

## 담배나방 발육에 미치는 온도의 영향

### Effect of Temperature on Development of Oriental Tobacco Budworm, *Helicoverpa assulta* Guenee

한 만 위<sup>1</sup> · 이 준 호<sup>2</sup> · 이 문 홍<sup>1</sup>

Man-Wi Han<sup>1</sup>, Joon-Ho Lee<sup>2</sup>, Moon-Hong Lee<sup>1</sup>

**ABSTRACT** The development of Oriental tobacco budworm (OTB), *Helicoverpa assulta*, was studied at seven constant temperatures from 18 to 33°C with a 14L : 10D photoperiod on the artificial diet. The egg, larval, and pupal duration comprised ca. 10, 48, and 42% of the total developmental time(from egg to adult emergence). The lower developmental threshold temperatures for egg, larval, pupal, and overall development were 8.62, 12.65, 11.64, and 11.89°C, respectively. The biophysical model of Sharpe & DeMichele (1977) provided a good description of OTB's development as a function of temperature ( $r^2=0.993\sim0.996$ ). The Weibull distribution was fitted to cumulative frequency distributions of normalized developmental times for each developmental stage of OTB ( $r^2=0.987\sim0.999$ ).

**KEY WORDS** *Helicoverpa assulta*, temperature, development, model, weibull distribution

**초 록** 온도가 담배나방 발육에 미치는 영향을 알아보기 위하여 18~33°C 사이의 7개 온도조건에서 인공사료를 이용하여 광주기 14:10 조건에서 사육하였다. 알, 유충,蛹의 발육기간은 전체 발육기간에 대해서 각각 10, 48, 42% 정도를 점유하였다. 발육영점온도는 알, 유충,蛹, 전체발육기간(알에서 성충까지)에 따라 각각 8.62, 12.65, 11.64, 11.89°C였다. 평균발육속도를 Sharpe와 DeMichele(1977)이 제시한 비선형모델에 적용한 결과 온도에 따른 발육특성을 잘 설명할 수 있는 것으로 나타났으며( $r^2=0.993\sim0.996$ ), 발육기간분포의 특성을 알기 위하여 정규화한 누적발육기간분포를 Weibull분포에 적용한 결과 높은 적합성을 나타내었다( $r^2=0.987\sim0.999$ ).

**검 색 어** 담배나방, 온도, 발육, 모델, weibull분포

곤충의 계절적 발생시기를 예측하는 것은 예찰이나 방제계획 수립의 근간을 이루는 과정이다. 이러한 예측이 정확히 이루어지기 위해서는 곤충 발육에 대한 정보가 필수적이다. 따라서 발육과 밀접한 관계가 있는 온도에 관한 연

구를 통하여 발생을 예측하기 위한 시도는 오래전부터 이루어져 왔다. 온도와 곤충발육과의 관계에 대한 연구는 크게 유효적산온도개념과 발육속도의 개념으로 나눌 수 있다. 유효적산온도는 발육을 완성하기 위해서는 일정한 온량에 도달해야 한다는 개념으로 오래전부터 널리 이용되어져 왔다. 그 이유로는 수식이 간단하고 계산이 쉬워 이용하기 편하며 비교적 실제 발생을 정확히 설명할 수 있기 때문인 것으로 생각된다(Allen 1976, Wilson과 Barnett

1 농업기술연구소 곤충과(Dept. of Entomology, Agricultural Sciences Institute RDA, Suwon 441-707, Korea)

2 서울대학교 농업생명과학대학 농생물학과 곤충학 전공(Div. of Entomology, Dept. of Agricultural Biology, College of Agriculture and Life sciences, Seoul National Univ., Suwon 441-744, Korea)

1983, Purcell과 Welter 1990). 그러나 유효적산온도의 계산을 위해 필요한 발육최저온도는 실험적인 값이기 보다는 경험적이거나 선행회귀식으로부터의 외삽법에 의한 추정이기 때문에 발육최저온도 부근이나 발육최적온도 범위 이상에서는 계산된 유효적산온도가 정확하지 않은 단점을 지니고 있다(Howe 1967). 이러한 문제점을 해결하기 위하여 발육속도개념이 중심이 된 많은 종류의 경험적인 모델들이 제시되었으며(Stinner 등 1974, Logan 등 1976, Lamb과 Loschiavo 1981, Ryoo와 Cho 1988), Wagner 등(1984a)은 종래의 온도와 발육관계에 대한 모델들을 검토하면서 생물물리학적 이론 및 회귀식을 통한 외삽추정에 Sharpe와 DeMichele(1977)의 모델이 가장 적합하다고 하였다.

대부분의 발육속도 모델들은 개체군의 전체적인 발육양상을 설명하는 것이 아니라 50% 우화일 등과 같은 대표적인 한 시점만을 추정하기 때문에 실제 이용에는 문제가 있다. 이러한 문제점을 보완하는 방법의 하나로 활물론에 근거한 Weibull function을 도입하여 온도 독립적인 분포모델을 작성 개체군의 고유한 특성으로 파악하려는 시도가 이루어졌으며(Sharpe 등 1977, Curry 등 1978, Wagner 등 1984b), 최근 여러 종류의 곤충에서 이와 같은 두가지 모델의 이용이 검토되고 있다(Ali 등 1990, Chah 등 1990, Gould와 Elkinton 1990, Orr와 Obrycki 1990, Taylor와 Shields 1990, Judd 등 1991), 또한, 온도에 따른 발육특성은 종이나 지역적 계통 혹은 발육단계에 따라 특이적인 양상을 지니기 때문에 중요한 생물학적 특성으로 이용되기도 한다.

