lactin 2(Lactin et al., 1995)(수식 (5)), Logan 6(Logan et al., 1976)(수식 (6)), Performance(Huey and Stevenson, 1979)(수식 (7)), Sharpe 와 DeMichele(1977)이 제안하고 Schoolfield et al.(1981)이 수정한 Poikilotherm rate 모델(수식 8)을 사용하였다.

$$r(T_c) = a(T_c - T_{min})^n (T_{max} - T_c)^m \quad (2)$$

수식 (2)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률, T_c 는 온도(°C), a, n, m 은 매개변수, T_{\min} 는 발육임계 하한온도, T_{\max} 은 발육 임계 상한온도를 의미한다.

$$r(T_c) = aT_c(T_c - T_0)(T_L - T_c)^{1/2} \quad (3)$$

$$r(T_c) = aT_c(T_c - T_0)(T_L - T_c)^{1/b} \quad (4)$$

수식 (3), (4)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률, T_c 는 온도(°C), a, b 는 매개변수, T_0 는 발육영점온도, T_L 은 치사 상한온도를 의미한다.

$$r(T_c) = e^{(\rho T_c)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T_c)/\Delta T)} + \lambda \quad (5)$$

수식 (5)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률, T_c 는 온도(°C), ρ 는 최적온도에서 발육률 상수, T_L 은 치사 상한온도, ΔT 는 고온부분 경계지역의 온도 범위로서 생리적인 장애가 최우선 영향이 되는 온도 범위를 의미하며, λ 는 이 식에서 음의 y절편 값을 가지게 만들므로써 발육영점온도를 추정할 수 있도록 해주는 값이다.

$$r(T_c) = \psi(e^{(\rho T_c)} - e^{(\rho T_L - (T_L - T_c)/\Delta T)}) \quad (6)$$

수식 (6)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률, ψ 는 최대발육률, T_c 는 온도(°C), ρ 는 최적온도에서 발육률 상수, T_L 은 치사 상한온도, ΔT 는 고온부분 경계지역의 온도 범위로서 생리적인 장애가 최우선 영향이 되는 온도 범위를 의미한다.

$$r(T_c) = SC(1 - e^{-K_1(T_c - T_l)})(1 - e^{-K_2(T_c - T_u)}) \quad (7)$$

수식 (7)에서 $r(T_c)$ 은 온도에 따른 발육률, SC 는 척도모수, T_c 는 온도(°C), $-K_1$ 은 곡선의 하한 부분의 기울기, K_2 는 곡선의 상한 부분의 기울기, T_l 은 발육임계 하한 온도, T_u 는 발육 상한 임계온도를 의미한다.

$$r(T_c) = \frac{RH025 \frac{T}{298.15} \cdot \exp[\frac{HA}{R}(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T})]}{1 + \exp[\frac{HL}{R}(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T})] + \exp[\frac{HH}{R}(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T})]} \quad (8)$$

수식 (8)에서 $r(T_c)$ 은 절대 온도(°K)에서의 발육률이며, R 은 기체상수(1.987cal·deg⁻¹·mole⁻¹)이고, $RH025$ 는 25°C에서

의 발육률로 이 온도는 발육에 어떤 영향도 미치지 않는다는 가정을 포함한다. HA 는 모형에서 가장한 속도조절효소가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피이며, TL 은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도이고, HL 은 속도조절효소의 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화이다. 한편 TH 는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 활성을 나타내게 되는 온도이며, HH 는 이와 관련된 엔탈피의 변화를 의미한다.

분석에 사용된 모든 비선형 모형의 매개변수 추정을 위해서 윈도우용 TableCurve 2D(SYSTAT, 2002)의 사용자 정의 비선형 모형 분석 모듈을 사용하였다.

