

감귤원에서 꿀응애 개체군 동태 단기 예측을 위한 온도의존 행렬모형에 대한 예비연구

김 동 순

제주대학교 생명자원과학대학 식물자원환경전공

A Tentative Temperature-dependent Matrix Model for the Short-term Prediction of Population Dynamics of *Panonychus citri* (Acari : Tetranychidae) in Citrus Orchards

Dong Soon Kim

Faculty of Bioscience and Industry, College of Applied Life Science,
Cheju Natl. Univ., Cheju 690-756, Republic of Korea

ABSTRACT

A tentative stage-structured matrix model was developed to analyse the population dynamics of *Panonychus citri* (Acarina : Tetranychidae). The age class of *P. citri* was categorized into four stages : eggs, larvae, nymphs, and adults. Probabilities for each element in the projection matrix were estimated using published temperature-dependent developmental data of *P. citri*. Transition probabilities from an age class to the next age class or the probabilities of remaining in the age class were obtained from development rate function of each stage (age classes). The fecundity coefficients of adult population were the products of adult longevity completion rate (1/longevity) and temperature-dependent total fecundity. The matrix model outputs were compared with actual field data to test its validation ability.

The fitting ability of the developed matrix model was better in early cool season than in hot mid-season, and the model was applicable for a short-term prediction of $\approx 10d$ during all seasons. However, detailed biological parameters such as the effect of natural enemy, precipitation as an external environment component, quality of host plants, and physiological response of *P. citri* in relation to weather condition were required to predict more accurately the population density of *P. citri*.

Key Words : *Panonychus citri*, Matrix model, Population dynamics, Temperature-dependent, Development rate.

서 언

꿀응애(*Panonychus citri*)는 전 세계적으로 감

나무속(*Citrus* spp.) 과수의 가장 심각한 문제해충이다(McMurtry, 1985). 잎응애과(Tetranychidae)에 속한 다른 응애류와 같이 굴응애는 높은 번식력, 약제에 대한 빠른 저항성 획득 능력을 갖고 있다. 또한 환경조건에 따라 급속하게 번식하여 피해를 주기 때문에 방제시기를 놓쳐서 피해를 받는 경우가 많다. 최근 굴응애의 굴나무 수관내 분포특성을 활용한 밀도조사법이 개발되어(Song 등, 2001) 방제시기를 결정하는데 유용하게 이용되고 있기는 하지만, 보다 더 합리적인 굴응애 관리를 위해서는 장단기 개체군 밀도증가 예측 기술이 필요하다.

지금까지 응애류 개체군 동태를 분석하기 위한 다양한 형태의 컴퓨터 모형(시뮬레이션 모델)이 개발되었다(Dover 등, 1979; Berry 등, 1991). 하지만 이러한 모형은 매우 복잡한 생물적 매개변수가 필요하고, 그 매개변수를 추정하기 위해서는 수많은 실험 자료가 필요하다. 적은 실험자료와 단순한 생물적 매개변수를 이용하여 개체군 밀도변동을 추정할 수 있는 방법이 행렬모형을 이용하는 것이라 할 수 있다. 행렬모형은 수명이 길고 1년에 1회 자손을 생산하는 동물에 적용하기 위하여 개발되었으나, 온도 의존적 생리적 연령을 이용하여 곤충에 적용할 수 있음이 제시되었다(Bommarco, 2001; Caswell, 2001). 최근 이런 행렬모형을 몇몇 곤충에 적용한 결과 이용 가능성이 높았다. 따라서 본 연구는 감귤원에서 굴응애 개체군 밀도변동을 분석하는 예비 기구로써 행렬모형을 작성하고 단기 개체군 밀도 예측이 가능한지를 알아보려고 수행하였다.

