



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](#)

碩士學位論文

솔수염하늘소 유충의 두폭 성장과
포장상태에서 영기 수의 추정

The growth of head capsule width of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) larvae and estimation of the number of instars in the fields

濟州大學校 大學院

農學科

高明秀

2018年 2月

솔수염하늘소 유충의 두폭 성장과 포장상태에서 영기 수의 추정




指導教授 金 桐 淳

高 明 秀

이 論文을 農學 碩士學位 論文으로 提出함

2017年 12月

高明秀의 農學 碩士學位 論文을 認准함

審査委員長 전 용철 
委 員 김 주성 
委 員 김 등순 

濟州大學校 大學院

2017年 12月

목 차

| | |
|--|-----|
| List of Tables | iii |
| List of Figures | iv |
| ABSTRACT | 1 |
| I. 서론 | 2 |
| II. 연구사 | 4 |
| 1. 솔수염하늘소의 생태 특성 | 4 |
| 2. 솔수염하늘소 유충 두폭과 영기의 보고 | 6 |
| 3. 솔수염하늘소의 형태적 구분 | 8 |
| 4. 소나무재선충병 발생현황 | 8 |
| 5. 방제방법 | 9 |
| III. 재료 및 방법 | 10 |
| 1. 실내사육조건에서 솔수염하늘소 유충의 발육과 두폭의 변화 | 10 |
| 1-1. 실험곤충 확보 | 10 |
| 1-2. 알 확보를 위한 산란처리 | 10 |
| 1-3. 솔수염하늘소 유충 영기별 두폭측정 | 11 |
| 1-4. 자료 분석방법 | 14 |
| 2. 솔수염하늘소 유충 두폭 연구의 메타분석: 포장상태에서 유충 영기 수 의 추정 | 24 |
| 2-1. Kojima and Katagiri(1964) 연구의 재분석 | 24 |
| 2-2. Ochi(1975) 연구의 재분석 | 24 |

| | |
|--|----|
| 2-3. Liu et al.(2008) 연구의 재분석 | 24 |
| 2-4. 제주 개체군 두폭의 분석 | 25 |
| 2-5. 디야르의 범칙 적용 | 26 |
| IV. 결과 및 고찰 | 27 |
| 1. 실내사육조건에서 솔수염하늘소 유충의 발육과 두폭의 변화 | 27 |
| 1-1. 온도에 따른 영기별 발육기간 비교 결과 | 27 |
| 1-2. 온도에 따른 영기별 두폭 비교 결과 | 28 |
| 1-3. 온도에 따른 디야르의 범칙 결과 | 29 |
| 2. 솔수염하늘소 유충 두폭 연구의 메타분석: 포장상태에서 유충 영기 수 의 추정 | 37 |
| V. 적요 | 46 |
| VI. 인용문헌 | 47 |

LIST OF TABLES

| | |
|---|----|
| Table 1. The development time (days, Mean \pm SE) of each instar of <i>M. alternatus</i> at constant temperature in the laboratory | 32 |
| Table 2. The changes of head capsule width (mm, Mean \pm SE) of <i>M. alternatus</i> instars at constant temperature in the laboratory | 33 |
| Table 3. The standardized head capsule width (mm, Mean \pm SE) of <i>M. alternatus</i> instars at constant temperature in the laboratory: all data were scaled by corresponding head capsule width of the 1st instar | 34 |
| Table 4. Comparison among the Dyar's ratio of <i>M. alternatus</i> larvae at constant temperature in the laboratory: Dyar's ratio was calculated by dividing mean head capsule width of <i>i</i> th instar by the mean head capsule width of <i>i</i> -1th instar. | 35 |
| Table 5. Proportion of larvae entering diapause at each instar | 36 |
| Table 6. Comparison of head capsule width (HCW in mm) and Dyar's ratio (DR) for <i>M. alternatus</i> larvae among previous reports | 42 |

LIST OF FIGURES

- Fig. 1. Pine tree logs (Left) loaded in emergence chamber (Right), on which logs the entering holes of *M. alternatus* larvae were found, and collected in Jeju. 16
- Fig. 2. Adults of *M. alternatus* in a rearing cage in the laboratory. The adults were obtained from pine tree logs loaded in field emergence chambers, which logs were collected in Jeju area. 16
- Fig. 3. Oviposition cage for *M. alternatus* used in the present study. A pair of adults was introduced into the cage together with the oviposition substrate of a 20 cm length of pine tree block, and pine shoots for feeding. 17
- Fig. 4. The oviposition scars of *M. alternatus* and the eggs inserted in phellogen tissue under bark. 18
- Fig. 5. Eggs of *M. alternatus* placed in petri-dish lined with moistened filter paper for obtaining the 1st instars of larvae. 19
- Fig. 6. An acrylic equipment for the development studies of small larvae (the 1st and 2nd instars) of *M. alternatus*. A piece of bark was placed between two acrylic plates and fitted by a clip, where a slit was made for the inoculation of larvae. 20
- Fig. 7. Log equipment for the development studies of larvae (3rd instars or more) of *M. alternatus*. 21
- Fig. 8. Comparison between non-diapausing and diapausing larvae. 22
- Fig. 9. Head Capsule Width (HCW) development of 1st-10th *Monochamus alternatus* larvae (clockwise). 24
- Fig. 10. Variation of Dyar's ratio in *M. alternatus* larvae compared

with previous head capsule width (HCW, $i-1$ th instar). Each Dyar's ratio was calculated by dividing the head capsule width of i th instar by head capsule width of $i-1$ th instar in individual level.37

Fig. 11. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* larvae reported in present studies.43

Fig. 12. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* larvae reported in previous studies. (A) The data sets were obtained by digitalizing the original graph of Fig. 1-1 in Kojima and Katagiri (1964). The solid lines were generated by the Normal distribution equation with the means and standard deviations: 0.73 ± 0.062 for 1st, 1.01 ± 0.085 for 2nd, 1.60 ± 0.133 for 3rd, 2.64 ± 0.266 for 4th and 3.63 ± 0.253 for 5th instar. (B) The solid lines were generated by the Normal distribution equation with the means and standard deviations reported by Liu et al.(2008).44

Fig. 13. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* 1st instar larvae observed in Jeju, Korea (n = 145). For the purpose of comparison, head capsule width of the 1st or 2nd instar in previous reports was presented on the figure.45

Fig. 14. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* in diapause (n = 129 with mean 3.5969 mm). The larvae were collected from dead pine trees in Jeju, 2016, and diapausing larvae were determined by the body in yellowish white, whitish yellow or yellow color and no food in the guts as recommended by Togashi (1991).46

ABSTRACT

This study was conducted to establish the number of instars for *Monochamus alternatus* larvae in the fields, by applying the meta analysis for the head capsule width (HCW) in previous studies and actual empirical experiments.

The larvae of *M. alternatus* developed to the 12th instar at 26°C when pine barks were fed in the laboratory, and they finished their development at the 9th and 10th instar at 18°C and 30°C, respectively. The larval development was retarded after the 3rd instar in the laboratory rearing, while the development through the 1st to 3rd instar likely showed normal process, which instars were small and might not be affected largely by food resource. Thus, the HCW was significantly separated among instars during the 1st to 3rd instars with high Dyar's ratios. Consequently, our results could represent actually the HCW for the 1st, 2nd and 3rd instar of *M. alternatus* larvae, with that we comprehensively compared with previous reports in HCW.

The newly proposed mean HCW 0.896 mm of the 1st instar in our study was more reasonable than 0.729 mm in Japan or 1.218 mm in China, which is presumed to be caused by sampling error in collecting 1st instars or large individual variation among the 1st instar larvae. The mean HCW of the 2nd and 3rd instars will be a 1.291 mm and 1.707 mm according to our results, respectively, considering adjusted the 1st HCW and the Dyar's ratios. Integrating the meta-analysis for the frequency distributions of HCW, it is suggested that there are at least five instars of *M. alternatus* larvae in the fields. Thus, the previous argument of four larval instars should will be re-examined. The means HCW of 4th and 5th instar are estimated to be in the range of 2.483-2.632 mm and 3.615-3.753 mm, respectively, by accepting previous reports.

I. 서론

솔수염하늘소 *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae)는 소나무에 치명적인 소나무재선충병(pine wilt disease)의 원인인 소나무재선충(*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer))의 중요한 매개충이다(Kiyohara and Tokushige, 1971; Mota et al., 1999). 국내에서 소나무재선충병은 1988년 10월 최초로 부산광역시 동래구 금정산에서 발견되었으며(Yi et al., 1989), 2004년 제주도로 침입한 후 2014년부터 대발생하여 피해를 주고 있고 전국적으로 확산되고 있다(산림과학원, 2014).

소나무재선충병 방제는 소나무재선충이 스스로 이동하지 못하기 때문에(Linit, 1988) 1차적으로 소나무재선충의 매개충인 솔수염하늘소의 방제에 초점을 두고 있다. 방제작업은 주로 소나무 고사목을 제거하여 성충으로 우화하기 전에 나무 속에 들어있는 유충을 박멸하는 것이므로 이러한 박멸작업과 더불어 새로운 방제기술의 도입이나 평가를 위해서는 매개충의 생활사와 생태특성을 이해하는 것이 필수적이다.

솔수염하늘소는 알, 유충, 번데기, 성충의 발육단계를 갖고 있으며, 늦가을 월동에 들어간다. 다 자란 유충은 표피 밑 목질부에 번데기 방을 만들고 있다가 다음해 봄철 그 안에서 번데기로 된다. 제주에서 번데기는 주로 5월 하순에서 7월 하순 사이에 성충으로 우화해 나온다(Kim, 2015). 우화한 성충이 산란한 알에서 발육한 유충은 가을철 낮의 길이가 짧아지고(단일조건) 온도가 하강하게 되면 월동에 들어가는데, 모든 유충의 발육단계가 월동에 들어가고 이 중 노숙유충은 휴면을 거치는 것으로 알려져 있다(Togashi, 1989). Togashi and Ishikawa(1989)는 솔수염하늘소의 유충이 4령을 경과한다고 가정하고 연간 생활사를 제시하였다. 즉 3령이나 4령 유충으로 월동한 개체는 다음해 봄에 번데기로 되어 당해 연도에 성충으로 우화하지만, 1령이나 2령 유충으로 월동한 개체는 다음해 재섭식을 시작하여 4령에 도달하면 의무적인 휴면에 들어간다고 하였다. 따라서 그 다음해 봄 번데기로 되어 성충으로 우화하기 때문에 솔수염하늘소는 1년 또는 2년의 생활사를 갖는다고 결론지었다.

포장상태에서 경과되는 솔수염하늘소 유충의 영기 수는 아직까지 혼동의 상태에 있다. Kojima and Katagiri(1964)는 처음으로 5령을 보고하였으나, Morimoto and Iwasaki(1974), Yamane(1974b)는 4령이 발생한다고 보고하였다. Ochi and Katagiri(1974)는 Kojima and Katagiri(1964)의 의견을 받아들여 번데기방에서 4내지 5령으로 월동한다고 표현한 바 있다. 그러나 Ochi(1975)는 작은 알과 큰 알에서 부화한 1령의 두폭이 다르다는 것을 제시하고, Kojima and Katagiri(1964)가 보고한 1령과 2령의 두폭을 합하여 1령으로 취급하였다. 이에 따라 일본에서 솔수염하늘소 유충은 4령을 경과한다는 것이 정설로 통용되었다(Kobayashi et al., 1984; Togashi and Ishikawa, 1989; Togashi, 1990; Togashi, 1991). 한편, 중국에서는 Liu et al.(2008)이 대규모 포장실험을 통하여 솔수염하늘소 유충이 5령까지 발육한다는 것을 보여주었다.

이러한 혼란은 연구자에 따라 실험방법의 차이 또는 표본채취의 오류 등에 기인하여 나타날 수 있다. 어쨌든, 포장상태에서 정확한 영기 수의 결정은 개체군 모형의 작성이나 휴면유기와 관련된 실험을 처리할 때 매우 중요한 정보이다. 따라서 본 연구는 기존 연구자료를 다시 분석하고 보완실험을 통하여 제주지역에서 솔수염하늘소 유충이 몇 령을 경과하는지 추정하고자 수행하였다.

II. 연구사

1. 솔수염하늘소의 생태 특성

솔수염하늘소(*Monochamus alternatus*)는 소나무재선충의 매개곤충으로서 (Morimoto and Iwasaki, 1972; Mamiya and Enda, 1972) 천공성 해충 중에서 가장 주목되는 해충으로 알려져 있다(Ishikubo, 1967). 병원성을 갖는 소나무재선충이 스스로 다른 기주식물로 이동하는 능력이 없기 때문에 솔수염하늘소 성충의 기관지에 잠복했다가 매개충의 섭식으로 생긴 기주식물의 상처부위를 통해 전파된다(Enda, 1972; 遠田와 眞宮, 1972; 森本와 岩崎, 1972). 또한 산란하는 과정에서 선충이 산란 상처를 통해서도 전파된다고 보고되었다(Wingfield and Blanchette, 1983; Edwards and Linit, 1992).

즉, 소나무재선충병은 생물적 요소(왜래 침입해충)에 의한 피해로서, 식물 기생성 선충인 소나무재선충이 원인이 되어 매개충을 통해 전염되어 발병하고 소나무속 수목 내에서 소나무재선충이 단기간에 급속도로 증식하여 수분과 양분의 이동을 차단시켜 고사시키는 병으로 기주수목인 소나무류, 매개충인 하늘소류, 병원체인 소나무재선충속 등이 3가지 요소들의 밀접한 상호작용의 결과로 나타난다고 할 수 있다(국립산림과학원, 2014).

