



저작자표시-비영리-변경금지 2.0 대한민국

이용자는 아래의 조건을 따르는 경우에 한하여 자유롭게

- 이 저작물을 복제, 배포, 전송, 전시, 공연 및 방송할 수 있습니다.

다음과 같은 조건을 따라야 합니다:



저작자표시. 귀하는 원저작자를 표시하여야 합니다.



비영리. 귀하는 이 저작물을 영리 목적으로 이용할 수 없습니다.



변경금지. 귀하는 이 저작물을 개작, 변형 또는 가공할 수 없습니다.

- 귀하는, 이 저작물의 재이용이나 배포의 경우, 이 저작물에 적용된 이용허락조건을 명확하게 나타내어야 합니다.
- 저작권자로부터 별도의 허가를 받으면 이러한 조건들은 적용되지 않습니다.

저작권법에 따른 이용자의 권리는 위의 내용에 의하여 영향을 받지 않습니다.

이것은 [이용허락규약\(Legal Code\)](#)을 이해하기 쉽게 요약한 것입니다.

[Disclaimer](#)

博士學位論文

솔수염하늘소의 개체군 모형: 온도의존 발육,
산란특성 및 발생 모델링

A population model of *Monochamus alternatus*
(Coleoptera: Cerambycidae): Temperature-dependent
development, oviposition and phenology modeling

濟州大學校 大學院

農學科

權純和

2017年 8月

목 차

List of Tables	i
List of Figures	iii
ABSTRACT	vi
I. 서 론	1
II. 연구사	5
III. 재료 및 방법	10
1. 솔수염하늘소의 발육단계별 온도의존적 발육	10
1-1. 실험곤충 사육	10
1-2. 발육단계별 온도의존적 발육	10
1-2-1. 알 온도발육	10
1-2-2. 유충 온도발육	11
1-2-3.蛹 온도발육	11
1-3. 발육단계별 발육 모형	11
1-3-1. 선형발육모형 : 발육영점온도와 유효적산온도 추정	11
1-3-2. 비선형 온도발육모형	12
1-4. 자료 분석	14
2. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란 특성	19
2-1. 성충의 산란	19
2-2. 성충의 산란모형	19
2-2-1. 온도별 수명완료율 모형	19
2-2-2. 총 산란수 모형	20

2-2-3. 연령별 누적산란률 모형	20
2-2-4. 연령별 생존률 모형	21
2-2-5. 성충 산란모형의 종합	21
2-3. 자료 분석	22
3. 솔수염하늘소 휴면유충의 휴면발육과 휴면 후 발육	24
3-1. 휴면유충 채집	24
3-2. 휴면유충의 실내 저온처리 기간에 따른 휴면 후 발육	24
3-3. 휴면유충의 야외 채집시기에 따른 휴면 후 발육	24
3-4. 휴면후 유충 발육단계 전이모형과 휴면발육 모형	25
3-5. 자료 분석	27
4. 솔수염하늘소 개체군 모형	30
4-1. 개체군 모형의 구조	30
4-2. 개체군모형의 매개변수	31
4-3. 개체군 모형 시뮬레이션과 포장적합성 검증	31
4-3-1. 개체군 모형 시뮬레이션	31
4-3-2. 포장적합성 검증	32
4-4. 개체군 모형을 이용한 쌍봉형 성충발생의 이해	33
4-4-1. 봄우화 성충의 생존 잔류 개체군 가능성	33
4-4-2. 솔수염하늘소 비휴면 집단(cohort)의 성충우화가능성	34
IV. 결 과 및 고 찰	37
1. 솔수염하늘소의 발육단계별 온도의존적 발육	37
1-1 발육단계별 온도의존적 발육	37
1-1-1. 알의 온도의존적 발육	37
1-1-2. 유충의 온도의존적 발육	37
1-1-3. 용의 온도의존적 발육	39
1-2. 발육단계별 발육모형	39
1-2-1. 선형발육모형 : 발육영점온도와 유효적산온도 추정	40
1-2-2. 발육단계(알, 유충, 용)별 발육률 모형	41

1-2-3. 발육단계(알, 유충, 용)별 발육완료 분포 모형	42
2. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란	62
2-1. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란	62
2-2. 솔수염하늘소 성충의 산란모형	63
3. 솔수염하늘소 월동유충의 휴면발육과 휴면 후 발육	68
3-1. 휴면유충의 실내 저온처리 기간에 따른 휴면 후 발육	68
3-2. 휴면유충의 야외 채집시기에 따른 휴면 후 발육	68
3-3. 휴면유충 발육단계 전이모형	69
4. 솔수염하늘소 개체군 모형	74
4-1. 개체군 모형 시뮬레이션과 포장적합성 검정	74
4-1-1. 개체군 모형 시뮬레이션	74
4-1-2. 포장적합성 검정	74
4-2. 개체군 모형을 이용한 쌍봉형 성충발생의 이해	76
4-2-1. 봄우화 성충의 생존잔류 개체군 가능성	76
4-2-2. 솔수염하늘소 비휴면 집단(cohort)의 성충우화가능성	77
V. 적 요	87
인용문헌	91
Appendix I	101

LIST OF TABLES

Table 1.	Developmental periods in days for egg stage of <i>M. alternatus</i> at constant temperatures in the laboratory	43
Table 2.	Number of larvae of <i>M. alternatus</i> completed in its development at constant temperatures in the laboratory	44
Table 3.	Developmental periods in days (Mean \pm SE) for each larval instar of <i>M. alternatus</i> at constant temperatures in the laboratory	45
Table 4.	Developmental periods in days for pupal stage of <i>M. alternatus</i> at constant temperatures in the laboratory	46
Table 5.	Estimated parameters of a linear regression model for egg, larval and pupal stages of <i>M. alternatus</i>	47
Table 6.	Estimated parameters of a linear regression model for larval instars of <i>M. alternatus</i>	48
Table 7.	Estimated value of the parameters of developmental models for egg and pupal stage of <i>M. alternatus</i>	50
Table 8.	Estimated value of the parameters of developmental models for larval instars of <i>M. alternatus</i>	51
Table 9.	Estimated value of the parameters of distribution models of development time for egg and pupal stage of <i>M. alternatus</i>	53

Table 10.	Estimated value of the parameters of distribution models of development time for larval instars of <i>M. alternatus</i> ·	54
Table 11.	Adult longevity in days and fecundity of <i>M. alternatus</i> at constant temperatures.	65
Table 12.	Estimated value of the parameters for an oviposition model of <i>M. alternatus</i>	66
Table 13.	Incubation period(days) of diapausing larva of <i>M. alternatus</i> after chilling at 9 °C	70
Table 14.	Incubation period(days) of diapausing larva of <i>M. alternatus</i> monthly transferred from outdoors between Dec. 27, 2016 and Mar. 27, 2017	71
Table 15.	Estimated value of the parameters of post-diapause developmental models for diapausing larva of <i>M. alternatus</i>	72
Table 16.	Survival rate of egg, larval and pupal stage of <i>M. alternatus</i>	78
Table 17.	Comparison of adult emergence dates in Julian between model outputs and actual data of <i>M. alternatus</i> at 3 different site in Jeju.	79
Table 18.	Comparison of model outputs for the age structure of <i>M. alternatus</i> in the end of season with diapause rate observed in 3 different sites in 2016: 200 m, 400 m and 600 m	80

LIST OF FIGURES

Fig. 1.	Synchronous life cycles between <i>Monochamus alternatus</i> and <i>Bursaphelenchus xylophilus</i>	4
Fig. 2.	Feeding tunnel and entrance hole on the dead pine tree(<i>Pinus thunbergii</i>) infested with final instar larva of <i>M.alternatus</i>	15
Fig. 3.	Eggs of <i>M. alternatus</i> prepared for egg development study	16
Fig. 4.	An experimental device designed for studying the development of larvae of <i>M.alternatus</i>	17
Fig. 5.	Pupae of <i>M. alternatus</i> prepared for pupa development study.	18
Fig. 6.	Rearing cage used for the temperature-dependent oviposition experiment and female of <i>M.alternatus</i> , laying eggs on dead pine tree	23
Fig. 7.	Diapausing larva of <i>M.alternatus</i> collected from dead pine tree for post-diapause development experiment	28
Fig. 8.	Visual comparison between (A) non-diapausing larva, (B) 5th instar larvae before molting and (C) diapausing larvae	29
Fig. 9.	Structure of a population model for <i>Monochamus alternatus</i> . (S: survival rate for previous stage, PA: physiological age)	36

Fig. 10.	Developmental rate curve (1/median day) of the egg(A), larval(B), and pupal(C) stage of <i>M. alternatus</i>	56
Fig. 11.	Relative frequency of cumulative developmental complete distribution of the egg(A), larval(B), and pupal stage(C) of <i>M. alternatus</i> . Weibull function (Wagner <i>et al.</i> , 1984) was applied on each developmental stage	57
Fig. 12.	Developmental rate curve (1/median day) of larval instars of <i>M. alternatus</i>	58
Fig. 13.	Relative frequency of cumulative developmental complete distribution of larval instars of <i>M. alternatus</i> . Weibull function (Wagner <i>et al.</i> , 1984) was applied on each developmental stage	60
Fig. 14.	Major component of the oviposition model of <i>M. alternatus</i> . A: Aging rate curve (1/mean longevity) of adult female. B: Temperature-dependent total fecundity curve. C: Age-specific cumulative oviposition rate curve. D: Age-specific survival rate curve.	67
Fig. 15.	Major component of Post-diapause developmental model of <i>M. alternatus</i> . A: Development rate model, B: Age-specific cumulative developmental rate model. C: Dipause-development model	73
Fig. 16.	Frequency distribution of emerged <i>M. alternatus</i> adults at 3 different sites(A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m). 531 males and 499 females are emerged in 2016.	81

Fig. 17.	Comparison of model outputs of <i>M. alternatus</i> emergence with actual data observed in Jeju, Korea in 2016. A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m	82
Fig. 18.	Comparison of model outputs between the rate of laval instars of <i>M. alternatus</i> in 3 different sites in 2016. A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m	83
Fig. 19.	Occurrence patterns of egg, laval and adult stage of <i>M. alternatus</i> in Jeju (A: adult, B: eggs and larvae).	84
Fig. 20.	Frequency of black pine trees (<i>Pinus thunbergii</i>) with no oleoresin flow(A) and comparison of model outputs between number of <i>M. alternatus</i> caught(B) in pheromone traps in Jeju area, Korea, 2016	85
Fig. 21.	Bimodal patterns of emerged adult of <i>M. alternatus</i> in Jeju in 2016(A: Emerged adult, B: Survived adult).	86

ABSTRACT

The Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae), is a primary vector of PWD, *Bursaphelenchus xylophilus* Nickle, one of the most serious threats to pine trees in Asia and Europe. To establish a sound management strategy, it is necessary to construct a phenological prediction model for *M. alternatus*. Therefore, the population model of the Japanese pine sawyer was constructed to understand its population ecology and predict the seasonal occurrence pattern of the developmental stages through a series of studies: (1) temperature-dependent development of egg, larvae and pupae, (2) adult reproduction, (3) post-diapause larval development.

The temperature-dependent development of each stage of *M. alternatus* was examined in the laboratory. The relationships between development rates of egg, larvae and pupa, and temperature showed a typical temperature-dependent form with high temperature inhibition. It was well described by a nonlinear development rate model. Egg, larva, and pupa developmental rate (1/median day) were, respectively, incorporated into temperature-dependant developmental rate models, using Lactin model. The probability distribution of development time of each stage was estimated by Weibull function based on physiological age of each stage implying the summation of their daily developmental rate. An oviposition model consists of an adult aging rate model, a total fecundity model, an age-specific cumulative oviposition model and an age-specific survival model, in which physiological age was calculated from adult aging rate model. Beta distribution model was applied to the total fecundity model. A normalized cumulative oviposition rate and a survival rate with physiological age were incorporated into those age-specific models. A

population model for *M. alternatus* was established by integrating development model of each stage, oviposition model and post-diapause development model into a system. The number of individuals shifted from a stage to the next stage was calculated by multiplying the initial number of individuals in a stage by the probabilities produced by the development distribution model of each stage. For a validation, model outputs were compared with the actual proportion of diapausing larvae and adult occurrence surveyed in three different sites, Jeju in 2016, and were successfully fitted to actual proportion of diapausing larvae and adult occurrence.

The adult activity of *M. alternatus* monitored with a pheromone trap showed a bimodal form consisted of the first peak in mid to late June and the second peak in mid to late September in Jeju area, Korea. The two peaks were separated apparently between mid and late August, showing a valley. The pine trees without oleoresin flow were abundant during early July to early August, and declined thereafter, which did not match with the valley of adult activity curve. Thus, the hypothesis of dying pine that attracts much strongly *M. alternatus* adults than pheromone lures do and makes a valley may not fully explain the bimodal pattern when the diapause ecology was not considered.

I. 서 론

아시아와 유럽에서 소나무류에 큰 위협을 가하고 있는 소나무재선충병(pine wilt disease)은 소나무재선충(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhner))에 의해 발병한다(Kiyohara and Tokushige, 1971; Mota *et al.*, 1999). 소나무재선충병은 소나무류에 감염될 경우 초기에 시들음증상을 일으키고 결국 고사에 이르게 하는 치명적인 병으로 우리나라 소나무림에 심각한 피해를 주고 있다.

소나무재선충은 원래 우리나라에는 없었던 외래 침입종으로 원산지가 미국, 캐나다, 멕시코 등 북미지역으로 알려져 있다(Steiner and Buhner, 1934; Knowles *et al.*, 1983; Dwinell, 1993; 국립산림과학원, 2014). 미국 내 자생수종들은 대부분 저항성을 나타내어 큰 피해가 없으나 동북아시아 지역에 우점하는 대부분의 침엽수종들은 소나무재선충에 높은 감수성을 가지고 있으며, 대표적인 감수성 수종으로는 적송(*Pinus densiflora*), 해송(*P. thunbergii*), 마미송(*P. massoniana*), 유구송(*P. luchuensis*), 대만이엽송(*P. taiwanensis*)와 같은 소나무속(*Pinus*) 식물인 것으로 알려져 있다(Enda, 1997; Kishi, 1995; Lee *et al.*, 2004; Mamiya, 1988),

국내에서는 1988년 10월에 부산광역시 동래구 금정산에서 소나무재선충병이 최초 보고되었으며(Yi *et al.*, 1989), 2000년 이후 본격적으로 확산이 진행되었고 결국 2004년에는 최남단인 제주도, 2005년에는 강원도 동해까지 소나무재선충병이 확산되면서 피해는 급격하게 증가하는 양상을 보였다. 집중적인 방제활동과 소나무류 이동금지의 효과로 감염목 발생본수는 2006년부터 감소추세로 전환되면서 2007년부터 발생면적도 감소하였다. 하지만 그 이후 소나무재선충병은 전국으로 확산되는 실정에 이르렀고, 2014년 11월 기준 총 90개 시·군·구에서 발생하여 큰 피해를 주고 있다(국립산림과학원, 2014). 제주도의 경우 2004년 9월 최초 발생이 보고된 이후로 2014년 4월 기준 소나무림 면적(16,284 ha) 중 약 40%인 6,381 ha가 소나무재선충병에 감염되어 심각한 피해를 받고 있다(제주특별자치도, 2015).

소나무재선충은 자력으로 기주 간 이동이 불가능하며 *Monochamus*속의 하늘소류에 의해 매개되어 건전한 소나무로 이동한다(Linit, 1988). 소나무재선충을 매개

하는 *Monochamus*속 하늘소류로서 동북아시아(한국, 일본, 중국, 대만)에서는 솔수염하늘소(*Monochamus alternatus*; Mamiya and Enda, 1972; Kishi, 1995)와 북방수염하늘소(Kwon *et al.*, 2006), 북미지역에서는 *M. carolinensis*, *M. mutator*, *M. scutellatus*, *M. titillator* (Linit, 1988), 유럽에서는 *M. galloprovincialis* (Sousa *et al.*, 2001)로 알려져 있다. 우리나라에서 솔수염하늘소와 북방수염하늘소가 소나무재선충을 매개하는 것으로 보고되어 있으며, 남부지역에는 주로 솔수염하늘소, 중부지방에는 북방수염하늘소가 우점하여 분포하고 있다(Kwon *et al.*, 2006).

소나무재선충의 감염은 그 매개충인 솔수염하늘소의 생활환과 밀접하게 연관이 되어있다. 고사한 소나무에서 소나무재선충을 보유한 채로 우화한 솔수염하늘소 성충은 건전목으로 이동하여 후식(maturation feeding)을 하게 되는데, 이 과정에서 선충은 수피에 발생한 상처를 통하여 건전목으로 침입하게 된다. 침입 후 수체내 선충의 밀도가 증가함에 따라 소나무는 수지분비가 중단되고 점차 고사상태에 이르게 된다. 소나무재선충에 의해 고사된 소나무는 솔수염하늘소의 산란처가 되고, 고사목 내에서 유충발육을 완료한 후 다시 소나무재선충을 체내 보유한 채 우화하여 위의 과정을 반복하게 된다(Fig 1)(Togashi and Shigesada, 2006).

현재 소나무재선충병의 방제전략은 주로 소나무재선충 침입예방과 그 매개충인 솔수염하늘소를 방제하는 방향으로 초점이 맞추어져 있다. 소나무재선충 침입예방을 위하여 나무주사와 토양관주법이 활용되고 있지만 상대적으로 많은 노동력과 예산이 소요되어 대규모 산림에 적용하기에는 현실적으로 어려움이 있다. 현재 우리나라의 실시되고 있는 주요 방제법으로 솔수염하늘소 월동유충 방제를 위한 소나무재선충병 감염목 제거와 우화성충을 대상으로 한 항공방제가 주로 실시되고 있다(제주특별자치도, 2015). 위의 소나무재선충병 방제전략의 효과적인 수행을 위해서는 솔수염하늘소 월동유충의 우화시기와 우화성충의 활동기간(감염가능 시기)의 예측시스템이 유용하게 활용될 수 있다. 이러한 예측시스템 개발을 위해서는 솔수염하늘소 월동개체군의 휴면특성, 각 생육단계별 온도발육특성, 성충의 산란능력, 생존률 및 수명 등과 관련된 연구가 필수적이다. 하지만 소나무재선충병이 솔수염하늘소에 의하여 전파된다는 사실이 밝혀진지 40년이 지났음에도 불구하고 솔수염하늘소의 온도의존적 발육과 산란양상에 관련된 정량적

연구는 부족한 실정이다(Okuda, 1973; Togashi 1990). 현재 우리나라에서 연도별 솔수염하늘소 야외 성충우화자료를 기반으로 작성된 우화시기예측모형이 개발되어 있지만(Park *et al.*, 2013), 성충우화까지의 과정에서 발육단계별 온도의존적 특성을 고려하지 않고 일괄적으로 통합하여 작성되었기 때문에 정확한 예측을 기대하기에는 미흡한 부분이 있다. 즉, 현재 솔수염하늘소 개체군의 온도의존적 생태특성과 각 발육단계별 발생양상을 예측할 수 있는 개체군모형과 관련된 연구는 전무한 실정이다. 따라서 본 연구는 솔수염하늘소의 각 발육단계별 온도발육 특성을 구명하고, 이 결과를 기반으로 개체군예측모형을 구축하여 발육단계별 발생시기를 예측함으로써, 솔수염하늘소의 생태적 특성을 이해하고 소나무재선충병 방제전략 수립 시 유용하게 활용될 수 있는 자료를 제공하고자 수행하였다.

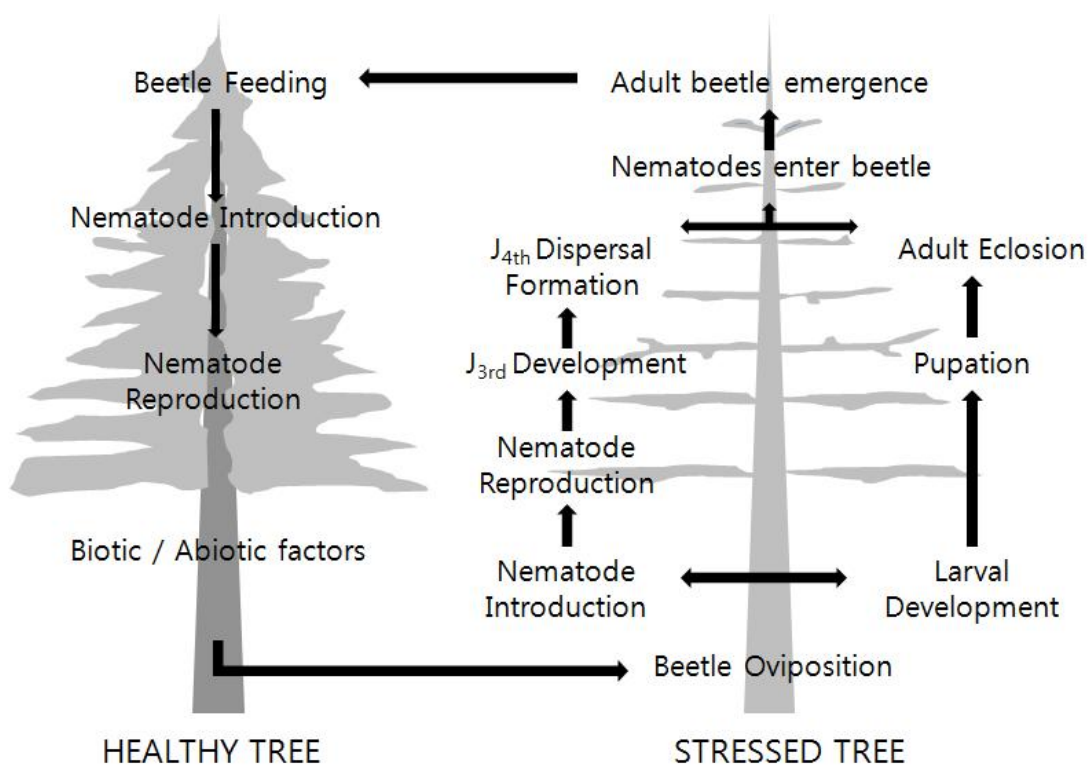


Fig. 1. Synchronous life cycles between *Monochamus alternatus* and *Bursaphelenchus xylophilus*.

II. 연 구 사

1. 곤충의 온도의존적 발육모형과 산란모형

곤충은 변온동물(poikilotherm)이므로 발육, 산란, 휴면 등의 생물학적 특성에 대하여 온도는 지대한 영향을 미친다. 1800년대 곤충의 발생을 예측하는데 많은 관심이 있었지만, 이와 같이 곤충의 발육에 온도가 중요하다는 것을 깨닫게 되면서(Uvarov *et al.*, 1931), 온도를 이용하여 곤충의 발육을 설명하거나 예측이 가능해졌다.

곤충은 특정한 온도범위 내에서 발육을 한다. 발육하한온도에서 온도가 증가할수록 발육률(단위시간 당 발육이 진행되는 비율)도 그에 비례하여 증가하고 최적온도범위에 이를수록 선형적 관계를 보인다. 온도가 최적온도범위 이상으로 증가하면 발육률은 급격히 감소한다(Wagner *et al.*, 1984a).

곤충의 발육완료시기를 예측하는 접근법으로 발육률곡선의 선형관계를 이용하는 적산온도방법이 있다. 발육률 적온구간의 선형관계를 이용하여 발육영점온도(developmental zero)와 유효적산온도(thermal requirements)를 추정하고, 이를 이용하여 발육완료에 필요한 유효적산온도는 발육영점온도 이상의 온량을 누적함으로써 계산할 수 있다. 이와 같이 선형모형으로부터 발육영점온도와 유효적산온도를 구하는 온일도(degree-day) 접근 방식은 계산이 용이하고 비교적 정확하게 곤충의 발육완료시기를 예측하는 데 널리 사용되고 있다(Obrycki and Tauber, 1981). 여기서 온일도를 계산하는 방식으로는 rectangle, triangle, sine wave 법 등이 있다(Arnold, 1960; Pruess, 1983; Higley *et al.*, 1986; Raworth, 1995). 하지만 선형모형을 이용한 유효적산온도 계산방법은 적온영역에서만 유효하고 고온과 저온영역을 설명하기에는 부족한 부분이 있다(Howe, 1967). 이러한 문제점을 보완하기 위하여 온도와 곤충의 발육의 관계를 설명하는 다양한 비선형모형이 개발되었다. 비선형 발육률 모형은 크게 경험모형과 생물리적 모형으로 구분할 수 있다. 경험모형은 온도에 따른 발육률 곡선에 대한 형태적 특징의 묘사에 적합한 수식을 선택하거나 합성하여 이용하는 것으로 모두 해석함수식에 기반을 두고 있다(Kim *et al.*, 2017). 경험적 모형으로는 로지스틱형 방정식

(Davidson, 1942), 시그모이드형 방정식(Stinner *et al.*, 1974), 가우스 모형 (Taylor, 1981), Hilbert와 Logan 모형(Hilbert and Logan, 1983) 등이 있다. 경험적 모형 외에, 생물의 발육을 조절하는 효소가 존재하며, 그 효소는 온도의존적 반응을 보인다는 가설을 기반으로 한 생물적 발육모형(Sharpe and DeMichele, 1977; Eyring, 1935)도 개발되었다(Wagner *et al.*, 1984a). 이 모형은 온도에 따른 곤충의 발육을 모든 온도범위에서 잘 묘사하지만, 매개변수들 간의 높은 상관성 때문에 비선형회귀분석을 통하여 매개변수를 추정하기 쉽지 않다는 한계를 갖고 있다. Schoolfield *et al.*(1981)는 Sharpe & DeMichele(1977) 모형의 이론적 배경에 대한 침해 없이 매개변수의 변환을 완성하여 매개변수를 통계적으로 추정할 수 있도록 생물리적 모형(biophysic model)으로 변형하였다.