담배나방은 고추와 담배의 중요 해충으로 인식되어 왔으나 최근 품종, 재배시기, 재배방법 등의 변화와 방제기술의 발달에 따라 담배에서는 큰 문제가 없되고 있으나 고추에서는 여전히 문제가 되고 있는 해충이다. 최근 휴면생리, 배자발육, 성유인물질등 기본적인 생물학적 특성에 대한 연구가 활발히 진행되고 있고(박과

부 1985, 부 등 1990, Cho와 Boo 1990, 박 1991), 생태 및 기생봉에 관한 연구도 수행되었지만(황 1987)이 종 특유의 복잡한 생물학적 특성때문에 방제전략의 수립이 어려운 실정이다. 또한 온도에 따른 발육특성에 관해서는 황(1987)과 정 과 현(1980)등이 보고한 바 있지만 보고자마다 결과에 차이를 보이고 있고 처리한 온도조건수가 작아 시기에측을 위한 온도 발육모델 작성에 어려움이 많았다.

본 연구는 10세대이상 실내에서 인공사육하여 비교적 안정화된 담배나방 집단을 대상으로 온도에 따른 발육특성을 재검토하고 생물물리학적 발육속도 모델과 Weibull function을 적용하여 온도와 관련된 담배나방의 생물학적 특성을 파악하고 그 결과를 개체군동태 연구의 기초가 되는 발생시기의 예측및 야외에서의 복잡한 생활계 분석방법으로 이용하고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

### 실험방법

실험에 사용한 담배나방은 1987년 가을 음성, 피산, 진천 등 충북 일원의 농가 고추포장에서 채집하여 농업기술연구소 곤충과 무균조건에서의 사육실(25±1°C)에서 인공사료를 이용하여, 10세대 이상 누대사육해온 집단을 공시충으로 사용하였다. 인공사료성분과 조제방법은 박(1991)과 거의 같으나 vitamin과 ascorbic acid의 양이 4배정도 강화된 사료를 사용하였다. 산란한지 1일 이내의 알을 실내사육집단에서 채집하여 18, 20, 23, 25, 28, 30 33±1°C의 항온조건에서 발육기간을 조사하였다. 실험에 사용한 알의 수는 1차가 400개 2차가 240개 3차가 280개로 전체 920개씩이었지만 28°C의 경우 1차시기에서는 포함되지 않았다. 결과 분석은 3번의 실험에서 얻어진 결과를 종합하여 분석에 이용하였다. 온도별로 부화여부와 알기간을 조사한 후 부화된 1령 유충을 개체별로 플라스틱 인공사육용기(20ml)에 인공사료와

함께 넣고 알기간 조사와 동일한 조건에서 계속 사육하면서 매일 유충및 용의 발육상황을 조사하였다. 이때의 광주조건은 14L : 10D였다. 부득이 2일만에 조사하게 된 경우에는 조사하지 못한 날과 조사한 날로 발육개체수를 양분하여 결과로 이용하였다. 이 과정에서 18, 20, 23°C의 경우 용기간이 50일이 넘는 개체는 저온에 의해 휴면이 유지된 것으로 간주하여(부등 1990) 분석에 제외시켰다.

### 분석 및 모델적용

온도와 발육의 선형모델은 온도별 발육기간을 역수로 변환하여 발육속도로 바꾼 후 온도와 직선회귀식을 구하고 이 식으로부터 발육속도가 0이 되는 온도를 구하여 발육영점온도로 하였다. 유효적산온도는 사육한 온도와 발육영점온도와의 차이를 발육기간과 곱한 값의 평균을 구하였다.

비선형발육속도모델은 각 사육온도별 평균발육기간에 대한 조사결과를 Sharpe와 De-Michele(1977)이 제안하고 Schoolfield 등(1981)이 수정한 아래의 식에 적용하였다.

$$r(T) = \frac{RH025 \frac{T}{298.15} \cdot \exp\left\{\frac{HA}{R}\left(\frac{1}{298.15} - \frac{1}{T}\right)\right\}}{1 + \exp\left\{\frac{HL}{R}\left(\frac{1}{TL} - \frac{1}{T}\right)\right\} + \exp\left\{\frac{HH}{R}\left(\frac{1}{TH} - \frac{1}{T}\right)\right\}}$$

여기서  $r(T)$ 는 절대온도(°K)에서의 발육속도(1/발육기간)이며,  $R$ 은 기체상수(1.987cal deg<sup>-1</sup> mole<sup>-1</sup>)이고, RH025는 25°C에서의 발육속도로 이 온도는 발육에 어떤 영향도 미치지 않는다는 가정을 포함한다. HA는 모델에서 가정한 속도조절효소(rate-controlling enzyme)가 촉매하는 반응의 활성화 엔탈피이며, TL은 속도조절효소가 저온에 의해 50% 활성을 나타내는 온도(°K)이고, HL은 속도조절효소의 저온에 의해 50% 활성화되는 것과 관련된 엔탈피의 변화이다. 한편 TH는 속도조절효소가 고온에 의해 50% 활성을 나타내게되는 온도(°K)이며 HH는 이와 관련된 엔탈피의 변화를 의미한다. 매개변수의 추정은 Wagner등(1984a)이 제시한 SAS프로그램을 이용하였다.