재료 및 방법

행렬모형 작성

굴응애 개체군 동태를 분석하기 위하여 상이한 연령군으로 구성된 행렬모형[발육단계 내포 행렬모형](Lefkovitch, 1965)을 이용하였다. 굴응애 발육단계는 알, 유충, 약충, 성충 등 4단계로 구분하였다. 기본 행렬모형은 아래와 같은 구조를 가지고 있다.

$$n_i(t+1) = A(t) n_i(t)$$

여기서 n 은 열벡터로써 이것의 구성성분 $n_i(t)$ 는 시간 t 에서 i -번째 발육단계의 개체수이고, $n_i(t+1)$ 는 시간 $t+1$ 에서 개체수이다. 본 연구에서 모형운영 시간 간격은 24h(1일)이 적용되었다. 전환행렬 A 의 각 구성인자들인 a_{ij} 는 i -번째 발육단계에서 $i+1$ -번째 발육단계로의 전이확률, 각 발육단계 전이과정의 사망률 또는 성충의 생식을 등을 나타낸다.

열 벡터 즉 연령구조 벡터 $n(t)$ 는 시간 t 에서 개체군의 상태(즉 개체군 밀도)를 나타내는 것으로 다음과 같이 배열된다.

$$n(t) = \begin{bmatrix} n_e(t) \\ n_s(t) \\ n_l(t) \\ n_a(t) \end{bmatrix}$$

여기서 $n_e(t)$, $n_s(t)$, $n_l(t)$, $n_a(t)$ 은 각각 시간 t 에서 알, 유충, 약충, 성충의 개체수를 표시한다. 전환행렬 $A(t)$ 는 다음과 같은 형태를 갖는다.

$$A(t) = \begin{bmatrix} P_e(t) & 0 & 0 & f(T_t) \\ M_e(t) & P_s(t) & 0 & 0 \\ 0 & M_s(t) & P_l(t) & 0 \\ 0 & 0 & M_l(t) & P_a(t) \end{bmatrix}$$

여기서 $f(T_t)$ 는 시간 t 및 온도 $T^\circ\text{C}$ 에서 성충의 생식을 계수를 나타내며, $M_i(t)$ 는 i -번째 발육단계에 있는 개체들이 발육을 완료하여 $i+1$ 번째 발육단계로 이동하는 전이확률 이다. 또한 $P_i(t)$ 는 i -번째 발육단계에 있는 개체들이 모형운영 시간단위 내에서 발육을 완료하지 못하고 그 발육단계에 잔존하는 확률을 나타낸다(e: 알; s: 유충; l: 약충; a: 성충).

전환(전이)행렬 추정

굴응애 각 발육단계별 온도발육 모형을 이용하여 추정한 생리적 연령(발육율)에 기초하여 포장조건(변온조건)에서 적용할 수 있는 전환행렬의 각 요소를 추정하였다. 단위 모형에 필요한 매개변수는 기존에 보고된 굴응애 온도발육 자료를

Table 1. Temperature-dependent development data used for the estimation of biological parameters of *P. citri*

Temperature	Eggs	Larvae	Nymphs	Adult longevity	Total fecundity	References
15	20.4	5.8	14.9	23.3	37	Choi, 2006
21	11.2	3.4	6.6	-	-	Kim & Kim, 1999
24	7.7	2.2	4.6	-	-	Kim & Kim, 1999
25	- ^a	-	-	14.9	67	Gotoh <i>et al.</i> , 2003
27	5.9	1.9	3.6	-	-	Kim & Kim, 1999
30	4.9	1.6	2.9	-	-	Kim & Kim, 1999
30	-	-	-	6.1	24	Choi, 2006
33	5.0	1.4	2.8	-	-	Kim & Kim, 1999

^a No available data.

이용하였고 요약하면 표 1과 같다.

귤응애 각 발육단계별 온도에 따른 발육율을 추정하기 위하여 Logan 등(1976)이 제시한 경험적 모델을 이용하였다.

$$r(T) = \psi (\exp(\rho T) - \exp(\rho T_m - \tau))$$

여기서 $r(T)$ 는 온도 $T^\circ\text{C}$ 에서 발육율이며 각 매개변수의 의미는 다음과 같다.