병원성을 갖는 소나무재선충은 미국, 캐나다, 멕시코 등 북아메리카대륙의 토착종이며(Steiner and Buhner, 1934; Knowles et al., 1983; Dwinell, 1993), 대표적으로 적송(*Pinus densiflora*), 곰솔(*P. thunbergii*), 마미송(*P. massoniana*), 소나무(*P. luchuensis*), 대만소나무(*P. taiwanensis*) 등의 소나무속 수목에 피해를 준다(Enda, 1997; Kishi, 1995; Mamiya, 1988; Lee et al., 2004). 전 세계적으로 90여종의 재선충속(*Bursaphelenchus*) 선충이 분포되어 있으며 우리나라에 분포하는 재선충속에는 재선충속 선충 9종, 소나무재선충 12계통, 어리소나무재선충 9계통으로 알려져 있다(국립산림과학원, 2014). 현재 재선충속의 분류에는 형태적 특성이나 분자생물학적 특성에 의한 분류방법이 사용된다.

이들 소나무재선충을 매개하는 것으로 보고된 *Monochamus*속의 하늘소류로는 동북아시아의 북방수염하늘소(*Monochamus saltuarius*; SATO and

SAKUYAMA and KOBAYASHI)와 솔수염하늘소(*Monochamus alternatus*; Mamiya and Enda, 1972; Kishi, 1995), 북아메리카의 *M. carolinensis*, *M. mutator*, *M. scutellatus*, *M. titillator*(Linit, 1988), 남부유럽의 *M. galloprovincialis*(Sousa et al., 2001) 등이 있고, 최근 국내에서 북방수염하늘소로 인해 잣나무에 소나무재선충병을 발생한 것으로 밝혀졌다(KFRI, 2007).

국내에서 솔수염하늘소의 생활사로는 주로 남부지방의 소나무와 곰솔에서 매 개충 역할을 한다고 알려졌다(Moon et al., 1995; Kwon et al., 2006). 기주식물로는 *Pinus*속(Furuno and Uenaka, 1979)과 삼나무, 편백나무 등(Yamane and Akimoto, 1974; Nakamura and Okochi, 2002)으로 알려져 있고 주로 1년 1회 발생하고, 2년 1세대 발생하기도 한다(Kim et al., 2003). 국내의 자연상태에서 발육 기간을 보면 알 기간은 6월 중순~8월 상순, 유충 기간은 8월 중순에서 익년 5월 상순, 번데기 기간은 4월 하순~6월 중순, 성충은 5월 하순~8월 상순으로 알려져 있다(Park et al., 1992). Kim et al.(2003)에 따르면 국내에서의 성충 우화시기는 5월 중순~8월 초순까지로 조사되어있다.

제주지역에서의 성충 우화는 대부분 170(Julian date)에서 190(Julian date)으로 6월 말에서 7월 초로 조사되었고 9년간 채집된 2,705마리의 성충에서 암컷과 수컷의 발생비율은 약 0.9(수컷 수/암컷 수)로 조사되었다(Kim, 2015).

일본에서의 솔수염하늘소들도 보통 1년 안에 우화하나 2년에 걸쳐 우화하는 경우도 있다고 알려져 있다(Okuda and Shibata 1973, Ochi and Katagiri 1974, Kishi 1977). 1년 안에 우화하거나 2년에 걸쳐 우화하는 생활사의 차이는 산란시기에 따른 차이로 귀결되고(Okuda and Shibata, 1973) 1년 안에 우화하는 개체는 3, 4령 유충으로 월동하나 2년에 걸쳐 우화하는 개체는 1, 2령 유충으로 1년째의 겨울을 보낸다는 발육의 차이가 실험적으로 밝혀져 있다(Togashi, 1989).

Yamane(1974a)에 따르면, 3령 유충 정도부터 변재부도 갉기 시작하고 4령 유충은 심재부 부분만을 먹는다고 한다. 그리고 Ishikubo (가고시마 대학)의 실험을 통해 계속해서 신선한 수피만을 먹이면 유충의 탈피회수는 증가하더라도 머리폭은 성장하지 않는다고 보았고 이러한 사실들로부터 먹이의 질의 변화에 따라 유충은 탈피를 계속하도록 하는 인자의 작용을 받지 않게 되어 온도조건이 갖춰지면 용화~우화에 이르는 것으로 추측하였다. 또한 가을의 나무속 유충을 가온시

키면 용화~우화가 일어나는 것으로 보아 월동기의 저온은 반드시 필요한 것은 아닌듯하나 우화까지의 기간이 연장되는 것을 생각해보면 얼마간의 저온은 의미가 있는 것이라 보고하였다.

2. 솔수염하늘소 유충 두폭과 영기의 보고

Kojima and Katagiri(1964)는 두폭 측정치가 작은 쪽은 명백히 3개 군(1~3령)으로 나뉘지만 큰 쪽(4령 이상)은 연속되는 사실로 두폭의 크기만으로 영기를 추정하는 것은 어렵지만 용 직전의 유충과 용실을 형성한 유충의 두폭 크기를 통해 4령과 5령의 경계를 추측하여 처음으로 5령을 보고하였다.

Ishikubo(1967)은 3년간의 실내 개체사육에서 이제까지의 야외 관찰연구를 통한 솔수염하늘소 유충의 종령이 5령인 것과 다르게 9령 이상까지 관찰하였고, 이러한 이유를 실내사육에 의한 환경, 먹이 등의 차이가 탈피, 변태 호르몬 등에 영향을 주었다고 보았다. 즉, 두폭 크기의 측정만으로 영기를 추정하는데 문제점이 있다고 보았다.

Ochi and Katagiri(1974)는 솔수염하늘소 유충은 대부분 나무 속 용실에서 4~5령으로 월동하며, 용화와 우화시기는 4월 하순~5월 하순이 되면 50% 이상이 되고 이즈음부터 우화가 시작되고 나무 안에 침입하지 않고 수피 밑에서 용실을 만들어 우화하는 것이 약 7% 정도 확인되었다고 하였다.

Yamane(1974b)는 솔수염하늘소 유충을 부화 직후부터 인공사료로 사육하여 두폭을 측정 하였고 가을~겨울에 산란된 먹이목을 박피, 절개하여 얻은 유충의 두폭을 측정하여 솔수염하늘소 유충기의 영기수를 4령이라고 하였다.

Ochi Kishio(1975)는 작은 성충(생체중 150mg 이하)의 알에서 부화한 유충은 큰 성충(생체중 650mg 이상)인 알에서 부화한 유충에 비해 작았고 이로 인해 성충 크기와 이들 성충이 산란한 알로부터 부화한 유충의 크기와의 사이에 유의한 차이가 확인되었다고 하였다. Kojima and Katagiri(1964)의 1령 유충두폭(0.585~0.810mm)은 작은 성충이 산란한 알로부터 나온 유충으로 보았고 1령 유충의 두폭 크기는 0.6~1.3mm로 Kojima and Katagiri(1964)의 1~2령(1령: 0.585~0.810mm, 2령: 0.900~1.170mm) 유충에 해당된다고 보았다. 작은 유충이 다른 큰 유충과 최종령이 같은지는 의문했지만 최종령은 4령으로 보았다.

Togashi(1989a)는 솔수염 하늘소는 1년 또는 2년이 걸려 우화한다고 보았다. 솔수염하늘소의 발육기간은 산란시기와 밀접하게 관계가 있다고 보았고 산란시기가 다른 개체군을 이용하여 이 발육의 상이함을 조사한 결과, 발육에 2년을 요구하는 개체는 산란된 해에 1~2령 유충으로 월동하여 내년 3~4령 유충까지 발육하여 또다시 월동하여 이듬해에 우화한다고 보았다. 즉, 이르게 산란된 개체는 적절한 온도조건에서 월동 전에 4령 황숙기에 달하여 휴면에 들어가고 겨울철의 저온에 의해 휴면이 타파되고 그 후 산란된 개체는 휴면전의 3~4령 유충(황숙기전)으로 월동하고 저온에 의해 휴면을 유지하지 않게 되기 때문에 월동 후에 용화한다고 보았다. 또한 월동 후 용화하기까지 일부 개체는 다시 섭식을 하며 늦게 산란된 개체는 1~2령 유충으로 월동하고 이들 유충은 저온 감수기 이전 상태이므로 월동 후 빠르게 발육하여도 4령 황숙기에서 휴면하며 실제로는 두 번째의 겨울을 3령 또는 4령 유충으로 보내므로 동일개체군에서도 개체의 발육 정도에 따라 저온에 의한 휴면의 회피와 타파가 일어나고 그 결과 이들은 산란 다다음해에 우화하게 된다고 하였다. 결론적으로 나무 속 용실에서 월동하는 3령 유충이 이듬해 섭식하지 않고 용화하는 경우 4령을 경과하는지 아니면 경과하지 않는지 아직은 알 수 없고 솔수염하늘소의 생활사를 이해하기 위해서는 나무 속 용실에서 월동하는 3령 유충의 월동 후 용화까지의 행동과 발육을 분명하게 할 필요가 있다고 보았다.

Togashi(1989b)에 의하면 쇠약시기가 각기 다른 고사목에서의 솔수염하늘소 유충의 발육 시험을 통해 산란 이듬해인 6월까지는 이르게 쇠약하기 시작한 해 송일수록 솔수염하늘소의 발육이 평균적으로 빨랐다고 보고하였다.

즉, Morimoto and Iwasaki(1974), Yamane(1974b)는 4령이 발생한다고 보고하였고 Ochi and Katagiri(1974)는 Kojima and Katagiri(1964)의 의견을 받아들여 번데기방에서 4내지 5령으로 월동한다고 표현하였다. 그리고 Ochi(1975)는 작은 알과 큰 알에서 부화한 1령의 두폭이 다르다는 것을 제시하고, Kojima and Katagiri(1964)가 보고한 1령과 2령의 두폭을 합하여 1령으로 취급하였다. 이에 따라 일본에서 솔수염하늘소 유충은 4령을 경과한다는 것이 정설로 통용되었다 (Kobayashi et al., 1984; Togashi and Ishikawa, 1989; Togashi, 1990; Togashi,

1991). 한편, 중국에서는 Liu et al.(2008)이 대규모 포장실험을 통하여 솔수염하늘소 유충이 5령까지 발육한다는 것을 보여주었다.

3. 솔수염하늘소의 형태적 구분

솔수염하늘소는 1842년 중국의 표본을 기초로 한 Hope에 의해 *Monochamus alternatus*로 기록되었다(Kishi, 1995). 우리나라에서 2001년부터 2002년까지 소나무재선충의 매개체인 솔수염하늘소 성충의 생체중과 체장, 체폭, 두폭, 더듬이의 길이 및 색깔 등의 분산분석 과로는 생체중, 체장, 체폭의 측정치는 암컷이 수컷보다 높았고, 두폭은 암수 간에 차이가 없었으며, 촉각의 길이는 수컷이 더 길었다. 암컷(n=563)과 수컷(n=601)의 평균 생체중은 각각 0.305g과 0.277g, 체장은 20.97mm와 19.93mm, 체폭은 6.52mm와 6.18mm, 두폭은 3.78mm와 3.70mm, 촉각의 길이는 31.19mm와 45.49mm이었다. 암컷 촉각의 모든 편절 마디의 기부 쪽 절반 정도가 회백색의 미모로 덮여 있었으며, 수컷 촉각의 편절 마디는 전체적으로 흑갈색의 미모로 덮여 있었기 때문에, 이 특징으로 암수를 쉽게 구분할 수 있었다(Kim, 2003).

4. 소나무재선충병 발생현황

국내에서는 1988년 10월에 부산광역시 동래구 온천 2동 금정산 일대에서 소나무재선충병이 최초 보고되었으며(Yi et al., 1989) 발생 직후, 특별법 제정('05년)과 적극적인 방제를 한 결과 감소추세를 보였지만 또 다시 다양한 발생 기점을 시작으로 2004년 9월 남부지방 제주도까지, 2005년에는 강원도 동해까지 감염되어 전국적으로 발생하기 시작하였고(국립산림과학원 2014), 특히 2013년에 기후적 요인(고온, 가뭄 등)과 고사목방치 및 무단운반 등 인위적인 요소들로 인해 피해가 급속히 확산되었다. 해당년도에 산림청, 지방자치단체, 유관기관 등의 총력 방제 대응으로 소나무재선충병 피해가 감소추세로 전환되긴 하였으나 지속적으로 발생하여(산림청, 산림 병해충 발생 및 방제 현황, 2016), 2017년 4월 기준 총 15개 시, 도와 109개 시, 군, 구의 소나무림에 피해를 주고 있다(산림청, 2017).

5. 방제방법

소나무재선충병 방제방법으로는 임업적 방제, 화학적 방제, 생물학적 방제 등이 있다(Kishi, 1995). 그리고 병원성인 소나무재선충을 직접적으로 방제하는 방법으로 나무주사와 토양관주법 등이 있다. 특히 소나무재선충은 스스로 이동할 수 없기 때문에 주로 매개충인 솔수염하늘소를 항공방제나 피해목 약품 훈증 처리 같은 화학적 방법을 이용한다(국립산림과학원, 2006). 방제시기로는 솔수염하늘소 생태특성에 따라 우화 직후 발생 초기에 1회 살포하여 방제하는 것과 최성기에 살포하여 방제하는 방법이 있다(川崎, 1982; 森本와 岩崎, 1973; 瀧澤와 宮崎, 1974).

III. 재료 및 방법

1. 실내사육조건에서 솔수염하늘소 유충의 발육과 두폭의 변화

1-1. 실험곤충 확보

본 연구에 사용된 솔수염하늘소 개체를 얻기 위하여 2016년 1~3월 몇 차례에 걸쳐 제주시에 위치한 소나무재선충 멸목작업장에서 솔수염하늘소 유충의 섭식 흔 또는 칩입공을 육안으로 확인하여 소나무 고사목가지(지름 3~20cm)를 수집하였다. 수거된 고사목가지들을 기계톱으로 1m 내외의 적재 편리한 길이로 절단한 뒤 미리 설치한 3군데의 간이 철재 우화상에 적재하였다(Fig. 1).