발육완료 분포 모델

각 발육단계별 발육완료 분포를 알아내기 위하여 2-parameter 와 3-parameter Weibull 모델(Wagner et al., 1984)(수식 9, 10), Sigmoid 모델(Neter and Wasserman, 1974)(수식 11)을 사용하였다.

$$F(x) = 1 - \exp[-((x - \gamma)/\eta)^\beta] \quad (9)$$

$$F(x) = 1 - \exp[-(x/\eta)^\beta] \quad (10)$$

수식 (9), (10)에서 $F(x)$ 는 표준화된 시간 x (발육기간/평균 발육기간)에서 동일한 연령집단의 개체들 중에 다음 연령단계로 발육이 완료된 누적 개체수들의 비율을 의미하며, γ, η, β 는 비선형 회귀식의 매개변수이다.

$$F(x) = e^{(\beta_0 + \beta_1 x)} / (1 + e^{(\beta_0 + \beta_1 x)}) \quad (11)$$

수식 (11)에서 $F(x)$ 는 표준화된 시간 x (발육기간/평균 발육기간)에서 동일한 연령집단의 개체들 중에 다음 연령단계로 발육이 완료된 누적 개체수들의 비율을 의미하며, β_0, β_1 은 비선형 회귀식의 매개변수이고, 이들의 추정을 위하여 윈도우용 TableCurve 2D(SYSTAT, 2002)의 사용자 정의 비선형 모형 분석 모듈을 사용하였다.

결과 및 고찰

알 및 약충의 발육

흰등멸구 알 발육은 12.5°C를 제외한 모든 항온조건에서 정상적으로 발육하여 부화하였으며, 발육기간은 15°C에서 22.5

일로 가장 길었고 32.5°C에서 5.5일로 가장 짧았다(Table 1). 25°C에서 알의 발육기간은 7.4일로 일본학자들이 보고한 6.1, 6.2, 6.5일 보다는(Mochida et al., 1982; Noda, 1989)는 1일 이상 길었으나 Uhm(1991)이 보고한 7.6일과는 비슷하였다. 약충 발육은 12.5°C와 35°C를 제외한 전 온도 범위에서 성충까지 발육에 성공하였으나 32.5°C의 경우 성충까지 우화하는데 총 90%의 사망률을 보였다. 약충 전기간의 온도별 평균 발육기간은 15°C에서 가장 길어 51.9일이 소요되었으며, 32.5°C에서 9.0일로 가장 짧았다. 약충 영기별 발육특성을 보면 거의 모든 온도 조건에서 비슷한 경향을 보였는데 5령의 기간이 가장 길었고, 1령, 4령 순이었다. 온도에 따른 발육특성을 보면 1~3령은 30°C 이상이 되어야만 발육속도가 급격히 감소하는데 반해 4~5령은 27.5°C 이상이 되면 발육속도가 급격히 감소하는 경향을 보였다(Table 1). 기존의 연구 자료와 비교할 때 25°C에서 약충 발육기간을 보면 수컷의 경우 11.4일, 12.6일 암컷의 경우 12.3일, 13.3일(Noda, 1989; Uhm, 1991) 그리고 Mochida et al.(1982)이 보고한, 12.8일 등이 있는데 본 연구 결과는 13.2일

로 Uhm(1991)의 연구결과와 비슷하였다.

선형 모형을 이용하여 추정한 알의 발육 영점온도는 10.2°C, 발육완료에 필요한 유효적산온도는 122.0 DD 였다. 25°C에서 알의 발육기간은 1령부터 5령까지 약충 발육단계별 발육 영점 온도는 각각 11.2, 11.2, 11.1, 12.1, 12.5°C, 약충 전체의 발육 영점온도는 12.3°C로 추정되었으며(Table 2) 유효적산온도는 각각 40.0, 32.1, 31.2, 29.7, 39.2 DD 와 156.3 DD로 계산되었다. 따라서 발육에 필요한 유효적산온도를 볼 때 4령, 3령, 2령, 5령, 1령 순으로 발육기간이 길었다. Noda(1989)의 결과에 따르면 알의 발육 영점온도는 12.6°C, 유효적산온도는 78 DD, 약충의 발육영점온도는 11.2°C 유효적산온도는 169.9~178.9 DD로 본 연구와 비교할 때 다소 차이가 있었다. 이러한 실험 결과의 차이는 시험 환경, 조사 방식, 사용된 기주 식물의 종류 및 상태에 따라 달라질 수 있으며 특히 Noda(1989)의 경우 조사된 온도 조건이 본 연구 조건과 달라 직선회귀식을 구한 온도 범위의 차이에서 기인한 것일 수도 있다는 생각을 할 수 있겠으나, 다양한 원인에 대한 충분한 검토가 이루어져야 정확한 해석이

Table 1. Developmental period (days)(mean±SEM) for immature stages of *Sogatella furcifera* at constant temperatures