$$\tau = (T_m - T) / \Delta T, T - T_o - T_b$$

ρ : 매개변수

ψ : 발육영점온도 부분에서 발육율 추정치

T_m : 상한치사온도

ΔT : 고온영역의 넓이

T_o : 대기온도,

T_b : 임의의 발육영점온도

일반적으로 절지동물의 성충수명은 온도가 증가할수록 감소하며, 어느 고온에 도달하게 되면 사망하게 된다. 또한 저온으로 갈수록 수명은 증가하고 하한 치사온도에 도달하면 죽게 된다. 아직 절지동물 성충수명의 생물적 속성을 표현할 수 있는 모형이 개발되어 있지 않기 때문에 시그모이드 함수와 지수함수를 조합하여 새로운 모형을 제작하여 사용하였다. 편의상 성충수명에 역수를 취하여 성충 발육율로 간주하였다(즉 성충수명 완료율로써 성충이 발육을 완료했다는 것은 사망을 의미함).

$$r(T) = \frac{a}{1 + (\exp(-(T+b)/c))} + d \cdot \exp(-e/T)$$

여기서 a, b, c, d, e 는 곡선을 형태를 결정하는 매개변수이다. 이 모델은 온도가 0°C 일 때 성충의 발육이 거의 정지되며 발육율이 1이 되는 지점이 상한 치사온도라는 것을 전제로 한다.

온도의존 총산란수 모델은 Gaussian 함수(Taylor, 1981)를 이용하였다.

$$Fc(T_i) = R_{\max} \exp[-\frac{1}{2} ((T - T_{\max})/k)^2]$$

여기서 R_{\max} 는 최대 산란수, T_{\max} 는 최대 산란수를 보이는 온도, 그리고 k 는 매개변수이다. 각 모형의 매개변수는 수식적합 전용 프로그램인 TableCurve 2D(Jandel Scientific, 1996)를 이용하여 추정하였다.

위에서 추정한 각 모형의 매개변수를 바탕으로 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 이동하는 전이확률 및 그 발육단계에 잔존확률은 다음과 같이 추정하였다.

$$M_i(t) = r_i(T_i)$$

$$P_i(t) = 1 - M_i(t)$$

여기서 $r_i(T_i)$ 는 온도 $T^\circ\text{C}$ 에서 i -번째 발육단계의 발육률이다.

생식을 계수는 다음과 같이 표현할 수 있다.

$$f(T_i) = Fc(T_i) \cdot r_a(T_i)$$

여기서 $F_c(T_i)$ 온도 T_i 에서 암컷의 총 산란 수, $r_a(T_i)$ 는 성충의 발육율이다(1/수명). 각 발육단계의 생존율이 추가되는 경우는 $M_i(t)$ 는 $r_i(T_i) \cdot S_i$ 로 표현할 수 있다(S_i : i -번째 발육단계의 생존율).

모형결과의 포장적합(Validation)

모형의 적합능력을 평가하기 위하여 실제 감귤 과원에서 조사된 귤응애 개체군 밀도와 모형으로 추정된 결과를 비교하였다. 실측자료는 2004년 제주시 도련동 일반재배 포장(연 8내지 9회 약제살포)에서 조사된 것 자료를 이용하였다(김, 2005). 본 자료는 50엽당 귤응애 발생밀도를 조사한 것으로 적합에 이용한 부분은 8월 1일부터 자료이었다. 8월 2일 50엽당 약충 및 성충 밀도 5마리를 모형의 초기 값으로 입력하였으며, 이 때 연령구조는 약충 3, 성충 2로 하였고, 다른 발육단계는 실질적으로 육안으로 조사하기 힘들기 때문에 0로 취급하였다. 따라서 모형의 결과 값도 약충+성충만을 표시하였다. 모형 운용에 필요한 온도는 제주시 기상대 자료(대기 평균온도)를 이용하였다. 행렬모형의 기본 매개변수외에 다른 추가된 매개변수(상수값)으로 알, 유충, 약충의 자연사망률은 각 80%, 성비는 0.6으로 하였다.

결과 및 고찰

귤응애 알, 유충, 약충 발육율과 온도와 관계는 그림 1과 같았다. 모든 발육단계는 온도가 증가할수록 발육율이 증가하다가 고온에서는 오히려 발육율이 감소하는 전형적인 변온동물의 온도의존 발육양상을 보였다. 각 발육단계의 발육모형에 대한 추정된 매개변수 값은 표 2와 같았다. 상한 치사온도를 나타내는 매개변수인 T_m 값은 알 39.5℃, 유충 42.0℃, 약충 42.6℃로 40℃ 전후 고온에서 사망률이 증가함을 보여주었다.