발육기간의 분포양상에 관한 온도독립적모델을 얻기 위하여 발육단계별로 각 온도에서의 발육기간 빈도를 구한 뒤 그들의 중앙값과 표준편차를 구하였다. 누적빈도가 1, 5, 10, ..., 95, 99, 100% 되는 기간을 산출한 다음 이들을 중앙값으로 나누어 정규화시킨후, 각 온도별 성적으로부터 가중평균을 구하여 온도에 의존하지않는 각 태별 표준분포양상을 얻었다. 이를 Weibull function에 적용하였는데 그 식은 아래와 같다.

$$F(X) = 1 - \exp\left[-\left\{\frac{(x-r)}{\eta}\right\}^{\beta}\right]$$

위 식에서  $F(x)$ 는 정규화된 시간(normalized time) 'x'에서의 발육종료 확률이며  $r$ ,  $\beta$ ,  $\eta$ 는 추정되어야 할 파라메터값들이다. 이와같은 일련의 분석은 모두 Wagner등(1984b)이 개발한 비선형회귀 SAS 프로그램을 이용하여 수행하였다.

## 결과 및 고찰

### 발육기간

온도에 따른 담배나방 각 태별 발육기간은 표 1과 같다. 온도에 따라 알기간은 3.01~8.06일, 유충기간은 11.67~46.19일, 용기간은 11.19~81.14일, 알로부터 성충까지의 전체 발육기간은 25.54~133.05일로 모두 온도가 높아짐에 따라 발육기간이 짧아지고 있다. 그러나 각 평균값의 표준편차를 보면 알기간이나 유충기간에서는 온도에 따른 차이가 크지 않았으나(변이계수 10%내외) 용기간에 있어서는 온도조건에 따라 변이폭이 매우 컸다(9~73%). 발육기간의 변이폭을 고려해 볼 때 담배나방의 최적온도범위는 25~28°C로 생각되며(변이계수 6~7%) 그 이상 또는 이하에서는 변이폭이 커져 최적온도범위를 벗어나고 있음을 말해 주고 있다.

그림 1은 용기간의 분포를 최초 우화일을 중심으로 본 것이다. 23, 20, 18°C에서는 첫 우화개체와 50일 이상 차이가 나는 개체의 비율이

Table 1. Mean developmental times (days) of pre-adult stages of *H. assulta* at constant temperatures

Temp. (°C)	Egg		Larva		Pupa		Total	
	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD	n	mean ± SD
18	198	8.06 ± 0.88	50	46.19 ± 4.83	22	81.14 ± 38.15	22	133.05 ± 37.60
20	243	5.77 ± 0.44	63	30.38 ± 4.06	55	39.85 ± 29.91	55	75.10 ± 31.02
23	230	4.80 ± 0.59	41	24.02 ± 3.05	36	24.69 ± 17.65	36	52.78 ± 18.70
25	266	3.80 ± 0.46	75	18.65 ± 1.93	69	15.12 ± 1.35	68	37.28 ± 2.07
28	85	3.07 ± 0.26	49	15.02 ± 1.63	48	11.19 ± 1.00	48	29.13 ± 2.15
30	166	3.00 ± 0.16	45	13.69 ± 2.29	41	11.20 ± 4.12	40	27.50 ± 4.67
33	157	3.01 ± 0.35	29	11.67 ± 1.04	27	12.44 ± 5.41	26	26.54 ± 5.19