Temperature (°C)	Egg	Nymphal stage					
		First	Second	Third	Fourth	Fifth	Total ^{a)}
12.5	-	18.3±5.55a (24)	20.3±3.06a (3)	- ^{b)}	-	-	-
15.0	22.5a ^{c)} (1) ^{d)}	9.7±2.38b (40)	8.8±1.04b (37)	8.6±0.89a (34)	10.2±0.98a (33)	14.7±1.46a (29)	51.9±3.62a (29)
17.5	17.5±1.51b (43)	6.3±1.58c (47)	5.6±1.01c (47)	5.2±1.10b (47)	5.7±0.94b (45)	7.7±0.83b (44)	30.5±2.93b (44)
20.0	11.2±1.00c (50)	4.8±0.82d (46)	3.5±0.59d (43)	3.2±0.64cd (43)	3.5±0.67c (43)	5.1±0.51c (43)	20.0±1.20c (43)
22.5	9.3±1.17d (57)	3.9±0.85de (38)	2.7±0.57def (36)	2.8±1.12de (36)	3.0±0.53c (36)	4.5±1.04c (35)	16.9±1.99d (35)
25.0	7.4±0.73e (65)	3.1±0.72ef (43)	2.5±0.70efg (43)	2.1±0.56ef (42)	2.3±0.74d (41)	3.3±0.65d (41)	13.2±1.08e (41)
27.5	5.8±0.73ef (50)	2.5±0.57f (33)	1.8±0.68fg (32)	1.8±0.63f (32)	1.9±0.44d (31)	2.4±0.62e (31)	10.4±0.92f (31)
30.0	5.7±0.63f (43)	2.0±0.50f (49)	1.8±0.52g (46)	1.7±0.57f (46)	2.0±0.36d (46)	3.1±0.57de (38)	10.2±0.88f (38)
32.5	5.5±0.89f (41)	2.0±0.44f (47)	1.8±0.63g (44)	1.9±0.50f (43)	2.3±0.53d (36)	2.6±1.34de (5)	9.0±1.22f (5)
35.0	6.1±0.82ef (11)	2.6±0.75f (27)	3.0±1.29de (13)	3.8±0.96c (4)	-	-	-

a) Total represents developmental time (day) of total nymphal stage.

b) Not examined.

c) Values followed by the same letter within a column are not significantly different (P>0.05, Tukey's Test)

d) Values in parenthesis are number of examined individuals.

Table 2. Lower threshold temperatures and thermal requirements estimated by linear regression for *Sogatella furcifera*

Stage	Regression equation	r ²	Lower threshold temperature (°C)	Degree days (DD)
Egg	Y=0.0082X-0.084	0.99	10.2	122.0
1 st nymph	Y=0.0250X-0.280	0.98	11.2	40.0
2 nd nymph	Y=0.0311X-0.349	0.99	11.2	32.1
3 rd nymph	Y=0.0321X-0.355	0.98	11.1	31.2
4 th nymph	Y=0.0337X-0.408	0.99	12.1	29.7
5 th nymph	Y=0.0255X-0.320	0.97	12.5	39.2
Total ^{a)}	Y=0.0064X-0.079	0.99	12.3	156.3

^{a)} Total means total nymphal stage.

Table 3. Parameter estimates for seven non-linear models describing the relationship between the temperature and developmental rate of all immature stages of *Sogatella furcifera*