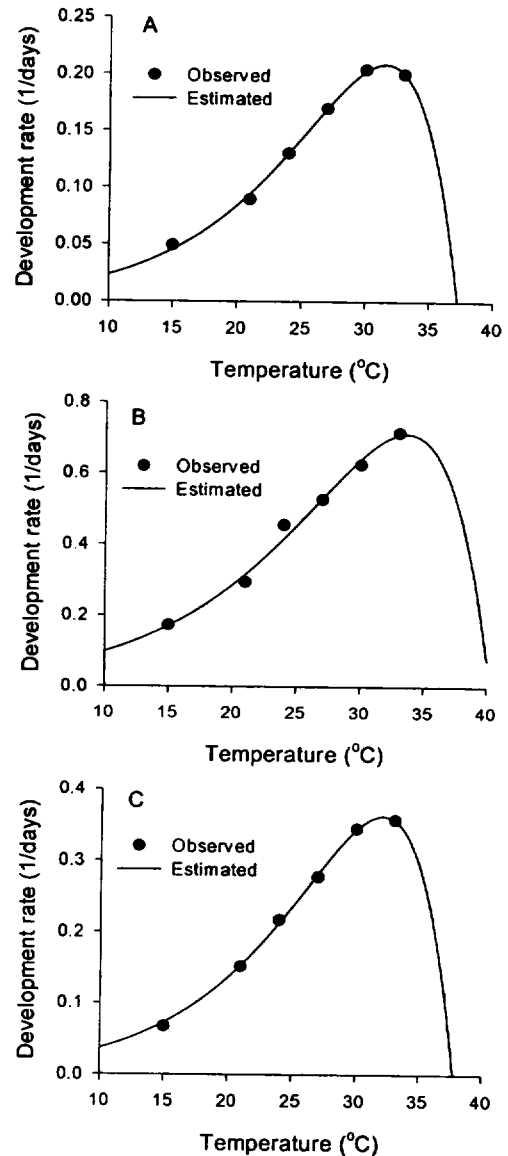


Fig. 1. Developmental rate curves of *P. citri*, showing the relationship between temperatures and development rates. A : eggs, B : larvae, and C: Nymphs.

Table 2. Estimated parameter values for development models of *P. citri*

parameter	Eggs	Larvae	Nymphs
Ψ	-0.00618	-0.00723	-0.00852
T_b	-2.27546	-1.75811	-4.91965
ρ	0.180964	0.167582	0.180289
T_m	39.52927	42.02532	42.67113
ΔT	5.937847	7.542605	5.846932

온도와 성충수명과 관계는 그림 3A와 같았다. 온도가 증가할수록 성충 발육율 즉 성충수명 완료율은 급격히 증가하였으며(즉 성충수명의 감소), 반대로 저온에서는 감소하였다. 성충수명을 모형화하기 위하여 이용한 수식은 저온에서 적은 영역에서는 시그모이드 함수가 적합되고, 적온에서 고온 영역에서는 지수함수가 적용되는 특징이 있다. 총 5개의 매개변수로 구성되어 있기 때문에 그 추정값을 얻기 위해서는 적어도 6개의 온도 발육자료가 필요하다. 따라서 표 3에 제시된 매개변수 값은 실제로는 임의로 가상의 온도발육 자료를 입력하여 추정한 것이다. 온도별 총 산란수 모형은 그림 3B와 같았으며, 약 22.1°C(매개변수 T_{max})에서 최대 산란수인 69.5(매개변수 R_{max})개를 보였다(표 3).