솔수염하늘소의 예상된 초발일을 참고하여 설치된 우화상 3군데에서 2016년 6월부터 8월까지 주 3회에 걸쳐 다수의 솔수염하늘소 제주도 자연개체를 채집하였다. 채집된 솔수염하늘소는 광구세척병의 증류수로 이물질 및 응애 등의 기생충을 제거한 뒤 제주대학교 곤충학실험실 사육실(25±1℃, 광주기16L:8D)의 사육케이지(마음데로 Ma300, 30×30×30cm*2(2단), (주)가이아)에서 사육되었다(Fig. 2).

1-2. 알 확보를 위한 산란처리

성성숙된 암, 수 개체를 선발하여 각각 한 쌍씩 산란목과 먹이(솔순, 얇은 가지)가 들어있는 3L(지름 156mm, 높이 199.6mm) 용기(폴리에틸렌 테레프탈레이트)에 처리하여 한 쌍씩 5개의 산란처리 실험기구를 준비하였다. 산란목으로는 지름이 5cm 내외 3년생 이상의 건전한 소나무 가지를 15~20cm 길이로 준비하였으며, 하루정도 소나무 수액을 빼고 3~5일 물에 담갔다가 다시 뺀 뒤 음지에서 하루 동안 건조 시킨 뒤에 사용하였다(Fig. 3).

각 처리된 암, 수 쌍으로부터 주 3회 산란목을 교체하며 알을 수집하였다. 알은 산란흔을 기준으로 메스를 이용해 가로 20mm, 세로 20mm 크기로 껍질을 도려내고 부름켜 층 안에서 채집하였다. 하나의 산란흔에 알이 없는 경우도 있었으

며, 보통 1개가 발견되었고 3~4개 까지 있는 경우가 있었다(Fig. 4).

산란흔에서 수집된 알은 습도 유지를 위해 증류수로 적신 솜이 깔린 Plant Culture Dish(100×40mm) 안에 Petri-Dish(50×10mm)를 설치하고, 그 안에 젖지 않은 솜을 깔 다음 산란된 알들을 뭉치지 않게 일정한 간격으로 배치하여 처리하였다. 알은 100개 이상 수집해 처리되었고 30℃의 항온기에서 부화 시켰다. 일시에 산란을 받은 것이 아니므로 알에서 부화하는 유충의 시기는 다소 차이가 있었다(Fig. 5).

1-3. 솔수염하늘소 유충 영기별 두폭측정

두폭 측정을 위한 유충의 사육을 위하여 특수한 사육장치를 마련하였다. 즉, 1~2령의 경우 사망률이 높고 발육기간이 짧기 때문에 관찰이 용이한 아크릴 실험장치를 이용하였고, 3령 이상인 경우 목질부를 갉기 시작하여 넓은 공간이 필요하기 때문에 자연조건과 최대한 유사한 통나무 사육환경을 조성하였다.

사망률이 높은 1~2령기에는 예비실험을 통하여 생존율이 높았던 30℃에 처리하였다. 모두 $30 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (RH: 90~99 %)로 설정된 항온기(DS-14MCLP, (주)다솔과학)에 70마리의 1령 유충을 처리하였다. 그리고 유충의 3령부터는 두폭 증가에 대한 온도의 효과를 보기 위하여 18, 22, 26, $30 \pm 0.5^\circ\text{C}$ (RH: 90~99 %)로 온도를 변화시키고 70마리의 유충을 각각 15, 23, 14, 18 마리 씩 나누어 처리하였다.

유충의 두폭 측정은 알에서 부화한 직후인 1령부터 발육을 멈추어 휴면하기 전 발육단계인 종령까지 추적하여 조사하였고, 영상확대장치(Dino-Lite, AD4113TL-MA1(R4), ANMO Electronics Corporation)를 이용하여 머리의 가장 넓은 부분의 폭을 측정하였다(두폭 측정방법 : 1-3-1과 1-3-2에서 자세히 기술하였음). 두폭 측정과 더불어 유충의 영기별 발육기간도 동시에 조사하였다.

1-3-1. 아크릴 실험장치(1령~2령)

솔수염하늘소 유충은 영양분이 풍부한 체관부를 주로 먹이로 한다(Reviewed in Kobiashi et al., 1984). 두께 0.2mm, 크기 7 × 5cm의 투명 아크릴판 두 면 사이에 소나무 체관부를 포함한 수피부분을 넣고 문서용 더블클립으로 고정한 특수한 사육장치를 이용하였다. 사용한 수피는 산란목으로 준비한 나무의 껍질을

벗겨서 사용하였고 유충을 보다 안정적으로 접종하기 위하여 껍질 양 쪽 체관부 부분에 메스를 이용하여 도려내어 1령 크기의 공간을 마련하였다. 그리고 접종 전 영상확대장치(Dino-Lite)를 이용하여 갓 부화한 1령 유충 머리의 가장 넓은 부분의 폭을 측정하고(Kozima and Katagiri, 1964) 앞서 메스로 도려낸 사육장치의 공간에 한 마리씩 접종하였다(Fig. 6).

습도유지를 위해 증류수로 적신 솜을 Plant Culture Dish(100×40mm) 안에 깔고, 그 위에 Petri-Dish(50×10mm)를 뒤집어 설치하였다. 그 위로 아크릴 사육장치를 올려놓았으며, 결과적으로 사육장치는 물과 직접 접촉되지 않도록 하였다.

술수염하늘소 유충은 2령까지 크기도 작고 먹이 소모량도 적기 때문에 먹이 교체 없이 사육이 가능하였다. 두폭 측정시에는 아크릴 사육장치에서 유충을 빼내어 측정하였고 측정 후 즉시 사육장치에 접종을 했다.

유충은 다음단계로 탈피하기 직전에 몸속에 섭식한 먹이를 모두 배출하여 몸의 빛깔이 흰색을 띠는 특징이 있다. 따라서 12시간 간격으로 유충의 이러한 상태변화를 관찰하였고, 다음 령으로 탈피한 유충의 두폭을 측정할 수 있었다. 2령 유충이 다 자라서 변색되는 시점에는 통나무 실험장치로 접종하여 사육하면서 두폭을 계속 측정하였다.

1-3-2. 통나무 실험장치(3령 ~ 종령)

산란목 준비와 같은 방법으로 마련한 소나무 토막(직경 5cm 내외, 길이 20cm)을 이용하여 통나무 실험장치를 제작하였다. 접종에 앞서, 미리 소나무 토막의 양쪽단면을 수분손실이 최소화될 수 있도록 비닐 랩으로 감싸서 밀폐시켜주었다. 그리고 조각도를 이용하여 소나무 토막의 중앙부분에 체관부가 드러날 수 있도록 겹겹질을 얇게 벗겨내고 드러난 체관부 부위에 접종될 3령 탈피 직전의 유충의 크기만큼 공간을 메스로 도려내어 접종하였다. 그리고 떼어낸 겹겹질을 다시 덮어 고무밴드과 파라필름으로 고정시켜주었다(Fig. 7).

습도 유지를 위해 젖은 솜을 넣은 3L(지름 156mm, 높이 199.6mm)의 용기(폴리에틸렌 테레프탈레이트) 안에 4~5개씩 유충 접종목을 넣어 처리하였다. 용기 내부로 공기순환이 되도록 용기 뚜껑에 5mm 구멍 5개를 뚫어 놓았다.

통나무 실험장치 소나무 껍질 밑에서 발육하고 있는 유충의 두폭을 측정하기

위하여 접종목의 껍질을 분리하고, 유충을 수거하였다. 유충의 두폭 측정은 생충 상태 혹은 탈피 후 생긴 잔재물인 머리 탈피각을 이용하여 실측하였다. 머리 탈피각의 경우 잡식성인 유충의 특성상 섭식해버리지 않는 이상 탈피할 때 보존이 잘된 경우가 많아 두폭 측정시 용이 하였다(Ishikubo, 1967).

두폭 측정시 간격은 예비실험을 통하여 솔수염하늘소 유충이 탈피단계에서 변색되어 탈피 완료시 까지 3일정도 걸리는 것이 확인되었기 때문에 두폭의 측정은 2~3일 간격으로 실시하였다.

살아있는 솔수염하늘소 유충의 두폭 측정은 움직임이 심하기 때문에 투명한 플라스틱판(Petri-Dish, 50×10mm)의 바닥으로 가볍게 누르면서 고정하여 측정하였다(Yamane, 1974b). 또한 머리 위쪽(등 쪽)은 앞가슴으로 덮여 있어서 가장 넓은 부분을 분간하기 어려웠기 때문에 머리 아래쪽(복부 쪽) 두폭을 측정하였다.

두폭을 측정한 다음 원래의 공간에 다시 유충을 접종하였고 떼어냈던 껍질 조각을 맞춘 다음 고무밴드와 파라필름으로 고정시켜주었다. 접종목 소나무 토막의 경우 먹이로서의 질이 떨어질 경우 교체해주었다.

1-3-3. 휴면유기 유충의 판단

유충은 섭식을 종료하고 체색이 황색을 띄면서 장 내부 배설물이 사라지며 휴면한다(Kimura, 1974)(Fig. 8). 실험과정에서 관찰된 휴면유충의 특징으로는 탈피 직전의 유충의 경우 턱 힘이 약하고 큰 턱이 둔하게 마모가 돼있어 무는 힘이 없는 반면, 휴면직전이거나 휴면상태의 유충의 턱 힘이 강하고 큰 턱이 마모가 안 돼 있어 무는 힘이 강해 번데기방 형성에 유리한 것을 관찰 할 수 있었다(Personal observation).

1-4. 자료 분석방법

1-4-1. 온도 및 영기별 발육기간과 두폭의 크기 비교

일반화선형모형(GLM)을 적용하여 분석하였으며(one way ANOVA), 유의성(5% 유의수준)이 인정되는 경우 Tukey' Studentized Range Test (HSD)를 이용하여 평균간 비교를 실시하였다(SAS Institute, 1999). 1령과 2령은 동일한 온도에서 사육되었으나, 처음 처리 개체군의 두폭 크기(특히 1령)가 온도별 차이가 있었는지 파악하기 위하여 비교하였다. 이하 1령 대비 각 두폭의 상대크기, 디야르의 비율에 대한 분산분석과 평균간 비교도 이와 같은 방법을 적용하였다.

1-4-2. 두폭의 상대성장률 비교

성충 크기와 이들 성충이 산란한 알로부터 부화한 유충의 크기와의 사이에는 유의한 차가 확인되었다. 솔수염하늘소 1령 두폭은 알의 크기에 직접적으로 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Ochis, 1975). 본 실험에서 1령과 2령은 같은 온도에서 사육되었지만, 온도별 처음 처리한 1령 두폭의 크기가 통계적으로 유의하게 차이가 있었기 때문에(1령 $df = 3, 64$ $F = 3.98$ $P = 0.0116$) 온도에 따른 두폭의 변화를 비교하기 위하여 1령의 두폭을 기준으로 개체별 상대적 크기로 계산하여 비교하였다. 따라서 i -번째 영기 두폭의 상대크기(RG_i)는 아래와 같이 계산하였다.

$$RG_i = \frac{HD_i}{HD_1}$$

여기서 HD_i 는 i 령의 두폭 크기를 나타낸다($HD_1 = 1$ 령 두폭).

1-4-3. 디야르의 법칙(Dyar's rule use) 평가

디야르의 법칙은 직전 영기 두폭에 대한 다음 영기 두폭의 크기 비율(다음 영기 두폭÷직전 영기 두폭)은 일정한 관계가 있다는 가정에 바탕을 두고 있다(Dyar, 1890). 일종의 영기별 두폭 성장률을 나타내는 디야르의 비율을 계산하여 비교하였다.

또한 직전 영기의 두폭이 두폭 성장률에 영향이 있는지 평가하기 위하여 각

영기의 두폭과 디야르 성장률 간 상관분석을 실시하였다. 이 때 각 온도자료를 종합하여 사용하였다.

1-4-4. 두폭의 빈도분포도 작성

영기별 두폭의 빈도분포는 계급치를 0.02mm로 고정시켜 작성하였다. 온도별 두폭의 상대크기는 온도의 영향을 무시할 수 있었으므로 자료를 모두 종합하여 작성하였고 또한 평균과 표준편차를 계산하고 정규분포식에 적용하여 비교하였다(Fig. 11).



Fig. 1. Pine tree logs (Left) loaded in emergence chamber (Right), on which logs the entering holes of *M. alternatus* larvae were found, and collected in Jeju.



Fig. 2. Adults of *M. alternatus* in a rearing cage in the laboratory. The adults were obtained from pine tree logs loaded in field emergence chambers, which logs were collected in Jeju area.



Fig. 3. Oviposition cage for *M. alternatus* used in the present study. A pair of adults was introduced into the cage together with the oviposition substrate of a 20 cm length of pine tree block, and pine shoots for feeding.



Fig. 4. The oviposition scars of *M. alternatus* and the eggs inserted in phellogen tissue under bark.



Fig. 5. Eggs of *M. alternatus* placed in petri-dish lined with moistened filter paper for obtaining the 1st instars of larvae.