Model	Parameter & adjusted r ²	Egg	Nymphal stages					
			First	Second	Third	Fourth	Fifth	Total ^{a)}
Analytis	a	0.0000014	0.0000700	0.0006980	0.0005195	0.0001641	0.0000399	0.0000268
	T _{min}	1.59	1.11	7.18	7.54	7.83	7.87	7.32
	n	2.8976	2.5304	1.9567	1.9969	2.2226	2.214	2.1498
	T _{max}	41.95	35.23	35.37	35.46	35.52	40.74	40.27
	m	0.7956	0.1944	0.3483	0.4685	0.6697	0.9660	0.6705
	r ²	0.99	0.98	0.98	0.99	0.95	0.77	0.96
Briere 1	a	0.000078	0.000281	0.000405	0.000432	0.00042	0.00025	0.00006
	T ₀	9.14	10.84	11.38	11.38	11.64	10.97	10.93
	T _L	40.86	38.10	36.06	35.59	34.75	36.81	39.14
	r ²	0.99	0.94	0.97	0.99	0.98	0.88	0.98
Briere 2	a	0.00013	0.00056	0.00055	0.00047	0.00044	0.00017	0.00007
	T ₀	8.27	7.28	9.88	10.64	11.53	11.46	10.72
	T _L	38.09	35.08	35.31	35.39	34.58	38.68	37.94
	b	3.017	7.605	3.092	2.303	2.092	1.537	2.322
	r ²	0.99	0.98	0.98	0.99	0.97	0.84	0.97
Lactin 2	ρ	0.13436	0.16684	0.14705	0.13933	0.11830	0.09374	0.12629
	T _L	40.24	37.76	37.26	37.04	37.50	41.18	39.55
	ΔT	7.42	5.98	6.75	7.09	8.23	10.25	7.90
	λ	-0.0256	-0.0253	-0.1219	-0.1608	-0.3056	-0.3178	-0.0346
	r ²	0.99	0.98	0.98	0.99	0.97	0.84	0.97
Logan 6	ψ	0.02802	0.01426	0.04118	0.05030	0.04147	0.03459	0.00736
	ρ	0.15348	0.13892	0.17216	0.16374	0.17570	0.16687	0.16869
	T _L	39.20	37.26	36.47	36.18	35.02	36.28	36.94
	ΔT	6.24	4.09	5.40	5.61	5.29	5.57	5.47
	r ²	0.98	0.98	0.96	0.97	0.93	0.80	0.95
Performance	SC	32.50	60.37	69.52	75.87	76.49	217.42	117.14
	K _i	0.00027	0.00041	0.00047	0.00048	0.00048	0.00012	0.00005
	T ₀	10.74	11.15	11.42	11.94	12.49	12.45	12.29
	K _u	0.4066	1.0364	0.4860	0.3389	0.2798	0.1940	0.3013
	T _L	39.13	36.04	36.17	36.14	35.61	38.82	38.81
	r ²	0.98	0.97	0.98	0.99	0.95	0.76	0.96

Table 3. Continued

Model	Parameter & adjusted r^2	Egg	Nymphal stages					
			First	Second	Third	Fourth	Fifth	Total ^{a)}
Modified Sharpe and DeMichele	RH025	0.1519	0.3310	0.4472	0.5745	0.5109	0.4847	0.1465
	HA	18414.2	16473.9	10925.5	2976.4	20358.7	28121.1	27561.3
	HL	-43467	-114710	-62505	-44256	-109455	-587570	-126690
	TL	284.45	285.25	288.39	292.21	287.26	287.80	286.69
	HH	37150.5	101462.9	121363.0	147342.1	59718.6	43221.1	31153.2
	TH	306.04	307.81	307.50	307.55	303.73	300.59	298.73
	r^2	0.99	0.99	0.98	0.98	0.94	0.55	0.94

^{a)} Total means total nymphal stage.

Table 4. Estimated parameters of three stage emergence models for each stage of *Sogatella furucifera*

Model	Parameter & adjusted r^2	Egg	Nymphal stages					
			First	Second	Third	Fourth	Fifth	Total ^{a)}
2-parameter Weibull	β	13.2581	3.8081	4.5856	4.9382	7.9312	6.3656	13.3316
	η	0.9678	0.9865	0.9502	0.9382	0.9312	0.9558	1.0035
	r^2	0.95	0.92	0.90	0.91	0.92	0.85	0.96
3-parameter Weibull	β	9.9076	2.9653	125.7266	545.5847	-930.0438	310.7790	5.5976
	γ	0.2352	0.1964	-24.0365	-96.6980	114.7533	-43.6857	0.5683
	η	0.7324	0.7864	24.9966	97.6444	-113.8217	44.6453	0.4336
	r^2	0.95	0.92	0.91	0.91	0.92	0.85	0.96
Logistic	a	-18.9640	-5.7363	-6.4794	-7.2071	-11.0642	-9.3483	-20.1301
	b	20.2142	6.4191	7.4300	8.3090	12.5507	10.4142	20.7090
	r^2	0.95	0.92	0.89	0.91	0.92	0.85	

^{a)} Total means total nymphal stage.

가능하리라 추정된다.