Wagner *et al.*(1984b)은 위와 같은 기존의 모형들이 모두 온도가 곤충의 발육에 미치는 영향을 잘 나타낼 수 있지만, 개체들의 발육이 완료되는 분포에 대해서는 전혀 고려되어 있지 않다고 지적했고, Curry *et al.*(1978)은 다양한 온도조건에서 개체군을 구성하는 개체들의 발육이 완료되는 시기를 예측하기 위해서는 온도에 비의존적인 분포가 필요하다고 하였다. 온도에 비의존적으로 표준화된 누적분포도에 Weibull 함수를 적용한 결과, 다양한 온도조건에서 집단(cohort)내의 개체들의 발육 분포가 시간에 따라 잘 설명되었다(Wagner *et al.*, 1984b)

곤충의 산란은 온도에 의존적인 세 가지 요소, 즉 총산란수(total reproductive capacity), 생리적 연령에 따른 산란률(age-specific oviposition rate), 생리적 연령에 따른 생존률(age-specific survival)로 구성되어 있다(Curry and Feldman, 1987). Kim and Lee(2003)는 비선형 모형을 이용하여 위와 같은 구성으로 복숭아심식나방(*Carposina sasakii*)의 산란모형을 작성하였고, 실제 야외에서 발생하는 알 발생을 설명하는데 적합하였다.

2. 솔수염하늘소 생태

소나무재선충병은 솔수염하늘소가 소나무의 가지를 섭식하는 과정에서 충체(蟲體) 밖으로 나온 소나무재선충이 가지의 상처에 옮겨지고, 목질 조직 안으로 침입하여 나타나는 증상이다(Mamiya and Enda, 1972; Morimoto and Iwasaki,

1972). 즉 소나무재선충병은 솔수염하늘소가 후식하는 과정에서 주로 감염이 되며, 선충을 보유한 하늘소로 건전한 소나무를 후식할 때 소나무가 감염 및 고사되어 병원체가 전파된다는 사실이 증명되었다(Enda, 1972; 遠田와 眞宮, 1972; 森本와 岩崎, 1972). 또한 솔수염하늘소 성충이 산란을 하는 과정에서 산란흔을 통하여 소나무재선충을 전파시키는 것으로도 알려져 있다(Wingfield and Blacchette, 1983; Edwards and Linit 1992).

소나무재선충을 옮겨주는 매개충은 일본 동북지방의 한랭한 지역에서 북방수염하늘소(*M. saltuarius*)도 소나무재선충을 매개하는 것으로 알려져 있으며(Takizawa and Shoji, 1982; Sato *et al.*, 1987), 최근에는 국내에서도 잣나무림에서 소나무재선충병이 발생하였는데 이를 매개하는 곤충이 북방수염하늘소로 밝혀졌다(KFRI, 2007).

소나무재선충병의 매개충인 솔수염하늘소의 생활사에 관한 연구는 우리나라 남부지역의 경우 소나무와 곰솔에서 주로 솔수염하늘소가 매개 역할을 한다(Moon *et al.*, 1995; Kwon *et al.*, 2006). 기주식물은 *Pinus* 속의 여러 종류(Furuno and Uenaka, 1979)와 삼나무, 편백 등(Yamane and Akimoto, 1974; Nakamura and Okochi, 2002)이며, 주로 연 1회 발생하지만 2년 1세대가 발생하기도 한다(Kim *et al.*, 2003). 유충기간은 보통 8월 중순~익년 5월 상순까지이며, 번데기는 4월 하순~6월 중순, 성충은 5월 하순~8월 상순, 알은 6월 중순~8월 상순이었다(Park *et al.*, 1992). Kim *et al.*(2003)에 의하면 성충의 발생시기는 5월 중순에서 8월 초순까지로 조사되었다.

일본의 경우는 늦은 봄에서 여름사이에 1년에 한번 고사목으로부터 우화탈출하는 솔수염하늘소 성충은 1년 1세대와 2년 1세대 생활사를 가진다(Kishi, 1995). 우화탈출 기간은 지역 간 차이가 있는데 일본의 남서쪽 섬지역의 Okinawa 지역에서 4월 초순에서 8월로 조사가 되었고(Irei *et al.*, 2004), 일본 본토에서는 5월에서 7월(Togashi and Magira, 1981) 또는 5월에서 8월(Kishi, 1995)이었다. 북쪽 Honshu에서는 늦은 6월 하순에서 8월 달까지로 보고 되었다(Chida and Sato, 1981; Hoshizaki *et al.*, 2005). 중국 남부지방에서는 솔수염하늘소는 1년에 2~3세대를 가진다. 그래서 우화하는 솔수염하늘소 성충 수에서 계절적인 변화가 4월에서 11월 사이에 2~3차례의 최성기를 보여 준다(Song *et al.*, 1991).

자연조건에서 솔수염하늘소 알의 발육기간은 6~9일이고, 항온조건의 경우 20 °C에서 10~12일, 25 °C 에서 5~7일, 30 °C 에서 4~5일이 걸리는 것으로 알려져 있다(Ieiri, 1978; Igarashi, 1977). 알의 발육영점온도와 유효적산온도는 각각 12.7~13 °C 와 65~89 DD(degree-days)인 것으로 보고되었다(Igarashi, 1980; Okuda, 1973). 유충은 일본에서 4~5령으로 알려져 있으나 실내에서 소나무수피를 먹이로 사육했을 때는 10령까지 발육하는 것으로 보고되었고(Ishikubo, 1967), 중국에서는 야외 채집시기별로 유충의 두폭을 측정한 후 빈도분포를 확인한 결과 5령으로 보고되어있다(Liu, 2008). 유충 발육완료까지 유효적산온도는 625 DD이고 발육영점온도는 12.5 °C 로 알려져 있다(Okuda, 1973). 번데기의 유효적산온도는 187 DD이고 발육영점온도는 10.6 °C인 것으로 보고되어있다(Enda, 1980).

식물의 성장, 개화, 결실 등과 같은 생물현상은 계절성을 가지고 있다. 따라서 식물을 이용하는 곤충의 경우, 식물의 생물학적 현상들과 곤충의 생활사의 시기적 일치여부는 곤충의 생존이나 생식 그리고 개체군의 증식과 밀접한 관계가 있다. 곤충의 휴면은 변화하는 환경에서 발육, 증식, 이동 등과 같은 생물학적 현상을 적절한 시기에 맞게 진행시킬 수 있는 적응현상이다(Tauber *et al*, 1986). 곤충이 휴면에 돌입하면 내한성, 내건성, 내고온성 등이 증대되어 불리한 환경조건을 극복할 수 있고, 이후 생육에 유리한 환경조건이 되면 다시 발육을 재개한다(Danks, 2007). 솔수염하늘소는 종령유충(final instar larvae)의 발육이 완료되는 시기에 휴면에 돌입하는 것으로 알려져 있다(Enda, 1975; Kimura, 1974). 솔수염하늘소 유충이 휴면에 돌입하게 되면 유충의 체색이 노란색을 띄면서 장 내부에 섭식흔적이 사라진다(Togashi, 1991a). 휴면상태로 월동하는 솔수염하늘소 월동 유충이 성충으로 우화하기까지 과정은 Tauber *et al*. (1986)의 가설에 따라 몇 단계의 과정으로 구분할 수 있다. 즉 1 단계 = 저온자극에 따라 휴면상태가 정상으로 활성화(activation)되는 과정으로 일종의 휴면발육기간이다. 2 단계 = 휴면색 등 휴면증상(diapause symptom)이 사라지는 휴면후 휴지기간(post-diapause quiescence)으로서 다음 발육단계인 번데기로의 이행기에 해당된다. 3 단계 = 번데기(용) 발육단계로서 유충휴면의 영향을 받지 않는 독립적인 과정이다.

솔수염하늘소 성충의 산란기 중 초기에 산란된 개체들은 가을에 유충발육이 완료되어 휴면에 돌입하고, 겨울이 되면 저온에 반응하여 휴면이 타파된다고 보

고되었다(Kimura, 1974). 중기에 산란된 개체의 경우 겨울 직전에 발육을 완료하지 못한 3령~4령 유충으로 존재하여 비휴면 상태로 월동을 하고 다음해에 휴면 과정 없이 바로 번데기가 된다(Togashi, 1989). 후기에 산란되어 1~2령 유충으로 존재하는 개체들의 경우 휴지상태로 월동을 하고, 다음해에 다시 유충발육을 완료하여 휴면에 돌입함으로써 2년 생활사를 갖는다(Togashi, 1995).

Ⅲ. 재료 및 방법

1. 솔수염하늘소의 발육단계별 온도의존적 발육

1-1. 실험곤충사육

본 연구에서 필요한 공시충을 확보하기 위하여 2016년 2월 소나무재선충병의 피해지역인 제주시 일원의 고사목 중 솔수염하늘소의 침입공과 섭식흔적(Fig. 2)이 있는 나무를 수거하였다. 수거한 고사목은 우화상에 집재하였으며, 그 후 2016년 6월부터 우화한 솔수염하늘소 성충들을 채집하였다. 채집한 성충들은 25 ± 1 °C 온도조건과 16L:8D 광 조건으로 실내에서 사육하였다. 솔수염하늘소 먹이는 야외의 소나무(*Pinus thunbergii*) 새순과 1년생 가지를 잘라 3일 간격으로 공급해주었다.

1-2. 발육단계별 온도의존적 발육

1-2-1. 알 온도발육

솔수염하늘소 알의 온도발육실험을 위하여 솔수염하늘소 케이지(가로 1.5 × 세로 1 m × 높이 0.5 m)에 산란목을 넣어 24시간 동안 산란을 받았다. 산란목은 지름이 약 8cm 인 소나무(*Pinus thunbergii*)가지를 20 cm 길이로 자른 후 산란목으로 사용하기 전에 일주일동안 물에 넣어 둔 후 사용하였다. 산란목에서 알을 채집한 후 발육기간을 조사하기 위하여 15, 18, 22, 26, 30, 35 ± 0.5 °C (RH: 90~99 %)로 설정된 항온기(DS-8CL, (주)다솔과학)에 각 온도별로 10마리(18, 22 °C는 15 마리 처리)를 Fig. 3과 같이 처리한 후 알에서 부화할 때까지 온도별 부화기간을 12시간 간격으로 조사하였다. 조사는 각 처리구에서 첫 부화가 시작되면 약 2시간 정도 간격으로 지속적으로 부화기간을 조사하였다. 조사과정에서 부패로 인하여 사망한 알은 분석에서 제외하였다.

1-2-2. 유충 온도발육

유충의 발육기간은 다른 발육단계보다 상대적으로 장기간이 소요되기 때문에 최저온도 처리구를 18℃로 설정하였다. 유충의 온도발육 실험은 18, 22, 26, 30, 34 ℃ (RH: 90~99 %)로 설정한 항온기에 부화한지 2시간 이내의 1령 유충을 영기 확인이 가능하도록 고안한 실험장치에 한 마리씩 접종하여 수행하였다. 실험장치는 소나무 수피 안쪽을 벗겨낸 후 2개의 투명아크릴 판(가로 7 cm × 세로 5 cm × 두께 3 mm) 사이에 넣고 양쪽 끝을 집게로 고정하였다(Fig 4). 그 후 습도유지를 위해 젖은 솜을 넣은 원통형 케이지(지름 10cm x 높이 5cm)에 넣어주었다. 실험과정에서 부피가 큰 노숙유충의 경우 수피를 여러 겹으로 겹친 후 공간을 만들어 접종하였다. 유충의 먹이로 사용된 소나무 수피는 건조해지거나 수피면적의 2/3 이상 섭식이 이루어지면 교체하였다. 각 온도별로 15마리씩 처리하였고 실험과정에서 사망한 개체는 분석에서 제외하였다. 유충의 발육기간 조사는 탈피시점을 기준으로 유충의 각 영기를 기록하였으며 섭식을 중단과 체색의 변화를 기준으로 유충발육의 완료여부를 판단하였다(Togashi 1991a). 유충의 발육양상은 12시간 간격으로 조사하였다.

1-2-3. 용 온도발육

용의 온도발육 실험을 위하여 유충에서 용화된 개체를 소나무 톱밥을 넣은 소형 사육용기(지름 5 × 높이 1.5 cm)에 넣어 15, 21, 24, 27, 30, 35 ℃ (RH: 90~99 %)로 설정된 항온기에 온도별로 20반복(18 ℃는 15반복, 35 ℃는 10반복처리) 처리하였다(Fig 5). 실험과정에서 조작실수로 인하여 사망한 개체는 조사대상에서 제외하였다. 발육기간 조사는 용에서 성충으로 우화한 시점을 기준으로 기록하였으며 12시간 간격으로 조사하였다.

1-3. 발육단계별 발육모형

1-3-1. 선형발육모형 : 발육영점온도와 유효적산온도 추정

알, 유충, 용의 발육영점온도와 유효적산온도를 추정하기 위하여, 온도별 발육 기간(day)으로부터 중앙값(median)를 구한 다음, 이것을 역수로 하여 발육속도(developmental rate, 1/median)를 구하였다. 온도 증가에 따른 발육속도가 선형 관계를 보이는 범위의 발육속도 값들에 대하여 선형모형($F(T)=a \cdot T+b$)을 적용하여, 매개변수 a 와 b 의 값을 추정하였다. $F(T)=0$ 이 될 때의 T 값, 즉 발육영점온도(developmental zero)를 구하였다. 알, 유충, 용의 발육에 필요한 온량상수(thermal constant)값은 추정된 매개변수 a 의 값을 역수를 취하여 계산하였다(Campbell *et al.*, 1974). 유충의 경우 본 연구에서 10령까지 발육하였으므로 기존 발표된 유충 발육완료에 필요한 전산온도(온량상수)와 비교하기 위하여 4, 5, 또는 6령까지 기간을 합산하여 발육영점온도와 온량상수를 추정하였다. 매개변수는 TableCurve 2D 프로그램을 이용하여 추정하였다.

1-3-2. 비선형 온도발육모형

위의 각 생육단계별 온도발육 실험결과를 토대로 비선형 발육모형을 작성하였다. 솔수염하늘소의 생육단계별 온도 발육관련 모형은 두 개의 단위 모형인 발육속도 모형과 발육완료 분포모형으로 구성할 수 있다. 알과 유충의 발육속도 모형은 온도별 유충이 부화할 때까지 걸리는 발육기간(단위: day), 유충이 다음령기로 탈피할 때 까지의 발육기간을 이용하여 중앙값(median)을 구한 후, 이 값의 역수(1/median)를 취하여 발육속도를 구하였다. 유충 종령(final instar)의 경우 휴면에 돌입할 때까지의 기간을 발육기간으로 정하였다. 유충의 발육속도 값에 Lactin-1 모형(Lactin *et. al.*, 1995; 식 1)을 적용하였다. 위의 매개변수 값은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)으로 추정하였다.

$$r(T) = \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right] \quad \text{———— 식 1}$$

여기서 $r(T)$ 는 온도가 T °C 인 경우의 발육률이다. T_m 은 발육상한온도(상한임

계온도)를 의미하는 매개변수로써 더 이상 생명현상을 지속할 수 없는 일종의 치사온도를 의미하고, ΔT 는 온도상한부근에서 급격한 발육붕괴가 일어나는 온도 범위를 의미하며, ρ 는 곤충발육에 관여하는 주요효소가 촉매하는 생화학적 반응에 대한 합성치로 해석할 수 있다.

알과 용의 발육속도 모형은 발육기간(day)을 이용하여 온도별 발육속도 값을 구하였고 이 값들에 대해 Lactin-2 모형(Lactin et. al., 1995; 식 2)을 적용하였다.

$$r(T) = \left[\exp(\rho T) - \exp\left(\rho T_m - \frac{T_m - T}{\Delta T}\right) \right] + \lambda \quad \text{--- 식 2}$$

알과 용의 발육속도 모형은 알과 유충의 발육모형에서 적용한 Lactin-1 모형과 기본적으로 같은 모형이며 발육영점온도를 추정할 수 있도록 매개변수 λ 가 추가된 형태이다. 따라서 매개변수의 의미는 식-1과 동일하며 λ 는 최적하위온도에서 가로축(좌표)을 교차하도록 유도하는 값이다.

발육완료 분포모형은 각 온도별 개체들의 발육완료시기 분포를 각 온도의 발육기간 중앙값으로 표준화하여 생리적 연령(physiological age)에 따른 누적분포도를 만들었다. Weibull 함수(Wagner et al., 1984; 식 3와 4)를 적용하여 이들 생리적 연령에 따른 발육완료 분포에 적합한 매개변수를 추정하였다. 유충의 발육완료 분포 모형은 2개의 매개변수를 갖는 식 3을, 알과 용의 경우 3개의 매개변수를 갖는 식 4를 적용하였다.

$$D(Px_i) = 1 - \exp \left[- \left(\frac{Px_i}{\eta} \right)^\beta \right] \quad \text{--- 식 3}$$

여기서 $D(Px_i)$ 는 생리적 연령 x_i 에서 발육을 완료한 개체의 누적비율을 의미하

$$D(Px_i) = 1 - \exp \left[- \left(\frac{Px_i - \gamma}{\eta} \right)^\beta \right] \quad \text{--- 식 4}$$

고, 매개변수 γ , η , β 는 추정된 매개변수이다. 매개변수는 TableCurve 2D 프로그램을 이용하여 추정하였다.

1-4. 자료 분석

실험의 모든 자료는 평균 \pm 표준오차(SE)로 표시하였고, 분석은 SAS 프로그램 (SAS Institute Inc., 1996)을 이용하였다. 각 실험결과의 평균값들은 Tukey's HSD test ($P = 0.05$)로 비교하였다.



Fig. 2. Feeding tunnel and entrance hole on the dead pine tree (*Pinus thunbergii*) infested with larvae of *M. alternatus*.



Fig. 3. Eggs of *M. alternatus* prepared for egg development study.

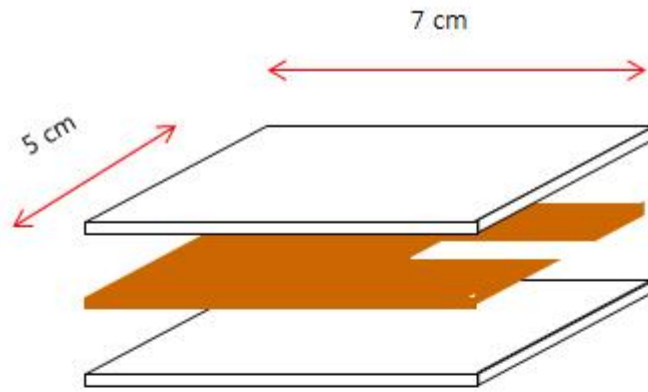


Fig. 4. An experimental device designed for studying the development of larvae of *M. alternatus*.



Fig. 5. Pupae of *M. alternatus* prepared for pupa development study.

2. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란과 수명

2-1. 성충의 산란

솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란능력을 평가하기 위하여 실내실험을 실시하였다. 산란실험에 사용한 솔수염하늘소 성충은 야외 우화상에서 갓 우화한 성충을 채집한 직후 실내실험에 사용하였다. 원통형 플라스틱 케이지(지름 16 × 높이 21 cm)에 수분유지를 위한 젖은 솜과 톱밥을 사육용기 바닥에 깔아주었고 약 15 cm 길이의 산란목과 먹이를 넣어준 후 암수 한 마리씩 접종하였다(Fig 6). 성충의 먹이는 해송 1년생 가지를 약 15 cm 길이로 잘라서 넣어주었으며 상태가 불량한 경우를 제외하고 온도별 1 ~ 3일 간격으로 교체해 주었다. 산란목은 지름이 약 5 ~ 8cm 인 소나무(*P. thunbergii*)가지를 약 15 cm 길이로 자른 후 산란목으로 사용하기 전에 일주일동안 물에 넣어 둔 후 사용하였다. 위와 같은 방법으로 산란환경을 만들어 준 후 15, 20, 25, 30, 35 °C 로 설정된 항온기에 온도별로 암수 5쌍씩 처리하였다. 산란률이 극히 낮은 15 °C 처리구의 경우 3반복을 추가로 처리하였고 위와 같이 처리한 성충의 일별 산란수와 생존수를 조사하였다.

2-2. 성충의 산란모형

2-2-1. 온도별 수명완료율 모형

서식지 온도에 따른 솔수염하늘소 성충의 생리적 연령을 계산하기 위하여 먼저 온도별 성충의 평균 수명 값에 역수를 취하여 성충의 노화속도($1/\text{mean}$)를 구하였다. 이 값에 지수함수식(식 5)을 적용하여 온도에 따른 수명완료율 모형을 추정하였고 매개변수 a , β , γ 의 값은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)을 이용하여 추정하였다.

$$r(T) = \alpha + \exp \left[- \frac{(\beta - T)}{\gamma} \right] \quad \text{———— 식 5}$$

이 식을 이용하여 성충의 생리적 연령(P_x ; 식 6)을 다음과 같이 계산하였다.

$$P_x = \int_0^n r(T_i) = \sum_{i=0}^n r(T_i) \quad \text{———— 식 6}$$

여기서 P_x 는 n 번째 일(day)의 생리적 연령을 의미하고, T_i 는 i 번째 일의 온도에서 성충 발육률을 의미한다. 결국 P_x 는 솔수염하늘소 성충이 우화 후 1번째 일까지 발육률을 합산한 것이다.

2-2-2. 총 산란수 모형

총산란수 모형(total fecundity model)은 솔수염하늘소 암컷의 온도별 산란수의 평균값에 적합하도록 축소 베타모형(Yan and hunt, 1999; 식 7)을 적용하였다.

$$f(T) = R_{\max} \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right) \left(\frac{T}{T_{opt}} \right)^{T_{opt} / (T_{\max} - T_{opt})} \quad \text{———— 식 7}$$

여기서 $f(T)$ 는 솔수염하늘소 암컷의 서식지 온도 T 에서 산란할 수 있는 총 산란수를 의미한다. R_{\max} , T_{\max} , T_{opt} 는 추정해야할 매개변수로, R_{\max} 는 최대산란수, T_{\max} 는 산란이 가능한 상한온도, T_{opt} 는 산란수가 최대치가 되는 온도를 각각 의미한다. 매개변수 값은 TableCurve 2D 프로그램을 이용하여 추정하였다.

2-2-3. 연령별 누적산란률 모형

생리적 연령에 따른 누적산란률 모형은 성충의 수명기간동안 누적산란비율을

나타낸다. 수명완료율 모형으로부터 계산된 생리적 연령을 독립변수로 하고, 종속변수로 온도별 누적산란수를 표준화시켜 추정하였다. 표준화된 누적산란분포도에 3개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수(식 4)를 적용하였다. 각 모형의 매개변수들은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)을 이용하여 추정하였다.

2-2-4. 연령별 생존률 모형

생리적 연령에 따른 생존률 모형은 솔수염하늘소 성충이 우화 후 생리적 연령에 따른 생존개체수의 비율을 나타낸다. 수명완료율 모형으로부터 계산된 생리적 연령에 따른 표준화된 생존률 분포에 시그모이드형 함수(Kim and Lee, 2003; 식 8)를 적용하였다.

$$s(Px_i) = \frac{1}{1 + \exp \left[(\gamma - Px_i) / \delta \right]} \quad \text{———— 식 8}$$

여기서 $s(Px)$ 는 생리적 연령 Px 에서의 생존률을 나타내고, δ 와 γ 는 추정해야 할 매개변수이며, γ 는 50% 생존률에 상응하는 생리적연령의 값을 의미한다.

2-2-5. 성충 산란모형의 종합

솔수염하늘소 산란모형은 성충 수명완료율 모형(adult aging model: $r(T)$), 총산란수 모형(total fecundity model: $f(T)$), 생리적 연령에 따른 누적산란률 모형(age-specific cumulative oviposition rate model: $D(Px)$), 생리적 연령에 따른 생존률 모형(age-specific survival rate model: $s(Px)$)로 구성하였고, 암컷 한 마리의 서식지 온도에 따른 일별 산란밀도를 계산하는 식은 식 9와 같다.

$$f(T) \cdot [D(Px_{i+1}) - D(Px_i)] \cdot s(Px_i) \quad \text{———— 식 9}$$

솔수염하늘소 암컷 한마리가 단위시간 동안 i 번째 일(day)의 산란수는 당일 온

도에서 가능한 총 산란수, 생리적 연령인 Px_i 와 Px_{i+1} 에서의 누적산란률 값의 차이 그리고 생리적 연령인 Px_i 에서 생존률을 곱하여 계산하였다.

2-3. 자료 분석

실험의 모든 자료는 평균 \pm 표준오차(SE)로 표시하였고, 분석은 SAS 프로그램 (SAS Institute Inc., 1996)을 이용하였다. 각 실험결과의 평균값들은 Tukey's HSD test($P = 0.05$)법으로 비교하였다.



Fig. 6. Rearing cage used for the temperature-dependent oviposition experiment and female of *M. alternatus*, laying eggs on dead pine tree.

3. 솔수염하늘소 휴면유충의 휴면발육과 휴면 후 발육

3-1. 월동유충 채집

2016년 10월 24일부터 11월 6일까지 제주시 애월읍 일대의 소나무재선충병 고사목 집재지에서 관련기관(제주특별자치도청)의 허가를 받은 후 고사목을 수거하였다. 고사목은 솔수염하늘소 침입공과 섭식흔의 존재여부를 기준으로 수거하였다. 수거한 고사목은 제주대학교 친환경농업연구소 인근 공터에 집재한 후 손도끼를 이용하여 고사목 내부에서 월동중인 휴면유충을 채집하였다(Fig 7). 월동유충의 휴면 판단기준은 유충의 체색이 노란색을 띠면서 장 내부에 섭식흔적이 없으면 휴면유충으로 간주하였고(Togashi, 1991a; Fig 8).

3-2. 휴면유충의 실내 저온처리 기간에 따른 휴면 후 발육

솔수염하늘소 휴면유충의 실내 저온처리기간이 휴면 후 발육기간에 미치는 영향을 평가하기 위하여 실내실험을 실시하였다. 2016년 10월 24일에 고사목에서 채집한 솔수염하늘소 휴면유충 총 256마리를 소나무톱밥을 깔아준 소형아크릴 케이지(지름 5cm, 높이 1.5cm)에 한 마리씩 넣고 저온처리 효과가 유효한 것으로 알려진 5 ~ 15℃ 범위(Kimura, 1974)에 있는 9℃로 설정한 항온기에서 저온보관을 하였다. 저온처리 후 0, 10, 30, 50, 70, 90, 110, 130 일째 되는 날에 30마리씩 꺼내어 18, 22, 26℃로 설정한 항온기에 각각 10마리씩 상온처리 하였다. 가온처리한 휴면유충이 용화까지 걸리는 기간을 24시간 간격으로 조사하였다.