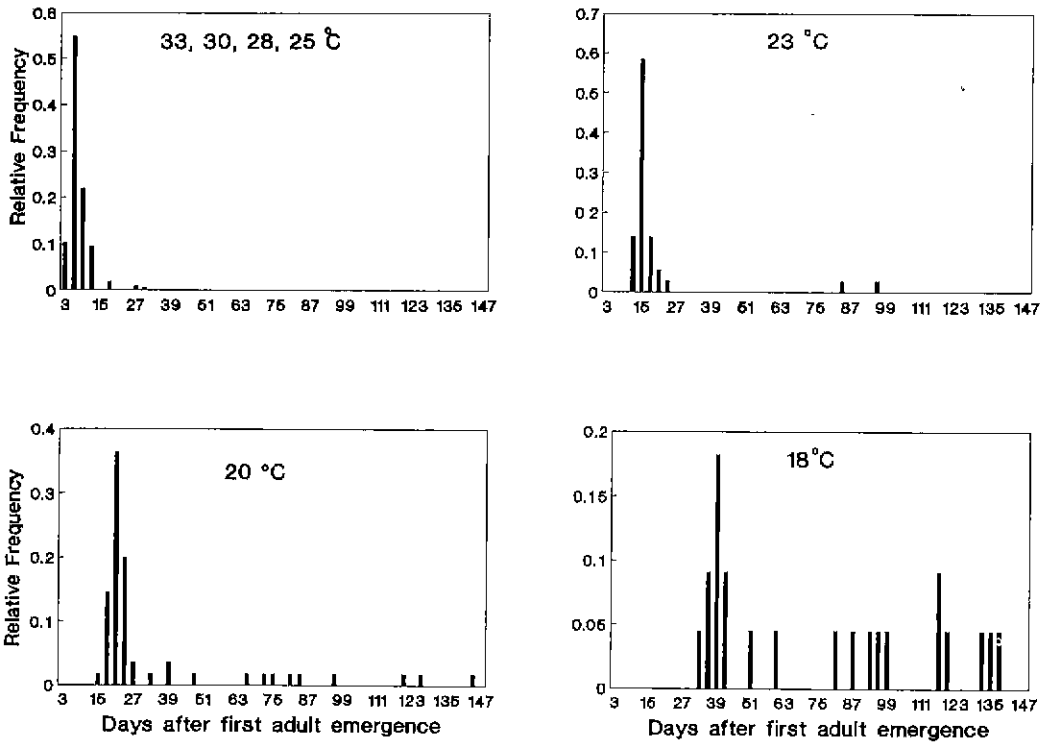


Fig. 1. Distribution patterns of adult emergence of *H. assulta* reared at constant temperatures. Individuals were grouped by 3 days after first adult emergence.

각각 5.6, 18.0, 63.6%로 온도가 낮아질수록 증가하였다. 용기간으로 볼때도 18°C에서 39~42일, 20°C에서 21~150일, 23°C에서 16~102일로 가장 빠른 개체와 가장 늦은 개체간 차이가 100일 이상이었다. 부 등(1990)의 보고에 의하면 담배나방은 주로 광주기 조건에 의해 휴면이 유기되지만 광주기가 14:10(L:D)인 조건에서도 온도가 20°C일때 63%가 휴면에 들어간

다고 하여 저온도 휴면유기에 영향을 줄 수 있음을 보고한 바 있다. 따라서 23°C이하에서의 발육지연개체들은 휴면에 들어간 것으로 생각할 수 있을 듯하다. 한편 25°C 이상에서의 용기간을 보면 25°C에서 15.1일, 28°C에서 11.2일, 30°C에서 11.2일, 33°C에서 12.4일로 23°C 이하 온도에서의 경우에 비하여 현저히 짧았으며 그 변이폭도 극히 적어지고 있어서 25°C

이상에서는 휴면에 들어간 개체는 거의 없는 것으로 추정된다.

따라서 23°C 이하의 온도조건에서 용기간이 50일 이상이 되는 개체들은 휴면상태에 있는 것으로 간주하여 분석에서 제외하였으며, 이때의 온도별 평균 용기간은 18°C에서 43.4일, 20°C에서 27.9일, 그리고 23°C에서 20.5일이었고 이들의 변이계수는 6.6~21.7%로 비교적 균질화되었다.

#### 발육속도 및 발육모델

발육속도(1/발육기간)와 온도와의 관계를 직선회귀에 의해 분석한 결과는 표 2와 같다. 각 발육단계별로 볼 때 유충의 경우 결정계수( $r^2$ ) 값이 0.99 이상으로 본 실험에서 수행한 온도 조건에서 비교적 직선관계에 부합이 잘 되지만

알이나 용의 경우는 다소 낮은  $r^2$  값을 나타내어 이들 발육단계에서는 온도와 발육속도와의 관계를 직선적으로 설명하기는 다소 어려움이 있음을 시사하고 있다. 발육영점온도는 발육단계에 따라 8.62~12.65°C였으며 알에서 성충까지 발육하는데 필요한 유효적산온도는 521.95 ± 43.21일도였다. 정과 현(1980)은 발육영점온도가 10.06~11.96°C, 전체발육에 필요한 유효적산온도는 602.42일도라고 하였으며 황(1986)은 발육영점온도를 9.0~12.6°C, 유효적산 온도를 기주에 따라 416.4~556.3일도로 보고한 바 있다. 이와같이 보고자에 따라 발육영점온도나 유효적산온도가 차이가 나타난 이유로는 실험환경의 차이, 실험온도조건의 차이, 먹이의 차이등 때문인 것으로 생각되어진다.