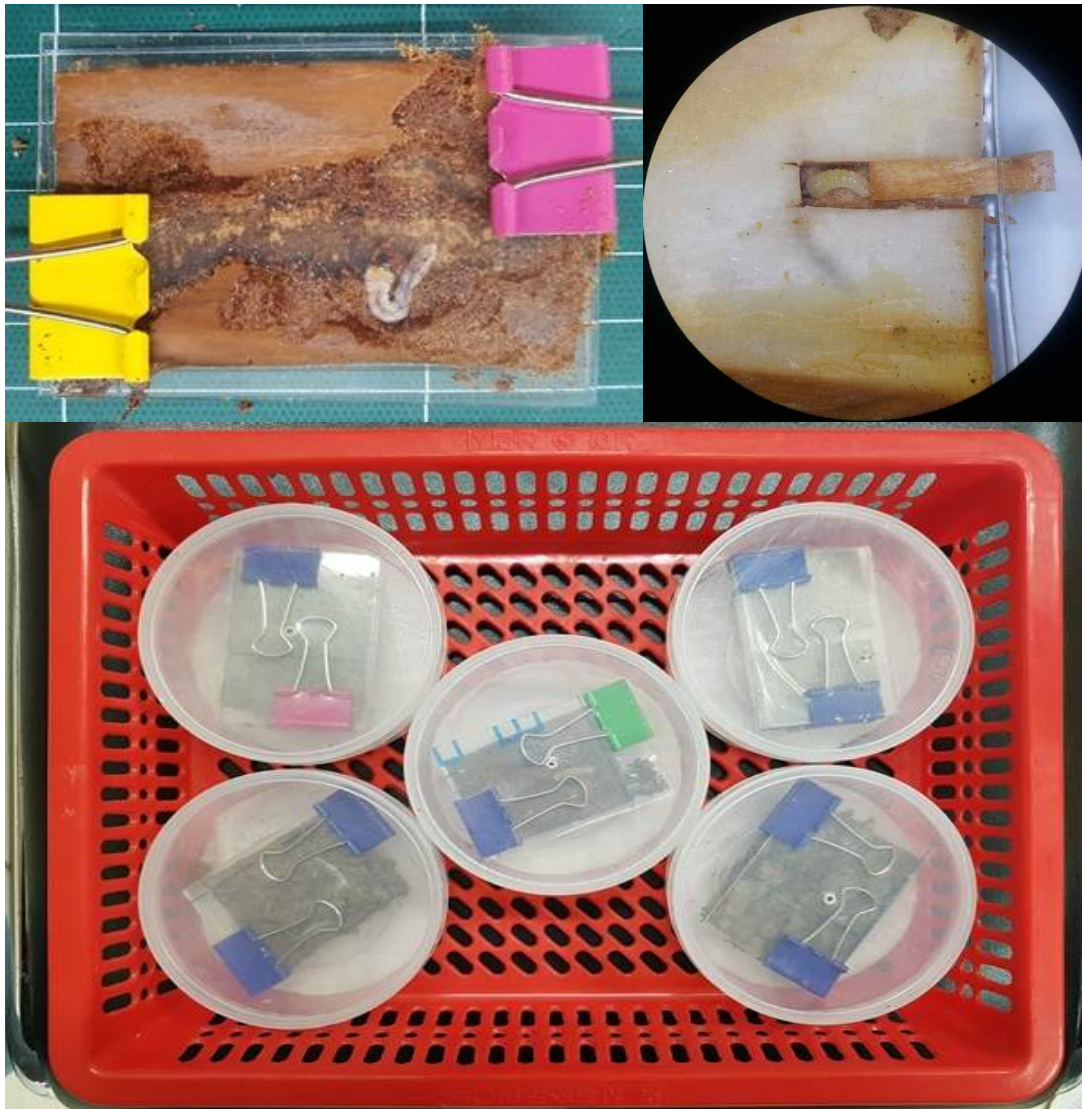


Fig. 6. An acrylic equipment for the development studies of small larvae (the 1st and 2nd instars) of *M. alternatus*. A piece of bark was placed between two acrylic plates and fitted by a clip, where a slit was made for the inoculation of larvae.



Fig. 7. Log equipment for the development studies of larvae (3rd instars or more) of *M. alternatus*.



Fig. 8. Comparison between non-diapausing (top) and diapausing larvae (bottom).

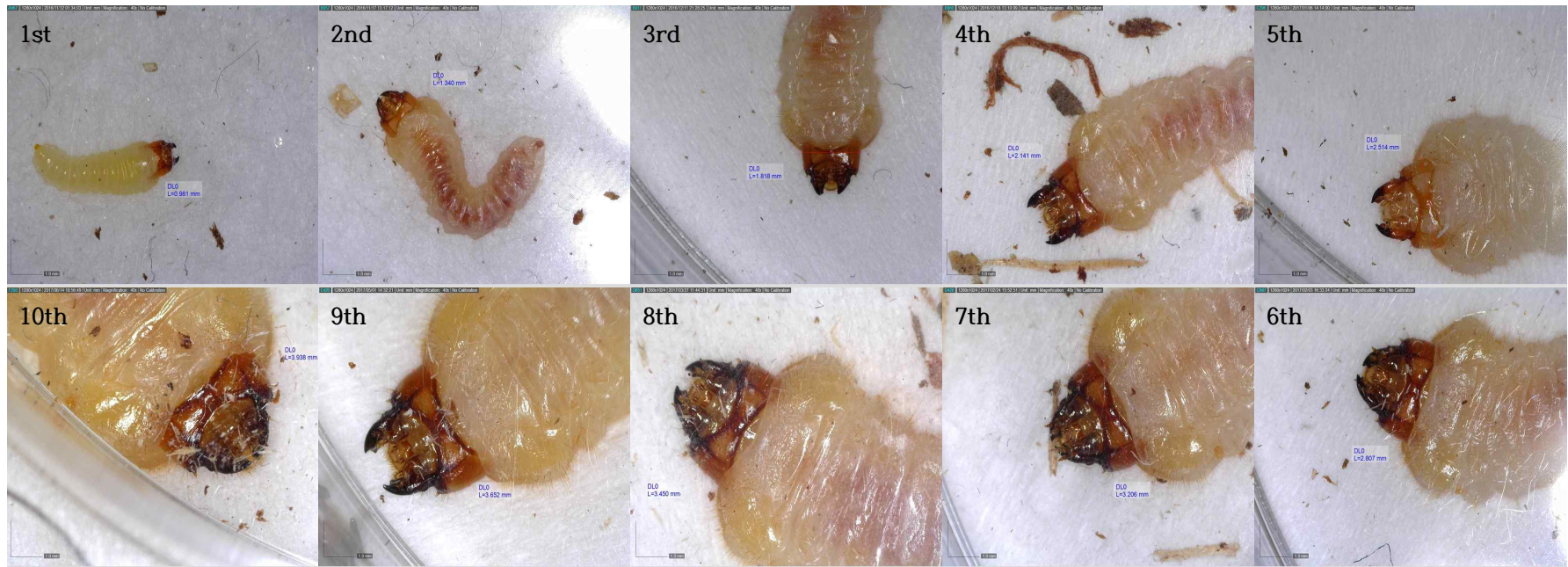


Fig. 9. Head Capsule Width (HCW) development of 1st-10th *Monochamus alternatus* larvae (clockwise).

2. 솔수염하늘소 유충 두폭 연구의 메타분석: 포장상태에서 유충 영기 수의 추정

2-1. Kojima and Katagiri(1964) 연구의 재분석

Kojima and Katagiri(1964)는 야외에서 주기적으로 솔수염하늘소 유충을 채집하여 두폭을 측정하였다. 그 결과 솔수염하늘소 유충은 5령의 발육단계를 갖는 것으로 보고 하였으며, 1령부터 5령까지 각각 14, 28, 137, 260, 190개의 개체가 사용되었다.

이 자료를 수치화하여 계급치를 0.02mm로 하는 빈도분포도를 작성하고 그 형태 특성을 분석하였다. 또한 Kojima and Katagiri(1964)가 각기 다른 발육단계의 영기로 구분하였던 개체들을 분리하여 평균과 표준편차를 계산한 다음 정규분포도를 작성하여 비교하였다.

2-2. Ochi(1975) 연구의 재분석

Ochi(1975)는 솔수염하늘소의 작은 알과 큰 알에서 부화한 1령 유충의 두폭에 변이가 있다는 점을 보고하였는데, 작은 알(성충무게 127mg)의 경우 평균 두폭이 0.87mm(n=12)로 작고, 큰 알(성충무게 159mg)의 경우 평균 1.07mm(n=7))로 큰 차이가 있다고 하였다. 기타 그들의 결과에 따르면 성충무게 159mg과 676mg에서 평균 두폭이 각각 0.93(n=46), 1.04mm(n=14) 이었다. 따라서 Ochi(1975)가 제시한 1령의 두폭 크기는 전체 평균인 0.98mm로 취급하여 비교하였다.

2-3. Liu et al.(2008) 연구의 재분석

Liu et al.(2008)는 소나무 숲에서 10일 간격으로 고사목에 솔수염하늘소의 산란을 받은 다음 야외에 보관하면서 유충의 발육실험을 수행하였다. 이들은 최소 10일 간격으로 유충을 수거하여 두폭을 측정하였다. 이 자료를 바탕으로 두폭의 빈도분포도를 작성하고 1령부터 5령까지 구분하였는데 각각 110, 162, 160, 241, 345 개체가 포함되었다.

Liu et al.(2008)이 제시한 평균과 표준편차를 이용하여 정규분포도를 작성하고 기존 결과들과 비교하였다. 이들의 발표 자료에는 표준오차로 표기되어 있으나

표본수를 감안할 때 표준편차의 오기인 것으로 판단하였다.

2-4. 제주 개체군 두폭의 분석

1령 유충의 두폭 자료 확보 및 분석

앞선 기존 연구의 결과로 볼 때 솔수염하늘소 유충 두폭 크기의 결정에 있어서 1령 유충 두폭의 크기 추정에 혼란이 있었다(Kojima and Katagiri, 1964; Ochi, 1975; Liu et al., 2008). 따라서 1령 유충의 두폭 크기를 확정하기 위하여 두폭 발육실험에서 얻은 68개 외에 추가로 1령 두폭 자료를 확보하였다. 1령 두폭의 크기는 알에서 갓 부화한 유충의 두폭을 측정함으로써 간단히 얻을 수 있다. 실내 사육중인 솔수염하늘소 집단에서 추가로 1령 유충 두폭을 확보하여 총 145개의 1령 두폭을 분석하였다.

1령 두폭 크기의 빈도분포 특성을 파악하기 위하여 정규분포를 따르는지 여부를 검정하였다(Proc Univariate; SAS Institute, 1999). 또한 계급치를 0.02mm로 하여 빈도분포도를 작성하고, 평균과 표준편차로 계산한 정규분포도와 비교하였다.

휴면유충의 두폭자료 수집

우리나라 제주지역에서 월동에 들어가는 휴면유충의 발육단계를 추정하기 위하여 두폭 자료를 수집하였다. 제주도 애월읍 일대에서 2016년 10월 24일부터 11월 6일 사이에 소나무재선충 고사목을 수집하였다(제주특별자치도청 허가 완료). 고사목은 솔수염하늘소 유충의 섭식흔이나 침입공의 존재여부를 기준으로 수거하였다. 수거한 고사목을 제주대학교 친환경농업연구소 인근 공터에 적재하고, 손도끼를 이용하여 내부에 있는 유충을 채집하였다. 유충의 휴면여부는 Togashi(1991a)가 제시한 바와 같이 내장이 비어 있고 유충의 체색이 황색인 개체를 휴면유충으로 간주하였다. 휴면유충 129마리를 채집하여 두폭을 측정하였으며 기존 발표된 두폭의 크기와 비교하였다.

2-5. 디야르의 법칙 적용

디야르의 법칙(Dyar's rule)은 절지동물 유충의 두폭은 영기에 따라 일정한 비율(geometrical progression)로 성장한다는 이론으로써 곤충의 두폭 분석에 많이 활용되었다(Dyar, 1890). 디야르의 비는 일종의 유충 성장률을 나타내며 i 번째 영기의 두폭을 $i-1$ 번째 영기의 두폭으로 나누어서 계산하였다.

IV. 결과 및 고찰

1. 실내사육조건에서 솔수염하늘소 유충의 발육과 두폭의 변화

1-1. 온도에 따른 영기별 발육기간 비교 결과

실내항온조건(18, 22, 26, 30 ± 0.5°C)에서 자연먹이로 사육한 유충의 발육을 추적한 결과 유충은 최대 12령까지(26°C, 30°C 각 1개체) 도달하였다(Table 1). 다른 온도인 18°C와 22°C에서는 10령에서 종료되었다. 본 실험에서 2령까지는 30°C의 동일한 조건에서 사육하였기 때문에 온도에 따른 발육기간의 차이는 3령부터 비교가 가능하다. 온도에 따른 발육기간은 3령부터 7령까지는 통계적으로 유의하게 차이가 있었고(3령 df = 3, 59 F = 20.03 P < 0.0001 ; 4령 df = 3, 48 F = 16.96 P < 0.0001 ; 5령 df = 3, 46 F = 18.20 P < 0.0001 ; 6령 df = 3, 42 F = 5.22 P = 0.0037 ; 7령 df = 3, 33 F = 7.60 P = 0.0005) 18°C에서 길게 나타났으며, 고온인 30°C에서는 다소 감소하였다. 그러나 8령과 9령의 발육기간에서는 온도에 의한 차이를 확인할 수 없었다(8령 df = 3, 27 F = 1.75 P = 0.1795 ; 9령 df = 2, 10 F = 1.36 P = 0.2995).

각 온도구간에서 영기별 발육기간은 유의한 차이를 보였다(18°C df = 6, 59 F = 3.33 P = 0.0068 ; 22°C df = 5, 73 F = 7.32 P < 0.0001 ; 26°C df = 6, 56 F = 5.59 P < 0.0001 ; 30°C df = 7, 81 F = 17.22 P < 0.0001). 온도 26°C와 30°C를 제외하고 3령과 4령의 기간은 유의하게 차이가 있었으며, 26°C와 30°C는 3령부터 18°C와 22°C는 5령부터 영기간 발육기간의 차이가 뚜렷하지 않았다.

솔수염하늘소 유충 영기의 수는 포장상태에서 4령 또는 5령으로 추정하고 있으나, 실내 사육에서는 9령 이상 나타나는 것으로 보고되었다(Ishikubo, 1967). 국내 연구에서도 인공사료를 제공하여 사육한 경우 7령의 유충을 보고하였고(문, 2013), 천연먹이(소나무 껍질)를 제공 한 경우는 10령까지 나타난 바 있다(권, 2017). 자연상태와는 달리 인공사육에서는 충분한 영양요구도를 충족시키지 못하기 때문에 유충기간이 비이상적으로 연장되는 것으로 보인다. 곤충의 종에 따라서 유충이 경과하는 영기의 수는 변이를 보이는 경우가 많은데, 먹이의 영양적

질이 크게 영향을 미치는 것으로 설명하고 있다(Jobin et al., 1992; Esperk et al., 2007; Calvo and Molina, 2008).