과거에 많은 연구자들이 발육임계 하한과 상한 부근에서 해충의 발육속도와 온도와의 관계를 비선형적으로 설명하려는 많은 노력들을 하였으며, 본 연구에서도 발육 임계 상한 온도 부근에서 발육률의 세밀한 해석을 위해 기본적인 7개의 비선형 모델들 각각의 매개변수들을 추정, 제공하고자 하였다(Table 3). 발육률을 기반으로 하는 개체군 밀도 변동 예측 프로그램을 만들 때 목적에 따라 모델이 복잡하나 정확성이 높은 발육률 모델을 사용하거나 정확성은 다소 떨어지더라도 계산이 간단한 모형 사용하는 등 개발자와 의도, 개발환경 및 사용자의 필요에 따라 다양한 발육률 함수를 사용할 수 있을 것이다. Table 3은 본 연구에서 사용된 Analytis 모델 등 7개의 비선형 모델들 각각의 매개변수들을 추정한 결과를 보여주고 있는데 알 발육의 경우 모든 모델에서 조정된 결정계수 값이 0.98~0.99로 높은 적합성을 보였으며, 약충 발육 영기별로 볼 때 1령부터

4령까지는 모든 비선형 모델들에서 0.94부터 0.99까지 비교적 높은 해석력을 보였다. 그러나 5령 발육의 경우 모델에 따라 조정된 결정계수가 0.55부터 0.88까지 변이가 컸으며 가장 낮은 결정계수를 보인 모델은 변형된 Sharpe and DeMichele 모델이었으며 가장 높은 모델 적합성을 보인 모델은 Briere 1 모델이었다. 비선형 모델들의 해석력을 비교하는데 조정된 결정계수 값이나, AIC(Akaike information criteria), BIC(Bayes-Schwartz information criteria) 등을 사용할 수 있으며(Shi and Ge, 2010) 본 연구에서 사용된 조정된 결정계수 값에 기초하여 결과를 종합해 볼 때 흰등멸구 알 및 약충의 온도에 따른 발육률 해석에 가장 적합한 모델은 Briere 1 모델로 판단되었다.

알 및 약충의 발육완료

온도를 독립변수로 사용하고 동일 연령집단(cohort)을 기반

으로 하는 개체군 밀도 변동 예측 프로그램을 만들기 위해서는 온도와 상관없이 동일 발육단계의 특정 연령 집단이 시간의 흐름에 따라 발육이 완료되는 분포 모델이 필요하게 된다. 온도 독립적인 발육 완료 모델을 만들기 위해서는 각 발육단계별 발육기간의 평균값이나 중앙값으로 개체들의 발육기간을 나누어 정규화 시키게 되면 온도에 관계없이 모양이 같거나 비슷한 모습을 지니는 누적 빈도 분포 곡선을 얻을 수 있다(Sharpe et al., 1977; Curry et al., 1978b). 동일한 발육단계, 동일한 연령집단의 발육완료를 추정하는 이론은 Curry et al. (1978a)에 의하여 곤충의 발육률과 분포의 함수로부터 개발되어 졌는데, 본 연구에서도 위의 방법과 유사하게 각각의 온도조건에서 개체들의 발육기간을 평균 발육기간으로 나누는 방법으로 발육기간을 정규화시킨 후 2-parameter와 3-parameter Weibull 함수 및 로지스틱 함수에 적용시켰다. 사용된 3개의 모델 모두에서 알, 1령, 3령, 4령의 발육완료 적합성(r^2)은 0.91 이상으로 비교적 높았으나 2령, 5령의 경우 모델에 따라 0.85부터 0.91까지 다소 떨어졌다(Table 4).

이상의 연구 결과들을 이용한다면 단기 미래 특정 시점에서 약충들의 영기 분포 예측이 가능하여 단기적인 방제 전략을 구축하는데 도움을 줄 것으로 판단되며, 동일 연령 집단의 성충 사망율, 총산란수, 누적산란완료율 함수들을 추가로 개발하게 된다면 다음세대까지 장기적인 흰등멸구 개체군 밀도의 정량적 정성적 변화 예측이 가능하게 되고 이를 기반으로 한 방제 전략 구축에 도움이 될 것이다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 기관고유사업 "분자생물학적 기법을 이용한 해충 관리 기술 개발" (과제번호: PJ008946호)의 지원에 의하여 연구가 수행되었으며, 발육조사에 도움을 주신 윤미순 여사님께 감사사를 드립니다.