근연종들의 발육영점온도를 보면, *H. armigera*

Table 2. Lower developmental threshold temperatures (LT) and thermal requirements for the development of pre-adult stages of *H. assulta*

Stage	Regression equation <sup>a)</sup>	$r^2$	LT(°C)	Degree-days
Egg	-0.130088 + 0.015089 X	0.9273	8.62	67.10 ± 5.92
Larva	-0.053634 + 0.004241 X	0.9957	12.65	236.42 ± 9.21
Pupa	-0.052762 + 0.004532 X	0.8545	11.64	288.22 ± 33.87
Total	-0.023090 + 0.001942 X	0.9610	11.89	521.95 ± 43.21

a)  $Y = a + bX$  where Y is the developmental rate (1/day), and X is the temperature(°C)

의 경우 알, 유충, 용의 발육영점온도는 각각 10.11, 8.36, 12.8°C (Wu 등 1980), *H. virescens*의 경우 10.3, 10.7, 12.2°C (Butler와 Hamilton 1976), *H. zea*의 용의 경우 12.4°C (Butler 1976) 등으로 보고하여 근연종들이 모두 비슷한 온도 발육특성을 지니고 있음을 알 수 있다. *H. armigera*, *H. virescens*, *H. zea* 등은 전세계적인 문제 해충으로 불리한 환경에 적응하는 전략으로 이동, 휴면 그리고 광식성등의 생물학적 특성을 지니고 있는 해충으로 알려졌은 반면 담배나방은 *H. punctigera*, *H. peltigera*, *H. vriplaca* 등과 같이 비교적 국한된 지역에서 문제가 되는 해충으로 기주범위도 좁으며 주로 온대지방에 서식하는 것으로 알려지고 있다(Fitt 1989). 이러한 측면에서 볼 때, 담배나방의 온도에 따

른 발육특성이 *H. armigera*, *H. virescens*, *H. zea* 등과 비슷한 점은 이들보다 분포지역은 좁으나 이들과 유사한 환경적응전략을 지니고 있는 것으로 생각된다.

온도변화에 따른 발육기간의 변화 추이를 보면, 18~20°C에서는 다른 구간보다 변화폭이 매우 크고 28~33°C에서는 변화 폭이 매우 작았다. 특히 알의 경우 28~33°C까지 발육기간에 거의 차이가 없었으며 18°C와 20°C 사이의 차이를 보면 유충기간은 약 16일, 용은 약 15일 정도의 큰 차이를 보였다. 이와 같은 사실로 미루어 담배나방의 온도별 발육양상은 단순한 직선관계보다는 비선형적인 관계를 보임을 알 수 있다. 특히 담배나방은 연중 세대수가 많아서 각 세대마다 경험하는 온도범위가 다르

기 때문에, 온도와 발육과의 관계를 선형모델화 하여 예찰에 이용하면 정확성이 다소 떨어지는 문제가 있을 것으로 생각된다.

담배나방의 평균발육기간을 Schoolfield 등(1981)과 Wagner 등(1984a)이 제시한 온도발육모델에 적용하기 위하여 비선형회귀분석을 한 결과는 표 3과 같다. 알, 유충,蛹 및 알에서 성충까지의 전체발육기간 등 모든 발육단계에서  $r^2$ 값이 0.99이상이 되어 계산된 모델이 표 1에서 보인 담배나방의 온도에 따른 발육양상을 잘 설명하고 있음을 알 수 있다. Wagner

등(1984a)은 본 모델로부터 구해진 수식이 생물학적 의미를 지니기 위해서는 HA값이 0보다 커야하며 TL값과 TH값은 250~330°K의 범위에 있어야 한다고 하였는데 본 실험의 결과는 이와 잘 일치하고 있다. 한편 각 발육단계별 발육모델을 보면 알, 유, 전체기간은 고온에 의한 발육지연이 일어나는 4파라미터모델로 저온에 의한 억제를 설명하는 HL과 TL이 들어있는 항의 값이 0이된다. 속도조절효소의 활성이 50%로 억제되는 온도인 TH는 알의 경우 305.17°K(32.02°C), 유의 경우 303.92°K

Table 3. Parameter estimates and  $r^2$  values for the poikilotherm rate function (Schoolfield et al. 1981) fitted to the mean rate versus constant data for pre-adult stages of *H. assulta*

State	RH025	HA	TH	HH	TL	HL	$r^2$
Egg	0.3046	19962.41	305.17	45413.34	—	—	0.9926
Larva	0.0616	7468.99	—	—	291.10	-44003.68	0.9957
Pupa	0.0747	27084.93	303.92	64026.54	—	—	0.9929
Total	0.0362	27577.74	302.52	42883.24	—	—	0.9948