귤응애 각 발육단계별 온도발육모형, 성충 총산란수 모형 등의 매개변수를 이용하여 25°C에서 전환행렬의 각 구성요소에 대한 확률을 추정하면 아래와 같다.

$$\begin{bmatrix} 0.8571 & 0 & 0 & 4.3314 \\ 0.1429 & 0.5475 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4525 & 0.7649 & 0 \\ 0 & 0 & 0.2351 & 0.9295 \end{bmatrix}$$

즉 $M_e(t) = r_i(25) = 0.1429$ 이며, 따라서 $P_e(t) = 1 - 0.1429 = 0.8571$ 이 된다. 산란률 계수 $f(T)$ 는 $F_c(T_i) \cdot r_a(T_i)$ 이므로 $0.0705 \cdot 61.4341 = 4.3314$ 가 된다. 이렇게 매일 평균온도를 바탕으로

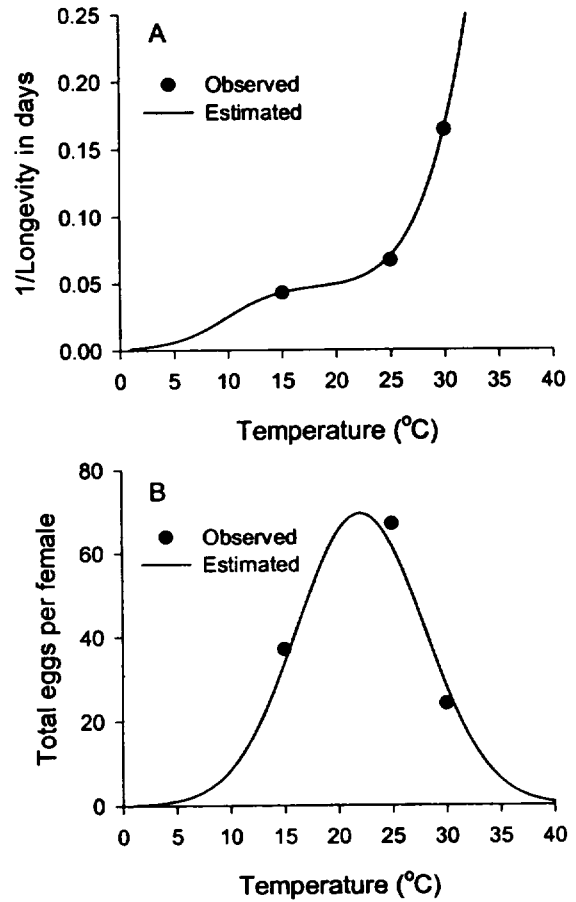


Fig. 2. Adult longevity completion rate curve (A) and temperature-dependent total fecundity curve (B) of *P. citri*.

로 전환행렬을 갱신함으로써 변온조건인 실제 야외조건에서 귤응애의 개체군 밀도변동을 추정하는 것이 가능해진다. 어느 날(t)의 평균온도가 2

Table 3. Estimated parameter values for adult longevity completion rate (1/longevity) and total fecundity of *P. citri*

	Parameter	Estimated value	SEM	r^2
Adult development model (1/longevity)	a	0.0486	0.00764	0.93
	b	-9.8625	1.33104	
	c	2.4865	2.28117	
	d	490.6084	64.47074	
	e	250.2587	42.22571	
Temperature-dependent total fecundity model	R_{max}	69.4742	8.30821	0.99
	T_{max}	22.0844	0.81295	
	k	-5.8786	0.96704	

5℃이고 열벡터 즉 각 연령계급별 개체수가 다음과 같이 주어졌을 때(알=1; 유충=2; 약충=3; 성충=4마리), 다음 날(t+1)의 개체수는 다음과 같이 추정할 수 있다(성비=0.5; 각 발육단계 생존률=100% 가정).

$$\begin{bmatrix} 0.8571 & 0 & 0 & 4.3314 \\ 0.1429 & 0.5475 & 0 & 0 \\ 0 & 0.4525 & 0.7649 & 0 \\ 0 & 0 & 0.2351 & 0.9295 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} n_e(t)=1 \\ n_s(t)=2 \\ n_l(t)=3 \\ n_a(t)=4 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} n_e(t+1) \\ n_s(t+1) \\ n_l(t+1) \\ n_a(t+1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 10.4 \\ 1.2 \\ 3.2 \\ 4.4 \end{bmatrix}$$