참고로 5령이후에 휴면으로 들어가는 유충 개체가 발견되었는데, 22℃에서는 6령, 26℃ 7령, 18과 30℃에서는 8령부터 나타났다(Table 5). 최종적으로 10령에서 12령에 모두 휴면에 들어가 유충발육이 종료되었다.

1-2. 온도에 따른 영기별 두폭 비교 결과

솔수염하늘소 유충의 탈피 후의 두폭을 측정 한 결과 영기가 증가함에 따라 두폭의 크기가 커지는 것을 알 수 있었다(Table 2). 모든 온도에서 1령부터 4령까지의 두폭은 뚜렷이 분리되었으며(평균간 비교 참조), 4령 이후부터는 영기간 두폭의 크기가 뚜렷하게 분리되지 않는 경향이 있었다. 즉, 26℃에서 4령과 5령의 두폭의 차이가 없었고, 22~30℃ 처리에서 6령부터 두 인접 영기간 두폭의 차이가 없는 현상이 나타났다.

모든 온도구간에 처리된 유충은 2령까지 30℃의 동일한 항온조건에 있었으나 온도별 두폭의 차이가 있었다(Table 2; 1령 $df = 3, 64 F = 3.98 P = 0.0116$; 2령 $df = 3, 64 F = 2.61 P = 0.0592$). 이는 처음 처리 시 1령 두폭의 변이에 따른 것으로 보이며, 이에 따라 3령에서 5령까지 차이가 발생하였고(3령 $df = 3, 55 F = 3.01 P = 0.0380$; 4령 $df = 3, 55 F = 3.29 P = 0.0273$; 5령 $df = 3, 48 F = 2.63 P = 0.0609$); 6령부터에서는 온도에 의한 두폭 크기의 차이를 확인 할 수 없었다(6령 $df = 3, 44 F = 1.77 P = 0.1665$; 7령 $df = 3, 41 F = 0.94 P = 0.4306$; 8령 $df = 3, 33 F = 0.87 P = 0.4652$; 9령 $df = 3, 27 F = 0.90 P = 0.04549$; 10령 $df = 2, 10 F = 1.61 P = 0.2469$);. 따라서 처음 처리한 1령 두폭의 크기로 표준화시킨 경우 9령을 제외한 영기에서 온도에 따른 두폭의 차이가 없는 것으로 나타났다(Table 3; 2령/1령 $df = 3, 64 F = 2.53 P = 0.0653$; 3령/1령 $df = 3, 55 F = 0.99 P = 0.4065$; 4령/1령 $df = 3, 55 F = 1.29 P = 0.2870$; 5령/1령 $df = 3, 48 F = 0.82 P = 0.4887$; 6령/1령 $df = 3, 44 F = 0.49 P = 0.6936$; 7령/1령 $df = 3, 41 F = 0.61 P = 0.6095$; 8령/1령 $df = 3, 33 F = 1.08 P = 0.3709$; 10령/1령 $df = 2, 10 F = 3.01 P = 0.0945$). 그리고 9령에서 30℃ 두폭이 통계적으로 유의하게 작았다(9령/1령 $df = 3, 27 F = 2.94 P = 0.0512$).

표준화시킨 자료(Table 3)에서 각 온도 구간에서 영기별 두폭의 크기는 통계적으로 유의하게 차이가 있었으며, 원래자료처럼 1령부터 4령까지의 경우 통계적으로 유의하게 분리되었다(18°C df = 9, 98 F = 206.49 P < 0.0001 ; 22°C df = 8, 125 F = 124.68 P < 0.0001 ; 26°C df = 9, 93 F = 120.85 P < 0.0001 ; 30°C df = 10, 128 F = 431.98 P < 0.0001). 하지만, 5령부터는 온도에 따라 다양한 결과를 보였는데, 22°C와 26°C에서는 4령과 5령의 두폭도 차이가 없었다. 18~30°C 처리에서 5령부터는 영기간 두폭의 크기가 통계적으로 뚜렷하게 구분되지 않았다.

본 연구에서는 산란을 받아서 부화한 1령 유충의 두폭을 직접 측정하였기 때문에 순수한 1령 유충의 두폭을 정확히 표현하고 있다고 생각된다. 온도처리 집단 간 1령 유충 두폭의 차이가 발생한 것은 알 크기의 변이에 기인했다고 볼 수 있다. 즉 알의 크기에 따라 1령 유충의 크기의 변이가 크므로(Ochi, 1975) 본 연구에서 나타난 변이는 고유의 변이로 취급할 수 있다. 솔수염하늘소 유충은 껍질 부분에서 영양분이 풍부한 형성층을 먹이로 주로 이용한다(Reviewed in Kobiashi et al., 1984). 어린 유충은 크기가 작고 먹이 섭취량이 적기 때문에 적어도 1, 2령 유충은 먹이의 제한을 크게 받지 않을 수 있다. 따라서 먹이의 질이 유충의 성장에 크게 영향을 미칠 수는 있지만, 1령 또는 2령에서 탈피하는 2령 또는 3령 유충의 두폭은 먹이의 제한을 적게 받은 상태에서 얻은 값으로 볼 수 있다. 유충의 크기가 커지고 먹이의 양이 증가하는 4령부터는 먹이의 제한을 받았을 것으로 추정되고, 이 때문에 5령부터는 유충의 성장에 영향을 주어 두폭 크기의 차이가 뚜렷해지지 않아지는 것으로 보인다. 이러한 영향으로 유충두폭의 분포도에서 1~3령은 비교적 뚜렷이 분리되었으나, 그 이후에는 심하게 중첩되는 것으로 보인다(Fig. 11).

1-3. 온도에 따른 디야르의 법칙 결과

솔수염하늘소 유충의 두폭은 영기에 따라 1령부터 일정하게 성장하지 않고 5령 이후부터 비교적 낮은 성장비를 나타냈다(Table 4). 각 온도구간에서 영기별 성장비는 통계적으로 유의하게 차이가 있었다(18°C df = 8, 84 F = 45.50 P < 0.0001 ; 22°C df = 7, 102 F = 68.57 P < 0.0001 ; 26°C df = 8, 79 F = 41.50 P < 0.0001 ; 30°C df = 9, 109 F = 93.90 P < 0.0001). 모든 온도에서 1령 대비 2

령(2령/1령)의 성장비는 가장 큰 값을 나타냈다. 또한 3령/2령과 4령/3령의 성장비는 2령/1령보다 작기는 하지만 유의하게 높은 값을 유지하였다. 그러나 5령부터 성장비는 낮은 값을 보였으며 10령까지 서로 차이가 없었다(5령/4령, 6령/5령, 7령/6령, 8령/7령, 9령/8령, 10령/9령).

온도에 따른 성장비의 차이는 대부분의 단계에서 통계적 차이가 없었으나 7령/6령과 9령/8령의 경우 저온구간이 다른 구간에 비해 성장비가 큰 차이가 관측되었다(7령/6령 $df = 3, 41 F = 7.46 P = 0.0004$; 8령/7령 $df = 3, 33 F = 2.98 P = 0.0456$; 9령/8령 $df = 3, 27 F = 5.27 P = 0.0054$).

앞서 먹이의 질과 관련 유충의 성장을 설명한 바와 같이 먹이의 영향을 적게 받는 경우 디야르의 성장비에서도 4령까지 경과되는 과정의 비율은 큰 값을 보이나, 그 후에는 성장이 둔화되는 것으로 보인다. 고령 영기에서 온도에 따라서도 성장비가 차이를 보이는 것은 비정상적인 성장이 진행되었다는 것을 말해준다.

직전 영기의 두폭이 다음영기 성장에 영향을 미치는지 파악하기 위하여 상관분석을 실시한 결과 직전 영기 두폭과 디야르 성장비 간에는 상관성이 없었다(Fig. 10). 큰 두폭으로 시작했던 30℃에서 6령 이후에는 오히려 작아지는 등(Table 3) 두폭의 성장은 직전 영기의 크기에 좌우되지 않는 것으로 보인다. 4령까지는 성장비가 1.27이상을 보이다가 5령 이후부터는 감소된 유충 두폭의 단계별 성장비 1.04~1.18로 일정하게 발육되는 것을 보여주었다(Table 4).

Table 1. The development time (days, Mean \pm SE) of each instar of *M. alternatus* at constant temperature in the laboratory

| Instar | Temperature (°C) | | | | | | | |
|------------------|------------------|------------------------------------|----|------------------------|-------------------|-------------------------|----|------------------------|
| | n | 18°C | n | 22°C | n | 26°C | n | 30°C |
| 1st ² | 68 | | | | 5.78 \pm 0.114 | | | |
| 2nd | 68 | | | | 10.19 \pm 0.211 | | | |
| 3rd | 13 | 31.85 \pm 2.369 a B ¹ | 19 | 25.58 \pm 1.766 a B | 13 | 16.92 \pm 2.695 a A | 18 | 12.39 \pm 1.045 a A |
| 4th | 11 | 52.73 \pm 5.784 b C | 15 | 40.27 \pm 2.785 b BC | 11 | 29.82 \pm 2.449 ab AB | 15 | 20.73 \pm 2.006 ab A |
| 5th | 10 | 42.50 \pm 2.423 ab B | 15 | 39.20 \pm 3.372 b B | 10 | 25.80 \pm 1.867 ab A | 15 | 20.40 \pm 1.327 ab A |
| 6th | 10 | 39.10 \pm 2.854 ab B | 14 | 39.00 \pm 3.440 b B | 10 | 32.60 \pm 2.045 b AB | 12 | 25.67 \pm 2.230 bc A |
| 7th | 10 | 50.60 \pm 4.719 ab C | 9 | 47.00 \pm 3.508 b BC | 8 | 34.00 \pm 5.043 b AB | 10 | 28.40 \pm 1.863 bc A |
| 8th | 8 | 45.75 \pm 3.478 ab A | 7 | 46.29 \pm 2.834 b A | 7 | 39.14 \pm 7.446 b A | 9 | 34.78 \pm 2.608 cd A |
| 9th | 3 | 37.33 \pm 4.667 ab A | 2 | 50.00 \pm 10.000 | 4 | 44.00 \pm 5.354 b A | 6 | 34.50 \pm 3.304 cd A |
| 10th | - ³ | | - | | 2 | 35.50 \pm 7.500 | 4 | 46.50 \pm 9.971 d |
| 11th | - | | - | | 1 | 36.00 | 1 | 50.00 |

¹ Means with same lower case letters in a column and means with same upper case letters in a row are not significantly different by Tukey's test at P = 0.05.

² All larvae of 1st and 2nd instars were reared at 30°C, and thereafter reared at each corresponding temperature.

³ '-': data not available.

Table 2. The changes of head capsule width (mm, Mean \pm SE) of *M. alternatus* instars at constant temperature in the laboratory

| Instar | Temperature (°C) | | | | | | | |
|------------------|------------------|-----------------------------------|----|-----------------------|----|------------------------|----|-----------------------|
| | n | 18°C | n | 22°C | n | 26°C | n | 30°C |
| 1st ² | 15 | 0.85 \pm 0.027 a A ¹ | 21 | 0.86 \pm 0.021 a A | 14 | 0.90 \pm 0.006 a AB | 18 | 0.93 \pm 0.009 a B |
| 2nd | 15 | 1.22 \pm 0.044 b A | 21 | 1.29 \pm 0.034 b AB | 14 | 1.31 \pm 0.020 b AB | 18 | 1.34 \pm 0.012 b B |
| 3rd | 14 | 1.61 \pm 0.059 c A | 17 | 1.72 \pm 0.039 c AB | 12 | 1.70 \pm 0.031 c AB | 16 | 1.78 \pm 0.026 c B |
| 4th | 12 | 2.07 \pm 0.083 d A | 16 | 2.30 \pm 0.061 d AB | 13 | 2.34 \pm 0.094 d AB | 18 | 2.35 \pm 0.044 d B |
| 5th | 11 | 2.43 \pm 0.072 e A | 15 | 2.63 \pm 0.073 e AB | 11 | 2.64 \pm 0.111 de AB | 15 | 2.73 \pm 0.047 e B |
| 6th | 10 | 2.76 \pm 0.072 e A | 15 | 2.91 \pm 0.080 f A | 10 | 3.01 \pm 0.120 ef A | 13 | 2.99 \pm 0.046 f A |
| 7th | 10 | 3.12 \pm 0.075 f A | 13 | 3.12 \pm 0.088 fg A | 10 | 3.30 \pm 0.115 fg A | 12 | 3.22 \pm 0.058 g A |
| 8th | 10 | 3.52 \pm 0.120 g A | 9 | 3.32 \pm 0.097 g A | 8 | 3.46 \pm 0.131 g A | 10 | 3.52 \pm 0.055 h A |
| 9th | 8 | 3.90 \pm 0.134 h A | 7 | 3.70 \pm 0.108 h A | 7 | 3.69 \pm 0.139 g A | 9 | 3.70 \pm 0.057 hi A |
| 10th | 3 | 4.06 \pm 0.102 h A | 2 | 3.90 \pm 0.057 | 4 | 3.74 \pm 0.169 g A | 6 | 3.91 \pm 0.066 ij A |
| 11th | | - ³ | | - | 2 | 3.76 \pm 0.121 | 4 | 4.16 \pm 0.039 j |
| 12th | | - | | - | 1 | 4.25 | | - |

¹ Means with same lower case letters in a column or means with same upper case letters in a row are not significantly different by Tukey's test at $P = 0.05$.

² All larvae of 1st and 2nd instars were reared at 30°C, and thereafter reared at each corresponding temperature.

³ '-': data not available.