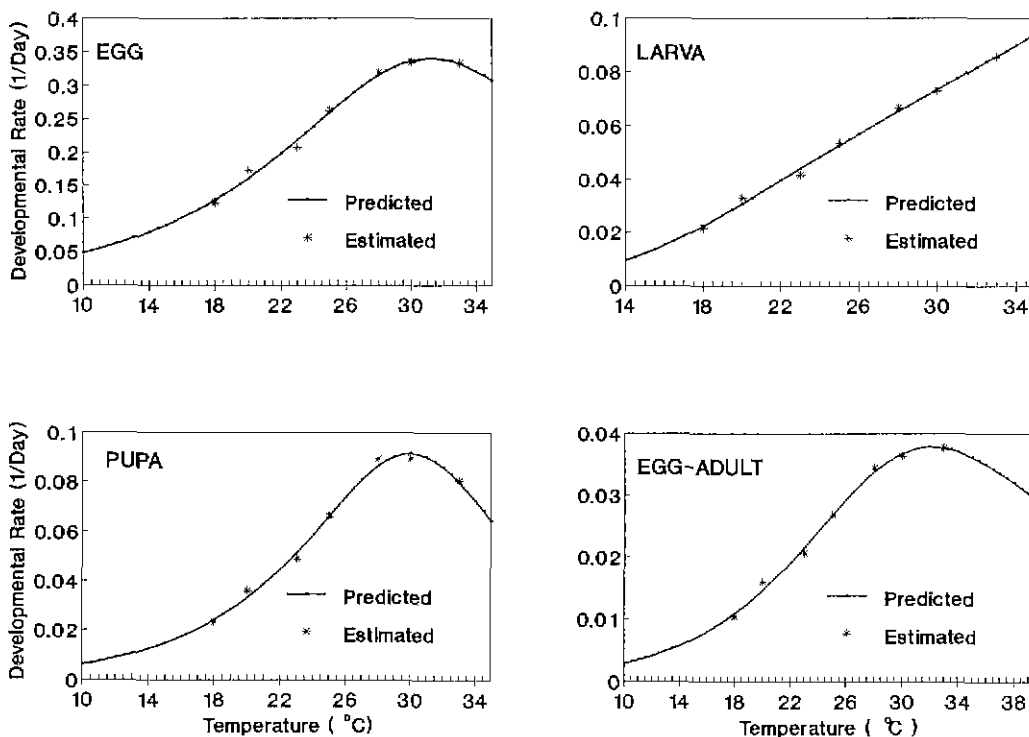


Fig. 2. Age-specific developmental rate curves for pre-adult stages of *H. assulta* as a function of temperature.

(30.77°C), 그리고 전체기간의 경우 302.52°K (29.37°C)로 산출되었다.

유충의 발육모델은 알이나 용과는 달리 저온에 의한 발육지연이 있는 4 파라미터 모델로 고온에 의한 발육억제는 본 실험온도조건에서는 나타나지 않았기 때문에 이를 설명하는 HH와 TH가 들어있는 항의 값이 0이 된다. 속도 조절효소가 저온에 의해 50% 억제되는 온도인 TL은 291.10°CK(17.95°C)로 담배나방이 비교적 고온을 적온범위로 하고 있음을 나타내고 있다. 그림 2는 표 3에서 얻어진 파라미터값을 이용하여 얻어진 수식과 실측치를 발육단계별로 나타낸 것으로 각 단계별 온도에 따른 발육 특성을 잘 보여주고 있다. 이와같이 온도에 대한 발육속도를 비선형 회귀에 의한 수식으로 모델화 할 경우 현재까지 주로 쓰여온 직선회귀 방법보다 발육특성을 잘 설명할 수는 있으나 유효적산온도 산출의 기본이 되는 발육영점 온도의 산출은 불가능하다. 한편, 이러한 비선형발육모델을 실용화하기 위해서는 야외에서의 실제적인 누적발생양상(발생초기, 50%발생시기, 95%발생시기 등)을 잘 설명할 수 있어야 하므로 앞으로 야외에서의 실제 누적발생양상에 대한 조사를 하여 모델의 적합성에 대한 검토가 이루어져야 할 것이다. Wagner 등(1985)은 발육속도와 뒤에서 설명할 온도독립적 누적우화율 모델을 근거로 개체군의 온도에 따른 발생시기 계산을 할 수 있는 컴퓨터 프로그램을 제시한 바 있다.

#### 발육기간 분포

온도는 발육속도에 큰 영향을 주기 때문에, 개체간 발육속도의 차이를 포괄하는 발육종료 확률에 대한 누적분포를 시간을 x축으로 하여 나타내면 각 온도조건마다 각기 다른 시간대에 다른 모양으로 나타난다(Wagner 등 1984b). 이러한 분포는, 야외에서 곤충이 경험하는 온도조건이 항온이 아닌 변온 조건이기 때문에, 실제 야외개체군의 발생시기 예측 모델에 이용하려면 각 온도별 모델들을 부차프로그램으로

삽입시켜야만 하는 불편함이 있다. 이러한 문제점을 개선하는 방법으로, 사육온도 조건마다 시간을 정규화하면 정규화된 시간을 x축으로 한 각 온도별 분포양상은 같거나 거의 비슷한 모습을 나타내게 된다. 시간을 정규화 시키는 방법으로는 각 온도별 발육기간의 평균값이나 중앙값 등으로 개별 조사치를 나누어 정규화하면 각 실험온도별 발육기간 누적빈도분포곡선의 모양이 같거나 거의 비슷한 모습을 지니게 되며 이 곡선들로 부터 가중평균값을 구하면 온도와 독립적인, 즉 온도별 발육기간 누적빈도분포곡선들을 대표할 수 있는 하나의 분포곡선을 얻을 수 있으며 실제 야외의 변온조건에서도 잘 적용시킬 수 있는 개체군 발생시기예찰 모델에 이용될 수 있다(Sharpe 등 1977, Curry 등 1978, Wagner 등 1984b). Wagner 등 (1984b)은 시간에 따른 발육기간 누적분포를 정규화하기 위하여 각 온도별 발육기간의 중앙값을 이용하는 것이 평균값을 이용하는 것보다 합리적이라고 하였는데 그 이유로는 곤충의 발육기간 분포는 대체적으로 중앙값이 평균값보다는 예외적인 수치에 대한 영향을 덜 받으며 적어도 분포의 중앙부분은 정확히 일치시킬 수 있기 때문이라고 하였다.