3-3. 휴면유충의 야외 채집시기에 따른 휴면 후 발육

솔수염하늘소 월동 휴면유충의 채집시기에 따라 휴면 후 발육기간의 차이가 있는지를 확인하기 위하여 실험을 실시하였다. 2016년 12월 27일부터 1개월 간격으로 2017년 3월 27일까지 소나무재선충 고사목으로부터 휴면유충 27~30마리를 채집한 후 소나무톱밥을 깔아준 소형아크릴 케이지에 한 마리씩 넣고 18, 22, 26

℃ 로 설정한 항온기에 각각 9~10마리씩 가운데처리 하였다. 휴면판단기준은 위의 실험과 동일하며, 상온처리한 휴면유충이 용화까지 걸리는 시간을 기록하였다.

3-4. 휴면후 유충 발육단계 전이모형과 휴면발육 모형

위의 휴면 후 발육 실내 실험결과를 토대로 휴면발육(저온기간)에 따른 휴면 후 발육모형을 작성하였다. 수염하늘소의 휴면 후 발육관련 모형은 발육속도 선형모형과 유효적산온도 기반의 발육완료 분포모형 그리고 휴면발육 모형으로 구성되어 있다.

휴면상태로 월동하는 솔수염하늘소 월동유충이 성충으로 우화하기까지 과정은 Tauber *et al.* (1986)의 가설에 따라 몇 단계의 과정으로 구분할 수 있다. 즉 1 단계 = 저온자극에 따라 휴면상태가 정상으로 활성화(activation)되는 과정으로 일종의 휴면발육기간이다. 2 단계 = 휴면색 등 휴면증상(diapause symptom)이 사라지는 휴면후 휴지기간(post-diapause quiescence)으로서 다음 발육단계인 번데기로의 이행기에 해당된다. 3 단계 = 번데기(용) 발육단계로서 유충휴면의 영향을 받지 않는 독립적인 과정이다. 본 연구에서는 모형화의 편리성을 위하여 1 단계를 휴면발육, 2단계를 휴면후발육으로 취급하였다.

솔수염하늘소 휴면후 유충 발육기간에 대한 모형화는 월동유충이 성충으로 우화하는 과정을 예측하는데 필수적인 요소이다. 따라서 휴면후 유충 발육모형과 휴면후 유충 발육완료 분포모형을 제작하여 휴면후 유충 발육단계 전이모형(즉, 번데기 단계로 이행모형)을 작성하였다.

휴면후 유충의 발육모형은 온도별 휴면타파가 완료된 유충이 용화할 때까지 걸리는 발육기간(단위: day)의 중앙값(median)을 구한 후, 이 값에 역수를 취하여 발육속도(developmental rate, $1/\text{median}$)를 구하였다. 휴면타파가 완료된 시점은 저온처리 기간별 가운데사육 결과자료(Table 13)에서 유충이 번데기까지 되는데 필요한 기간이 더 이상 감소되지 않는 것으로 판단하였다. 따라서 순수한 휴면후 발육기간은 통계적으로 발육기간이 더 이상 단축되지 않는 부분으로 확인된 저온처리 후 90일 자료에서 중앙값을 취하여 얻었다. 여기서 온도에 따른 발육속도가 선형관계를 보이는 온도구간의 값들에 대하여 선형모형($F(T)=a \cdot T+b$)을 적

용하여, 매개변수를 추정한 후, 발육영점온도와 유효적산온도를 구하였다.

휴면유충의 발육속도 모형은 온도별 휴면유충이 용화할 때까지 걸리는 발육기간(단위: day)의 중앙값(median)을 구한 후, 이 값의 역수를 취하여 발육속도(developmental rate, 1/median)를 구하였다. 여기서 온도별 발육속도가 선형관계를 보이는 온도구간의 값들에 대하여 선형모형($F(T)=a \cdot T+b$)을 적용하여, 매개변수를 추정한 후, 발육영점온도와 유효적산온도를 구하였다.

휴면 후 유충의 발육완료 분포모형은 각 온도별 휴면타과가 완전히 이루어진 개체들의 발육 완료시기에 따른 표준누적분포도를 작성하고, 각 온도의 발육기간 중앙값으로 표준화하여 생리적 연령(physiological age)을 구한 후, 선형모형으로 부터 추정된 유효적산온도를 생리적 연령에 적용함으로써 유효적산온도 기반 표준누적분포도를 만들었다. 모형은 2개의 매개변수를 갖는 Weibull 함수(Wagner *et al.*, 1984; 식 3)를 적용하여 이들 생리적 연령에 따른 발육완료 분포에 적합한 매개변수를 추정하였다.

휴면발육은 저온자극에 따라서 휴면상태의 유충이 정상상태로 활성화되는 과정이라고 앞서 정의하였는데, 저온자극이 불충분한 상태에서 저온자극 임계온도(상한온도)인 15°C 보다 높은 온도(기상)조건에 직면하게 되면, 저온자극이 불충분한 만큼의 활성화 발육을 완료하기 위한 시간이 필요하기 때문에 전체 발육기간(1+2단계)의 지연이 일어난다(Table 13). 이 과정을 모형화하기 위하여 위에서 추정된 휴면후 유충 발육모형을 활용하였다.

즉, 저온처리가 완료되지 않은 상태(즉, 30, 50, 70일 저온처리)에서 얻은 발육기간 값을 휴면후발육기간이 더 이상 단축되지 않는 저온기간의 값(저온처리 90일처리구의 휴면후발육기간 값)을 기준으로 나누어 표준화 시켰다. 그 다음 이 표준화 값을 종속변수(y)로 하고 저온처리일수를 독립변수(x)로 취급하여 모형을 작성하였다. 저온처리 없이(0 day) 26 °C에서 가온처리 한 휴면개체의 경우 처리 후 150일 동안 용화되는 개체가 없었기 때문에 저온처리기간이 0인 경우 휴면후 발육기간이 급격하게 증가하는 형태의 모형 수식을 선택하였다.

$$C(d) = a + b \cdot x^{0.01} \quad \text{—— 식 10}$$

여기서 독립변수 x 는 저온처리일수로 저온자극 임계온도 범위는 5~15 °C로 보고되었다(Kimura, 1974). 따라서 본 모형에 겨울기간 중 온도가 15 °C 이하인 날의 수를 계산하여 입력 값으로 적용하면, 휴면후유충발육기간의 배수가 산출된다.

$$DD_{real} = DD / C(d) \quad \text{—— 식 11}$$

, 여기서 DD_{real} 은 단위시간동안 실제로 누적되는 온량을 의미하고 $C(d)$ 는 저온기간이 d 일 일때의 휴면후유충발육기간의 배수이다. 예를 들어 그 값이 2.0이면 불활성화 상태의 휴면유충이 번데기까지 걸리는 기간은 '휴면후유충발육기간 x 2'가 되고, 적산온도 계산시에는 $1/2=0.5$ 이므로 일유효온도에서 50% 만 누적하여 추정하였다. 이 모형은 휴면후발육기간의 완료를 포함하고 있지만, 근본적으로 휴면발육(발육 활성화)이 완료되는 과정을 설명하는 것이기 때문에 본 연구에서는 휴면발육모형으로 취급하였다.

위의 모형들의 매개변수 값은 TableCurve 2D 프로그램(Jandel Scientific, 1996)으로 추정하였다.

3-5. 자료 분석

실험의 모든 자료는 평균 ± 표준오차(SE)로 표시하였고, 분석은 SAS 프로그램(SAS Institute Inc., 1996)을 이용하였다. 각 실험결과의 평균값들은 Tukey's HSD test ($P = 0.05$)법으로 비교하였다.



Fig. 7. Diapausing larva of *M. alternatus* collected from dead pine tree for post-diapause development experiment.

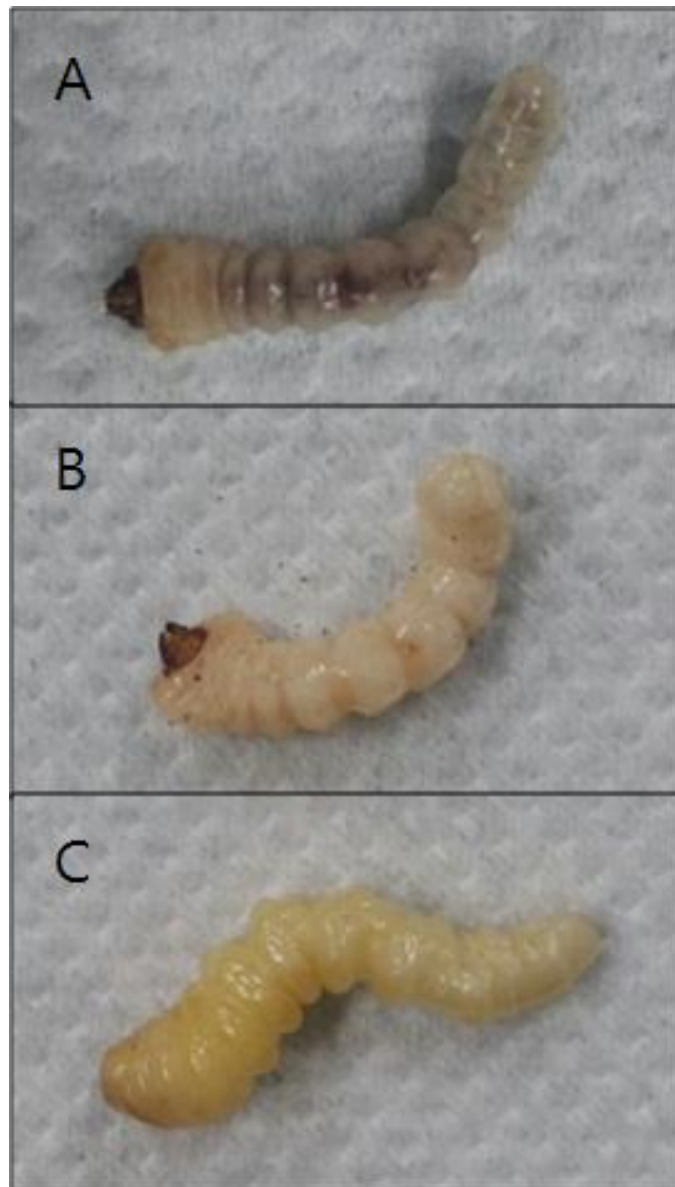


Fig. 8. Visual comparison between (A) non-diapausing larva, (B) 5th instar larvae before molting and (C) diapausing larvae.

4. 솔수염하늘소 개체군 모형

4-1. 개체군 모형의 구조

솔수염하늘소 개체군 모형은 크게 월동유충의 휴면후발육 전이모형, 생육기 용, 알, 유충의 발육단계 전이모형(stage transition model) 및 산란모형(oviposition model)으로 구성하였다(Fig. 9). 이에 따라 중요한 발육단계는 휴면 후유충, 용, 성충, 알, 유충(각 영기)로 구성하였다.

월동유충의 휴면후발육 전이모형은 앞서 추정된 휴면 후 유충발육모형과 휴면 후 유충발육완료 분포모형을 적용하였다. 이 모형은 적산온도를 기반으로 한 것으로 주야간 온도편차를 충분히 반영할 수 있는 single-sine 법을 적용하여 적산온도를 계산하였다(인용문헌). 적산온도 계산에서 single-sine 법은 하루 중 최고와 최저온도를 이용하여 sine 곡선으로 시간별 온도를 추정하고 발육영점온도 이상의 온도를 누적하여 적산온도를 계산하는 방법이다.

알, 유충, 용의 발육단계 전이모형은 각각의 발육단계에서 만들어진 발육속도 모형과 발육완료분포 모형을 이용하여 제작하였다. 유충의 경우 각 영기를 분리하여 모두 구현하고 시기별 영기의 분포변화를 이해하는데 활용하였다.

산란모형은 해당 집단(cohort)의 성충이 첫 우화한 날부터 성충수명 완료율을 이용하여 일별로 성충의 수명완료율 값을 구한 다음 누적하여 성충의 생리적 연령을 추정하고, 이를 연령별 누적산란률과 생존률 모형의 독립변수로 사용하여 구현하였다. 그 다음 하루 간격(즉 당일과 다음 날)으로 산란률을 계산하여 총산란수 모형에서 하루 동안의 산란수를 계산하였다. 최종적으로 해당 생리적 연령에서 생존률을 추정하여 일일 산란수를 결정하였다.

성충의 산란모형에서 동일한 단위시간(1일) 내에 생산된 알을 동일집단(cohort)으로 취급하여 각각 독립적으로 유충발육단계로 전이시켰다. 이때 알 단계에서 부화하여 전이되는 유충은 또다시 1일 단위의 유충 집단을 형성한다. 결과적으로 알 발생이 시작되는 날부터 끝나는 날까지 일수가 i 일이면 n 개의 알 집단이 존재하고 유충의 단위집단은 n 개의 알 집단이 유충으로 각각 전이될 때 $i+1$ 일에 전이된 유충을 합산하였다(식 10).

$$N_{1st} = n(px_{i+1}) - n(px_i) \quad \text{——— 식 12}$$

여기서 N_{1st} 는 i 번째 일에 알에서 부화한 1령유충의 총 수이고 px 는 I 번째일의 알의 생리적 연령을 의미한다. 이런 과정을 반복하여 최종적으로 알부터 각령기를 거쳐 종령에 이르는 전이모형 구조를 작성하였다.

4-2. 개체군모형의 매개변수

개체군모형에 적용된 기본 매개변수는 위에서 설명한 단위모형(휴면후유충발육 전이모형, 각 발육단계전이모형, 산란모형)에서 추정된 매개변수의 값을 그대로 적용하였다.

그 외에 암수성비와 각 생육단계별 생존률을 매개변수를 추가로 적용하였다. 암수 성비는 2016년에 조사한 우화상 결과(Fig 19)를 기반으로 0.48(암컷 수/총 수)로 설정하였고, 모형에 적용되는 각 생육단계(알, 유충, 용)의 생존률은 생육단계별 생존률 실험결과를 매개변수로 적용하였다(Table 16). 알 단계는 7개의 산란목(지름 9 x 길이 18cm) 총 98개의 알을 산란 받은 후 2016년 7월 제주대학교 인근 소나무림에 집재해두었고 2주후 정상적으로 유충으로 부화한 알의 수를 조사하였다. 유충단계는 2016년 7월 중순에 총 75개의 해송가지에 알 1개씩 접종한 후 야외에 집재하였고 다음해 5월 23일에 유충의 생존 여부를 확인하였다. 용 단계는 2016년에 실시한 용 발육실험에서 정상적으로 우화한 개체수를 조사하였다. 위와 같은 과정을 거쳐 추정된 생육단계별 생존률을 개체군모형의 매개변수로 적용하였다.

4-3. 개체군 모형 시뮬레이션과 포장적합성 검증

4-3-1. 개체군 모형 시뮬레이션

이와 같이 작성한 솔수염하늘소 개체군모형의 일반적 출력형태를 확인하기

위하여 제주 평년온도(1981~2010년 30년 평균)를 입력변수로 시뮬레이션을 실시하였다. 개체군모형의 휴면유충 단계에서 휴면을 완료한 100마리 유충을 초기값으로 가정하고 모형을 구동시켰다. 모형 출력값으로 번데기, 성충, 알, 유충의 각 영기별 발생양상을 발생 모의하였다. 모델 시뮬레이션은 비상용 소프트웨어 POPMODEL 1.0(Choi and Kim, 2014)을 사용하였다.

4-3-2. 포장적합성 검증

1) 솔수염하늘소 월동유충의 성충우화 시기 포장적합

솔수염하늘소 개체군 모형의 출력값 중에서 월동유충이 성충으로 우화하는 시기를 포장관측치와 비교하여 검증하였다.

포장적합자료는 2016년 솔수염하늘소 고도별 3개 지점 우화상(해발고도 200, 400, 600 m)에 솔수염하늘소 유충에 감염된 고사목을 적재하고 조사하여 얻었다. 고사목은 3월 20일 수거하여 적재하였다. 각 우화상에는 온도데이터 로거(규격 등)을 설치하여 온도를 측정하였으며, 직접 측정이 누락된 시기에는 한라생태숲과 한라산CC에서 자체 측정한 값으로 보완하였다. 또한 고사목 적재 이전에 경험한 온도는 해당지점과 가장 가까운 온도자료를 적용하였다(기상청 및 온난화 대응농업연구소).

개체군 모형으로부터 예측값과 포장 실측값을 비교하기 위하여, 자료를 일별 비율로 표준화한 후 누적비율로 환산하여 비교하였다. 각 25, 50, 75, 90% 발생 시점에서 일치도를 비교하였으며(Julian date), 모형의 포괄적 적합도를 평가하기 위하여 성충과 유충의 발생양상에 대하여 예측치와 실측치 간 피어슨 상관계수(SAS Institute Inc., 1996)를 구하였다.

2) 유충발육단계 전이모형의 포장적합

모형 결과의 영기구조 예측값과 포장 실측값을 비교하기 위하여 2016년 7월 10일 약 15cm 길이로 자른 총 75개의 소나무 토막에 솔수염하늘소 알 1마리씩

접종하였다. 접종한 소나무는 제주시 고도별 우화상(해발고도 200, 400, 600 m)에 각각 25개씩 집재하였다. 솔수염하늘소는 유충단계 이후 번데기단계로 발육하기 위해서 반드시 휴면에 돌입해야한다(Togashi, 1991). 따라서 2017년 5월 23일 접종목을 조사할 때 발육단계가 번데기인 경우는 이미 휴면과정을 겪은 것으로 판단하였다. 또한 아직 번데기 상태로 변화지 않고 있는 개체도 휴면증상의 존재 여부(Togashi, 1989)로 휴면유충인지를 명확히 확인할 수 있었다.

개체군모형의 예측값은 2016년 7월 15일에 알 100개를 초기값으로 입력하였고, 고도별(200, 400, 600 m) 온도 데이터를 이용하여 모의를 하였다.

4-4. 개체군 모형을 이용한 쌍봉형 성충발생의 이해

위에서 적합도 검정을 마친 개체군모형을 이용하여 솔수염하늘소의 발생양상을 고찰하기 위한 모의발생 시나리오를 설정하였다.

제주지역에서 페로몬트랩을 이용하여 조사한 솔수염하늘소 성충은 쌍봉형 양상(bimodal form)을 나타내는 것으로 보고되었다(제주특별자치도, 2016). 이러한 현상은 2015년과 2016년 두 해 조사결과에서 모두 나타났는데(Appendix I and Appendix II) 첫 번째 피크는 6월 중하순에 나타나고 두 번째 피크는 9월 중하순에 나타났다. 솔수염하늘소는 당해년도에 발육을 완료한 유충의 경우 휴면에 돌입하여 다음해 6~7월에 우화한다. 발육을 완료하지 못한 유충의 경우 휴지상태로 월동한 후 다음해에 발육을 완료하고 1년 후 6~7월에 우화함으로써 2년의 생활사(Togashi, 1991)를 갖는 것으로 알려져 있기 때문에 기존의 솔수염하늘소 생활사 이론으로는 9월경에 형성되는 두번째 피크의 경우 설명이 안되는 부분이 있다. 따라서 본 연구에서 작성한 솔수염하늘소 개체군 모형을 이용하여 몇 가지 시나리오를 바탕으로 두 번째 피크의 발생 가능성을 모의하였다.

4-4-1. 봄우화 성충의 생존 잔류 개체군 가능성

앞서 개체군 모형 모의에서 제주에서 1년 2세대가 발생할 가능성은 없는 것으로 나타났다. 따라서 봄 우화 성충 개체군이 긴 수명의 영향으로 두 번째 피크

기 까지 생존하여 페로몬 트랩에 유인될 수 있는지 개체군 모형을 통하여 평가하였다. 즉, 2016년 200m 우화상에서 얻은 일별 성충자료를 입력 값으로 개체군 모형을 구동시켜 산란모형에서 산출된 생존상태에 있는 성충수를 출력하였다. 온도자료는 2016년 200m 우화상의 온도자료를 이용하였다.

더불어 솔수염하늘소는 소나무재선충에 감염되어 송진이 멈춘 소나무에 강력하게 유인되는 특성(Shibata, 1986; Togashi, 1989)이 있기 때문에 페로몬 트랩의 유인력이 상대적으로 감소하여 쌍봉형 양상이 나타날 수 있다는 가설(Nakamura in Japan, personal communication)을 검정하였다. 즉 시기별 송진분비가 멈춘 소나무의 발생을 조사하여 비교하였다.

제주시에 4군데 소나무(해송) 숲에서 송진조사를 실시하였다. 조사나무 수는 오라동 125주, 애월읍 3군데에서 100, 100, 65주로써 표식을 해 놓고 2016년 6월부터 12월까지 매월 상순 송진누출을 조사하였다.

소나무 주간부 가슴높이에서 직경 10mm 펀치로 물리적 상처(껍질 제거)를 내고 1 시간 이후 흘러나오는 송진의 양을 Oda(1967)가 제시한 방법으로 판정하였다. 1 = 송진분비가 없고 변재부가 변색되고 말라 있다; 2 = 송진 방울이 생기지 않거나 아주 조금 생기며 변재부에 습기가 있다; 3 = 변재부에 적은 양의 송진이 엉겨 붙는다; 4 = 상처에서 풍부한 양의 송진이 누적 된다; 5 = 상처에서 풍부한 양의 송진이 흘러나온다. 여기서 1, 2, 3의 범주에 있는 소나무는 비정상적인 송진 중지목으로 판단하였으며(Oda, 1967), 소나무재선충에 감염된 것으로 간주하였다(Linit and Tamura, 1987; Togashi, 1989).

4-4-2. 솔수염하늘소 비휴면 집단(cohort)의 성충우화가능성

솔수염하늘소는 모든 영기의 유충이 월동에 들어갈 수 있는 것으로 보고되었으며, 휴면유충과 노숙유충이 다음해 성충으로 우화하고, 어린 유충은 성장을 하다가 의무적 휴면에 들어가 그 다음해 발생하는 것으로 알려져 있다(Togashi, 1989). 하지만 다음해 이른 봄 휴면에 들어가는 개체의 경우 3~4월 동안 5~15℃ 범위의 저온처리 조건을 경험할 수 있고, 이 개체들은 본 연구의 휴면발육 실험에서 확인된 바와 같이 상온에 노출되었을 때 번데기로 발육할 수 있다. 저온

처리가 불충분한 경우 휴면발육을 완료하기 위하여 번데기까지 발육하는데 기간이 지연되기 때문에(Table 13; Table 14) 두 번째 피크시기에 성충으로 우화할 수 있는 가능성이 존재한다.

따라서 시나리오는 제주시에서 2015년에 유충발육을 완료하여 휴면에 돌입한 집단(cohort)과 2016년 3월 말에 비휴면 유충이 발육을 완료하여 휴면에 돌입하는 집단, 즉 휴면유충이 15 °C 이하의 온도를 약 30일 동안 경험하는 집단의 성충우화 시나리오를 설정하였다. 시나리오의 각 집단 초기밀도는 휴면유충 100마리로 설정하고 2016년 제주시 온도데이터를 이용하여 모형을 구동하였다.

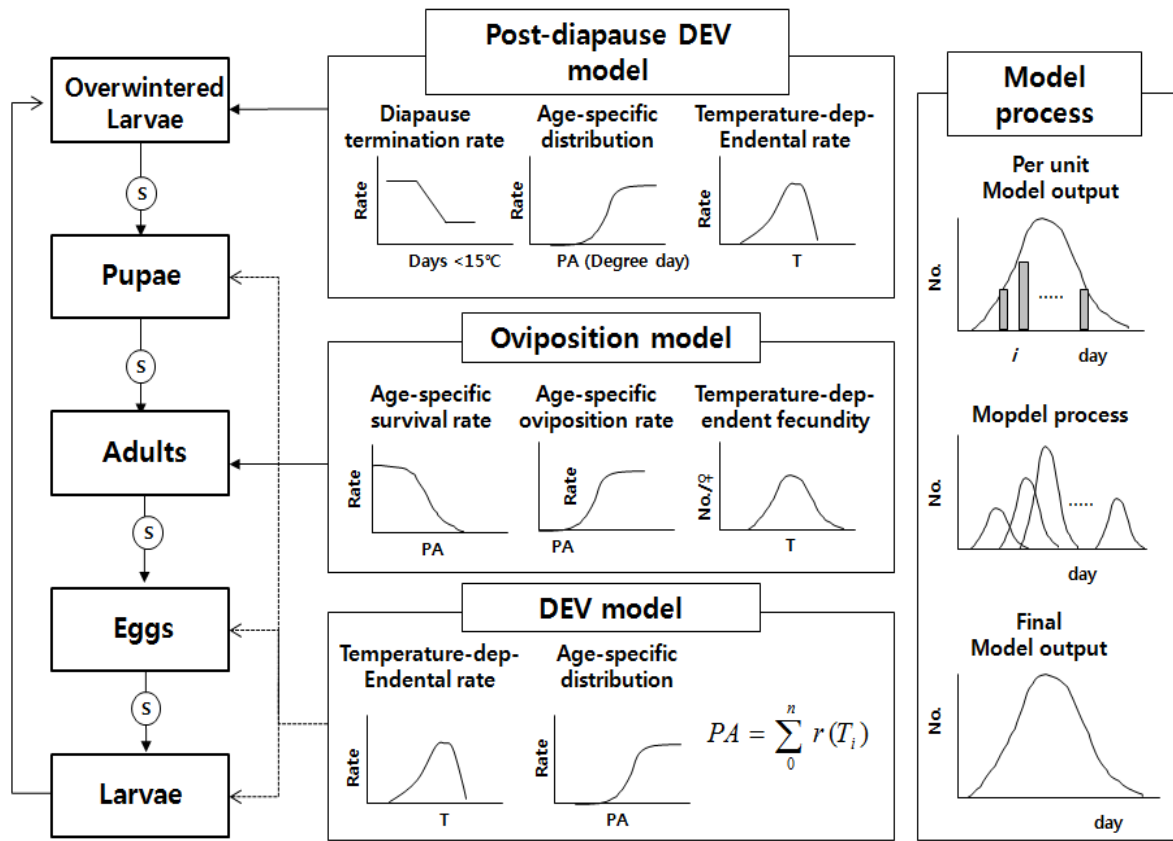


Fig. 9. Structure of a population model for *M. alternatus* (S: survival rate for previous stage, PA: physiological age).