즉 t+1에서 알 수는 $0.8571 \times 1 + 0 \times 2 + 0 \times 3 + 4.3314 \times 4 \times 0.5 = 10.4$ 가 되며, 유충수 및 약충수도 같은 방법으로 계산할 수 있다. 여기서 0.8571×1 은 t 시간에 존재하는 알 중에서 다음 발육단계인 약충으로 발육하지 못하고 그대로 알 상태로 있는 개체수를 나타내고, $4.3314 \times 4 \times 0.5$ 는 성비가 0.5일 때 성충이 새로 낳는 나타낸다. 시간 t+1에서 성충수는 $0 \times 1 + 0 \times 2 + 0.2351 \times 3 + 0.9295 \times 4 = 4.4$ 가 되는데, 0.2351×3 은 이전 발육단계인 약충에서 성충으로 전이 해오는 개체수를 표시하고 0.9295×4 는 t 시간에 존재하는 성충 중에서 죽지 않고 살아남은 수를 의미한다.

2004년 실제 감귤원에서 조사된 굴응애 실측밀도와 행렬모형으로 추정한 개체군 밀도를 비교하면 그림 3과 같다(A : 계절초기 저온기, B : 계절중후기 고온기). 행렬모형의 결과는 전형적인 지수함수적 개체군 성장모형을 보였으며 시간이 지날수록 실측치와 편차가 커졌다. 봄철 저온기에는 모형개시 16일째는 실측치와 추정치가 정확히 일치하였으며, 시간이 지날수록 편차가 생기기 시작하였다. 하지만 그 편차는 Julian 날짜 148 몇 일 전 약제살포로 인하여 더욱 커진 것으로 생각되며, 만일 약제살포가 없었다면 Julian 날짜 160일에 실측 밀도는 훨씬 높았을 것으로 판단된다. 고온기를 포함하고 있는 8월의 경우 모형 개시 14일째에는 추정치가 실측치와 비교하여 약간 과소평가되었으나 30일째에는 매우 과대평가되었다.

고온기나 저온기 상관없이 10일 전후의 단계에 측인 경우는 재료 및 방법에서 제시된 매개변수

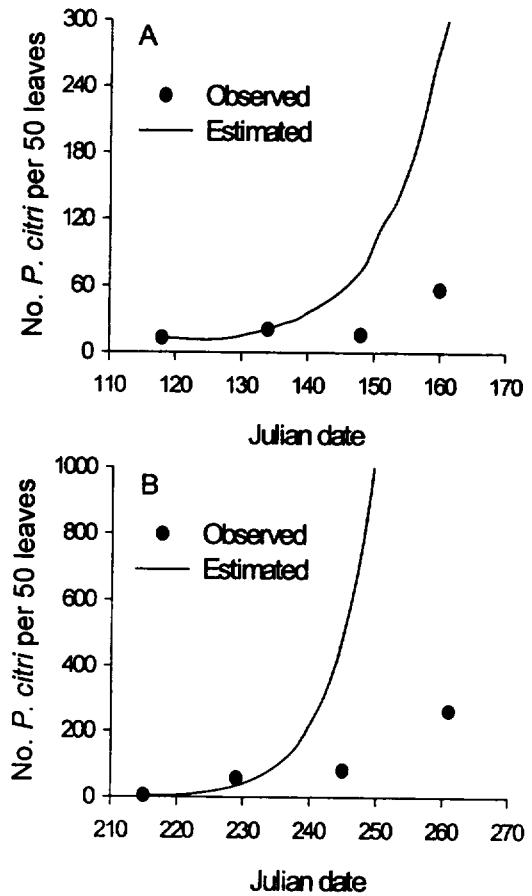


Fig. 3. Observed actual and matrix model-predicted number of *P. citri* (nymphs and adults). A: early season with low temperatures, and B: mid-late season with high temperatures.

값으로 굴응애 밀도 예측이 가능함을 보여주었다. 하지만 중장기 예측시에는 현재의 매개변수 값만으로는 굴응애 밀도 예측에 한계를 나타냈다. 물론 저온기에는 보다 더 긴 장기예측이 가능할 수도 있지만 보다 정확한 밀도 추정을 위해서는 매개변수들의 개선이 필요하다고 생각된다. 즉 야외 상태에서 굴응애 개체군 밀도는 천적, 강우 등 환경조건, 기주식물, 기상요인과 관련된 굴응애의 생리적 반응 등 많은 요인에 영향을 받을 수 있다. 하지만 이러한 요인들이 본 행렬모형에는 고려되지 않았다. 행렬모형을 이용하여 보다 더 정확한 굴응애 밀도 예측을 위해서는 앞으로 더 많은 생물적 매개변수들이 추가되어야 할 것으로 판단된다.