본 실험에서는 이와같은 온도 독립적인 발육기간의 분포모델을 얻기 위하여 Wagner 등 (1984b)이 제시한 Weibull function에 적용하기 위한 비선형회귀 분석 컴퓨터 프로그램을 이용하여 분석하였다. 표 4와 그림 3은 Weibull function의 각 발육단계별 파라미터값과 그 수식으로 얻어진 곡선의 모양을 나타낸 것이다. 발육종료시 예측값이 실측치보다 다소 높게 계산되었지만, 모델의 적합성을 설명하는  $r^2$ 값이 각 발육단계별로 0.987~0.996로 구해진 수식이 각 온도별 발육시기 분포의 가중평균 즉, 발육시기의 누적빈도분포를 대체적으로 잘 설명하고 있다.

이와 같은 담배나방의 발육속도모델과 발육시기 누적분포모델은 담배나방의 밀도조사시기 결정, 개체군 밀도변동의 예측, 방제시기 결정

Table 4. Parameter estimates ( $\pm$  asymptotic 95% confidence intervals) and  $r^2$  values for the Weibull function fitted to the standard cumulative distribution of normalized developmental times for pre-adult stages of *H. assulta*

Parameter	Egg	Larva	Pupa	Total
$\eta$	0.3927 $\pm$ 0.0659	0.1853 $\pm$ 0.0283	0.3009 $\pm$ 0.0754	0.1386 $\pm$ 0.0297
$\beta$	2.5260 $\pm$ 0.4312	1.8009 $\pm$ 0.2961	2.1616 $\pm$ 0.5153	1.7384 $\pm$ 0.3715
$\gamma$	0.6853 $\pm$ 0.0627	0.8652 $\pm$ 0.0256	0.7525 $\pm$ 0.0693	0.8993 $\pm$ 0.0263
$r^2$	0.9963	0.9991	0.9872	0.9888

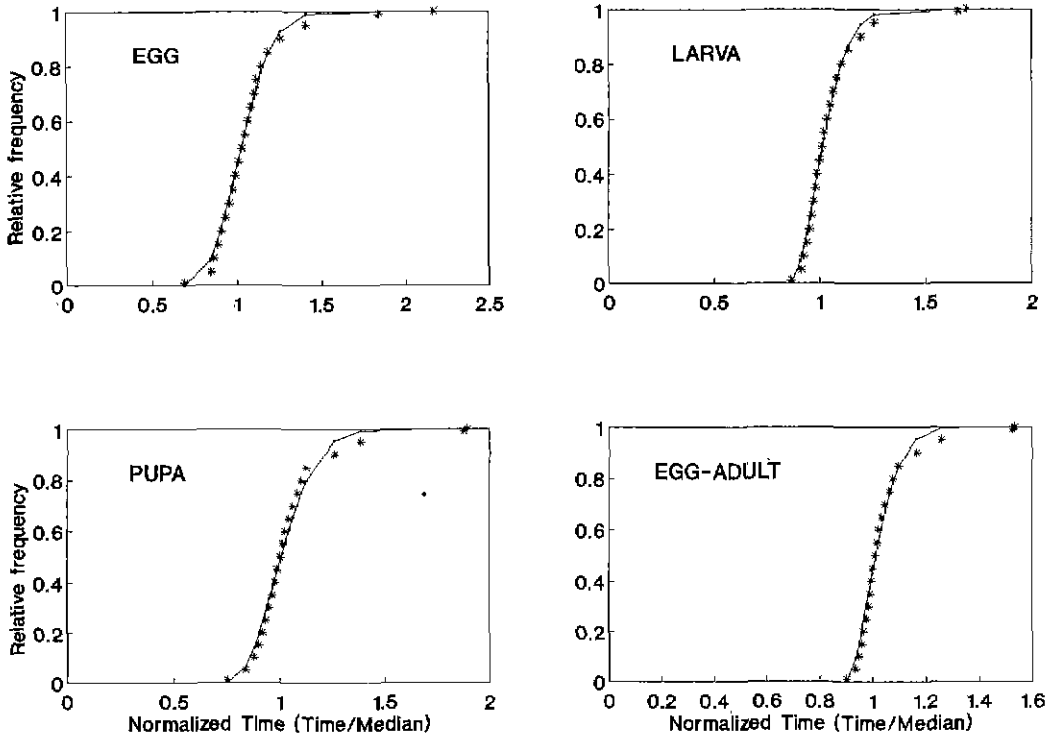


Fig. 3. Standard cumulative distributions of normalized developmental times(\*) for egg, larva, pupa and egg-adult of *H. assulta*. The cumulative Weibull function is fitted to the data.

등을 위해 현재 저자들에 의해 연구 개발중인 담배나방 발생예찰모델에 중요한 기초자료로 이용되고 있다. 한편, 이러한 모델에 의한 시기에측이 실제 야외 개체군의 발생상황을 어느정도 정확히 설명할 수 있는가를 검증하는 작업이 필요하며 현재 이러한 연구도 진행중에 있다.