IV. 결과 및 고찰

1. 솔수염하늘소의 발육단계별 온도의존적 발육

1-1 발육단계별 온도의존적 발육

1-1-1. 알의 온도의존적 발육

솔수염하늘소 알의 온도에 따른 발육기간을 평가하기 위하여 15, 18, 22, 26, 30, 35 ± 0.5 °C의 조건에서 온도발육실험을 진행하였고 그 결과는 Table 1과 같다. 실험결과 온도는 솔수염하늘소 알의 발육에 통계적으로 유의한 영향을 주었다(df = 5, 50, $F = 723.32$, $P < 0.0001$). 알의 발육기간은 각 온도 처리구 중 15 °C에서 평균 39.57일로 가장 길었고 30 °C에서 평균 5.42 일로 가장 짧았다. 각 온도 처리구의 발육기간은 30 °C까지 온도가 증가함에 따라 감소하다가 35 °C에서 발육기간이 급격히 증가하는 경향을 보였다. 기존의 알 온도발육실험 연구결과에 따르면 항온조건의 경우 20 °C에서 10~12일, 25 °C에서 5~7일, 30 °C에서 4~5일이 걸리는 것으로 알려져 있는데(Ieri, 1978; Igarashi, 1977), 이는 본 연구의 실험결과와 유사한 것으로 나타났다(Table 1). 알의 경우 다른 요인(먹이)과 상관없이 온전히 온도에 의하여 발육기간이 결정되기 때문에 기존의 연구와 유사한 결과가 나타난 것이라고 판단된다.

1-1-2. 유충의 온도의존적 발육

항온조건 18, 22, 26, 30, 34 °C에서 천연먹이를 이용하여 사육한 결과 솔수염하늘소 유충은 10령까지 경과하였다(Table 3). 각 영기별 발육기간은 4령까지 점차 증가하다가 5령 이후부터는 같은 온도의 경우 거의 동일한 발육기간을 보였고, 모든 영기에서 온도는 유충의 발육기간에 통계적으로 유의한 영향을 미치는

것으로 나타났다(1st instar $df = 4, 54, F = 277.91, P < 0.001$; 2nd $df = 4, 54, F = 255.76, P < 0.001$; 3rd $df = 4, 54, F = 77.47, P < 0.001$; 4th $df = 4, 51, F = 85.73, P < 0.001$; 5th $df = 4, 51, F = 64.40, P < 0.001$; 6th $df = 4, 41, F = 34.88, P < 0.001$; 7th $df = 4, 31, F = 45.67, P < 0.001$; 8th $df = 4, 25, F = 28.13, P < 0.001$; 9th $df = 4, 19, F = 29.55, P < 0.001$; 10th $df = 4, 14, F = 23.70, P < 0.001$).

실험온도 범위에서 각 영기의 발육기간은 18 °C에서 가장 길었고, 30 °C까지는 온도가 증가할수록 감소하는 것으로 나타났으며, 30 °C와 34 °C 처리구 간에는 통계적으로 차이가 없는 것으로 나타났다.

현재까지 솔수염하늘소 유충 영기의 수는 다소 혼란스러운 상태에 있다. 국내에서 인공사료를 제공하여 사육한 경우 7령의 유충을 보고하였고(문, 2013), 일본에서 천연먹이(소나무 껍질)를 제공 한 경우는 10령을 보고하여(Ishikubo, 1967) 본 결과와 일치하였다. 실내사육이 아닌 포장상태에서 Kojima and Katagiri(1964)는 유충을 시기별로 채집하여 두폭의 분포로 추정한 결과 5령이 존재한다고 제시하였다(1령=0.729mm, 2령=1.021mm, 3령=1.602mm, 4령=2.636mm, 5령=3.615mm). 그 후 Ochi(1975)는 작은 알과 큰 알에서 부화한 1령층의 두폭이 다르다는 것을 발견하였다. Kojima and Katagiri(1964)가 보고한 1령 두폭 0.585~0.810mm는 작은 알이 부화한 유충이고, 2령의 두폭으로 취급한 0.900~1.170mm은 큰 알이 부화한 유충의 두폭으로 추정하였다. 따라서 Togashi(1991)는 1령과 2령을 합하여 1령의 두폭 크기를 0.585~1.170mm로 취급하고, 포장 상태에서 4령이 경과한다고 가정하고, 이를 기준으로 포장상태를 기술하였다. 좀 더 진전된 연구로써 중국에서는 알을 접종한 후 10일 간격으로 유충을 채집하여 두폭을 측정하고 총 5령을 보고하였는데(Liu *et al.*, 2008), 1령=1.218mm, 2령=1.729mm, 3령=2.483mm, 4령=3.171mm, 5령=3.753mm으로 1령의 크기가 기존 보고보다 크게 나타났다. 이렇게 기존 연구는 1령의 구분에서 오류를 범하고 있는 것으로 보인다. 본 연구와 별개의 예비 실험결과 알에서 직접 부화한 1령의 유충의 두폭 크기는 평균 0.934mm 이었다($n=68$, unpublished data). 즉 Liu *et al.*(2008)가 제시한 1령의 두폭은 10일 간격으로 채집 조사하여 이미 2령으로 발육한 개체가 다수 포함되어 있는 것으로 판단되며, Kojima and

Katagiri(1964)는 두폭 분포도에서 소형 유충 집단을 1령으로 분리한 것으로 보인다. 지금까지의 모든 결과를 종합하며 판단하면 솔수염하늘소 유충은 포장상태에서는 6령이 나타날 수 있는 것으로 판단된다.

본 연구에서도 일부 개체가 6령 후기부터 휴면에 돌입하여 발육을 정지하였다(22와 26 °C 각각 1개체). 그러나 대부분은 10령에서 휴면증상을 보이면서 발육을 정지하였다(Table 2). 특이하게도 5내지 6령부터 10령까지는 각 영기의 발육기간에 큰 차이가 없었다. 곤충발육에서 유충 영기 수의 변이는 자주 관찰되는 현상으로 먹이의 영양적 가치가 크게 작용하는 것으로 설명되고 있다(Fogal and Kwain, 1972; Schmidt *et al.*, 1977; Jobin *et al.*, 1992; Shafiei *et al.*, 2001; Esperk *et al.*, 2007; Calvo and Molina, 2008). 또한 곤충발육에서 최소 용무계에 도달하기 위하여 영기의 수, 두폭 및 유충의 크기는 기주식물과 밀접히 연관되어 있다는 것이 정설이다(Tammaru and Haukioja, 1996; Jonnson, 1997). 본 연구에서 천연먹이를 사용하였지만 실제 야외에 존재하는 고사 소나무의 껍질과 비교하여 영양적으로 다를 수 있다. 본 연구에서 5령 내지 6령부터 나타나는 반복적 탈피는 영양적 부족을 보충하여 용을 위한 최소 체중에 도달하기 위한 현상으로 추측되며, 이를 검증하기 위해서는 향후 추가적인 연구가 요구된다.

1-1-3. 용의 온도의존적 발육

솔수염하늘소 용의 온도발육 실험은 15, 18, 21, 24, 27, 30, 35 °C 에서 진행하였고 그 결과는 Table 4와 같다. 실험결과 온도는 솔수염하늘소 용의 발육에 통계적으로 유의한 영향을 주었다(df = 6, 114, $F = 2691.54$, $P < 0.0001$). 용의 발육기간은 각 온도 처리구 중 15 °C에서 평균 53.1 일로 가장 길었고 30 °C에서 평균 8.9 일로 가장 짧았다. 각 온도 처리구의 용 발육기간은 30 °C까지 온도가 증가함에 따라 감소하였고 30 °C 와 35 °C 처리구의 발육기간은 통계적으로 동일한 수준인 것으로 나타났다.

1-2. 발육단계별 발육모형

1-2-1. 선형발육모형 : 발육영점온도와 유효적산온도 추정

솔수염하늘소의 각 생육단계별 온도발육실험 결과를 토대로 선형모형을 이용하여 알, 유충,蛹의 발육영점온도와 유효적산온도를 추정하였고 그 결과는 Table 5와 6과 같다.

알의 발육영점온도와 적산온도상수는 각각 12.2 °C와 93 DD로 추정되었다(df = 1, 4; $F = 124.464$; $P = 0.00154$). 일본에서 솔수염하늘소 알 발육기간은 야외 상태에서 6~9일로 알려져 있으며, 20°C 10~25°C 5~7일, 30°C 4~5일로 변이를 보였으며, 알 발육영점온도는 12.7~13°C, 발육완료적산온도는 65~89 DD로 보고하였다(Reviewed in Kobayashi *et al.*, 1984). 또한 Okuda(1973)은 발육영점온도 12.9°C에서 85.5DD로 보고 한바 있다. 이렇게 일본의 결과는 본 연구의 결과와 큰 차이가 없었다. 그러나 국내 실험결과(문, 2013)는 10°C 16.4일, 15°C 21.1일, 20°C 7.9일, 25°C 7.6일 등으로 저온에서 차이가 매우 컸기 때문에 비교가 불가능하였다.

용의 발육영점온도와 온량상수는 각각 12.3 °C와 156.9 DD로 추정되었다(df = 1, 4; $F = 1169.31$; $P = 0.0001$). 일본에서 번데기 기간 완료에 필요한 적산온도는 발육영점온도 10.6°C에서 187DD로 보고되어(Enda, 1975; Enda, 1980), 본 연구보다 다소 낮은 발육영점온도를 추정하였다. 국내 인공사료로 실시한 번데기(용)의 발육기간 실험에서 10°C에서는 발육이 불가능하였으며 15°C 26.8일, 20°C 15.4일, 25°C 13.2일로(문, 2013), 15°C에서 차이가 매우 컸다. 발육영점온도의 추정은 선형식에 포함된 실험자료의 수에 따라 달라질 수 있는데, 일본자료의 경우 정확한 자료를 제시하지 않았기 때문에 비교 고찰이 불가능하였다.

유충 영기별 발육영점온도와 적산온도상수는 Table 6과 같았다. 발육을 완료하기 위해 필요한 유효적산온도는 영기가 증가함에 따라 6령까지 꾸준히 증가하다가 그 이후의 영기부터는 일정한 경향을 보였다. 발육영점온도의 경우 5령 이상의 노숙유충은 5령 이전의 영기들에 비하여 상대적으로 낮은 경향을 보였다. 유충의 경우 10령까지 경과하여 전체 유충기간을 특정화하기 불가능하였기 때문에 임의로 영기를 합산하여 발육영점온도를 추정하였다. 다만, Okuda(1973)가 유충의 발육영점온도 12.5°C와 온량상수 625DD를 보고하였기 때문에 이와 비교하기

위하여 각각 4, 5, 6령까지 합산하여 추정하였다(Table 5). 그 결과 4령까지 기간의 발육영점온도는 12.5℃, 온량상수는 719.5DD로 Okuda(1973)의 보고 보다 다소 길었다. 기타 5령과 6령까지 합산한 경우는 발육완료를 위한 전산온도가 매우 길게 나타났다. 국내에서 인공사료를 제공한 경우 유충발육기간은 본 연구의 1/2 수준으로 크게 감소한 결과를 보였다(문, 2013). 인공사료의 경우 곤충발육에 필요한 영양성분을 충분히 제공하여 제조한 것이기 때문에 포장상태의 곤충 발육상태를 대표하기에는 불충분할 수 있다. Okuda(1973)의 자료도 인공먹이를 사용한 것으로 보이며, 따라서 본 연구의 자료가 포장상태에서 솔수염하늘소 유충의 발육기간을 더 대표할 수 있다고 판단된다. 다만, 앞서 언급했듯이 야생먹이보다 영양적으로 부족하여 유충발육 후기에 발육지연 현상을 초래할 수 있다는 것을 염두해야 한다. 따라서 개체군 모형 작성시 유충기간을 합산하지 않고 영기별 분리하여 적용하였고, 월동시기에 나타나는 유충 영기 분포의 특성을 고찰하였다.

1-2-2. 생육단계(알, 유충, 용)별 발육률 모형

각 생육단계별 온도발육 실험결과를 기반으로 비선형 발육모형을 작성하였다. 각 온도별 발육기간의 중위수에 역수를 취한 값, 즉 발육속도(1/median)값에 곤충의 발육모델에 많이 사용되는 Lactin-2 (Lactin et. al., 1995; 식 2)모형을 적용하여 각 발육단계(알과 용)에서의 매개변수를 추정하였다(Table 7). 각 온도별 발육속도 값에 Lactin-2 모형을 적용한 결과, 추정된 매개변수 값으로 실측값이 잘 설명되었다(egg(df = 2, 5; $F = 27.5454$; $P = 0.0011$); pupa (df = 3, 6; $F = 463.641$; $P = 0.0001$). 모형의 결정계수(R^2)도 알과 용 발육모형에서 모두 0.99 로 온도발육실험의 결과 값을 잘 설명하였다(Table 7; Fig 11).

Lactin-1 모형을 적용한 유충의 령기별 발육속도모형 또한 모든 령기에서 결정계수(R^2)가 0.99로 추정된 매개변수 값으로 실측값이 잘 설명되었다(Table 8; Fig 12). 알, 유충, 용의 최고발육속도는 29~32 ℃사이에서 형성되었으며, 발육상한 37~39 ℃에서 형성되는 것으로 추정되었다.

1-2-3. 생육단계(알, 유충, 용)별 발육완료 분포 모형

생리적 연령에 따른 발육완료 분포모형은 알과 용의 경우 3개의 매개변수를 갖는 Weibull 모형을 적용하였고(Wagner *et al.*, 1984), 유충의 발육완료분포모형은 2개의 매개변수를 갖는 Weibull 모형을 적용하여 추정하였다(Table 9; Table 10; Fig 11; Fig 13). 추정된 Weibull 모형의 매개변수 값들은 각 온도별 발육기간의 중위수로 표준화된 발육완료 분포 값들을 잘 설명하였다. 추정된 모형의 결정계수(R^2) 값 또한 알과 용의 발육단계에서 각각 0.97와 0.95로 평가되어 실측치를 잘 설명하였고, 유충의 령기별로 작성한 발육완료분포 모형도 추정된 매개변수를 적용한 결과, 결정계수 값이 모든 령기에서 0.90이상으로 잘 설명하였다. 령기별 발육완료분포 모형 중 10령의 경우 다른 령기의 모형보다 상대적으로 결정계수 값이 낮게 나왔는데($R^2 = 0.90$), 이는 10령 유충이 이전 령기에서 이미 유충발육을 완료하여 휴면에 돌입하거나 사망으로 인하여 표본수가 상대적으로 적기 때문에 발생한 것으로 판단된다.

Table 1. Developmental periods in days for egg stage of *M. alternatus* at constant temperatures in the laboratory.

Temperature (°C)	n		Days (Mean ± SEM)
	Examined	Survived	
15	10	7	39.6 ± 1.09 a ¹
18	15	14	17.2 ± 0.37 b
22	15	15	8.1 ± 0.07 d
26	10	7	6.7 ± 0.08 e
30	10	6	5.4 ± 0.08 f
35	10	7	15.1 ± 0.43 c

¹ Means with same letters are not significantly different by Tukey test(GLM) at $P = 0.05$ (df = 5, 55, $F = 723.32$, $P < 0.0001$).

Table 2. Number of larvae of *M. alternatus* completed in its development at constant temperatures in the laboratory.

Temperature (°C)	n		Instars									
	Examined	Survived	1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th	8th	9th	10th
18	12	6	0	0	0	0	0	0	1	1	1	3
22	11	6	0	0	0	0	0	1	1	0	0	4
26	11	7	0	0	0	0	0	1	0	1	1	4
30	15	8	0	0	0	0	0	0	1	0	1	6
35	10	5	0	0	0	0	0	0	0	1	1	3
Total	60	32	0	0	0	0	0	2	3	3	4	20

Table 3. Developmental periods in days (Mean \pm SE) for each larval instar of *M. alternatus* at constant temperatures in the laboratory.

Instar	Temperature ($^{\circ}$ C)				
	18	22	26	30	34
1st	16.2 \pm 0.46 a ¹ (12)	9.7 \pm 0.24 b (11)	7.1 \pm 0.21 c (11)	5.3 \pm 0.23 d (15)	5.1 \pm 0.18 d (10)
2nd	25.9 \pm 0.78 a (12)	15.6 \pm 0.28 b (11)	12.0 \pm 0.52 c (11)	8.1 \pm 0.31 d (15)	7.7 \pm 0.21 d (10)
3rd	33.7 \pm 1.84 a (12)	22.4 \pm 1.45 b (11)	15.1 \pm 0.91 c (11)	10.9 \pm 0.54 d (15)	10.9 \pm 0.48 d (10)
4th	46.8 \pm 2.32 a (12)	30.2 \pm 1.56 b (9)	21.6 \pm 1.28 c (11)	15.7 \pm 0.74 d (15)	16 \pm 0.82 d (10)
5th	48.2 \pm 45.8 a (12)	33.7 \pm 1.91 b (9)	24.1 \pm 1.31 c (11)	18.7 \pm 0.78 d (15)	18.1 \pm 0.84 d (10)
6th	45.8 \pm 3.37 a (8)	34.4 \pm 2.23 b (8)	25.1 \pm 1.09 c (10)	19.8 \pm 1.09 c (12)	21.9 \pm 1.18 c (9)
7th	47.1 \pm 2.58 a (8)	36.8 \pm 2.22 b (8)	25.4 \pm 1.61 c (8)	21.1 \pm 0.71 c (8)	21.9 \pm 0.96 c (8)
8th	47.6 \pm 4.03 a (5)	35.8 \pm 2.66 b (4)	25.0 \pm 1.44 c (8)	21.3 \pm 1.12 c (7)	21.7 \pm 1.26 c (6)
9th	50.5 \pm 3.38 a (4)	36.5 \pm 3.10 b (4)	25.8 \pm 1.80 c (6)	21.1 \pm 1.75 c (7)	22.5 \pm 1.04 c (3)
10th	48.3 \pm 4.41 a (3)	38.5 \pm 1.44 b (4)	24.3 \pm 2.90 c (4)	19.8 \pm 1.70 c (5)	21.7 \pm 2.40 c (3)

The numbers in parenthesis indicate sample size.

¹ Means with same letters in a row are not significantly different by Tukey test(GLM) at $P = 0.05$: 1st instar (df = 4, 58, $F = 277.91$, $P < 0.001$); 2nd (df = 4, 58, $F = 255.76$, $P < 0.001$); 3rd (df = 4, 58, $F = 77.47$, $P < 0.001$); 4th (df = 4, 55, $F = 85.73$, $P < 0.001$); 5th (df = 4, 55, $F = 64.40$, $P < 0.001$); 6th (df = 4, 445, $F = 34.88$, $P < 0.001$); 7th (df = 4, 35, $F = 45.67$, $P < 0.001$); 8th (df = 4, 29, $F = 28.13$, $P < 0.001$); 9th (df = 4, 23, $F = 29.55$, $P < 0.001$); 10th (df = 4, 18, $F = 23.70$, $P < 0.001$).

Table 4. Developmental periods in days for pupal stage of *M. alternatus* at constant temperatures in the laboratory.

Temperature (°C)	n		Days (Mean ± SEM)
	Examined	Survived	
15	20	20	53.1 ± 0.57 a
18	15	14	28.3 ± 0.50 b
21	20	20	18.5 ± 0.21 c
24	20	20	14.0 ± 0.14 d
27	20	20	10.4 ± 0.12 e
30	20	20	8.9 ± 0.10 f
35	10	7	9.0 ± 0.19 f

¹ Means with same letters are not significantly different by Tukey test(GLM) at $P = 0.05$ (df = 6, 120, $F = 2691.54$, $P < 0.0001$).

Table 5. Estimated parameters of a linear regression model for egg, larval and pupal stages of *M. alternatus*.

Stage	Parameters of linear model ¹			Lower developmental threshold (°C)	Thermal constant (DD)
	Equation ³	df	R		
Egg	$y = 0.01075x - 0.13065$	4	0.98	12.2	93.0
Larva 4 ²	$y = 0.00139x - 0.01738$	3	0.99	12.5	719.5
Larva 5	$y = 0.00093x - 0.01114$	3	0.99	12.0	1079.5
Larva 6	$y = 0.00068x - 0.00777$	3	0.99	11.5	1481.7
Pupa	$y = 0.00637x - 0.07866$	5	0.99	12.3	156.9

¹ Linear model function: $f(T)=a \cdot T+b$, where $f(T)$ is the developmental rate at a temperature (T), a and b are parameters: Lower developmental threshold = $-b/a$ and thermal constant = $1/a$.

² Larva 4, 5, and 6 indicate the combined period to 4th, 5th and 6th instars, respectively.

³ Statistical significance of equation: Egg (df = 1, 4; $F = 124.464$; $P = 0.00154$); larva (df = 1, 3; $F = 376.772$; $P = 0.00264$); pupa (df = 1, 4; $F = 1169.31$; $P = 0.0001$).

Table 6. Estimated parameters of a linear regression model for larval instars of *M. alternatus*.

Developmental stage (insta)	Parameters of linear model			Lower developmental threshold (°C) ²	Thermal constant (DD)
	Equation ¹	df	R ²		
1st	$y = 0.010388x - 0.12598$	3	0.99	12.1	96.3
2nd	$y = 0.006888x - 0.08786$	3	0.98	12.8	145.2
3rd	$y = 0.005213x - 0.06693$	3	0.99	12.8	191.8
4th	$y = 0.003491x - 0.04272$	3	0.99	12.2	286.4
5th	$y = 0.002742x - 0.02946$	3	0.99	10.7	364.7
6th	$y = 0.002411x - 0.02256$	3	0.99	9.4	414.8

7th	$y = 0.002264x - 0.02055$	3	0.98	9.1	441.7
8th	$y = 0.002249x - 0.01998$	3	0.99	8.9	444.7
9th	$y = 0.002346x - 0.02299$	3	0.99	9.8	426.3
10th	$y = 0.002618x - 0.02822$	3	0.97	10.8	382.0

¹Linear model function: $f(T)=a \cdot T+b$, where $f(T)$ is the developmental rate at a temperature(T), a and b are parameters.

²Lower developmental threshold= $-b/a$, Thermal constant= $1/a$.

Table 7. Estimated value of the parameters of developmental models for egg and pupal stage of *M. alternatus*.

Developmental stage	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
Egg	ρ	0.1403	0.0277	0.99
	Tm	36.8275	0.9004	
	ΔT	7.1000	1.3699	
	λ	-0.0736	0.0529	
Pupa	ρ	0.1488	0.0159	0.99
	Tm	39.2495	0.7679	
	ΔT	6.7123	0.7121	
	λ	-0.0156	0.0111	

Lactin-2 model (Lactin et. al., 1995) was applied.

Table 8. Estimated value of the parameters of developmental models for larval instars(1st~10th) of *M. alternatus*.

Developmental stage	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
1st instar	ρ	0.1604	0.0065	0.99
	Tm	38.8931	0.5001	
	ΔT	6.2234	0.2506	
2nd instar	ρ	0.1644	0.0165	0.99
	Tm	39.1412	1.3309	
	ΔT	6.0785	0.6080	
3rd instar	ρ	0.1680	0.0075	0.99
	Tm	38.3997	0.4932	
	ΔT	5.9487	0.2635	
4th instar	ρ	0.1643	0.0073	0.99
	Tm	38.3638	0.4869	
	ΔT	6.0849	0.2711	
5th instar	ρ	0.1577	0.0070	0.99
	Tm	38.7111	0.5247	
	ΔT	6.3383	0.2827	

	ρ	0.1502	0.0081	
6th instar	Tm	38.0762	0.5251	0.99
	ΔT	6.6542	0.3562	
	ρ	0.1522	0.0119	
7th instar	Tm	38.3834	0.8346	0.99
	ΔT	6.5674	0.5133	
	ρ	0.1513	0.0103	
8th instar	Tm	38.2391	0.6963	0.99
	ΔT	6.6061	0.4481	
	ρ	0.1557	0.0059	
9th instar	Tm	37.9257	0.3633	0.99
	ΔT	6.4212	0.2448	
	ρ	0.16047	0.0131	
10th instar	Tm	37.7154	0.7415	0.99
	ΔT	6.2298	0.5095	

Lactin-1 model (Lactin *et al.*, 1995) was applied.

Table 9. Estimated value of the parameters of distribution models of development time for egg and pupal stage of *M. alternatus*.

Developmental stage	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
Egg	γ	0.9020	0.0340	0.97
	n	0.1032	0.0349	
	β	2.8615	1.0825	
Pupa	γ	0.8642	0.0326	0.95
	n	0.1496	0.0333	
	β	2.7584	0.7075	

Weibull 3 parameter model (Wagner *et al.*, 1984) was applied.

Table 10. Estimated value of the parameters of distribution models of development time for larval instars of *M. alternatus*.

Developmental stage	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
1st instar	n	0.9840	0.0099	0.94
	β	10.4819	1.4610	
2nd instar	n	1.0075	0.0063	0.95
	β	9.8423	0.8565	
3rd instar	n	1.0230	0.0075	0.94
	β	5.6582	0.3574	
4th instar	n	1.0180	0.0055	0.96
	β	6.8206	0.3820	
5th instar	n	1.0335	0.0078	0.94
	β	6.3578	0.4588	
6th instar	n	1.0298	0.0064	0.96
	β	5.9622	0.3169	

7th instar	n	1.0261	0.0043	0.98
	β	7.5405	0.3624	
8th instar	n	1.0193	0.0059	0.97
	β	7.6516	0.4973	
9th instar	n	1.0063	0.0076	0.95
	β	7.3118	0.6201	
10th instar	n	0.9988	0.0117	0.90
	β	8.2767	1.4725	

Weibull 2 parameter model (Wagner *et al.*, 1984) was applied.