적 요

귤응애의 단기 개체군 동태를 분석하기 위하여 상이한 연령군으로 구성된 행렬모형[발육단계 내포 행렬모형]을 이용한 예비 분석모형을 작성하였다. 귤응애 연령군은 알, 유충, 약충, 성충 등 4 단계로 구분하였다. 전환행렬의 각 구성요소의 확률은 기존에 보고된 귤응애 각 발육단계별 온도발육 자료를 이용하여 추정하였다. 알, 유충, 약충의 어떤 발육단계에서 다음 발육단계로 이동하는 전이확률 및 그 발육단계에 잔존확률은 발육모형을 이용하여 추정하였다. 성충의 생식계수를 추정하기 위하여 성충발육모형 및 온도별 총산란수 모형이 이용되었다. 실제 감귤원에서 조사된 자료와 모형 추정치와 비교한 결과 고온기 보다는 저온기에 적합능력이 좋았으며, 10일 전후의 단기 예측의 경우는 두 시기 모두 좋은 적합을 보였다. 하지만 보다 정확한 귤응애 개체군 밀도 예측을 위해서는 천적, 강우 등 환경조건, 기주식물, 기상요인과 관련된 귤응애의 생리적 반응 등 다양한 생물적 매개변수의 추가가 요구되었다.

검색어 : 귤응애, 행렬모형, 개체군 동태, 온도의존, 발육율

인용문헌

- 김동순. 2005. 방입 과원 및 약제 살포 감귤원에서 포식성 응애류에 의한 귤응애 밀도억제 비교. *아농생지*. 21: 21-27.
- 김동환, 김광식. 1999. 귤응애의 발생생태 및 방제법 연구. 1999 시험연구보고서, 제주감귤시험장.
- 최덕수. 2006. 귤응애의 발생생태.
<http://www.wjatc.go.kr/cd/main/농업기술정보총모음/data/과수/유자/병해충/귤응애의%20발생생태.htm> (2006년 12월 방문).
- Bommarco, R. 2001. Using matrix models to explore the influence of temperature on population growth of arthropod pests. *Agric. Forest. Entomol.* 3: 275-283.
- Berry, J.S., T.O. Holtzer and J.M. Norman. 1991. MiteSim - a simulation model for the banks grass mite (Acari: Tetranychidae) and the predatory mite, *Neoseiulus fallacis* (Acari : Phytoseiidae) on maize: model development and validation. *Eco. Modell.* 53: 91-117.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland.
- Dover, M.J., B.A. Croft, S.M. Welch and R.L. Tummala. 1979. Biological control of *Panonychus ulmi* (Acarina : Tetranychidae) by *Amblyseius fallacis* (Acarina: Phytoseiidae) on apples: a prey-predator model. *Environ. Entomol.* 8: 282-292.
- Gotoh, T., Y. Ishikawa and Y. Kitashima. 2003. Life-history traits of the six *Panonychus* species from Japan (Acari: Tetranychidae). *Exp. Appl. Acarol.* 29: 241-252.
- Jandel Scientific. 1996. TableCurve 2D. Automated curve fitting and equation discovery: version 4.0. Jandel Scientific, San Rafael, CA.
- Logan, J. A., D. J. Wollkind, S. C. Hoyt and L. K. Tanigoshi. 1976. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. *Environ. Entomol.* 5: 1133-1140.
- McMurtry, J.A. 1985. Citrus. In W. Helle & W. Sabelis [eds.], Spider mites: their biology, natural enemies and control, vol. 1B. Elsevier, p339-347. Amsterdam.
- Song, J.H., Lee, C.H., Kang, S.H., Kim, D.H., Kang, S.Y. and Riu, K.Z. 2001. Dispersion indices and sequential sampling plan for the citrus red mite, *Panonychus citri* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) on satsuma mandarin on Juju island. *Korean J. Appl. Entomol.* 40: 105-109.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *Am. Nat.* 117: 1-23.