Table 3. The standardized head capsule width (mm, Mean \pm SE) of *M. alternatus* instars at constant temperature in the laboratory: all data were scaled by corresponding head capsule width of the 1st instar

| Instar | Temperature (°C) | | | | | | | |
|----------------------|------------------|-----------------------------------|----|-----------------------|----|-----------------------|----|-----------------------|
| | n | 18°C | n | 22°C | n | 26°C | n | 30°C |
| 1st/1st ² | 15 | 1.00 \pm 0.000 a A ¹ | 21 | 1.00 \pm 0.000 a A | 14 | 1.00 \pm 0.000 a A | 18 | 1.00 \pm 0.000 a A |
| 2nd/1st | 15 | 1.43 \pm 0.016 b A | 21 | 1.49 \pm 0.017 b A | 14 | 1.45 \pm 0.022 b A | 18 | 1.44 \pm 0.012 b A |
| 3rd/1st | 14 | 1.85 \pm 0.024 c A | 17 | 1.93 \pm 0.044 c A | 12 | 1.88 \pm 0.037 c A | 16 | 1.91 \pm 0.031 c A |
| 4th/1st | 12 | 2.38 \pm 0.058 d A | 16 | 2.59 \pm 0.095 d A | 13 | 2.58 \pm 0.104 d A | 18 | 2.52 \pm 0.054 d A |
| 5th/1st | 11 | 2.76 \pm 0.074 e A | 15 | 2.98 \pm 0.117 de A | 11 | 2.91 \pm 0.123 de A | 15 | 2.93 \pm 0.065 e A |
| 6th/1st | 10 | 3.16 \pm 0.104 e A | 15 | 3.29 \pm 0.128 ef A | 10 | 3.32 \pm 0.134 ef A | 13 | 3.18 \pm 0.062 f A |
| 7th/1st | 10 | 3.57 \pm 0.114 f A | 13 | 3.51 \pm 0.143 f A | 10 | 3.64 \pm 0.129 fg A | 12 | 3.42 \pm 0.072 f A |
| 8th/1st | 10 | 4.03 \pm 0.142 g A | 9 | 3.73 \pm 0.178 fg A | 8 | 3.84 \pm 0.151 g A | 10 | 3.73 \pm 0.072 g A |
| 9th/1st | 8 | 4.52 \pm 0.150 h B | 7 | 4.13 \pm 0.221 g AB | 7 | 4.12 \pm 0.174 g AB | 9 | 3.91 \pm 0.067 gh A |
| 10th/1st | 3 | 4.84 \pm 0.450 h A | 2 | 4.21 \pm 0.050 | 4 | 4.15 \pm 0.229 g A | 6 | 4.09 \pm 0.073 hi A |
| 11th/1st | | - ³ | | - | 2 | 4.12 \pm 0.112 | 4 | 4.40 \pm 0.076 i A |
| 12th/1st | | - | | - | 1 | 4.68 | | - |

¹ Means with same lower case letters in a column or means with same upper case letters in a row are not significantly different by Tukey's test at $P = 0.05$.

² All larvae of 1st and 2nd instars were reared at 30°C, and thereafter reared at each corresponding temperature.

³ '-': data not available.

Table 4. Comparison among the Dyar's ratio of *M. alternatus* larvae at constant temperature in the laboratory: Dyar's ratio was calculated by dividing mean head capsule width of *i*th instar by the mean head capsule width of *i-1*th instar.

| Instar | Temperature (°C) | | | | | | | |
|----------------------|------------------|-------------------------------|----|------------------|----|-------------------|----|-------------------|
| | n | 18°C | n | 22°C | n | 26°C | n | 30°C |
| 2nd/1st ² | 15 | 1.43 ± 0.016 c A ¹ | 21 | 1.49 ± 0.017 c A | 14 | 1.45 ± 0.022 c A | 18 | 1.44 ± 0.012 d A |
| 3rd/2nd | 14 | 1.29 ± 0.017 b A | 17 | 1.31 ± 0.025 b A | 12 | 1.31 ± 0.019 b A | 16 | 1.32 ± 0.017 c A |
| 4th/3rd | 12 | 1.27 ± 0.024 b A | 13 | 1.30 ± 0.021 b A | 12 | 1.35 ± 0.037 b A | 16 | 1.31 ± 0.021 c A |
| 5th/4th | 11 | 1.15 ± 0.011 a A | 15 | 1.15 ± 0.015 a A | 11 | 1.16 ± 0.014 a A | 15 | 1.18 ± 0.014 b A |
| 6th/5th | 10 | 1.13 ± 0.014 a A | 15 | 1.11 ± 0.013 a A | 10 | 1.12 ± 0.012 a A | 13 | 1.11 ± 0.010 a A |
| 7th/6th | 10 | 1.13 ± 0.010 a B | 13 | 1.07 ± 0.009 a A | 10 | 1.10 ± 0.010 a AB | 12 | 1.08 ± 0.009 a A |
| 8th/7th | 10 | 1.13 ± 0.015 a A | 9 | 1.10 ± 0.014 a A | 8 | 1.07 ± 0.018 a A | 10 | 1.08 ± 0.008 a A |
| 9th/8th | 8 | 1.14 ± 0.016 a B | 7 | 1.13 ± 0.031 a B | 7 | 1.09 ± 0.014 a AB | 9 | 1.06 ± 0.007 a A |
| 10th/9th | 3 | 1.08 ± 0.035 a A | 2 | 1.10 ± 0.042 | 4 | 1.09 ± 0.019 a A | 6 | 1.04 ± 0.009 a A |
| 11th/10th | - ³ | | - | | 2 | 1.07 ± 0.024 | 4 | 1.09 ± 0.011 ab A |
| 12th/11th | - | | - | | 1 | 1.17 | - | |

¹ Means with same lower case letters in a column or means with same upper case letters in a row are not significantly different by Tukey's test at $P = 0.05$.

² All larvae of 1st and 2nd instars were reared at 30°C, and thereafter reared at each corresponding temperature.

³ '-': data not available.

Table 5. Proportion of larvae entering diapause at each instar

| Temperature(°C) | Variable | 5th | 6th | 7th | 8th | 9th | 10th | 11th | 12th |
|-----------------|-------------------|-----|-----|------|------|------|-------|----------------|------|
| 18 | No. larvae tested | 12 | 10 | 10 | 10 | 8 | 3 | - ¹ | - |
| | Entering diapause | - | - | - | 2 | 5 | 3 | - | - |
| | Proportion(%) | - | - | - | 20 | 62.5 | 100.0 | - | - |
| 22 | No. larvae tested | 15 | 15 | 14 | 8 | 6 | 2 | - | - |
| | Entering diapause | - | 1 | 4 | 2 | 5 | 2 | - | - |
| | Proportion(%) | - | 6.7 | 28.6 | 25 | 83.3 | 100 | - | - |
| 26 | No. larvae tested | 11 | 10 | 10 | 8 | 7 | 4 | 2 | 1 |
| | Entering diapause | - | - | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| | Proportion(%) | - | - | 10 | 12.5 | 28.6 | 50 | 50 | 100 |
| 30 | No. larvae tested | 15 | 12 | 10 | 10 | 9 | 6 | 4 | 1 |
| | Entering diapause | - | - | - | 1 | 2 | 2 | 3 | - |
| | Proportion(%) | - | - | - | 10 | 22.2 | 33.3 | 75 | - |

¹ '-': data not available.

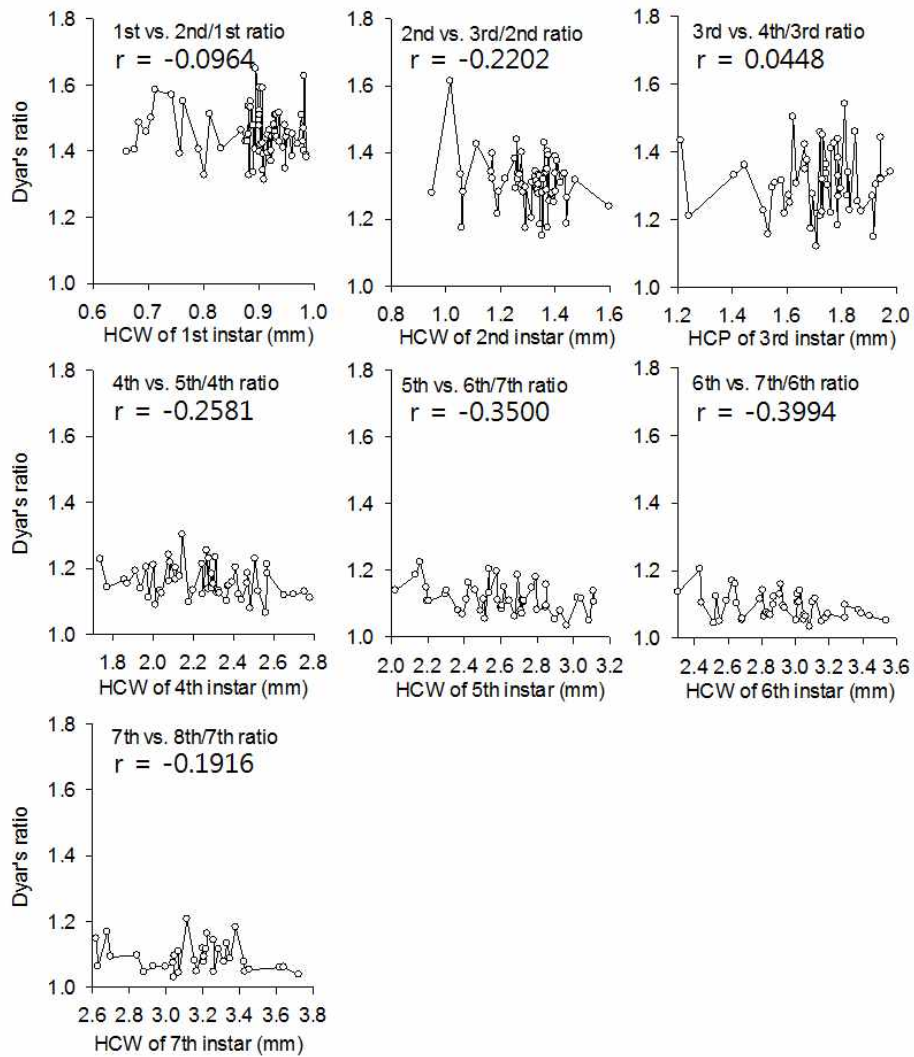


Fig. 10. Variation of Dyar's ratio in *M. alternatus* larvae compared with previous head capsule width (HCW, $i-1$ th instar). Each Dyar's ratio was calculated by dividing the head capsule width of i th instar by head capsule width of $i-1$ th instar in individual level.

2. 솔수염하늘소 유충 두폭 연구의 메타분석: 포장상태에서 유충 영기 수의 추정

기존에 보고된 솔수염하늘소 유충 두폭 자료에 대한 디야르의 비(Dyar's ratio)를 비교하면 Table 6과 같다. 디야르의 비는 곤충 유충의 영기별 성장률을 나타내는 것으로 곤충 종에 따라 일정한 값을 갖고 있는 것으로 알려져 있다 (Dyar, 1890). 솔수염하늘소의 경우 연구자에 따라 디야르의 비가 큰 변이를 보였다. 야외 개체군을 기반으로 한 Kojima and Katagiri(1964)와 Liu et al.(2008)의 연구결과는 서로 매우 다른 경향을 보였다. 즉 전자의 경우는 영기의 발달에 따라 성장률이 높게 유지된 반면 후자의 경우는 성장률이 크게 감소하였다. 실내 실험으로 얻은 본 연구 자료에서는 3령부터 성장률이 약간 감소하였고, 4/5령 성장에서는 크게 감소하였다. 곤충의 성장은 먹이의 질에 따라 크게 달라질 수 있으므로 사육환경이 다른 경우 서로 비교하기는 어렵다. 특히 4, 5령 유충은 몸이 크고 먹이를 많이 소모하므로 먹이의 질이 유충생장에 크게 영향을 미칠 수 있다. 하지만, 1, 2령은 크기가 작고 주영양원인 부름켜(채관부) 층을 벗어나지 않으므로 소나무 토막을 생 사료로 제공했다면 연구자에 따라 성장률에 큰 차이가 나지 않을 것이다. 특히, 1령 유충은 알에서 부화한 개체들이고 먹이의 영향을 받지 않은 상태에 있으므로 두폭의 크기는 유전적 변이만 존재하게 된다. 만일 연구자에 따라 차이가 발생했다면, 그것은 표본추출의 오류이거나 크기측정 오류 등에 기인할 것이다.

우선 1령 두폭의 크기를 검토해보면, 연구자들 간 차이가 크게 발생하고 있다 (Table 6). Kojima and Katagiri(1964)가 발표한 자료를 재작성하여 도표를 작성한 결과 Fig. 12(A)와 같았다. 영기별 두폭 빈도분포와 범위를 비교하면 1령과 2령이 명확하게 분리되지 않고 있다. 이러한 사유 때문에 Ochi(1975)는 Kojima and Katagiri(1964)가 보고한 1령 두폭 0.585~0.810mm는 작은 알이 부화한 유충이고, 2령의 두폭인 0.900~1.170mm은 큰 알이 부화한 유충의 두폭이라고 판단하고, 이 둘을 합하여 1령으로 취급하였다. 따라서 솔수염하늘소의 유충은 4개의 영기를 경과한다고 결론 내렸고, 이후 이 가설이 Kobayashi et al.(1984), Togashi and Ishikawa(1989), Togashi(1991) 등에 의하여 널리 받아들여졌다.

Ochi(1975)가 제시한 1령의 두폭은 앞에서 언급했듯이 0.98mm 이었다. 이를 근거로 1~2령 성장에 대한 디야르의 비를 계산하면 1.635 된다(2령 두폭으로 1.602mm가 적용됨; Table 6). Liu et al.(2008)는 1령 두폭을 1.218mm로 보고하고 있어 어느 누구도 정확하게 1령 도폭의 크기를 특정하지 못한 것으로 보인다.