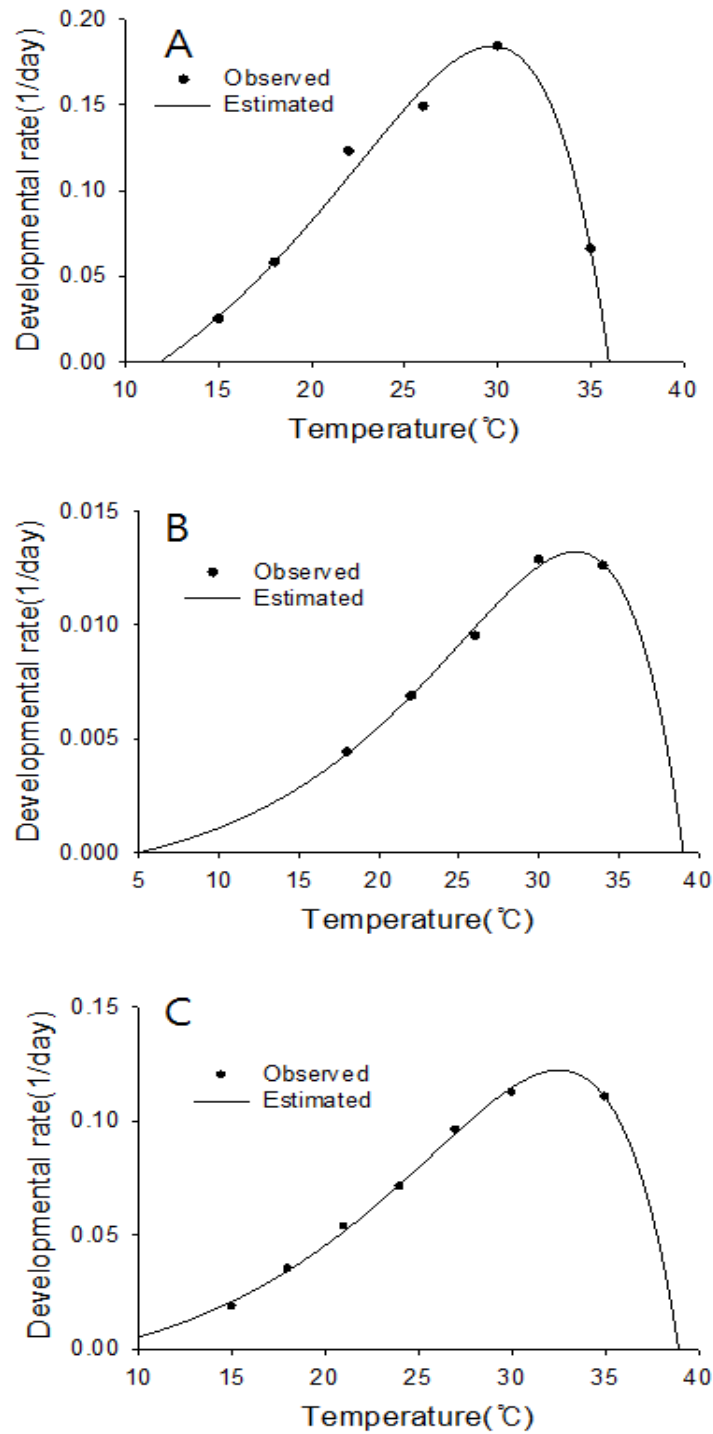


Fig. 10. Developmental rate curve (1/median day) of the egg (A), larval (B), and pupal (C) stage of *M. alternatus*.

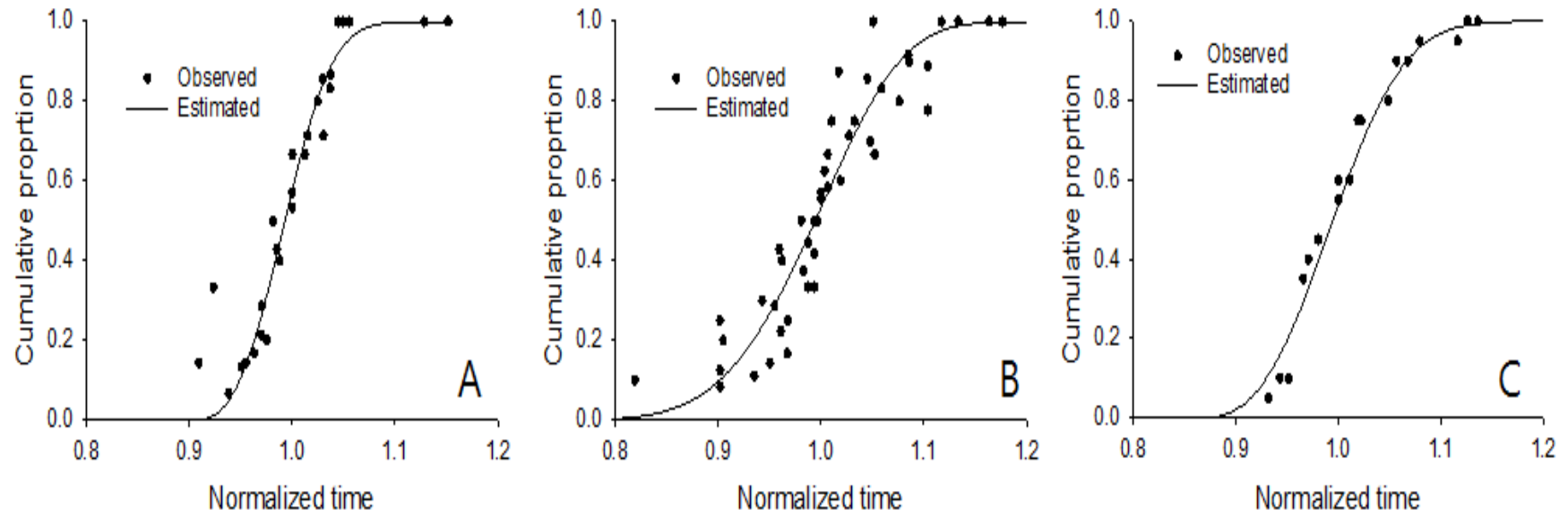
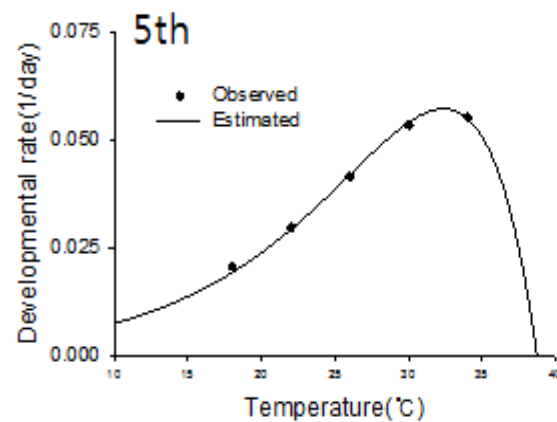
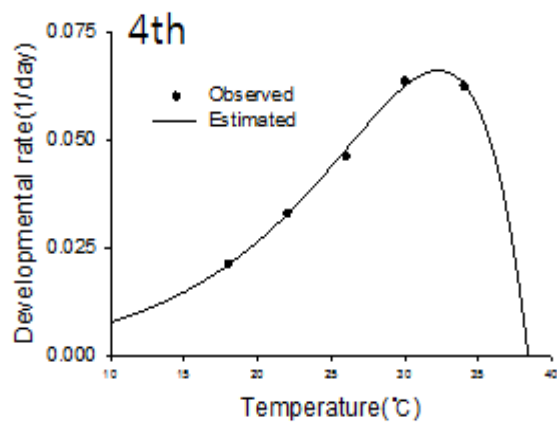
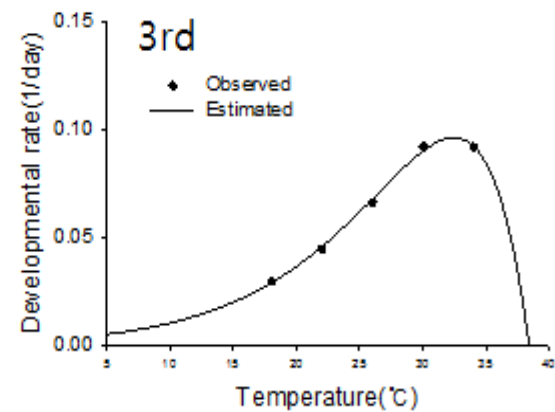
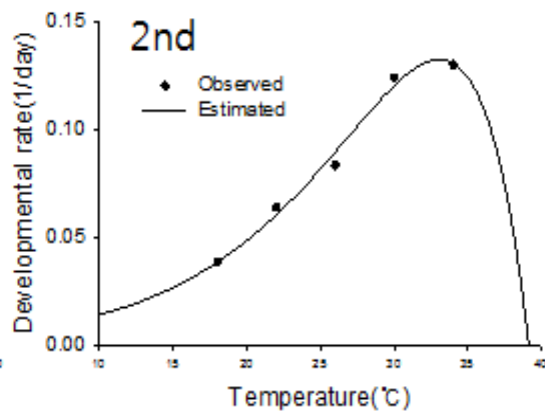
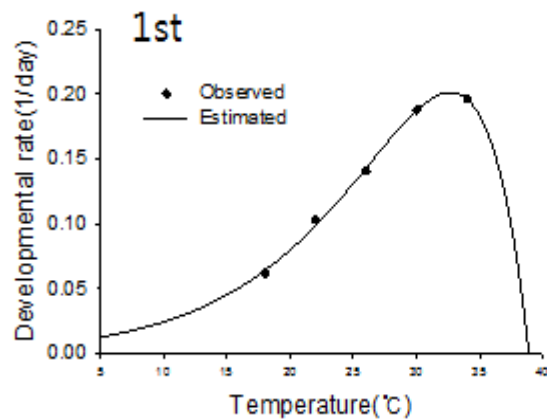


Fig. 11. Relative frequency of cumulative developmental complete distribution of the egg (A), larval (B), and pupal stage (C) of *M. alternatus*. Weibull function (Wagner *et al.*, 1984) was applied on each developmental stage.



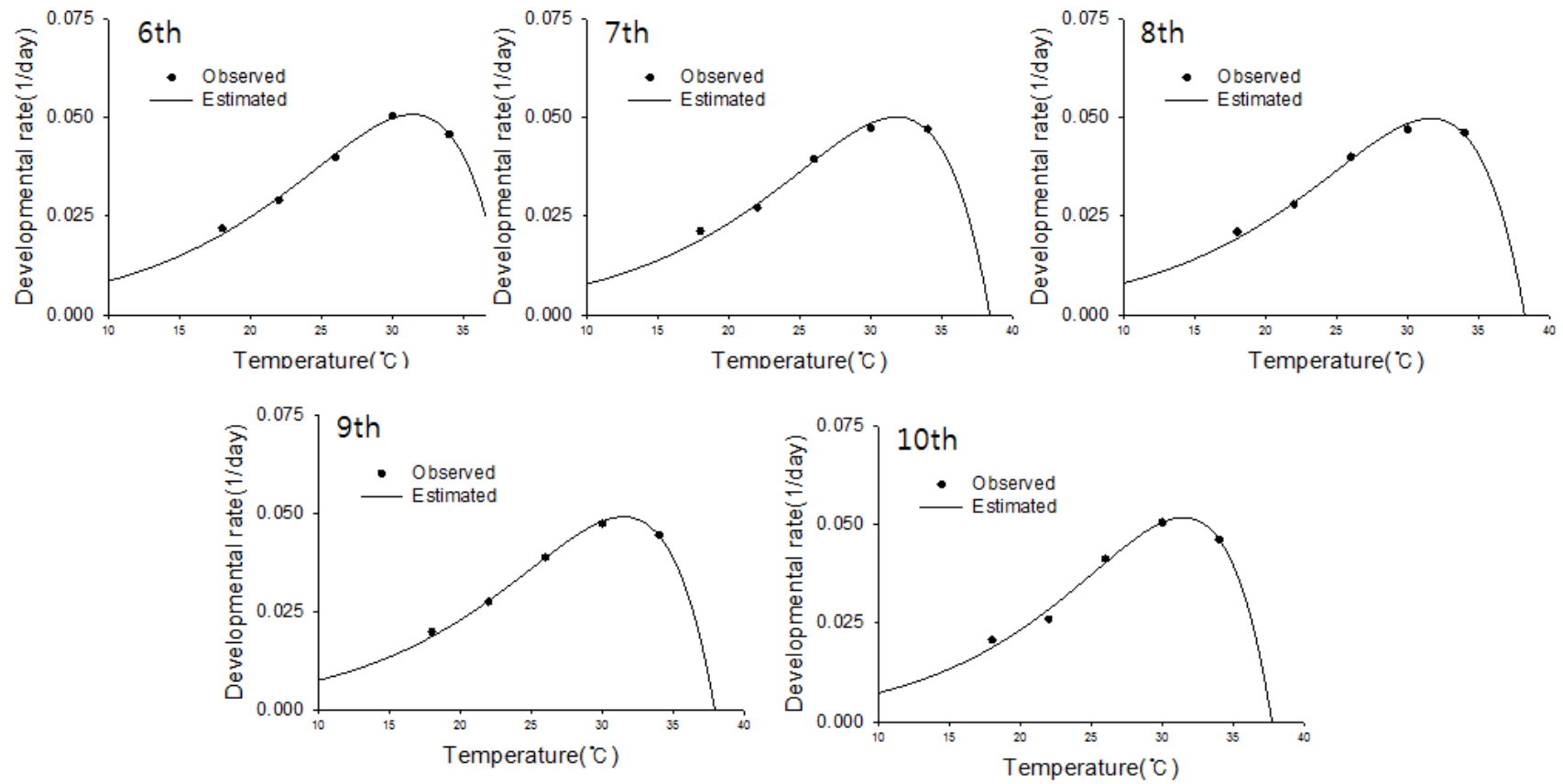
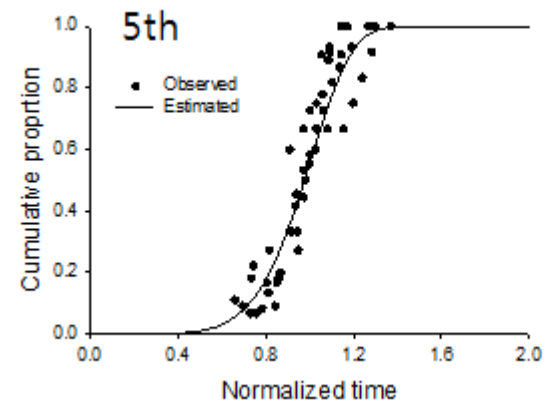
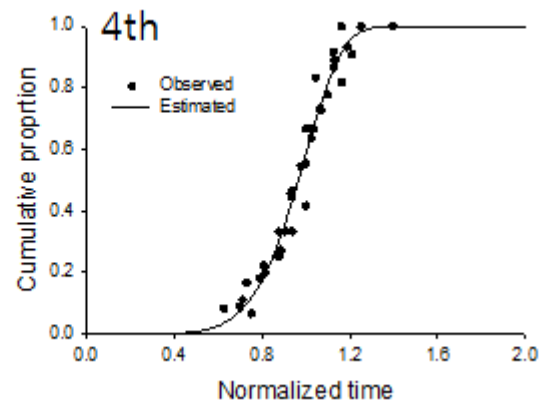
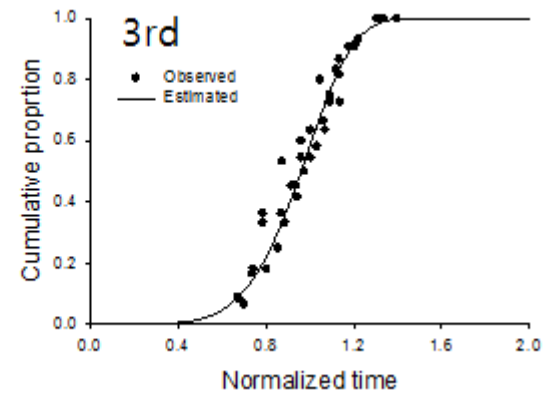
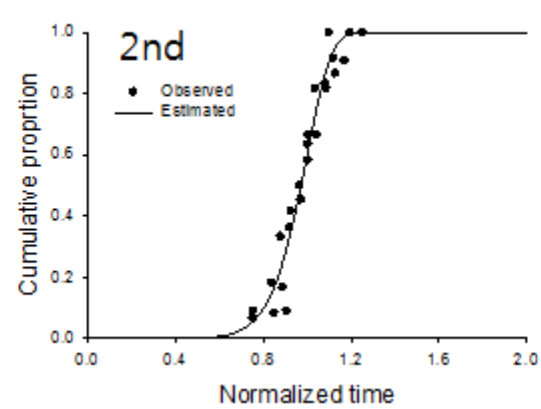
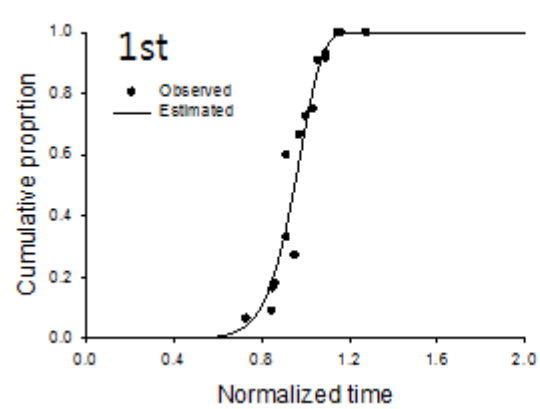


Fig. 12. Developmental rate curve (1/median day) of larval instars of *M. alternatus*.



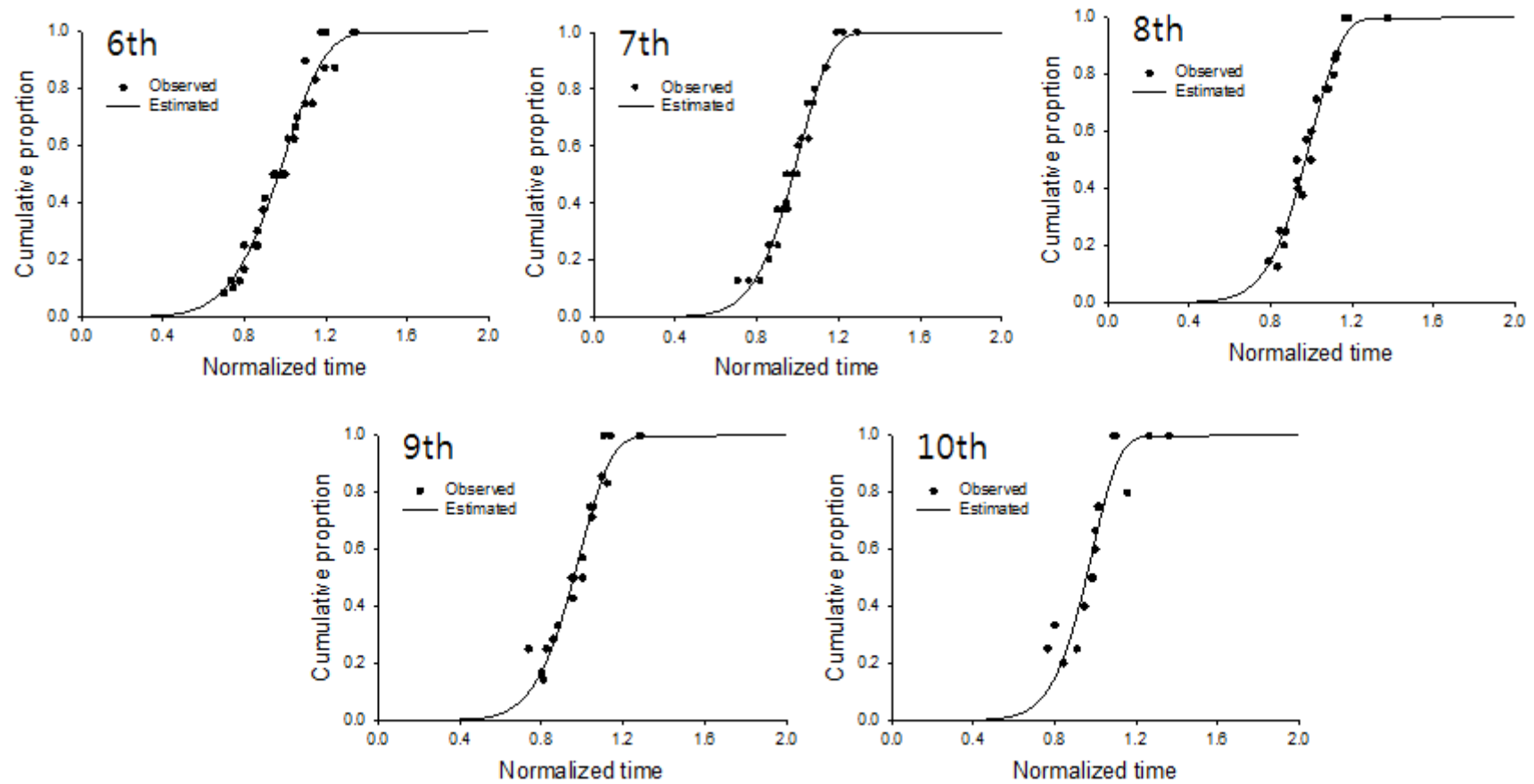


Fig. 13. Relative frequency of cumulative developmental complete distribution of larval instars of *M. alternatus*. Weibull function (Wagner *et al.*, 1984) was applied on each developmental stage.

2. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란

2-1. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란

솔수염하늘소의 온도의존적 산란능력을 평가하기 위하여 15, 20, 25, 30, 35 °C의 온도조건에서 실내실험을 실시하였고 그 결과는 Table 11과 같다. 온도별 산란수 실험 결과, 온도는 통계적으로 유의하게 솔수염하늘소 암컷의 평균 산란수에 영향을 주었다(Fecundity(df = 4, 35, $F = 21.81$, $P < 0.0001$)). 온도별로 산란된 산란수를 살펴보면 35 °C에서 평균 0.4개로 가장 적었고 30 °C에서 평균 208.6개로 많이 산란했으나 25 °C의 처리구와 통계적으로 차이가 없는 것으로 나타났다. 온도별 산란실험에서 25 °C에서 암컷한마리가 최대 370개 까지 산란하였고, 15 °C와 35 °C의 평균 산란수는 각각 2.1개, 0.4개를 산란하였다. 따라서 저온영역인 15 °C와 고온영역인 35 °C에서는 솔수염하늘소의 산란에 적절하지 않은 온도조건인 것으로 판단된다.

솔수염하늘소 암컷성충의 온도에 따른 수명을 평가하기 위하여 실내실험을 실시하였다. 그 결과, 온도는 통계적으로 유의하게 솔수염하늘소 암컷의 평균 수명에 영향을 주었다(Longevity (df = 4, 49, $F = 54.95$, $P < 0.0001$)). 수명실험 결과, 15, 20, 25, 30, 35 °C에서 각각 141.1, 122.2, 86.7, 69.7, 31.9 일 동안 생존하였다. 15~30 °C까지는 일정한 비율로 수명이 감소하는 경향을 보이지만 35 °C 처리구에서 급격하게 감소하는 것을 알 수 있었다. 산란실험의 결과와 수명실험의 결과를 종합하여 비추어 볼때 35 °C의 온도는 솔수염하늘소가 서식하기에 부적절한 온도조건인 것으로 판단된다. 수명실험에서 솔수염하늘소는 최대 188일까지 생존하였으며(15 °C 처리구), 35 °C에서는 대부분이 30일 이전에 사망하였다. 솔수염하늘소 암컷성충과 수컷성충의 온도별 수명을 비교한 결과, 모든 온도 처리구에서 수컷의 평균수명이 암컷보다 조금 높은 것으로 나왔지만 통계적으로는 차이가 없는 것으로 나타났다($P = 0.05$; 15 °C(df = 4, 35, $F = 21.81$, $P < 0.0001$); 20 °C(df = 4, 49, $F = 54.95$, $P < 0.0001$); 25 °C(df = 4, 29, $F = 100.68$, $P < 0.0001$); 35 °C(df = 4, 49, $F = 54.95$, $P < 0.0001$)).

솔수염하늘소 암컷성충의 온도에 따른 산란실험을 진행하면서 동시에 산란전

기간까지 조사하였다. 그 결과, 온도는 통계적으로 유의하게 솔수염하늘소 암컷의 산란전 기간에 영향을 주는 것으로 나타났다(Pre-oviposition period(df = 4, 29, $F = 100.68$, $P < 0.0001$). 암컷의 산란전 기간은 온도가 30 °C 까지 증가함에 따라 첫 산란일이 빨라지는 경향을 보였지만 35 °C 에서는 14일로 다시 길어지는 것으로 나타났다. 산란전 기간은 30 °C 처리구에서 평균 9.71일로 가장 짧았으며, 15 °C 처리구에서는 평균 65.71일로 가장 길었다.

2-2. 솔수염하늘소 성충의 산란모형

솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란실험의 결과를 기반으로 4개의 단위모형인 성충 수명완료율 모형(adult aging model: $r(T)$), 총 산란수 모형(total fecundity model: $f(T)$), 생리적 연령에 따른 누적산란률 모형(age-specific cumulative oviposition rate model: $D(Px)$), 생리적 연령에 따른 생존률 모형(age-specific survival rate model: $s(Px)$)의 매개변수를 추정하였다(Table 12). 각각 단위모형의 추정된 매개변수들은 온도별 성충의 수명 완료율, 총 산란수, 생리적 연령에 따른 누적 산란률과 생존률을 잘 설명하였다(Table 12; Fig 14). 성충 수명 완료율과 온도와의 관계는 Fig 15 의 A와 같이 온도가 증가함에 따라 수명완료율 또한 지속적으로 증가하였으며, 경험적인 비선형모형(식 6)으로 잘 설명 되었다($R^2 = 0.99$). 총 산란수모형의 매개변수 R_{max} , T_{max} , T_{opt} 는 각각 최대 산란수, 산란이 가능한 상한온도, 산란수가 최대치가 되는 온도를 의미하므로, 모형에서 추정하는 솔수염하늘소의 최대산란수는 약 29.4 °C에서 약 217.5개 인 것으로 나타났으며 산란상한온도는 34.9 °C인 것으로 추정되었다(Table 12).