인용문헌

Ali, A., R.G. Luttrell & J.C. Schneider. 1990. Effects of temperature and larval diet on development of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 83: 725~733.

Allen, J.C. 1976. A modified sine wave method for calculating day degrees. *Environ. Entomol.* 5: 388~396.

부경생, 신현철, 한만위, 이문홍. 1990. 담배나방(*Heliothis assulta*) 용 휴면의 유기와 종료. *한국응용곤충학회지* 29: 277~285.

Butler, G.D.Jr. 1976. Bollworm: Development in relation to temperature and larval food. *Environ. Entomol.* 5: 520:522.

Butler, G.D.Jr. & A.G. Hamilton. 1976. Develop-



- ment time of *Heliothis virescens* in relation to constant temperature. *Environ. Entomol.* 5: 756~759.
- Chan, W.P., M.M. Ellsbury & G.T. Baker. 1990. Effects of temperature on preimaginal development of *Hypera meles* (Coleoptera: Curculionidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 83: 1116~1124.
- Cho, J.R. & K.S. Boo. 1988. Behavior and circadian rhythm of emergence, copulation and oviposition in the Oriental tobacco budworm, *Heliothis assulta* (Guenee). *Korean J. Appl. Entomol.* 27: 103~110.
- 정청수, 현재선, 1980. 고추담배나방의 생태 및 방제에 관한 연구: 온도가 담배나방 생육에 미치는 영향 및 Thuringide HP의 방제 효과. *한국식물보호학회지* 19: 57~65.
- Curry, G.L., R.M. Feldman & K.C. Smith. 1978. A stochastic model of a temperature-dependent population. *J. theor. Pop. Biol.* 13: 197~213.
- Fitt, G.P. 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 17~52.
- Gould, J.R. & J.S. Elkinton. 1990. Temperature-dependent growth of *Cotesia melanoscela* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Environ. Entomol.* 19: 859~865.
- Howe, R.W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 10: 15~42.
- 황창연. 1987. 담배나방의 생활사와 기생봉에 관한 연구. 충남대학교 박사학위논문. 56pp.
- Judd, G.J.R., G.H. Whitfield & H.E.L. Maw. 1991. Temperature-dependant development and phenology of pepper maggots (Diptera: Tephritidae) associated with pepper and horsenettle. *Environ. Entomol.* 20: 22~29.
- Lamb, R.J. and S.R. Loschiavo. 1981. Diet, temperature, and the logistic model of developmental rate for *Tribolium confusum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Can. Ent.* 113: 813~818.
- Logan, J.A., D.J. Wollkind, S.C. Hoyt & L.K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5: 1133~1140.
- Orr, C.J. & J.J. Obrycki. 1990. Thermal and dietary requirements for development of *Hippodamia parvithesis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ. Entomol.* 19: 1523~1527.
- 박계청. 1991. 담배나방 (*Helicoverpa assulta* (Guenee)) 성페로몬의 조성 및 활성. 서울대학교 박사학위 논문. 85pp.
- 박계청, 부정생. 1985. 담배나방의 배자발육에 관한 연구. *한국식물보호학회지*. 24: 141~150.
- Purcell, M. & S.C. Welter. 1990. Degree-day model for development of *Galocoris norvegicus* (Hemiptera: Miridae) and timing of management strategies. *Environ. Entomol.* 19: 848~853.
- Ryoo, M.I. & K. Cho. 1988. A model for the temperature-dependent developmental rate of *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera: Curculionidae) on rice. *J. stored Prod. Res.* 24: 79~82.
- Schoolfield, R.M., P.J.H. Sharpe & C.E. Magnuson. 1981. Nonlinear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. *J. Theor. Biol.* 88: 719~731.
- Sharpe, P.J.H. & D.W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development times. *J. Theor. Biol.* 64: 649~670.
- Sharpe, P.J.H., G.L. Curry, D.W. DeMichele & C.L. Cole. 1977. Distribution model of organism development times. *J. Theor. Biol.* 66: 21~38.
- Stinner, R.E., A.P. Gutierrez & G.D. Butler, Jr. 1974. An algorithm for temperature-dependent growth rate stimulation. *Can. Ent.* 106: 519~524.
- Taylor, P.S. & E.J. Shields. 1990. Development of the armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) under fluctuating daily temperature regimes. *Environ. Entomol.* 19: 1422~1431.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe, R.M. Schoolfield & R.N. Coulson. 1984a. Modeling insect development rates: a literature review and application of biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 77: 208~225.
- Wagner, T.L., H. Wu, P.J.H. Sharpe & R.N. Coulson. 1984b. Modeling distributions of insect development time: A literature review and application of the Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 77: 475~487.
- Wagner, T.L., H. Wu, R.M. Feldman, P.J.H. Sharpe & R.N. Coulson. 1985. Multiple-cohort approach for simulating development of insect populations under variable temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 78: 691~704.
- Wilson, L.T. & W.W. Barnett. 1983. Degree-days: an aid in crop and pest management. *Calif. Agric.* 37: 4~7.
- Wu, K., Y. Chen & M. Li. 1980. Influence of temperature on the growth of laboratory population of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hübner). *Acta Entomol. Sin.* 23: 358~368 (In Chinese).