본 연구에서는 알을 직접 접종하고 실내사육을 하면서 개체별 발육과정을 추적하면서 두폭을 측정하였다. 특히 1령 유충의 두폭은 알에서 부화한 개체를 대상으로 측정하였으므로 오류가 나오기 어렵다. 본 연구에서 얻은 1령 두폭의 빈도분포와 기존 연구 자료를 비교하여 나타내면 Fig. 13과 같다. 제주에서 얻은 1령 두폭의 크기는 정규분포에서 크게 벗어나 있었으며(Shapiro-Wilk, $W=0.876367$, $P < 0.0001$), 특히 좌측으로 크게 편기되어 있었다. Kojima and Katagiri(1964)가 보고한 1령 두폭은 좌측 편기된 부분에 위치하였다. Ochi(1975) 자료의 두폭은 본 연구의 분포도 오른쪽 끝부분에서 나타났다. Liu et al.(2008)가 제시한 1령 두폭은 본 연구 1령 두폭 분포에서 오른쪽으로 크게 벗어나 있었다. Liu et al.(2008)은 10일간 산란을 받아서 처리하고 약 10일후 유충을 수거하여 두폭을 측정하였기 때문에 최대 20일의 시간이 경과하였다. 초여름 기온(6월 상순)에 해당되는 26°C에서 알기간은 6.7일, 1령 유충의 발육기간은 7.1일이 됨으로 (Kwon, 2017) Liu et al.(2008)은 실제로는 1령보다는 대부분 2령을 대상으로 두폭을 측정했을 가능성이 높다. 즉 Liu et al.(2008)이 제시한 1령 두폭은 대부분 2령이 포함된 집단의 두폭 크기로 보인다. Ochi(1975)는 큰 알을 인위적으로 수집하여 측정하였기 때문에 평균이 오른쪽으로 이동한 것으로 보인다. 종합적으로 판단할 때, 본 연구에서 얻은 1령 두폭이 술수염하늘소의 1령 크기를 대표할 수 있는 중심치로 보이며, 다른 연구자의 자료는 표본채취 오류로 나타난 결과라고 판단된다.

이렇게 Liu et al.(2008) 자료의 1령은 실제 2령의 두폭이 되며 1령이 포함될 수 있으므로 약간 과소평가되었다고 생각된다. 더불어 Kojima and Katagiri(1964)의 2령 두폭은 Fig. 12A에서 보듯이 1령 집단과 완전히 분리되지 않는 집단을 측정하였으므로 다소 과소평가되었을 수 있다. 결과적으로 본 연구에서 얻은 1.291mm는 2령 두폭의 크기로 오류 없이 얻은 가장 합리적 값으로 보인다. 3령 유충의 두폭은 Kojima and Katagiri(1964) 1.602와 Liu et al.(2008)

1.729mm이고 본 연구는 1.707mm로 두 연구의 사이에 위치하였다.

본 연구에서는 3령 유충을 확인하고 두폭을 측정함으로써 다른 영기의 혼입과 같은 오류가 발생할 수 없었다. 천공성 딱정벌레 유충의 경우 먹이의 질이 발육에 큰 영향을 미치고, 야외에 방치된 나무에는 다양한 미생물이 번식하여 나무의 부숙을 촉진시키기 때문에 실내 항온기에 보관한 본 연구의 먹이조건보다 영양적으로 더 우수할 수 있다. 즉 Kojima and Katagiri(1964)나 Liu et al.(2008)의 3령 두폭이 본 연구보다 더 커야 논리적으로 합리적이다. 그러나 큰 차이를 보이지 않는 것은 아마도 3령까지는 유충 몸 크기가 작아 먹이의 양이 많이 필요하지 않을 뿐만 아니라 비교적 초기 상태이므로 먹이의 부숙 차이도 크게 일어나지 않아서 실내 먹이조건이 큰 제약이 되지 않았던 것으로 판단된다. 본 연구에서 먹이의 질적 제약에 따른 유충 성장의 둔화는 4, 5영기에 두드러지게 나타난 것으로 보인다. 따라서 실제 3령 유충의 두폭은 본 연구의 1.707mm와 큰 차이가 없을 것으로 보인다.

Liu et al.(2008)은 1령을 누락하고 두폭을 결정하였으므로 이 자료에 따르면 솔수염하늘소 유충은 포장상태에서 5령을 경과하는 것이 아니라 6령을 경과하는 것으로 나타난다(Fig. 12B). 앞에서 언급했듯이 본 연구의 결과는 포장상태의 4령과 5령 두폭을 추정하는데 적합하지 않다. Kojima and Katagiri(1964)와 Liu et al.(2008)의 경우 두 집단을 분리하는 위치에 큰 차이가 있다(Fig. 12A, B). Kojima and Katagiri(1964)의 4령과 5령 중간에 비이상적으로 Liu et al.(2008)의 4령이 위치하였다. Liu et al.(2008)이 제시한 자료에서 4령의 범위는 3령 및 5령과 심하게 중복되고 있다(see 4th in Fig. 12B). 또한 4령과 5령 간 디야르의 비도 1.18로 크게 감소하였다(Table 6). 전체적인 경향성에서 Liu et al.(2008) 자료의 4령 분포 위치는 견고하지 못한 것으로 보인다. Kojima and Katagiri(1964)의 자료에서도 4령과 5령 사이에 분포의 경향성에서 벗어난 비이상적 빈도수가 발견된다(Fig. 12A). Liu et al.(2008)의 4령 위치를 두폭 분포의 유전적 개체변이 따라 나타난 것으로 본다면, 솔수염하늘소는 포장상태에서 5령을 경과하는 것으로 판단할 수 있다. 하지만 아직 이를 검증할 만한 자료가 부족한 상태이다.

솔수염하늘소의 휴면유기에 대한 연구 자료가 부족하여 휴면에 들어가는 유충이 몇 영기에 있는지 밝혀져 있지 않다. 다만, Togashi(1990, 1991)는 4령을 솔수

염하늘소의 종령으로 판단하고 휴면유충은 4령인 것으로 취급하였다. 제주에서 얻은 솔수염하늘소 휴면 유충 개체군의 두폭 분포는 Fig. 14와 같이 넓게 퍼진 분포를 보였다. Kojima and Katagiri(1964)와 Liu et al.(2008)의 5령 두폭은 제주 휴면유충 두폭 분포의 중심부에 위치하였다. 특히 Kojima and Katagiri(1964) 자료의 5령 두폭 3.615mm는 제주 휴면유충 평균 두폭 3.597mm와 거의 일치하였다. 한편, Liu et al.(2008)가 5령으로 제시한 두폭의 위치는 제주 휴면유충 두폭 분포에서 오른 쪽 작은 피크의 중심부에 있었다.

종합적으로 판단할 때 제주 휴면유충은 대부분 5령으로 구성되어 있는 것으로 보인다. 분포 왼쪽의 작은 피크는 Kojima and Katagiri(1964)가 종령(5령)으로 분리하였던 3.150mm를 중심으로 분포하고 있다. 즉 이 피크에 포함된 개체수는 대부분 5령이고 일부 4령일 혼재되어 있는지 모른다. 분포 오른 쪽의 4.2mm 부근에서 나타나는 작은 피크는 5령 중 변이가 큰 개체이거나 6령일 가능성도 있다.

지금까지 솔수염하늘소 유충 두폭에 대한 기존자료를 비교하여 포장상태에서 경과할 수 있는 영기의 수를 고찰하였다. 제주지역 환경에서는 최소 5령이 경과되는 것이 확실하다고 판단된다. 같은 기준으로 일본에서도 5령이 경과하는 것으로 생각된다. 중국의 경우는 Liu et al.(2008)이 1령을 누락하였기 때문에 산술적으로 보면 6령이 나온 것이 되지만, 4령의 위치가 불분명하다는 점에서 5령이 우세할 가능성이 높다. 결론적으로 현재 솔수염하늘소 유충의 발육단계를 4령으로 표기하고 있는 Kobayashi et al.(1984), Togashi and Ishikawa (1989), Togashi(1990, 1991), Purdue University(2013), CABI(2014) 등의 자료는 다시 검토되어야 할 것이다. 또한 본 결과는 솔수염하늘소의 개체군 모형작성이나 포장 실험에서 정확한 처리기준을 설정하는데 긴요하게 활용될 수 있을 것이다.

Table 6. Comparison of head capsule width (HCW in mm) and Dyar's ratio (DR) for *M. alternatus* larvae among previous reports

| Instar | Kojima and Katagiri (1964) | | Ochi (1975) | Liu et al. (2008) | | Present study | |
|--------|----------------------------|-----------------|--------------------|-------------------|------|---------------|------|
| | HCW | DR ¹ | DR | HCW | DR | HCW | DR |
| 1 | 0.729 | | | 1.218 | | 0.896 | |
| 2 | 1.021 | 1.40 | 1.635 ² | 1.729 | 1.42 | 1.291 | 1.44 |
| 3 | 1.602 | 1.57 | | 2.483 | 1.44 | 1.707 | 1.32 |
| 4 | 2.632 | 1.64 | | 3.171 | 1.28 | 2.276 | 1.33 |
| 5 | 3.615 | 1.37 | | 3.753 | 1.18 | 2.620 | 1.15 |

¹Dyar's ratio was calculated by dividing mean head capsule width of *i*th instar by the mean head capsule width of *i-1*th instar.

²The Dyar's ratio was based on the head capsule width of 1st instar, 0.98 mm, which was obtained by averaging all data across small eggs and large eggs (1.602/0.98). And Ochi(1975) combined 1st and 2nd instars of Kojima and Katagiri(1964) as 1st instar, thus the 1.602 mm (originally 3rd) was regarded as the head capsule width of 2nd instar.

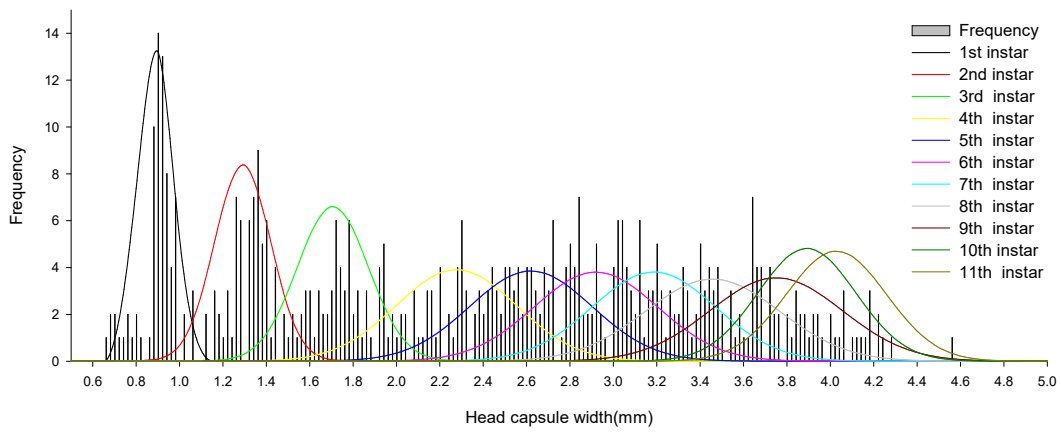


Fig. 11. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* larvae reported in present studies.

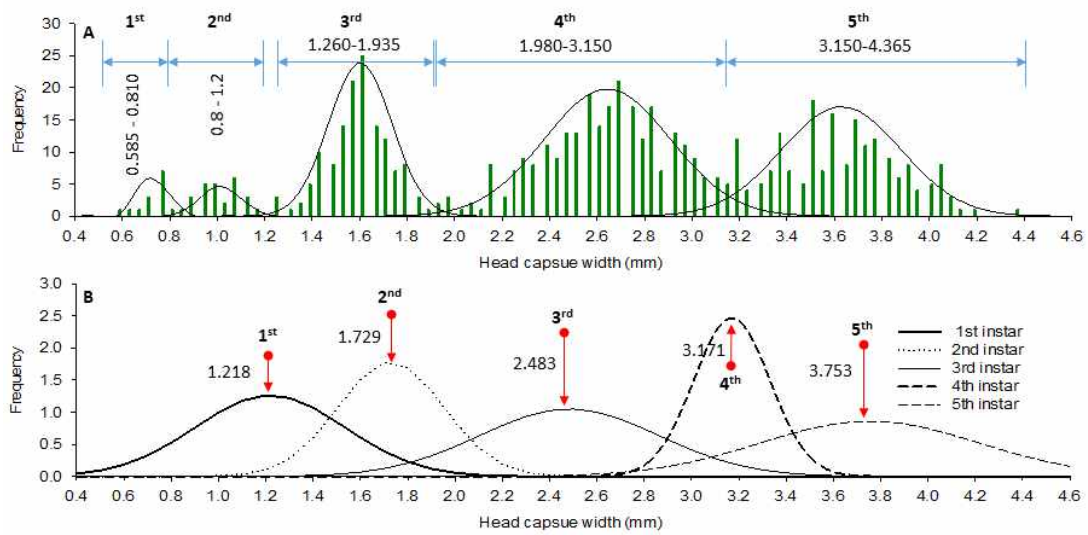


Fig. 12. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* larvae reported in previous studies. (A) The data sets were obtained by digitalizing the original graph of Fig. 1-1 in Kojima and Katagiri (1964). The solid lines were generated by the Normal distribution equation with the means and standard deviations: 0.73 ± 0.062 for 1st, 1.01 ± 0.085 for 2nd, 1.60 ± 0.133 for 3rd, 2.64 ± 0.266 for 4th and 3.63 ± 0.253 for 5th instar. (B) The solid lines were generated by the Normal distribution equation with the means and standard deviations reported by Liu et al. (2008).