Literature Cited

Analytis, S., 1981. Relationship between temperature and development times in phytopathogenic fungus and in plant pests: a mathematical model. *Agric. Res. (Athens)*. 5, 133-159.

Briere, J.F., Pracros, P., Le Roux, A.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., Markauer, M., 1974. Temperature requirements of some aphids and their parasites. *J. Appl. Ecol.* 11, 431-438.

Curry, G.L., Feldman, R.M., Smith, K.C., 1978a. A stochastic model of a temperature-dependent population. *J. Theor. Pop. Biol.* 13, 197-213.

Curry, G.L., Feldman, R.M., Sharpe, P.J.H., 1978b. Foundation of stochastic development. *J. Theor. Biol.* 74, 397-410.

Hirao, J., 1972. Bionomics of two injurious planthoppers in a paddy field and suitable timing of insecticide application. *Bull. Chugoku Natl. Agr. Exp. Stn. Series E.* 7, 19-49.

Huey, R.B., Stevenson, R.D., 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 19, 357-366.

Kisimoto, R., 1971. Long distance migration of planthoppers, *Sogatella furcifera* and *Nilaparvata lugens*. *Symp. Rice Insects Trop. Agri. Ser.* 5, 201-216.

Lactin, D.J., Holliday, N.J., Johnson, D.L., Craigen, R., 1995. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environ. Entomol.* 24, 68-75.

Logan, J.A., Wolkind, D.J., Hoyt, S.C., Tanigoshi, L.K., 1976. An analytical model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5, 1133-1140.

Mochida, O., Perfect, T.J., Dyck, V.A., Mahar, M.M., 1982. The whitebacked planthopper *Sogatella frucifera* (Horvath) (Hom. Delphacidae), its pest status and ecology. Paper presented at the International Rice Research Conference, 8-22. Apr., Los Banos, Philippines. 71pp.

Neter, J., Wasserman, W., 1974. *Applied linear statistical models*. Richard D. Irwin, Inc. Homewood, Illinois.

Noda, H., 1989. Developmental zero and total effective temperature of three rice planthoppers (Homoptera: Delphacidae). *Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.* 33, 263-266.

Schoolfield, R.M., Sharpe, P.J.H., Magnuson, C.E., 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88, 719-731.

Seino, H., Shiotsuki, Y., Oya, S., Hirai, Y., 1987. Prediction of long distance migration of rice planthoppers to northern Kyushu considering low-level jet stream. *J. Agric. Meteorol.* 43, 203-208.

Sharpe, P.J.H., DeMichele, D.W., 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *J. Theor. Biol.* 64, 649-670.

Shi, P., Ge, F., 2010. A comparison of different thermal performance functions describing temperature-dependent development rates. *J. Therm. Biol.* 35, 225-231.

Sharpe, P.J.H., Curry, G.L., DeMichele, D.W., Cole, C.L., 1977. Distribution model of organisms development times. *J. Theor. Biol.* 66, 21-38.

Suenaga, H., 1963. Analytical studies on the ecology of two species of planthoppers, the whiteback planthopper (*Sogatella furcifera* Horvath) and the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal), with special reference to their outbreaks. *Bull. Kyushu Agric. Expt. Stn.* 8, 1-152.

-
- SYSTAT software inc. 2002. TableCurve 2D Automated curve fitting analysis: version 5.01. Systat software. inc. San Jose, CA.
- Uhm, K.B., 1991. Characteristics of phenology of and damage by the whitebacked planthopper (*Sogatella furcifera* Horvath) and the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stal) in Korea. Doctoral Dissertation, Seoul National Universtiy, Korea.
- Wada, T., Seino, H., Ogawa, Y., Nakasuga, T., 1987. Evidence of autumn overseas migration in the rice planthoppers, *Nilaparvata lugens* and *Sogatella furcifera* analysis of light trap catches and associated weather patterns. Ecol. Entomol. 12, 321-330.
- Wagner, T.L., Wu, H., Sharpe, P.J.H., Coulson, R.N., 1984. Modeling distribution of insect development time: a literature review an application of Weibull function. Ann. Entomol. Soc. Am. 77, 475-487.