솔수염하늘소 암컷성충의 생리적 연령에 따른 누적산란률은 Fig 14의 C와 같이 시그모이드형으로 증가하였고, 생존률은 생리적 연령 0.9814에서 50%의 성충이 생존하는 것으로 추정되었다. 성충 수명완료율 모형, 총 산란수 모형, 생리적 연령에 따른 누적 산란률 모형, 생리적 연령에 따른 생존률 모형의 결정계수(R^2)는 각각 0.99, 0.98, 0.97, 0.92 로 각각의 단위모형이 설명하는 솔수염하늘소의 산란양상을 잘 설명하였다.

총 산란수 모형이 저온영역에서 실측치보다 약간 과대평가되는 경향이 있지

만 적온영역을 기준으로 보면 미세한 수준이라 할 수 있고 향후 산란모형을 시뮬레이션 할 때 제어가 가능한 부분이기 때문에 크게 문제가 되지는 않을 것으로 보인다. 솔수염하늘소 성충 암컷의 총산란수 모형이 추정하는 산란이 가능한 최저온도와 상한온도 그리고 성충 수명완료율 모형에서 수명완료율이 급격하게 증가하는 온도영역을 종합해보면 15 °C 이하의 온도와 35 °C 이상의 온도는 솔수염하늘소의 개체군증식에 적합하지 않은 조건인 것으로 판단된다.

Table 11. Adult longevity in days and fecundity of *M. alternatus* at constant temperatures.

Temperature (°C)	Fecundity (No. eggs per female)		Longevity (days)		Pre-oviposition period (days)	
	n	Mean ± SEM	n	Mean ± SEM	n	Mean ± SEM
15	15	2.1 ± 0.82 c ¹	10	141.1 ± 5.75 a	7	65.7 ± 4.05 a
20	6	72.7 ± 15.71 b	10	122.2 ± 6.88 b	7	27.4 ± 1.78 b
25	5	179.4 ± 50.86 a	10	86.7 ± 7.01 c	7	13.6 ± 0.53 c
30	5	208.6 ± 38.22 a	10	69.7 ± 5.76 d	7	9.7 ± 0.78 c
35	2	0.4 ± 0.24 c	10	31.9 ± 2.57 e	2	14.0 ± 3.00 c

¹ Means with same letters are not significantly different by Tukey test (GLM) at $P = 0.05$; Fecundity(df = 4, 35, $F = 21.81$, $P < 0.0001$); Longevity (df = 4, 49, $F = 54.95$, $P < 0.0001$); Pre-oviposition period(df = 4, 29, $F = 100.68$, $P < 0.0001$).

Table 12. Estimated value of the parameters for an oviposition model of *M. alternatus*.

Oviposition model Components	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
Adult aging model	a	0.0073	0.00111	0.99
	β	50.6394	2.94842	
	γ	4.2116	0.81399	
Total fecundity model	$Rmax$	217.5396	16.3897	0.98
	$Tmax$	29.4175	0.4531	
	$Tmax$	34.9906	0.1881	
Age-specific cumulative oviposition rate model	γ	0.1361	0.01837	0.97
	η	0.4612	0.02046	
	β	1.6960	0.08896	
Age-specific survival rate model	γ	0.9814	0.00619	0.92
	δ	-0.1268	0.00685	

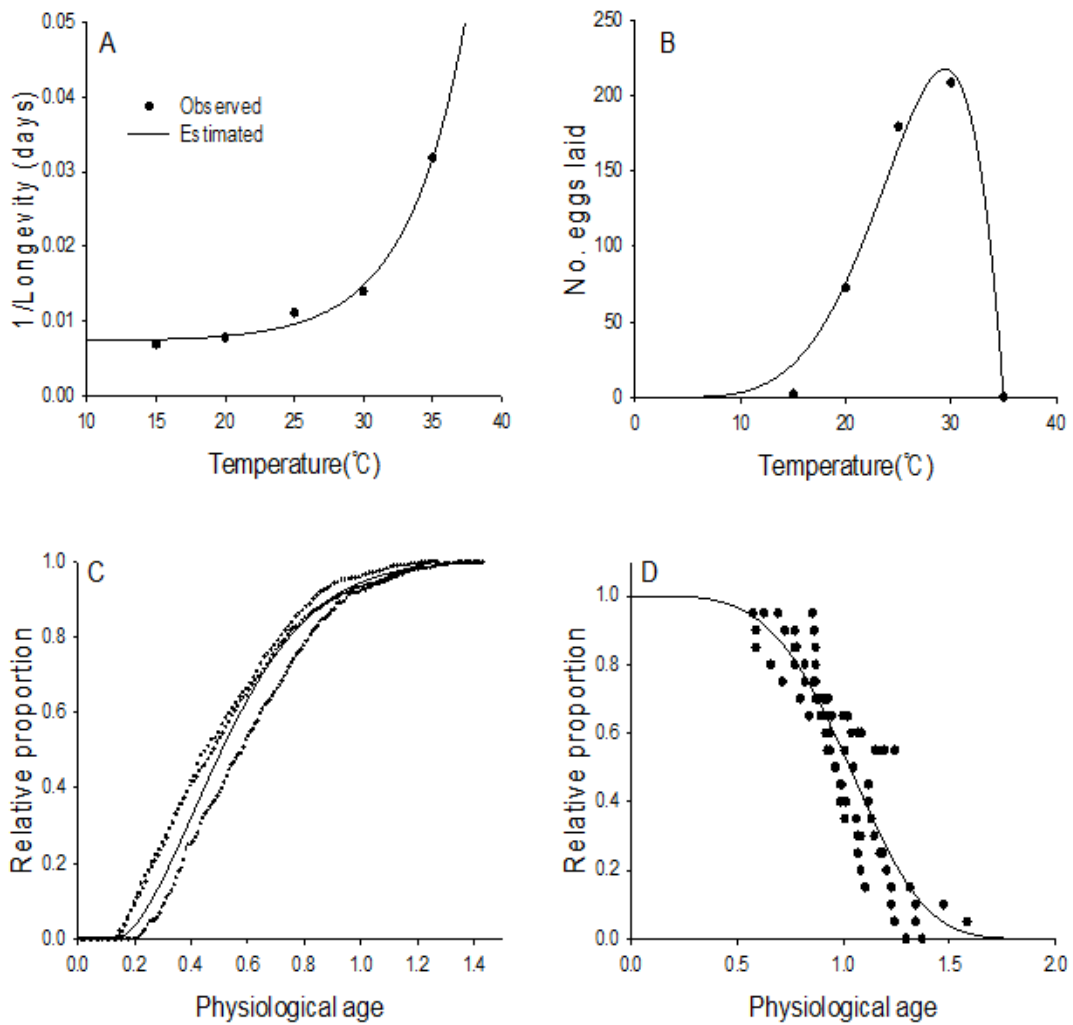


Fig. 14. Major component of the oviposition model of *M. alternatus*. A: Aging rate curve (1/mean longevity) of adult female. B: Temperature-dependent total fecundity curve. C: Age-specific cumulative oviposition rate curve. D: Age-specific survival rate curve.

3. 솔수염하늘소 월동유충의 휴면발육과 휴면 후 발육

3-1. 휴면유충의 실내 휴면발육 기간(저온처리)에 따른 휴면 후 발육

솔수염하늘소 휴면유충의 실내 저온처리기간(0, 10, 30, 50, 70, 90, 110 일)이 휴면 후 발육기간에 미치는 영향을 평가하기 위하여 실내실험을 실시하였다. 그 결과, 솔수염하늘소의 휴면유충은 저온에 노출된 기간에 따라 통계적으로 유의하게 휴면 후 발육기간에 영향을 주는 것으로 나타났다(18°C ($df = 5, 38, F = 21.32, P < 0.0001$); 22°C ($df = 5, 57, F = 9.91, P < 0.0001$); 26°C ($df = 5, 51, F = 6.63, P < 0.0001$))(Table 13). 모든 온도 처리구에서 휴면유충이 저온의 노출된 기간에 따라서 휴면 후 발육기간이 달라지는 것으로 나타났다. 모든 온도처리구에서 저온(9°C)처리 0일과 10일처리구의 휴면 유충은 조사기간 동안 한 마리도 용화되지 못한 것으로 보아 휴면타파를 위해서는 최소 10일 이상의 저온처리기간이 필요할 것으로 판단된다. 저온기간이 길어질수록 휴면 후 발육기간이 점차 감소하다가 90일 이후의 처리구에서는 더 이상 휴면 후 발육기간이 단축되지 않았는데(Table 13), 저온기간이 70~90일 이상이 되면 휴면발육이 거의 이루어져 휴면타파가 되는 것으로 판단된다.

3-2. 휴면유충의 야외 채집시기에 따른 휴면 후 발육

솔수염하늘소 월동 휴면유충의 채집시기에 따른 휴면 후 발육기간의 변화를 확인하기 위하여 실험을 실시하였다. 2016년 12월 27일부터 2017년 3월 27일까지 한달 간격으로 채집한 유충을 가온처리($18, 22, 26^{\circ}\text{C}$) 한 결과, 채집시기가 늦어질수록 휴면유충의 발육기간은 짧아지는 것으로 나타났다(26°C ($df = 3, 34, F = 5.27, P < 0.0001$); 22°C ($df = 3, 27, F = 5.64, P < 0.0001$); 18°C ($df = 2, 27, F = 25.56, P < 0.0001$))(Table 14). 이는 모든 상온 처리구에서 이와 유사한 경향을 보였고, 통계적으로도 유의하게 영향을 끼치는 것으로 나타났다. 이러한 현상이 나타나는 이유는 겨울철 채집시기가 지연될수록 휴면유충이 겪는 저온기간의 증가로 인하여 휴면발육이 상대적으로 더 진행되고, 그 결과 휴면 후 발육기간이 단축되기 때문에 나타나는 현상이라고 판단된다. 실험결과를 살펴보면 12월 27일

에 채집한 개체가 상대적으로 저온기간이 짧기 때문에 휴면 후 발육기간이 가장 길었고, 그 이후로 점차 발육기간이 단축되다가 2월 27일부터 단축되는 기간이 약간 줄어들고, 다음해 3월 27일에 채집한 휴면유충은 더 이상 발육기간이 단축되지 않았다. 이로부터 제주도에서 솔수염하늘소 휴면유충의 완전한 휴면타파가 완료되는 시기는 3월 초순 즈음 이라고 판단된다.

3-4. 휴면유충 발육단계 전이모형

위의 휴면 후 발육실험 관련 실험결과를 기반으로 휴면발육(저온기간)을 반영한 휴면유충의 발육단계 전이모형을 작성하였다. 솔수염하늘소의 휴면 후 발육모형은 발육속도 선형모형과 유효적산온도 기반의 발육완료 분포모형 그리고 휴면발육 모형으로 구성되어 있으며 각 단위모형의 매개변수를 추정하였다(Table 15; Fig 18). 각각 단위모형의 추정된 매개변수들은 결정계수(R^2) 값이 각각 0.97, 0.98, 0.99 로 온도별 휴면유충의 발육속도와 유효적산온도 기반의 발육완료 누적분포 그리고 표준화된 휴면 후 발육기간을 잘 설명하였다(Table 15; Fig 15).

온도에 따른 발육속도 선형모형의 매개변수 값을 계산한 결과, 휴면타파 후 유충의 발육영점온도는 약 13.1 °C이고 용화단계까지의 유효적산온도는 327.5 DD(degree day)인 것으로 추정되었다.

휴면발육모형은 휴면발육실험의 결과를 잘 설명($R^2= 0.97$)하였지만, 모형추정시 저온기간 30일 이하의 처리구(무처리, 저온 10일 처리)에서 모든 개체들이 용화를 못하였기 때문에 저온기간 30일 이하의 구간은 모형추정에 이용할 수 있는 실측치가 없었다(Table 13). 따라서 솔수염하늘소 휴면유충은 저온자극을 받지 못하면 휴면타파가 되지 않는다는 휴면이론(Togashi, 1991)에 따라 저온기간 30일 이전의 구간은 발육기간이 급격하게 증가하도록 유도된 함수를 사용하였다. 하지만 본 연구에서 작성한 휴면발육모형은 휴면타파가 발생하는 정확한 임계저온기간을 추정하지 못하고 휴면발육이 진행되는 정확한 임계온도를 모르기 때문에 본 연구의 4장에서 설명한 시나리오 모의에서만 사용하였다.

Table 13. Incubation period(days) of diapausing larva of *M. alternatus* after chilling at 9 °C

Temperature (°C)	Chilling periods(days)											
	n	30	n	50	n	70	n	90	n	110	n	130
18	6	158.1 ± 8.15a	8	114.3 ± 5.87a	6	94.3 ± 6.98ab	8	79.9 ± 6.93bc	6	74.6 ± 7.42c	6	72.6 ± 5.92c
22	9	89.3 ± 10.14a	6	73.6 ± 13.7ab	10	68.2 ± 3.09b	11	46.9 ± 3.69c	12	43.8 ± 3.68c	10	41.4 ± 4.10c
26	9	54.2 ± 3.15a	6	49.5 ± 5.35b	10	42.3 ± 4.61bc	11	32.8 ± 3.51c	11	28.3 ± 2.74c	6	29.3 ± 4.84c

¹ Means with same letters are not significantly different by Tukey test(GLM) at $P = 0.05$ (18°C(df = 5, 38, $F = 21.32$, $P < 0.0001$); 22°C(df = 5, 57, $F = 9.91$, $P < 0.0001$); 26°C(df = 5, 51, $F = 6.63$, $P < 0.0001$)

* No diapausing larva to pupation in 0 or 10-day treatment

Table 14. Incubation period(days) of diapausing larva of *M. alternatus* monthly transferred from outdoors between Dec. 27, 2016 and Mar. 27, 2017

Temperature (°C)	Date							
	n	12/27	n	1/24	n	2/27	n	3/27
18	9	126.0 ± 4.85a	6	109.7 ± 6.89a	8	75.13 ± 6.73b	5	60.2 ± 4.04b
22	8	86.5 ± 2.83a	7	69.3 ± 2.64ab	7	51.71 ± 2.65bc	6	40.5 ± 2.45c
26	6	56.2 ± 5.21a	9	48.8 ± 4.29ab	10	37.25 ± 6.46bc	8	29.14 ± 4.64c

¹ Means with same letters are not significantly different by Tukey test(GLM) at $P = 0.05$ (26°C(df = 3, 34, $F = 5.27$, $P < 0.0001$); 22°C(df = 3, 27, $F = 5.64$, $P < 0.0001$); 18°C(df = 2, 27, $F = 25.56$, $P < 0.0001$).

Table 15. Estimated value of the parameters of post-diapause developmental models for diapausing larva of *M. alternatus*

Model Components	Parameters	Estimated value	SEM	R^2
Diapause-development model	a	81.9822	4.8561	0.97
	b	-77.4152	4.6492	
Age-specific cumulative developmental rate model ¹	n	363.1595	2.9868	0.98
	β	3.7184	0.1654	
Development rate model ²	a	0.0031	0.0003	0.99
	b	-0.0400	0.0056	

¹ Weibull 2 parameter model(Wagner *et al.*, 1984), was applied.

²Linear model function: $f(T)=a \cdot T+b$, where $f(T)$ is the developmental rate at a temperature(T), a and b are parameters.

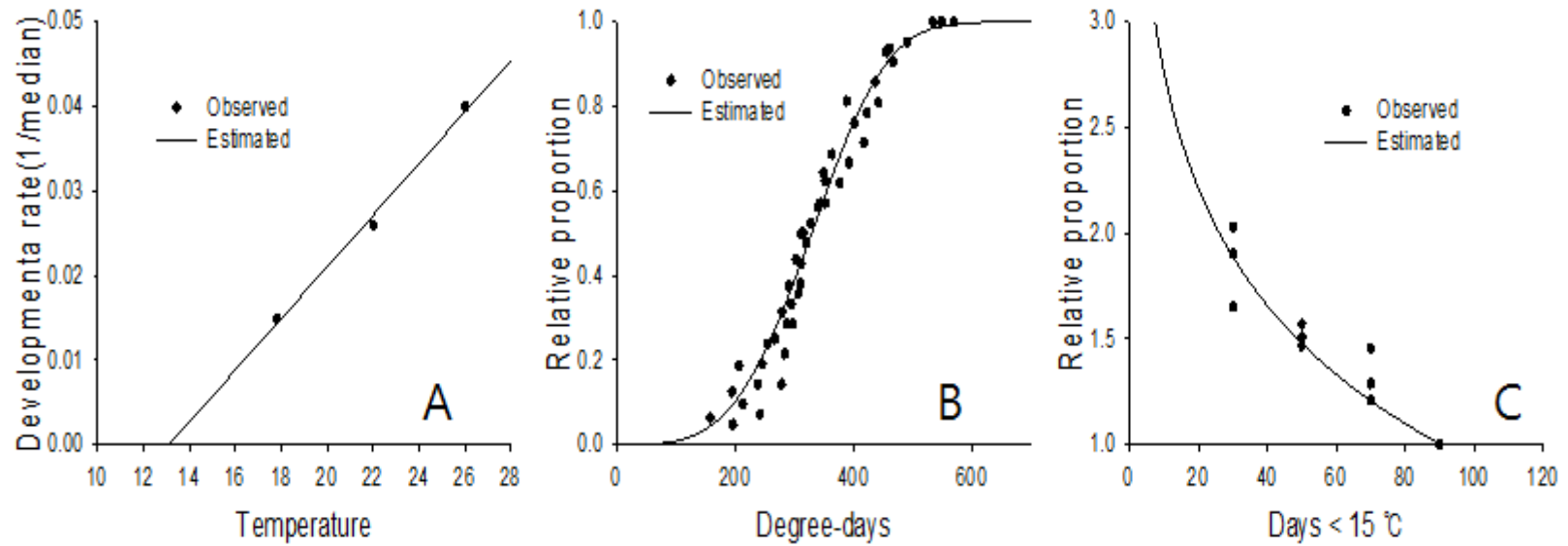


Fig. 15 Major component of Post-diapause developmental model of *M. alternatus*. A: Development rate model, B: Age-specific cumulative developmental rate model. C: Dipause-development model.

4. 솔수염하늘소 개체군 모형

솔수염하늘소 개체군 모형은 휴면유충의 휴면 후 유충 발육모형, 발육단계 전이모형(용, 알, 휴면 전 유충), 산란모형(oviposition model)으로 구성되어 있다.

개체군 모형에서 해충의 발육 진행은 해충이 발생한 시간(day)이 경과함에 따라 일별 발육속도를 합산하는 방법을 사용하였다(Curry & Feldman, 1987). 생리적 연령을 독립변수로 사용하는 알, 유충, 용의 발육분포모형과 산란모형에서 산란률과 생존률 모형들은 Wagner *et al.*(1984b, 1985)이 사용한 발육속도를 합산하는 방법을 기반으로 두고 있다.

4-1. 개체군 모형 시뮬레이션과 포장적합성 검정

4-1-1. 개체군 모형 시뮬레이션

제주시 30년 평년온도(1987~2016년)를 입력하여 시뮬레이션 한 결과는 Fig. 19 와 같다. 성충은 6~7월에 걸쳐 우화하고, 산란은 7월경 부터 시작하는 것으로 나타났다. 알에서 부화한 유충은 6령까지 발육을 완료하였으며, 주로 4~6령으로 월동하는 것으로 나타났다.

4-1-2. 포장적합성 검정

1) 성충 우화시기 적합

본 연구의 실험결과들을 기반으로 작성한 솔수염하늘소 개체군모형을 이용하여 2016년 제주시에 설치한 고도별 우화상 3개 지점(해발고도 200(제주시 오라동), 400(오등동), 600 m(용강동))의 온도데이터를 입력하여 각 고도별 지점의 성충 우화시기를 모의한 후 2016년 솔수염하늘소 고도별 우화기록(Fig. 16)과 비교하였다(Table 17; Fig. 17). 솔수염하늘소 개체군모형의 우화일 예측값과 실제 우화상조사결과를 상관분석 한 결과, 우화상 3개 지점의 우화 예측일은 실측치와

매우 유의한 상관관계를 갖는 것으로 나타났다(Table 17). 통계적으로 우화상 3개 지점의 상관관계수(r) 값은 모두 0.99 로 매우 강한 상관관계를 갖는 것으로 나타났으며, 유의확률도 모두 1% 의 유의수준에서 유의성이 인정되는 것으로 나타났다. 특히 고도 400m 우화상의 모형 예측 값과 실측값의 유의확률은 0.001 이하로서 굉장히 유의한 정상관이 있는 것으로 나타났고, 모형이 예측한 성층 누적우화시기(25 %, 50 %, 75%, 90%)를 각 비교구간에서 2일 이내의 오차로 우화시기를 모두 예측하였다. 3개 우화상의 비교구간 중 최대 오차가 발생한 구간은 200 m우화상의 25 % 누적우화일 비교구간으로 모형 예측일과 실측값이 5일의 차이가 있었다. 하지만 25 % 누적우화일 이후의 구간들에서는 매우 높은 적합성을 보여주었다. 이와 같이 모형의 예측일과 실제포장에서 우화일을 비교하여 적합성검정을 실시한 결과, 본 연구에서 개발한 모형의 성능은 매우 적합도가 높은 것으로 나타났다.

2) 유층발육단계 전이모형의 포장적합

자연조건에서 솔수염하늘소의 유층의 영기구조를 추정하기 위하여 개체군모형을 구동하였다. 모형 시뮬레이션 결과, 2016년 12월 31일 까지 고도별 3개지점 모두 5령 이상의 령기만 존재하였다(Table 18; Fig. 18). 각 고도별 우화상의 령기구조 추정 결과는 200 m우화상에서는 5령 14%, 6령 80%, 7령 6%, 400m 우화상은 5령 25%, 6령 72%, 7령 2%, 600m 우화상은 5령 90%, 6령 10% 의 비율로 존재하는 것으로 추정되었다. 고도별 우화상에 집제한 솔수염하늘소의 휴면비율을 조사한 결과 200m우화상은 88%, 400m는 82%, 600m는 40%가 휴면과정을 겪은 것으로 나타났다. 모형결과와 야외포장의 결과를 종합해보면, 200m우화상의 모형 시뮬레이션 결과는 6령 이상의 영기가 86%로 실제 우화상의 휴면비율인 88%와 매우 비슷한 수준인 것으로 나타났고 400m우화상도 예측치와 실측치가 각각 74% 와 82%로 유사한 경향을 보였다. 600m 우화상은 10%와 40%로 다소 차이가 있지만 모형이 예측한 6령 비율이 낮은 만큼 실제 조사된 휴면률도 낮게 나타났다는 점에서 위의 두 지점과 유사한 경향을 볼 수 있었다. 실제 유층 온도 발육 실내실험에서도 6령부터 유층발육을 완료하는 개체가 발생했다는 점과 모

형이 예측한 당해년도에 존재가능 영기와 실제 고도별 휴면여부 조사결과를 고려해보면 자연조건에서는 6령 유충단계에서 휴면에 돌입할 가능성이 높을 것으로 판단된다.

4-2. 개체군 모형을 이용한 쌍봉형 성충발생의 이해

4-2-1. 봄우화 성충의 생존잔류 개체군 가능성

솔수염하늘소는 송진이 멈춘 소나무에 유인되는 특성이 있기 때문에 페로몬 트랩의 유인력이 상대적으로 감소하여 쌍봉형 양상이 나타날 수 있다는 가설을 검증하였다. 2016년 페로몬트랩 유인량과 월별 송진중지목의 발생빈도를 중첩하여 비교한 결과, 송진 중지목의 수가 최고인 시기는 7월6일과 8월 6일이었고 이 시기에 페로몬트랩에 유인된 성충의 개체수가 1차피크가 형성되었다(Fig. 20-A). 즉 송진중지목 발생이 많은 시기에 페로몬 트랩에 유인된 성충 수가 많았기 때문에 다수의 송진중지목 발생으로 인하여 페로몬트랩의 성충유인력이 감소되고, 이로 인하여 쌍봉형이 형성된다는 가설은 설명하기 힘든 것으로 판단된다.

봄 우화 성충 개체군(6~7월 우화집단)이 긴 수명의 영향으로 두 번째 피크의 시기까지 생존하여 페로몬 트랩에 유인될 수 있는지 개체군 모형을 통하여 상대적 비율을 비교하였다(Fig. 20-B). 개체군모형의 모의결과를 보면 5월 하순부터 7월 중순까지 우화한 성충집단의 생존 비율은 7월 초에 최고치를 형성한 후 8월 초까지 서서히 감소하였고, 8월 초~중순부터 성충생존비율이 급격하게 감소하는 것으로 나타났다. 본 연구에서 개발한 개체군모형은 실내실험의 성충수명실험 결과를 기반으로 작성된 것으로 실제 야외에서는 실내조건보다 많은 위험요인(천적, 먹이, 종간 서식지 경쟁 등)으로 인하여 모형의 결과보다 수명이 더 짧을 것으로 판단된다. 즉 봄에 우화한 성충개체군이 9월 중순까지 생존하여 2번째 피크를 형성한다는 가설 또한 설득력이 없는 것으로 판단된다.

위의 두 가설(다수의 송진중지목 발생으로 인한 2차피크 형성, 봄우화 개체군의 9월 페로몬트랩 유인으로 인한 2차피크 형성)의 가능성을 송진누출 조사결과와 개체군모형의 모의결과를 통하여 종합해보면, 2번째 피크의 성충집단은 봄우

화 성충과 다른 집단인 것으로 판단된다.