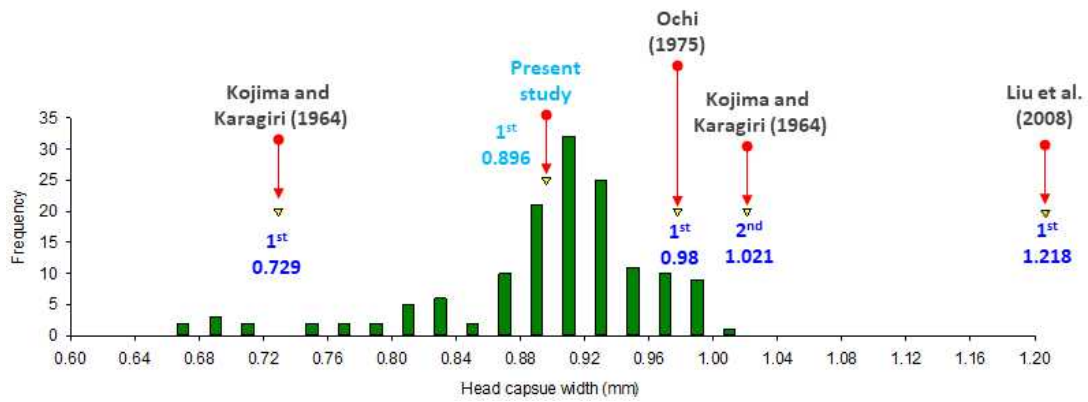


Fig. 13. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* 1st instar larvae observed in Jeju, Korea (n = 145). For the purpose of comparison, head capsule width of the 1st or 2nd instar in previous reports was presented on the figure.

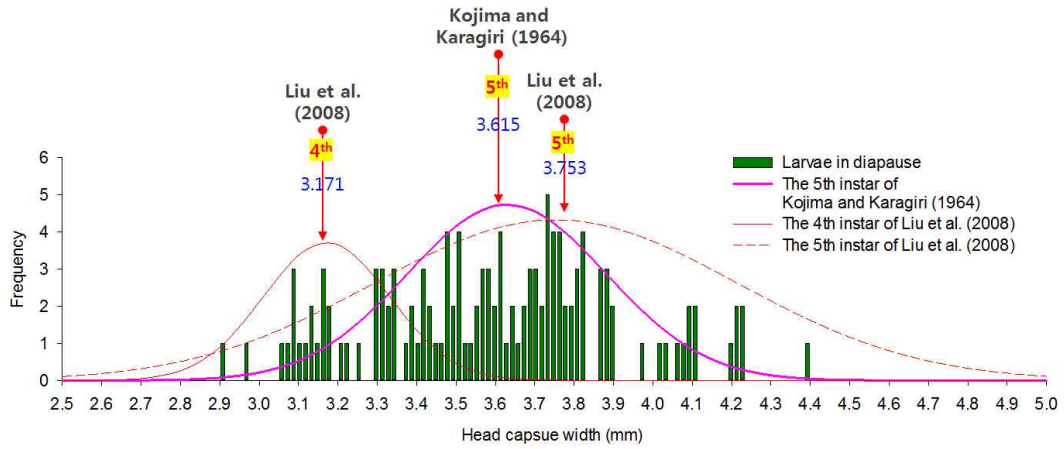


Fig. 14. Frequency distribution of head capsule width of *M. alternatus* in diapause (n = 129 with mean 3.5969 mm). The larvae were collected from dead pine trees in Jeju, 2016, and diapausing larvae were determined by the body in yellowish white, whitish yellow or yellow color and no food in the guts as recommended by Togashi (1991).

V. 적요

본 연구는 솔수염하늘소 두폭에 대한 기존 연구 자료를 다시 분석하고 보완실험을 통하여 솔수염하늘소 유충이 몇 영기를 경과하는지 확립하고자 수행하였다. 소나무 천연먹이를 이용하여 실내에서 유충의 영기 발육을 조사한 결과 26℃에서 최대 12령이 관측되었으며, 18과 22℃에서는 9령, 30℃에서는 10령에서 종료되었다. 실내사육에서 4령부터는 발육이 둔화되는 현상이 나타났으며, 유충의 크기가 작아서 먹이의 영향을 적게 받는 1령에서 3령까지는 정상적인 발육을 한 것으로 판단되었다. 즉 두폭의 크기가 뚜렷이 분리되었으며 디야르의 성장비가 높게 나타났다. 결과적으로 본 연구가 제시한 1령, 2령, 3령의 두폭은 솔수염하늘소 두폭 크기를 대표할 수 있을 것으로 판단되며, 다른 연구자의 보고와 비교하여 분석하였다.

본 연구에서 새로 제시한 1령의 평균 두폭크기 0.896mm은 일본의 0.729mm 또는 중국의 1.218mm 보다 합리적으로 보인다. 기존 두 보고는 모두 1령 유충의 수집 오류 또는 큰 개체변이에서 발생한 것으로 추정된다. 또한 1령 두폭 크기의 조정에 따라서 디야르의 비 등을 고려할 때 2령과 3령의 평균 두폭은 본 연구의 실측자료인 1.291mm와 1.707mm이 적당하였다. 기존 보고된 영기별 두폭 빈도분포도를 종합적으로 고찰할 때 포장상태에서 최소 5령이 나타나며, 따라서 기존 4령 발생의 주장은 다시 검토되어야 할 것이다. 평균 두폭 크기 4령과 5령은 기존 보고 자료에 따라 각각 2.483~2.632mm와 3.615~3.753mm의 범위에 있을 것으로 추정된다.

VI. 인용문헌

- CABI, 2014. Invasive species compendium: *Monochamus alternatus* (Japanese pine sawyer). Last modified: October 16, 2014. (<http://www.cabi.org/isc/datasheet/34733>)
- Dwinell, L.D., 1993. First report of the pine wood nematode (*Bursaphelenchus xylophilus*) in Mexico. *Plant Disease* 77(8), 846
- Dyar, H.G., 1890. The number of moults of lepidopterous larvae. *Psyche: A journal of Entomology* 5(175-176), 420-422.
- Enda, N., 1972. Insect vectors of the pine wood nematode and the number of nematodes in the insect vectors. *Trans. Ann. Mtg. kanto. Br. Jpn. For. Soc.* 24: 31.
- Enda, N., 1997. The damage of pine wilt disease and control in Asia. *Forest Pests* 46: 182-188.
- Furuno, T., Uenaka, K., 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.
- Ishikubo, S., 1967. Studies on the behavior of insect population under pine bark (III). Individual rearing of the pine sawyer larvae. *Trans. 21th Ann. Meet. Kyushu Branch Jpn. For. Soc.* pp. 64-65 (In Japanese).
- Kim, D.S., 2003. Ecological Characteristics of Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) in Korea. M. Thesis. Gyeongsang National University. 56 pp.
- Kim, D.S., Lee, J.H., 2003. Oviposition model of *Carposina sasakii* (Lepidoptera: Carposinidae). *Eco. Model.* 162, 145-153.
- Kim, K.B., 2015. A Forecasting Model for the Adult Emergence of *Monochamus alternatus*(Coleoptera:Cerambycidae) in Jeju. Ms. Thesis.

- Jeju National University. 39 pp.
- 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., Tokushige, Y., 1971. Inoculation experiments of a nematode *Bursaphelenchus* sp., onto pine tree. J. Jpn. For. Soc. 53: 210 - 218. (in Japanese with English abstract)
- Knowles, K., Beaublen, Y., Wingfield, M.J., Baker, F.A., French, D.W., 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. Ann. Rev. Entomol. 29, 115-135.
- Kojima, K., 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, S.H., 2017. A population model of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae): Temperature-dependent development, oviposition and phenology modeling. PhD. Thesis. Jeju National University. 102 pp.
- Kwon, T.S., Lim, J.H., Sim, S.J., Kwon, Y.D., Son, S.K., Lee, K.Y., Kim, Y.T., Park, J.W., Shin, C.H., Ryu, S.B., Lee, C.K., Shin, S.C., Chung, Y.J., Park, Y.S., 2006. Distribution patterns of *Monochamus alternatus* and *M. saltuarius* (Coleoptera: Cerambycidae) in Korea. Journal of Korean Forest Society. 95: 543-550.
- Lee, S.M., Chung, Y.J., Kim, D.S., Choi, K.S., 2004. Adult morphological measurements: an indicator to identify sexes of Japanese pine sawyer

- Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambyci-dae). 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., J.D., Li, B.W., Wang, J.Y., Zhao, B.A., Shu, J.P., 2008. Primary study on method to determine instars of *Monochamus alternatus* larvae. J. Zhejiang For. Sci. Technol. 28, 84-86.
- Mamiya, Y., 1988. History of pine wilt disease in Japan. Journal of Nematology 20: 219-226.
- Mamiya, Y., Enda, N., 1972. Transmission of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoidae) by *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). Nematologica 18: 159-162.
- Moon, I. S., Lee, S.M., Park, J.D., Yeo, W.H., 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.
- Moon, I.S.(Representative author), 2013. Studies on the ecological characteristic of vector for pine wilt disease and the application of natural enemies. Seo, S.T., Kim, K.H.(eds.). Korea Forest Research Institute, 140 pp. (In Korean)
- Morimoto, K., Iwasaki, A., 1972. Role of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) as a vector of *Bursaphelenchus lignicolus* (Nematoda: Aphelenchoididae). J. Jpn. For. Soc. 54: 177-183.
- Morimoto, K., Iwasaki, A., 1974. Studies on the pine sawyer (X). Number of larval instars. Trans. 85th Ann. Meet. Jpn. For. Soc. 227-228.
- Mota, M.M., Braasch, H., Bravo, M.A., Penas, A.C., Burgermeister, W., Meteg, K., Sousa, E., 1999. First report of *Bursaphelenchus xylophilus* in Portugal and in Europe. Nematology 1: 727 - 734.
- Nakamura, K., Okochi, I., 2002. Longevity and ovarian status of the adult

- Monochamus alternatus* Hope fed on non-pine three species. J. Jpn. For. Soc. 84: 21-25.
- Ochi, K., Katagiri, K., 1974. Ecological Studies on the Japanese Pine Sawyer, *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera : Cerambycidae) (I) Seasonal Changes in Instar Composition in the Field Population.
- 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)
- Park, N.C., Moon, Y.S., Lee, S.M., Park, J.D., Kim, K.S., 1992. Effects of temperature on the development of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae). Research Report of Forest Research Institute. 44: 151-156.
- Purdue University, 2013. Exotic wood borer/bark beetle survey reference: *Monochamus alternatus* (Hope). Purdue University, Last updated: November 21, 2013. 10 pp.
- SAS Institute, 1999. SAS System for Window, Release 8.02. SAS Institute, Cary, NC.
- Sato, H., Sakuyama, T., Kobayashi, M., 1987. Transmission of *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner) Nickle (Nematoda, Aphelenchoididae) by *Monochamus saltuarius* (Gebler) (Coleoptera, Cerambycidae). J. Jpn. For. Soc. 69: 492-496.
- Sousa, E., Bravo, M.A., Pire, J., Naves, P., Penas, A.C., Bonifacio, L., Mota, M.M., 2001. *Bursaphelenchus xylophilus* (Nematoda; Aphelenchoididae) associated with *Monochamus galloprovincialis* (Coleoptera; Cerambycidae) in Portugal. Nematology. 3: 89-91.
- Steiner, G., Buhner, E.M., 1934. *Aphelenchoides xylophilus* n. sp., a nematode associated with blue stain and other fungi in timber. Journal of Agricultural Research. 48: 949-951.
- Togashi, K., 1989b. Development of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera:

- Cerambycidae) in *Pinus thunbergii* trees weakened at different times J. Jpn. For. Soc. 71: 383-386.
- Togashi, K., Ishikawa, T., 1989a. Development of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) in relation to oviposition time. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 33, 1-8.
- Togashi, K., 1990. Life table for *Monochamus alternatus* (Coleoptera, Cerambycidae) within dead trees of *Pinus thunbergii*. Jpn. J. Ent. 58: 217-230.
- Togashi, K., 1991. Different development of overwintering larvae of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae) under a constant temperature. Jpn. J. Entomol. 59, 149 - 154. (in Japanese with English abstract)
- Togashi, K., 1995. Interacting effects of temperature and photoperiod on diapause in larvae of *Monochamus alternatus* (Coleoptera: Cerambycidae). Jpn. J. Entomol. 63, 243-252.
- Togashi, K., Ishikawa, T., 1989. Development of *Monochamus alternatus* Hope (Coleoptera: Cerambycidae) in relation to oviposition time. Jpn. J. Appl. Entomol. Zool. 33, 1-8.
- 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.
- Wingfield, M.J., Blanchette, R.A., 1983. The pine wood nematode, *Bursaphelenchus lignicolus*, in Minnesota and Wisconsin: insect associates and transmission studies. Canadian Journal of Forest Research. 13: 1068-1076.
- Yamane, A., Akimoto, T., 1974. Observation of feeding behavior of

- Monochamus alternatus* adults. The Transactions of the Meeting of the Japanese Forest Society 85: 246-247.
- Yamane, A., 1974a. Behaviors and lifestyles of the pine sawyers, *Monochamus alternatus* Hope. Transaction of the 85th Annual Meeting, Japanese Forest Society 410. (in Japanese)
- Yamane, A., 1974b. The head width and body weight of pine sawyer larvae and their development. Trans. 85th Ann. Meet. Jpn. For. Soc. 234-236.
- Yi, C.K., Byun, B.H., Park, J.D., Yang, S.I., Chang, K.H., 1989. First finding of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhner) Nickle and its insect vector in Korea. Research Report of Forest Research Institute 38: 141-149.
- 국립산림과학원. 2014. 산림과학속보 제14-22호, 소나무재선충병의 생태와 방제. 전향미, 문일성, 한혜림, 권태성, 최광식, 정영진 [공저] 29pp.
- 瀧澤幸雄, 宮崎 徹. 1974. マツノマダラカミキリの後食豫防適期の推定. 日本林學會九州支部研究論文集, 27: 173-174.
- 森本 桂, 岩崎 厚. 1972. マツノサイセソチュウ伝播者の檢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.
- 森本 桂, 岩崎 厚. 1973. マツノマダラカミキリの後食豫防必要期間の推定. 森林防疫, 22: 19-20.
- 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.
- 川崎 俊郎. 1982. 航空撒布. 森林病虫獸害 防除技術. 全國森林病虫獸害防除協會. 284-297.