4-2-2. 솔수염하늘소 비휴면 집단(cohort)의 성충우화가능성

제주시에서 2016년 3월 말에 비휴면 유충이 발육을 완료하여 휴면에 돌입하는 집단(cohort 2)과 전년도에 이미 휴면에 돌입한 집단(cohort 1)의 성충우화 시나리오를 설정하여 개체군모형을 모의하였고, 그 모의결과는 Fig 21 과 같다. 두 집단의 2016년 우화양상을 살펴보면 cohort 1의 경우 5월 중순부터 성충우화가 시작되고 7월 중순에 우화가 종료되는 반면, cohort 2의 경우 6월 말부터 9월 말까지 우화가 이어졌다, 두 집단의 50% 성충우화시기는 각각 6월 15일(cohort 1)과 8월 5일(cohort 2)로 두 집단의 우화 시기가 뚜렷이 구분되고 쌍봉형을 형성한다는 사실을 알 수 있다(Fig. 21-A). 이는 2015~2016년 페로몬트랩 조사결과와 유사한 경향을 보인다(제주특별자치도, 2016). 제주지역에서 페로몬트랩을 이용하여 조사한 결과, 솔수염하늘소 성충은 쌍봉형 양상(bimodal form)을 나타내는 것으로 보고되었다(제주특별자치도, 2016). 페로몬트랩 조사결과에 따르면 첫 번째 피크는 6월 하순에 나타나고 두 번째 피크는 9월 중순에 나타났다. 이는 본 모형의 시기별 성충 생존 수 결과와 매우 유사한 경향을 보인다(Fig. 21-B). 개체군모형 모의 결과, 첫 번째 성충 피크는 7월초에 나타나고 두 번째 피크는 9월 중순에 발생하였다. 위의 모의결과와 페로몬트랩조사결과를 종합하여 고려해보면, 실제 야외에서 솔수염하늘소 성충우화시기가 쌍봉형으로 발생할 가능성이 있음을 의미한다. 기존에 보고된 솔수염하늘소 생활사 이론(Togashi, 1991)에 따르면, 솔수염하늘소는 당해년도에 발육을 완료한 유충의 경우 휴면에 돌입하여 다음해 6~7월에 우화하고 발육을 완료하지 못한 유충의 경우 2년 후 6~7월에 우화함으로써 2년의 생활사를 갖는 것으로 알려져 있다. 하지만 위의 생활사이론에서는 비휴면 유충이 봄(3~4월)에 휴면에 돌입하는 경우를 배제하였기 때문에 실제 야외에서 9월경에 형성되는 두번째 피크의 경우 설명이 불가능하다. 본 연구에서는 솔수염하늘소의 휴면양상을 정량적으로 평가한 후 그 결과를 기반으로 작성한 개체군모형의 모의 결과 솔수염하늘소 성충의 우화양상이 쌍봉형을 형성할 가능성이 있다는 사실을 모형결과로 보여주었다.

Table 16. Survival rate of egg, larval and pupal stage of *M. alternatus*

Stage	n		Survival rate (%)
	Examined	Survived	
Egg	98	88	89.8
Larvae	75	65	86.6
Pupae	125	122	97.6

* The survival rate was studied under nature conditions.

Table 17. Comparison of adult emergence dates in Julian between model outputs and actual data of *M. alternatus* at 3 different sites in Jeju.

Height	25 %		50 %		75%		90%		Correlation coefficient ¹ , r (probability)
	Actual	Estimated	Actual	Estimated	Actual	Estimated	Actual	Estimated	
200 m	170	175	180	183	189	188	194	193	0.99** (0.0041)
400 m	180	178	188	186	194	192	199	198	0.99*** (0.0008)
600 m	189	190	195	198	204	205	211	211	0.99** (0.0066)

¹Pearson correlation coefficient between model outputs and observed data.

Table 18. Comparison of model outputs for the age structure of *M. alternatus* in the end of season with diapause rate observed in 3 different sites in 2016: 200 m, 400 m and 600 m

State	Latitude (m)		
	200	400	600
Observed(%)			
Diapause rate	88	82	40
Model Simulated(%)			
5th instar	14	25	90
6th instar	79	72	10
7th instar	6	2	0

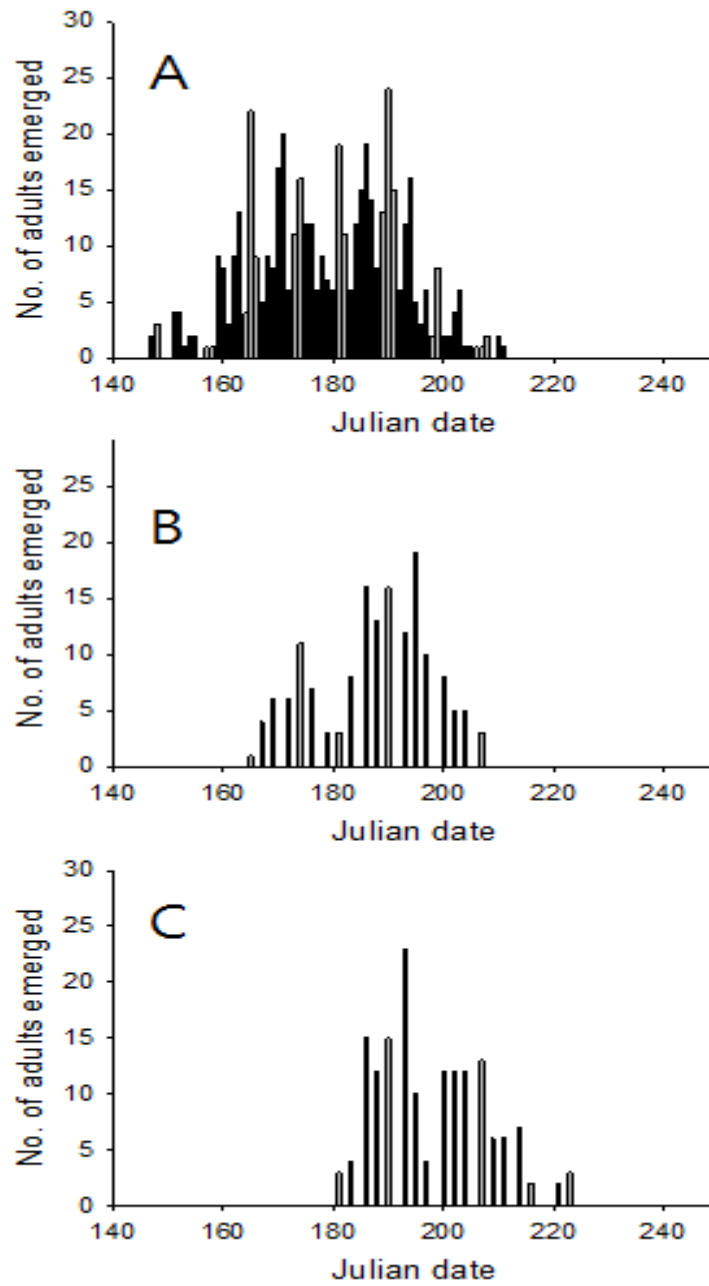


Fig. 16 Frequency distribution of emerged *M. alternatus* adults at 3 different site(A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m). 531 males and 499 females are emerged in 2016.

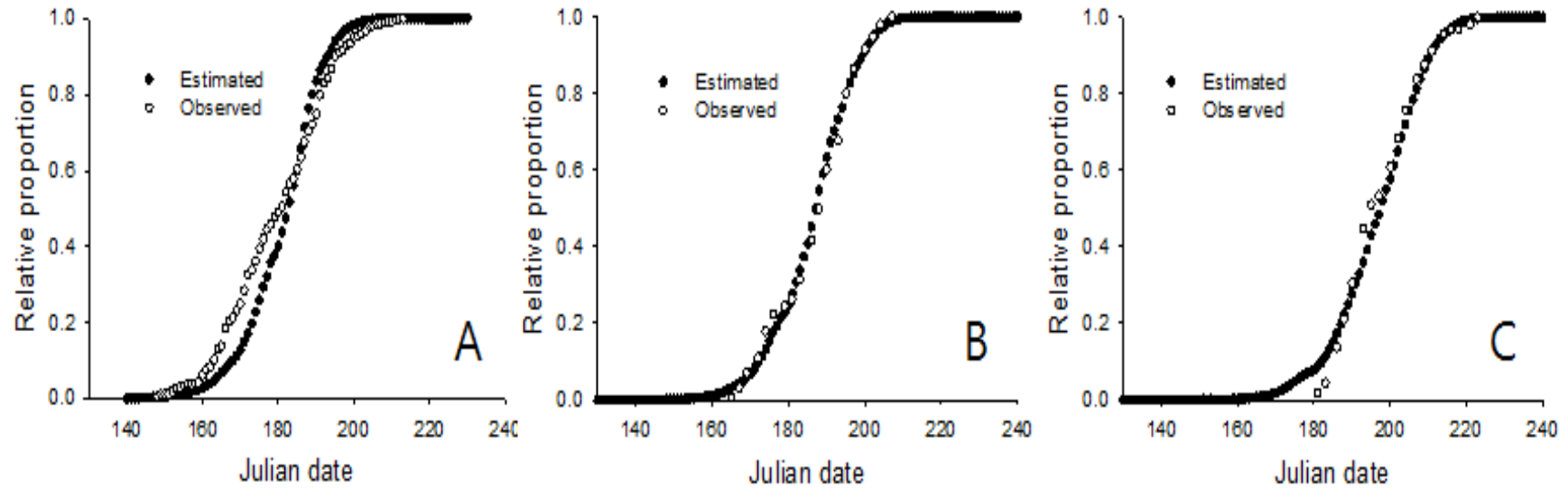


Fig. 17. Comparison of model outputs of *M. alternatus* emergence with actual observed data observed in Jeju, Korea in 2016. Latitude(A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m)

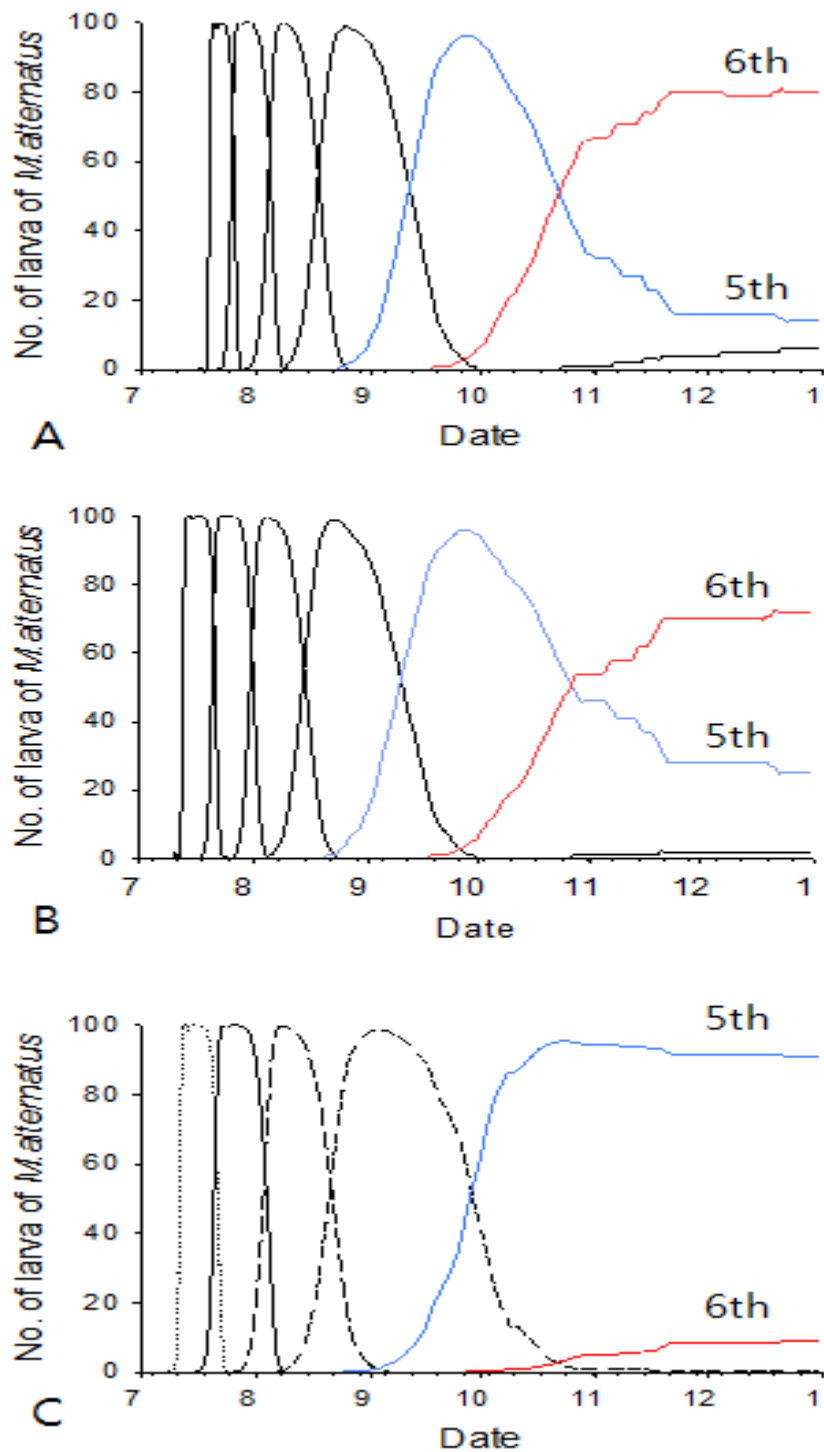


Fig. 18. Comparison of model outputs between the rate of laval instars of *M. alternatus* in 3 different sites in 2016. A: 200 m, B: 400 m, C: 600 m

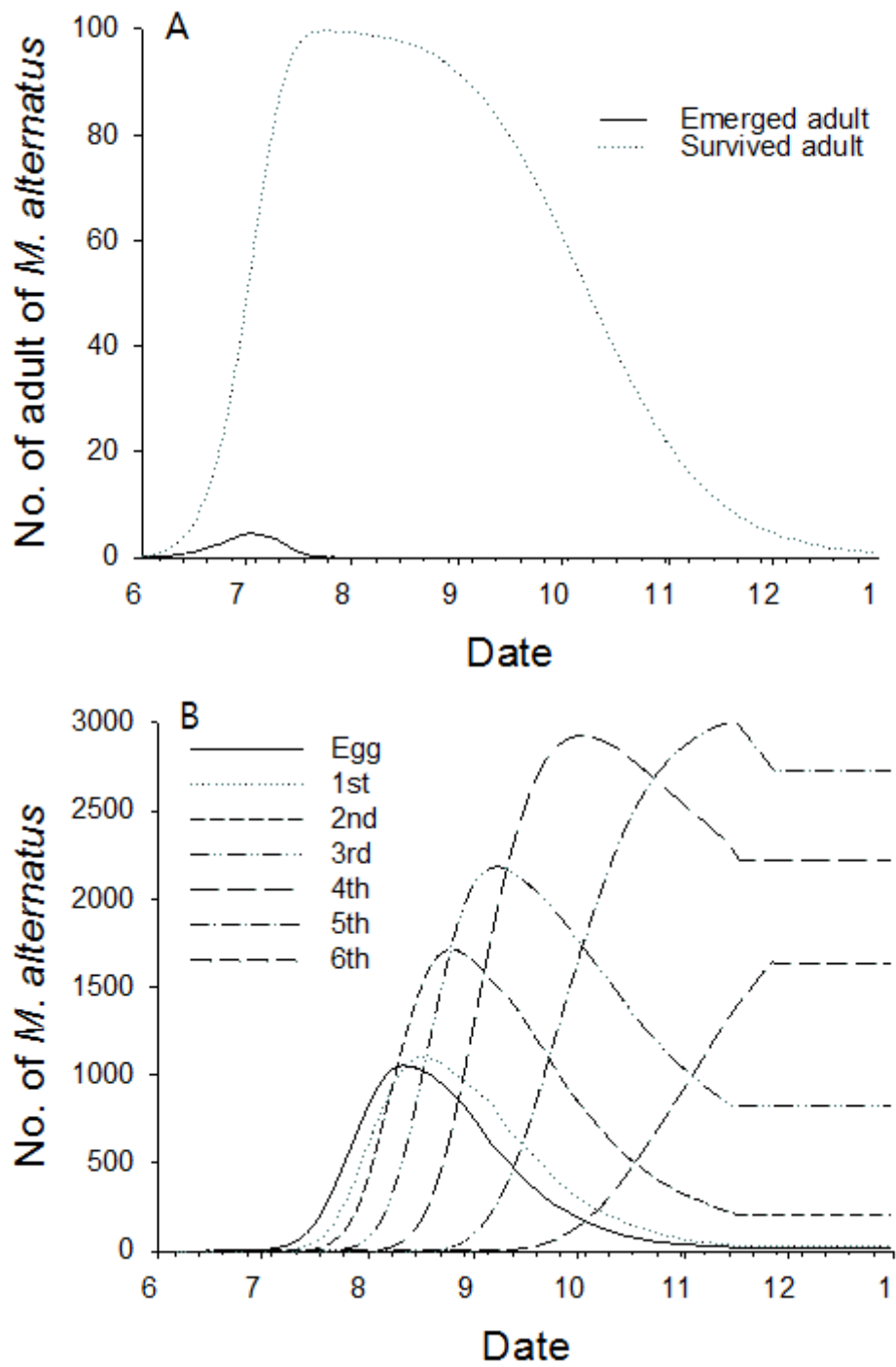


Fig. 19. Occurrence patterns of egg, larval and adult stage of *M. alternatus* in Jeju (A: adult, B: eggs and larvae).

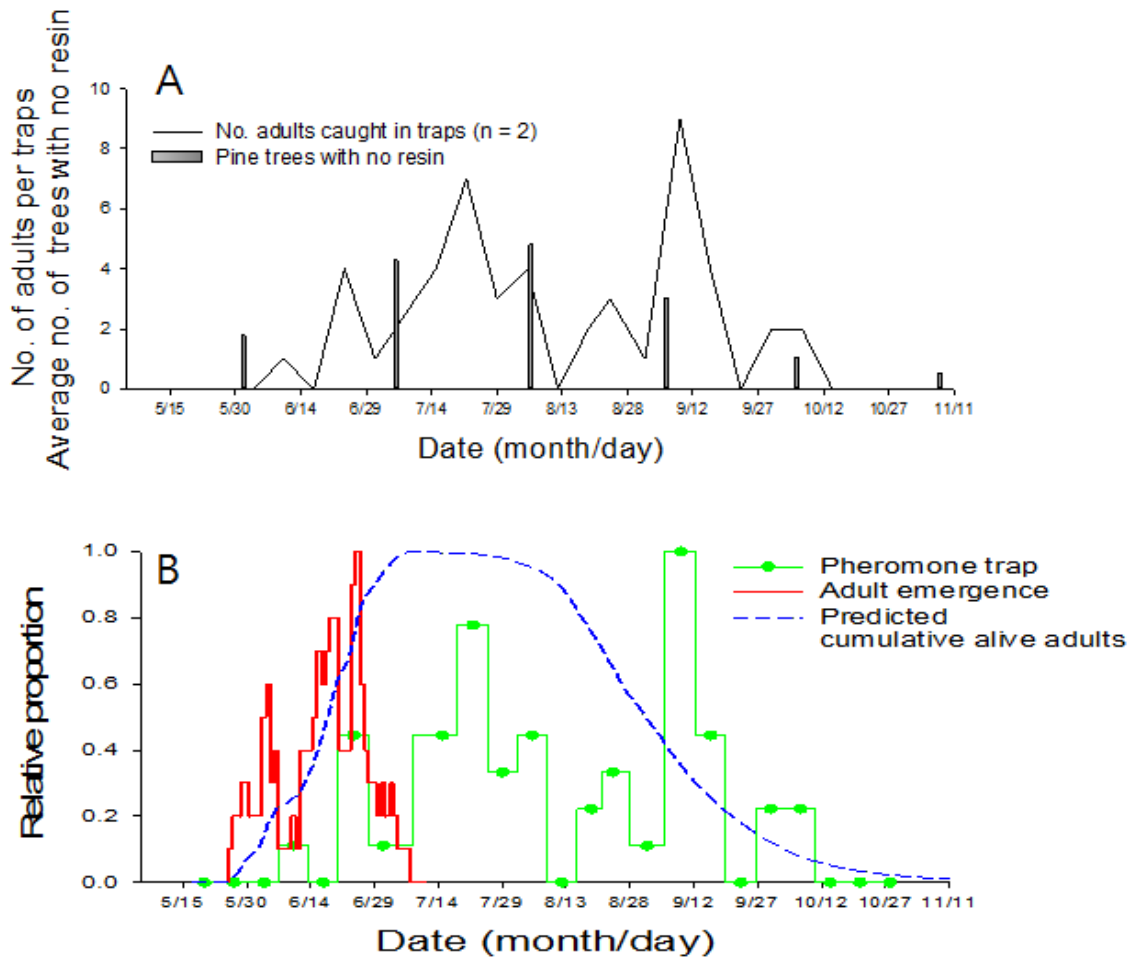


Fig. 20. Frequency of black pine trees (*Pinus thunbergii*) with no oleoresin flow (A) and comparison of model outputs between number of *M. alternatus* caught in pheromone traps (B) in Jeju area, Korea, 2016.. The pheromone trap data were obtained from 제주특별자치도(2016).

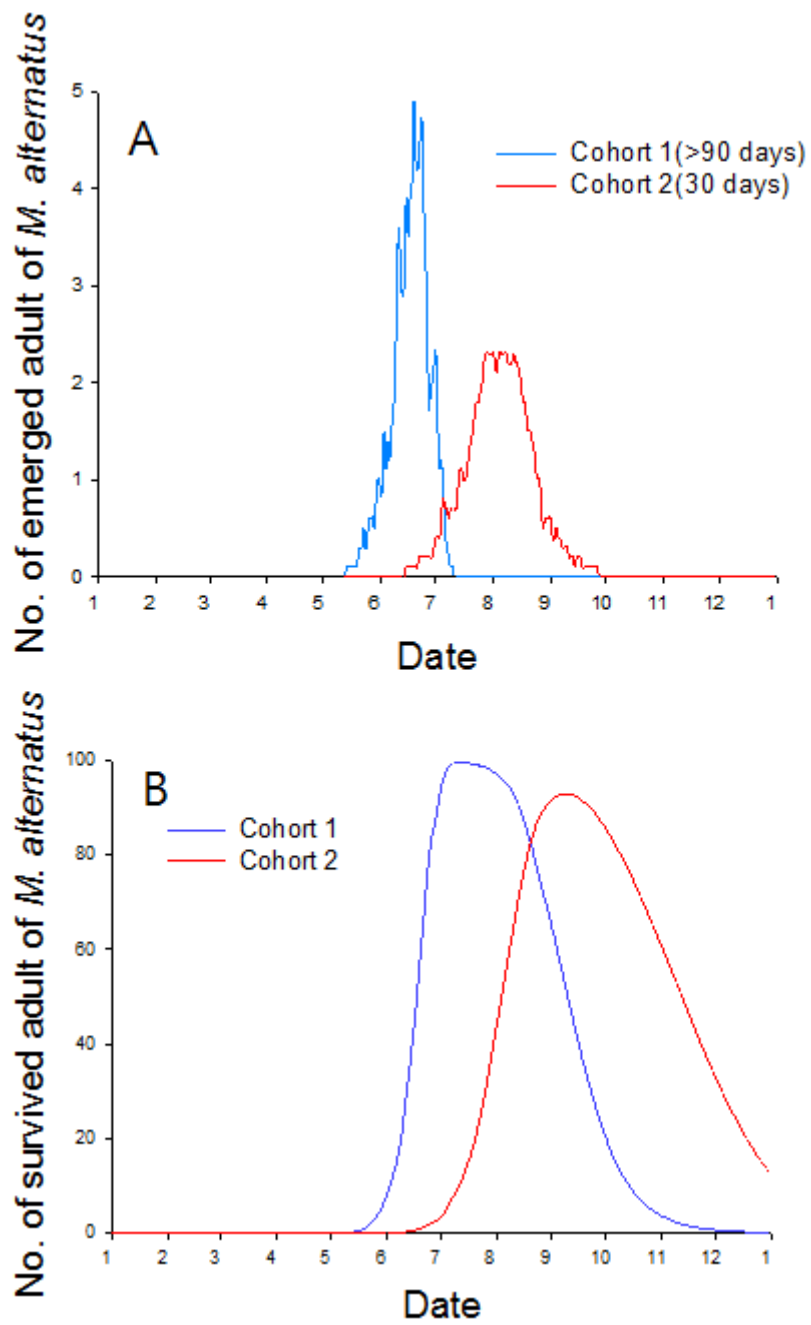


Fig. 21. Bimodal patterns of emerged adult of *M. alternatus* in Jeju in 2016(A: Emerged adult, B: Survived adult).

V. 적 요

1. 솔수염하늘소의 발육단계별 온도의존적 발육

실내실험을 통하여 솔수염하늘소의 발육단계별 온도에 따른 발육기간을 평가하였다. 솔수염하늘소 알의 온도에 따른 발육기간은 15, 18, 22, 26, 30, 35 °C에서 각각 39.6, 17.2, 8.1, 6.7, 5.4, 15.1 일(days)이었다. 유충은 항온조건에서 천연 먹이를 이용하여 사육한 결과 솔수염하늘소 유충은 최대 10령까지 경과하였고 각 영기별 발육기간은 4령까지 점차 증가하다가 5령 이후부터는 같은 온도의 경우 거의 동일한 발육기간을 갖는 것으로 나타났다. 실험온도 범위에서 각 영기의 발육기간은 18 °C에서 가장 길었고, 30 °C까지는 온도가 증가할수록 감소하는 것으로 나타났으며, 30 °C와 34 °C 처리구 간에는 통계적으로 차이가 없는 것으로 나타났다. 용의 발육기간은 각 온도 처리구 중 15 °C에서 평균 53.1 일로 가장 길었고 30 °C에서 평균 8.9 일로 가장 짧았다.

솔수염하늘소의 각 생육단계별 온도발육실험 결과를 토대로 선형모형을 이용하여 알, 유충, 용의 발육영점온도와 유효적산온도를 추정하였다. 알의 발육영점온도와 온량상수는 각각 12.2 °C와 93 DD로 추정되었고 용의 발육영점온도와 온량상수는 각각 12.3 °C와 156.9 DD로 추정되었다. 유충의 경우 10령까지 경과하여 전체 유충기간을 특정화하기 불가능하였기 때문에 임의로 각각 4, 5, 6령까지 합산하여 발육영점온도를 추정하였다.

각 생육단계별 온도발육 실험결과를 기반으로 비선형 발육모형을 작성하였다. 알, 유충, 용의 발육모형은 온도별 알, 유충, 용의 발육속도(1/median day)에 Lactin 모형을 적용하였고, 생리적 연령에 따른 발육완료 분포 모형에 Weibull 함수를 적용하여 매개변수를 추정하였다. 매개변수 추정 결과, 결정계수(R^2) 값이 모두 0.90이상으로 실측치를 잘 설명하였다.

2. 솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란

솔수염하늘소의 온도의존적 산란능력을 평가하기 위하여 항온조건에서 산란실험을 실시하였다. 총 산란수는 15, 20, 25, 30, 35 °C에서 각각 2.1, 72.7, 179.4, 208.6, 0.4 개를 산란하였고, 암컷성충의 평균수명은 15, 20, 25, 30, 35 °C에서 각각 141.1, 122.2, 86.7, 69.7, 31.9 일 동안 생존하였다.

솔수염하늘소 성충의 온도의존적 산란실험의 결과를 기반으로 4개의 단위모형인 성충 수명완료율 모형, 총 산란수 모형, 생리적 연령에 따른 누적산란률 모형, 생리적 연령에 따른 생존률 모형의 매개변수를 추정하였고, 모형의 결정계수 (R^2)는 각각 0.99, 0.98, 0.97, 0.92 로 각각의 단위모형이 설명하는 솔수염하늘소의 산란양상을 잘 설명하였다. 산란모형의 매개변수를 추정한 결과 각각 단위모형의 추정된 매개변수들은 온도별 성충의 수명 완료율, 총 산란수, 생리적 연령에 따른 누적 산란률과 생존률을 잘 설명하였다. 솔수염하늘소 성충 암컷의 총산란수 모형이 추정하는 산란이 가능한 최저온도와 상한온도 그리고 성충 수명완료율 모형에서 수명완료율이 급격하게 증가하는 온도영역을 종합해보면 15°C 이하의 온도와 35°C 이상의 온도는 솔수염하늘소의 개체군증식에 적합하지 않은 조건인 것으로 판단된다.

3. 솔수염하늘소 월동유충의 휴면발육과 휴면 후 발육

솔수염하늘소 휴면유충의 실내 저온처리기간(0, 10, 30, 50, 70, 90, 110 일)이 휴면 후 발육기간에 미치는 영향을 평가하기 위하여 실내실험을 실시하였다. 그 결과, 솔수염하늘소의 휴면유충은 저온에 노출된 기간에 따라 통계적으로 유의하게 휴면 후 발육기간에 영향을 주는 것으로 나타났다. 휴면타파를 위해서는 최소 10 일 이상의 저온처리기간이 필요하고 저온기간이 90일 이상이 되면 휴면발육이 거의 이루어져 휴면타파가 되는 것으로 판단된다.

휴면유충의 야외채집시기에 따른 휴면 후 발육기간의 변화를 확인하기 위하여 실험을 실시하였다. 2016년 12월 27일부터 2017년 3월 27일까지 한달 간격으로 채집한 유충을 가온처리(18, 22, 26 °C) 한 결과, 채집시기가 늦어질수록 휴면유

충의 발육기간은 짧아지는 것으로 나타났다. 이러한 현상이 나타나는 이유는 겨울철 채집시기가 지연될수록 휴면유충이 겪는 저온기간의 증가로 인하여 휴면발육이 상대적으로 더 진행되고, 그 결과 휴면 후 발육기간이 단축되기 때문에 나타나는 현상이라고 판단된다.

휴면 후 발육실험 관련 실험결과를 기반으로 휴면발육(저온기간)에 따른 휴면 후 발육모형을 작성하였다. 솔수염하늘소의 휴면 후 발육모형은 발육속도 선형모형과 유효적산온도 기반의 발육완료 분포모형 그리고 휴면발육 모형으로 구성되어 있으며 각 단위모형의 매개변수를 추정하였고, 모형의 결정계수(R^2) 값은 각각 0.97, 0.98, 0.99 로 온도별 휴면유충의 발육속도와 유효적산온도 기반의 발육완료 누적분포 그리고 표준화된 휴면 후 발육기간을 잘 설명하였다. 온도에 따른 발육속도 선형모형의 매개변수 값을 계산한 결과, 휴면타과 후 유충의 발육영점 온도는 약 13.1 °C이고 용화단계까지의 유효적산온도는 327.5 DD(degree day)인 것으로 추정되었다.

4. 솔수염하늘소 개체군 모형

솔수염하늘소 개체군 모형은 휴면유충의 휴면 후 유충 발육모형, 발육단계 전이모형(용, 알, 휴면 전 유충), 산란모형(oviposition model)으로 구성하였다. 본 연구의 실험결과들을 기반으로 작성한 솔수염하늘소 개체군모형을 이용하여 2016년 제주시에 설치한 고도별 우화상 3개 지점의 우화시기와 포장적합도를 검정한 결과, 통계적으로 우화상 3개 지점의 상관계수(r) 값은 모두 0.99 로 매우 강한 상관관계를 갖는 것으로 나타났으며, 모형의 성능은 매우 적합도가 높은 것으로 나타났다.

자연조건에서 솔수염하늘소의 유충의 영기구조를 추정하기 위하여 개체군모형을 구동하였다. 모형이 예측한 당해년도에 존재가능 영기구조와 실제 고도별 휴면여부 조사결과를 고려해보면 자연조건에서는 6령 유충단계에서 휴면에 돌입할 가능성이 높을 것으로 판단된다.

적합도 검정을 마친 개체군모형을 이용하여 봄우화 성충의 생존잔류 개체군의 쌍봉형(2피크) 발생가능성을 검토하였다. 우선 솔수염하늘소는 송진이 멈춘

소나무에 유인되는 특성이 있기 때문에 페로몬 트랩의 유인력이 상대적으로 감소하여 쌍봉형 양상이 나타날 수 있다는 가설을 평가한 결과, 송진중지목 발생으로 인하여 페로몬트랩의 성충유인력이 감소되고, 이로 인하여 쌍봉형이 형성된다는 가설은 설명하기 힘든 것으로 판단된다. 다음으로 봄 우화 성충 개체군(6~7월 우화집단)이 긴 수명의 영향으로 두 번째 피크의 시기까지 생존하여 페로몬 트랩에 유인될 수 있는지 개체군 모형을 통하여 상대적 비율을 비교하였고, 그 결과 봄에 우화한 성충개체군이 9월 중순까지 생존하여 2번째 피크를 형성한다는 가설 또한 설득력이 없는 것으로 판단된다. 위의 두 가설(다수의 송진중지목 발생으로 인한 2차피크 형성, 봄우화 개체군의 9월 페로몬트랩 유인으로 인한 2차피크 형성)의 가능성을 송진누출 조사결과와 개체군모형의 모의결과를 통하여 종합해보면, 2번째 피크의 성충집단은 봄우화 성충과 다른 집단인 것으로 판단된다.

제주시에서 2016년 3월 말에 비휴면 유충이 발육을 완료하여 휴면에 돌입하는 집단과 전년도에 이미 휴면에 돌입한 집단의 성충우화 시나리오를 설정하여 개체군모형을 모의하였고, 그 결과 전년도 비휴면 유충이 다음해 3~4월에 발육을 완료하여 휴면에 돌입하는 경우 쌍봉형을 형성할 가능성이 있다는 사실을 모형 결과로 보여주었다.

인 용 문 헌

- Arnold, C. Y. 1960. Maximum–minimum temperatures as a basic for computing heat units. *proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 76: 682–692
- Bergdahl, I. D. R. 1988. Impact of pinewood nematode in North America: Present and future. *J. Nematology* 1. 20: 260–265.
- Calvo, D. and Molina, J.M., 2008. Head capsule width and instar determination for larvae of *Streblote panda* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101(5): 881–886.
- 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.
- Chida, T. and Sato, H. 1981. Adult occurrence time of *Monochamus alternatus* in Ichinoseki, Iwate Prefecture. *The Transactions of the meeting of the Tohoku Branch of the Japanese Forest Society.* 33: 144–145.
- Choi, K.S. and D.S. Kim., 2014. POPMODEL1.0. Korea Copyright Commission.
- Curry, G. L. and R. M. Feldman. 1987. Mathematical foundations of population dynamics. The Texas Engineering experiment station monograph series, No. 3, Texas A&M University Press, USA.
- Danks HV. 2007. The elements of seasonal adaptations in insects. *Canadian Entomologist* 139: 1 - 44
- Davidson, J. 1942. On the speed of development of insect eggs at constant temperatures. *Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.* 20: 233–239.
- Dwinell, L. D. 1993. First report of the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Mexico. *Plant Disease.* 69: 440.
- Edwards, O. R. and M. J. Linit. 1992. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* through oviposition wounds of *monochamus carolinensis*(Coleoptera: Cerambycidae). *Journal of Nematology* 24(1):133–139.

- Enda, N. 1972. Insect vectors of the pine wood nematode and the number of nematodes in the insect vectors. The Transactions of the Meeting of the Kanto Branch of the Japanese Forest Society. 24: 31.
- Enda, N. 1975. Effects of temperature on the growth and development of the pine sawyer larvae. Shinrin Boeki (Forest Pests) 24: 208 - 211. (in Japanese)
- Enda, N. 1980. Period from pupation to emergence of the pine sawer. Trans. 32nd Ann.Meet.Kanto Branch Jpn. For. Soc., pp. 91-92
- Enda, N., Kitajima, H., 1990. Rearing of Japanese pine sawyer from Taiwan by artificial diet. Transaction of the 101st meeting of Japanese Forest Society. pp. 503-504.
- Enda, N. 1997. The dalll age of pine wiIt disease and control in Asia. Forest Pests. 46: 182-188.
- Esperk, T., T. Tammaru, and S. Nylin. 2007. Intraspecific variability in number of larval instars in insects. J. Econ. Entomol. 100: 627-645.
- Eyring, H. 1935. The activated complex in chemical reactions. J. Chem. Phys. 3: 107-115.
- Fogal, W. H., and M. J. Kwain. 1972. Host plant nutritive value and variable number of instars in a saw fly, *Diprion similis*. Isr. J. Entomol. 7: 63-72.
- Furuno, T. and K. Uenaka. 1979. Studies on the insect damage upon the pine-species imported in Japan(No. 6) on the feeding of Japanese pine sawyer adult, *Monochamus alternatus* Hope. The Bulletin of the Kyoto University of Forests. 51: 12-22.
- Higley, L. G., L. P. Pedigo and K. R. Ostle. 1986. DEGDAY: a program for calculating degree-days, and assumptions behind the degree-day approach. Environ. Entomol. 15: 999-1016.
- Hilbert, D. W. and J. A. Logan. 1983. Empirical model of nymphal development for migratory grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*

- (Orthoptera: Acrididae). Environ. Entomol. 12: 1-5.
- Hoshizaki, K., S. Sano, H. Sakuraba, N. Tabuchi, M. Yoshida, Y. Oikawa and K. Kobayashi. 2005. A practical protection from pine-wilt disease through conversion of infected trees to charcoal: strategy for reduction of disease-vectors and a case for a coastal pine forest, northern Japan. Tohoku Journal of Forest Science. 10: 82-89
- Howe, R. W. 1967. Temperature effects on embryonic development in insects. Ann. Rev. Entomol. 12: 15-42.
- Ieiri, T. 1978. Studies on the pine sawer(III). Food consumption and the growth of the larvae. Trans. 31st Ann. Meet. Kyushu Branch Jpn. For. Soc., pp.275-76
- Igarashi, M. 1977. Biology of the pine sawer in Tohoku District(II). Development of the larvae under atmospheric temperature. Ann. Rep. Tohoku Branch Stn. Gov. For. Exp. Stn. 18: 126-33
- Igarashi, M. 1980. Biology of the pine sawer in Tohoku District(IV). Accumulative heat requirement for egg incubation. Trans. 32nd Ann. Meet. Tohoku Branch Jpn. For. Soc., pp. 187-88
- Irei, H., T. Miyagi, Y. Gushilken, Y. Nakahira, T. Mori, N. Kameyama, K. Nakamura, M. Akiba, N. Sahashi and M. Ishihara. 2004. Epidemiology of pine wilt disease in Ryukyu pines in Okinawa island IV. Number of adult occurrence and its prevalence of *Monochamus alternatus* in Okinawa island. The Transactions of the Meeting of the Japanese Forest Society. 115: 719.
- Ishikubo, S. 1967. Studies on the behavior of insect population under pine bark(VIII). Individual rearing of the pine sawyer larvae. Trans. 21st Ann. Meet. Kyushu Branch Jpn. For. Soc., pp. 64-65
- Jandel Scientific. 1996. TableCurve 2D. Automated Curve Fitting and Equation Discovery: Version 4.0. Jandel Scientific, Sam Rafael, CA, USA.
- Jobin, L., C. Hebert, and J. P. Bourassa. 1992. Head capsule width of larval

- populations of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) in Quebec, with reference to Dyar's hypothesis. *Environ. Entomol.* 21: 89-93.
- Jonsson, K. I. 1997. Capital and income breeders as alternative tactics of resource use in reproduction. *Oikos* 78: 57-66
- Kim, D. S. and Lee, J. H., 2003. Oviposition model of *carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162, 145-153.
- Kim, D. S. and J. H. Lee. 2010. A population model for the peach fruit moth, *Carposina sasakii* Matsumura (Lepidoptera: Carposinidae), in a Korean orchard system. *Ecol. Model.* 221: 268-280.
- Kim, D. S., S. M. Lee, Y. J. Chung, K. S. Choi, Y. S. Moon and C. G. Park. 2003. Emergence ecology of Japanese Pine Sawyer. *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae), a vector of pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Korean Journal of Applied Entomology.* 42(4): 307-313.
- Kim, D. S., J. J. Ahn, J. H. Lee, 2017. A review for non-linear models describing temperature-dependent development of insect populations: Characteristics and developmental process of models. *Korean Journal of Applied Entomology.* 56(1): 1-18.
- Kimura, S. 1974. Development and growth of the pine sawer in relation to temperature. I. The influence of low temperature on the larval period of pupation. *Trans. 26th Annu.Meet. Tohoku Branch Jpn. For. Soc.*, pp 141-144 (in Japanese)
- Kishi, Y. 1995. The pine wood nematode and the Japanese pine sawyer. Thomas Company Ltd. Tokyo. Japan. 302 pp.
- Kiyohara, T. and Y. Tokushige. 1971. Inoculation experiments of a nematode *Bursaphelenchus* sp., onto pine tree. *J Japanese For Soc* 53: 210 - 218. (in Japanese with English abstract)
- Knowles, K., Y. Beaublen, M. J. Wingfield, F. A. Baker and D. W. French. 1983. The pine wood nematode new in Canada. *Forestry Chronicle.* 59: 40.

- Kobayashi F, Yamane A, Ikeda T. 1984. The Japanese pine sawyer beetle as the vector of pine wilt disease. *Annu Rev Entomol* 29: 115-135
- Kojima, K. and Katagiri, K. 1964. On the larval instar and changes of its composition of Hope. *J. Jpn. For. Soc.* 46: 307-310
- Korean Forest Research Institute. 2007. Damage characteristics and control strategies of pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* in Korea White pine forest. pp 1-12. Korea Forest Research Institute, Seoul.
- Kwon, T.S., J. H. Lim, S. J. Sim, Y. D. Kwon, S. K. Son, K. Y. Lee, Y. T. Kim, J. W. Park, C. H. Shin, S. B. Ryu, C. K. Lee, S. C. Shin, Y. J. Chung and Y. S. Park. 2006. Distribution patterns of *Monochamus alternatus* and *M. saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) in Korea. *Journal of Korean Forest Society.* 95: 543-550.
- 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.
- Lee, S. M., Y. J. Chung, D. S. Kim and K. S. Choi. 2004. Adult morphological measurements: an indicator to identify sexes of Japanese pine sawyer *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). *Korean J. Appl Entomol.* 43: 85 - 89. (in Korean with English abstract)
- Linit, M. J. 1988. Nematode-vector relationships in the pine wilt disease system. *Journal of Nematology.* 20: 227-235.
- Liu jian-ding, Li bai-wan, Wang ju-ying, Zhao bao-an, Shu jin-ping. 2008. Primary study on methods to determine instars of *Monochamus alternatus* larva. *Jour. of Zhejiang For. Sci, Tech.* Vol 28. No4
- Mamiya, Y. 1988. History of pine wilt disease in Japan. *Journal of Nematology.* 20: 219-226.
- Mamiya, Y. and N. Enda. 1972. Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoidea) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). *Nematologica.* 18: 159-162.

- Moon, I. S., S. M. Lee, J. D. Park and W. H. Yeo. 1995. Distribution and control of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* and its vector Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus*. KFRI Journal of Forest Science. 51: 119-126.
- Morimoto, K. and A. Iwasaki. 1972. Role of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) as a vector of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae). Journal of Japanese Forest Society, 54: 177-183.
- Mota, M. M., H. Braasch, M. A. Bravo, A. C. Penas, W. Burgermeister, K. Meteg and E. Sousa. 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. Nematology 1: 727 - 734.
- Nakamura, K. and I. Okochi. 2002. Longevity and ovarian status of the adult *Monochamus alternatus* Hope fed on non-pine three species. Journal of Japanese Forest Society. 84: 21-25.
- Obrycki, J. J. and M. J. Tauber. 1981. Phenology of three coccinellid species: thermal requirements for development. Ann. Entomol. Am. 74: 31-36
- Ochi, K., 1975. Ecological studies on *Monochamus alternatus* Hope (III). Size of the first instar larvae. Trans. 86th Ann. Meet. Jpn. For. Soc., 324-324. (In Japanese)
- Oda, K., 1967. On the trees susceptible to beetle attack and their detection. Shinrin Boeki News, 16: 263-266. (In Japanese)
- Okuda M. 1973. Development and growth of pine sawyer larvae under different temperature conditions. In: Trans. 2fourth Annual Meeting Kansai Branch, Japanese Forest Society, pp 146-149
- Park, C. G., D. S. Kim, S. M. Lee, Y. S. Moon, Y. J. Chung and D. S. Kim. 2013. A forecasting model for the adult emergence of overwintered *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) larvae based on degree-day in Korea. Appl Entomol Zool. 49: 35-42.
- Park, N. C., Y. S. Moon, S. M. Lee, J. D. Park and K. S. Kim. 1992. Effects

- of temperature on the development of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). Research Report of Forest Research Institute. 44: 151-156.
- Pruess, K. P. 1983. Day-degree methods for pest management. Environ. Entomol. 12: 613-619
- Raworth, D. A. 1995. Estimation of degree-days using temperature data recorded at regular intervals. Environ. Entomol. 23: 893-899
- Sato, H., T. Sakuyama and M. Kobayashi. 1987. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle (Nematoda, Aphelenchoididae) by *Monochamus saltuarius* (Gebler) (Coleoptera, Cerambycidae). Journal of Japanese Forest Society. 69: 492-496.
- Schoolfield, R. M., Sharpe, P. J. H. and C. E. Magnuson. 1981. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. J. Theor. Biol. 88: 719-731.
- Schmidt, F. H., R. K. Campbell, and S. J. Trotter, Jr. 1977. Errors in determining instar through head capsule measurements of a lepidopteran: A laboratory study and critique. Ann. Entomol. Soc. Am. 70: 750-756.
- Shafiei, M., A. P. Moczek, and H. F. Nijhout. 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabeidae). Physiol. Entomol. 26: 173-180.
- Sharpe, P. J. H. and D. W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. J. Theor. Biol. 64: 649-670.
- Steiner, G. and E. M. Buhner. 1934. *Aphelenchoides xylophilus* n. sp., a nematode associated with blue stain and other fungi in timber. Journal of Agricultural Research. 48: 949-951.
- Stinner, R. E., A. P. Gutierrez and G. D. Butler, Jr. 1974. An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation. Can. Entomol. 106: 519-524.

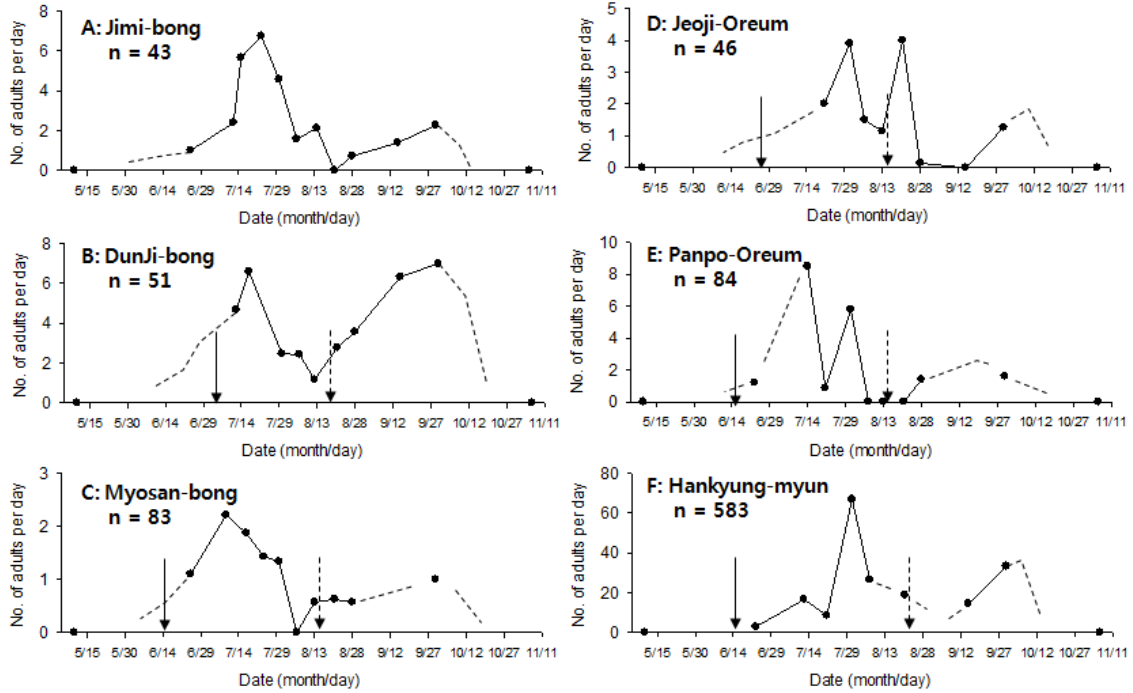
- Song, S., L. Zhang, H. Huang and X. Cui. 1991. Preliminary study of biology of *Monochamus alternatus* Hope. Forest Science and Technology. 6: 9-13.
- Sousa, E., M. A. Bravo, J. Pire, P. Naves, A. C. Penas, L. Bonifacio and M. M. Mota. 2001. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda; Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal. Nematology. 3: 89-91.
- Takizawa, Y. and T. Shoji. 1982. Distribution of *Monochamus saltuarius* Gebler and its possible transmission of pine wood nematodes in Iwate Prefecture. Forest Pests. 31: 4-6.
- Tammaru, T., and E. Haukioja. 1996. Capital breeders and income breeders among Lepidoptera- consequences to population dynamics. Oikos 77: 561-564.
- Tauber MJ, Tauber CA & Masaki S. 1986. Seasonal Adaptations of Insects. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. Am. Nat. 117: 1-23.
- Togashi K., 1990. Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii*. Jpn. J. Ent. 58: 217-230.
- Togashi, K.. 1991a. Different development of overwintered larvae of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) under a constant temperature. Jpn. J. Ent., 59(1): 149-154.
- Togashi, K.. 1991b. Larval Diapause Termination of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) under Natural Conditions. Japanese Society of Applied of Entomology and Zoology. 26: 381-386.
- Togashi, K. and H. Magira. 1981. Age-specific survival rate and fecundity of the adults Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleopter: Cerambycidae), at different emergence times. Japanese

- Society of Applied of Entomology and Zoology. 16: 351-361.
- Togashi K and Shigesada N. 2006. Spread of the pinewood nematode vectored by the Japanese pine sawyer: modeling and analytical approaches. *Popul Ecol* 48:271 - 283.
- Uvarov, B. P. 1931. Insects and climate. *Trans. Entomol. Soc. London.* 79:1-247.
- Wagner, T. L., H. Wu, P. J. H. Sharpe, R. M. Schoolfield and R. N. Coulson. 1984a. Modeling insect development rate: a literature review and application of a biophysical model. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 208-225.
- Wagner, T. L, H. Wu, P. J. H. Sharpe and R. N. Coulson. 1984b. Modeling distribution of insect development time: a literature review and application of Weibull function. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 77: 475-487.
- Wagner, T. L, H. Wu, R. M. Feldman, P. J. H. Sharpe and R. N. Coulson. 1985. Multiple-cohort approach for simulating development of insect population under variable temperatures. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 691-704.
- Wingfield, M. J. and R. A. Blanchette. 1983. The pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, in Minnesota and Wisconsin: insect associates and transmission studies. *Canadian Journal of Forest Research.* 13: 1068-1076.
- Wingfield, M. J., R. A. Blanchette and T. H. Nicholls. 1984. Is the pine wood nematode an important pathogen in the United States. *J. For.* 82: 232-235
- Yamane, A. and T. Akimoto. 1974. Observation of feeding behavior of *Monochamus alternatus* adults. *The Transactions of the Meeting of the Japanese Forest Society.* 85: 246-247.
- Yan, W., Hunt, L.A, 1999. An equation for modelling the temperature response of plants using only the cardinal temperatures. *Ann. Bot.* 84, 607-614.
- Yi, C. K., B. H. Byun, J. D. Park, S. I. Yang and K. H. Chang. 1989. First

- finding of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle and its insect vector in Korea. Research Report of Forest Research Institute. 38: 141-149.
- 遠田 暢男, 眞宮 靖治. 1972. マツノマダラカミキリの後食がマツ枯死に及ぶ影響. 日本林學會大會講演集, 83: 320-322.
- 森本 桂, 岩崎 厚. 1972. マツノザイセソチュウ伝播者の検索とマツ樹体内への侵入経路. 日本林學會大會講演集, 83: 326-327.
- 국립산림과학원. 2014. 한국의 재선충속 선충. 국립산림과학원. 16 pp
- 문일성(대표저자), 2013. 소나무재선충 매개충의 생태특성 및 천적이용연구. 140 pp. 운영균 발행, 서상태, 김경희 편집, 국립산림과학원.
- 제주특별자치도. 2015. 제주맞춤형 소나무재선충병 조사연구 및 방제전략 18 pp.
- 제주특별자치도. 2016. 제주맞춤형 소나무재선충병 조사연구 및 방제전략 13-15 pp.

Appendix I

※ 2015년 페로몬트랩 조사결과(제주특별자치도, 2016)



Appendix II

※ 2016년 페로몬트랩 조사결과(제주특별자치도, 2016)

